



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA  
COMUNIDAD DE PECES DE UN HUMEDAL COSTERO TROPICAL  
MEDIANTE LA OBTENCIÓN DE RASGOS MORFOANATÓMICOS.**

## **TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

**BIOL. CARLOS BLAS GARFIAS**

**TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:**

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA / FACULTAD DE  
CIENCIAS UMDI SISAL, (UNAM)

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. EDLIN GUERRA CASTRO**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA, (UNAM)

**DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA, (UNAM)

**DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS**

CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS AVANZADOS DEL IPN, UNIDAD MÉRIDA,  
(CINVESTAV)

**DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA**

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, (CICIMAR-IPN)

**MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO | JULIO, 2022**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD FUNCIONAL DE LA  
COMUNIDAD DE PECES DE UN HUMEDAL COSTERO TROPICAL  
MEDIANTE LA OBTENCIÓN DE RASGOS MORFOANATÓMICOS.**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA MARINA)**

PRESENTA:

**BIOL. CARLOS BLAS GARFIAS**

**TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:**

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA / FACULTAD DE  
CIENCIAS UMDI SISAL, (UNAM)

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. EDLIN GUERRA CASTRO**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA, (UNAM)

**DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA, (UNAM)

**DRA. MARÍA EUGENIA VEGA CENDEJAS**

CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y ESTUDIOS AVANZADOS DEL IPN, UNIDAD MÉRIDA,  
(CINVESTAV)

**DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA**

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS, (CICIMAR-IPN)

**MÉRIDA, YUCATÁN, MÉXICO | JULIO, 2022**

## **Agradecimientos**

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Universidad Nacional Autónoma de México por formarme académica y personalmente, por ser un espacio de crecimiento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para poder realizar mis estudios de maestría. Así mismo al Programa de Apoyo a Proyectos de Innovación e Investigación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IN220318 e IG201121.

Al Dr. Xavier Chiappa Carrara, mi director en este proyecto y una persona con quien puede confiar ante cualquier situación. Le agradezco la oportunidad que me brindo desde hace ya muchos años de poder conocer las instalaciones de la UNAM en Mérida y que a la larga me han llevado a realizar un posgrado en ellas.

A los miembros de mi comité por sus valiosas contribuciones a este trabajo, por sus comentarios, consejos y sugerencias, que surgen de buscar mejorar el trabajo: Dr. Gerardo Pérez Ponce De León, Dra. María Eugenia Vega Cendejas, Dr. Adrián Felipe González Acosta, y especialmente al Dr. Edlin Guerra Castro que me brindo toda su ayuda en los análisis estadísticos y siempre estuvo atento del proyecto.

Al profesor José Antonio Martínez, quien fue quien en un inicio me abrió las puertas de su laboratorio y al mundo de los peces, por guiarme en mi tesis de licenciatura y enseñarme una gran cantidad de cosas, no solamente de ciencia, también, de la vida en sí, gracias por todo su apoyo, consejos y conocimiento, por su amistad y comprensión.

A mis amigos, que siempre han estado ahí atentos de mi progreso, que han compartido momentos buenos y malos, por alegrarme los días: Kary, Karen, Rosa, Aracely, a mi gran amiga de posgrado que siempre está ahí para mí y aconsejarme: Johana, y a mi amiga desde hace mucho, en quien confié plenamente y es sin duda un gran apoyo para mí, Ariana. Por último, a mi familia que me ha brindado su apoyo y comprensión para emprender un viaje lejos de casa, y que, sin embargo, siempre me han demostrado su cariño y admiración, gracias.

## **Dedicatoria**

A mis padres: Por brindarme siempre un apoyo incondicional, por confiar en mí, en mi carrera y siempre mostrar un constante interés por mi trabajo, por cuidarme y protegerme, por impulsar mis deseos de ser una mejor persona, por nunca darse por vencidos ante la adversidad y siempre luchar para seguir adelante. Papá gracias por todo el apoyo y confianza que me has brindado y por todo el trabajo que has realizado para que yo saliera adelante. Mamá, te agradezco por cada sacrificio que has hecho y todo el cariño que me has brindado.

Este trabajo no es solo mío, este trabajo es más suyo que mío, porque sin ustedes nada de esto se hubiera logrado, porque a pesar de la distancia, siempre me han demostrado un apoyo incondicional, y un increíble amor, los quiero infinitamente.

*“El mundo está en manos de aquellos que tienen el coraje de soñar y de correr el riesgo de vivir sus sueños”*

*Paulo Coelho*

## CONTENIDO

RESUMEN.....	8
ABSTRACT .....	9
I. INTRODUCCIÓN .....	10
I. ANTECEDENTES.....	13
II. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA.....	15
III. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	16
IV. HIPÓTESIS.....	17
V. OBJETIVOS .....	17
GENERAL .....	17
ESPECÍFICOS.....	17
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
ÁREA DE ESTUDIO.....	18
TRABAJO DE CAMPO .....	19
TRABAJO DE LABORATORIO .....	19
□ <i>Toma de radiografías.....</i>	19
□ <i>Datos morfométricos.....</i>	20
□ <i>Índices ecomorfológicos .....</i>	21
□ <i>Rasgos funcionales.....</i>	22
□ <i>Grupos funcionales .....</i>	23
□ <i>Diversidad funcional.....</i>	24
<i>Estructura de la comunidad de peces de La Carbonera.....</i>	26
<i>Índices ecomorfológicos .....</i>	28
<i>Rasgos y grupos funcionales.....</i>	29
<i>Diversidad funcional .....</i>	35
<i>Representación multidimensional de la diversidad funcional .....</i>	38
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>41</b>
DIVERSIDAD FUNCIONAL.....	42
<i>Grupos funcionales.....</i>	43
<i>Índices funcionales y variaciones espacio-temporales.....</i>	47
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>52</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>52</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>63</b>

## Índice de figuras

<b>FIGURA 1.</b> LOCALIZACIÓN DEL SISTEMA LAGUNAR DE LA CARBONERA, YUCATÁN. LOS PUNTOS ROJOS INDICAN LA LOCALIZACIÓN DE LOS 4 SITIOS DE MUESTREO, EL PUNTO VERDE SEÑALA COMO REFERENCIA UN CENOTE QUE APORTA AGUA DULCE AL SISTEMA.....	18
<b>FIGURA 2.</b> EQUIPO RADIOLÓGICO, CORIX 70 PLUS-USV Y DIGITALIZADOR FIRECR FLASH-50 .20	
<b>FIGURA 3.</b> CASETE ESPECIALIZADO PARA DIGITALIZACIÓN DE RADIOGRAFÍAS E IMAGEN DIGITAL. ....	20
<b>FIGURA 4.</b> EJEMPLO DEL ACOMODO DE DATOS PARA LA GENERACIÓN DE LA MATRIZ DE DISIMILITUD ENTRE RASGOS FUNCIONALES Y ESPECIES. ....	24
<b>FIGURA 5.</b> DENDROGRAMA DE DISTANCIAS UTILIZANDO EL COEFICIENTE DE DISTANCIAS EUCLIDIANAS Y EL ALGORITMO DE AGRUPACIÓN POR PROMEDIOS, EN LETRAS DE LA (A – M) SE SEPARAN LOS DIFERENTES GRUPOS FORMADOS. . EN LÍNEAS ROJAS SE MUESTRA EL RESULTADO DEL ANÁLISIS DE “SIMPROF” > 0.5. ....	30
<b>FIGURA 6.</b> ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL (N-MDS) REALIZADO PARA LAS ESPECIES DE PECES PRESENTES EN LA CARBONERA LAS LÍNEAS PUNTEADAS INDICAN LOS VALORES DE DISTANCIA PRODUCIDOS POR EL DENDROGRAMA. ....	34
<b>FIGURA 7.</b> VALORES DE LOS ÍNDICES FUNCIONALES OBTENIDOS PARA CADA SITIO DE MUESTREO POR CADA TEMPORADA CLIMÁTICA.....	37
<b>FIGURA 8.</b> ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL MÉTRICO (MDS-M) DE LOS SITIOS DE MUESTREO DENTRO DE LA CARBONERA, A PARTIR DE LOS RASGOS FUNCIONALES PONDERADOS. ....	38
<b>FIGURA 9.</b> ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL MÉTRICO (MDS-M) PARA LAS TRES TEMPORADAS CLIMÁTICAS DE MUESTREO EN LA CARBONERA.....	39
<b>FIGURA 10.</b> GRAFICÓ ESPACIAL DEL ANÁLISIS DE HOMOGENEIDAD MULTIVARIANTE DE LOS SITIOS DE MUESTREO CORRESPONDIENTES A LA CARBONERA, EN LÍNEAS DE COLORES SE REPRESENTA EL CASCO CONVEXO DE CADA SITIO DE MUESTREO. ....	40
<b>FIGURA 11.</b> GRAFICÓ TEMPORAL DEL ANÁLISIS DE HOMOGENEIDAD MULTIVARIANTE DE LAS TEMPORADAS DE MUESTREO CORRESPONDIENTES A LA CARBONERA, EN LÍNEAS DE COLORES SE REPRESENTA EL CASCO CONVEXO DE CADA SITIO DE MUESTREO. ....	40
<b>FIGURA 12.</b> GRÁFICOS Y VALORES DE PRUEBA DE REDUNDANCIA MEDIANTE COEFICIENTE DE CORRELACIÓN DE PEARSON.....	65

## Índice de tablas

<b>TABLA 1.</b> DATOS MORFOMÉTRICOS REGISTRADOS EN ESTE TRABAJO Y LAS FUNCIONES ECOLÓGICAS ASOCIADAS (TOMADO Y MODIFICADO DE PEASE ET AL., 2012 Y ZAMUDIO & MALDONADO-OCAMPO, 2015).....	21
<b>TABLA 2.</b> ÍNDICES ECOMORFOLÓGICOS, FÓRMULAS, CÓDIGOS UTILIZADOS Y SU FUNCIÓN ECOLÓGICA ASOCIADA. ....	22
<b>TABLA 3.</b> RASGOS ECOLÓGICOS UTILIZADOS PARA CLASIFICAR A LAS ESPECIES DE LA CARBONERA.....	23
<b>TABLA 4.</b> ESPECIES, NÚMERO DE INDIVIDUOS CAPTURADOS EN LA LAGUNA LA CARBONERA, YUCATÁN. SE ESPECIFICA SU ABUNDANCIA RELATIVA Y NÚMERO DE EJEMPLARES RADIOGRAFIADOS. ....	27
<b>TABLA 5.</b> PRESENCIA Y AUSENCIA DE ESPECIES DURANTE LA CAMPAÑA DE MUESTREO REALIZADAS EN LA LAGUNA LA CARBONERA, YUCATÁN (VER ANEXO PARA CODIFICACIÓN DE ESPECIES). ....	28
<b>TABLA 6.</b> COEFICIENTE DE CORRELACIÓN DE PEARSON PARA LOS ÍNDICES ECOMORFOLÓGICOS. ....	29
<b>TABLA 7.</b> PRESENCIA Y AUSENCIA DE GRUPOS FUNCIONALES A LO LARGO DEL PERIODO DE MUESTRO .....	35
<b>TABLA 8.</b> ÍNDICES DE DIVERSIDAD FUNCIONAL PARA CADA SITIO DE MUESTREO DE LA CARBONERA.....	36
<b>TABLA 9.</b> DATOS BIOMÉTRICOS PROMEDIADOS, OBTENIDAS PARA CADA UNA DE LAS ESPECIES, SE INCLUYE LOS VALORES Y SU DESVIACIÓN ESTÁNDAR (MM). ....	63
<b>TABLA 10.</b> DATOS PROMEDIADOS DE LOS ÍNDICES ECOMORFOLÓGICOS, OBTENIDOS PARA CADA UNA DE LAS ESPECIES, SE INCLUYE LOS VALORES Y SU DESVIACIÓN ESTÁNDAR (MM).....	64



## RESUMEN

Los estudios sobre la diversidad de las especies están dirigidos a estimar la cantidad o composición de especies en un ambiente a través del análisis de la diversidad riqueza u abundancia de las entidades biológicas que conforman una comunidad. Sin embargo, en los últimos años se ha desarrollado una aproximación distinta de estudiar la diversidad; esto es mediante el análisis del desempeño y funciones que las especies llevan a cabo dentro de los ecosistemas, denominado diversidad funcional. Este enfoque es multidimensional ya que, además de contemplar componentes básicos como la riqueza y la abundancia, también comprende una serie de rasgos funcionales; es decir, características de las especies que son indicativas de su tipo de dieta, hábitos de vida, tipo de motilidad, etc. El presente estudio se llevó a cabo en el sistema lagunar de La Carbonera, ubicado en la costa norte del estado de Yucatán. En este sitio se realizaron 5 muestreos durante los años 2018 y 2019, comprendiendo las tres temporadas climáticas (lluvias, secas y nortes). Se utilizaron dos aproximaciones metodológicas: una realizando agrupaciones funcionales y, otra, que incluyó el cálculo de cuatro diferentes índices funcionales (FRic, FEve, FDiv y FDis). Para ello se tomaron diferentes mediciones biométricas (longitud total, altura total, longitud la cabeza, entre otras), además se realizó la consulta de literatura especializada con el fin de obtener información sobre rasgos funcionales ecológicos. Se utilizaron en total 18 rasgos funcionales, 11 de tipo ecomorfológico y siete ecológicos. El agrupamiento de clúster arrojó 13 grupos funcionales, dentro de los cuales seis son monoespecíficos. El número de agrupaciones fue validado mediante un análisis de SIMPROF ( $p < 0.5$ ). Así mismo, se comprobaron variaciones en la presencia y ausencia de especies y grupos funcionales a lo largo de las temporadas de muestreo. Para el caso de los índices funcionales se observó un gradiente de riqueza funcional (FRic) que es mayor en los puntos cercanos a la boca de la laguna costera y disminuye hacia la cabecera. Para el resto de los índices funcionales no se pudo observar un patrón específico, ya que la dispersión de los valores obtenidos para las tres temporadas, particularmente los que describen la divergencia funcional (FDiv) y equidad funcional (FEve), fueron menores. Se concluyó que, aunque se observaron variaciones en la presencia y ausencia de especies, así como variaciones en la composición de los grupos funcionales; estas diferencias no tuvieron un efecto en una escala temporal y espacial, por lo que la funcionalidad dentro de la Carbonera para los años 2018 y 2019 se mantuvo similar.

## ABSTRACT

Studies on species diversity are aimed at estimating the quantity or composition of species in an environment by analyzing the diversity, richness or abundance of the biological entities that make up a community. However, in recent years a different approach to study diversity has been developed; this is through the analysis of the performance and functions that species carry out within ecosystems, called functional diversity. This approach is multidimensional since, in addition to contemplating basic components such as richness and abundance, it also includes a series of functional traits; that is, characteristics of the species that are indicative of their diet type, life habits, type of motility, etc. The present study was carried out in the lagoon system of La Carbonera, located on the north coast of the state of Yucatan. At this site, 5 samplings were carried out during 2018 and 2019, comprising the three climatic seasons (rainy, dry and northerly). Two methodological approaches were used: one performing functional groupings and the other including the calculation of four different functional indices (FRic, FEve, FDiv and FDis). For this purpose, different biometric measurements were taken (total length, total height, head length, among others), and specialized literature was consulted in order to obtain information on ecological functional traits. A total of 18 functional traits were used, 11 ecomorphological and 7 ecological. Cluster grouping yielded 13 functional groups, 6 of which are monospecific. The number of clusters was validated by SIMPROF analysis ( $p < 0.5$ ). Likewise, variations in the presence and absence of species and functional groups were tested throughout the sampling seasons. In the case of the functional indices, a gradient of functional richness (FRic) was observed, which is greater at the points near the mouth of the coastal lagoon and decreases towards the headwaters. For the rest of the functional indices, no specific pattern could be observed, since the dispersion of the values obtained for the three seasons, particularly those describing functional divergence (FDiv) and functional equity (FEve), were lower. It was concluded that, although variations were observed in the presence and absence of species, as well as variations in the composition of functional groups; these differences did not have an effect on a temporal and spatial scale, so that the functionality within the Carbonera for the years 2018 and 2019 remained similar.

## I. INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la diversidad de especies, por lo general están dirigidos a estimar la cantidad y/o la composición de especies en un ambiente o área geográfica mediante el análisis de la riqueza y abundancia de las entidades biológicas mediante el uso de índices como los de entropía de Shannon o el de Gini-Simpson. Otro método alternativo utilizado para evaluar la diversidad es el enfoque filogénico, que toma en cuenta la historia evolutiva de las especies que se encuentran en un determinado ecosistema. Si bien el uso de estas metodologías proporciona información ecológicamente importante, estos métodos desestiman la importancia de los organismos, ya que, al darle el mismo valor a cada entidad biológica, no contemplan la función y desempeño ecológico de cada una de las especies por separado. Por tanto, se limita la importancia de cada una de las especies dentro de los ecosistemas (Sgarlatta, 2015; Villéger *et al.*, 2010b).

Sin embargo, en los últimos años, se ha desarrollado una aproximación alternativa distinta de estudiar la diversidad de especies, así como su estructura y su relación con el funcionamiento en los ecosistemas, y es mediante el análisis del desempeño y función que las especies tienen dentro de los ecosistemas, llamada diversidad funcional (Laureto *et al.*, 2015). Este enfoque es multidimensional, ya que además de contemplar componentes básicos como la riqueza y la abundancia, también considera una serie de rasgos funcionales; es decir, características de las especies que son indicativas de su grupo alimentario, hábitos de vida, etología, etc. De esta manera, se podrían entender de mejor manera algunos aspectos del funcionamiento del ecosistema tales como: el flujo de energía, el reciclaje de nutrientes o bien la trama trófica del ecosistema (Bonilla-Gómez *et al.*, 2012; Petchey & Gaston, 2006).

Los rasgos funcionales pueden estar relacionados con diferentes aspectos, desde tipos alimentarios y reproductivos, rasgos morfoanatómicos, modo de desplazamiento en la columna de agua niveles tróficos, entre muchos otros. Dichos rasgos confieren a las especies características que las diferencian del resto y por ende maximizan su desempeño con respecto a las funciones que realizan en determinados ambientes (Bone y Moore., 2008). La elección del tipo y número de rasgos, dependerá en primera instancia del grupo biológico al que esté dirigido el estudio; en segundo término, del objetivo a estudiar en la investigación y en tercer lugar, a la facilidad en la obtención de dichos rasgos (Keck *et al.*, 2014; da Silva *et al.*, 2019). Por ejemplo, se ha demostrado que el estudio de rasgos

ecomorfológicos, proporciona respuestas funcionales a partir de datos biométricos (Albouy *et al.*, 2011; Soares *et al.*, 2013), las cuales tienen relación con diferentes usos del hábitat. En este sentido se considera el supuesto de que grupos taxonómicamente distintos, expuestos a una presión de selección similar, tienden a expresar rasgos morfoanatómicos y fisiológicos similares (Wainwright *et al.*, 2007). Esto último es particularmente importante si se considera que el estudio de los rasgos funcionales está centrado en evaluar la función del rasgo y su interacción con el ambiente. Por lo tanto, los distintos rasgos pueden ser redundantes en el ambiente, es decir, el mismo rasgo puede ser compartido por diversas especies, sin tener necesariamente una relación taxonómica o filogenética directa. Esto es importante de remarcar pues, una diversidad taxonómica o filogenética alta no necesariamente indica la presencia de una diversidad funcional alta (Bagousse-Pinguet *et al.*, 2019; Keck *et al.*, 2014).

La diversidad funcional puede ser estimada de dos formas: mediante la caracterización de las especies de acuerdo con rasgos funcionales en común, para formar los denominados grupos funcionales y, a través del empleo de índices funcionales (riqueza, dispersión, equidad, divergencia funcional, así como otros) (Petchey & Gaston, 2006; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017; Villéger *et al.*, 2010b). Ambos métodos han permitido caracterizar en gran medida las funciones ecológicas de las especies, logrando mostrar un nuevo enfoque respecto a las expresiones tradicionales de la biodiversidad y sus componentes específicos (Mao *et al.*, 2021; Mouillot *et al.*, 2013b; Myers *et al.*, 2021).

En el primer caso, el método que se utiliza está basado en el uso de los rasgos o atributos funcionales ya sean fisiológicos, conductuales, anatómicos, ecológicos o morfológicos. Dichos atributos en su conjunto y, de manera comparada, permiten formar grupos funcionales. En donde cada uno agrupa a las especies de acuerdo con la similitud o disimilitud de los rasgos que comparten; además de que permite identificar las diferentes agrupaciones que se forman entre las diversas especies (Mihalitsis & Bellwood, 2021; Petchey & Gaston, 2006; Sgarlatta, 2015).

El otro método utilizado para estimar la diversidad funcional, utiliza índices funcionales, basados también en el uso de rasgos o atributos funcionales, pero, a diferencia de los grupos funcionales que se limitan a agrupar a las especies según sus rasgos, los índices permiten estimar la variabilidad de los rasgos dentro de la comunidad, tanto espacial como

temporalmente, resultando en una representación multidimensional de la comunidad. Algunos de los índices más utilizados son: la riqueza funcional (Fric), la equidad funcional (FEve), la divergencia funcional (Fdiv) y la dispersión funcional (Fdis) (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015a; da Silva *et al.*, 2019; Laureto *et al.*, 2015; Myers *et al.*, 2021).

Por otro lado, se ha observado que las actividades antrópicas alteran de forma gradual el papel ecológico de las especies ocasionando variaciones tanto de la composición taxonómica de las comunidades, como la funcionalidad de las especies dentro de la estructura comunitaria (Lin *et al.*, 2021a; Naeem *et al.*, 2009; Su *et al.*, 2021; Toussaint *et al.*, 2021; Villéger *et al.*, 2010b). Esto es particularmente importante en ecosistemas como los humedales costeros que, al ser tan dinámicos y heterogéneos, presentan una dinámica ecológica alta, pero también los hace vulnerables a alteraciones tanto naturales como antrópicas.

En México una de las principales zonas de humedales costeros se encuentra en el estado de Yucatán, formando parte de la Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán (RECMCNY). la cual cuenta con una extensión de 54 mil hectáreas, que incluye zonas, biotopos o ecosistemas de manglares, ciénagas, petenes. Los humedales costeros se caracterizan por ser ecosistemas de poca profundidad y de los biológicamente más productivos del mundo; estos ambientes suelen caracterizarse por contar con una disponibilidad constante o intermitente de agua, la cual proviene de dos fuentes primordiales: la continental y marina. Estos ecosistemas tienen importantes gradientes ambientales que se traducen en una amplia heterogeneidad espacial y temporal. Suelen ser ambientes eutróficos, donde se llevan a cabo una gran cantidad de procesos biogeoquímicos además de albergan una gran diversidad florística y faunística, dentro de la cual destaca el grupo de los peces, que utilizan dichos ambientes como importantes zonas de crianza, alimentación y reproducción (RAMSAR, 2005; González-Acosta *et al.*, 2015; Padilla-Serrato *et al.*, 2017; Romero-Berny *et al.*, 2021).

Los peces han sido considerados como el grupo de vertebrados más diverso (Nelson *et al.*, 2016) y tienen una gran importancia en los humedales costeros. Forman parte de prácticamente todos los eslabones de las redes tróficas y, en gran medida, determinan el transporte de materia y energía entre la zona costera y marina adyacente (Barneche *et al.*, 2014). Los peces poseen una gran capacidad adaptativa, que es producto de tres

principales factores: su herencia evolutiva, su diversidad morfoanatómica, que pueden estar ligada a su ontogenia o su genética, y, su morfología funcional (Bone & Moore., 2008; Reece *et al.*, 2013). La capacidad adaptativa de los peces les ha permitido habitar gran cantidad de ambientes acuáticos mostrando una gran diversidad morfológica, fisiológica y conductual (Bone & Moore., 2008; Helfman *et al.*, 2009).

Anteriormente se habló de los rasgos ecomorfológicos que son calculados a partir de métodos cuantitativos o cualitativos de los peces y que funcionan como predictores de funciones alimentarias, reproductivas, de desplazamiento, etc. Una forma utilizada para la obtención de éstas es mediante imágenes digitales. Gracias a que los peces poseen una estructura ósea, la observación de estructuras anatómicas y óseas mediante rayos X es relativamente fácil; mediante imágenes de este tipo se pueden estimar algunos índices ecomorfológicos, los cuales resultan útiles como rasgos funcionales ya sean de tipo cualitativo o cuantitativo, tanto a nivel individual como específico. Por ejemplo, características como el tamaño y posición de la boca, forma del cuerpo, forma de las aletas, así como, diámetro del ojo, longitud total, altura máxima, longitud del pedúnculo caudal entre otros, estos pueden asociarse con rasgos funcionales que suelen ser indicativos del tipo de nado, grupo alimentario, tipo de hábitat, etc. (Karpouzi & Stergiou, 2003; Palacios Salgado, 2019; Reece *et al.*, 2013; Sley *et al.*, 2009; Soares *et al.*, 2013). Si bien la medición de algunas de estas estructuras se puede realizar sin necesidad del uso de radiografías, éstas permiten capturar de manera digital detalles de la estructura morfo-anatómica y obtener mediciones de cada rasgo mediante programas especializados. Además de que los medios digitales cada vez son más comunes en los acervos científicos, por lo cual su uso promete ser un punto de partida para nuevas investigaciones, como lo es la colección accesoria ictiológica del instituto Smithsonian's "*X-ray Vision: Fish Inside Out*".

## **I. ANTECEDENTES**

El estudio de la diversidad funcional como rama de la biodiversidad no es totalmente nuevo. Pielou (1975) remarcaba la necesidad de incluir nuevos parámetros para evaluar la diversidad, considerando que los métodos usados en ese momento tomaban a las especies como iguales, dejando a un lado el impacto de las especies por separado. No fue sino hasta inicios de la década del 2000, que se profundizó en la teoría de la diversidad funcional. En este contexto Tilman (2001), acuñó el primer término para la diversidad funcional

definiéndola como “el valor y la variedad de las especies y rasgos del organismo que influyen en el funcionamiento del ecosistema”.

Trabajos como los de Mason *et al.* (2003) y de Petchey & Gaston (2002), sentaron las bases para el análisis de la diversidad funcional, proponiendo los primeros índices funcionales: el de diversidad funcional “FD” y de equidad funcional “FEve”. A pesar de que el desarrollo analítico de los rasgos funcionales avanzó gracias al desarrollo de algunos índices, la mayoría de los trabajos se limitaban a la clasificación por grupos funcionales (Dumay *et al.*, 2004; Mason *et al.*, 2005; Petchey & Gaston, 2006). Dumay *et al.* (2004) fueron de los primeros en incluir al grupo de los peces evaluando el agrupamiento de una comunidad, de acuerdo con sus rasgos funcionales logrando: catalogar a 21 especies en 10 grupos funcionales. En tanto que Mouillot *et al.* (2007) fueron los primeros en utilizar índices de diversidad a partir de los rasgos funcionales de peces obtenidos de caracteres morfológicos. No fue hasta las publicaciones de Laliberte & Legendre (2010) y de Villéger *et al.* (2008, 2010) que se generalizó empleo de índices funcionales en estudios comparativos de diversidad: taxonómica, filogenética y funcional (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015a; da Silva *et al.*, 2019; Laureto *et al.*, 2015; Montaña *et al.*, 2020; Mouillot *et al.*, 2013b). Sin embargo, a pesar de que existe un gran catálogo de índices funcionales (como FDis, FVas, FEve, RaoQ, FSpe, FRic, etc.), existen algunos trabajos que se limitan al uso de grupos funcionales para evaluar la diversidad funcional (Aguilar-Medrano & Vega-Cendejas, 2019; Dolbeth *et al.*, 2016; Herrera-Valdivia *et al.*, 2016). Una de las razones de esto último, se debe a que es un método que ha sido poco a poco refinado y presenta una gran facilidad en su metodología y resulta sencillo de explicar.

La estimación de la diversidad funcional ha seguido un proceso de desarrollo y mejoramiento continuo, y cada vez depende más del análisis multidimensional (Lin *et al.*, 2021a; Mao *et al.*, 2021; Myers *et al.*, 2021; Su *et al.*, 2021; Toussaint *et al.*, 2021). Estos análisis permiten integrar estas variables y darle un significado con mayor precisión acerca de la diversidad funcional en los sitios de estudio, o bien a nivel global. Prueba de ello son las continuas propuestas que han surgido con el paso de los años por ejemplo las publicaciones de Chao *et al.*, 2019; Johnson *et al.*, 2021 o Mouillot *et al.*, 2021a.

El grupo de los peces ha sido ampliamente estudiado en relación con su diversidad funcional debido a la heterogeneidad de formas que presenta, a la gran cantidad de rasgos

que se pueden obtener y a la importancia ecológica de las especies. Muchos estudios recientes abordan la descripción funcional del ambiente o bien la comparación entre comunidades, años o variables ambientales. Entre los trabajos más actuales podemos encontrar los de Henderson *et al.* (2020), Lin *et al.* (2021a), Mao *et al.* (2021), Montaña *et al.* (2020), Myers *et al.* (2021); Quimbayo *et al.* (2021) y Wei *et al.* (2021).

En el caso de México para el grupo de peces se han realizado trabajos principalmente enfocados a grupos funcionales. Por ejemplo, Bozec *et al.* (2008) en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, agruparon 160 especies de peces arrecifales en 28 grupos funcionales con base en rasgos y hábitos alimentarios, tamaño y tipo de locomoción. Por su parte, Aguilar-Medrano & Arias-González (2018) evaluaron la misma composición de especies, agregando una clasificación mediante morfometría geométrica, reportando resultados similares a los encontrados por Bozec *et al.* (2008). Mientras que Aguilar-Medrano & Vega-Cendejas (2019) llevaron a cabo un análisis multidimensional que permitió resaltar la importancia del grupo de los peces. Por medio del análisis cuatro características: zonificación, ensamble, estructura trófica y restricciones ambientales, a partir de lo cual, identificaron un gran número de grupos funcionales, (59 en total), dichos grupos estuvieron conformados por entre 1 a 22 especies cada uno.

Sin embargo, para los humedales costeros del estado de Yucatán, y en particular para la zona de estudio que aquí se menciona, no existe ningún estudio que aborde el tema de la diversidad funcional. Solo se conoce el registro taxonómico compuesto por 60 especies distribuidas en 12 órdenes, 32 familias y 45 géneros (Gallardo-Torres *et al.*, 2012).

## **II. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA**

Si bien los estudios enfocados a evaluar la diversidad, mediante el análisis de la riqueza de especies, aportan datos importantes; estos se limitan a expresar el número de entidades taxonómicas presentes en un área determinada. Sin embargo, el papel o rol funcional que desempeña cada una de las especies, no es considerado; por tanto, algunos procesos característicos de los ecosistemas, como el flujo de energía, el reciclaje de nutrientes o bien la estructura de las tramas tróficas no pueden ser evaluadas (Chillo *et al.*, 2011). El análisis de la diversidad funcional proporciona información muy importante sobre la composición, estructura y desempeño de las especies en el ambiente, permitiendo profundizar y entender con una mejor resolución los patrones de biodiversidad y cómo estos se ven influenciados



por diversas variables naturales o antrópicas, en distintas escalas espaciales y temporales (Mouillot *et al.*, 2013; Dolbeth *et al.*, 2016; Myers *et al.*, 2021; Quimbayo *et al.*, 2021).

Además, emplear métodos de análisis multidimensionales como los utilizados en este trabajo, permite entender no sólo la estructura de la comunidad sino relacionar las distintas dimensiones de la diversidad funcional (DF) y así agrupar a las especies que comparten cierto conjunto de rasgos funcionales. Esto es importante debido a que muchos procesos ecosistémicos dependen de la presencia de cada especie o grupo de especies ligadas funcionalmente por sus rasgos. Asimismo, identificar las especies que poseen rasgos únicos es relevante pues su ausencia en un sistema determinado es de gran preocupación ya que no existiría un remplazo funcional, provocando cambios en la estructura trófica (Aguilar-Medrano & Vega-Cendejas, 2019; Hughes *et al.*, 2005; Mihalitsis & Bellwood, 2021; Rice *et al.*, 2013; Wellard Kelly *et al.*, 2021).

Se debe enfatizar que la diversidad funcional (DF), no solamente permite explicar los patrones estructurales y de desempeño, sino además permite analizar la redundancia ecológica, lo cual a su vez puede proporcionar información sobre el grado de resiliencia que posee un ecosistema (Hughes *et al.*, 2005; Rice *et al.*, 2013; Schmitt *et al.*, 2020; Jaiswal *et al.*, 2021; Biggs *et al.*, 2020; Wellard & Kovalenko., 2021; Kelly *et al.*, 2021). Así, el estudio de la diversidad funcional permite describir el estado actual de los ambientes y pronosticar cómo pueden ser afectados en el futuro si se modifica su estructura trófica, al igual que puede brindar un acercamiento de cuán resiliente es el ambiente ante dichas afectaciones (Bender & Luiz, 2019; Mouillot *et al.*, 2014a).

### **III. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

- ¿Cuáles son los rasgos morfo-anatómicos más distintivos que permiten clasificar a las especies de peces presentes en La Carbonera?
- ¿Un ambiente heterogéneo como La Carbonera podrá dar lugar a la existencia de un menor o mayor número de grupos funcionales?
- ¿Cómo estará compuesta la diversidad funcional y cómo variará en escalas espaciales y temporales?

#### **IV. HIPÓTESIS**

- La gran diversidad de recursos tróficos, producto de la heterogeneidad ambiental que caracteriza a la laguna costera de La Carbonera, influye en la presencia de un número grande de grupos funcionales en la comunidad de peces de La Carbonera.
- Al ser un ambiente espacialmente heterogéneo y temporalmente dinámico, dentro de La Carbonera se presentarán variaciones espaciales y temporales de la diversidad funcional.

#### **V. OBJETIVOS**

##### **General**

- Evaluar la diversidad funcional de la comunidad de peces de La Carbonera mediante la obtención de rasgos morfo-anatómicos e índices funcionales.

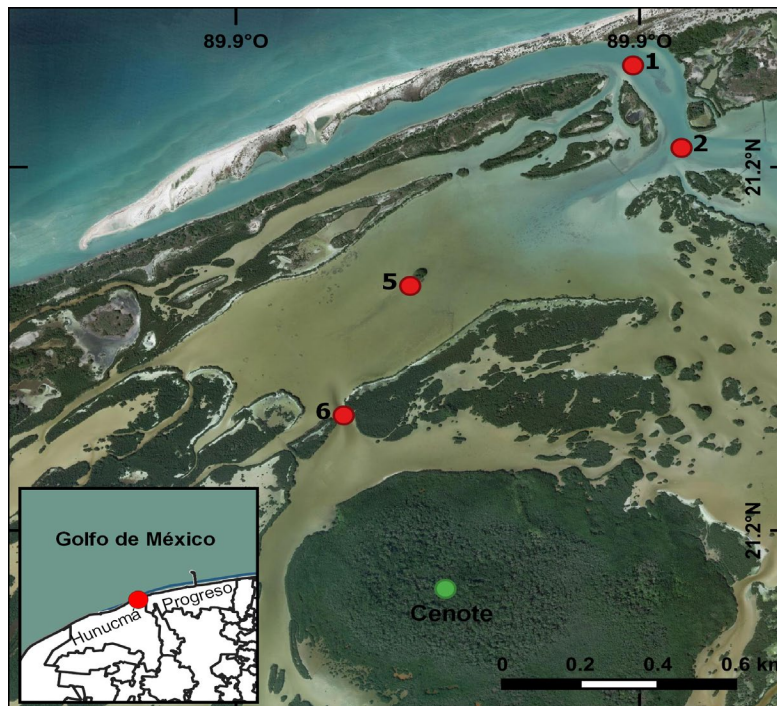
##### **Específicos**

- Identificar los rasgos morfoanatómicos y ecológicos que permitan clasificar a las especies que forman la comunidad de peces en La Carbonera, en grupos funcionales.
- Determinar la composición de grupos funcionales a partir rasgos morfoanatómicos y ecológicos que permitan describir la estructura funcional de las especies que habitan en La Carbonera.
- Caracterizar la diversidad funcional de la comunidad de peces mediante la formación de grupos funcionales y la obtención de índices de diversidad funcional.
- Determinar las variaciones espacio-temporales en la diversidad funcional presente en la comunidad de peces de La Carbonera.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El sistema lagunar de La Carbonera ( $21^{\circ}13'56''$  N,  $89^{\circ}53'30'$  O), se encuentra en el estado de Yucatán, ubicado en las coordenadas y forma parte de la Reserva de Ciénagas y Manglares de Yucatán. La formación de la laguna se remonta a 1988, cuando el huracán Gilberto abrió una brecha en la barra arenosa que divide la ciénaga y el mar. La laguna tiene una longitud aproximada de 4 km paralelos a la costa y cerca de 3.5 km en la parte más ancha. Se caracteriza por ser un cuerpo de agua somero, donde la profundidad no supera los 1.5 m, la temperatura del agua oscila de acuerdo con las épocas anuales entre los  $18^{\circ}$  y los  $35^{\circ}$  C, la salinidad varía tanto a lo largo del año y especialmente con valores de entre 20 y 40 unidades (Jerónimo *et al.*, 2012; Batllori-Sampedro *et al.*, 2016; Garza-Pérez & Ize-Lema, 2017).



**Figura 1.** Localización del sistema lagunar de la Carbonera, Yucatán. Los puntos rojos indican la localización de los 4 sitios de muestreo, el punto verde señala como referencia un cenote que aporta agua dulce al sistema.

## **Trabajo de campo**

Se realizaron cinco muestreos durante los años 2018 y 2019, abarcando las tres épocas climáticas características de la región: secas (septiembre y noviembre 2018), nortes (febrero 2019) y lluvias (abril y junio 2019). En cada campaña de muestreo se realizaron capturas biológicas en cuatro sitios de colecta a lo largo de ciclos de 24 horas (Figura 1).

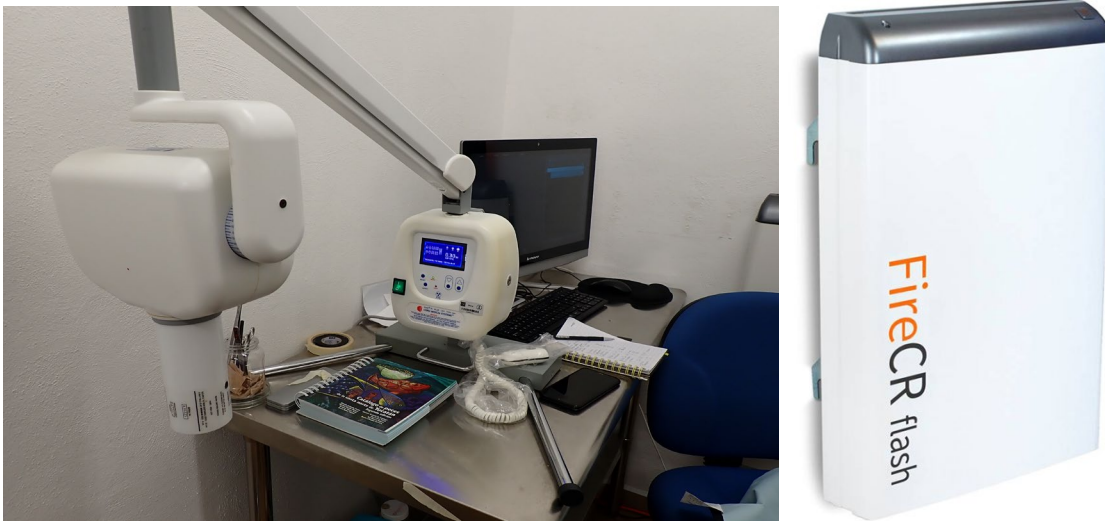
La captura de los organismos se realizó mediante arrastres con un chinchorro de 15 m de longitud y una abertura de malla de 3 mm (permisos de colecta SEMARNAT 31/k5-0021/04/19 y SAGARPA PPF/DGOPA-001/20). Los peces se fijaron con formaldehído al 10% y se etiquetaron con los datos de colecta (fecha, localidad, estación, hora de colecta). Los organismos fueron trasladados al laboratorio de Biología de la Conservación, UNAM, sede Parque Científico y Tecnológico de Yucatán, para su procesamiento.

## **Trabajo de laboratorio**

En el laboratorio, las muestras biológicas se lavaron con agua y los organismos se conservaron en alcohol al 70%. Los ejemplares fueron contabilizados, medidos mediante el empleo de un vernier electrónico TRUPER ( $\pm 0.01$  mm) y pesados con una balanza semianalítica ( $\pm 0.001$ g), así mismo, cada ejemplar fue determinado hasta nivel de especie siguiendo claves especializadas (Carpenter *et al.*, 2005; McEachran & Feckhelm, 2006; Miller *et al.*, 2009). Posteriormente se calculó la abundancia relativa de cada especie respecto al total de organismos recolectados para el periodo del estudio.

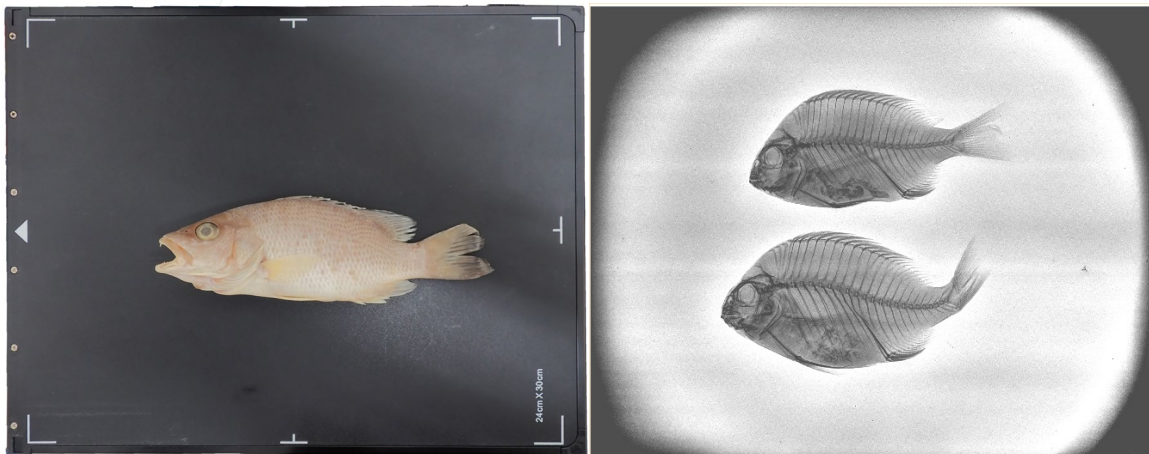
- **Toma de radiografías**

Para obtener el registro radiográfico se seleccionaron la mayor de cantidad posible de individuos de cada especie, tomando en cuenta únicamente a organismos de cada especie con longitudes totales mayores a 3 cm debido a que el equipo de radiología utilizado (Corix 70 plus-USV acoplado a un digitalizador FireCR Flash-50; Figura 2) tiene límites de resolución por lo que las imágenes de individuos de tallas más pequeñas no cuentan con la nitidez necesaria para este tipo de estudios. Además, los organismos seleccionados debían estar en buenas condiciones y no debían presentar deformidades visibles, esto con el fin de evitar medidas erróneas y/o radiografías no aptas para las mediciones (Zamudio *et al.*, 2015).



**Figura 2.** Equipo radiológico, Corix 70 plus-USV y digitalizador FireCR Flash-50

Las emisiones de rayos X del equipo Corix 70 quedan registradas en casetes especializados (Figura 3); las imágenes obtenidas son digitalizada mediante el aparato FireCR Flash-50. Las imágenes obtenidas fueron procesadas y editadas con el software Quantor-Vet+ y posteriormente con Photoshop 2020.



**Figura 3.** Casete especializado para digitalización de radiografías e imagen digital.

- **Datos morfométricos**

Considerando que las imágenes digitalizadas permiten mostrar solo un plano visual, para este trabajo se definieron 12 medidas morfométricas (tabla 1), las cuales estuvieron basadas en los criterios propuestos por Pease *et al.* (2012) y Zamudio *et al.* (2015). Estas medidas fueron obtenidas mediante la herramienta de medición digital provista por el

software libre ImageJ 1.53. La referencia de escala fue tomada propiamente desde las imágenes digitalizadas ya que el propio software Quantor-Vet+ cuenta con dicha función.

**Tabla 1.** Datos morfométricos registrados en este trabajo y las funciones ecológicas asociadas (tomado y modificado de Pease *et al.*, 2012 y Zamudio & Maldonado-Ocampo, 2015).

<b>Complejo estructural</b>	<b>Rasgo biométrico</b>	<b>Función ecológica asociada</b>
<b>Cuerpo</b>	<i>Longitud estándar LE</i>	Uso de hábitat y alimentación
	<i>Altura máxima del cuerpo AMC</i>	Locomoción y uso del hábitat
<b>Cabeza</b>	<i>Altura de la cabeza ALC</i>	Uso del hábitat, alimentación, posición en la columna de agua
	<i>Longitud de la cabeza LC</i>	
	<i>Longitud del hocico LHC</i>	
	<i>Área de ojo ARO</i>	
	<i>Longitud de la mandíbula superior a la faringe LF</i>	
<b>Pedúnculo caudal</b>	<i>Altura del pedúnculo caudal APC</i>	Locomoción
	<i>Longitud del pedúnculo caudal LPC</i>	
<b>Aletas</b>	<i>Longitud de la aleta dorsal LAD</i>	Locomoción
	<i>Longitud de la aleta anal LAA</i>	

Seguido del nombre del rasgo biométrico, en negritas se representa la abreviatura codificada.

- **Índices ecomorfológicos**

A partir de los datos morfométricos (tabla 1), se calcularon ocho índices ecomorfológicos (tabla 2), para cada ejemplar y posteriormente normalizados por especie, estos índices han sido propuestos y estudiados por diversos autores (Karpouzi & Stergiou, 2003; Palacios-Salgado, 2011; Albouy *et al.*, 2011; Reece *et al.*, 2013; Soares *et al.*, 2013). Estos índices pueden considerarse como rasgos funcionales predictores del grupo alimentario, locomoción y uso del hábitat (Reece *et al.*, 2013). Con el objetivo de evaluar la presencia de rasgos redundantes e identificar cuales debían ser removidos para evitar una disminución de la precisión en la posterior agrupación; se llevó a cabo un gráfico de correlaciones múltiples e el índice de Pearson. Las variables de colinealidad se identificaron con correlaciones mayores a (0.95) (Legendre & Legendre (1998, 2012). Este procedimiento se llevó a cabo en PRIMER v7.

**Tabla 2.** Índices ecomorfológicos, fórmulas, códigos utilizados y su función ecológica asociada.

<b>Índices ecomorfológicos</b>	<b>Fórmula</b>	<b>Función ecológica relacionada</b>
<i>Longitud relativa del pedúnculo caudal</i>	<b>LRpd</b> = LPC / LE	<i>Locomoción</i>
<i>Altura relativa del pedúnculo caudal</i>	<b>ARpc</b> = APC / AMC	<i>Locomoción</i>
<i>Profundidad relativa</i>	<b>PR</b> = AMC / LE	<i>Locomoción</i>
<i>Longitud relativa de la cabeza</i>	<b>LRCa</b> = LC / LE	<i>Alimentación</i>
<i>Altura relativa de la cabeza</i>	<b>ARCa</b> = ALC / AMC	<i>Alimentación</i>
<i>Área relativa del ojo</i>	<b>AReO</b> = ARO / (LE) <sup>2</sup>	<i>Alimentación</i>
<i>Longitud relativa del hocico</i>	<b>LRH</b> = LHC / LE	<i>Alimentación</i>
<i>Longitud relativa de la cavidad bucal</i>	<b>LRCB</b> = LF / LE	<i>Alimentación</i>

- **Rasgos funcionales**

Los rasgos funcionales pueden abarcar un gran número de caracteres como son los biométricos, fisiológicos, ecológicos, conductuales, ecomorfológicos, genéticos, etc. Por ello, la selección de rasgos funcionales y la cantidad de estos puede variar de acuerdo con distintos criterios y muchas veces varía entre autores (Petchey & Gaston, 2006). Por consiguiente, no existe un número definido, ni rasgos funcionales más aptos que otros. Sin embargo, en la literatura se han identificado algunos rasgos que guardan relación con alguna función. Por ejemplo, aquellos como de grupo alimentario o reproductivo, movilidad, conducta, etc., cuya selección se basa principalmente en tres factores: 1) conocimiento de los rasgos, 2) su justificación ecológica con importancia para las especies y, 3) la facilidad en la adquisición de los datos (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015a; Ladds *et al.*, 2018; Zamudio *et al.*, 2015).

En adición a los rasgos biométricos y ecomorfológicos (tablas 1 y 2), se agregaron siete rasgos ecológicos (tabla 3), esto debido a que estos contribuyen a diferenciar a las especies en relación a su desempeño y uso del hábitat. Para ello se realizaron consultas de literatura especializada (Petchey & Gaston, 2006; Zamudio *et al.*, 2015; Warren Jr. & Burr, 2020; Aguilar-Medrano *et al.*, 2020; Froese & Pauly, 2021). Esta información permitió ampliar el número de rasgos funcionales para las especies presentes en la Carbonera, con lo cual se logró robustecer el análisis de grupos y de diversidad funcional.

**Tabla 3.** Rasgos ecológicos utilizados para clasificar a las especies de la Carbonera

<b>P-B</b>	<b>PoCA</b>	<b>GT</b>	<b>MA</b>	<b>MCA</b>	<b>Amb</b>	<b>Card</b>
T	Ben	Carn	ZP	MorMan	Mar	Si
ST	Benp	Omni	D	Succ	Est	No
P	Pel	Detri	HV			
			O			
			Pis			
			ZB			

**P-B:** posición de la boca y capacidad protráctil (T: terminal, ST: subterminal, P: protráctil); **PoCA:** posición en la columna de agua. (Ben: bentónica, Benp: bentopelágica, Pel: pelágica); **GT:** Gremio trófico. (Carn: carnívoro, Omni: omnívoro, Detri: detritívoro); **MA:** modo de alimentación. (ZP: planctófaga, D: detritívoro, HV: herbívoro, O: omnívoro, Pis: piscívoro, ZB: bentófaga); **MCA:** método de captura del alimento. (MorMan: mordedura o manipulación, Succ: succión); **Amb:** tipo de ambiente. (Mar: marino, Est: estuarino; **Card:** formadores de cardumen).

- **Grupos funcionales**

Los grupos funcionales, fueron determinados a partir de los valores obtenidos para los índices ecomorfológicos de cada organismo, los cuales fueron sometidos a una normalización clásica, centrando sus valores en 0, al extraer el efecto del promedio y estandarizadas por su desviación estándar. Esto con la finalidad de evitar que unidades diferentes afecten por sus escalas a los resultados. Este procedimiento se llevó a cabo en PRIMER v7.

Los organismos recolectados en La Carbonera, fueron agrupados por especie para obtener valores promedio de cada rasgo por especie y elaborar una matriz de rasgos vs. especies (Figura 4). Entre los rasgos funcionales definidos para este estudio (tablas 2 y 3), se encuentran variables de tipo continuo y cualitativo, por lo cual fue necesario utilizar una metodología que permitiera considerar ambos tipos de variables. Para generar la matriz de disimilitud se decidió usar las propuestas metodológicas de Mouchet *et al.* (2010); Götzenberger *et al.* (2021) y de Bello *et al.* (2021), transformando las variables categóricas en variables de tipo comodín (o “dummy”), expresadas con valores binarios, es decir, presencia (1) o ausencia del rasgo funcional (2). Este procedimiento se llevó a cabo en el software RStudio (RStudio Team, 2020) utilizando la función “dummy” del paquete “FD” (de Bello *et al.*, 2021; Götzenberger *et al.*, 2021; Laliberté & Legendre, 2010).



	Rasgo <sub>1</sub>	Rasgo <sub>2</sub>	.....	Rasgo <sub>n</sub>
Sp <sub>1</sub>	Valores de los rasgos			
Sp <sub>2</sub>				
Sp <sub>3</sub>				
....				
Sp <sub>n</sub>				

**Figura 4.** Ejemplo del acomodo de datos para la generación de la matriz de disimilitud entre rasgos funcionales y especies.

Una vez obtenida la matriz con todos los rasgos (ecomorfológicos y ecológicos), ésta se transformó con el objetivo de que las variables (numéricas y cualitativas) tuvieran una escala de valores definida entre 0 y 1 a fin de delimitar una misma dimensionalidad. Las variables “dummy” fueron fraccionadas en 1/10, así mismo se realizó una transformación individual del área relativa del ojo (AReO) multiplicándola por 100. Este procedimiento se efectuó con el software Primer V7 y la tabla resultante de valores se presenta en la sección del anexo.

Para obtener la clasificación, de la cual derivó la formación de grupos funcionales, se aplicó un análisis de agrupamiento usando el coeficiente de distancia euclidiana y el algoritmo de agrupación por promedios, ya que este último promedia los valores del grupo de variables (rasgos funcionales). Con la finalidad de generar un perfil de similitud entre especies y determinar un agrupamiento estadísticamente confiable y evitar el mal usado “nivel de corte”, se llevó a cabo la rutina “SIMPROF” de tipo I (Clarke *et al.*, 2008) la cual examina, mediante el cálculo de permutaciones para cada variable, el conjunto de combinaciones entre variables y calcula si los valores de similitud observados en los datos son distintos a los esperados por el azar. (French *et al.*, 2013; Kaminsky *et al.*, 2018; Somerfield & Clarke, 2013). Finalmente, adicional al dendograma generado y como apoyo visual para presentar los resultados de manera gráfica se obtuvo un análisis de ordenamiento de escalamiento multidimensional no métrico (MDS-n).

- **Diversidad funcional**

Para estimar la variedad y composición de atributos funcionales, se estimaron cuatro índices funcionales multidimensionales de diversidad funcional, estos se calcularon para cada punto de muestreo; riqueza funcional “**FRic**”, equidad funcional “**FEve**” y divergencia

funcional “**FDiv**”, de acuerdo a lo propuesto por Villéger *et al.* (2008), además del uso del índice de dispersión funcional “**FDis**” propuesto por Laliberté y Legendre (2010).

La riqueza funcional “**FRic**”, cuantifica la cantidad del espacio funcional ocupado en relación con los rasgos funcionales. Este índice no toma en cuenta la abundancia de las especies, por lo que sus valores aumentan cuando los rasgos representados en la comunidad son distintos; valores bajos podrían indicar que algunos de los recursos potenciales no están siendo aprovechados.

La equidad funcional “**FEve**”, mide la homogeneidad entre las abundancias de las especies, en relación con los rasgos funcionales. Este índice toma valores entre 0 y 1 donde aquellos valores cercanos a 1 se presentan cuando la distribución de rasgos es homogénea dentro de la comunidad; pero disminuyen cuando los rasgos más comunes están representados por las especies más abundantes. Este índice toma en cuenta las abundancias relativas, por lo que valores cercanos al 0 podrían indicar que existe una subutilización de los recursos en el nicho.

La divergencia funcional “**FDiv**”, permite evaluar la distribución de los rasgos funcionales en función de las especies más dominantes y raras. Este índice también toma valores de 0 a 1 donde los valores cercanos a 0 se obtienen cuando las especies dominantes presentan también los rasgos más frecuentes mientras que cuando se acerca a 1 las especies dominantes tienen rasgos muy diferentes. Valores cercanos a 1 podrían indicar que las especies más abundantes no se encuentran compitiendo directamente debido a la diferencia de rasgos, mientras que los valores decrecen cuando las especies dominantes son muy similares en funcionalidad y por ende podría existir competencia por los recursos del ambiente.

La dispersión funcional “**FDis**”, permite calcular la heterogeneidad de los rasgos funcionales en el ambiente. Valores altos sugieren que existe especialización por parte de las especies en el uso de recursos; esto se debe a que poseen rasgos funcionales diferentes, que les permiten hacer uso de los recursos de una forma preferente u exclusiva (Mason *et al.*, 2003; Mouillot *et al.*, 2013c; Samuel *et al.*, 2020; Su *et al.*, 2021; Toussaint *et al.*, 2021; Villéger *et al.*, 2008, 2010b).

Los cálculos de los índices de diversidad funcional se llevaron a cabo con el lenguaje de programación R, usando el paquete “FD” (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté *et al.*, 2014). Los valores de los índices que no tienen una escala definida, fueron estandarizados a valores de 0 a 1, con la finalidad de que estos tuvieran una misma escala dimensional siguiendo la metodología propuesta por Villéger *et al.*, 2008; Laliberte & Legendre., 2010; Götzenberger *et al.*, 2021 y de Bello *et al.*, 2021).

Con la finalidad de observar el comportamiento espacial y temporal de la diversidad funcional dentro de La Carbonera, se estimó la abundancia relativa de los rasgos funcionales por sitio de muestreo. Seguidamente se estimó la similitud de Gower a la matriz de rasgos × muestras y estos valores fueron representados con escalamiento multidimensional métrico (MDS-m), Adicionalmente, se sometió a prueba la hipótesis nula de ausencia de patrones espaciotemporales mediante un análisis de similitudes ANOSIM (Clarke, 1993) y 9999 permutaciones. Además, para someter a prueba que la variación dentro de la composición de la funcionalidad espacial y temporal es homogénea, se aplicó una prueba de dispersión basada en distancias y permutaciones (Anderson, 2006) con la función *betadisper* del paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2020) la cual determina si uno o varios grupos se encuentran dispersos homogéneamente o si estos presentan variación de composición en función rasgos funcionales.

## RESULTADOS

### Estructura de la comunidad de peces de La Carbonera

Se recolectaron 5,999 organismos que corresponden a 34 de las 57 especies reportadas en el último listado realizado para la zona (Gallardo-Torres *et al.* 2012). La mayor abundancia relativa estuvo representada por las especies *Eucinostomus gula* (46.1%), *E. harengulus* (13.2%), *E. argenteus* (10.5%), *Floridichthys polyommus* (10.0%), *Sphoeroides testudineus* (4.6%) y *Mugil trichodon* (3.6%) (tabla 4). Dichas especies estuvieron distribuidas en 10 órdenes, 19 familias y 22 géneros; siendo el de orden de perciformes el más abundante con 10 representantes, de igual manera la familia gerreidae y el género *Eucinostomus*, fue el más abundante con 3 especies.

Para este trabajo se tomaron 243 radiografías de ejemplares, con un intervalo de talla de entre 37 y 367 mm, el número de ejemplares fue variable dependiente de la especie (tabla

4), dichas radiografías corresponden a 27 especies, dentro de las que destacan por un mayor número de individuos radiografiados: *E. gula*, *E. argenteus*, *E. harengulus* y *F. polyommus* (tabla 4).

**Tabla 4.** Especies, número de individuos capturados en la Laguna la Carbonera, Yucatán. Se especifica su abundancia relativa y número de ejemplares radiografiados.

<b>Especies</b>	<b>Organismos capturados</b>	<b>Abundancias relativas</b>	<b>No. Ejemplares radiografiados</b>
<i>Achirus lineatus</i>	94	1.57	5
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	5	0.08	23
<i>Caranx latus</i>	3	0.05	5
<i>Chaetodipterus faber</i>	2	0.03	2
<i>Chriodorus atherinoides</i>	46	0.77	8
<i>Cynoscion nebulosus</i>	3	0.05	3
<i>Eucinostomus argenteus</i>	631	10.52	21
<i>Eucinostomus gula</i>	2764	46.07	13
<i>Eucinostomus harengulus</i>	790	13.17	23
<i>Eugerres plumieri</i>	2	0.03	2
<i>Floridichthys polyommus</i>	603	10.05	11
<i>Fundulus persimilis</i>	117	1.95	28
<i>Harengula jaguana</i>	35	0.58	4
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	7	0.12	7
<i>Lagodon rhomboides</i>	49	0.82	10
<i>Lutjanus griseus</i>	25	0.42	16
<i>Mugil curema</i>	24	0.40	3
<i>Mugil trichodon</i>	216	3.60	13
<i>Poecilia velifera</i>	116	1.93	3
<i>Prionotus tribulus</i>	46	0.77	4
<i>Sphoeroides nephelus</i>	6	0.10	3
<i>Sphoeroides testudineus</i>	275	4.58	8
<i>Sphyraena barracuda</i>	9	0.15	3
<i>Strongylura notata</i>	67	1.12	12
<i>Strongylura timucu</i>	8	0.13	5
<i>Symphurus plagiusa</i>	13	0.22	5
<i>Synodus foetens</i>	43	0.72	6

Para el caso de la presencia y ausencia de las especies durante las campañas de muestreo, (tabla 5), se encontró que durante la temporada de lluvias se encontraron representadas todas las especies capturadas. En el muestreo del mes de noviembre se obtuvieron 25 especies, incluyendo a *Chaetodipterus faber* que no fue capturada en ningún otro mes, mientras que en el mes de septiembre se encontraron 16 especies donde se capturaron a dos especies no reportadas para otros meses (*Eugerres plumieri* y *Hyporhamphus unifasciatus*). Para el caso de la temporada de nortes, se encontraron 21 especies; por último, en la temporada de secas se encontró el menor número de especies (20 especies).

**Tabla 5.** Presencia y ausencia de especies durante la campaña de muestreo realizadas en la Laguna La Carbonera, Yucatán (ver anexo para codificación de especies).

	2018		2019		
	Lluvias		Nortes	Secas	
	Septiembre	Noviembre	Febrero	Abril	Junio
<b>Aline</b>	X	X	X	X	X
<b>Arhom</b>		X	X		X
<b>Clatu</b>		X	X		
<b>Cfabe</b>		X			
<b>Cathe</b>		X	X	X	X
<b>Cnebu</b>		X			
<b>Eargen</b>	X	X	X	X	X
<b>Egula</b>	X	X	X	X	X
<b>Eharen</b>	X	X	X		X
<b>Eplum</b>	X				
<b>Fpoly</b>	X	X	X	X	X
<b>Fpers</b>		X	X	X	X
<b>Hjagu</b>		X	X	X	
<b>Hunif</b>	X				
<b>Lrhom</b>	X	X	X	X	X
<b>Lgris</b>	X	X	X		
<b>Mcure</b>	X	X		X	X
<b>Mtric</b>	X	X	X	X	X
<b>Pveli</b>		X		X	
<b>Ptrib</b>	X	X	X	X	X
<b>Sneph</b>		X	X	X	
<b>Stest</b>	X	X	X	X	X
<b>Sbarr</b>		X	X		X
<b>Snota</b>	X	X	X	X	X
<b>Stimu</b>	X	X	X	X	
<b>Splag</b>		X	X		
<b>Sfoet</b>	X	X	X	X	X

Se marca con “X” la presencia de las especies, para cada temporada climática y los meses que las comprenden.

### Índices ecomorfológicos

A partir de los datos morfométricos, se calcularon 11 índices ecomorfológicos los cuales fueron tratados mediante una prueba de redundancia, esto mediante un gráfico *draftman plot* (Figura en anexos) y utilizando el coeficiente de correlación de Pearson (tabla 6) los resultados muestran que, en ningún caso, la asociación entre los índices presentan valores de  $r > 0.95$ , lo cual indica que no existe colinealidad entre las variables, por lo cual los índices ecomorfológicos fueron tratados como rasgos funcionales no redundantes.

**Tabla 6.** Coeficiente de correlación de Pearson para los índices ecomorfológicos.

	PR	LRCa	ARCa	AReO	LRpd	ARpd	LHRF	LROM	LRAD	LRAA	LRH
PR	1										
LRCa	-0.2038	1									
ARCa	-0.6717	0.6052	1								
AReO	0.6288	0.1106	-0.2867	1							
LRpd	-0.2660	0.1501	0.1234	0.2669	1						
ARpd	-0.6042	0.1708	0.2156	-0.4285	0.5977	1					
LHRF	-0.3649	0.9225	0.6322	-0.0502	0.0593	0.3046	1				
LROM	-0.3247	0.8924	0.7618	-0.1357	-0.0738	0.1687	0.9097	1			
LRAD	0.7784	-0.3480	-0.6048	0.3082	-0.5053	-0.7049	-0.4401	-0.4128	1		
LRAA	0.6279	-0.4003	-0.4524	-0.0260	-0.7410	-0.6675	-0.4275	-0.2923	0.8340	1	
LRH	-0.4147	0.7636	0.6434	-0.3552	-0.2353	0.2297	0.8748	0.9081	-0.3454	-0.1843	1

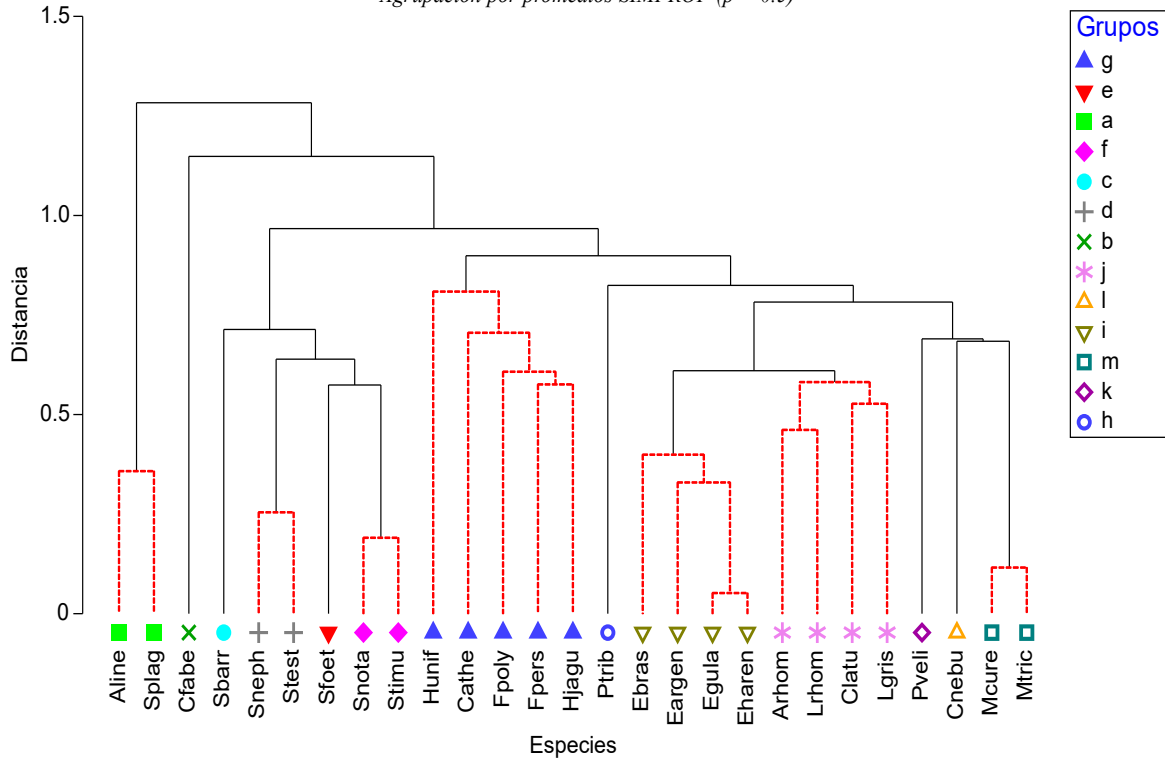
Correlación de Pearson ( $p < 0.05$ ), para valores redundantes  $r > 0.95$ .

### Rasgos y grupos funcionales

Por medio de una matriz de distancias euclidianas, generada a partir de 18 rasgos funcionales, (11 ecomorfológicos y 7 ecológicos), se obtuvo un dendrograma que permitió identificar las agrupaciones funcionales (Figura 5). Asimismo, el análisis (SIMPROF) ( $p < 0.5$ ) permitió definir con base en su significancia estadística, un total de 13 grupos funcionales. Seis de los cuales son monoespecíficos (*Chaetodipterus faber*, *Cynoscion nebulosus*, *Poecilia velifera*, *Prionotus tribulus*, *Sphyraena barracuda* y *Synodus foetens*) La tabla de los valores de las distancias se presenta en la sección de anexos.

## Grupos funcionales presentes en La Carbonera

Agrupación por promedios SIMPROF ( $p < 0.5$ )



**Figura 5.** Dendrograma de distancias utilizando el coeficiente de distancias euclidianas y el algoritmo de agrupación por promedios, en letras de la (a – m) se separan los diferentes grupos formados. . En líneas rojas se muestra el resultado del análisis de “SIMPROF”  $> 0.5$ .

- Grupo a: conformado por dos especies de peces planos, *Achirus lineatus* y *Symphurus plagiusa*, que comparten rasgos tanto morfológicos como ecológicos. Ambas especies se caracterizan principalmente por presentar cuerpos comprimidos, de hábitos bentónicos. Presentan valores altos de la longitud relativa de las aletas anal y dorsal, característica ligada a la locomoción, además de su aplanamiento dorso-ventral y su migración ocular, también ambas presentan dietas carnívoras bentófagas.
- Especie funcional b: *Chaetodipterus faber*. Esta especie se caracteriza por estar comprimida y presentar un cuerpo alto. Considerada como marina, llega a adentrarse en lagunas costeras, de hábitos bentopelágicos, presenta tipos alimentarios principalmente bentófagos con dietas omnívoras. Presenta valores altos de la profundidad relativa (PR) que indican poca maniobrabilidad del nado.

- Especie funcional c: *Sphyraena barracuda*, al igual que la anterior especie, se caracteriza por ser preferentemente marina que llega a adentrarse en lagunas costeras, presenta un cuerpo ligeramente elongado, de hábitos pelágicos, con una dieta carnívora piscívora, con valores bajos de profundidad relativa (PR) aunado a la forma de su aleta caudal que indican un nado dinámico, además de presentar valores altos de la longitud relativa del hocico (LRH) y la presencia de una mandíbula fuerte con dientes caninos, característica ligada a capturar presas de gran tamaño.
- Grupo d: *Sphoeroides nephelus* y *S. testudineus*, ambas son especies que taxonómicamente pertenecen al mismo género. Son bentopelágicas, con una dieta preferentemente carnívora bentófaga, preferentemente malacófagos y carcinófagos, ambas especies presentan cuatro fuertes placas dentales, son especies consideradas estuarinas no formadoras de cardúmenes, con valores altos del área relativa de los ojos (AReO), altura relativa de la cabeza (ARCa), así como la presencia de dientes modificados en placas dentarias y dientes faríngeos molariformes son características ligadas a la obtención de alimento.
- Grupo e: *Synodus foetens*, especie con cuerpo elongado y deprimido, catalogada para la zona estuarina, bentopelágica, con dietas carnívoras zoobentófagas y piscívoras, no se le considera formadora de cardúmenes, presenta valores bajos de índice de compresión (IC) y valores altos de la altura relativa de la cabeza (ARCa).
- Grupo f: *Strongylura notata* y *S. timucu*, especies que taxonómicamente pertenecen al mismo género. Ambas presentan un cuerpo y mandíbulas muy elongados, de hábitos bentopelágicos con una dieta reportada carnívora piscívora y bentófaga, se les considera especies estuarinas formadoras de cardúmenes, dentro de todas especies presentes en La Carbonera *S. notata* y *S. timucu* presentaron los valores más bajos del índice de compresión (IC) y los más altos de la longitud relativa del hocico (LRH) además de obtener valores altos de la altura relativa de la cabeza (ARCa) y de longitud relativa del pedúnculo caudal (LRpd), característica ligada fuertemente a una alto grado de movilidad.
- Grupo g: Fue el grupo con mayor número de especies con un total de cinco: *Hyporhamphus unifasciatus*, *Chriodorus atherinoides*, *Harengula jaguana*, *Floridichthys polyommus* y *Fundulus persimilis*, las primeras dos especies están relacionadas taxonómicamente y ambas presentan un cuerpo elongado, mientras que el resto



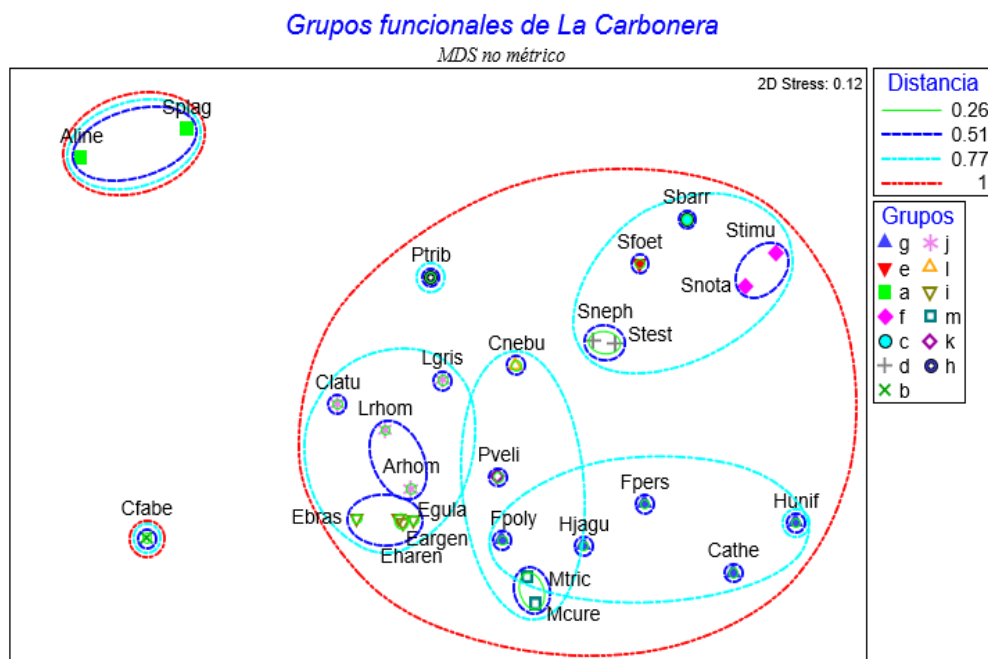
presentan una forma fusiforme. Las cinco especies son consideradas estuarinas formadoras de cardúmenes, en cuanto a su posición en la columna de agua *H. unifasciatus*, *C. atherinoides* y *H. jaguana* se les considera pelágicas, por el contrario *F. polyommus* y *F. persimilis* son consideradas bentopelágicas y omnívoras. *H. unifasciatus* es preferentemente planctófago, mientras que el resto de las especies son consideradas bentófagas. Las cinco especies presentan valores similares de la longitud relativa de la cavidad bucal (LRCB), altura relativa de la cabeza (ARCa) además *H. unifasciatus* obtuvo valores muy altos de la longitud del hocico, esto se debe a que esta especie posee una mandíbula inferior fuertemente elongada, característica muy distintiva de la familia a la que pertenece.

- Especie funcional h: *Prionotus tribulus*, es una especie catalogada preferentemente como marina, no formadora de cardúmenes, morfológicamente presenta un cuerpo ligeramente deprimido, muy estrechamente ligado al fondo con una boca en posición subterminal, con una dieta carnívora bentófaga, obtuvo valores altos de la altura relativa de la cabeza (ARCa) y área relativa del ojo (AReO).
- Grupo i: *Eugerres plumieri*, *Eucinostomus argenteus*, *E. gula* y *E. harengulus*. Estas especies pertenecen taxonómicamente a la familia Gerreidae, y las últimas tres son del mismo género, por lo que se podría esperar similitudes tanto ecológicas como ecomorfológicas. Estas especies presentan cuerpos fusiformes, además de compartir dietas principalmente carnívoras bentófagas, además de ser consideradas estuarinas y formadoras de cardúmenes, y presentar valores relativos similares en la longitud (LRCa) y altura de la cabeza (ARCa), longitudes relativa del pedúnculo (LRpc), de las aletas anal (LAA) y dorsal (LAD), del hocico (LRH) y de la cavidad bucal (LRCB), además estas cuatro especies presentan una cinesis craneal más desarrollada que les permiten tener una mayor capacidad de succión para su alimentación.
- Grupo j: *Archosargus rhomboidalis*, *Lagodon rhomboides*, *Lutjanus griseus* y *Caranx latus*, las tres primeras especies se caracterizan por presentar un cuerpo fusiforme mientras que *C. latus* presenta un cuerpo torpediniforme más hidrodinámico. Las cuatro especies comparten hábitos de vida reportados para lagunas costeras como preferentemente bentopelágicos *A. rhomboidalis* y *L. rhomboides* comparten una dieta reportada como omnívora bentofaga y planctófaga mientras que *L. griseus* y *C. latus* son reportados como carnívoros piscívoros bentofagos, presentan valores similares de

profundidad relativa (PR), longitud relativa de la cabeza (LRCa), área del ojo (AReO), longitud de la cavidad bucal (LRCB) y longitud relativa del hocico (LRH).

- Especie funcional k: *Poecilia velifera*, que presenta un cuerpo fusiforme comprimido, además de características de vida bentopelágica con una dieta reportada principalmente carnívora planctófaga, considerada una especie estuarina-dulceacuícola, formadora de cardúmenes, además presenta valores relativos altos en la altura del pedúnculo (ARpc), longitud de la aleta dorsal (LAA) y profundidad relativa (PR), características de una gran movilidad, pero poco nado activo.
- Especie funcional l: *Cynoscion nebulosus*, presenta un cuerpo ligeramente deprimido, especie reportada como estuarina y formadora de cardúmenes para la zona, ligada al fondo con una boca en posición subterminal, presenta una dieta carnívora principalmente carnívora bentófaga y piscívora, presenta valores bajos de la longitud relativa del hocico (LRH), por el contrario, son altos en la altura relativa de la cabeza (ARCa) y área relativa del ojo (AReO).
- Grupo m: *Mugil curema* y *M. trichodon* ambas especies pertenecen al mismo género taxonómico. Presentan un cuerpo elongado ligeramente comprimido, ligadas al fondo con boca en posición subterminal, con hábitos de vida bentopelágicos, tipo de dieta omnívora pero principalmente detritívora bentófaga, ambas especies son reportadas como estuarinas y formadoras de cardúmenes, presentan valores bajos de la longitud relativa del hocico (LRH) y en la longitud relativa del pedúnculo caudal (LRpc). Por último, presentan valores altos en la altura relativa de la cabeza (ARCa) y área relativa del ojo (AReO).

El análisis MDS-n realizado a partir de la misma matriz de distancias euclidianas (Figura 6), proporcionó la representación gráfica adecuada del conjunto de especies con un valor de stress de 0.12. Donde se muestra la ordenación definida por el MDS-n que permitió ubicar de modo espacial a los grupos funcionales identificados a través de este estudio; así como la afinidad de las especies a cada uno de ellos. En el gráfico derivado del MDS-n, se observa que los grupos funcionales a y b se alejan en el espacio del conjunto que integran a la mayoría de los grupos funcionales.



**Figura 6.** Análisis de escalamiento multidimensional (n-MDS) realizado para las especies de peces presentes en La Carbonera. Las líneas punteadas indican los valores de distancia producidos por el dendrograma.

Dentro de los grupos funcionales obtenidos, algunas de las especies que los componen no estuvieron representadas de manera uniforme durante el periodo de muestreo (tabla 7), ya que algunas de estas presentaron variaciones en su presencia y ausencia, modificando por ende la composición del grupo a lo largo del periodo de muestreo. Por ejemplo, las especies funcionales *Chaetodipterus faber* y *Cynoscion nebulosus*, del “grupo b” y “l” solo se encontraron en el mes de noviembre. En cambio, el “grupo d” conformado por *Sphoeroides nephelus* y *S. testudineus*, así como la especie funcional *Synodus foetens* (del “grupo e”) se encontraron presentes durante todo el periodo de muestreo.

**Tabla 7.** Presencia y ausencia de grupos funcionales a lo largo del periodo de muestro

Grupos funcionales	No. especies	2018		2019		
		Lluvias		Nortes	Secas	
		Septiembre	Noviembre	Febrero	Abril	Junio
<b>a</b>	2	X (1)	X	X	X (1)	X (1)
<b>b</b>	1		X			
<b>c</b>	1		X	X		X
<b>d</b>	2	X (1)	X	X	X	X (1)
<b>e</b>	1	X	X	X	X	X
<b>f</b>	2	X	X	X	X	X (1)
<b>g</b>	5	X (3)	X (1)	X (1)	X (1)	X (2)
<b>h</b>	1	X	X	X	X	X
<b>i</b>	4	X	X (1)	X (1)	X (1)	X (1)
<b>j</b>	4	X (2)	X	X	X (3)	X (2)
<b>k</b>	1		X		X	
<b>l</b>	1		X			
<b>m</b>	2	X	X	X (1)	X	X

Se marca con X la presencia del grupo funcional y entre paréntesis el número de especies ausentes dentro de ese grupo para ese momento de captura.

## Diversidad funcional

- **Índices funcionales**

Los índices funcionales estimados para la comunidad de peces, en cada sitio de muestreo (tabla 8), permitió determinar que los valores de riqueza funcional (FRic) fluctuaron entre 0.001 (en los puntos de muestreo 5 y 6 durante la temporada de lluvias), hasta valores de 0.64 y 0.51 (en la misma época, en los sitios 1 y 2, respectivamente). En cuanto a los valores de equidad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv) y dispersión funcional (FDis) los valores presentan una dispersión menor.

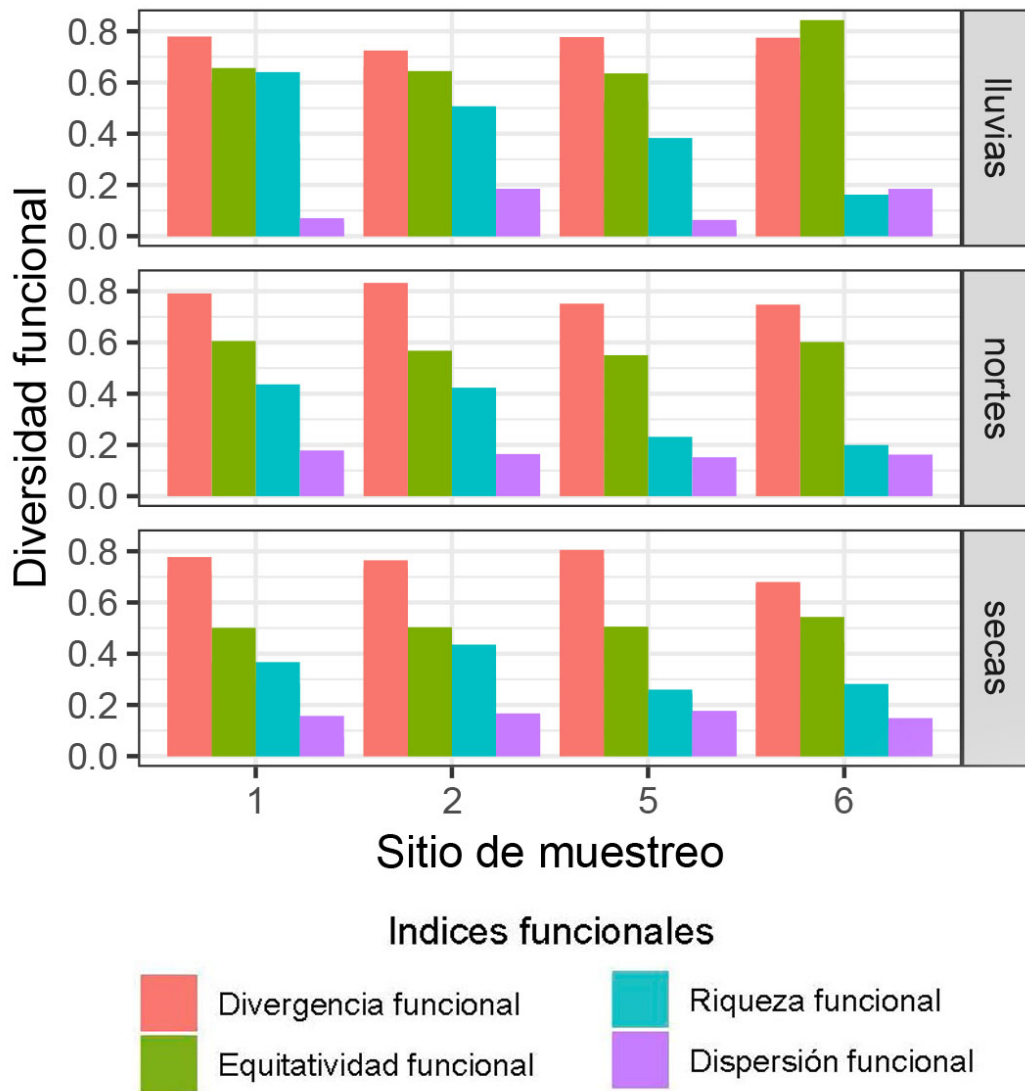
**Tabla 8.** Índices de diversidad funcional para cada sitio de muestreo de La Carbonera

Años	Temporada	Sitios	No. especies	Índices funcionales			
				FRic	FEve	FDiv	FDis
2018	Lluvias	1	13	0.36	0.77	0.66	0.16
		2	5	0.04	0.80	0.69	0.21
		5	7	0.001	0.74	0.74	0.14
		6	5	0.001	0.83	0.76	0.18
		1	15	0.64	0.75	0.80	0.20
		2	17	0.51	0.70	0.75	0.19
		5	15	0.38	0.71	0.76	0.13
		6	11	0.16	0.70	0.76	0.16
	Nortes	1	14	0.44	0.75	0.80	0.22
		2	14	0.42	0.74	0.83	0.22
5		12	0.23	0.75	0.78	0.21	
6		11	0.20	0.78	0.76	0.23	
2019	Secas	1	13	0.37	0.71	0.77	0.18
		2	14	0.44	0.69	0.74	0.19
		5	10	0.26	0.73	0.78	0.21
		6	9	0.28	0.71	0.72	0.19
		1	11	0.28	0.70	0.74	0.19
		2	14	0.30	0.74	0.78	0.19
		5	9	0.24	0.67	0.80	0.20
		6	8	0.23	0.73	0.71	0.19

Se observan los valores estandarizados de riqueza específica para cada sitio de colecta, además de los valores en una escala de 0 a 1, para cada uno de los índices funcionales: FRic: riqueza funcional; FEve: equitatividad funcional; FDiv: divergencia funcional.

- **Variación de la diversidad funcional dentro de la Carbonera**

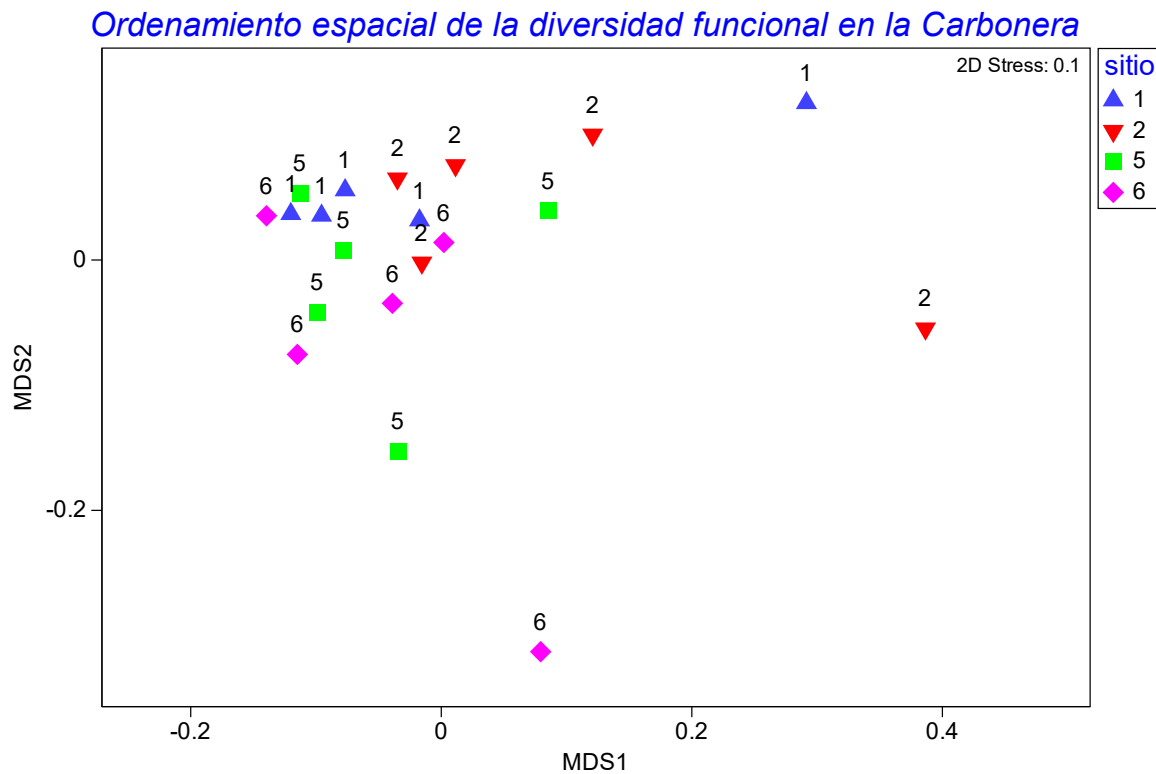
En la figura 7, presenta la variación de los valores de diversidad funcional obtenidos para la comunidad de peces de La Carbonera, en dicha figura se puede observar un gradiente de la riqueza funcional (FRic) que es mayor en los puntos cercanos a la boca de la laguna costera (sitios 1 y 2) y disminuye hacia el interior del cuerpo lagunar (sitios 5 y 6). Para los otros índices funcionales; la divergencia funcional (FDiv) y equidad funcional (FEve) presentaron los valores más altos, por el contrario, la dispersión funcional (FDis, tuvo los valores más bajos, sin embargo, en ninguno de estos tres índices se observó un patrón definido, manteniéndose valores constantes en los resultados durante todo el tiempo de muestreo.



**Figura 7.** Valores de los índices funcionales obtenidos para cada sitio de muestreo por cada temporada climática.

## Representación multidimensional de la diversidad funcional

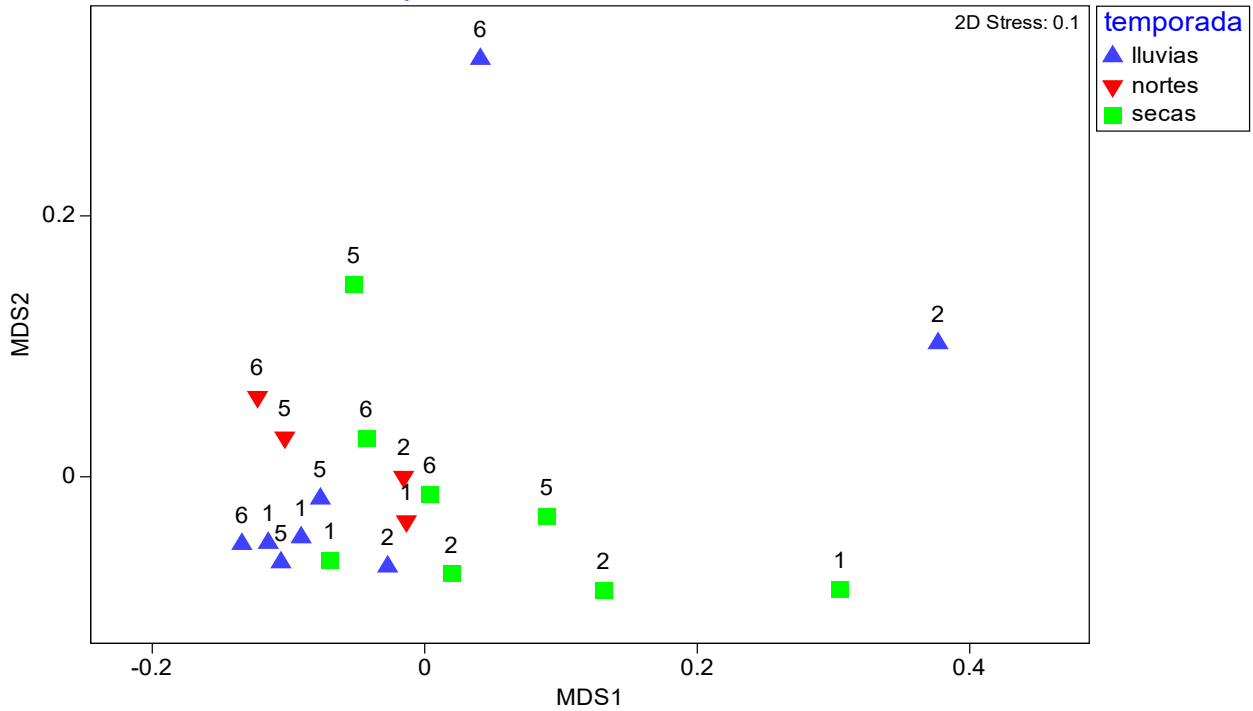
El análisis de ordenamiento de la distribución espacial de la diversidad funcional de La Carbonera (Figura 8), no muestra una distribución clara de agrupación espacial. Si bien algunos puntos del sitio 1, 2 y 6 se encuentran alejados del resto, estos no contribuyen a formar diferencias en la funcionalidad espacial, esto a que existe una alta homogeneidad entre el resto de los puntos de muestreo. El análisis de ANOSIM ( $R=0.07$  y  $p=50.3\%$ ) permitió determinar la ausencia de diferencias significativas en la diversidad funcional espacial de la Carbonera.



**Figura 8.** Análisis de escalamiento multidimensional métrico (MDS-m) de los sitios de muestreo dentro de La Carbonera, a partir de los rasgos funcionales ponderados.

Por otra parte, el ordenamiento de la distribución temporal de la diversidad funcional (Figura 9) indica un cierto patrón de cercanía entre los resultados obtenidos para las épocas de lluvias y *nortes*. Sin embargo, mediante el análisis de ANOSIM ( $R=0.05$  y  $p=21.1\%$ ), se determinó que no existe una diferencia significativa en la composición de la diversidad funcional entre temporadas climáticas dentro de La Carbonera.

### Ordenamiento temporal de la diversidad funcional en la Carbonera

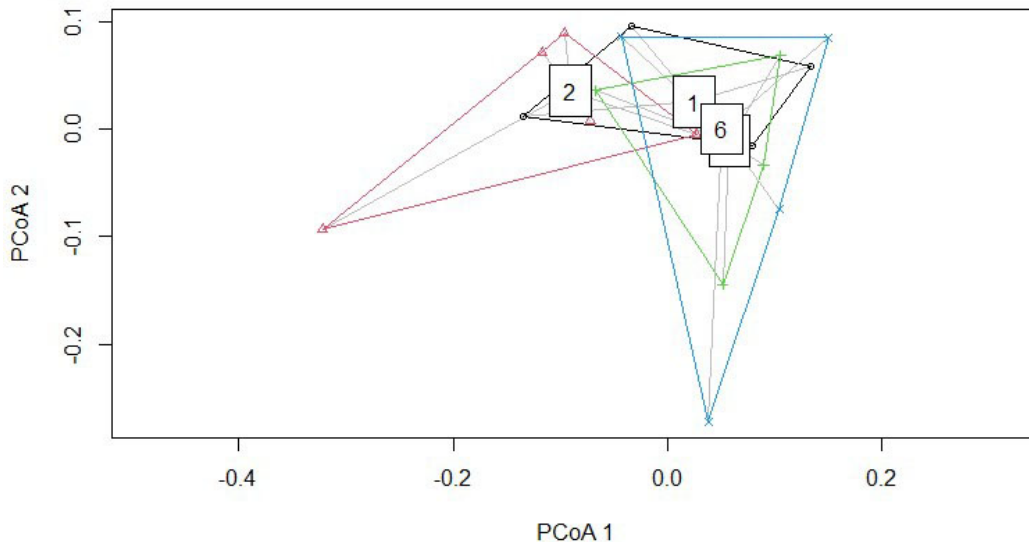


**Figura 9.** Análisis de escalamiento multidimensional métrico (MDS-m) para las tres temporadas climáticas de muestreo en La Carbonera.

Finalmente, la representación gráfica del análisis de homogeneidad en la dispersión multivariada, muestra que, para el caso de la variación espacial (Figura 10), el sitio de colecta 2 que se encuentra separado del resto de sitios de colecta. Sin embargo, los valores de  $F=0.05$ ;  $\rho=0.98$  indican que no existen evidencias estadísticas significativas de una diferencia espacial.



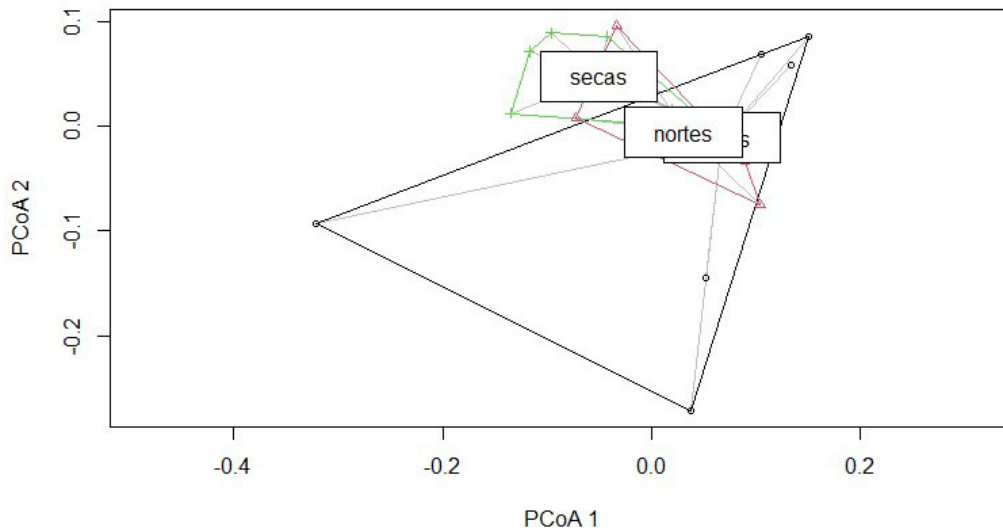
### VARIACION ESPACIAL DE LA CARBONERA



**Figura 10.** Gráfico espacial del análisis de homogeneidad multivariante de los sitios de muestreo correspondientes a la Carbonera, en líneas de colores se representa el casco convexo de cada sitio de muestreo.

Por otra parte, el análisis de homogeneidad multivariada para la variación temporal (Figura 11), muestra visualmente una cercanía entre las temporadas de lluvias y nortes, sin embargo, los valores estadísticos de  $F=0.5$ ;  $p=0.60$ , confirman los resultados del MDS-m (Figura 9), al demostrar que las diferencias entre las tres temporadas no son significativas.

### VARIACION TEMPORAL DE LA CARBONERA



**Figura 11.** Gráfico temporal del análisis de homogeneidad multivariante de las temporadas de muestreo correspondientes a La Carbonera, en líneas de colores se representa el casco convexo de cada sitio de muestreo.

## Discusión

En el presente trabajo se identificaron 27 especies de peces, que comparado con el último listado faunístico provisto por Gallardo-Torres *et al.*, (2012) comprenden el 48% de las especies reportadas para la zona; aunado a ello, el análisis de clasificación permitió agrupar estas especies en 13 grupos funcionales, de las cuales 6 son monoespecíficos; en cuanto a los índices funcionales, se observaron valores altos (<0.6) de equidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv), por el contrario se fueron bajos para la dispersión funcional (FDis) y variables en el caso de la riqueza funcional (FDiv); en cuando a los patrones espacio-temporales de los rasgos, no se lograron identificar diferencias significativas dentro de La Carbonera.

Uno de los posibles factores que influyeron en la obtención de un menor número de especies a las reportadas para la zona, fue que en el trabajo de Gallardo-Torres *et al.* (2012) se contempló una mayor extensión de área y tiempo de muestreo, por lo que la presencia y captura de las especies pudo verse influenciada por el diseño experimental. Además, se debe tomar en cuenta que muchas de las especies reportadas para la zona presentan una frecuencia de aparición ocasional o rara p.ej. *Lutjanus synagris*, *Cynoscion nebulosus*, *Sphoeroides spengleri*, *Sphyraena barracuda*, entre otras.

El diseño experimental de este trabajo se planteó con la finalidad de obtener la mayoría de las especies reportadas y, por ello, se realizaron campañas de muestreo en las 3 temporadas climáticas (*lluvias, secas y nortes*). Sin embargo, la presencia de algunas de estas especies se limita a periodos cortos de tiempo por lo que la oportunidad de obtenerlas en los muestreos se ve reducida.

Esto último se ve reflejado en la tabla 5, donde podemos observar la presencia y ausencia de las especies encontradas, siendo el muestreo correspondiente al mes de noviembre cuando se encontró la mayor riqueza de especies (25), mientras que los meses de septiembre y junio hubo una menor cantidad (16). Un mayor número de especies muestreadas para el mes de noviembre pudiese estar influido por ser una época de transición entre lluvias y secas, llegándose a encontrar una mayor profundidad de agua en las zonas costeras debido a las descargas de agua producto de las lluvias, lo que favorece una mayor entrada de especies principalmente marinas a cuerpos costeros (Perry *et al.*, 2018; O'Mara *et al.*, 2021), como pueden ser las especies *Chaetodipterus faber*, *Caranx*

*latus*, *Sphyraena barracuda*, *Archosargus rhomboidalis* o *Cynoscion nebulosus*, que fueron encontradas principalmente en temporadas de lluvias y *nortes* (Arceo-Carranza *et al.*, 2021).

Los cambios y variaciones dentro de La Carbonera permiten que especies con un alto grado de tolerancia a fluctuaciones ambientales como gradientes de temperatura, salinidad u oxigenación, tengan una distribución más amplia y una mayor dominancia. Por ejemplo, gran parte de los individuos capturados pertenecen a *Eucinostomus gula*, que alcanza el 46.0% de la abundancia relativa, mientras que *E. harengulus* un 13.1% y *E. argenteus* el 10.5% (tabla 4). Esto concuerda con lo reportado por anteriores trabajos en ambientes lagunares estuarinos de la zona, donde especies del género *Eucinostomus* se consideran entre las más abundantes, las cuales utilizan dichos ambientes como sitios de reproducción, crianza y alimentación, esta dominancia se debe principalmente a que este grupo de especies presenta características eurihalinas muy amplias, pudiendo incluso, llegar a tolerar condiciones hiperhalinas, (Pacheco *et al.*, 2010; Vega-Cendejas *et al.*, 2012; Bonilla-Gómez *et al.*, 2013; Correa & Vianna, 2016), por lo cual, pueden adaptarse a los cambios de salinidad característicos de estos ambientes. Por el contrario, se encontraron especies sumamente raras como *Caranx latus* o *Chaetodipterus faber* con una abundancia relativa de 0.05 y 0.03% respectivamente. Esta baja aparición puede deberse a que estas especies son de hábitos preferentemente marinos y solo entran ocasionalmente a las lagunas costeras por temporadas, para eventos principalmente alimentarios y cuando las condiciones ambientales se los permitan (Arceo-Carranza, D., & Vega-Cendejas, M, 2009; Albuquerque *et al.*, 2010; Espínola, A & Vega-Cendejas, M, 2016; Padilla-Serrato *et al.*, 2017).

Parte de esta variabilidad en la composición y dominancia de las especies permite que el análisis funcional sea útil a fin de hacer una aproximación de la estructura y dinámica de la comunidad de peces presentes en La Carbonera para las temporadas propuestas para este trabajo (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015b).

### **Diversidad funcional**

La funcionalidad dentro de la comunidad de peces fue abordada desde dos enfoques diferentes, el primero referente a la composición derivada de los grupos funcionales y el

segundo que incluyó el uso de cuatro diferentes índices (FRic, FEve, FDiv y FDis). Este planteamiento permite que el conjunto de la información obtenida proporcione información sobre la estructura y dinámica funcional de los peces presentes en La Carbonera.

## **Grupos funcionales**

La caracterización de las especies en grupos funcionales tiene como objetivo el uso de variables que permitan describir las características morfológicas o ecológicas de cada especie. En este contexto, los índices ecomorfológicos permiten realizar inferencias sobre la forma de uso de los recursos por parte de las especies tanto inter como intraespecíficamente (Nikolsky 1963; Lagler *et al.*, 1984; Fugi *et al.*, 2001; Zárate *et al.*, 2007; Bone & Moore, 2008; Sley *et al.*, 2009; Bohorquez, 2009; Sampaio & Goulart, 2011; Albouy *et al.*, 2011; Moreno, 2011; Reecht *et al.*, 2013; Soares *et al.*, 2013; Burress, 2015).

Algo que debe tomarse en consideración en trabajos sobre grupos funcionales es que, a pesar de existir una gran cantidad de trabajos referente a estos, el agrupamiento de las especies se rige por la elección del número de rasgos funcionales y la metodología de agrupación (Mouillot *et al.*, 2021b). Al no existir un consenso de qué rasgos son funcionalmente más importantes o cuáles facilitan la interpretación biológica, se vuelve necesario ser flexibles a la hora de elegir el tipo y número de rasgos, así como la metodología de agrupación (Stuart-Smith *et al.*, 2013; Rincón-Díaz *et al.*, 2018; de Bello *et al.*, 2021; Götzenberger *et al.*, 2021). Si bien este carácter hasta cierto punto subjetivo complica poder realizar comparaciones robustas entre diversos trabajos, esto apoya la idea de varios autores de buscar un consenso sobre que rasgos funcionales son más útiles. Sin embargo, la poca o inexistente información biológica de muchas especies, provoca que exista un vacío de información y por ende el encontrar rasgos funcionales que sean de utilidad ecológica es una tarea sumamente complicada.

Por ello, en este trabajo se decidió utilizar un método de agrupación más integral. Se usó la agrupación de vínculos promedio (UPGMA) ya que conserva la mayoría de las distancias iniciales en un espacio dimensionalmente reducido (Mérigot *et al.*, 2010). Además, se utilizó el análisis SIMPROF que permitió validar estadísticamente el número de grupos (Clarke *et al.*, 2008; French *et al.*, 2013; Ladds *et al.*, 2018; Mouillot *et al.*, 2021c). Esto último es importante ya que una problemática generalizada en la formación de clústers es que el número de grupos formados depende de la definición arbitraria del nivel de corte. Por ello, el

uso de innovaciones estadísticas como SIMPROF confieren robustez a la formación de los agrupamientos de las especies (Fonseca & Ganade, 2001; Herrera-Valdivia *et al.*, 2016; Mouillot *et al.*, 2021c).

Siguiendo la metodología propuesta por Zamudio *et al.* (2015) se seleccionaron los rasgos funcionales comunes entre las especies muestreadas para obtener variables presentes en todas las especies, mismas que podrán ser usadas en otros estudios de este tipo. Se utilizaron 13 rasgos funcionales de los cuales ocho fueron ecomorfológicos y siete ecológicos; para el primer tipo de rasgos se utilizaron algunos de los sugeridos en los trabajos de Albouy *et al.*, (2011), Reece *et al.* (2013), Soares *et al.* (2013) y Zamudio *et al.* (2015), los cuales se encuentran ligados esencialmente con funciones de locomoción y alimentación. Éstas son relevantes para caracterizar el tipo y el uso de recursos, además reducen la posibilidad de utilizar rasgos redundantes que tengan efectos en los resultados (Laliberte & Legendre, 2010; de Bello *et al.*, 2013, 2021). El análisis de correlación de Pearson permitió identificar el conjunto de rasgos adecuado para el análisis (tabla 1).

Adicional a los rasgos ecomorfológicos, se decidió complementar la información con el uso de siete rasgos ecológicos, entre ellos: posición en la columna de agua, método de alimentación, tipo de ambiente donde se encuentre con mayor regularidad o tipo de dieta reportadas para la zona (Carpenter *et al.*, 2002; Elliott *et al.* 2007; Miller *et al.*, 2009; Arceo-Carranza *et al.*, 2013; Arceo-Carranza & Chiappa-Carrara, 2015; Pessanha *et al.*, 2015; Potter *et al.* 2015; Robertson *et al.*, 2019; Tomelleri *et al.*, 2020; Warren Jr. & Burr, 2020; Aguilar-Medrano *et al.*, 2020; Froese & Pauly, 2021).

El conjunto de variables ecológicas y ecomorfológicos permitió definir 13 grupos funcionales (figura 5 y 6), dentro de los cuales 6 son monoespecíficos, es decir, están integrados por una sola especie (*Chaetodipterus faber*, *Sphyraena barracuda*, *Synodus foetens*, *Prionotus tribulus*, *Poecilia velifera* y *Cynoscion nebulosus*). El resto de los grupos estuvo integrado de entre 2 a 5 especies.

Es necesario recalcar la importancia del número de especies presentes dentro de cada grupo funcional ya que, de acuerdo con la teoría de la diversidad funcional, aquellas agrupaciones en donde se encuentra una mayor cantidad de especies presentan una mayor redundancia funcional (Nyström, 2005; Mouillot *et al.*, 2014; Córdova-Tapia & Zambrano,

2015; Kang *et al.*, 2015), es decir, son más resistentes ante cambios en su composición ya que la ausencia de una o varias especies producto de factores como la degradación de hábitat, variaciones en el clima, efectos estacionales, etc. podría ser mitigada por el resto de especies del mismo grupo que cumplen roles funcionales similares (Aguilar-Medrano *et al.*, 2019). Por el contrario, agrupaciones con un número reducido de especies, que normalmente se les consideraría como poco comunes o “raras”, son de particular interés ya que pueden estar confiriendo una identidad funcional particular o única al ambiente.

Tomando en cuenta lo anterior, y de acuerdo a lo reportado por Córdova-Tapia & Zambrano en 2016, La Carbonera presenta tres grupos funcionales con redundancia, siendo estos el grupo funcional “g”, conformado por las especies *Chriodorus atherinoides*, *Floridichthys polyommus*, *Fundulus persimilis*, *Harengula jaguana* e *Hyporhamphus unifasciatus*; el grupo “i”, conformado por *Eugerres plumieri*, *Eucinostomus argenteus*, *E. gula* y *E. harengulus*, el último grupo “j”: comprende a *Archosargus rhomboidalis*, *Caranx latus*, *Lagodon rhomboides* y *Lutjanus griseus*, el resto de grupos, presentan una menor cantidad de especies, además entre ellos se encuentran seis que son monoespecíficos.

Aunado a lo anterior, los estudios arrecifales en el Caribe mexicano de Córdova-Tapia & Zambrano (2016) y Aguilar-Medrano *et al.* (2018) reportaron 8 y 28 grupos funcionales respectivamente, dentro de los cuales se encontraron algunos que contenían pocas especies (de 1 a 5), teniendo reportados 8 grupos con menos de 5 especies en el primer trabajo y 22 en el segundo, lo cual nos indica que, al menos, hasta cierto punto la presencia de grupos funcionales con pocas especies, es frecuente al menos para estas zonas de estudio.

La teoría de la diversidad funcional ahonda en que la pérdida o ausencia de estas especies “raras” podría provocar afectaciones en la trama trófica del ecosistema (Bueno-Pardo, *et al.*, 2018; Aguilar-Medrano *et al.*, 2019). Por ejemplo: Toussaint *et al.*, (2016), reportó que la pérdida de algunas especies provoca una menor disponibilidad de alimento para algunos grupos depredadores como lo son las aves, que son un grupo altamente representativo en los hábitats costeros, esto anterior podría ser el caso de La Carbonera, donde el grupo de las aves tiene una gran importancia en la estructura trófica (Chablé-Santos & Sosa-Escalante, 2010; Chiappa-Carrara *et al.*, 2017).

Por lo anterior, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que los grupos funcionales presentes en de La Carbonera, son diversos en su composición funcional, sin embargo también son poco redundantes, ya que únicamente tres de los 13 grupos presentan una riqueza de al menos 3 especies, lo cual podría favorecer que cambios en la composición funcional de algunos de ellos sobre todo de las especies raras, provoquen afectaciones en las redes tróficas o bien directamente en la resiliencia del ambiente (Mouillot *et al.*, 2013b; Córdova-Tapia & Zambrano, 2016; Aguilar-Medrano *et al.*, 2019). Además, de acuerdo con Fonseca & Ganade (2001), las comunidades que presentan una menor cantidad de grupos funcionales y que estos estén compuestos por una gran riqueza de especies suelen, teóricamente, ser más estables y resilientes antes perturbaciones ambientales.

Lo anterior debe tomarse con cautela, ya que la propia dinámica de La Carbonera induce variaciones en su composición faunística tanto en escalas nictémeras como estacionales (Arceo-Carranza *et al.*, 2021). Dentro de la información sobre la presencia y ausencia de especies (tabla 5) y grupos funcionales (tabla 7), se aprecia que la ocurrencia de las especies en cada grupo funcional o la de las especies funcionales únicas, es variable a lo largo del periodo de muestreo. Por ejemplo, resalta el caso del grupo formado por las especies únicas *Synodus foetens* y *Prionotus tribulus* que se encontraron presentes durante todo el tiempo que abarcó este estudio. En cambio, grupos como el conformado por las especies *Hyporhamphus unifasciatus*, *Chriodorus atherinoides*, *Harengula jaguana*, *Floridichthys polyommus* y *Fundulus persimilis*, mostró variaciones en su composición: en el mes de septiembre, 3 especies estuvieron ausentes y, en el resto de los meses, 1 especie estuvo ausente.

Por lo tanto, podemos inferir que la propia dinámica funcional del ambiente altera la composición faunística (Córdova-Tapia & Zambrano, 2016) provocando variaciones en la adición o ausencia de grupos funcionales. Ello no necesariamente implica que exista pérdida de funcionalidad causada por perturbaciones antrópicas o ambientales (Miranda *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2013a) y más adelante se detallan las variaciones funcionales tanto temporales como espaciales.

Si bien las agrupaciones que pudieron ser definidas como parte de los resultados de este estudio están formadas por especies que tienen afinidad taxonómica, se debe remarcar que

los grupos funcionales no depende de dicha afinidad (Córdova-Tapia & Zambrano, 2016; Toussaint *et al.*, 2016). Así, es posible encontrar, en un mismo grupo, especies alejadas taxonómicamente que, sin embargo, presentan rasgos funcionales similares (Dumay *et al.*, 2004; Córdova-Tapia & Zambrano, 2016; Reece *et al.*, 2013).

### **Índices funcionales y variaciones espacio-temporales**

Dentro de los valores obtenidos para los índices funcionales (tabla 8), se pudo observar que la riqueza funcional (FRic) presenta un intervalo de valores más amplio, los valores más bajos (0.001) encontrado en los puntos de muestreo 5 y 6 en la época de lluvias; estos bajos valores de FRic, podrían ser causado debido a que en los sitios 5 y 6 para dicha temporada únicamente se capturaron para el primero siete especies (*Eugerres plumieri*, *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, *Sphoeroides testudineus*, *Strongylura notata* y *S. timucu*) que de acuerdo a los grupos funcionales corresponden solo 3 grupos diferentes; para el sitio 6 se capturaron 5 especies (*E. argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, *Sphoeroides testudineus*, *Strongylura notata*) que nuevamente corresponde a solo 3 grupos funcionales.

Por el contrario, el valor más alto encontrado (0.64) corresponde al sitio 1 de la misma temporada, donde se encontraron 15 especies (*Achirus lineatus*, *Archosargus rhomboidalis*, *Chaetodipterus faber*, *Chriodorus atherinoides*, *E. argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, *Harengula jaguana*, *Floridichthys polyommus*, *Lutjanus griseus*, *Prionotus tribulus*, *Sphoeroides testudineus*, *Strongylura notata*, *Symphurus plagiusa* y *Synodus foetens*) que corresponden a 9 grupos funcionales, por lo que de manera general podemos deducir que al menos en estos puntos, un mayor número de grupos funcionales se encuentra ligado al aumento de FRic.

Adicionalmente, se pueden observar valores descendentes de FRic en las tres temporadas de acuerdo con un gradiente espacial desde la boca de entrada a la laguna hacia la cabecera. Esto sugiere que los sitios más cercanos a la cabecera (1 y 2, figura 1), que se encuentran conectados de manera permanente con el mar adyacente, favorece la mayor presencia de especies de afinidad marino-estuarina y, por ende, con una mayor variación de rasgos funcionales, aumentando los valores de FRic (Hitt & Chambers, 2014; Rincón-Díaz *et al.*, 2018).



Asimismo, podría suponerse que las especies dominantes posean rasgos que, si bien son propios de organismos generalistas, también son por sí mismos “únicos”. Los valores elevados de abundancia de algunas especies les permiten aprovechar un conjunto de recursos con mayor dominancia. Es decir, la presencia de una o varias especies “raras” no necesariamente refleja cambios en la FRic; ésta depende en mayor medida de la heterogeneidad de rasgos presentes en ese momento (Fonseca & Ganade, 2001; Chapman *et al.*, 2018; Mouillot *et al.*, 2014b).

De acuerdo a Zhang *et al.*, (2021), la heterogeneidad de rasgos y en particular los de aquellas especies poco comunes o raras, podrían estar contribuyendo con rasgos poco comunes, a través de los cuales se esperaría un aumento en la FRic, en el caso de La Carbonera, para la temporada de lluvias que presentó los valores más altos de FRic podemos encontrar especies que no fueron encontradas en el resto de temporadas (*Chaetodipterus faber*, *Eugerres plumieri* y *Hyporhamphus unifasciatus*), estas especies podrían estar asociadas al aumento de FRic en La Carbonera.

Como lo reportan Hitt & Chambers (2014) la eutrofización o degradación del hábitat, son factores que propician valores bajos de FRic; por lo que, de modo general, se puede determinar que las condiciones abióticas del ecosistema, modulen los cambios en la FRic, tanto espacial como temporalmente (Miranda *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2007b). Esto se ha explicado como el filtrado de nicho, producto de las condiciones físicas y químicas causadas por la mezcla de agua de la laguna y del mar, lo que, de acuerdo a la temporalidad y propia dinámica ambiente, permite que la boca de la laguna presente una mayor variedad de especies. Por el contrario, las zonas más alejadas de la boca de la laguna, que presentan características particulares, limitan la presencia de algunas especies (Villéger *et al.*, 2010a; Lin *et al.*, 2021).

Los valores bajos (>0.2) de la dispersión funcional (FDis) en La Carbonera, obtenidos para las tres temporadas características de la zona de la región de Yucatán, indican que los rasgos funcionales de las especies son homogéneos. Ello, a su vez, implica valores altos de redundancia por lo que, a pesar de existir variaciones en la composición de especies, éstas presentan un conjunto de rasgos similares (Kang *et al.*, 2015; Taupp & Wetzel, 2019). Esto se ve nuevamente relacionado con la teoría de filtrado de nicho, ya que se podría esperar que los peces de La Carbonera al estar expuestos a condiciones ambientales

similares, presenten, al menos en gran medida rasgos funcionales homogéneos, adaptados para explotar los recursos de dicho ecosistema (Mouchet *et al.*, 2010b).

En contraste con lo reportado en estudios funcionales en sistemas arrecifes (ej. Stuart-Smith *et al.*, 2013; Mora *et al.*, 2016; Rincón-Díaz *et al.*, 2018), donde se han determinado altos valores de FDis ( $< 0.7$ ), se establece, que en estos casos existe una gran variabilidad de rasgos y por ende solo un pequeño grupo de especies comparten nichos tróficos similares, por el contrario, los resultados de este estudio se encontraron valores relativamente bajos de FDis ( $> 0.2$ ). De acuerdo a la teoría funcional, en los ambientes arrecifales, existe una mayor dinámica y productividad del sistema al existir una mayor riqueza de especies icticas, pero también se incrementa su vulnerabilidad a las perturbaciones debido a la poca redundancia, en el caso de La Carbonera, podría deducirse que, de acuerdo a la homogeneidad de rasgos, existe redundancia funcional, favoreciendo de acuerdo a las hipótesis de Albouy *et al.* (2011); Mouillot *et al.* (2013<sup>a</sup>); Biggs *et al.* (2014b) (2020) y Schmitt *et al.* (2020) resistencia ambiental ante perturbaciones, ya sea de manera natural o antrópica.

En cuanto a los valores calculados de divergencia funcional (FDiv), para La Carbonera estos fueron altos para todas las temporadas, esto basado en el principio del índice, nos indicaría, que las especies con los rasgos menos frecuentes o “raros” son también las más abundantes dentro del ambiente, además de que este índice es sensible al aporte de abundancia de las especies, en este sentido podemos verlo correlacionado con las especies del género *Eucinostomus*, dentro del que se encontramos a las especies mas dominantes dentro de La Carbonera (tabla 4), y que además conforman grupo funcional (Figura 5). En este sentido se reportan valores altos de equitatividad funcional (FEve), ( $< 0.6$ ), resultados similares se ha relacionado con el principio de exclusión competitiva (Hitt & Chambers, 2014), ya que valores altos de FEve se asocian con un mayor número de rasgos homogéneos,

Sin embargo, esta tendencia de valores altos de FDiv y FEve, también puede ser producto de una baja FRic que limita la variabilidad de rasgos. De acuerdo a lo propuesto por Zhang *et al.* (2021a), la presencia de un gran número especies dentro de una comunidad de peces proporcionara una mayor cantidad rasgos funcionales y por tanto podrían existir variaciones más notorias tanto de FDiv y FEve.

## Variaciones espacio temporales

Una de las hipótesis de este estudio está relacionada con el hecho que, al ser un ambiente dinámico y heterogéneo, se presentarían variaciones funcionales tanto espacial como temporalmente en la comunidad de peces de La Carbonera. Sin embargo, no hubo diferencias estadísticamente significativas de la funcionalidad temporal y espacial para el periodo de muestreo (Figuras 8 y 9).

Si bien en La Carbonera se observaron variaciones en la presencia y ausencia, tanto de especies como de grupos funcionales (tablas 5 y 7), éstas no tuvieron un efecto en la diferenciación de la diversidad funcional en la escalas temporal y espacial aquí analizadas. Es decir que, a pesar de existir diferencias en la composición taxonómica, la distribución y combinación de rasgos funcionales en la comunidad de peces en este ambiente se mantuvo estadísticamente similar a lo largo del 2018 y 2019. Esto contrasta con lo reportado por Mouillot *et al.* (2007) y Passos *et al.* (2016), quienes encontraron en sus sitios de estudio un aumento en funcionalidad (valores más altos de FRic y FDis) durante la temporada de lluvias, producto de una mayor conectividad con el ambiente marino y de una mayor diversidad de especies; en el caso de La Carbonera, aunque se observó un gradiente de FRic para la temporada de lluvias a nivel espacial y temporal, la riqueza funcional no presentó diferencias significativas.

Como se mencionó con anterioridad es probable que la variabilidad de condiciones ambientales module la presencia y abundancia de las especies. Por ende, el conjunto de estas permita o limite una mayor distribución de especies, uso de recursos y de rasgos funcionales, lo cual influye directamente en los índices de diversidad funcional (Passos *et al.*, 2016). La dinámica ambiental característica de los estuarios y lagunas costeras provoca que estos ambientes alberguen un número reducido de especies y por ende rasgos menos heterogéneos, por lo que suelen encontrarse valores bajos de FDis, como en es el caso de La Carbonera, sin embargo, resultados similares pueden encontrarse en ambientes con una gran riqueza de especies pero que presentan pocas diferencias en los rasgos funcionales que las caracterizan (Mouillot *et al.*, 2014b; Casatti *et al.*, 2015; Kang *et al.*, 2015; Taupp & Wetzel, 2019).

A pesar de que análisis de homogeneidad multivariante espacial (figura 10), muestre que el sitio 2 se aleja del resto de puntos de muestreo, los valores estadísticos ( $F=0.05$ ;  $\rho=0.98$ ) no indican o sugieran que existan diferencias significativas. Asimismo, para el caso de la homogeneidad temporal (figura 11), se observa una ligera diferencia de la temporada de secas, aunque no significativa ( $F=0.5$ ;  $\rho=0.60$ ). Esta diferencia puede ser atribuida a una menor heterogeneidad de rasgos funcionales, derivada de las condiciones ambientales, por ejemplo, lo reportado por Passos *et al.* (2016), quien propone que una menor descarga de agua y el consecuente aumento de temperatura y salinidad, limitan la presencia de algunas especies, presentando variaciones en la diversidad de especies y rasgos funcionales producto de los cambios temporales en la salinidad.

Los resultados derivados de los grupos funcionales no reflejan redundancia significativa ya que muchos de estos grupos estuvieron poco representados. Sin embargo, los resultados de los índices funcionales en particular los valores altos de la equitatividad funcional (FEve) y de valores bajos de dispersión funcional (FDis), indican que, La Carbonera, si bien presenta variaciones en la composición taxonómica, en cuestión de rasgos funcionales esta, mantiene una redundancia funcional. Esta diferencia en los resultados obtenidos por los distintos métodos sugiere que los índices permiten detectar patrones de rasgos funcionales de manera comunitaria, por el contrario, los grupos funciones dan una visión de la estructura de la comunidad (Bozec *et al.*, 2008; Villéger *et al.*, 2008; Tsikopoulou *et al.*, 2021). Si bien la redundancia podría también indicar una mayor competencia por los recursos, las especies, aunque redundantes, pueden tener poca interacción. Tal es el caso de especies que presentan dietas similares y, aun así, coexisten debido a que existen otras variables que aminoran dichos efectos, como variaciones temporales (día y noche), o zonificación (fondo o columna de agua) (Miranda *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2007b), lo cual podría ser el caso de La Carbonera ya que como lo reporta Arceo-Carranza *et al.* (2021),

Finalmente se debe remarcar que este trabajo es el primero del tipo para la zona, lo cual permite servir de apoyo para futuros trabajos que se efectúen en la zona y así evaluar un entorno funcional a mucha mayor escala, permitiendo una comparativa de las comunidades de peces presentes en el litoral Yucateco.

## Conclusiones

- La comunidad de peces presentes en La Carbonera, se caracterizó en la formación de 14 grupos funcionales, seis de los cuales son monoespecíficos
- La Carbonera presenta una redundancia funcional en la composición de peces, lo que de acuerdo con la teoría permite al ambiente tener una alta resiliencia ecológica.
- La diversidad funcional presenta cambios que dependen de la heterogeneidad en los rasgos de las especies y no necesariamente a la diversidad taxonómica.
- Aunque se observaron diferencias, en la presencia / ausencia tanto de especies como de grupos funcionales, no hubo un efecto significativo en de la diversidad funcional en las escalas temporales y espaciales analizadas,
- La caracterización de la diversidad funcional, permitió determinar que el humedal costero de La Carbonera es un ambiente representa un ecosistema estable.

## Bibliografía

- Aguilar-Medrano, R., & Arias-González, J. E. (2018). Functional reef fish groups of the Mexican Caribbean: Implications of habitat complexity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1138–1153.
- Aguilar-Medrano, R., Durand, J. R., Cruz-Escalona, V. H., & Moyle, P. B. (2019). Fish functional groups in the San Francisco Estuary: Understanding new fish assemblages in a highly altered estuarine ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227.
- Aguilar-Medrano, R., Hernández de Santillana, M., & Vega-Cendejas, M. E. (2020). Using fish assemblages to understand environmental connectivity and usage. A contribution to the conservation of the Yucatan Wetland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 239, 106766.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245-253.
- Aguilar-Medrano, R., & Vega-Cendejas, M. E. (2019). Implications of the environmental heterogeneity on the distribution of the fish functional diversity of the Campeche Bank, Gulf of Mexico. *Marine Biodiversity*, 49(4), 1913–1929.
- Albouy, C., Guilhaumon, F., Villéger, S., Mouchet, M., Mercier, L., Culioli, J. M., Tomasini, J. A., le Loc'h, F., & Mouillot, D. (2011). Predicting trophic guild and

diet overlap from functional traits: Statistics, opportunities and limitations for marine ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 436, 17–28.

- Arceo-Carranza, D., & Chiappa-Carrara, X. (2015). Feeding ecology of juvenile marine fish in a shallow coastal lagoon of Southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(4), 621–631.
- Arceo-Carranza, D., Vega-Cendejas, M. E., & Hernández de Santillana, M. (2013). Day and night trophic variations of dominant fish species in a lagoon influenced by freshwater seeps. *Journal of Fish Biology*, 82(1), 54–68.
- Arceo-Carranza, D., Dorantes Acereto, E. A., Hernández-Mendoza, L. C., & Chiappa Carrara, X. (2021). Temporal shifts in the abundance and feeding of a marine fish community in a coastal lagoon in southeastern Mexico. *Ciencias Marinas*, 47(1), 17–32.
- Bagousse-Pinguet, Y. le, Soliveres, S., Gross, N., Torices, R., Berdugo, M., & Maestre, F. T. (2019). Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(17), 8419–8424.
- Barneche, D. R., Kulbicki, M., Floeter, S. R., Friedlander, A. M., Maina, J., & Allen, A. P. (2014). Scaling metabolism from individuals to reef-fish communities at broad spatial scales. *Ecology Letters*, 17(9), 1067–1076.
- Batllori Sampedro, E., González Piedra, J. I., Díaz Sosa, J., & Febles Patrón, J. L. (2006). *Caracterización hidrológica de la región costera noroccidental del estado de Yucatán, MÉXICO*. Investigaciones Geográficas.
- Bender, M. G., & Luiz, O. J. (2019). Specialization boosts reef fish functional diversity. *Nature Ecology and Evolution*, 3(2), 153–154.
- Bone, Q., & Moore, H (2008). *Biology of Fishes*. 497.
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., Keyser, S. R., Khursigara, A. J., Lu, K., Muth, A. F., Negrete, B., & Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11(7).
- Bonilla-Gómez, J. L., Badillo-Alemán, M., Gallardo-Torres, A., & Chiappa-Carrara, X. (2013). Temporal variation, growth and natural mortality of two species of mojarras (Perciformes: Gerreidae) from a tropical coastal lagoon: La Carbonera, Yucatan, Mexico. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 5, 57.
- Bonilla-Gómez, J. L., Tzeek-Tuz, J., Badillo, M., & Chiappa-Carrara, X. (2012). Growth and mortality of *Sphoeroides testudineus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in a tropical coastal lagoon in northwestern Yucatán Peninsula. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1237–1240.
- Bozec, Y. M., Acosta-González, G., Núñez-Lara, E., & Arias-González, J. E. (2008). *Impacts of coastal development on ecosystem structure and function of Yucatan coral reefs, Mexico*. Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium.
- Carpenter, K. E., European Commission., American Society of Ichthyologists and Herpetologists., & Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2005). The living marine resources of the Western Central Atlantic. *Copeia*, 2005(1), 201–212.

- Casatti, L., Teresa, F. B., Zeni, J. de O., Ribeiro, M. D., Brejão, G. L., & Geneviva-Bastos, M. (2015). More of the Same: High Functional Redundancy in Stream Fish Assemblages from Tropical Agroecosystems. *Environmental Management*, 55(6), 1300–1314.
- Chao, A., Chiu, C. H., Villéger, S., Sun, I. F., Thorn, S., Lin, Y. C., Chiang, J. M., & Sherwin, W. B. (2019). An attribute-diversity approach to functional diversity, functional beta diversity, and related (dis)similarity measures. *Ecological Monographs*, 89(2), e01343.
- Chapman, A. S. A., Tunnicliffe, V., & Bates, A. E. (2018). Both rare and common species make unique contributions to functional diversity in an ecosystem unaffected by human activities. *Diversity and Distributions*, 24(5), 568–578.
- Chiappa-Carrara, X., Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., Badillo, M., Gallardo, A., Yañez, C., Marin-Coria, E., Arena, L., Guadarrama, P., López-Aguilar, K., & Capella, S. (2017). Minitoreo ambiental de largo plazo, herramienta para evaluar la resiliencia de sistemas costeros. *Caracterización Multidisciplinaria de La Zona Costera de Sisal, Yucatán: Hacia Una Gestión Integralk y Fortalecimiento de La Resiliencia, January 2018*, 90–101.
- Chillo, V., Anand, M., & Ojeda, R. A. (2011). Assessing the Use of Functional Diversity as a Measure of Ecological Resilience in Arid Rangelands. *Ecosystems*, 14(7), 1168–1177.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., & Gorley, R. N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1–2), 56–69.
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015a). Functional diversity in community ecology. *Ecosistemas*, 24(3), 78–87.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143.
- Chiappa-Carrara, X., Enriquez, C., Mariño, I., Badillo, M., Gallardo, A., Yañez-Arenas, C. & Garza-Pérez, J. R. (2017). Monitoreo ambiental de largo plazo. Herramienta para evaluar la resiliencia de sistemas costeros. Caracterización multidisciplinaria de la zona costera de Sisal, Yucatán. LANRESC, 90-101
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2016). Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 14(2).
- Correa, B., & Vianna, M. (2016). Spatial and temporal distribution patterns of the silver mojarra *Eucinostomus argenteus* (Perciformes: Gerreidae) in a tropical semi-enclosed bay. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 641–660.
- da Silva, V. E. L., Silva-Firmiano, L. P. S., Teresa, F. B., Batista, V. S., Ladle, R. J., & Fabré, N. N. (2019). Functional traits of fish species: Adjusting resolution to accurately express resource partitioning. *Frontiers in Marine Science*, 6(JUN), 303.
- de Albuquerque, C. Q., Miekeley, N., & Muelbert, J. H. (2010). Whitemouth croaker, *Micropogonias furnieri*, trapped in a freshwater coastal lagoon: A natural comparison of freshwater and marine influences on otolith chemistry. *Neotropical Ichthyology*, 8(2), 311–320.

- de Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. P. (2021). Handbook of Trait-Based Ecology. *Handbook of Trait-Based Ecology*.
- de Bello, F., Carmona, C. P., Mason, N. W. H., Sebastià, M. T., & Lepš, J. (2013). Which trait dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap? *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 807–819.
- Arceo-Carranza, D., & Vega-Cendejas, M. (2009). Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 89-103.
- Dolbeth, M., Vendel, A. L., Pessanha, A., & Patrício, J. (2016). Functional diversity of fish communities in two tropical estuaries subjected to anthropogenic disturbance. *Marine Pollution Bulletin*, 112(1–2), 244–254.
- Dumay, O., Tari, P. S., Tomasini, J. A., & Mouillot, D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology*, 64(4), 970–983.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., Potter, I. C., Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Nordlie, F. G., & Harrison, T. D. (2007). The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: A global review. *Fish and Fisheries*, 8(3), 241–268.
- Palacios-Sánchez, S. E., & Vega-Cendejas, M. E. (2010). Cambios alimenticios en tres especies de Sphoeroides (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 1223–1235.
- Fonseca, C. R., & Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89(1), 118–125.
- French, B., Clarke, K. R., Platell, M. E., & Potter, I. C. (2013). An innovative statistical approach to constructing a readily comprehensible food web for a demersal fish community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 125, 43–56.
- Froese, R., & Pauly, D. (2019). *Search FishBase*. World Wide Web Electronic Publication. <https://www.fishbase.com>
- Gallardo-Torres, A. (2012). Listado taxonómico de los peces de la laguna boca de la Carbonera, Yucatán: un primer paso para el manejo y evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán. *Recursos Acuáticos Del Sureste*, 2, 270–288.
- Garza-Pérez, J. R., & Lema, I. I. (2017). Caracterización Multidisciplinaria De La Zona Costera De Sisal, Yucatán. *Laboratorio Nacional de Reciliencia Costera*, 200.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Dias, A. T., Moretti, M., Berg, M. P., & Carmona, C. P. (2021). *Trait-based ecology tools in R*.
- Henderson, C. J., Gilby, B. L., Schlacher, T. A., Connolly, R. M., Sheaves, M., Maxwell, P. S., Flint, N., Borland, H. P., Martin, T. S. H., Gorissen, B., & Olds, A. D. (2020). Landscape transformation alters functional diversity in coastal seascapes. *Ecography*, 43(1), 138–
- Herrera-Valdivia, E., López-Martínez, J., Vargasmachuca, S. C., & García-Juárez, A. R. (2016). *Diversidad taxonómica y funcional en la comunidad de*



*peces de la pesca de arrastre de camarón en el Norte del Golfo de California, México*. *Revista de Biología Tropical*.

- Hitt, N. P., & Chambers, D. B. (2014). Temporal changes in taxonomic and functional diversity of fish assemblages downstream from mountaintop mining. *Freshwater Science*, 33(3), 915–926.
- Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Folke, C., Steneck, R. S., & Wilson, J. (2005). New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 380–386.
- Jaiswal, D., Pandey, U., Mishra, V., & Pandey, J. (2021). Integrating resilience with functional ecosystem measures: A novel paradigm for management decisions under multiple-stressor interplay in freshwater ecosystems. *Global Change Biology*, 27(16), 3699–3717.
- Jeronimo G., Gómez-Valdés J., Badillo M., López-Aguilar K., Galindo C., Gallardo A., Loera J., Arroyo-Pedraza L., C.-C. X. (2012). Variación estacional de temperatura y salinidad en la laguna la Carbonera, Yucatán, 2009-2010. *Recursos Acuáticos Costeros Del Sureste, II*, 88.
- Johnson, T. F., Isaac, N. J. B., Paviolo, A., & González-Suárez, M. (2021). Handling missing values in trait data. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), 51–62.
- Kang, S., Ma, W., Li, F. Y., Zhang, Q., Niu, J., Ding, Y., Han, F., & Sun, X. (2015). Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of inner Mongolia. *PLoS ONE*, 10(12), e0145605.
- Karpouzi, V. S., & Stergiou, K. I. (2003). The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology*, 62(6), 1353–1365.
- Keck, B. P., Marion, Z. H., Martin, D. J., Kaufman, J. C., Harden, C. P., Schwartz, J. S., & Strange, R. J. (2014). Fish functional traits correlated with environmental variables in a temperate biodiversity hotspot. *PLoS ONE*, 9(3), e93237.
- Ladds, M. A., Sibanda, N., Arnold, R., & Dunn, M. R. (2018). Creating functional groups of marine fish from categorical traits. *PeerJ*, 2018(10), e5795.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., & Laliberté, M. E. (2014). Package 'FD'. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*, 1-0.
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza e Conservacao*, 13(2), 112–116.

- Lin, L., Deng, W., Huang, X., & Kang, B. (2021). Fish taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and their vulnerabilities in the largest river in southeastern China. *Ecology and Evolution*, 11(16), 11533–11548.
- Lin, L., Deng, W., Huang, X., Liu, Y., Huang, L., & Kang, B. (2021). How fish traits and functional diversity respond to environmental changes and species invasion in the largest river in Southeastern China. *PeerJ*, 9.
- Mao, Z., Gu, X., Cao, Y., Luo, J., Zeng, Q., Chen, H., & Jeppesen, E. (2021). How does fish functional diversity respond to environmental changes in two large shallow lakes? *Science of the Total Environment*, 753, 142158.
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571–578.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118.
- McEachran, J. D., & Fechhelm, J. D. (2006). Fishes of the Gulf of Mexico, Volume 2. *Fishes of the Gulf of Mexico, Volume 2*, 1015.
- Mérigot, B., Durbec, J. P., & Gaertner, J. C. (2010). On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology*, 91(6), 1850–1859.
- Mihalitsis, M., & Bellwood, D. R. (2021). Functional groups in piscivorous fishes. *Ecology and Evolution*, 11(18), 12765–12778.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Norris, S. Mark., & Mexico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. 559.
- Miranda, J. R., Mouillot, D., Hernandez, D. F., Lopez, A. S., Thang, D. C., & Perez, L. A. (2005). Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, 304, 1–13.
- Montaña, C. G., Ou, C., Keppeler, F. W., & Winemiller, K. O. (2020). Functional and trophic diversity of fishes in the Mekong-3S river system: comparison of morphological and isotopic patterns. *Environmental Biology of Fishes*, 103(2), 185–200.
- Mora, C., Graham, N. A. J., & Nyström, M. (2016). Ecological limitations to the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*, 35(4), 1271–1280.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010a). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876.
- Mouillot, D., Dumay, O., & Tomasini, J. A. (2007a). Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71(3–4), 443–456.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013a). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), 167–177.
- Mouillot, D., Loiseau, N., Grenié, M., Algar, A. C., Allegra, M., Cadotte, M. W., Casajus, N., Denelle, P., Guéguen, M., Maire, A., Maitner, B., McGill, B. J.,

- McLean, M., Mouquet, N., Munoz, F., Thuiller, W., Villéger, S., Violle, C., & Auber, A. (2021a). The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecology Letters*, *24*(9), 1988–2009.
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., Vigliola, L., & Bellwood, D. R. (2014a). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *111*(38), 13757–13762.
  - Myers, E. M. V., Anderson, M. J., Liggins, L., Harvey, E. S., Roberts, C. D., & Eme, D. (2021). High functional diversity in deep-sea fish communities and increasing intraspecific trait variation with increasing latitude. *Ecology and Evolution*, *11*(15), 10600–10612.
  - Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (2009). Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*, 9780199547, 1–384.
  - Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. H. (2016). Fish of the world. *Wiley*, 1–752.
  - O'Mara, K., Venarsky, M., Stewart-Koster, B., McGregor, G. B., Schulz, C., Kainz, M., Marshall, J., & Bunn, S. E. (2021). Connectivity of fish communities in a tropical floodplain river system and predicted impacts of potential new dams. *Science of The Total Environment*, *788*, 147785.
  - Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B. (2020). "Vegan: community ecology package. R package version 2.5-7.
  - Pacheco, M., Paramo, J., & Sánchez, C. (2010). *Estructura espacial de Eucinostomus argenteus (Pisces: Gerreidae) en la zona norte del Caribe colombiano*. Acta Biológica colombiana.
  - Padilla-Serrato, J., López-Martínez, J., Rodríguez-Romero, J., Acevedo-Cervantes, A., Galván-Magaña, F., & Lluch-Cota, D. (2017). Changes in fish community structures in a coastal lagoon in the Gulf of California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, *52*(3), 567–579.
  - Palacios Salgado, D. S. (2019). *Functional diversity in fish assemblages of the Tropical Eastern Pacific Ocean: A review of two decades of progress in the functional diversity approach*. Hidrobiológica.
  - Palacios-Sánchez, S. E., & Vega-Cendejas, M. E. (2010). Cambios alimenticios en tres especies de Sphoeroides (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) posterior al huracán Isidoro en Bocana de la Carbonera, Sureste del Golfo de México. *Revista de Biología Tropical*, *58*(4), 1223-1235.
  - Passos, C. V. B., Fabr e, N. N., Malhado, A. C. M., Batista, V. S., & Ladle, R. J. (2016). Estuarization increases functional diversity of demersal fish assemblages in tropical coastal ecosystems. *Journal of Fish Biology*, *89*(1), 847–862.
  - Pease, A. A., González-Díaz, A. A., Rodiles-Hernández, R., & Winemiller, K. O. (2012). Functional diversity and trait-environment relationships of stream fish

- assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*, 57(5), 1060–1075.
- Perry, D., Staveley, T. A. B., & Gullström, M. (2018). Habitat connectivity of fish in temperate shallow-water seascapes. *Frontiers in Marine Science*, 4(JAN), 440.
  - Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3), 402–411.
  - Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
  - Pielou, E. C. (1971). *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons.
  - Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., & Whitfield, A. K. (2015). The ways in which fish use estuaries: A refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries*, 16(2), 230–239.
  - Quimbayo, J. P., Mendes, T. C., Barneche, D. R., Dias, M. S., Grutter, A. S., Furtado, M., Leprieur, F., Pellissier, L., Mazzei, R., Narvaez, P., Sasal, P., Soares, M. C., Parravicini, V., Sazima, I., & Kulbicki, M. (2021). Patterns of taxonomic and functional diversity in the global cleaner reef fish fauna. *Journal of Biogeography*, 48(10), 2469–2485.
  - Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F., López-Pérez, A., & Dominici-Arosamena, A. (2017). Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, 38(4).
  - Reecht, Y., Rochet, M. J., Trenkel, V. M., Jennings, S., & Pinnegar, J. K. (2013). Use of morphological characteristics to define functional groups of predatory fishes in the celtic sea. *Journal of Fish Biology*, 83(2), 355–377.
  - Rice, J., Daan, N., Gislason, H., & Pope, J. (2013). Does functional redundancy stabilize fish communities? *ICES Journal of Marine Science*, 70(4), 734–742.
  - Rincón-Díaz, M. P., Pittman, S. J., Arismendi, I., & Heppell, S. S. (2018). Functional diversity metrics detect spatio-temporal changes in the fish communities of a Caribbean marine protected area. *Ecosphere*, 9(10), e02433.
  - Robertson, D. R., Peña, E. A., Posada, I. M., & Claro R.V. (2019). *Shorefishes of the Greater Caribbean: online information system*. Smithsonian Tropical Research Institute. <https://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/es/pages>
  - RStudio Team. (2020). *RStudio | Open source & professional software for data science teams - RStudio*. RStudio Inc. <https://www.rstudio.com/>
  - Samuel, H.-V. C., Emelio, B.-G., Manuel, L.-V. J., Angel, A.-Q. J., & Jaime, S.-V. (2020). Functional Diversity of the Fish Community Associated to Soft-Bottoms in the Lagoon of La Paz B.C.S., M&#233;xico. *Open Journal of Marine Science*, 10(04), 233–244.
  - Schmitt, S., Maréchaux, I., Chave, J., Fischer, F. J., Pioniot, C., Traissac, S., & Hérault, B. (2020). Functional diversity improves tropical forest resilience: Insights from a long-term virtual experiment. *Journal of Ecology*, 108(3), 831–843.

- Sgarlatta, P. (2015). Análisis de la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de peces de arrecifes rocosos y de bosques de macroalgas de Baja California, México. In *Ecología Marina: Vol. M. Sc.*
- Shuai, F., Yu, S., Lek, S., & Li, X. (2018). Habitat effects on intra-species variation in functional morphology: Evidence from freshwater fish. *Ecology and Evolution*, 8(22), 10902.
- Sley, A., Jarboui, O., Ghorbel, M., & Bouain, A. (2009). Food and feeding habits of *Caranx crysos* from the Gulf of Gabs (Tunisia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(7), 1375–1380.
- Soares, B. E., Ruffeil, T. O. B., & Montag, L. F. de A. (2013). Ecomorphological patterns of the fishes inhabiting the tide pools of the Amazonian coastal zone, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 845–858.
- 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., & Edgar, G. J. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468), 539–542.
- Su, G., Logez, M., Xu, J., Tao, S., Villéger, S., & Brosse, S. (2021). Human impacts on global freshwater fish biodiversity. *Science*, 371(6531), 835–838.
- Taupp, T., & Wetzel, M. A. (2019). Functionally similar but taxonomically different: Benthic communities in 1889 and 2006 in an industrialized estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 217, 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.012>
- Tilman, D. (2001). Functional Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 109–120.
- Tomelleri, J. R., Warren, M. L., & Burr, B. M. (2020). Freshwater fishes of North America Volume 2, characidae to poeciliidae. *Freshwater Fishes of North America*, 911.
- Toussaint, A., Brosse, S., Bueno, C. G., Pärtel, M., Tamme, R., & Carmona, C. P. (2021). Extinction of threatened vertebrates will lead to idiosyncratic changes in functional diversity across the world. *Nature Communications*, 12(1), 1–12.
- Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S., & Villéger, S. (2016). Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports*, 6.
- Tsikopoulou, I., Dimitriou, P. D., Karakassis, I., Lampadariou, N., Papadopoulou, N., & Smith, C. J. (2021). Temporal Variation in the Ecological Functioning of Benthic Communities After 20 Years in the Eastern Mediterranean. *Frontiers in Marine Science*, 8, 1510.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010a). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522.

- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010b). Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522.
- Wainwright, P., Carroll, A. M., Collar, D. C., Day, S. W., Higham, T. E., & Holzman, R. A. (2007). Suction feeding mechanics, performance, and diversity in fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 47(1), 96–106.
- Warren Jr., M. L., & Burr, B. M. (2020). Freshwater Fishes of North America Characidae to Poeciliidae. *Freshwater Fishes of North America*, 911.
- Wei, F., Ito, K., Sakata, K., Asakura, T., Date, Y., & Kikuchi, J. (2021). Fish ecotyping based on machine learning and inferred network analysis of chemical and physical properties. *Scientific Reports*, 11(1).
- Wellard Kelly, H. A., Kovalenko, K. E., Ahrenstorff, T. D., Bethke, B. J., Brady, V. J., Dumke, J. D., Hansen, G. J. A., & Rantala, H. M. (2021). Trophic complexity of small fish in nearshore food webs. *Hydrobiologia*, 848(10), 2505–2521.
- Wood, C. M., McKinney, S. T., & Loftin, C. S. (2017). Intraspecific functional diversity of common species enhances community stability. *Ecology and Evolution*, 7(5), 1553–1560.
- Zamudio, J. E., Herrera Collazos, E. E., Maldonado Ocampo, J. A., & DoNascimento, C. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en peces dulceacuícolas. In *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad protocolos y aplicaciones* (Issue June, pp. 181–211).
- Zhang, X., Xue, Y., Zhang, C., Ren, Y., Xu, B., & Chen, Y. (2021a). Sampling intensity influences the estimation of functional diversity indices of fish communities. *Ecological Indicators*, 121, 107169.
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons.
- González-Acosta, A. F., Ruiz-Campos, G., & Balart, E. F. (2015). Composition and zoogeography of fishes in mangrove ecosystems of Baja California Sur, México. *The arid mangroves from Baja California Peninsula*, 1, 63-80.
- Romero-Berny, E. I., Schmitter-Soto, J. J., Velázquez-Velázquez, E., & Gómez-González, A. E. (2021). Local and regional patterns of fish assemblages in coastal lagoons surrounded by mangroves, Gulf of Tehuantepec in the south Pacific of Mexico. *Latin american journal of aquatic research*, 49(1), 60-74.
- Padilla-Serrato, J., López-Martínez, J., Rodríguez-Romero, J., Acevedo-Cervante, A., Galván-Magaña, F., & Lluch-Cota, D. (2017). Changes in fish community structures in a coastal lagoon in the Gulf of California, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 52(3), 567-579.
- Espínola, A. A. C., & Vega-Cendejas, M. E (2016). Food resources of *Eucinostomus* (Perciformes: Gerreidae) in a hyperhaline lagoon: Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de biología marina y oceanografía*, 51(2), 395-406.

- Nyström, M. (2006). Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *Ambio*, 30-35.
- Bueno-Pardo, J., García-Seoane, E., Sousa, A. I., Coelho, J. P., Morgado, M., Frankenbach, S., ... & Queiroga, H. (2018). Trophic web structure and ecosystem attributes of a temperate coastal lagoon (Ria de Aveiro, Portugal). *Ecological Modelling*, 378, 13-25.
- Chablé-Santos, J. B., & Sosa-Escalante, J. E. (2010). Valoración y medición de la Biodiversidad de Aves y Mamíferos Terrestres de la Reserva de la Biósfera Ría Celestún, Yucatán, México. *Petenes-Celestún-Palmar*.

## ANEXOS

**Tabla 9.** Datos biométricos promediados, obtenidas para cada una de las especies, se incluye los valores y su desviación estándar (mm).

Especies	LC	LHC	ALC	LE	AMC	ALP	LPC	LF	DoMS	LAD	LAA	ARO
<i>A.line</i>	19.47±0.37	9.06±0.64	22.6±1.09	90.82±1.39	61.4±1.98	15.8±0	2.36±1.08	18.42±1.16	10.75±1.24	89.12±0.7	77.77±0.5	19.06±3.42
<i>A.rhom</i>	34.76±6.64	13.27±3.42	33.31±6.42	124.87±26.03	62.38±13.4	16.05±3.24	14.89±3.55	28.69±5.57	19.42±4.81	75.4±15.72	28.14±4.38	100.78±33.34
<i>C.latu</i>	33.31±4.45	10.13±2.13	29.09±5.47	111.19±21.45	47.58±9.24	6.08±1.32	8.55±2.29	30.09±2.74	16.18±1.15	68.96±13.71	47.37±10.15	88.93±13.25
<i>C.fabe</i>	31.74±26.01	12.4±10.72	38.01±34.05	104.05±93.98	83.91±73.93	13.39±11.63	6.69±5.35	25.22±19.93	18.89±15.37	70.4±63.07	43.04±37.54	122.9±148.69
<i>C.athe</i>	28.51±5.71	8.98±2.27	14.52±3.94	147.47±32.58	24.33±5.42	9.19±1.88	19.23±5.53	26.88±4.88	14.2±2.21	25.38±9.07	22.07±7.68	58.54±19.26
<i>C.nebu</i>	27.24±1.01	8±1.13	15.51±1.11	96.54±1.86	25.47±0.89	10.4±0.86	14.34±1	23.43±1.06	12.46±1.16	44.12±1.22	11.13±1.18	35.86±0.99
<i>E.argen</i>	22.49±1.64	6.95±0.78	18.22±1.66	82.27±7.07	30.49±2.1	9.42±1	12.06±1.67	21.26±1.5	11.43±1.14	41.72±4.28	14.31±1.84	53.83±8.43
<i>E.gula</i>	20.59±4.43	6.11±1.98	16.77±3.64	71.46±13.74	29.91±4.99	8.82±1.58	10.76±2.83	18.92±4.15	9.94±1.95	35.85±6.36	13.39±3.66	41.57±13.28
<i>E.haren</i>	23.96±6.53	7.83±2.03	19.88±5.69	88.47±19.61	34.85±9.27	10.77±2.33	12.78±3.69	22.58±5	12.09±2.91	46.19±11.61	15.54±3.6	69.08±39.95
<i>E.plum</i>	53.27±0.45	15.78±4.67	46.45±0.05	184.59±0.59	85.97±0.74	25.47±0.29	28.12±2.25	48.55±0.24	26.08±2.12	99.48±2.45	39.66±0.04	329.28±57.7
<i>F.poly</i>	16.8±2.79	5.85±1.33	13.6±2.57	57.3±10.58	26.32±5.49	13.43±2.64	11.5±3.14	15.17±2.72	9.27±1.96	14.38±4.35	8.56±2.03	25±9.09
<i>F.pers</i>	26.89±3.22	8.98±1.38	14.01±1.67	93.25±8.73	25.18±2.91	13.5±1.37	17.85±1.91	24.38±3.6	13.97±1.9	13.86±1.82	9.92±1.21	25.27±8.48
<i>H.jagu</i>	18.61±4.21	6±1.5	15.92±3.59	78.77±16.62	26.64±5.7	9.03±2.08	6.85±2.24	19.01±4.28	10.33±1.77	15.47±2.5	11.4±2.17	40.7±18.26
<i>H.unif</i>	67.29±7.98	44.68±6.08	14.37±2.62	186.46±24.99	24±5.36	10.24±1.56	13.91±1.17	67.35±8.25	43.76±14.74	21.34±4.54	20.17±5.94	63.54±22.64
<i>L.rhom</i>	27.63±10.31	9.86±4.71	25.54±11.03	98.03±38.8	46.1±19.09	11.68±4.8	12.15±5	23.8±9.2	14.96±6.21	57.78±24.04	24.66±8.94	66.77±44.52
<i>L.gris</i>	30.37±14.22	11.35±7.04	23.95±12.58	92.5±40.76	36.9±16.84	12.51±5.06	14.01±6.68	27.22±12.52	16.21±9.06	47.73±22.97	16.19±5.28	64.66±61.29
<i>M.cure</i>	37.13±23.15	6.66±3.22	18.8±10.43	140.46±95.11	40.15±22.21	16.33±8.84	21.59±14.48	30±20.52	11.51±5.27	51.89±36.27	18.42±12.34	120.88±158.47
<i>M.tric</i>	22.39±4.26	4.76±1.55	12.73±2.63	84.51±19.52	25.14±5.58	10.62±2.19	14.1±4.28	18.72±5.96	8.41±1.8	30.45±8.65	12.41±3.77	37.42±18.27
<i>P.veli</i>	20.37±0.63	6.42±0.25	13.13±1.1	71.58±0.42	30.9±0.36	16.74±0.8	9.59±1.73	20.3±0.38	10.58±0.53	34.65±0.78	7.35±0.68	21.83±4.91
<i>P.trib</i>	31.32±12.44	15.88±7.7	22.32±8.93	93.7±42.3	26.3±10.57	7.48±4.32	8.75±0.99	26.81±9.94	21.25±7.69	53.72±23.5	28.6±11.83	38.48±27.11
<i>S.neph</i>	67.68±2.06	21.65±3.85	47.24±4.51	189.11±18.5	53.6±3.61	16.91±1.02	27.43±2.86	55.07±0.62	46.2±5.04	18.57±3.2	17.21±0.96	215.67±8.84
<i>S.test</i>	49.13±6.01	16.51±3.83	38.04±7.66	155.48±19.75	47.59±7.03	17.15±2.94	22.98±3.22	43.03±6.94	29.73±9.4	16.11±5.71	14.09±4.07	95.97±37.25
<i>S.barr</i>	42.12±9.28	20.13±7.11	18.16±7.01	143.1±48.49	23.77±8.68	12.24±3.88	23.08±9.45	41.08±10.54	27.35±9.16	16.44±5.18	14.77±4.93	82.1±47.66
<i>S.nota</i>	103.22±22.65	71.92±16.32	17.73±3.79	276.57±68.99	21.35±5.91	8.95±2.77	23.22±5.85	103.5±24.33	77.82±18.05	28.78±11.54	26.63±7.79	95.36±36.82
<i>S.timu</i>	87.06±12.4	60.83±8.39	13.32±2.63	228.22±29.18	13.08±0.97	6.54±1.22	27.27±5.84	82.98±11.31	65.02±5.25	20.77±12	16.71±5.55	68.62±26.98
<i>S.plag</i>	16.67±3.69	6.23±2.6	19.19±4	97.38±36.75	40.29±9.97	6.63±4.29	2.03±1.64	15.66±5.18	8.78±3.55	89.35±38.3	71.69±33.05	11.21±7.17
<i>S.foet</i>	27.61±6.56	8.95±2.7	14.76±1.74	167.05±44.15	23.71±5.1	10±2.59	21.66±5.66	30.61±10.56	15.08±3.96	26.55±9.56	21.66±5.85	49.08±28.09



**Tabla 10.** Datos promediados de los índices ecomorfológicos, obtenidos para cada una de las especies, se incluye los valores y su desviación estándar (mm).

Especie	PR	LRCa	ARCa	AReO	LRpd	ARpd	LHRF	LROM	LRAD	LRAA	LRH
<i>A.line</i>	<b>0.676</b> ±0.01	0.214±0.00	0.368±0.03	0.0024±0.00	0.026±0.01	0.258±0.00	0.203±0.01	0.119±0.01	<b>0.981</b> ±0.00	<b>0.856</b> ±0.01	0.100±0.00
<i>A.rhom</i>	0.498±0.02	0.280±0.02	0.539±0.04	0.0063±0.00	0.119±0.01	0.259±0.01	0.231±0.02	0.155±0.01	0.604±0.01	0.229±0.02	0.106±0.00
<i>C.latu</i>	0.428±0.01	0.302±0.02	0.613±0.05	0.0075±0.00	0.077±0.01	0.128±0.01	0.275±0.03	0.149±0.02	<b>0.621</b> ±0.03	<b>0.425</b> ±0.01	0.091±0.00
<i>C.fabe</i>	<b>0.820</b> ±0.03	0.324±0.04	0.448±0.01	0.0120±0.00	0.069±0.01	0.161±0.00	0.263±0.04	0.194±0.02	0.68±0.008	0.423±0.02	0.123±0.00
<i>C.athe</i>	0.165±0.00	0.195±0.01	0.593±0.08	0.0027±0.00	0.130±0.02	0.381±0.03	0.184±0.01	0.098±0.00	0.167±0.03	0.147±0.32	0.061±0.00
<i>C.nebu</i>	0.261±0.02	0.279±0.02	0.606±0.02	0.0005±0.02	0.145±0.02	0.405±0.02	0.239±0.02	0.126±0.02	0.454±0.02	0.112±0.02	0.080±0.02
<i>E.argen</i>	0.380±0.03	0.275±0.01	0.593±0.04	0.0081±0.00	0.147±0.01	0.307±0.02	0.259±0.01	0.139±0.01	0.510±0.02	0.178±0.02	0.085±0.00
<i>E.gula</i>	0.422±0.03	0.287±0.01	0.558±0.04	0.0081±0.00	0.149±0.02	0.295±0.02	0.264±0.00	0.139±0.01	0.503±0.02	0.186±0.02	0.084±0.01
<i>E.haren</i>	0.393±0.03	0.269±0.01	0.570±0.04	0.0084±0.00	0.143±0.01	0.312±0.02	0.255±0.00	0.136±0.00	0.521±0.02	0.176±0.01	0.089±0.01
<i>E.plum</i>	<b>0.466</b> ±0.00	0.289±0.00	0.540±0.00	<b>0.0096</b> ±0.00	0.152±0.01	0.296±0.00	0.263±0.00	0.141±0.01	0.539±0.01	0.215±0.00	0.085±0.02
<i>F.poly</i>	0.458±0.02	0.295±0.02	0.520±0.03	<b>0.0074</b> ±0.00	<b>0.201</b> ±0.04	<b>0.511</b> ±0.02	0.266±0.01	0.162±0.01	0.250±0.05	0.151±0.02	0.103±0.01
<i>F.pers</i>	0.270±0.01	0.280±0.01	0.577±0.05	<b>0.0083</b> ±0.00	0.146±0.01	0.300±0.02	0.261±0.01	0.141±0.01	0.511±0.02	0.181±0.02	0.084±0.00
<i>H.jagu</i>	0.338±0.02	0.236±0.00	0.597±0.02	0.0063±0.00	0.086±0.01	0.339±0.01	0.242±0.02	0.132±0.01	0.198±0.01	0.145±0.00	0.076±0.00
<i>H.unif</i>	0.128±0.01	<b>0.362</b> ±0.01	0.613±0.11	0.0017±0.00	0.076±0.01	<b>0.436</b> ±0.06	0.362±0.00	0.239±0.07	0.115±0.02	0.108±0.02	<b>0.240</b> ±0.01
<i>L.rhom</i>	0.469±0.02	0.283±0.01	0.548±0.03	0.0066±0.00	0.124±0.01	0.254±0.01	0.244±0.01	0.152±0.01	0.586±0.03	0.254±0.02	0.098±0.01
<i>L.gris</i>	0.398±0.01	0.326±0.01	0.643±0.07	0.0068±0.00	0.149±0.01	0.344±0.02	0.296±0.02	0.170±0.01	0.512±0.03	0.183±0.02	0.117±0.01
<i>M.cure</i>	0.301±0.03	0.269±0.02	0.468±0.00	0.0041±0.00	0.155±0.00	0.408±0.00	0.213±0.00	0.090±0.01	0.366±0.00	0.131±0.00	0.051±0.00
<i>M.tric</i>	0.299±0.01	0.268±0.02	0.508±0.03	0.0051±0.00	<b>0.166</b> ±0.02	0.424±0.03	0.219±0.03	0.100±0.00	0.357±0.02	0.146±0.02	0.056±0.00
<i>P.veli</i>	0.432±0.00	0.285±0.00	0.425±0.04	0.0042±0.00	0.134±0.02	0.542±0.03	0.284±0.00	0.148±0.00	0.484±0.01	0.103±0.01	0.090±0.00
<i>P.trib</i>	0.284±0.01	0.340±0.03	0.851±0.09	0.0043±0.00	0.104±0.03	0.272±0.04	0.292±0.02	0.233±0.03	0.575±0.03	0.313±0.06	0.168±0.00
<i>S.neph</i>	0.284±0.01	<b>0.360</b> ±0.02	<b>0.882</b> ±0.07	0.0061±0.00	0.146±0.02	0.316±0.02	<b>0.293</b> ±0.03	<b>0.247</b> ±0.04	0.098±0.01	0.091±0.00	0.114±0.01
<i>S.test</i>	0.306±0.02	0.317±0.02	0.805±0.14	0.0039±0.00	<b>0.149</b> ±0.01	0.361±0.04	0.277±0.02	0.189±0.04	0.103±0.03	0.090±0.01	0.106±0.01
<i>S.barr</i>	0.166±0.01	0.302±0.03	0.761±0.05	0.0039±0.00	0.159±0.01	<b>0.521</b> ±0.04	0.293±0.02	0.192±0.02	0.115±0.00	0.104±0.00	0.140±0.00
<i>S.nota</i>	0.077±0.00	0.377±0.02	<b>0.852</b> ±0.12	0.0012±0.00	0.087±0.02	0.42±0.077	<b>0.376</b> ±0.01	<b>0.283</b> ±0.01	0.102±0.02	0.095±0.01	<b>0.262</b> ±0.01
<i>S.timu</i>	0.058±0.00	<b>0.383</b> ±0.04	<b>1.014</b> ±0.13	0.0012±0.00	0.119±0.01	<b>0.498</b> ±0.07	<b>0.367</b> ±0.05	<b>0.288</b> ±0.03	0.088±0.04	0.072±0.01	<b>0.269</b> ±0.03
<i>S.plag</i>	0.430±0.09	0.182±0.05	0.484±0.06	0.0011±0.00	0.024±0.02	0.17±0.096	0.170±0.07	0.091±0.02	<b>0.906</b> ±0.06	<b>0.726</b> ±0.09	0.070±0.03
<i>S.foet</i>	0.143±0.00	0.167±0.01	0.634±0.07	0.0017±0.00	0.131±0.02	0.42±0.027	0.181±0.01	0.091±0.01	0.159±0.03	0.13±0.009	0.053±0.00

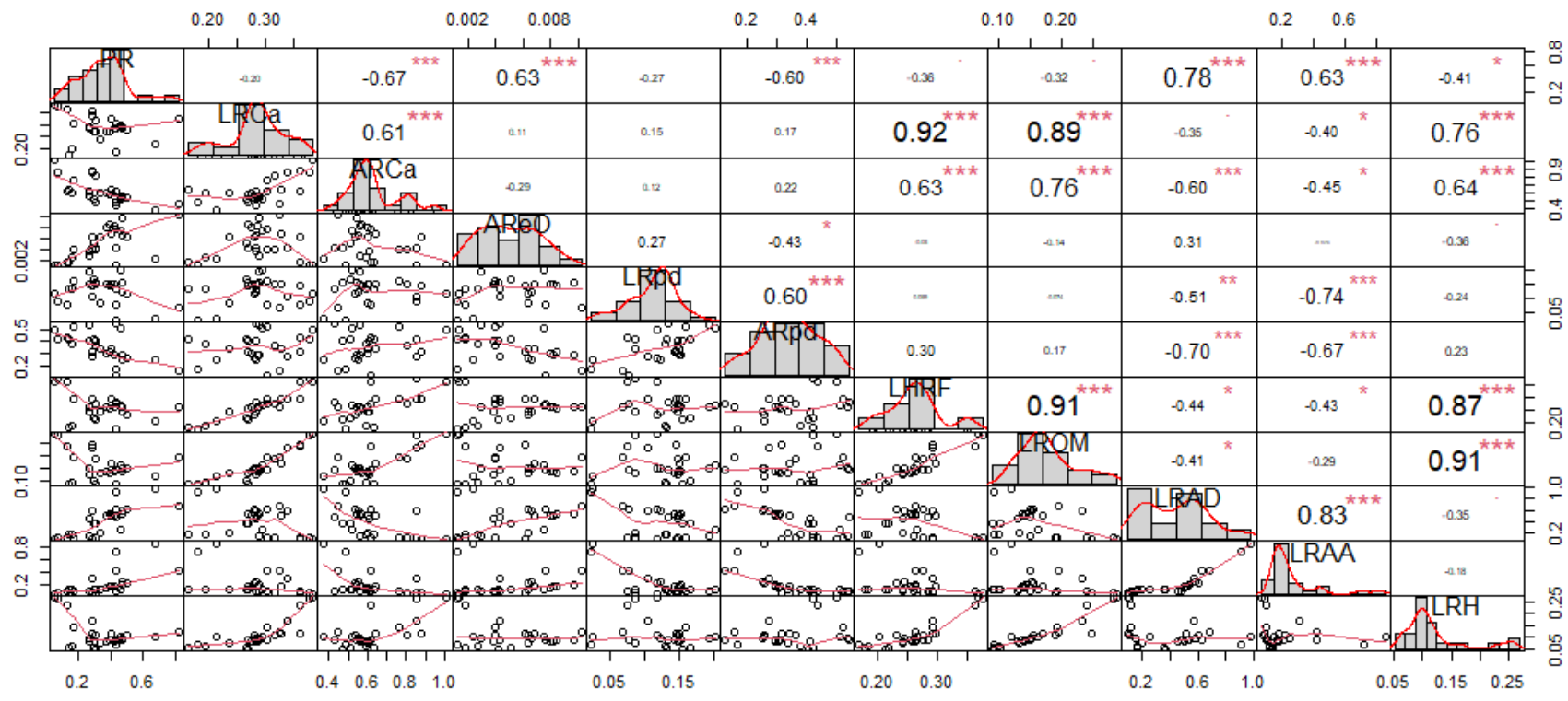


Figura 12. Gráficos y valores de prueba de redundancia mediante coeficiente de correlación de Pearson