



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

**RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE FAUNA MEGABÉNTICA
A DIFERENTES TIPOS DE HÁBITATS EN CUENCAS DEL GOLFO
DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA EN COTUTELA PARA DOBLE TITULACIÓN INTERNACIONAL:
PEDRO HORACIO LÓPEZ GARRIDO

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:

DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. JUAN IGNACIO GONZÁLEZ GORDILLO

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN MARINA, UNIVERSIDAD DE CÁDIZ

COMITÉ TUTOR:

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL NOROESTE
DR. CARLOS ÁNGEL MORTERA GUTIÉRREZ
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE, 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.



**RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE FAUNA MEGABÉNTICA
A DIFERENTES TIPOS DE HÁBITATS EN CUENCAS DEL GOLFO
DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA EN COTUTELA PARA DOBLE TITULACIÓN INTERNACIONAL:
PEDRO HORACIO LÓPEZ GARRIDO

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:

DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM
DR. JUAN IGNACIO GONZÁLEZ GORDILLO

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN MARINA, UNIVERSIDAD DE CÁDIZ

COMITÉ TUTOR:

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL NOROESTE
DR. CARLOS ÁNGEL MORTERA GUTIÉRREZ
INSTITUTO DE GEOFÍSICA, UNAM
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE, 2022

Dedicada a mi esposa e hijo.....

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias a los metadatos registrados durante la Campaña Oceanográfica 2012 *Gulf of California Expedition* realizada por el Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI), los cuales fueron generosamente compartidos con la Dra. Elva Escobar Briones del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. Se agradece a la Unidad de Informática Marina (UNINMAR) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por el apoyo técnico recibido, en especial al M. en C. León Felipe Álvarez. Un agradecimiento especial al Instituto de Investigaciones Marinas de la Universidad de Cádiz, por la capacitación personal recibida, así como por el apoyo técnico y de infraestructura durante mi estancia doctoral. Agradezco a la M. en C. Adriana Gaytán Caballero por compartir su bitácora personal de la expedición con datos valiosos sobre las inmersiones.

Todo este trabajo y los resultados derivados no hubieran sido posibles sin el financiamiento recibido por la Fundación David and Lucile Packard para la realización de la campaña oceanográfica. En particular, el autor de la presente investigación ofrece un especial agradecimiento por el financiamiento recibido del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México a través del Beca Nacional de doctorado 345620/630445 y el financiamiento de Santander Universidades a través del Programa “Jóvenes Profesores e Investigadores 2018-1”.

De manera personal quisiera agradecer a mis directores de tesis, la doctora Elva Escobar Briones y el doctor Juan Ignacio González Gordillo por su guía y consejos que contribuyeron a mi formación doctoral. A mi comité de sinodales, la doctora Elisa Serviere Zaragoza y los doctores Carlos Mortera Gutiérrez y Fernando Álvarez Noguera, les doy las gracias por sus críticas hacia el trabajo de investigación y las revisiones y comentarios hechos al manuscrito, éstos fueron realmente valiosos.

Quisiera agradecer a los doctores Juan Ignacio González Gordillo y Pedro Arenas Granados por su calidez humana y su amistad brindada durante mi estancia en Cádiz. El agradecimiento infinito a mis padres Teresa, Garrido García y Rubén López Corona, así como a mi hermano Rubén Lopez Garrido, por su apoyo incondicional en todos sentidos. Finalmente, y no por ello menos importante, quiero agradecer a mi esposa Nidia Valdez Sánchez y a mi hijo Ian López Valdez, por ser mi apoyo en todos los aspectos y, porque juntos, con el amor que nos une logramos mantenernos a flote durante este difícil proceso.

Índice General

Presentación	xii
Resumen	xiv
Abstract	xv
1. Introducción	1
2. Antecedentes	4
2.1. El hábitat béntico en el mar profundo	4
2.1.1. Hábitats bénticos de mar profundo conocidos en el golfo de California	7
2.2. Diversidad y complejidad ecológica	8
2.2.1. Patrones generales de la diversidad de macroinvertebrados en el golfo de California.....	9
2.2.2. Contribuciones al conocimiento de la diversidad de macroinvertebrados de aguas profundas en el golfo de California.....	10
2.3. Factores ambientales que influyen los patrones de la megafauna en el mar profundo	12
2.3.1. Factores ambientales relacionados con los patrones de distribución de la fauna megabéntica en el mar profundo del golfo de California	18
2.4. Golfo de California	19
2.4.1. Batimetría	20
2.4.2. Sedimentos	21
2.4.3. Características oceanográficas	21
2.4.4. Cuenca de Guaymas	25
2.4.5. Cuenca Salsipuedes	25
2.4.6. Cuenca Delfín	26
3. Hipótesis y Objetivos	27
3.1. Planteamiento de la investigación	27
3.1.1. ¿Por qué estudiar los hábitats bénticos de mar profundo y sus comunidades asociadas en el golfo de California?	27
3.1.2. Preguntas e Hipótesis	29
3.1.3. Objetivo principal.....	30

3.1.4. Objetivos particulares	30
4. Material y Métodos	31
4.1. Registro <i>in situ</i> de la fauna megabéntica y adquisición de datos.....	31
4.2. Análisis de video e imágenes.....	37
4.2.1. Estimación del área del campo visual de la cámara de video del ROV <i>Doc Ricketts</i> sobre el lecho marino.....	37
4.2.2. Extracción de imágenes de las secuencias de video	38
4.2.3. Obtención de datos de las imágenes	40
Evaluación de la fauna megabéntica.....	40
Evaluación del hábitat	44
4.3. Estimación de la longitud de los transectos	45
4.4. Análisis estadísticos	45
4.4.1. Tamaño de muestra	45
4.4.2. Número de morfoespecies.....	51
4.4.3. Análisis de diversidad univariados	52
4.4.4. Análisis multivariados	53
5. Resultados	54
5.1. Descripción del hábitat béntico en las cuencas en estudio	54
5.1.1. Condiciones ambientales	54
5.1.2. Caracterización del sustrato	57
Cuenca de Guaymas.....	57
Cuenca Salsipuedes.....	58
Cuenca Delfín.....	60
5.2. Riqueza y composición de la fauna megabéntica	62
5.3. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca de Guaymas.....	68
5.3.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato	68
5.3.2. Patrones de la fauna megabéntica en condiciones de la ZOM.....	71
5.3.3. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en sedimento con afloramientos rocosos	75
5.4. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca Salsipuedes.....	77
5.4.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato	77

5.4.2. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en el escarpe	81
5.5. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca Delfín	83
5.5.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato	83
5.5.2. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en sedimentos carbonatados	85
5.6. Variación de la fauna megabéntica asociada a las variables ambientales	87
6. Discusión	89
6.1. Condiciones ambientales	89
6.2. Riqueza de la fauna megabéntica	90
6.3. Patrones de la fauna megabéntica en condiciones de la ZOM	93
6.4. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al sustrato	95
6.5. Variación de la fauna megabéntica con respecto a las variables ambientales	98
7. Conclusiones.....	100
8. Referencias bibliográficas	103
Anexo I Catálogo de la fauna megabéntica.....	1-I
Inmersión D347- límite noroeste de la cuenca de Guaymas con el margen de Sonora ..	2-I
Inmersión D348- talud occidental de la isla Salsipuedes en la cuenca Salsipuedes	54-I
Inmersión D350- cuenca Delfín Inferior.....	103-I
Anexo II Publicación en revista indexada derivada del proyecto de investigación	

Índice de Figuras

- Figura 1.-** Distribución de las zonas de oxígeno mínimo a nivel mundial. Zonas de oxígeno mínimo oceánicas en negro y aguas confinadas y mares mediterráneos sombreados. Modificado de Levin, (2003) **15**
- Figura 2.-** Mapa de ubicación del golfo de California y de sus principales cuencas. Elaborado con datos proporcionados por UNINMAR/UNAM..... **20**
- Figura 3.-** Contornos (color azul) de los límites superior e inferior de la Zona de Oxígeno Mínimo (ZOM) ($[O_2] < 0.5 \text{ mL L}^{-1}$) en el golfo de California. (A) Límite superior de la ZOM a 200 m de profundidad; (B) Límite inferior de la ZOM a 1700 m de profundidad. Elaborado con datos proporcionados por UNINMAR/UNAM. **24**
- Figura 4.-** (A) Buque de investigación *Western Flyer* (36 m de eslora) utilizado durante la campaña “2012 gulf of California Expedition”. (B) ROV *Doc Ricketts*. Fotografías: MBARI® **31**
- Figura 5.-** Representación de la operación del ROV *Doc Ricketts* desde el buque *Western Flyer* del MBARI para la observación directa y filmación de hábitats de mar profundo y de su fauna megabéntica asociada **32**
- Figura 6.-** Ubicación general de las inmersiones D347, D348 y D350 en el golfo de California..... **33**
- Figura 7.-** Imagen béntica extraída de la secuencia de video del transecto realizado entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas. Puntos láser de color rojo al centro de la imagen tienen una separación de 29 cm entre ellos. Fotografía cortesía MBARI..... **37**
- Figura 8.-** Número de imágenes bénticas extraídas por inmersión/localidad y su cobertura béntica (m^2) en cada una de las cuencas en estudio **40**
- Figura 9.-** Delimitación de los bordes de la fauna megabéntica utilizando el software Image J® para la medición de su cobertura superficial. Poligonal de color amarillo sigue el borde de un ejemplar de *Pannychia moseleyi*. Fotografía cortesía MBARI **43**
- Figura 10.-** (A) Localización de las inmersiones en las cuencas de Guaymas (azul=inmersión D347), Salsipuedes (rojo=inmersión D348) y Delfín (amarillo=inmersión D350). (B) Perfiles de temperatura y (C) oxígeno de las inmersiones (Línea punteada en negro concentración de oxígeno ($[O_2] = 0.5 \text{ mL L}^{-1}$)). (D) Perfil de oxígeno de la columna de agua registrado en la cuenca de Guaymas en la ZOM. Línea punteada indica $[O_2] = 0.5 \text{ mL L}^{-1}$. Áreas sombreadas delimitan las subzonas de la ZOM: Límite Superior ($[O_2] 0.15\text{-}0.5 \text{ mL L}^{-1}$); Núcleo ($[O_2] < 0.15 \text{ mL L}^{-1}$); Zona de Transición ($[O_2] 0.15 - 0.18 \text{ mL L}^{-1}$); Límite Inferior ($[O_2] > 0.18 \text{ mL L}^{-1}$)..... **56**
- Figura 11.-** (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D347 en la cuenca de Guaymas; Arriba, representación del transecto realizado entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas en un área de sedimento con afloramientos rocosos en la ZOM. Los tipos de sustrato en la representación del transecto están codificados por color (azul claro=sedimento; azul intenso=sedimento con afloramientos rocosos). Flechas indican la

dirección del transecto pendiente ascendente. Líneas punteadas indican límites entre subzonas de la ZOM. (B) Imagen de los afloramientos rocosos (849-968 m) (C) Imagen del sedimento (969-990 m). Distancia entre puntos láser de color rojo es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.....57

Figura 12.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto en la cuenca de Guaymas.....58

Figura 13.- (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D348 en la cuenca Salsipuedes; Arriba, representación del transecto realizado entre 1228-1592 m de profundidad en un área de sedimento y un escarpe rocoso en aguas no interceptadas por la ZOM. Tipo de sustrato codificado por color (rojo claro=sedimento; rojo intenso=escarpe). Las flechas indican la dirección del transecto pendiente ascendente. (B) Imagen del escarpe (1228-1542 m). (C) Imagen del área de sedimento prospectada en la base del escarpe (1543-1592 m). La distancia entre puntos láser de color rojo es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.....59

Figura 14.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto en la cuenca Salsipuedes60

Figura 15.- (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D350 en la cuenca Delfín; Arriba, representación del transecto (856 m) en un área de sedimento con afloramientos carbonatados en el límite de la ZOM. Las flechas indican la dirección del transecto. (B) Imagen del área de sedimento con afloramientos carbonatados. Los círculos blancos indican la presencia de depresiones circulares en el sedimento (“pockmarks”) relacionadas con infiltraciones frías. En la parte inferior de la imagen se observa un coral de aguas profundas asociado a un afloramiento carbonatado. Fotografía cortesía MBARI.....61

Figura 16.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto de la cuenca Delfín62

Figura 17.- (A) Curvas de acumulación de morfoespecies observadas (líneas sólidas) y estimaciones Chao2 (líneas punteadas) de la riqueza total esperada de morfoespecies en las cuencas de Guaymas (azul), Salsipuedes (rojo) y Delfín (amarillo) en el golfo de California. (B) Número promedio de morfoespecies únicas que ocurrieron en las acumulaciones aleatorias de morfoespecies en las cuencas de Guaymas (azul), Salsipuedes (rojo) y Delfín (amarillo) en el golfo de California63

Figura 18.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en cada tipo de sustrato en la Cuenca de Guaymas. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento y el área de sedimento con presencia de afloramientos rocosos prospectadas en la cuenca de Guaymas.....70

Figura 19.- Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica en los tipos de sustrato en la cuenca de Guaymas. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice71

Figura 20.- Composición y contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en las subzonas de la ZOM en la cuenca de Guaymas73

Figura 21.- Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica a través de la parte inferior de la ZOM en la cuenca de Guaymas. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice **74**

Figura 22.- Imágenes mostrando los microhábitats identificados entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas en la ZOM. Flechas en blanco señalan el espécimen identificado. La distancia entre los puntos láser es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI **77**

Figura 23.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en cada tipo de sustrato en la cuenca Salsipuedes. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento y el escarpe prospectados en la cuenca Salsipuedes **80**

Figura 24.- Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica en los tipos de sustrato en la cuenca Salsipuedes. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice. **81**

Figura 25.- Imágenes de los microhábitats identificados entre 1228-1592 m de profundidad en la cuenca Salsipuedes. Flechas en blanco señalan el espécimen identificado. La distancia entre los puntos láser es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI **83**

Figura 26.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en el sedimento con afloramientos carbonatados en la cuenca Delfín. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento con afloramientos carbonatados en la cuenca Delfín **85**

Figura 27.- Imágenes de los microhábitats en el área de sedimento con afloramientos de carbonato autigénico (infiltraciones frías) (856 m de profundidad) en la Cuenca Delfín. Flechas y círculo en blanco señalan el espécimen identificado. Fotografías cortesía MBARI **87**

Figura 28.- Representación gráfica de la ordenación mediante Análisis de Redundancia (RDA) de los datos de cobertura (transformados por Hellinger) de morfoespecies (vectores en verde) limitados por las variables ambientales (vectores en azul). Números= código de morfoespecies; círculos= submuestras; R= sustrato rocoso; S= sedimento; OD= oxígeno disuelto; P= profundidad; T= temperatura **88**

Índice de Tablas

Tabla 1.- Algunos de los principales tipos de hábitats bénticos de mar profundo.....	5
Tabla 2.- Subzonas tipo que conforman la Zona de Oxígeno Mínimo y sus características	16
Tabla 3.- Definiciones de las distintas concentraciones de oxígeno disuelto.....	16
Tabla 4.- Inmersiones realizadas en las localidades en estudio y especificaciones de los transectos bénticos realizados con el ROV <i>Doc Ricketts</i>	35
Tabla 5.- Segmentos de video analizados por inmersión y por localidad y sus direcciones electrónicas en el repositorio institucional de UNINMAR/UNAM.....	36
Tabla 6.- Repositorio institucional de UNINMAR/UNAM para la consulta de las imágenes y sus metadatos asociados.....	39
Tabla 7.- Revisión de metodologías para análisis de videotransectos aplicadas a estudios de fauna megabéntica en mar profundo.....	47
Tabla 8.- Características de las muestras analizadas	51
Tabla 9.- Presencia (X) o ausencia de las especies y morfoespecies de fauna megabéntica identificadas en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín. El registro de la ocurrencia de aquellas especies o morfoespecies en dos localidades está indicado por un sombreado color gris.....	65
Tabla 10.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por tipo de sustrato en la cuenca de Guaymas (849-990 m). X=Presencia; *Especies o morfoespecies observadas utilizando organismos formadores de estructura como sustrato	68
Tabla 11.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por subzona de la ZOM la cuenca de Guaymas (849-990 m). X=Presencia; *Especies o morfoespecies observadas utilizando organismos formadores de estructura como sustrato.....	72
Tabla 12.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas	76
Tabla 13.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por tipo de sustrato en la cuenca Salsipuedes (1228-1592 m). X=Presencia.....	78
Tabla 14.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico entre 1228-1592 m de profundidad en la cuenca Salsipuedes	82
Tabla 15.- Especies y morfoespecies de fauna megabéntica que ocurrieron en el sedimento con afloramientos de carbonato en la cuenca Salsipuedes (856 m)	84
Tabla 16.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico a 856 m de profundidad en la cuenca Delfín.....	86

Presentación

El golfo de California alberga una gran diversidad biológica en sus aguas, reconocida desde tiempos históricos por los primeros exploradores y naturalistas desde mediados del siglo XIX, hasta la actualidad. No obstante, gran parte de esta diversidad permanece desconocida para el ser humano, particularmente, la diversidad a grandes profundidades (>200 m) en hábitats de sustrato duro como ventilas hidrotermales, montes y cañones submarinos, entre otros, a los cuales es difícil acceder.

El estudio de los fondos marinos a grandes profundidades requiere de equipos y tecnología con elevados costos de operación, que, además, son complicados para desplegar y operar a esas profundidades. Esto ha limitado en buena medida la exploración del mar profundo en el golfo de California y otras regiones marinas del mundo. A pesar de lo anterior, la aparición y rápido desarrollo de la tecnología e innovaciones para la exploración científica de las aguas profundas, en conjunto con los programas de inversión y la colaboración internacional entre instituciones mexicanas y extranjeras, ha permitido la ejecución de diversas campañas oceanográficas de exploración geológica y biológica en el golfo de California.

En este sentido, la presente investigación y disertación doctoral, deriva de un esfuerzo de colaboración entre el Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI) y el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. Durante el año 2012 el MBARI ejecutó en aguas del golfo de California la expedición “2012 Gulf of California Expedition” a bordo del buque de investigación oceanográfica *Western Flyer*, en la cual se ejecutaron diversas investigaciones en colaboración con investigadores mexicanos. Esta expedición constó de diversas etapas, una de las cuales se enfocó en el estudio del fondo marino y la fauna asociada a profundidades batiales en diversas localidades de las regiones sur, centro y norte del golfo de California. Uno de los equipos científicos utilizados en esta etapa fue el Vehículo de Operación Remota *Doc Ricketts*, que es un vehículo no tripulado que puede sumergirse hasta 4000 m de profundidad y está equipado con diversas herramientas científicas para el registro de video de alta resolución, colecta de muestras, registro de variables ambientales y datos de geoposicionamiento, entre otras.

De manera, que en esta investigación se examina material en video y datos de variables ambientales registrados con ayuda del vehículo de operación remota *Doc Ricketts* en tres localidades inexploradas en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín en el golfo de California, en un intervalo de profundidad entre 849–1594 m, con la finalidad de describir los hábitats en cada una de estas localidades y documentar la variación en la diversidad de la fauna megabéntica que los habitan. Al examinar las variaciones naturales en el tipo de sustrato y las concentraciones de oxígeno disuelto, se describen los patrones en el cambio de la diversidad en los hábitats bentónicos y se caracteriza la complejidad de las asociaciones de fauna megabéntica de cada tipo de hábitat. Aunque es claro que el muestreo realizado en este estudio continúa siendo limitado en relación al área prácticamente no explorada en el golfo de California, la información que aporta es relevante pues contribuye al entendimiento de las interacciones organismos-hábitat de la fauna megabéntica en el mar profundo del golfo de California, además de contribuir con información requerida por tomadores de decisión para el establecimiento de áreas naturales protegidas y para la planeación de conservación de hábitats.

Pedro H. López Garrido

Resumen

Los patrones de composición y diversidad de la fauna megabéntica en las zonas litoral e intermareal en el golfo de California han sido asociados con la heterogeneidad del hábitat y el tipo de sustrato. No obstante, las asociaciones de fauna megabéntica en hábitats de sustrato duro a profundidades >200 m en el golfo de California son poco conocidas debido a las limitaciones metodológicas inherentes para el muestreo en aguas profundas. Usando imágenes extraídas de secuencias de video grabadas con ayuda del Vehículo de Operación Remota *Doc Ricketts* en las cuencas de Guaymas (849-990 m), Salsipuedes (1228-1592 m) y Delfín (856 m), en conjunto con datos ambientales registrados con los sensores de este vehículo, se describen los hábitats de mar profundo observados y el grado de complejidad de las asociaciones de fauna megabéntica en cada cuenca. En las cuencas en estudio ocurren sedimentos poco estructurados y sustratos rocosos de mayor complejidad estructural. En la cuenca de Guaymas se documenta un área de sedimento con afloramientos rocosos a través de una intensa Zona de Oxígeno Mínimo ($[O_2] < 0.5 \text{ mL L}^{-1}$). En la cuenca Salsipuedes se documenta en aguas no interceptadas por la Zona de Oxígeno Mínimo ($[O_2] > 0.5 \text{ mL L}^{-1}$) un área de sedimento y la base de un escarpe. En la cuenca Delfín se documenta un área de sedimento y afloramientos de carbonato autigénico relacionados con infiltraciones frías. En total se determinan 106 taxa de fauna megabéntica distribuidos en 8 phyla. La mayor riqueza taxonómica se asocia al área de sedimento con afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas (52 taxa), seguida del escarpe en la cuenca Salsipuedes (49 taxa) y el área de sedimento con afloramientos carbonatados en la cuenca Delfín (12 taxa). En los hábitats de sustrato duro en las cuencas en estudio ocurren típicamente asociaciones de organismos constructores de hábitat como corales (Schizopathidae y Antipathidae) y esponjas (Hexactinellida y Demospongiae) de aguas profundas, mientras que los sedimentos en las cuencas de Guaymas y Salsipuedes están dominados por equinodermos (*Pannychia moseleyi*, Asteroidea) y crustáceos decápodos (*Munidopsis*). El patrón de la megafauna en el área de sedimento en la cuenca Delfín es distinto, dominado por peces bentopelágicos (Macrouridae) y pulpos. El tipo de sustrato está correlacionado con la variación en la diversidad, la riqueza taxonómica y la composición de la fauna megabéntica en las tres cuencas en estudio, de manera que la riqueza taxonómica y la diversidad es mayor en sustratos rocosos de mayor complejidad estructural y menor en sedimentos poco estructurados. A diferencia de lo esperado, se determina en el presente estudio que el oxígeno disuelto tiene poca correlación con la variación de la composición de la megafauna en las tres cuencas en estudio. La riqueza taxonómica asociada a los afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas a través del Núcleo y la Zona de Transición de la Zona de Oxígeno Mínimo es elevada. Este patrón es diferente del observado en otros hábitats en la Zona de Oxígeno Mínimo donde se ha documentado una elevada abundancia de unas pocas especies. En este estudio también se encontró que la profundidad y la temperatura son factores importantes para explicar la variación de las asociaciones de fauna megabéntica. El análisis realizado sugiere que múltiples variables pueden actuar en sinergia con el tipo de sustrato y el oxígeno para determinar los patrones de la megafauna en las cuencas en estudio. Los resultados obtenidos en el presente estudio contribuyen a la comprensión del rol potencial de las características del sustrato en la composición de las asociaciones de fauna megabéntica de aguas profundas y la Zona de Oxígeno Mínimo en el golfo de California.

Abstract

Patterns in benthic megafauna diversity in littoral and intertidal zones in the gulf of California have been associated with both habitat heterogeneity and substrate type. Current knowledge of invertebrate communities in hard bottom habitats at depths > 200 m in the gulf is poor due to the methodological limitations inherent in sampling deep-sea habitats. Using video imagery coupled with environmental data from the Remotely Operated Vehicle *Doc Ricketts*, we documented deep-sea habitats, complexity of megafaunal assemblages and their change in relation to environmental variables (substrate type, dissolved oxygen, depth, temperature and salinity) in three localities at Guaymas (849-990 m), Salsipuedes (1228-1592 m) and Delfin (856 m) basins. Along the transects in these basins were found soft sediments and complex rocky bottoms. Rocky outcrops were documented at Guaymas basin in Oxygen Minimum Zone ($[O_2] < 0.5 \text{ mL L}^{-1}$) conditions. A scarp was documented at Salsipuedes basin in waters not intercepted by Oxygen Minimum Zone. An area of soft sediment with pockmarks and authigenic carbonate outcrops associated with cold-seep infiltrations was documented in Delfin basin. Complex megafaunal assemblages associated to these habitats were documented. A total of 106 taxa were identified. The greatest taxonomic richness was found in Guaymas basin (52 taxa) on rocky outcrops, 49 taxa were identified associated to the scarp at Salsipuedes basin and 12 taxa associated to sediments and carbonate outcrops in Delfin basin. We found that hard bottom substrates (rock) across the studied basins supported megafaunal aggregations of structure-forming organisms such as deep-sea corals (*Schizopathidae* y *Antipathidae*) and sponges (*Hexactinellida* y *Demospongiae*). In comparison, benthic megafauna in soft sediments at Guaymas and Salsipuedes basins was dominated by echinoderms (*Pannychia moseleyi*, Asteroidea) and decapod crustaceans (*Munidopsis*). However, benthopelagic fishes (*Macrouridae*) and cephalopods dominated sediments in Delfin basin. Composition, cover and taxonomic richness of epibenthic megafauna varied among rocky substrates and soft sediments. Taxonomic richness was highest in rocky benthic habitats with the greatest structural complexity in comparison with soft sediment habitats. Unlike expected, dissolved oxygen was less important factor to explain the megafaunal composition variance. We observed high taxonomic richness across rocky outcrops at Guaymas basin through the Core and Lower Transition Zone of oxygen minimum zone. This megafaunal pattern differs from reports from other oxygen minimum zones characterized by a great abundance of a few species. Depth and temperature also were correlated with variation in megafaunal composition. However, multiple interacting factors act in synergy with dissolved oxygen and substratum type to influence the structure of these communities. These results broaden our understanding concerning the potential roles of substrate characteristics in the community composition of the deep-sea benthic megafaunal assemblages in the Gulf of California and oxygen minimum zones in general.

1. Introducción

“Durante muchos años el Calypso se dedicó...a la investigación oceanográfica. Con ayuda de platillos buceadores y de los trineos fotográficos, su equipo se empleó en varias ocasiones para el estudio de numerosos cañones que bordean las costas meridionales de Francia y de Córcega”

Jacques-Yves Cousteau, 1994

Aunque no es reconocido como un término legal (UNESCO 2009), el mar profundo ha sido considerado en ámbitos científicos como aquella zona que se localiza a más de 200 m de profundidad, e incluye tanto las masas de agua como el fondo marino (Thistle 2003; Ramirez-Llodra et al. 2011; Escobar-Briones 2014b). En general, existe un menor conocimiento sobre el mar profundo, particularmente sobre los hábitats rocosos y con mayor rugosidad y sus comunidades faunales asociadas, debido a que es un ambiente remoto y de muy difícil acceso. En este sentido, el despliegue de equipos para el muestreo en aguas profundas es complicado e impone altos costos de operación de las embarcaciones.

El estudio del mar profundo requiere un muestreo remoto donde se utilizan embarcaciones como plataformas oceanográficas, desde las cuales se envían a grandes profundidades (cientos o miles de metros) diversos equipos. Los métodos tradicionales para el muestreo de los ambientes sedimentarios en el mar profundo han incluido generalmente dragas, trineos y nucleadores de caja (Tyler et al. 2016) de escala pequeña (nucleadores: 0.01 m², draga de arrastre: 2.25 m²) (Brusca et al. 2005; Brusca and Hendrickx 2010). No obstante, el uso de equipos de mayor tecnología desarrollados más recientemente como vehículos operados remotamente (ROV, por sus siglas en inglés), sumergibles y vehículos autónomos subacuáticos (AUV, por sus siglas en inglés), ha permitido el estudio de hábitats profundos de sustrato duro e irregular (montes submarinos, escarpes, arrecifes de coral de aguas profundas y ventilas hidrotermales, entre otros) donde megafauna de vida sésil y vulnerable puede encontrarse sujeta al sustrato y donde la operación de métodos tradicionales es complicada y/o prohibitiva (Cuvelier et al. 2012; Tyler et al. 2016). Una de las principales ventajas que ofrece el uso de ROV's, AUV's y sumergibles es que permiten explorar y detallar *in situ* el fondo marino de una forma poco intrusiva y a una escala fina de metros

(Clark et al. 2012), gracias a que tienen acoplados cámaras de video, brazos robóticos manipuladores (que permiten coleccionar muestras biológicas y geológicas), sensores ambientales, entre otros. El uso de estos equipos permite la observación directa de fauna de aguas profundas mediante la transmisión en tiempo real de videos y fotografías al buque nodriza en la superficie. Posteriormente, las imágenes en video o fotografías permiten realizar una identificación y cuantificación de los organismos observados con la finalidad de describir las comunidades de aguas profundas. Más recientemente, el uso de estos vehículos subacuáticos también ha comenzado a utilizarse como plataforma para llevar a cabo experimentos *in situ* sobre las adaptaciones fisiológicas de los organismos en el mar profundo (Clark et al. 2012).

La fauna béntica de mar profundo ha sido dividida tradicionalmente por el tamaño de los organismos y sus formas de vida. El grupo que contiene a la fauna de mayor tamaño es la megafauna, que comprende aquellos organismos de 1-3 cm visibles en fotografías del lecho marino o aquellos coleccionados con redes (Gage and Tyler 1992; Rex and Etter 2010). Este grupo incluye organismos de vida móvil (como estrellas de mar, crustáceos decápodos, cefalópodos o peces bentopelágicos), suspensívoros o filtradores (como corales o esponjas), infauna (como erizos de mar o pepinos de mar) y excavadores (como anfípodos e isópodos) (Rex and Etter 2010). El siguiente grupo es la macrofauna, con tamaños entre 1 mm y 1 cm, vive en los primeros centímetros del sedimento y se encuentran conformada en su mayor parte por poliquetos, crustáceos peracáridos y moluscos (Gage and Tyler 1992; Rex and Etter 2010). La meiofauna mide entre 32-1000 μm , comparte igualmente los primeros centímetros de la capa superficial del sedimento y se encuentra dominada principalmente por nemátodos, copépodos, poliquetos, ostrácodos, foraminíferos y moluscos (Rex and Etter 2010).

Las comunidades biológicas que viven a más de 200 m de profundidad experimentan una oscuridad permanente debido a la falta de luz, una elevada presión hidrostática (20 a >1100 atmósferas), generalmente bajas temperaturas (-1.8 a 2 °C, aunque los fluidos emitidos por las ventilas hidrotermales pueden alcanzar hasta 450°C) y una limitante alimenticia debido a que dependen en su mayor parte del flujo de materia orgánica procedentes de capas más superficiales, la cual es producida principalmente en el proceso de fotosíntesis en la zona fótica del océano (Danovaro et al. 2014; Escobar-Briones 2014b). Los productores primarios están ausentes en los ecosistemas de aguas profundas, a excepción de las ventilas

hidrotermales y las infiltraciones frías, donde los organismos quimiosintéticos desempeñan el papel de dichos productores primarios (Escobar-Briones 2014b). Se ha hallado fauna viviendo en todos los tipos de hábitats y a todas las profundidades en los océanos, incluyendo las profundidades hadales (>6500 m) en la trinchera de las Marianas, donde una abundante megafauna de holotúridos, anfípodos y foraminíferos (Xenophyophoroidea) fue observada viviendo a 10908 m de profundidad (Gallo et al. 2015). Diversas investigaciones (R. Hessler and L. Sanders 1967; Grassle 1989; Rex and Etter 2010) indican que la diversidad biológica en el mar profundo es elevada. Pero ¿por qué la vida es abundante y diversa en las profundidades de todos los océanos en un ambiente aparentemente homogéneo, estable y limitado en alimento? Esta paradoja resulta ser uno de los mayores paradigmas y retos por responder en la ecología del mar profundo (Mcclain and Schlacher 2015). A gran escala, el conocimiento actual indica que la diversidad de invertebrados bentónicos en el mar profundo presenta un patrón de distribución unimodal en relación con la profundidad, donde los valores más elevados se han observado a profundidades intermedias entre 2000 a 3000 m (Gage and Tyler 1992; Rex and Etter 2010), mientras que latitudinalmente, se ha observado una disminución hacia los polos (Rex and Etter 2010). No obstante, estos patrones de gran escala varían localmente y a una escala fina (metros) debido a la influencia de factores abióticos y estacionales (Escobar-Briones 2014b).

Particularmente, en el golfo de California (GdC), a excepción de las ventilas hidrotermales, el estudio de las comunidades de fauna megabéntica de aguas profundas asociadas a sustratos duros es aún escaso (Hendrickx et al. 2017). Por ello, este trabajo contribuye con información sobre los patrones de composición y de riqueza de taxa de las asociaciones de fauna megabéntica en tres distintos hábitats de mar profundo localizados en las cuencas de Guaymas (849-990 m), Salsipuedes (1228-1592 m) y Delfín (856 m) en el GdC, mediante el análisis de imágenes extraídas de secuencias de video grabadas con ayuda del ROV *Doc Ricketts* en conjunto con el análisis de datos ambientales registrados con los sensores de este vehículo, por lo que además, se aportan datos locales de variables ambientales como tipo de sustrato, profundidad, temperatura y concentración de oxígeno disuelto.

2. Antecedentes

2.1. El hábitat béntico en el mar profundo

El hábitat es definido por el espacio, lugar, o area geográfica, así como por los factores abióticos, en los que un organismo, población, o asociación viven (Kostylev et al. 2001; UNESCO 2009; Tapia de la O 2018). Esto implica que el hábitat es delimitado por la escala espacial, aunque también está delimitado por la escala de tiempo. El hábitat provee el espacio para las actividades claves de la vida (UNESCO 2009), por lo que los hábitats se distinguen por la presencia de comunidades biológicas específicas que ocurren de manera natural (Danovaro et al. 2008; Tapia de la O 2018).

Los hábitats bénticos marinos, es decir, aquellos hábitats relacionados directamente con el lecho marino, son definidos por su geología, en conjunto con una serie de atributos como la profundidad, la química y la física acuática, la sedimentología, las comunidades biológicas asociadas, entre otros (Greene et al. 1999; Eleftheriou 2013). En este sentido, la distribución de los hábitats bénticos depende del tipo de sustrato y de las características ambientales que proveen las condiciones físicas para los diferentes modos de vida (De la Torriente et al. 2018).

El avance tecnológico alcanzado en las últimas décadas ha permitido el descubrimiento de diversos hábitats de mar profundo (Escobar-Briones 2014b) como cañones submarinos, arrecifes de coral de aguas profundas, agregaciones de esponjas, infiltraciones frías, zonas de mínimo oxígeno, volcanes de lodo, hidratos de metano, montes submarinos, entre otros. Algunos de estos hábitats principales se describen en la Tabla 1.

Tabla 1.- Algunos de los principales tipos de hábitats bénticos de mar profundo

Hábitat	Descripción	Referencia
Cañones submarinos	Incisiones irregulares en el margen continental que cruzan los contornos de profundidad de 50 a >4000 m	(Tyler et al. 2016)
Montes submarinos	Su origen es usualmente a partir de volcanes extintos que presentan una altura de varios cientos a miles de metros. Aquellos montes con la cima aplanada se conocen como guyots.	(Greene et al. 1999; Tyler et al. 2016)
Escarpes de mar profundo	Paredes verticales con características geomórficas complejas	(Robert et al. 2020)
Arrecifes de coral de aguas profundas	Formados por altas densidades de asociaciones de cnidarios (principalmente de las clases Scleractinia, Alcyonacea, Antipatharia y Pennatulacea) entre 100 y >2000 m de profundidad.	(Tyler et al. 2016; van den Beld et al. 2017)
Agregaciones de esponjas	Áreas o regiones de ocurrencia de poblaciones substanciales de esponjas en aguas profundas (>200 m), incluso a profundidades hadales, donde forman hábitats altamente estructurados.	(Hogg et al. 2010; van Soest et al. 2012; Rooks et al. 2019; Vieira et al. 2020)
Zonas de oxígeno mínimo	Región del océano a lo largo del margen continental, generalmente entre 100 y 1200 m de profundidad, donde la concentración de oxígeno en la columna de agua es menor a 0.5 mL L ⁻¹	(Fenchel and Finlay 1995; Rogers 2000; Levin 2003, 2018; Stramma et al. 2010; Tyler et al. 2016)
Infiltraciones frías	Zonas del lecho marino donde ocurre la filtración de fluidos (como metano) de baja temperatura en sedimentos superficiales, los cuales son descargados a la misma temperatura del agua circundante. Estos fluidos proceden de zonas subsuperficiales de debilitamiento como son sistemas de fallas y fisuras que afectan la morfología del lecho marino.	(Reed et al. 2009; Wheeler and Stadnitskaia 2011; Portail et al. 2015; Cruaud et al. 2017)
Ventilas hidrotermales	Fallas o fracturas en el lecho marino donde ocurre la expulsión de fluidos geotérmicos (como sulfuro de hidrogeno) a altas temperaturas (350-405°C). Estos fluidos se forman por las interacciones agua/roca.	(Reed et al. 2009; Soto and Estradas 2014; Portail et al. 2015, 2016; Tyler et al. 2016; Goffredi et al. 2017; Cruaud et al. 2017)
Materiales orgánicos hundidos	Habitats limitados en tiempo y espacio, representados por el hundimiento de grandes restos de organismos, como cadáveres de ballenas, restos de madera, macroalgas y pastos marinos, los cuales soportan asociaciones faunales.	(Tyler et al. 2016)

Los hábitats bénticos de mar profundo han sido clasificados mayormente por su origen (geológico, biogénico o incluso antropogénico), por el tipo de materiales y características

físicas del lecho marino, por la zona batimétrica, así como por sus asociaciones faunales características. Todas las distinciones entre hábitats, presentan en su mayoría diferencias que son obvias para los observadores humanos (De la Torre et al. 2018). Uno de los principales sistemas de clasificación para hábitats bénticos de mar profundo es el propuesto por Greene et al. (1999), el cual considera una delimitación espacial del tamaño. En este sistema, el margen continental, cañones y montes submarinos, arrecifes de aguas profundas o la planicie abisal, con dimensiones de kilómetros o mayores, son considerados como megahábitats. Algunos cañones, montes o escarpes submarinos, con dimensiones de decenas de metros a un kilómetro se consideran como mesohábitats, Entre los macrohábitats, con dimensiones de uno a diez metros, se agrupan, por ejemplo, afloramientos rocosos, ondas de sedimento, hoyos o madrigueras en el sedimento, grietas y fracturas. Por último, guijarros, pequeñas grietas, estructuras biogénicas como corales de aguas profundas o esponjas que proporcionan condiciones físicas para el modo de vida de otras especies asociadas, con dimensiones de centímetros a un metro, son considerados como microhábitats.

La identificación de un conjunto de descriptores ambientales (como sustrato, temperatura, oxígeno disuelto, entre otros) que caracterizan un área determinada permite identificar las preferencias de distribución de los organismos y, por tanto, identificar distintos tipos de hábitats (Kostylev et al. 2001). Por ejemplo, diversos estudios han mostrado que la complejidad estructural de la superficie del fondo marino, también definida como complejidad del hábitat, influye en los patrones de distribución y abundancia de las especies bénticas (Underwood 2006; Matias et al. 2010; Storlazzi et al. 2016). La complejidad estructural queda determinada por la heterogeneidad física del hábitat, a su vez relacionada con la rugosidad¹ del sustrato en el lecho marino y la compleja arquitectura tridimensional de los organismos formadores de estructura, como corales, agregaciones de esponjas, agregaciones de ostras, entre otros (Laguionie-Marchais et al. 2015; Bartholomew et al. 2016; Ferrari et al. 2016). De manera que la complejidad del hábitat es un importante predictor de la riqueza y abundancia en numerosos ecosistemas marinos (Schlacher et al. 2010a; Bartholomew et al. 2016; Ferrari et al. 2016). Hábitats estructuralmente complejos generalmente presentan más especies asociadas, debido a que proveen una mayor cantidad

¹ Se entiende como rugosidad, a la medición de la variabilidad o complejidad de una superficie (Storlazzi et al., 2016).

de nichos, mayor superficie para la fijación de especies sésiles, refugio contra la depredación y proporcionan diferentes caminos para explotar los recursos (Matias et al. 2010; Bartholomew et al. 2016; Storlazzi et al. 2016). Adicionalmente, la complejidad del hábitat modifica la hidrodinámica de la zona al influir en la fricción de las corrientes y las mareas, lo que deriva en un cambio en los patrones de circulación y flujos de larvas, nutrientes, sedimentos, entre otros (Storlazzi et al. 2016).

Una parte de la complejidad tridimensional del hábitat es aportada por el sustrato subyacente, no obstante, gran parte de la complejidad del hábitat es aportada por organismos formadores de estructura, como corales, esponjas o agregaciones de ostras (Ferrari et al. 2016, 2017). De manera que los organismos formadores de estructura pueden proporcionar un hábitat para otras especies asociadas, lo que incrementa la diversidad a una escala local (Buhl-Mortensen et al. 2010). En este sentido, cambios en la complejidad del hábitat y en la composición de los organismos formadores de estructura, inducidos por disturbios ambientales o antropogénicos, pueden tener efectos importantes en los ecosistemas marinos (Buhl-Mortensen et al. 2012; Ferrari et al. 2016; van den Beld et al. 2017; Burns et al. 2019). La complejidad del hábitat ha sido mayormente documentada en arrecifes coralinos (Fukunaga et al. 2019; Burns et al. 2019), no obstante, diversos estudios realizados en cañones y montes submarinos frente a las costas de Canadá y en el sureste de Australia han mostrado recientemente que la complejidad estructural en estos hábitats de mar profundo se encuentra correlacionada positivamente con el incremento en la diversidad y la biomasa (Schlacher et al. 2010b; Lacharité and Metaxas 2017; Dijkstra et al. 2021). En el caso del GdC, tal vez la alta complejidad estructural contribuye a la elevada riqueza taxonómica de la fauna observada en sus fondos, la cual es precisamente un reflejo de su complejidad estructural (López-Garrido et al. 2020).

2.1.1. Hábitats bénticos de mar profundo conocidos en el golfo de California

El GdC es reconocido no solo por su alta biodiversidad, sino también por su gran diversidad de hábitats. En el caso de los hábitats de mar profundo, muchos de ellos apenas comienzan a ser documentados. Exploraciones en el GdC han documentado la presencia de hábitats quimiosintéticos como ventilas hidrotermales en la cuenca de Guaymas, las cuales se caracterizan por una gruesa capa de sedimento, que resulta en fluidos con temperaturas >300 °C y depósitos polimetálicos en forma de montes o chimeneas (Soto 2009; Soto and Estradas

2014). En la misma cuenca de Guaymas, también se han detectado campos de infiltraciones frías, separadas de las ventilas hidrotermales unos 60 km de distancia (Figuroa Alborno 2013; Portail et al. 2015). Ambos ecosistemas, en condiciones sedimentarias y de profundidad comparables (~2000 m) y sin barreras biogeográficas (Portail et al. 2015). Otros hábitats que han comenzado a ser explorados en el GdC incluyen cañones, montes submarinos, escarpes, cráteres y conos volcánicos (Mejía-Mercado et al. 2014; Munguia-Vega et al. 2018), así como agregaciones de esponjas y de corales de aguas profundas (Tentori et al. 2014). Otras exploraciones también han documentado áreas de sedimento (Papiol and Hendrickx 2016) y salientes rocosas (Hendrickx et al. 2017) interceptadas por la ZOM en la región sur del GdC (Hendrickx et al. 2017).

2.2. Diversidad y complejidad ecológica

La diversidad representa un componente clave en la estructura de las comunidades debido a que está ligada con diversas funciones del ecosistema (Huerta Martínez and Vazquez 2004; Danovaro et al. 2008). Esta queda determinada por la riqueza (número de especies), la Equidad (distribución de los individuos entre los diferentes taxones) y la dominancia (contribución de las especies más abundantes) (Gooday et al. 2010) y puede ser evaluada a distintas escalas espaciales. Más específicamente, la diversidad alfa se ha definido como el número de especies en una estación de muestreo, mientras la diversidad beta es definida como el cambio de especies a través de las estaciones de muestreo y la diversidad gama como la riqueza de especies a nivel regional, esta última resulta de la combinación de las listas de especies a través de las estaciones de muestreo (Huerta Martínez and Vazquez 2004; Gooday et al. 2010; Rex and Etter 2010; Victorero et al. 2018).

La diversidad es un componente de la complejidad ecológica, por lo que es frecuentemente empleada para evaluar esta última. El concepto de complejidad ecológica en relación a comunidades biológicas se aplica a grupos de especies que ocurren juntas y que interactúan entre ellas por razones evolutivas o por similitudes en sus requerimientos ambientales, de manera que la complejidad se genera mediante las redes de interacciones biológicas (como competencia, depredación, facilitamiento, depredación, interacciones tróficas) dentro de una

comunidad (Paoli et al. 2016). Cuando el ecosistema², que comprende distintos niveles de organización, crece y se desarrolla, significa que incrementa su estructura física y su tamaño, por lo que también incrementa su información contenida (diversidad) y sus redes de interacciones biológicas y, por ende, se vuelve más complejo (Margalef 1983; Nielsen and Jørgensen 2013). En un sistema que posee diversos compartimentos, la complejidad estructural, en términos de la complejidad ecológica, se refiere a las distintas partes en este sistema, mientras que la complejidad funcional se refiere a cómo estas partes interactúan entre ellas (Paoli et al. 2016). Se puede decir entonces que la complejidad es una propiedad emergente relacionada con el tamaño y la organización de los ecosistemas. No obstante, los ecosistemas son sistemas abiertos que combinan organismos vivos que interactúan con su ambiente físico, de manera que la complejidad de las comunidades se ve influenciada por distintos factores que operan a diversas escalas temporales y espaciales.

2.2.1. Patrones generales de la diversidad de macroinvertebrados en el golfo de California

A una escala regional se conoce que la diversidad de macroinvertebrados bentónicos en el GdC incrementa de norte a sur, teniendo un registro para el Alto golfo de 1050 especies, en la región norte del golfo de 2258 especies, en la región central de 3293 especies y en la región sur de 3113 especies (Brusca et al. 2005; Brusca and Hendrickx 2010). Los grupos con un mayor número de especies registradas para todo el GdC son los moluscos, con 2198 especies, los artrópodos, con 1062 especies, los anélidos, con 722 especies, los equinodermos, con 263 especies y los cnidarios, con 262 especies (Brusca and Hendrickx 2010).

A una escala pequeña, (a profundidades <200 m) se conoce que la diversidad de la fauna béntica en el GdC varía en función del tipo de hábitat y la heterogeneidad del substrato (Brusca et al. 2005). De manera que la riqueza de especies bénticas es mayor, por ejemplo, en los arrecifes rocosos localizados en ambos márgenes en la región sur y centro del GdC, donde se han identificado hasta 172 taxa distintos de macroinvertebrados (Brusca and Hendrickx 2010; Ulate et al. 2016). En comparación, la riqueza de especies de invertebrados epibénticos disminuye en playas arenosas de la costa continental o en playas con fondos

² Entendido éste como un complejo de comunidades biológicas y su entorno ambiental que interactúan como una unidad funcional (UNESCO 2009).

conformados por rocas aplanadas lisas de granito o de basalto (Brusca et al. 2005). En general, la riqueza conocida de macroinvertebrados en hábitats rocosos en la zona intermareal del GdC es de 1075 especies, mientras que se conocen 928 especies de macroinvertebrados que habitan playas arenosas en la misma zona intermareal. También se sabe que las asociaciones de macroinvertebrados de vida sésil de arrecifes rocosos en la costa peninsular del GdC muestran variaciones regionales en su composición, abundancia y diversidad, las cuales están influenciadas por cambios ambientales relacionados con la latitud (Ulate et al. 2016). En este sentido, se puede decir que los patrones biológicos de las comunidades de invertebrados son mejor conocidos en las zonas litoral e intermareal del GdC en comparación con los hábitats de sustrato duro a profundidades >200 m (Brusca and Hendrickx 2010).

2.2.2. Contribuciones al conocimiento de la diversidad de macroinvertebrados de aguas profundas en el golfo de California

En general, el esfuerzo de muestreo en aguas profundas de nuestro país ha sido mayor en el golfo de México en comparación con el Mar Caribe, el Océano Pacífico y el GdC (Escobar-Briones 2000). Las primeras expediciones en aguas profundas en el GdC fueron realizadas por el buque oceanográfico *Albatross* en 1880 y 1911 que realizó el registro de datos oceanográficos y recolectó con técnicas de arrastre organismos marinos. Posteriormente, en 1939 la expedición del crucero *E.W. Scripps*, realizó 53 estaciones oceanográficas a lo largo del GdC y muestreó fitoplancton y zooplancton (Brusca et al. 2005). En 1940 la expedición de Edward F. Ricketts a bordo del buque oceanográfico *Western Flyer* realizó las primeras investigaciones en ecología de comunidades en el GdC (Brusca et al. 2005). Entre 1940 y 1950 destacan diversas expediciones para el conocimiento de la diversidad en el GdC realizadas por la *Scripps Institution of Oceanography, University of California, Stanford University* y por *Allan Hancock Foundation* (Brusca et al. 2005). Hacia finales de la década de 1970 el uso de los sumergibles y la colaboración entre instituciones de investigación mexicanas y extranjeras permitieron un incremento en la exploración y el conocimiento del mar profundo del GdC (Brusca et al. 2005; Escobar and Escobar-Briones 2014). En estos años se iniciaron estudios en colaboración para el estudio de las ventilas hidrotermales en la cuenca de Guaymas en el GdC (Hendrickx 2012b; Escobar-Briones 2014a). También

destacan algunos intentos de exploración de las aguas profundas de la región norte-centro del GdC entre 1971 y 1972 para determinar la presencia de bancos de peces (Hendrickx 2012b).

Las expediciones científicas mexicanas también han contribuido en los trabajos de exploración y de estudio del mar profundo del GdC por medio de expediciones, como las realizadas por el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología a bordo del buque oceanográfico El Puma, propiedad de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) que, en el marco del proyecto de investigación TALUD, ha contribuido de manera significativa desde 1989 (mediante 13 campañas oceanográficas), a la descripción de las comunidades de invertebrados y de peces asociadas a hábitats del talud continental del Pacífico oriental y de las zonas profundas en el GdC (Zamorano et al. 2014). También se puede destacar la campaña GUAYRIV10, a bordo del buque oceanográfico El Puma de la UNAM, que estudió las infiltraciones frías en el GdC (Figueroa Albornoz 2013) y otras más realizadas por el Instituto de Geofísica de la UNAM.

Otras expediciones realizadas en colaboración entre distintas instituciones de investigación mexicanas y extranjeras en fechas más recientes han aportado información relevante sobre el conocimiento de la diversidad biológica de mar profundo en el GdC, tal es el caso de las campañas realizadas en mayo de 2008 a bordo del buque oceanográfico *Atlantis*, propiedad del *Woods Hole Oceanographic Institution*, así como las expediciones realizadas durante los años 2003, 2012 y 2015 por el *Monterey Bay Aquarium Research Institute* (MBARI), a bordo del buque oceanográfico *Western Flyer*. El presente estudio deriva de parte de la información documentada durante la campaña realizada en 2012 por el MBARI.

La contribución de la comunidad científica nacional al conocimiento de la macrofauna de mar profundo del GdC se ve reflejada en los trabajos publicados por Álvarez et al., (2014); Brusca et al., (2005); Brusca and Hendrickx, (2010); Carballo et al., (2014); Castillo-Rodríguez, (2014); Espinosa-Pérez, (2014); Hendrickx et al., (2016a), (2017); Hendrickx, (2001); Hendrickx et al., (2011); Hendrickx et al., (2017); Hendrickx and Serrano, (2014); Hernández-Alcántara et al., (2014); Hinojosa-Corona, (2014); López-Martínez et al., (2012); Papiol and Hendrickx, (2016); Portail et al., (2015), (2016); Robinson et al., (2016); Solís-Marín et al., (2005), (2014); Solís-Weiss et al., (2014); Tentori et al., (2014); Zamorano et al., (2014); Zamorano and Hendrickx, (2012), entre otros más. Así también, cabe señalar que

el proyecto Macrofauna Golfo, ha contribuido significativamente en el conocimiento de las comunidades de invertebrados de aguas profundas, mediante la generación de una importante base de datos de la macrofauna registrada del GdC (con una parte específica para invertebrados), la cual además de contener información taxonómica, integra información ecológica y sobre la distribución de las especies (Brusca et al. 2005).

Distintos autores (Brusca et al. 2005; Lluch-Cota et al. 2007; Brusca and Hendrickx 2010; Páez-Osuna et al. 2016) coinciden en que se han descrito unas 4900 especies de macroinvertebrados en el GdC, las cuales, según cálculos de Brusca y Hendrickx (2010), se estima que representan alrededor del 70 % de la diversidad total del GdC. La mayoría de las especies son de hábitos bénticos (~4350) (Brusca et al. 2005) y con una distribución en profundidades <200 m. La fauna de macroinvertebrados bentónicos que ocurren por encima de la isobata de los 200 m está representada por alrededor de 4,117 especies (Brusca and Hendrickx 2008), lo cual representa el 84 % del total de especies de invertebrados nombradas y descritas para el GdC, mientras que los invertebrados registrados entre 200 y 2000 m están representados por unas 656 especies (Brusca y Hendrickx, 2008) y representa el 13 % del total de especies de invertebrados nombradas y descritas para el GdC. Lo anterior, refleja por un lado, el menor esfuerzo de muestreo en aguas profundas en el GdC y, por otro, el poco conocimiento que se tiene acerca de los hábitats (particularmente de sustrato duro) y la fauna a profundidades > 200 m (Hendrickx et al. 2014). No obstante, datos preliminares de la región sureste del GdC obtenidos principalmente mediante trineos bénticos, dragas y nucleadores de caja indican una abundante y diversa fauna dominada por poliquetos, crustáceos decápodos, equinodermos y moluscos (Hendrickx 2001, 2002, 2006, 2012a; Lluch-Cota et al. 2007; Méndez 2007; Zamorano et al. 2007, 2014; Hendrickx et al. 2007, 2011, 2016a, 2017; Hendrickx and Serrano 2014; Hinojosa-Corona 2014; Papiol and Hendrickx 2016).

2.3. Factores ambientales que influyen los patrones de la megafauna en el mar profundo

Hoy en día se sabe que la agregación de especies es predecible y se asocia a hábitats y la combinación de factores ambientales como sustrato, materia orgánica, productividad, concentración de oxígeno disuelto o hidrodinámica de las regiones, entre otros (McArthur et al. 2010; Williams et al. 2010; Anderson et al. 2011; Quattrini et al. 2012; Schiaparelli et al.

2016; Dijkstra et al. 2021), que operan en diferentes escalas temporales y espaciales (Quattrini et al. 2012). Estos factores representan fuentes de heterogeneidad del hábitat e influyen mediante diversos mecanismos la diversidad biológica (Gooday et al. 2010).

En general, se conoce que la variación de determinados factores ambientales ejerce una gran influencia en la diversidad a diferentes escalas espaciales y temporales (Levin et al. 2010). En el caso del mar profundo, un gran número de estas variables o factores son inherentes a las propiedades de las masas de agua, por ejemplo, la temperatura y la salinidad (Puerta et al. 2020). No obstante, estos factores varían en función de la profundidad, de manera que los patrones biológicos de la fauna de mar profundo se han relacionado con la profundidad y los cambios asociados en las variables físicas (Schiaparelli et al. 2016; Puerta et al. 2020).

Algunos de los principales factores relacionados con los patrones de distribución de la megafauna béctica de mar profundo son:

Profundidad. A gran escala se sabe que ocurren cambios en la composición y la diversidad de especies relacionados con la profundidad (Rex and Etter 2010; Puerta et al. 2020). Así, se sabe que la composición cambia entre la plataforma y el margen continental a profundidades entre 300 y 500 m (Carney 2005). Otros cambios ocurren en el margen superior a 1000 m de profundidad y entre el margen inferior y la planicie abisal entre 2000 y 3000 m de profundidad (Carney 2005). Estos patrones han sido asociados principalmente con la disminución en la disponibilidad de alimento (Carney 2005; Rex and Etter 2010; Schiaparelli et al. 2016) y la variación de múltiples factores relacionados con la profundidad (Puerta et al. 2020).

Temperatura. La temperatura suele ser un factor importante que afecta los patrones de diversidad a diferentes escalas temporales y espaciales, debido a las diferentes tolerancias fisiológicas de los taxa (Yasuhara and Danovaro 2016). Aunque las respuestas a la temperatura al nivel de especies son altamente variables (Puerta et al. 2020), en general, se sabe que la diversidad presenta un comportamiento unimodal con respecto a la temperatura, con un máximo entre los 5 y los 10°C (Yasuhara and Danovaro 2016). No obstante, se tiene poco conocimiento sobre cómo es que la temperatura afecta la diversidad del mar profundo debido a su relativa estabilidad en las escalas temporal y espacial en comparación con las capas más superficiales del océano.

Salinidad. La salinidad, que es definida por la densidad y la temperatura, varía en las zonas costeras debido a la influencia de las descargas de agua dulce continentales (Libes 2008). Asimismo, varía con la latitud en aguas superficiales oceánicas, presentando una mayor salinidad en latitudes medias y ecuatoriales en comparación con las aguas superficiales hacia latitudes polares (Libes 2008). Las variaciones en la temperatura, la salinidad y como resultado en la densidad, finalmente tienen implicaciones importantes en la circulación termohalina global, lo cual se ve reflejado en la tendencia observada en las aguas profundas, que generalmente presentan menor salinidad (debido a que tienen su origen en aguas superficiales polares) en comparación con las aguas superficiales de latitudes medias y bajas (Libes 2008). Sin embargo, la salinidad no sigue una tendencia uniforme con la profundidad (Libes 2008); a grandes profundidades en los mares de todo el mundo varía hasta una unidad (Puerta et al. 2020), mientras que por debajo de los 3500 m de profundidad, esta se vuelve más uniforme (Watling et al. 2011).

Algunos estudios han mostrado que la ocurrencia de ciertos taxa de aguas profundas está relacionada con la densidad del agua (Davies et al. 2008), específicamente con la supervivencia de los estadios larvales de algunas especies y con su dispersión (Watling et al. 2011). Sin embargo, queda mucho por investigar sobre la influencia de la salinidad en los patrones de distribución y diversidad de la fauna bética. La profundidad, la temperatura y la salinidad, son factores clave que definen las características hidrográficas en el mar profundo, al mismo tiempo que tienen implicaciones en la ecología, la diversidad y la distribución de la fauna.

Oxígeno disuelto. La concentración de oxígeno en los océanos del mundo es un factor relevante que tiene grandes efectos en las asociaciones de fauna (Levin 2003). Las mayores concentraciones de oxígeno se registran cerca de la superficie, entre 3 y 6 mL L⁻¹, disminuyendo con la profundidad (Serrano 2012). Aquellas zonas o masas de agua de los océanos mundiales deficientes de oxígeno, donde las concentraciones son < 0.5 mL L⁻¹ a profundidades de la plataforma continental y batiales, entre 10 y 1300 m, son definidas como Zonas de Oxígeno Mínimo (ZOM) (Levin and Gage 1998; Levin et al. 2000; Rogers 2000; Levin 2003; Gooday et al. 2010). Las ZOM ocurren en regiones que presentan una elevada productividad primaria en la superficie, así como patrones de circulación limitados que generan una estratificación en la columna de agua y el aislamiento de masas de agua viejas

con poco contenido de oxígeno (Puerta et al. 2020). Debajo de estas aguas altamente productivas se da el consumo bioquímico del oxígeno durante el proceso de respiración microbiana (principalmente por bacterias desnitrificantes) de la materia orgánica (Rogers 2000; Levin et al. 2001; Levin 2003; Puerta et al. 2020). La ZOM más extensa ocurre a profundidades batiales en el Océano Pacífico oriental (donde se incluye el GdC), aunque también ocurren ZOM importantes en el mar Arábigo, al norte del océano Índico y en el suroeste de África (Figura 1) (Rogers 2000; Levin 2003).

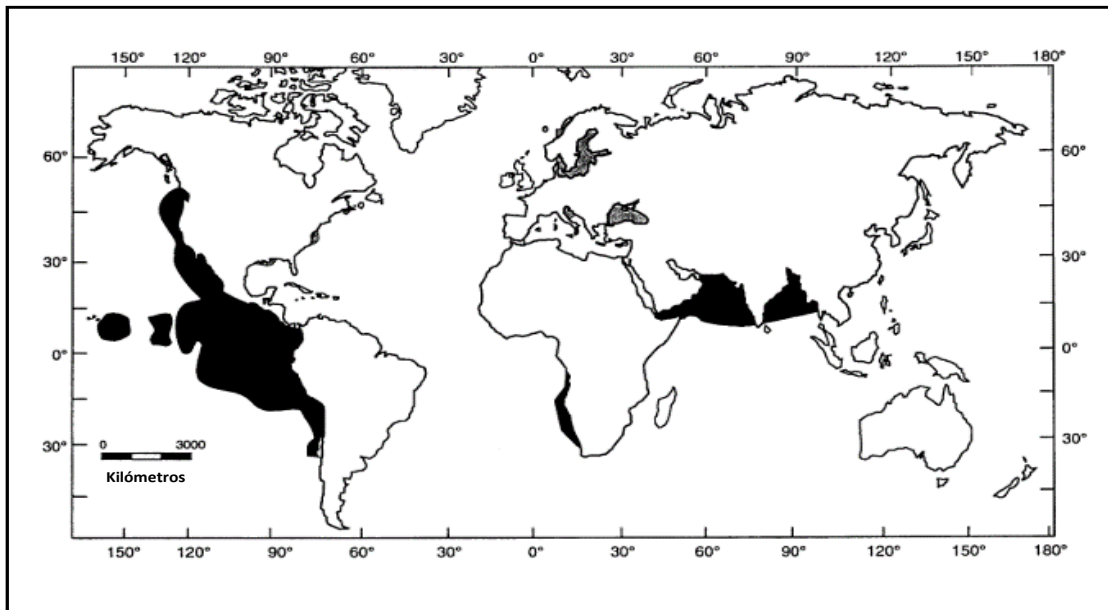


Figura 1.- Distribución de las zonas de oxígeno mínimo a nivel mundial. Zonas de oxígeno mínimo oceánicas en negro y aguas confinadas y mares mediterráneos sombreados. Modificado de Levin, (2003).

El espesor de la capa de la ZOM y los niveles de oxígeno varían regionalmente en cada ZOM en función de su hidrografía (Tapia de la O 2018). No obstante, se distingue una zonificación tipo (Tabla 2) (Levin 2003; Gooday et al. 2010; Tapia de la O 2018) derivada de la disminución exponencial en el consumo de oxígeno conforme se incrementa la profundidad (Levin 2003).

Tabla 2.- Subzonas tipo que conforman la Zona de Oxígeno Mínimo y sus características

subzona	Descripción	Referencia
Límite Superior	Ocurre a profundidades entre 140-250 m de profundidad, aunque en aguas oceánicas de California se ha detectado hasta profundidades de 500-600 m. Los niveles de oxígeno caen en una pendiente pronunciada desde la superficie hasta el límite superior, con concentraciones de oxígeno entre 0.11-2.05 mL L ⁻¹ . Los límites superiores de la ZOM pueden moverse hacia arriba o hacia abajo en respuesta a eventos de El Niño, mareas internas o ciclos estacionales, por lo que las regiones localizadas en este límite experimentan variaciones en la concentración de oxígeno disuelto.	(Levin 2003; Gooday et al. 2010; Tapia de la O 2018)
Núcleo	Ocurre entre los 250-750 m de profundidad. Esta zona se caracteriza por presentar de forma continua los niveles más bajos de oxígeno (0.1-0.14 mL L ⁻¹). Grandes cantidades de materia orgánica no degradada y altas concentraciones de sulfuro. El sedimento es laminado.	(Rogers 2000; Levin 2003; Gooday et al. 2010; Tapia de la O 2018)
Zona de Transición	Ocurre entre 750-1000 m de profundidad. Se presenta un ligero incremento en los niveles de oxígeno. Concentración de oxígeno de 0.12-0.17 mL L ⁻¹ . Sedimentos parcialmente laminados.	(Levin et al. 2000; Gooday et al. 2010; Tapia de la O 2018)
Límite Inferior	Ocurre entre los 1000-1300 m de profundidad. Los niveles de oxígeno se incrementan de forma más gradual con la profundidad. La concentración de oxígeno es >0.5 mL L ⁻¹ .	(Levin et al. 2000; Levin 2003; Gooday et al. 2010; Tapia de la O 2018)

Diversas definiciones se han establecido para referirse a las distintas concentraciones de oxígeno disuelto, una síntesis de estas se puede observar en la Tabla 3. Donde la ZOM intercepta el lecho marino en los márgenes continentales o en montes submarinos, produce grandes efectos en la composición, abundancia y diversidad de las asociaciones de fauna béntica (Gage and Tyler 1992; Levin et al. 2000; Rogers 2000; Levin 2003). Los organismos y en general las asociaciones de fauna béntica en estas ZOM se ven afectadas por las condiciones deficientes de oxígeno.

Tabla 3.- Definiciones de las distintas concentraciones de oxígeno disuelto

Término	Definición	Referencia
Anoxia	Se refiere a las condiciones de completa ausencia de oxígeno disuelto	(Fenchel and Finlay 1995; Levin 2003, 2018; Stramma et al. 2010)
Microxia	Describe la concentración de oxígeno cuando este es medible a concentraciones >0.1 mL L ⁻¹	(Fenchel and Finlay 1995; Levin 2003)

Disóxico	Se refiere a las concentraciones disaerobias de oxígeno entre 0.1-1 mL L ⁻¹	(Levin 2003)
Hipóxia	Condiciones de oxígeno deficientes para los procesos de la vida, generalmente a concentraciones <2 mL L ⁻¹ producen un estrés fisiológico en metazoarios	(Rogers 2000; Levin 2003, 2018)
Zona de Oxígeno Mínimo	Región del océano usualmente entre 100-1200 m de profundidad donde la concentración de oxígeno mínimo es < 0.5 ml L ⁻¹	(Fenchel and Finlay 1995; Levin 2003, 2018)
Óxico	Se refiere a condiciones de oxígeno disuelto en el agua con concentraciones >1 mL L ⁻¹	(Fenchel and Finlay 1995; Levin 2003)

Las respuestas a las condiciones de la ZOM varían entre taxa. A nivel de individuos estas respuestas se relacionan con la fisiología y la morfología de los organismos, mientras que las respuestas a nivel de la comunidad incluyen diferencias en la composición taxonómica y en la diversidad (Levin 2003). También existen diferencias en las respuestas biológicas a las condiciones de la ZOM relacionadas con el tamaño de la fauna. Algunos microorganismos pueden seguir respirando en estas condiciones, o al menos su respiración no se ve afectada a concentraciones de oxígeno por debajo de los límites de detección de los métodos de cuantificación (0.03-0.05 mL L⁻¹), lo cual complica la definición de condiciones anóxicas (Fenchel and Finlay 1995). En comparación, la respiración a nivel de grandes organismos multicelulares (pertenecientes a la macro y la megafauna) se ve afectada cuando la concentración de oxígeno disminuye a niveles de hipoxia entre 2 y 0.5 mL L⁻¹ (Fenchel and Finlay 1995; Rogers 2000; Levin 2003). En respuesta a las condiciones hipóxicas se ha visto que algunos metazoarios pueden incrementar su respiración y su actividad o, en el caso de la fauna móvil, esta puede dejar la zona nadando. En cambio, los macroinvertebrados bénticos de vida sésil, al ser incapaces de evitar la zona con bajas concentraciones de oxígeno, se ha visto que pueden disminuir su metabolismo, incrementar su superficie corporal o disminuir su profundidad de distribución (Levin et al. 2000; Rogers 2000).

Se ha documentado que las densidades de la macro y la megafauna disminuyen significativamente en el núcleo de la ZOM donde la concentración de oxígeno es <0.15 mL

L⁻¹ (Levin 2003). También se ha observado en el núcleo una baja diversidad y riqueza de especies con altos niveles de dominancia de unas cuantas especies tolerantes (Levin and Gage 1998; Levin 2003; Gooday et al. 2010).

2.3.1. Factores ambientales relacionados con los patrones de distribución de la fauna megabéntica en el mar profundo del golfo de California

La heterogeneidad del sustrato en el GdC se ha asociado con el mayor número de especies (Brusca et al. 2005; Brusca and Hendrickx 2010). Las zonas litoral e intermareal rocosas son ejemplos de ello, y se piensa que el mismo criterio es aplicable a zonas profundas del mismo golfo. Adicionalmente, en la cuenca de Guaymas el efecto hidrotermal favorece una mayor abundancia de unas cuantas especies en comunidades macrofaunales complejas caracterizadas por agregaciones de gusanos poliquetos, bivalvos y crustáceos que se relacionan a depósitos rocosos en zonas próximas a flujos hidrotermales de alta temperatura (>300° C) ricos en compuestos reducidos de azufre e infiltraciones frías (Soto and Estradas 2014; Portail et al. 2015).

En el GdC, la ZOM disminuye la abundancia y diversidad de distintos taxa de mar profundo como poliquetos (Méndez 2007), moluscos bivalvos (Hendrickx et al., 2016a; Zamorano et al. 2007; Zamorano and Hendrickx 2012) y crustáceos decápodos (Hendrickx 2001, 2012a; Hendrickx and Serrano 2014; Hendrickx et al. 2014; Papiol and Hendrickx 2016). No obstante, se ha documentado que otros factores como la profundidad y la temperatura también influyen los patrones de distribución de las asociaciones macrofaunales de mar profundo en el GdC.

Si bien factores como la profundidad, la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto, todos ellos relacionados con las características de las masas de agua, muestran una estrecha relación con los patrones de distribución de la fauna béntica de mar profundo en el GdC, la influencia del tipo de sustrato y la complejidad del hábitat a una escala fina han sido poco estudiados.

2.4. Golfo de California

El GdC es un mar marginal, largo y angosto (Lonsdale 1989; Badan-Dangon et al. 1991; Bourillón et al. 1991), adyacente al Océano Pacífico Oriental que se ubica en la región noroccidental de México, entre los 18 y los 35 grados de latitud norte (Figura 2). La totalidad de sus aguas se encuentran dentro de la Zona Económica Exclusiva de México. Sus dimensiones son de ~1300 km de longitud y entre 80-220 km de ancho (Lonsdale 1989), lo que representa una superficie de alrededor de 177000 km² (Figueroa Albornoz 2013). Particularmente, el GdC se distingue por la presencia de numerosas islas, así como por una línea de costa irregular en ambos márgenes, una plataforma continental angosta a lo largo de la costa este (Figueroa Albornoz 2013) y pendientes pronunciadas en la costa oeste en los márgenes de la península (Lonsdale 1989; Longhurst 2007).

Desde el punto de vista geológico, el GdC se considera una subunidad de la provincia costera de Centro América, con gran actividad sísmica y de vulcanismo, que presenta características de una cuenca marina semicerrada de evaporación pulsada por corrientes mareales (Longhurst 2007). Se calcula que tiene una edad aproximada de 4.5 millones de años (Bourillón et al. 1991). Tectónicamente, el GdC está localizado en el borde de las placas del Pacífico (sobre la que está montada la Península de Baja California) y de Norteamérica, de modo que el límite entre ambas placas es un sistema de fallas transformes que se extiende de San Francisco, California, USA, a la boca del GdC y que es conocida como el sistema de fallas de “San Andrés-golfo de California” (Lonsdale 1989; Álvarez-Borrego 2010). En este sentido, el relieve del GdC está dividido por una serie de cuencas estrechas (Figura 2) y trincheras separadas unas de otras por crestas transversales como resultado de las fallas de deslizamiento (Lonsdale 1989). Como resultado de lo anterior, fallas transformes se distribuyen a lo largo de todo el GdC y en las cuencas se genera piso oceánico (Hinojosa-Corona 2014). En la región norte, centro y margen occidental del GdC se encuentran cuencas activas, clasificadas con este nombre debido a que presentan actividad tectónica y se encuentran en etapas de expansión. Entre éstas se puede mencionar las cuencas de Wagner, Delfín Guaymas, Carmen y Farallón, entre otras (Figura 2) (Figueroa Albornoz 2013).

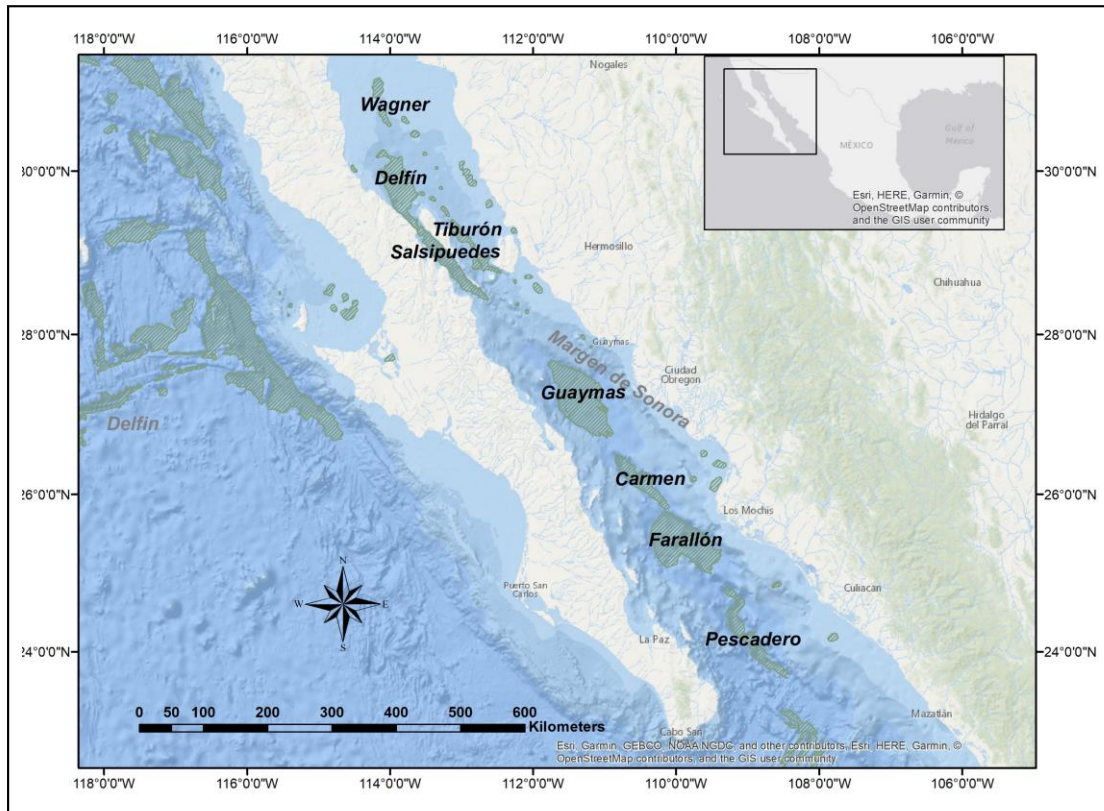


Figura 2.- Mapa de ubicación del golfo de California y de sus principales cuencas. Elaborado con datos proporcionados por UNINMAR/UNAM.

2.4.1. Batimetría

El GdC se divide en dos áreas principales, separadas una de otra por la región de las grandes islas, donde destacan las islas Ángel de la Guarda y Tiburón. La batimetría al norte de las grandes islas es menos profunda en comparación con la batimetría del golfo hacia el sur (Lonsdale 1989; Álvarez-Borrego 2010). En la región más al norte la profundidad es de ~200 m y se incrementa rápidamente hacia el sur de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón, alcanzando profundidades cercanas a los 4200 m en la boca del GdC (Castro-Aguirre and Balart 1996). Asimismo, la serie de cuencas estrechas pero alargadas en dirección noroeste que caracterizan el relieve del lecho marino en el GdC son más profundas en el sur respecto de las que se localizan en el norte (Lonsdale 1989). Las áreas más profundas en la cuenca de Wagner son de 200 m de profundidad y de más de 800 m en las cuencas Delfín y Salsipuedes (Brusca et al. 2005; Lluch-Cota et al. 2010). En comparación, en la región centro y sur, siete

cuencas sobrepasan los 2000 m de profundidad: Guaymas (2100 m), Carmen (2700 m) Farallón (3150 m), Cerralvo y Pescadero (3600 y 3700 m, respectivamente), Alarcón (2600m) y Mazatlán (3200 m) (Hinojosa-Corona 2014). Estas cuencas están flanqueadas por escarpes rocosos de pendiente pronunciada (Kennett 1982).

2.4.2 Sedimentos

Hacia la región norte del GdC la sedimentación terrígena es mayor, con espesores de 1 a 2 km en la cuenca de Guaymas y de más de 7 km en las cuencas Tiburón, Delfín y Wagner. Las elevadas tasas de sedimentación se encuentran asociadas principalmente a las descargas de los ríos Colorado y Gila, las cuales rellenan las fosas tectónicas y suavizan el relieve del fondo marino (Hinojosa-Corona 2014). No obstante, un gran aporte de sedimentos hacia el golfo proviene de los ríos que drenan de la Sierra Madre, entre los estados de Sonora y Sinaloa (Lonsdale 1989).

En comparación, los sedimentos en la región central del GdC (que llenan gran parte de las cuencas San Pedro Mártir y Guaymas) están compuestos casi en un 50 % de fragmentos de diatomeas, debido a la alta productividad de las aguas en la superficie (Lonsdale 1989). En el talud continental, los lodos hemipelágicos tienen gran contenido de carbón orgánico, particularmente donde las ZOM interceptan el lecho marino (Lonsdale 1989).

2.4.3. Características oceanográficas

La diferencia en batimetría y relieve del lecho marino entre las dos grandes áreas del GdC (separadas una de otra por la región de las grandes islas), en combinación con la co-oscilación (Marinone 2003) de mareas con el océano Pacífico, el patrón de vientos estacional y el intercambio de agua con el océano Pacífico, inducen una dinámica compleja en los patrones de circulación regional (Marinone 2003; Álvarez-Borrego 2010).

En la región norte del GdC grandes cantidades de sedimentos son mantenidos en suspensión debido a las fuertes corrientes de marea. Estas corrientes son el resultado de los extremos cambios de marea (Lluch-Cota et al. 2010), que llegan a ser de 2.3 m en La Paz, de 4 m en la región de las grandes islas, de 7 m en Puerto Peñasco y de 10 m en el delta del Río Colorado (Brusca et al. 2005; Álvarez-Borrego 2010). Los niveles de nutrientes en la región norte del GdC son elevados en la mayor parte del año (producto del aporte de sedimentos del río

Colorado y probablemente de la agricultura) y muestran pequeña estacionalidad (Santamaría-del-Angel et al. 1994; Brusca et al. 2005; Lluch-Cota et al. 2007). Las concentraciones de oxígeno tienden a ser altas a través de esta región, decreciendo de valores cercanos a la saturación en la superficie (5-6 mL L⁻¹) a 1 mL L⁻¹ entre 300-500 m de profundidad en la cuenca Delfín (Brusca et al. 2005).

En la región de las grandes islas, que comprende el canal de Ballenas, la mezcla de las masas de agua por efecto de las fuertes corrientes de marea y el rompimiento de mareas internas (Filonov 2003), producen una elevada turbulencia a profundidades >500 m y homogenizan la columna de agua, de manera que se registran temperaturas cercanas a 11 °C, aún a profundidades mayores a 1000 m (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979).

Por otra parte, la temperatura y la salinidad en la región sur del GdC decrece con la profundidad, de manera similar al océano Pacífico adyacente (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979). De tal manera que, la columna de agua al sur de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón presenta una estructura termohalina similar a la del Pacífico Tropical Oriental, esto debido a la comunicación abierta con el océano Pacífico, la cual se integra por diferentes masas de agua (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979; Marinone 2003; Álvarez-Borrego 2010; Páez-Osuna et al. 2016) con características específicas de temperatura y salinidad, siendo las masas de agua características del GdC las siguientes:

- 1) *Agua Profunda del Océano Pacífico* localizada del fondo a 1200 m de profundidad, salinidad de 34.56 a 34.68 UPS y temperatura $T < 4.0$ °C.
- 2) *Agua Intermedia del Pacífico* que se localiza de 1200 a 500 m de profundidad y que presenta una salinidad de 34.50 a 34.80 UPS y temperatura $4.0 \leq T < 9.0$ °C.
- 3) *Agua Subsuperficial Ecuatorial* que se localiza justamente por encima del Agua Intermedia del Pacífico y su límite superior está localizado a 150 m de profundidad, una salinidad <35.00 UPS y una temperatura $9.0 \leq T < 18.0$ °C.
- 4) *Agua Superficial Tropical del Pacífico* este que se localiza justo al sur del GdC con una salinidad <35.00 UPS y una temperatura $T \geq 18.0$ °C.

5) *Agua del golfo de California* que se encuentra por encima de los 150 m de profundidad, localizada principalmente en la porción norte del golfo con una salinidad ≥ 35.00 UPS y una temperatura $T > 12$ °C.

6) *Agua de la Corriente de California* con una salinidad < 34.60 UPS y temperatura $12.0 \leq T < 18.0$ °C, algunas veces no considerada por su relativamente pequeño volumen dentro del GdC (Lavín and Marinone 2003; Mejía-Mercado et al. 2014; Páez-Osuna et al. 2016).

Las masas de agua profunda e intermedia del Pacífico presentan una clara influencia de la masa de agua Intermedia del Antártico, que refleja la relativa baja salinidad de las aguas superficiales de las regiones polares (Libes 2008). De esta manera, se presenta un mínimo profundo de salinidad de ~ 34.5 UPS entre los 700-900 m (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979).

En esta misma región sur del GdC, el agua superficial más cálida tiene un flujo neto de salida del golfo hacia el océano Pacífico, mientras que un flujo de agua profunda relativamente más fría ocurre hacia el interior, lo cual tiene implicaciones ecológicas en los ecosistemas debido a que el agua profunda más fría contiene altas concentraciones de nutrientes inorgánicos como fosfatos, por lo que niveles máximos de fosfato se detectan en profundidades intermedias entre 500-1100 m (Álvarez-Borrego 2010).

En el GdC se presenta una ZOM, la cual se desarrolla en la región sur entre los 82 a los 1300 m de profundidad, y en la región centro entre 232 a 1705 m. Ésta decrece en espesor conforme decrece la profundidad hacia la región norte del golfo y desaparece eventualmente en la región del Alto golfo de California (Figura 3) (Serrano 2012; Hendrickx and Serrano 2014) debido a las fuertes corrientes de marea que mantienen la columna de agua bien mezclada (Álvarez-Borrego 2010; Mejía-Mercado et al. 2014).

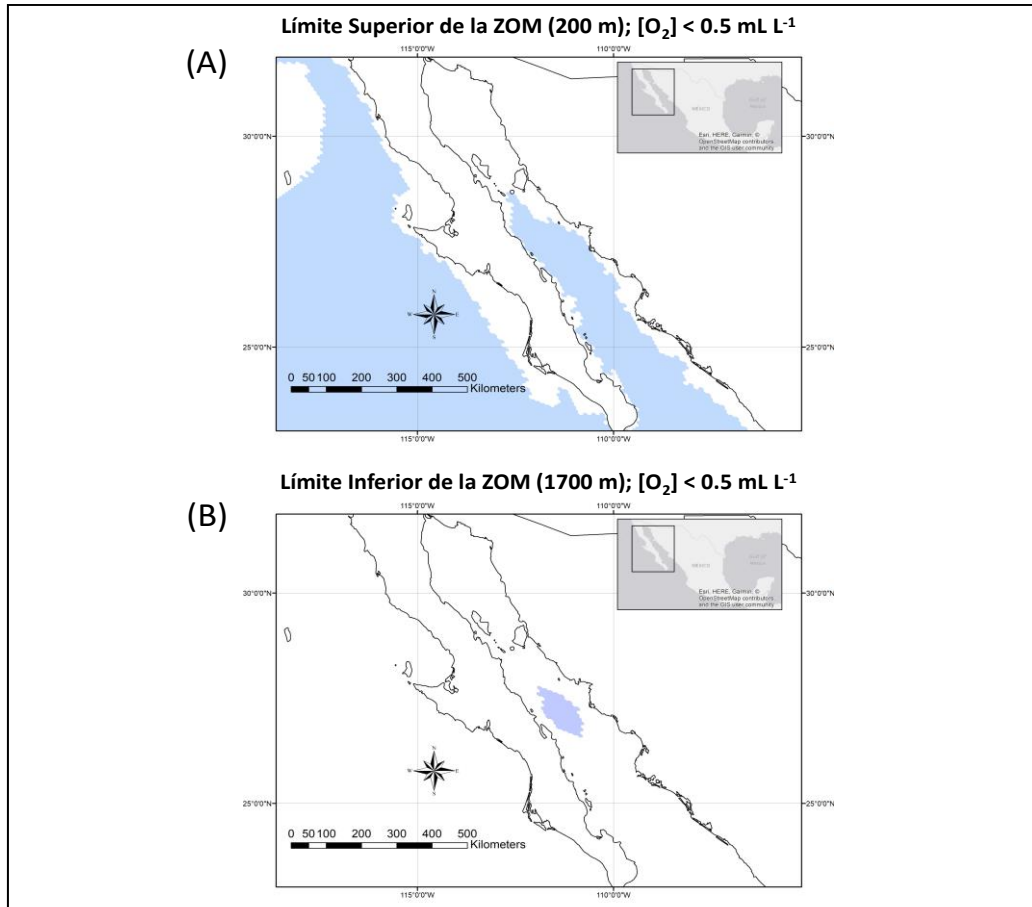


Figura 3.- Contornos (color azul) de los límites superior e inferior de la Zona de Oxígeno Mínimo (ZOM) ([O₂] < 0.5 mL L⁻¹) en el golfo de California. (A) Límite superior de la ZOM a 200 m de profundidad; (B) Límite inferior de la ZOM a 1700 m de profundidad. Elaborado con datos proporcionados por UNINMAR/UNAM.

Diversas características oceanográficas contribuyen al desarrollo de esta ZOM en el golfo, como es la comunicación abierta entre el GdC y el océano Pacífico adyacente, la cual permite la intrusión de la masa de Agua Subsuperficial Ecuatorial caracterizada por concentraciones de oxígeno <0.5 mL L⁻¹. Adicionalmente, procesos oceanográficos como las surgencias inducidas por los patrones estacionales de vientos, la mezcla debida a las fuertes corrientes de marea, así como la circulación regional de las masas de agua y la circulación global termohalina, contribuyen al desarrollo de la ZOM en el GdC (Roden 1958; Santamaría-del-Angel et al. 1994; Álvarez-Borrego 2010).

2.4.4. Cuenca de Guaymas

La cuenca de Guaymas se localiza en la región central del GdC (Figura 2) es la depresión más grande en el golfo, presentando una profundidad máxima de 2100 m (McLaughlin 2005; Hinojosa-Corona 2014). Hacia el este es bordeada por escarpes, hacia el oeste por las fallas transformes del Carmen y Tortuga, hacia el sur por el margen de la península de Baja California y hacia el norte por el margen de Sonora. El margen de Sonora tiene pendiente suave de 1.7°, que se extiende desde la porción más distal de la plataforma continental adyacente al estado de Sonora hasta unos 1300 m de profundidad (Figuroa Alborno 2013). La zona de transición entre el margen de Sonora y el lecho de la cuenca de Guaymas está afectada por la tectónica, la erosión e inestabilidad gravitacional (Lonsdale 1989; Figuroa Alborno 2013). Esta cuenca se caracteriza por la rápida incorporación de partículas al sedimento, rico en materia orgánica, especialmente donde la ZOM intercepta el lecho marino (Bischoff and Henyey 1974; Lonsdale 1989). Muestras provenientes del margen sur de la cuenca han permitido recuperar rocas que se distribuyen ampliamente en esta zona (Lonsdale 1989). La estructura termohalina en esta región se caracteriza por Agua Intermedia del Pacífico (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979), con salinidad entre 34.5 a 34.8 UPS, temperaturas entre 4 a <9 °C y concentración de oxígeno disuelto < 0.5 mL L⁻¹, que corresponde a la ZOM.

2.4.5. Cuenca Salsipuedes

La cuenca Salsipuedes, también conocida como canal de Ballenas (Álvarez-Borrego 2010), es elongada (Henyey and Bischoff 1973) y se localiza en la región norte del GdC (Figura 2), entre estrechos y taludes de las diversas islas, y el margen de la península de Baja California (López-Pineda et al. 2014). Presenta una topografía irregular con más de 1500 m de profundidad (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979). Esta cuenca se encuentra aislada de la región central del GdC por una cresta submarina que se presenta a una profundidad de 450 m (Álvarez-Borrego 2010).

Las características hidrográficas de la cuenca Salsipuedes son únicas en el GdC, con temperaturas cercanas a los 11 °C, salinidades de 34.8 UPS y elevadas concentraciones de oxígeno disuelto (>1 mL L⁻¹), aún a profundidades mayores a 1500 m (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979; Álvarez-Borrego 2010). En la superficie, la mezcla por marea, la elevada

evaporación y el rompimiento de mareas internas (Álvarez-Borrego 2010) genera condiciones únicas. La advección de agua más densa y con mayor contenido de oxígeno define a las cuencas de Wagner, Delfín y Salsipuedes (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979).

2.4.6. Cuenca Delfín

La cuenca Delfín se localiza en la provincia norte del GdC (Figura 2) en la región de las grandes islas. El relieve submarino al norte de la isla San Esteban y al este de la isla Ángel de la Guarda se encuentra conformado por una plataforma amplia, somera, de sedimentos clásticos y biogénicos provenientes de la costa (Henyey and Bischoff 1973). La cuenca Delfín presenta dos depresiones de forma elongada llamadas cuenca superior e inferior. La primera presenta un bajo relieve, la segunda tiene pendientes pronunciadas en tres de sus lados (Henyey and Bischoff 1973). La cuenca superior alcanza 400 m de profundidad, la inferior 850 m. Ambas presentan una gruesa capa de sedimentos debajo de la cual se infiere la presencia de un basamento de roca (Henyey and Bischoff 1973).

3. Hipótesis y Objetivos

3.1. Planteamiento de la investigación

3.1.1. ¿Por qué estudiar los hábitats béticos de mar profundo y sus comunidades asociadas en el golfo de California?

El mar profundo provee diversos servicios ecosistémicos para la humanidad al ser fuente de recursos minerales y biológicos (Escobar and Escobar-Briones 2014). La extracción de recursos minerales de sulfuros, cobalto, nódulos polimetálicos, así como la extracción de crudo y gas natural tienen un potencial valor económico (Escobar-Briones 2014a; Mengerink et al. 2014). Así mismo, la diversidad del mar profundo es objeto de aprovechamiento, por ejemplo, por pesquerías de aguas profundas o por bioprospección, entendida esta última como la búsqueda de la ocurrencia natural de compuestos químicos, genes u otras partes de organismos con potencial valor económico (Leary 2007). Desde otra perspectiva, los océanos son también el mayor reservorio de alimento en la Tierra, además, de que juegan un papel importante en la regulación del clima y el almacenamiento de CO₂ (Escobar-Briones 2014a; Mengerink et al. 2014).

En este sentido, el GdC al igual que otras regiones marinas de México y del mundo es objeto de fuertes presiones ambientales y un gran interés económico sobre su diversidad biológica y demás recursos naturales de mar profundo. El desarrollo de tecnología de punta para la exploración del fondo marino ha avanzado más rápido que las investigaciones para su conocimiento y los marcos regulatorios jurídicos y técnicos para su protección (Leary 2007; Cryer et al. 2008). De manera que se prevé en un futuro próximo la afectación al mar profundo del GdC por actividades como el aprovechamiento de energía térmica a partir de ventilas hidrotermales, el aprovechamiento de depósitos polimetálicos, la contaminación de los fondos marinos con basura y la exploración y extracción de crudo y gas (Escobar and Escobar-Briones 2014), sin mencionar las afectaciones derivadas del cambio climático. Todo ello pone en riesgo los hábitats de mar profundo y sus comunidades faunales asociadas en el

GdC, sin que antes hayan sido estudiadas y/o exista información disponible que ayude en la generación de planes de conservación.

En particular, el conocimiento que se tiene sobre las comunidades de fauna megabéntica en el GdC a profundidades >200 m proviene de colectas con métodos tradicionales de muestreo (artes de arrastre y nucleadores). Sin embargo, en fechas recientes, el uso de ROV ha complementado dichas técnicas y provee medios para seleccionar los especímenes y el hábitat de colecta, a la vez que permite caracterizar el ambiente no alcanzado previamente por otras estrategias (Kelley et al. 2012). Por ello, este estudio contribuye al conocimiento sobre los taxa asociados a hábitats, especialmente los rocosos a más de 200 m de profundidad en el GdC.

Asimismo, este estudio aporta información sobre el cambio en la composición de taxa y la riqueza en las asociaciones de la megafauna epibéntica por zona batimétrica y hábitat en tres localidades en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín, respectivamente. Además, contribuye con datos locales como tipo de sustrato, profundidad, temperatura y concentración de oxígeno disuelto. Adicionalmente, en este estudio se documentan probables vínculos entre la composición y la riqueza de taxa con el tipo de hábitat entre zonas batimétricas en las cuencas prospectadas, reconociendo hábitats más complejos de los menos complejos.

Los resultados de este estudio contribuyen al acervo de información requerida por tomadores de decisión en la propuesta de áreas de conservación (puntos de esperanza como les ha llamado Silvia Earle), bases que permitan proteger, buscar estrategias de restauración y comprender los efectos del impacto de actividades antropogénicas en sinergia con el cambio climático (Mengerink et al. 2014). Este tipo de decisiones se han basado con aún menor información, tal es el caso del plan de ordenación ambiental para la Zona de Fractura Clarion-Clipperton (véase ISBA/14/LTC/2 e ISBA/22/LTC/12) en el marco del uso sustentable de los recursos del fondo marino.

3.1.2. Preguntas e Hipótesis

Por su origen y evolución, el GdC tiene una compleja geología (Lonsdale 1989), en donde se albergan diversos ecosistemas y ocurren varios procesos oceanográficos. En conjunto, existen hábitats y condiciones que determinan los patrones de distribución de la composición, riqueza y abundancia de los organismos. Por consiguiente, este estudio busca dar respuesta a la pregunta:

¿Definen las variables oceanográficas ambientales (profundidad, concentración de oxígeno disuelto, tipo de sustrato) la composición, riqueza taxonómica y abundancia en las cuencas en estudio?

Derivado de lo anterior, se examinan los siguientes juegos de hipótesis:

H0₁: No hay diferencia en la composición, riqueza taxonómica y abundancia de la fauna megabéntica en condiciones oxigenadas en comparación con aquella en condiciones de la ZOM.

H1₁: Hay diferencia en la composición, riqueza taxonómica y abundancia de la fauna megabéntica en condiciones oxigenadas en comparación con aquella en condiciones de la ZOM, por lo que se espera una mayor riqueza en aguas oxigenadas y una menor riqueza en condiciones de la ZOM.

H0₂: No hay diferencia en la composición, riqueza taxonómica y abundancia de la fauna megabéntica en hábitats de sustrato duro en comparación con la fauna megabéntica en hábitats de sustrato blando.

H1₂: Hay diferencia en la composición, riqueza taxonómica y abundancia de la fauna megabéntica en hábitats de sustrato duro en comparación con la fauna megabéntica en hábitats de sustrato blando, por lo que se espera una mayor riqueza taxonómica en sustratos rocosos y una menor riqueza taxonómica en sedimentos.

3.1.3. Objetivo principal

Describir los hábitats de mar profundo y el grado de complejidad de las asociaciones de fauna megabéntica que los habitan en tres localidades prospectadas a distintas profundidades en las cuencas de Guaymas (849-990 m), Salsipuedes (1228-1592 m) y Delfín (856 m) en el GdC.

3.1.4. Objetivos particulares

- 1) Describir la diversidad de hábitats en cada una de las localidades prospectadas
- 2) Caracterizar la complejidad de las asociaciones de megafauna epibéntica de cada tipo de hábitat
- 3) Describir las variables ambientales en los diferentes hábitats
- 4) Analizar el cambio de las variables ambientales con el de hábitats y la complejidad de las asociaciones taxonómicas de cada cuenca y entre cuencas

4. Material y Métodos

4.1. Registro *in situ* de la fauna megabéntica y adquisición de datos

El MBARI llevó a cabo la campaña oceanográfica “2012 Gulf of California Expedition”, a bordo del buque de investigación *Western Flyer* (Figura 4A) en aguas del GdC, en un esfuerzo de colaboración con el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM entre el 4 de febrero y el 4 de mayo del año 2012. La campaña estuvo conformada por diversas etapas. En particular, la etapa 3 estudió las comunidades bénticas con apoyo del ROV *Doc Ricketts* (Figura 4B).

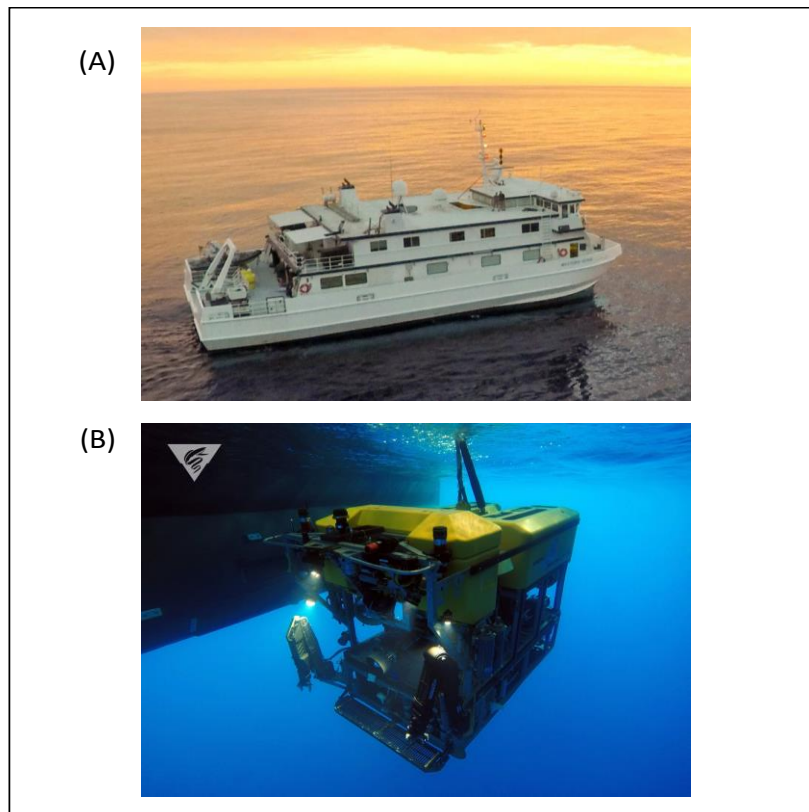


Figura 4.- (A) Buque de investigación *Western Flyer* (36 m de eslora) utilizado durante la campaña “2012 gulf of California Expedition”. (B) ROV *Doc Ricketts*. Fotografías: MBARI ® <https://www.mbari.org/technology/emerging-current-tools/vehicle-technology/>

EL ROV *Doc Ricketts* es un vehículo no tripulado diseñado y fabricado por el MBARI que puede sumergirse hasta una profundidad máxima de 4000 m y tiene un funcionamiento electro/hidráulico. Este vehículo se despliega y se opera desde el buque *Western Flyer* con el que se encuentra en comunicación por medio de un cable umbilical (Figura 5). Está equipado con diversas herramientas científicas e instrumentación para la colecta de muestras, el registro de video y el registro de variables ambientales, así como datos de navegación. El ROV *Doc Ricketts* con una videocámara de ciencia Ikegami HDL-40 (resolución de 1920 x 1080i) con un zoom 10x, la cual está montada en la parte frontal del vehículo y cuyo campo de visión está dirigido hacia el lecho marino en configuración béntica. Cuenta con un sistema de iluminación de seis luces LED de 17700 Lumen y cuatro luces incandescentes de 250 W. La instrumentación de navegación central está acoplada con el sistema de navegación GPS del buque con una precisión aproximada de 5 m. Las herramientas científicas e instrumentación del ROV *Doc Ricketts* incluyen un CTD equipado con un transistómetro y un sensor de oxígeno que puede medir la profundidad, la temperatura, la salinidad y la concentración de oxígeno disuelto. Asimismo, este vehículo cuenta con un muestreador de succión, un brazo giratorio y un brazo manipulador, entre otras herramientas de configuración béntica para colecta de muestras.

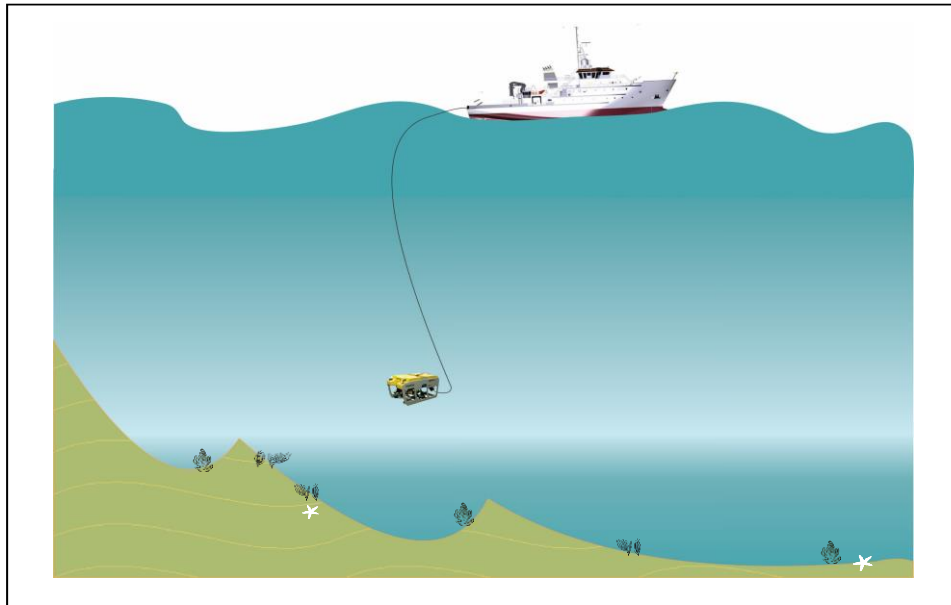


Figura 5.- Representación de la operación del ROV *Doc Ricketts* desde el buque *Western Flyer* del MBARI para la observación directa y filmación de hábitats de mar profundo y de su fauna megabéntica asociada.

El presente estudio se basa en el registro en video de transectos realizados con el ROV *Doc Ricketts* durante tres inmersiones profundas hechas en tres localidades inexploradas en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín en el GdC (Figura 6). Las inmersiones realizadas en estas localidades tuvieron como objetivo estudiar el lecho marino. La inmersión D347 se llevó a cabo en el límite noroeste entre la cuenca de Guaymas y el Margen de Sonora; la inmersión D348 se llevó a cabo en el talud occidental de la isla Salsipuedes en la cuenca Salsipuedes; mientras que la inmersión D350 se realizó en la cuenca Delfín inferior (Figura 6).

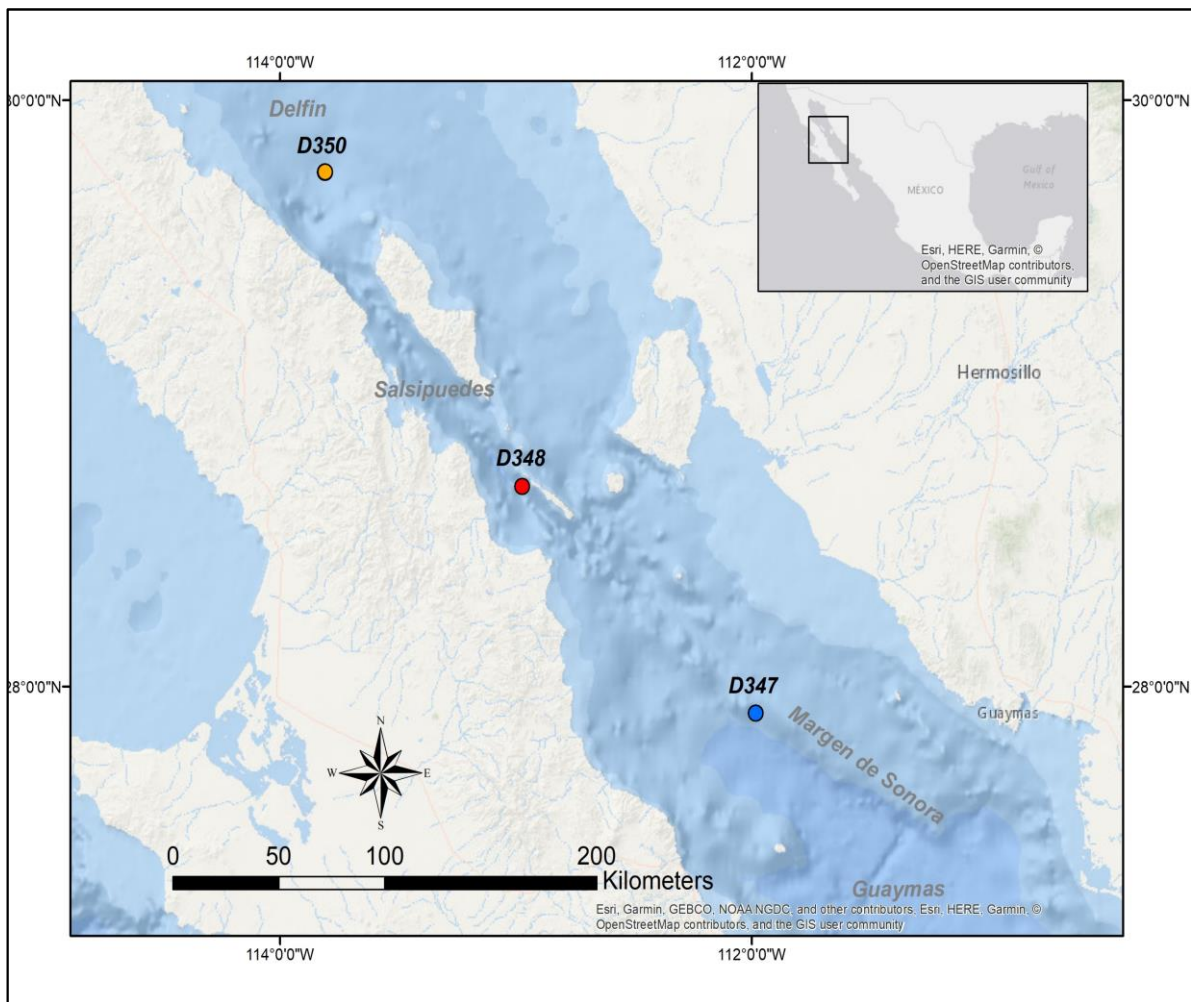


Figura 6.- Ubicación general de las inmersiones D347, D348 y D350 en el golfo de California.

Para documentar en video la fauna megabéntica batial y sus hábitats, el ROV *Doc Ricketts* realizó un único transecto béntico en cada una de estas localidades, siguiendo un recorrido lineal (en la medida de lo posible) por el lecho marino. La filmación de los transectos en cada una de las localidades se condujo pendiente ascendente de forma continua, aunque estos quedaron grabados en varios segmentos de video, de manera que el conjunto de estos segmentos conforma una única banda de video (videotransecto). En la cuenca de Guaymas, durante la inmersión D347, el videotransecto fue grabado en un intervalo de profundidad entre 849-990 m, en la cuenca Salsipuedes el videotransecto se filmó entre 1228-1592 m de profundidad y en la cuenca Delfín, se filmó a 856 m de profundidad. Las cuencas de Guaymas y Delfín fueron exploradas en la zona batimétrica batial superior, mientras que la cuenca Salsipuedes se exploró en la zona batimétrica batial medio. Las localidades de inmersión y los transectos realizados en estas localidades batiales se resumen en la Tabla 4.

Tabla 4.- Inmersiones realizadas en las localidades en estudio y especificaciones de los transectos bénticos realizados con el ROV *Doc Ricketts*

Localidad	Inmersión	No. de Transectos	Fecha	Coordenadas de inicio	Tiempo de grabación (min)	Intervalo de profundidad (m)	Longitud del transecto (m)	Zona batimétrica (Carney 2005)	
								Batial superior (700-1100 m)	Batial medio (1100-1700 m)
Cuenca de Guaymas	D347	1	4 de marzo de 2012	27.908026° N, -111.982485 W	51	849-990	500	1	0
Cuenca Salsipuedes	D348	1	5 de marzo de 2012	28.68734046° N, -112.97224113° W	100	1228-1592	676	0	1
Cuenca Delfín	D350	1	7 de marzo de 2012	29.75572093°N, -113.80872720°W	73	856	280	1	0

1= ocurre; 0= no ocurre

Los segmentos de video son base del registro del presente estudio y se encuentran disponibles en un repositorio público de acceso abierto de la Unidad de Informática Marina (UNINMAR) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM (véase la Tabla 5).

Tabla 5.- Segmentos de video analizados por inmersión y por localidad y sus direcciones electrónicas en el repositorio institucional de UNINMAR/UNAM

Inmersión	Localidad	Tipo de archivo	Tiempo de inmersión por segmento de video (hr:min:seg)	Formato	URL
D347	Cuenca de Guaymas	Video	00:39:00 – 00:45:00	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10239
		Video	00:46:00 – 01:01:45	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10240
		Video	01:02:30 – 01:22:00	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10241
		Video	01:22:15 – 01:33:15	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10242
D348	Cuenca Salsipuedes	Video	03:29:45 – 03:41:30	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11319
		Video	03:41:35 – 04:00:18	mpg	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11320
		Video	04:10:41 – 05:04:45	avi	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11321
D350	Cuenca Delfín	Video	06:23:30 – 07:40:00	avi	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11331

Durante la filmación de los videotransectos el ROV *Doc Ricketts* sobrevoló a ~2 m sobre el lecho marino a una velocidad constante de 0.14 m s^{-1} . El eje focal de la cámara se mantuvo inclinado hacia abajo y se amplió para ver una porción calibrada de 1 m de ancho del lecho marino cerca del ROV. La filmación de los videotransectos se realizó en condiciones apropiadas de visibilidad del agua para el análisis de las secuencias de video. El ROV *Doc Ricketts* tiene acoplados dos rayos láser paralelos que proyectan dos puntos rojos sobre el lecho marino, los cuales tienen una distancia de separación entre ellos de 29 cm y permiten la estimación de la escala en los objetivos.

4.2. Análisis de video e imágenes

El análisis de las secuencias de video y el análisis de imágenes de los transectos realizados para la evaluación de la fauna megabéntica y las características del hábitat en cada una de las localidades prospectadas siguió la estrategia descrita en Bowden et al., (2020); Clark et al., (2016); Cuvelier et al., (2012); Design et al., (2007); Eleftheriou, (2013) y se sintetizan en las siguientes etapas de gabinete.

4.2.1. Estimación del área del campo visual de la cámara de video del ROV *Doc Ricketts* sobre el lecho marino

El campo visual de la cámara de video del ROV *Doc Ricketts* usó como escala de referencia la distancia de los láseres y se determinó por cuadro de video (Figura 7) con ayuda del software Image J (Research Services Branch, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/index.html>). Este software permite medir longitudes y áreas de formas regulares e irregulares en las imágenes a través de la relación entre una distancia en pixeles y una distancia de dimensiones conocidas o escala. El campo visual de la cámara fue en promedio de 0.70 m².



Figura 7.- Imagen béntica extraída de la secuencia de video del transecto realizado entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas. Puntos láser de color rojo al centro de la imagen tienen una separación de 29 cm entre ellos. Fotografía cortesía MBARI.

4.2.2. Extracción de imágenes de las secuencias de video

La extracción de imágenes se realizó en dos fases. La primera fue la revisión de las secuencias de video de cada uno de los transectos, lo cual permitió tener conocimiento cualitativo de la fauna presente y ver como ésta se encontraba distribuida sobre el lecho marino. La segunda fue la interpretación de las secuencias de video de los transectos mediante un proceso de deconstrucción (Eleftheriou 2013), en el cual, se extrajeron de forma sistemática imágenes fijas a intervalos de tiempo definido. El intervalo de tiempo de extracción de las imágenes se definió con base a la velocidad de desplazamiento del ROV *Doc Ricketts* sobre el lecho marino. También se tomaron en cuenta la distancia lineal de separación entre campos visuales de la cámara de video sobre el lecho marino y el criterio empleado en estudios de fauna megabéntica de mar profundo similares (Howell et al. 2002, 2010a, 2016; Anderson et al. 2011; Cuvelier et al. 2012; Gates et al. 2012; Ayma et al. 2016; Cánovas-Molina et al. 2016; Goffredi et al. 2017). El tamaño, la movilidad y el comportamiento de la fauna megabéntica en relación al campo de visión de la cámara de video fueron un criterio adicional (O'Hara et al. 2012; Bowden et al. 2020).

La velocidad de desplazamiento del ROV *Doc Ricketts* sobre el lecho marino se calculó a partir de mediciones realizadas directamente sobre los videos y con ayuda de la escala de referencia proporcionada por el sistema de dos rayos láser. La velocidad de desplazamiento del ROV *Doc Ricketts* sobre el lecho marino fue estimada en $\sim 0.14 \text{ m s}^{-1}$. Con base a esta medición se estimó que, en un intervalo de tiempo de 15 s, la distancia lineal de separación entre los campos de visión de la cámara de video del ROV *Doc Ricketts* a lo largo de los transectos fue de $\sim 1.4 \text{ m}$. Esta distancia lineal de separación entre campos de visión evitó el traslape de área entre imágenes sucesivas, por lo que se consideró adecuada para la extracción de las imágenes. Las imágenes se extrajeron de los videotransectos usando Corel Video Studio Pro X5©.

La calidad de las imágenes extraídas fue buena en la mayoría de los casos. No obstante, aquellas imágenes con poca luminosidad y nitidez fueron descartadas. Las imágenes se almacenaron como archivos digitales individuales por inmersión y localidad con su respectiva clave de identificación. La totalidad de las imágenes analizadas en el presente

estudio y sus metadatos asociados pueden consultarse siguiendo las direcciones electrónicas que se indican en la Tabla 6.

Tabla 6.- Repositorio institucional de UNINMAR/UNAM para la consulta de las imágenes y sus metadatos asociados

Inmersión	Localidad	Tipo de archivo	Formato	No, de archivos	URL
D347	Cuenca de Guaymas	imagen	BMP	200	
		Matriz de Datos	Excel	1	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10238
D348	Cuenca Salsipuedes	Imagen	PNG	301	
		Matriz de Datos	Excel	1	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11337
D350	Cuenca Delfín	Imagen	PNG	108	
		Matriz de Datos	Excel	1	http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11338

El número de imágenes extraídas por inmersión y su cobertura sobre el lecho marino se presenta en la Figura 8, en la cual se puede observar la variabilidad en el número de imágenes extraídas y en la cobertura béntica total de estas imágenes, la cual está correlacionada con las diferencias en la longitud de los transectos entre localidades, el objetivo y la duración de la inmersión, el tiempo de la campaña, costos, clima, la diversidad de organismos observados, la topografía misma y la perspectiva del investigador en turno. Cabe señalar que durante la observación de los videos y el análisis de las imágenes no se detectó basura visible en la superficie del lecho marino.

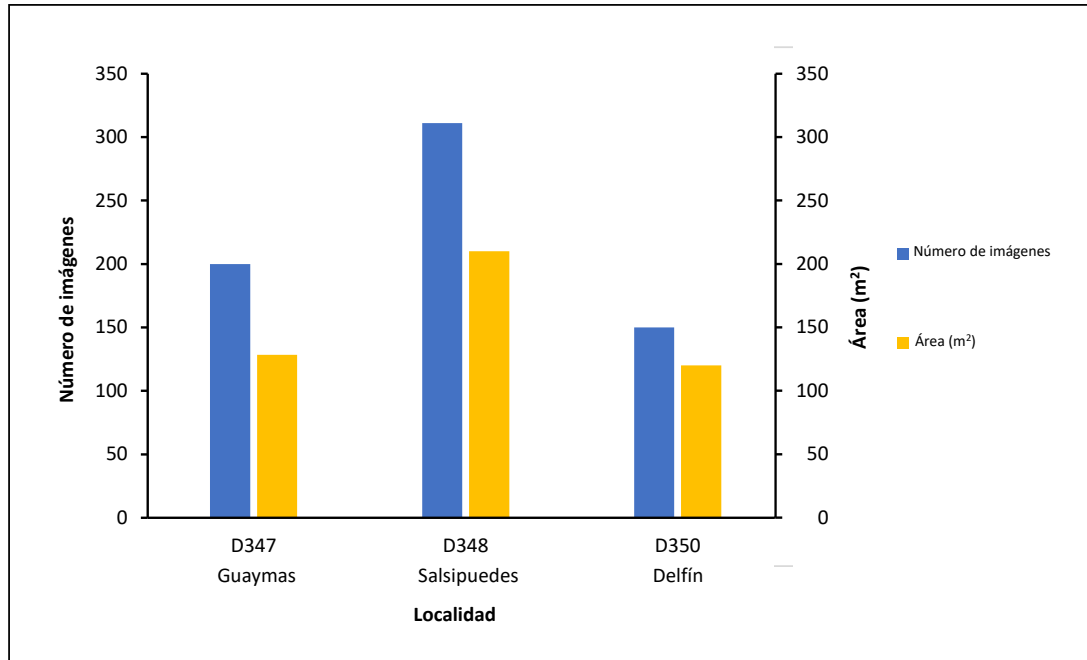


Figura 8.- Número de imágenes bénticas extraídas por inmersión/localidad y su cobertura béntica (m²) en cada una de las cuencas en estudio

4.2.3. Obtención de datos de las imágenes

Evaluación de la fauna megabéntica

La extracción de datos cuantitativos de imágenes fijas tiene diversas ventajas en comparación con la extracción de datos de video (Bowden et al. 2020). El análisis de imágenes tiene una elevada precisión en la medición de áreas superficiales como la cobertura de la fauna epibéntica. Además, permite trabajar a diferentes niveles de magnificación, lo cual hace posible la detección e identificación de fauna de tamaño pequeño asociada a diferentes tipos de hábitats, como la fauna asociada a esponjas y corales (Howell et al. 2010a; Cuvelier et al. 2012; Du Preez and Tunnicliffe 2012). Asimismo, el análisis de imágenes fijas permite la cuantificación de fauna epibéntica de forma más simple que con el uso de video (Bowden et al. 2020). No obstante, se ha desarrollado paquetería que permite extraer datos directamente del video, por ejemplo, el software Video Annotation and Reference System (VARs, www.mbari.org/vars/) desarrollado por el MBARI. En este software, se pueden registrar observaciones (lista de taxa, tipos de sustrato, entre otros) mediante una interface, con lo cual

se genera una base de datos para el análisis (Clark et al. 2012). Recientemente, con la finalidad de extraer datos de grandes conjuntos de imágenes bénticas, se ha aplicado la inteligencia artificial para la identificación automática de especímenes visibles (generalmente megafauna >1 cm), lo cual reduce considerablemente el esfuerzo de análisis individual de dichas imágenes. Sin embargo, el entrenamiento de los modelos computacionales para la identificación automática requiere del aprendizaje de máquina y automatización del reconocimiento para la validación de las herramientas (como la detección y clasificación de la megafauna) lo cual ha limitado en gran medida la aplicación de este método (Durden et al. 2021).

En el presente estudio la obtención de datos se realizó a partir del análisis de las imágenes extraídas manualmente de las secuencias de video de los transectos. En cada una de las imágenes se identificó al nivel taxonómico más bajo posible toda la megafauna epibéntica visible >3 cm. No obstante, dadas las limitaciones inherentes en el nivel de precisión taxonómica, en comparación con la identificación de especímenes físicos, se siguieron los criterios de “Open Taxonomic Nomenclature” (Bowden et al. 2020; Horton et al. 2021) para identificaciones de fauna basadas en el análisis de conjuntos de imágenes. La identificación taxonómica de los especímenes en las imágenes se realizó con base en el reconocimiento general de la forma, color, tamaño, organización (solitarios o coloniales) y en los casos posibles, mediante el reconocimiento de estructuras anatómicas características (tipo de pedúnculo, tentáculos, presencia de tallos, tipo y posición de pólipos, entre otras). Adicionalmente, se consideró información ecológica y de la actividad biológica que incluyó, localidad, hábitat y profundidad.

Para la identificación taxonómica de la megafauna epibéntica se utilizó la siguiente literatura general y especializada: Álvarez et al., (2014); Boury-Esnault and Rützler, (1997); Cairns, (2015); Carballo et al., (2014); Eash-Loucks, 2010; Gage and Tyler, (1992); Hendrickx, (2002, 2012a); Hendrickx et al., (2016a); Hinojosa-Corona, (2014); Marshal and Richer de Forges, (2004); Mejía-Mercado et al., (2014); Roberts et al., (2009); Ruppert and Barnes, (1996); Solís-Marín et al., (2005, 2014); Solís-Weiss et al., (2014); Stone et al., (2011). Asimismo, se usaron los siguientes repositorios de datos sobre diversidad disponibles en línea: Encyclopedia of Life (<http://eol.org>. Accessed 15 July 2018), World Register of Marine

Species (WoRMS Editorial Board 2018), Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2021), Ocean Biodiversity Information System (OBIS 2019), (UNAM 2016). Como ayuda en las identificaciones taxonómicas, también se tuvo acceso a las siguientes bases de datos e imágenes específicas para megafauna de mar profundo y macroinvertebrados: Standardised Marine Taxon Reference Image Database (SMarTaR-ID) (<https://smartar-id.app/>), MBARI Deep-Sea Guide (Jacobsen Stout et al. 2015) (<http://dsg.mbari.org/dsg/home>), Benthic Deepwater Animal Identification Guide V3 (NOAA Office of Ocean Exploration and Research 2018) (https://oceanexplorer.noaa.gov/oceanos/animal_guide/animal_guide.html) y University of Hawai'i Undersea Research Laboratory (HURL) Deep-sea Animal Identification Guide (<http://www.soest.hawaii.edu/HURL/HURLarchive/guide.php>). La consulta de las bases: International Seabed Authority DeepData (<https://data.isa.org.jm/isa/map/>) y The Gulf of California Invertebrate Database (Brusca and Hendrickx 2008) (<https://www.desertmuseum.org/center/seaofcortez/searchdb.php>) permitió elaborar una lista de taxones de macroinvertebrados bénticos descritas y registradas en el GdC, que ocurren dentro del intervalo de profundidad de este estudio (véase el material suplementario disponible en: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11336>). Como complemento a todo lo anterior, se contó con las identificaciones previas de especímenes físicos de megafauna epibéntica colectados durante las mismas inmersiones D347, D348 y D350 en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín, respectivamente, los cuales fueron analizados en el estudio de Villalobos Vazquez de la Parra (2014). En los casos en donde la identidad de los organismos no pudo ser asignada a un nivel taxonómico de especie, estos fueron definidos y catalogados (siguiendo los calificadores de identificación de Open Taxonomic Nomenclature) en taxa individuales referidos como “morfoespecies”. Un catálogo taxonómico por localidad, con imágenes de todos los taxa de fauna megabéntica observados, es provisto en el presente estudio en el Anexo I.

La riqueza taxonómica se analizó utilizando el número total de taxa por imagen. La ocurrencia de taxa en cada tipo de sustrato fue registrada en cada imagen. La cobertura de la megafauna epibéntica fue medida en pantalla en cada imagen con el software Image J® (Research Services Branch, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/index.html>), que permite detectar de forma automática o manual los bordes de los objetos que aparecen en las imágenes (Bakus 2007). Para ello, se siguió el proceso de fotogrametría que se describe a continuación:

- i. Cada imagen fue escalada mediante una equivalencia entre la referencia gráfica de los dos puntos laser (Figura 7), los cuales se encuentran separados 29 cm entre ellos y, el número de pixeles lineares (que en promedio fue de 7 pixeles/cm) a los que corresponde esta medida.
- ii. En seguida, los bordes de los organismos se detectaron manualmente en cada imagen béntica, estableciendo de forma digital una poligonal que siguió el borde de los especímenes (Figura 9).
- iii. Posteriormente, la determinación del área de la poligonal (con la herramienta específica que tiene el software Image J) fue equivalente a la cobertura superficial (m^2) de la fauna megabéntica de vida sésil y móvil.



Figura 9.- Delimitación de los bordes de la fauna megabéntica utilizando el software Image J® para la medición de su cobertura superficial. Poligonal de color amarillo sigue el borde de un ejemplar de *Pannychia moseleyi*. Fotografía cortesía MBARI.

En el análisis de la fauna megabéntica se decidió incluir la fauna con baja movilidad (como peces demersales, crustáceos decápodos, holotúridos), fauna de nado lento sobre el fondo, fauna completamente pasiva y aquella fauna que no mostró ninguna reacción ante la presencia, movimiento o las luces del ROV *Doc Ricketts*. Al respecto, diversos estudios que

comparan observaciones de megafauna con ROV *versus* métodos de muestreo de especímenes (Lorance and Trenkel 2006; Guinan et al. 2009; Cuvelier et al. 2012; Du Preez and Tunnicliffe 2012) han mostrado que la estimación de la presencia y/o abundancia de megafauna móvil (como peces, crustáceos decápodos, ofiúridos, entre otros) tiene un mayor grado de precisión, con base en el análisis de imágenes, en comparación con la colecta de ejemplares. Esto se debe a que la fauna móvil generalmente escapa durante el muestreo, y a que algunos equipos de muestreo, como dragas de arrastre, fueron diseñados para el muestreo de especies bentónicas en contacto permanente con el fondo marino y menos móviles.

Evaluación del hábitat

El hábitat se clasificó con base en el tipo de sustrato en duro y suave (Greene et al. 1999; van den Beld et al. 2017). Asimismo, se consideró la complejidad estructural (Ferrari et al. 2016). A escala fina, el hábitat se definió basándose en los materiales del lecho marino y sus características, tales como afloramientos rocosos, sedimento, la presencia de organismos formadores de estructura (como corales, esponjas y/o agregaciones de ostras) que son usados por otros organismos como sustrato con fines de alimentación y sujeción (Buhl-Mortensen et al. 2010) y asociaciones de megafauna sobre la cual viven otras especies de la megafauna (Greene et al. 1999).

Las variables esenciales (profundidad, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) registradas por los sensores ambientales del ROV *Doc Ricketts* y los datos de localización de este ROV registrados durante las inmersiones D347, D348 y D350 se integraron a cada imagen extraída (véase las matrices de datos cuyas direcciones electrónicas se proporcionan en la Tabla 6) mediante la asociación de su código UTC (unidades de segundo) que provee acceso a la fecha, hora, minuto y segundo (GTM) de su registro, lo cual fue asociado a la vez con el tiempo LTCR registrado en cada video. Las masas de agua se interpretaron con base en los datos de profundidad, temperatura y salinidad registrados durante las inmersiones, en conjunto con la información publicada de la hidrología de la región (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979). Asimismo, los datos de los registros de temperatura y concentración de oxígeno disuelto fueron graficados con respecto de la profundidad para evaluar su cambio en cada una de las localidades en estudio.

4.3 Estimación de la longitud de los transectos

La longitud de los transectos realizados en cada una de las localidades se estimó con ayuda del software ArcGIS® V. 10.3. Para ello, se realizó la proyección y análisis espacial de los datos de navegación (latitud, longitud) del ROV *Doc Ricketts* durante la realización de los transectos en las localidades en estudio. Esto permitió representar el recorrido de los transectos sobre un mapa y realizar las mediciones correspondientes para cada transecto. Los momentos en que el ROV *Doc Ricketts* se detuvo para explorar un mismo punto o aquellos momentos en donde la cámara no avanzó linealmente fueron descartados.

4.4. Análisis estadísticos

4.4.1. Tamaño de muestra

La relación entre el área y el número de especies muestreadas ha sido explorada por un sinnúmero de estudios en ecología en una gran variedad de hábitats y a través de distintos grupos taxonómicos, demostrando consistentemente un mayor número de especies en áreas crecientes (Matias et al. 2010). En este sentido, el área mínima de muestreo, entendida como el tamaño de muestra sobre la cual un incremento de área no genera un incremento en el número de especies o taxa (Bianchi et al. 2004) tiene la finalidad de establecer el tamaño de muestra en donde se encuentren representadas la práctica totalidad de taxa que componen una asociación biológica. Sin embargo, Clark et al. (2016) señala que la diversidad (riqueza de especies) completa de un área es difícil de cuantificar, aún en sitios con muestreos intensivos. En adición a lo anterior, el muestreo en aguas profundas es desafiante y las prospecciones rara vez son sencillas, lo cual, puesto en balanza con el costo del tiempo de operación del buque, el conflicto de objetivos de equipos de investigación multidisciplinarios, las restricciones de tiempo impuestas por las condiciones climáticas, entre muchas otras situaciones, deja frecuentemente al investigador con muy poca decisión sobre el diseño espacial del muestreo (Liu et al. 2001; Clark et al. 2016).

Entre los distintos métodos de muestreo empleados para mar profundo, considerando su escala espacial, los métodos ópticos de operación remota (como ROV, AUV y cámaras remolcadas), son intermedios en comparación con las prospecciones acústicas que cubren decenas a cientos de kilómetros con una resolución promedio para el mar profundo de 625

m² (Bowden et al. 2020) y, los métodos de muestreo físico-puntuales, tales como nucleadores en caja, los cuales colectan muestras menores a 1 m² (Howell et al. 2010a; Kelley et al. 2012).

En particular, el registro de datos biológicos y del hábitat béntico por medio de métodos ópticos de prospección remota produce una gran cantidad de imágenes del lecho marino, a partir de las cuales, se pueden extraer datos cualitativos y cuantitativos. Distintas metodologías o aproximaciones han sido utilizadas para el análisis de dichas imágenes, lo cual se ve reflejado en diversos estudios de fauna megabéntica de aguas profundas (Schlacher et al. 2010a; Howell et al. 2010a, 2016; Anderson et al. 2011; Gates et al. 2012; Mohn et al. 2014; Robert et al. 2015; Ayma et al. 2016; Pierdomenico et al. 2016; Cánovas-Molina et al. 2016; Goffredi et al. 2017; Bowden et al. 2020; Dueñas et al. 2021). La información recabada de estos estudios (véase la Tabla 7) permite distinguir dos enfoques particulares, el análisis de imágenes fijas (obtenidas por fotografía o de cuadros de video) *versus* el análisis de segmentos de video continuo. Asimismo, se distingue que existe una variabilidad en el tamaño de muestra (longitud de transecto), incluso entre muestras del mismo estudio.

Tabla 7.- Revisión de metodologías para análisis de video-transectos aplicadas a estudios de fauna megabéntica en mar profundo

Localidad	Equipo de colecta	Profundidad de realización de transectos (m)	Tipo de comunidad muestreada	Número de transectos analizados	Área mínima de muestreo (m ²)	Descripción de método de análisis de video transecto	Observaciones	Referencia
Mar Mediterráneo	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	50-150	Asociaciones de megafauna que ocurren en sustrato duro	7	1000	Datos extraídos de la visualización directa de los segmentos de video usando el tiempo en video y la velocidad de desplazamiento del ROV para inferir la longitud del transecto. El ancho del campo visual de la cámara fue de 2 m. Para uniformizar el esfuerzo de muestreo entre transectos de diferente longitud por sitio, los autores analizaron 500 m de longitud lineal de videotransecto		(Cánovas-Molina et al. 2016)
Atlántico Noreste (Cañón Whittard)	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	650-4000	Asociaciones de megafauna que ocurren en sustrato duro	10	12.5	Videotransectos segmentados en secuencias de video equivalentes a 50 m de longitud. Posteriormente se extrajeron imágenes en intervalos de tiempo de 1 min, lo que equivale a tomar una imagen a cada ~5m. En total se analizaron 10 imágenes por segmento de video	La velocidad de desplazamiento del ROV fue de 0.08 m s ⁻¹ . El ancho del transecto fue de 2.5m En total se analizaron 10 hr de video	(Robert et al. 2015)
Atlántico (Margen continental Irlanda)	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	500-1000	Arrecifes de <i>Lophelia pertusa</i> en cimas y flancos de montículos	18	-	Se realizaron 6 videotransectos de 2 km de longitud en cada una de las tres localidades prospectadas. Los registros de la fauna béntica se realizaron a cada 5 m de longitud sobre los transectos.	Velocidad del ROV 0.3 m s ⁻¹ . Campo visual de la cámara de 2.2 x 2.5 m. El área total analizada fue de 15000m ²	(Mohn et al. 2014)
Mar de Tyrrhenian	Cámara de video	122-2126	Fauna megabéntica	14	50 m lineales	Los videotransectos tuvieron diversas longitudes, pero éstos	No se especifica el ancho del campo de	(Pierdomenico et al. 2016)

(Costa de Italia)	acoplada en plataforma de ROV		que ocurre en diferentes tipos de sustrato			fueron segmentados en secuencias de video equivalentes a 50 m, estas secuencias fueron consideradas como unidades de muestreo. De los segmentos de video correspondientes a 50 m lineales fueron extrajerón los datos de la fauna megabéntica.	visión de la cámara de video.	
Margen continental norte catalán	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	750-1570	Asociaciones de fauna megabéntica en fondos planos	10	-	Los transectos realizados comprendieron en total 19 hr de video. Se realizó la extracción de imágenes para el análisis de los video transectos, aunque no señala el intervalo de tiempo de su extracción. En total se analizó un área de 35367 m ²	Velocidad del ROV ~0.15 m s ⁻¹ . El ancho del campo de visión de la cámara fue de 3m	(Ayma et al. 2016)
Sureste de Australia	Cámaras de video y fotografía acopladas en plataforma de ROV	148-472	Asociaciones de fauna megabéntica que ocurre en cañones submarinos	4	-	Se tomaron imágenes fotográficas a lo largo de los transectos en intervalos de tiempo de 25 s, con intervalos más largos sobre grandes parches del lecho marino con poca complejidad estructural y fauna epibéntica dispersa. Se analizó todo el set de imágenes (576) obtenidas en los cuatro transectos. Se emplearon cinco diferentes estrategias, en la primera se analizaron todas las unidades espaciales; en la segunda, se realizó una selección aleatoria de todas las unidades por cada banda de 100 m de profundidad; en la tercera se realizó una selección aleatoria de cada una de las unidades categorizadas por tipos de asociaciones	No se señala la velocidad de desplazamiento del ROV ni el área del campo visual de la cámara. A cada fotografía le llaman unidad espacial. Tampoco se señala por qué se utilizó dicho intervalo de tiempo para capturar las imágenes fotográficas	(Schlacher et al. 2010a)

						<p>megabénticas; en la cuarta estrategia se categorizaron las unidades por cobertura de fondo, seleccionando de forma aleatoria unidades de alta y baja cobertura hasta utilizar todas las unidades de cada categoría; en la quinta estrategia se categorizó las unidades por riqueza de especies y se seleccionaron aleatoriamente unidades de alta y baja riqueza hasta utilizar todas las unidades por categorización</p>		
Mar de Coral Australia	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	250-2200	Asociaciones de fauna megabéntica	40	-	En cada estación se realizó un video transecto de 1 hr de duración. Las caracterizaciones del bentos y diversidad se realizaron a cada 15 s de grabación de video	32 hr de video fueron analizadas en total. El ancho de video fue de 2m	(Anderson et al. 2011)
Mar Mediterráneo	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	2720	Asociaciones de fauna megabéntica y peces que ocurren en montes submarinos	16	100 m lineales	Se realizaron video transectos siguiendo un diseño de muestreo radial a diferentes orientaciones (por ejemplo 45°, 90°, 180°) de 100 m de longitud. Se refiere que la distancia de los transectos fue determinada con base en el uso de un sonar fijo	No especifican el ancho del campo de visión de la cámara	(Gates et al. 2012)
golfo de California, México (cuenca Pescadero)	Cámara de video acoplada en plataforma de ROV	2300-3700	Fauna asociada a ventilas hidrotermales	-	-	Video transectos de longitud variable, durante los cuales se usó el software VARS de MBARI para el registro de las especies. Los video transectos cubrieron un área total de 104 y 155 m ² en cada localidad.	Ancho del campo de visión de la cámara 1m	(Goffredi et al. 2017)

Respuesta de las asociaciones de fauna megabéntica a diferentes tipos de hábitats en cuencas del golfo de California

Atlántico Noreste	Cámara de video remolcada	500-900	Fauna megabéntica en montes submarinos	24	20 m lineales	Video transectos entre 175-1400 m de longitud, los cuales se dividieron en submuestras de 20 m por tipo de sustrato. El número de submuestras por cada tipo de sustrato se estandarizó al número menor disponible para cada tipo de sustrato	Ancho del campo de visión de la cámara no especificado	(Howell et al. 2010a)
Margen continental de las Islas Británicas	Cámara de video remolcada	200-1000 m	Fauna megabéntica en cañones submarinos	139	500 m lineales en promedio	Se realizaron transectos con una longitud de 500 m en promedio en cada una de las localidades que cubrieron una gran variedad de sustratos y profundidades	Ancho del campo de visión de la cámara no especificado	(Howell et al. 2010b)
Caribe Suroeste	Cámara de video remolcada	2300-3300	Fauna megabéntica en area de infiltraciones frías	2	1.37 km y 7.11 km	Se realizaron dos transectos de distintas longitudes que cubrieron dos tipos de sustrato, sedimento uniforme y sustrato carbonatado (asociado a las infiltraciones frías)	El ancho del campo de visión de la cámara no se pudo controlar debido a que el sistema de cámara de video remolcada no contó con sistemas láser calibrados o sensor de altitud	(Dueñas et al. 2021)

En la presente investigación la muestra estuvo definida por el transecto realizado en cada localidad (n=1). Dado que se siguió un enfoque de análisis de imágenes fijas, las imágenes extraídas de las secuencias de video del transecto realizado en cada localidad fueron consideradas como submuestras. Las submuestras o imágenes se agruparon y analizaron por tipo de sustrato dentro de cada transecto (Tabla 8). El número total de imágenes de cada tipo de sustrato para cada localidad no se estandarizó debido a que sólo se realizó un transecto por localidad (n=1) y a que las muestras cubrieron hábitats distintos en cada localidad (Tabla 8). En el caso específico de la cuenca de Guaymas, las submuestras o imágenes también se agruparon y analizaron por subzona de la ZOM (Tabla 8).

Tabla 8.- Características de las muestras analizadas

	Cuenca de Guaymas	Cuenca Salsipuedes	Cuenca Delfín
Inmersión	D347	D348	D350
Número total de videotransectos	1	1	1
Número total de imágenes analizadas	199	285	100
Intervalo de profundidad de imágenes (m)	849-990	1228-1592	856
Profundidad promedio (m) (promedio \pm SD)	926 \pm 41	1405 \pm 94	856 \pm 0.28
Imágenes por tipo de sustrato			
Sedimento	40	40	0
Sedimento con afloramientos rocosos	159	0	0
Escarpe	0	245	0
Sedimento con afloramientos carbonatados (área de infiltraciones frías)	0	0	100
Imágenes por subzona de la ZOM			
Núcleo ([O ₂] <0.15 mL L ⁻¹)	60	0	0
Zona de Transición ([O ₂] 0.15 – 0.18 mL L ⁻¹)	87	0	0
Límite Inferior ([O ₂] >0.18 mL L ⁻¹)	52	0	0

4.4.2. Número de morfoespecies

Para evaluar que tan adecuado fue el muestreo de la fauna megabéntica se calculó el número de morfoespecies esperadas por submuestras o imágenes en cada una de las localidades en estudio. Para ello, se utilizó el estimador no paramétrico Chao2 (Gotelli and Colwell 2001; Howell et al. 2010a). Las estimaciones de las morfoespecies esperadas se realizaron con ayuda del software EstimateS® V9.1.0 (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersG>

[uide.htm](#)) usando múltiples reordenaciones de las submuestras (100 aleatorizaciones). Las estimaciones de las morfoespecies esperadas fueron comparadas gráficamente contra las estimaciones de rarefacción $S_{(est)}$ (Mau Tau) del número de morfoespecies en las submuestras o imágenes de cada localidad (Gotelli and Colwell 2001; Howell et al. 2010a). Las estimaciones de rarefacción $S_{(est)}$ se calcularon con el mismo software EstimateS® V9.1.0. Adicionalmente, se graficó el promedio de aquellas morfoespecies que ocurrieron en una sola submuestra (*singleton morphospecies*) en las acumulaciones aleatorias de morfoespecies con la finalidad de proporcionar un indicador de la tasa de ocurrencia de morfoespecies raras.

4.4.3. Análisis de diversidad univariados

Los efectos del tipo de sustrato y la concentración de oxígeno disuelto sobre la diversidad de morfoespecies de la fauna megabéntica fueron evaluados con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), expresado como:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (Pi)(\log (10) Pi)$$

El índice de equidad se expresa como:

$$J = \frac{H'}{H' max}$$

El índice de dominancia fue calculado como el complemento de la equidad:

$$D = 1 - J$$

La cobertura total de cada especie y/o morfoespecie en cada imagen fue usada para calcular los índices de diversidad (Clarke and Warwick 2001). Dichos índices fueron calculados con ayuda del software Statistica® V.8 y los resultados se reportan por cuenca, por tipo de sustrato y por subzona de la ZOM. Asimismo, las medias y las desviaciones estándar se graficaron. Para probar si hubo diferencias significativas en el índice de diversidad de Shannon-Wiener entre tipos de sustrato de una misma localidad, así como entre subzonas de la ZOM, se aplicaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis con ayuda del software Statistica® V.8. Para las comparaciones de diversidad entre tipos de sustrato de una misma

localidad, así como entre subzonas de la ZOM, el número de imágenes se estandarizó al número menor disponible (seleccionadas aleatoriamente) (Howell et al. 2010a).

4.4.4. Análisis multivariados

Un análisis de redundancia (RDA) se empleó para evaluar los factores ambientales correlacionados con los cambios en la composición de las asociaciones de fauna megabéntica (Borcard et al. 2011; Legendre and Legendre 2012). El análisis se realizó con el software R Studio®. Primero, a los datos de cobertura de cada morfoespecie en las imágenes se les aplicó una transformación de Hellinger (Borcard et al. 2011; Legendre and Legendre 2012), esto con la finalidad de reducir la importancia de aquellas morfoespecies abundantes. Después, con la finalidad de obtener una matriz de z-scores, a los datos de las variables ambientales de sustrato (roca y sedimento), profundidad, temperatura, salinidad y concentración de oxígeno disuelto se les aplicó una transformación simple mediante logaritmo (para acercarlas a una distribución normal) y luego se estandarizaron a media cero y varianza unitaria (debido a las diferentes unidades y escalas) (Borcard et al. 2011).

5. Resultados

5.1 Descripción del hábitat béntico en las cuencas en estudio

5.1.1. Condiciones ambientales

Los perfiles de la columna de agua, generados a partir de los registros de los sensores ambientales del ROV *Doc Ricketts* durante cada una de las inmersiones en las cuencas en estudio (Figura 10 A), muestran que la columna de agua en las localidades de las cuencas Salsipuedes y Delfín, respectivamente, se caracteriza por temperaturas más cálidas (Figura 10 B) y aguas más oxigenadas (Figura 10 C), en comparación con la columna de agua en la cuenca de Guaymas. Por ejemplo, a 850 m de profundidad en las cuencas Delfín y Salsipuedes, la temperatura es aproximadamente 6.5 °C más cálida que en la cuenca de Guaymas a una profundidad similar.

En el transecto realizado en la cuenca Salsipuedes (1592-1228 m), los sensores ambientales registraron que la temperatura cerca del lecho marino es constante (11.10 °C) y la salinidad varía de 34.8-34.81 UPS. Asimismo, la concentración de oxígeno cerca del lecho marino en el intervalo de profundidad del transecto realizado en esta cuenca varía de 0.68-0.56 mL L⁻¹, indicando un ambiente no interceptado por la ZOM (Figura 10 C).

Por otra parte, en la cuenca Delfín, los sensores ambientales registraron que la temperatura (11.45 °C) y la salinidad (34.84 UPS) se mantienen constantes cerca del fondo marino a lo largo de la profundidad de prospección del transecto (856 m), mientras que la concentración de oxígeno varía entre 0.42-0.48 mL L⁻¹, indicando condiciones muy cerca del límite de la ZOM (Figura 10 C).

En comparación, los perfiles registrados durante la inmersión en la cuenca de Guaymas muestran condiciones en la columna de agua donde la temperatura decrece con la profundidad (Figura 10 B), en una gruesa e intensa ZOM con concentraciones de oxígeno muy bajas (<0.5 mL L⁻¹), la cual se sitúa entre 349-990 m de profundidad (Figura 10 C y 10 D) y que intercepta el fondo marino.

En el intervalo de profundidad de prospección del transecto (990-849 m) en la cuenca de Guaymas, los sensores ambientales del ROV *Doc Ricketts* documentaron que la concentración de oxígeno cerca del lecho marino varía de 0.13-0.20 mL L⁻¹. El cambio en la concentración de oxígeno a lo largo de este intervalo de profundidad permite definir las siguientes subzonas de la ZOM: el Núcleo ([O₂] <0.15 mL L⁻¹) entre 849-902 m de profundidad (Figura 10 D), la Zona de Transición ([O₂] 0.15 – 0.18 mL L⁻¹) entre 903-955 m de profundidad (Figura 10 D) y el Límite Inferior ([O₂] >0.18 mL L⁻¹) de la ZOM entre 956-990 m de profundidad (Figura 10 D). Durante la misma inmersión en la cuenca de Guaymas se observa que la temperatura cerca del fondo varía de 4.47-4.92 °C y la salinidad de 34.54-34.55 UPS.

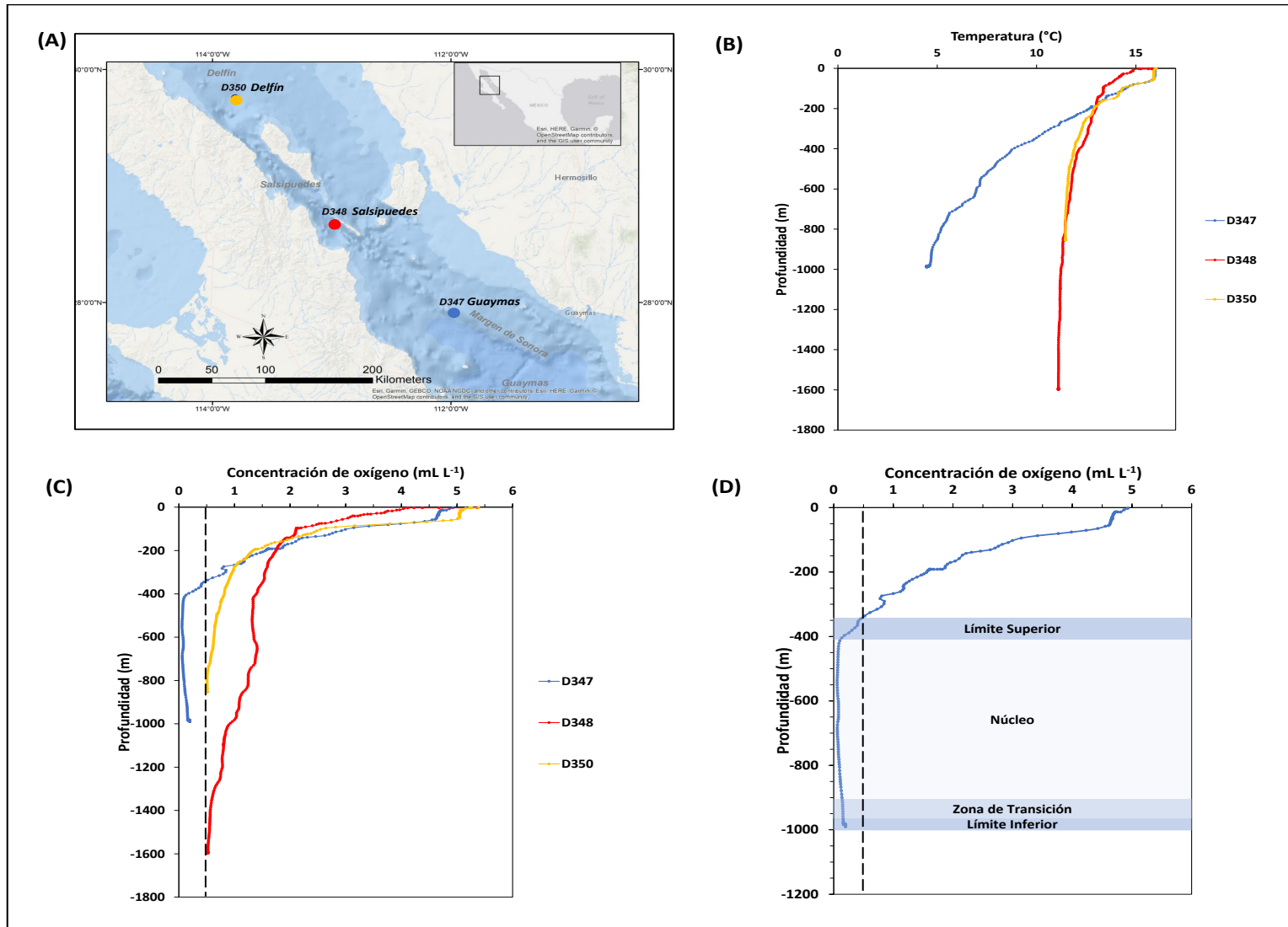


Figura 10.- (A) Localización de las inmersiones en las cuencas de Guaymas (azul=inmersión D347), Salsipuedes (rojo=inmersión D348) y Delfín (amarillo=inmersión D350). (B) Perfiles de temperatura y (C) oxígeno de las inmersiones (Línea punteada en negro concentración de oxígeno ($[O_2]$) = 0.5 mL L⁻¹). (D) Perfil de oxígeno de la columna de agua registrado en la cuenca de Guaymas. Línea punteada indica $[O_2]$ = 0.5 mL L⁻¹. Áreas sombreadas delimitan subzonas de la ZOM: Límite Superior ($[O_2]$ 0.15-0.5 mL L⁻¹); Núcleo ($[O_2]$ <0.15 mL L⁻¹); Zona de Transición ($[O_2]$ 0.15 – 0.18 mL L⁻¹); Límite Inferior ($[O_2]$ >0.18 mL L⁻¹).

5.1.2. Caracterización del sustrato

Cuenca de Guaymas

Las secuencias de video grabadas en la cuenca de Guaymas exploraron dos áreas situadas en la ZOM con concentraciones de oxígeno $<0.5 \text{ mL L}^{-1}$; un área de sedimento sin rocas visibles en la superficie y un área de sedimento con afloramientos rocosos (Figura 11 A, 11 B y 11 C). El área de sedimento entre 990-969 m de profundidad, se traslapa en su totalidad con el Límite Inferior ($[\text{O}_2] >0.18 \text{ mL L}^{-1}$) de la ZOM (Figura 11 A y 11 C), mientras que el área de sedimento y afloramientos rocosos entre 968-849 m se extiende a través de la Zona de Transición ($[\text{O}_2] 0.15 - 0.18 \text{ mL L}^{-1}$) y el Núcleo ($[\text{O}_2] <0.15 \text{ mL L}^{-1}$) de la ZOM (Figura 11 A y 11 B).

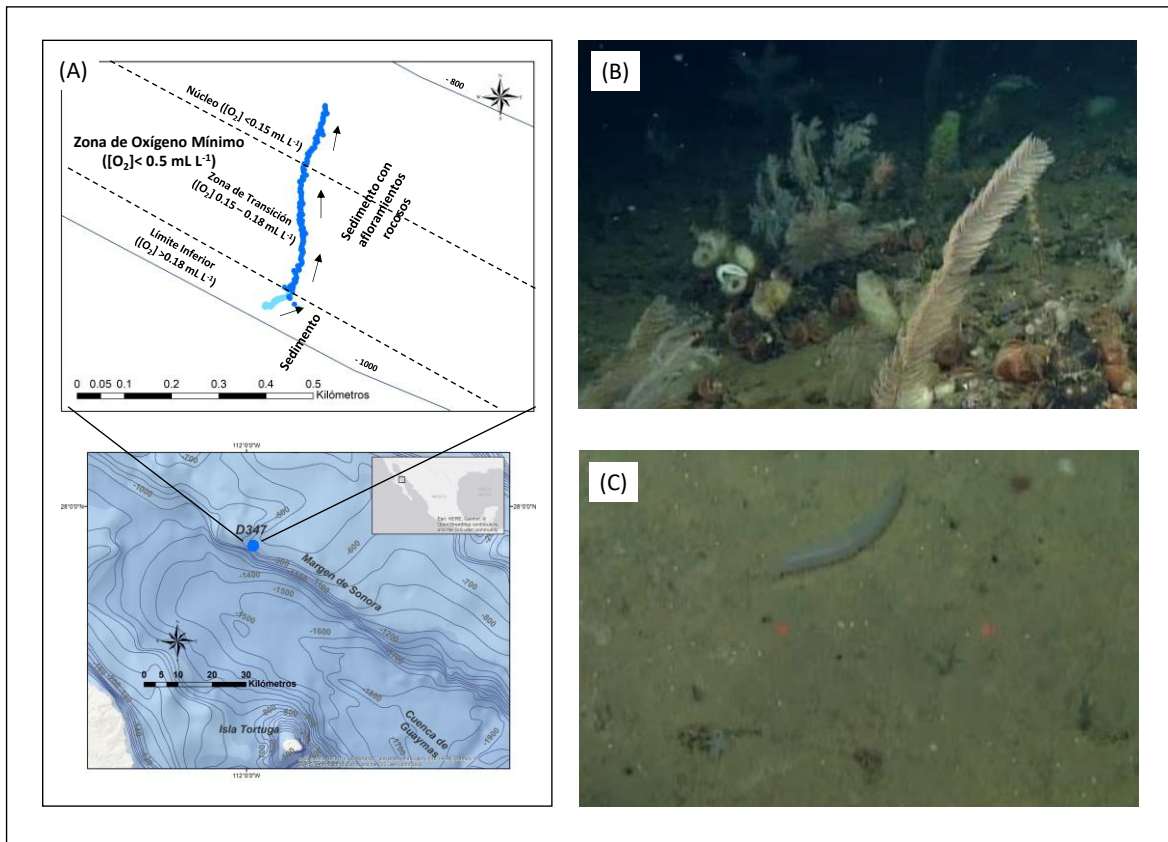


Figura 11.- (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D347 en la cuenca de Guaymas; Arriba, representación del transecto realizado entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas en un área de sedimento con afloramientos rocosos en la ZOM. Los tipos de sustrato en la representación del transecto están codificados por color (azul claro=sedimento; azul intenso=sedimento con afloramientos rocosos). Flechas indican la dirección del transecto pendiente ascendente. Líneas punteadas indican límites entre subzonas de la ZOM. (B) Imagen de los afloramientos rocosos (849-968 m) (C) Imagen del sedimento (969-990 m). Distancia entre puntos láser de color rojo es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.

El análisis de fotogrametría realizado en 199 imágenes extraídas de las secuencias de video del transecto realizado en esta cuenca para evaluar la cobertura superficial del sustrato permite determinar que el tipo de sustrato está dominado por sedimento, el cual presenta una cobertura total de 75 %, mientras que los afloramientos rocosos presentan una cobertura de 25 % (Figura 12) del área total muestreada.

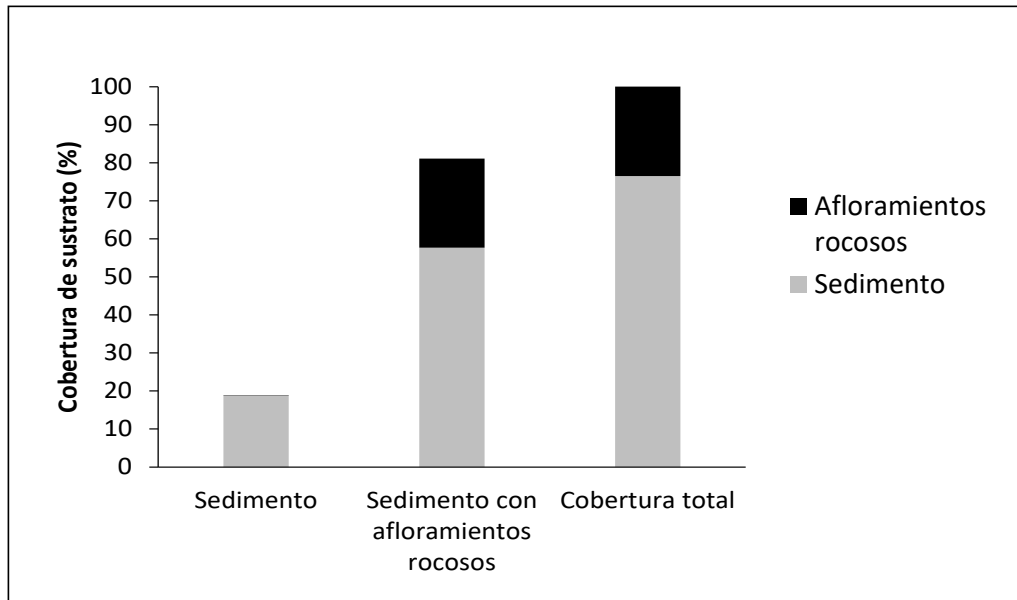


Figura 12.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto en la cuenca de Guaymas.

Cuenca Salsipuedes

En la cuenca Salsipuedes se documentó el cambio en el tipo sustrato en aguas no interceptadas por la ZOM ($[O_2] > 0.5 \text{ mL L}^{-1}$) a lo largo del gradiente batimétrico (1592-1228 m) seguido por el transecto en el talud occidental de la Isla Salsipuedes (Figura 13 A). En el intervalo de profundidad entre 1592-1500 m se localiza un área de sedimento (en la base de un escarpe) (Figura 13 A y 13 C) con presencia ocasional de afloramientos rocosos. A una profundidad de 1499 m desplanta un escarpe de mar profundo con paredes verticales conformado por rocas expuestas ($> 30 \text{ cm}$) y áreas pequeñas con acumulación de sedimento, el cual fue prospectado en este transecto hasta una profundidad de 1228 m (Figura 13 A y 13 B).

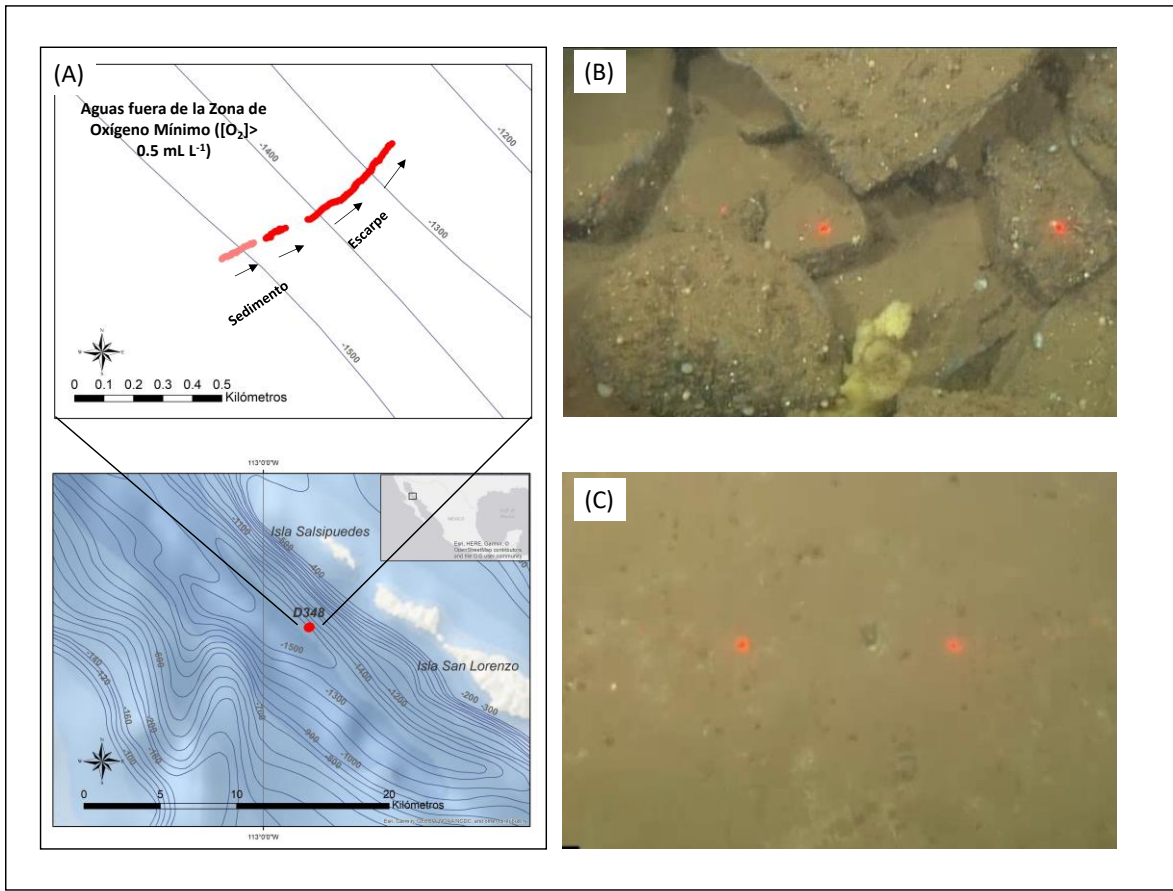


Figura 13.- (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D348 en la cuenca Salsipuedes; Arriba, representación del transecto realizado entre 1228-1592 m de profundidad en un área de sedimento y un escarpe rocoso en aguas no interceptadas por la ZOM. Tipo de sustrato codificado por color (rojo claro=sedimento; rojo intenso=escarpe). Las flechas indican la dirección del transecto pendiente ascendente. (B) Imagen del escarpe (1228-1542 m). (C) Imagen del área de sedimento prospectada en la base del escarpe (1543-1592 m). La distancia entre puntos láser de color rojo es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.

La evaluación por fotogrametría de la cobertura superficial del sustrato realizada en 285 imágenes permite determinar que el sustrato rocoso (sustrato duro) es dominante (75 %) a lo largo del transecto, en comparación con el sedimento (sustrato suave) (25 %) (Figura 14). Durante el transecto realizado en esta cuenca se observa la mayor proporción de sustrato duro en comparación con las otras dos cuencas (Figura 14).

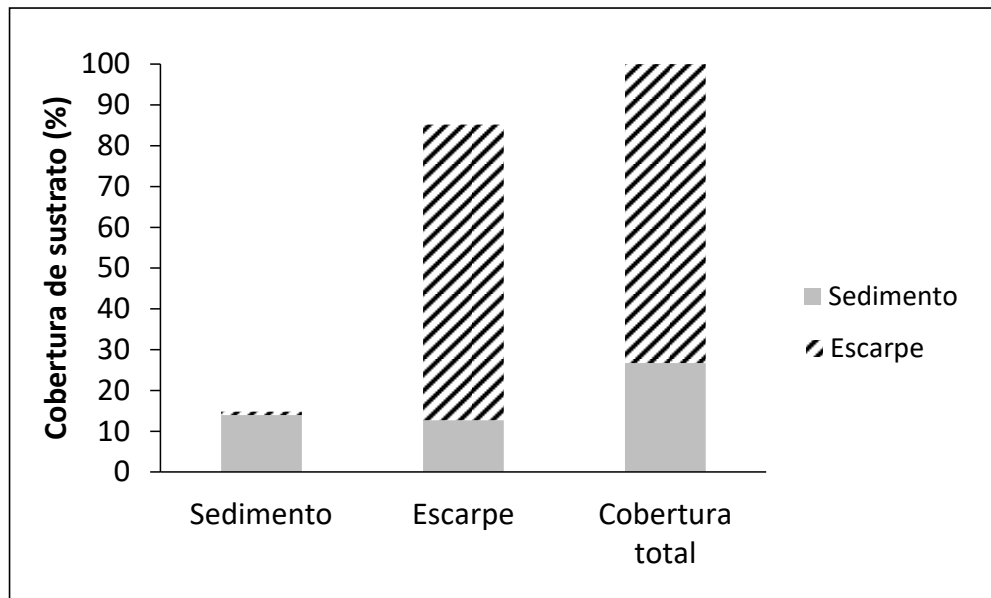


Figura 14.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto en la cuenca Salsipuedes.

Cuenca Delfín

Las secuencias de video grabadas en esta cuenca a una profundidad promedio de 856 m ($SD \pm 0.28$) (Figura 15 A) permite observar un hábitat dominado por sedimento (Figura 15 B) en aguas en el límite de la ZOM ($[O_2] < 0.5 \text{ mL L}^{-1}$). En la superficie del sedimento se observa la ocurrencia de depresiones circulares y elípticas (“pockmarks”), así como afloramientos carbonatados que proporcionan un sustrato duro para diversos taxa de fauna megabéntica (Figura 15 B). La observación de depresiones circulares y/o elípticas en la superficie del sedimento, así como de estructuras carbonatadas, representan indicadores geomorfológicos indirectos de infiltraciones frías (filtración de fluidos como metano de baja temperatura en sedimentos superficiales). Para este estudio no se cuenta con indicadores directos de las infiltraciones frías, tales como perfiles de metano en el sedimento o evaluaciones de la concentración de metano en el agua de fondo. En la Figura 15 se puede observar el recorrido del ROV durante el transecto y una imagen del hábitat en esta cuenca.

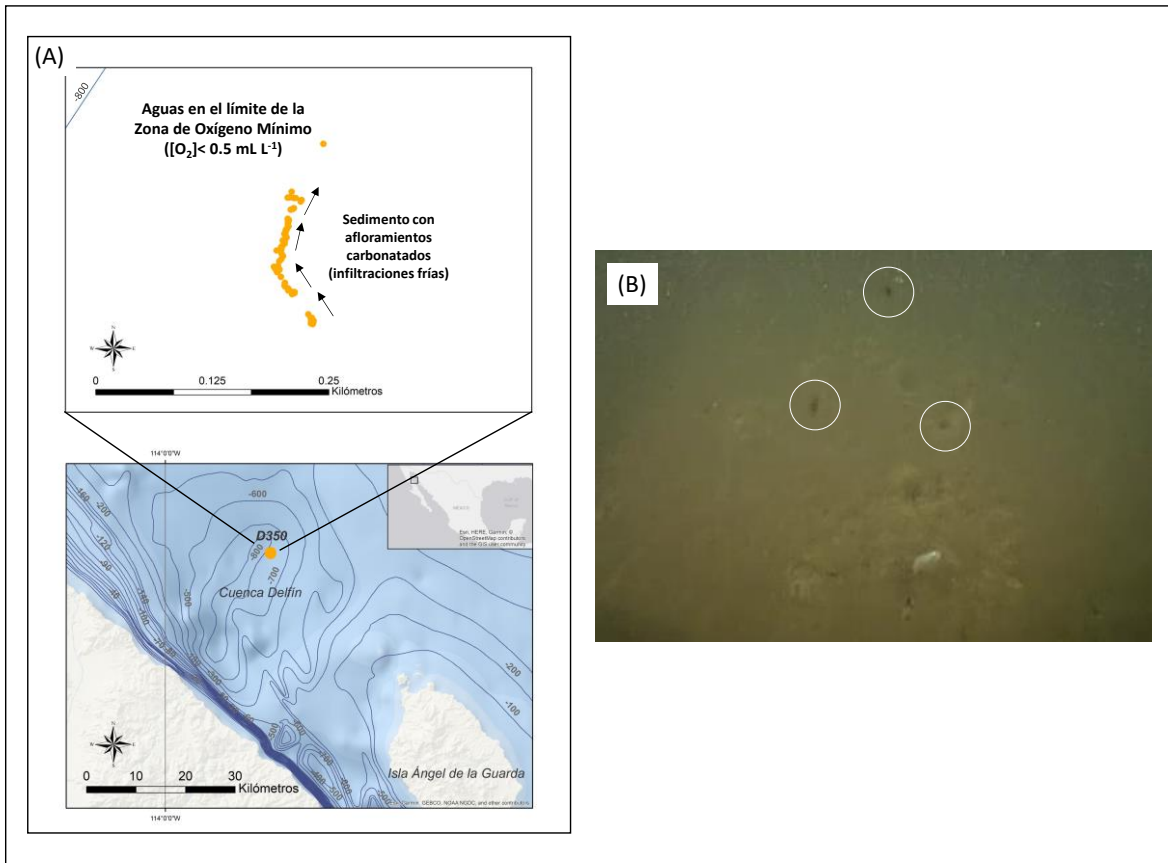


Figura 15.- (A) Abajo, batimetría regional y ubicación de la inmersión D350 en la cuenca Delfín; Arriba, representación del transecto (856 m) en un área de sedimento con afloramientos carbonatados en el límite de la ZOM. Las flechas indican la dirección del transecto. (B) Imagen del área de sedimento con afloramientos carbonatados. Los círculos blancos indican la presencia de depresiones circulares en el sedimento (“pockmarks”) relacionadas con infiltraciones frías. En la parte inferior de la imagen se observa un coral de aguas profundas asociado a un afloramiento carbonatado. Fotografía cortesía MBARI.

El análisis de fotogrametría de 100 imágenes permite determinar que el sedimento tiene una cobertura superficial del 90 %, mientras que los afloramientos carbonatados en el área prospectada solo cubren el 10 % (Figura 16).

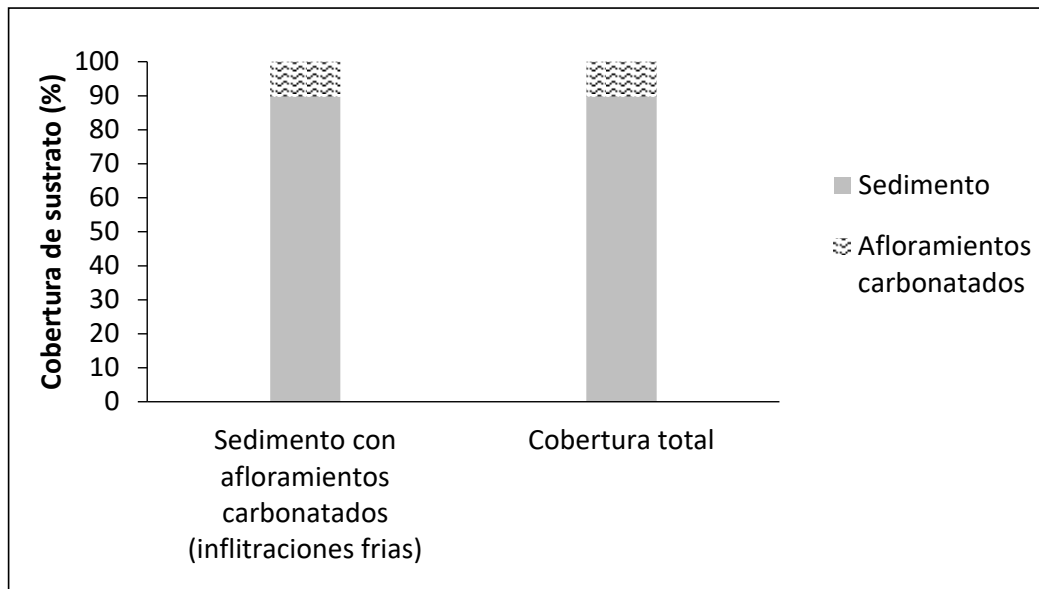


Figura 16.- Tipos de sustrato y su cobertura superficial (%) en el transecto de la cuenca Delfín.

5.2 Riqueza y composición de la fauna megabéntica

Un total de 584 imágenes extraídas de las secuencias de video de los transectos realizados en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín en el GdC se usaron para el análisis de la fauna megabéntica. El área total superficial cubierta por estas imágenes es de 450 m², en un intervalo de profundidad entre 849-1592 m. Derivado de su análisis se identifican un total de 106 taxa (especies y morfoespecies) distintos de fauna megabéntica, pertenecientes a 8 phyla (Porifera, Cnidaria, Mollusca, Annelida, Arthropoda, Echinodermata, Bryozoa y Chordata) (véase la Tabla 9 y el Anexo I). El número total de taxa en las cuencas Salsipuedes (49) y Delfín (12) es menor comparado con el número de taxa registrados en la cuenca de Guaymas (52), aunque, la diferencia en el número de taxa entre la cuenca Salsipuedes y la cuenca de Guaymas, solo es ligeramente menor en la cuenca Salsipuedes (véase la Tabla 9). El valor promedio del estimador Chao2 para la riqueza total esperada de morfoespecies en la cuenca de Guaymas (52.66 ± 2.04) también resultó ser ligeramente mayor que en la cuenca de Salsipuedes (51.2 ± 1.84). El valor promedio del estimador Chao2 para la riqueza total de morfoespecies esperada en la cuenca Delfín (12.99 ± 1.8) es menor en comparación con las cuencas Salsipuedes y Guaymas. Las estimaciones Chao2 siguen la misma tendencia observada y se aproximan a una asíntota donde se han recolectado la mayoría de las especies

disponibles, aunque la tendencia en la cuenca Delfín se estabiliza en un menor número de especies, después de 60 imágenes muestreadas (Figura 17A). Como se puede observar en la Figura 17 B, en las tres cuencas en estudio disminuye la ocurrencia del número de morfoespecies únicas (singleton morphospecies). Todo lo anterior indica que el muestreo fue adecuado.

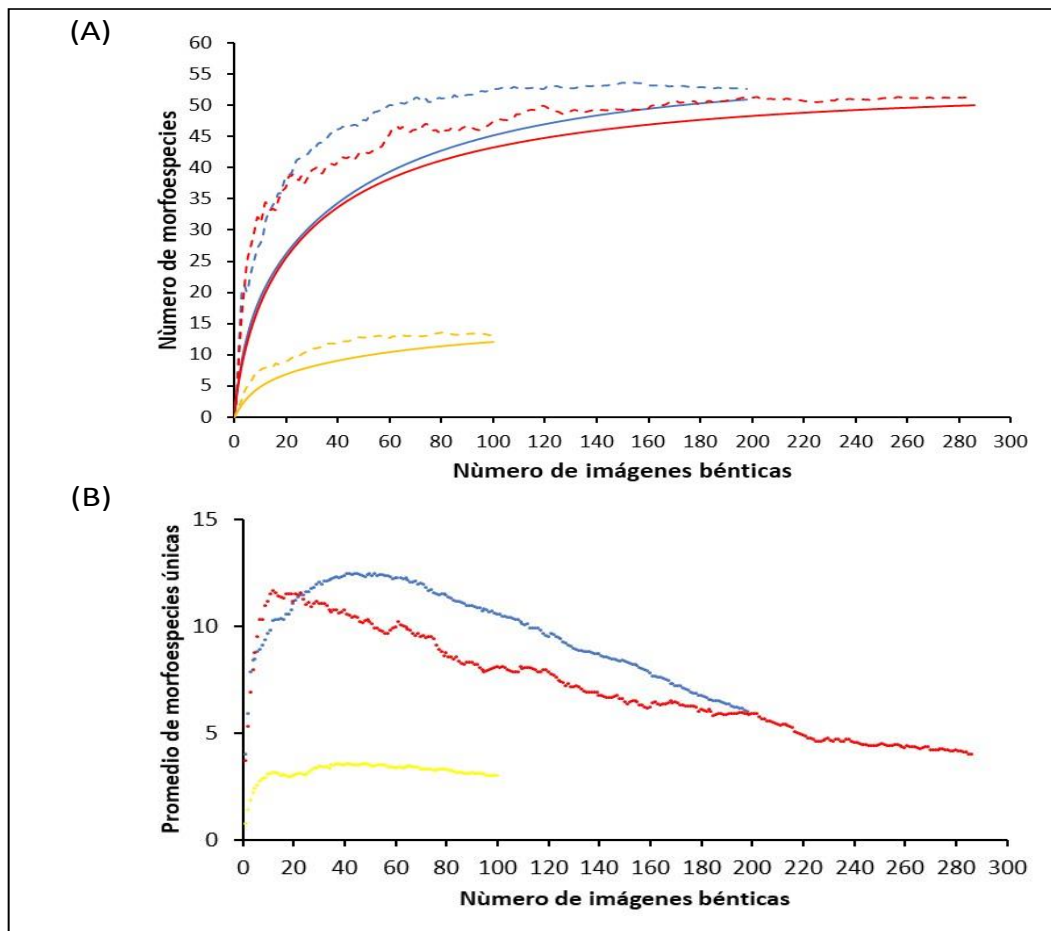


Figura 17.- (A) Curvas de acumulación de morfoespecies observadas (líneas sólidas) y estimaciones Chao2 (líneas punteadas) de la riqueza total esperada de morfoespecies en las cuencas de Guaymas (azul), Salsipuedes (rojo) y Delfín (amarillo) en el golfo de California. (B) Número promedio de morfoespecies únicas que ocurrieron en las acumulaciones aleatorias de morfoespecies en las cuencas de Guaymas (azul), Salsipuedes (rojo) y Delfín (amarillo) en el golfo de California.

En general, los phyla mejor representados en las tres cuencas son Porifera y Cnidaria con 31 y 25 taxa, respectivamente (Tabla 9). Le siguieron Echinodermata con 14 taxa, Arthropoda con 13 taxa y Chordata con 13 taxa (Tabla 9). Los phyla escasamente representados son Mollusca con 6 taxa, Bryozoa con 3 taxa y Annelida con un solo taxa (Tabla 9). Los phyla

Cnidaria, Porifera y Mollusca agrupan organismos formadores de estructura (como corales, esponjas y agregaciones de ostras de aguas profundas), los cuales proporcionan un sustrato para otras especies asociadas. La composición de las asociaciones de megafauna es diferente en cada una de las cuencas. Ninguna especie y/o morfoespecie está registrada en las tres cuencas en estudio (Tabla 9). Únicamente cinco morfoespecies pertenecientes a los phyla Porifera (3 morfoespecies), Cnidaria (una morfo especie) y Echinodermata (una morfoespecie) ocurren tanto en la cuenca de Guaymas como en la cuenca Salsipuedes y, solo dos especies pertenecientes a los phyla Echinodermata y Chordata ocurren tanto en la cuenca Salsipuedes como en la cuenca Delfín, respectivamente. Una síntesis de las especies y/o morfoespecies que ocurren en cada una de las cuencas se presenta en la Tabla 9.

Tabla 9.- Presencia (X) o ausencia de las especies y morfoespecies de fauna megabéntica identificadas en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín. El registro de la ocurrencia de aquellas especies o morfoespecies en dos localidades está indicado por un sombreado color gris

Phylum	Clase	Orden	Familia	Especies o Morfoespecies	Cuenca de	Cuenca	Cuenca			
					Guaymas	Salsipuedes	Delfín			
					D347	D348	D350			
Porifera	Hexactinellida			Porifera phylum <i>inc.</i>			X			
				Hexactinellida indet.			X			
				Lyssacosida	Rossellidae	<i>Acanthascus</i> sp. <i>inc.</i>	X			
						<i>Staurocalyptus</i> sp. <i>inc.</i>			X	
						<i>Acanthascus</i> sp. 2 <i>inc.</i>			X	
						<i>Bathydorus</i> sp. aff. <i>laniger</i>	X			
						Euplectellidae	Euplectellidae fam. <i>inc.</i>	X		
							<i>Amphidiscella</i> sp. 1 <i>inc.</i>			X
							<i>Amphidiscella</i> sp. 2 <i>inc.</i>			X
							<i>Atlantisella</i> sp. <i>inc.</i>			X
							<i>Dictyocalyx</i> sp. <i>inc.</i>			X
							<i>Rhabdocalyptus dawsoni</i> (Lambe, 1893)	X		
				Sceptrulophora	Euretidae	Euretidae fam. <i>inc.</i>	X			
						<i>Chonelasma</i> sp. <i>inc.</i>			X	
						Farreidae	<i>Farrea</i> sp. <i>inc.</i>	X		
				Demospongiae	Aphrocallistidae		Aphrocallistidae fam. <i>inc.</i>	X		
						Demospongiae stet. sp. 1	X	X		
						Demospongiae stet. sp. 2		X		
						Demospongiae stet. sp. 3		X		
						Demospongiae stet. sp. 4	X	X		
						Demospongiae stet. sp. 5		X		
						Demospongiae stet. sp. 6		X		
						Haplosclerida	Phloeodictyidae	<i>Oceanapia</i> sp. <i>inc.</i>		
Poecilosclerida	Cladorhizidae	<i>Cladorhiza</i> sp. <i>inc.</i>	X							
		<i>Cladorhiza</i> sp. 1 <i>inc.</i>					X			
		<i>Cladorhiza</i> sp. 2 <i>inc.</i>			X					
		<i>Asbestopluma (Asbestopluma) rickettsi</i> Lundsten, Reiswig & Austin, 2014			X					
		Mycalidae	<i>Mycale</i> sp. <i>inc.</i>	X	X					
			Latrunculiidae	<i>Latrunculia (Latrunculia)</i> sp. <i>inc.</i>	X					
		Suberitida		Halichondriidae	<i>Halichondria</i> sp. 1 <i>inc.</i>			X		
			<i>Halichondria</i> sp. 2 <i>inc.</i>				X			
Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	Actiniaria stet. sp.1	X						
			Actiniaria stet. sp. 2	X						
			Actiniaria stet. sp. 3	X	X					
			Actiniaria stet. sp. 4	X						
			Actiniaria stet. sp. 5			X				

Respuesta de las asociaciones de fauna megabéntica a diferentes tipos de hábitats en cuencas del golfo de California

				Actiniaria stet. sp. 6			X	
			Hormathiidae	<i>Phelliactis callicyclus</i> Riemann-Zurneck, 1973	X			
			Actinoscyphiidae	<i>Actinoscyphia</i> sp. inc.	X			
		Ceriantharia		Ceriantharia stet. sp. 1	X			
				Ceriantharia stet. sp. 2	X			
		Antipatharia		Antipatharia indet.	X			
			Schizopathidae	<i>Umbellapathes</i> sp. inc.	X			
				<i>Umbellapathes</i> gen. inc.	X			
				<i>Parantipathes</i> gen. inc.	X			
				<i>Lillipathes</i> sp. inc.	X			
				<i>Schizopathes</i> gen. inc.	X			
				<i>Stauropathes</i> gen. inc.	X			
			Antipathidae	<i>Stichopathes</i> sp. inc.	X			
		Pennatulacea	Pennatulidae	<i>Pennatula</i> sp. inc.				X
		Alcyonacea	Primnoidae	<i>Narella</i> gen. inc.	X			
			Coralliidae	Coralliidae fam. inc.	X			
			Alcyoniidae	<i>Anthomastus</i> sp. inc.	X			
				<i>Anthomastus</i> sp. 2 inc.			X	
		Corallimorpharia	Corallimorphidae	Corallimorphidae stet.	X			
		Scleractinia	Dendrophylliidae	Dendrophylliidae gen. inc.			X	
Mollusca	Bivalvia			Bivalvia stet.	X			
		Limida	Limidae	<i>Acesta</i> sp. inc.	X			
	Gastropoda	Neogastropoda		Neogastropoda stet. sp. 1			X	
				Neogastropoda stet. sp. 2			X	
	Cephalopoda	Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus</i> sp. 1 inc.				X
				<i>Octopus</i> sp. 2 inc.				X
Annelida	Polychaeta	Sabellida		Sabellida fam. inc.				X
Arthropoda				Arthropoda stet.	X			
				Arthropoda stet. sp. 2			X	
				Arthropoda stet. sp. 3			X	
	Malacostraca	Decapoda		Decapoda stet. sp. 1	X			
				Decapoda stet. sp. 2	X			
			Pandalidae	<i>Plesionika</i> sp. inc.			X	
			Munidopsidae	<i>Munidopsis</i> sp. 1 inc.	X			
				<i>Munidopsis</i> sp. 2 inc.	X			
				<i>Munidopsis</i> sp3. inc.			X	
			Munididae	<i>Munida bapensis</i> Hendrickx, 2000			X	
			Chirostylidae	<i>Gastroptychus</i> sp. inc.	X			
			Lithodidae	<i>Paralomis</i> sp. inc.	X			
	Thecostraca			Thecostraca stet.			X	
Echinodermata	Astroidea			Astroidea stet. sp. 1	X	X		
				Astroidea stet. sp. 2	X			

Respuesta de las asociaciones de fauna megabéntica a diferentes tipos de hábitats en cuencas del golfo de California

				Asteroidea stet. sp. 3	X		
				Asteroidea stet. sp. 4	X		
				Asteroidea stet. sp. 5		X	
				Asteroidea stet. sp. 6		X	
				Asteroidea stet. sp. 7		X	
	Ophiuroidea	Brisingida	Brisingidae	<i>Brisinga</i> sp. inc.	X		
				Ophiuroidea stet. sp. 1	X		
				Ophiuroidea stet. sp. 2		X	
				Ophiuroidea stet. sp. 10	X		
	Holothuroidea	Elasipodida	Laetmogonidae	<i>Pannychia moseleyi</i> Théel, 1882	X		
				Laetmogonidae gen. inc.		X	
Bryozoa	Echinoidea	Camarodonta	Strongylocentrotidae	<i>Strongylocentrotus</i> sp. inc.		X	X
				Bryozoa phylum inc.			X
				Bryozoa stet. sp. 1		X	
				Bryozoa stet. sp. 2		X	
Chordata	Myxini	Myxiniformes	Myxinidae	<i>Eptatretus sinus</i> Wisner & McMillan, 1990			X
	Actinopteri	Gadiformes	Macrouridae	Macrouridae gen. inc.	X		
				Macrouridae stet. sp. 3		X	
				Macrouridae stet. sp. 4		X	
				Macrouridae stet. sp. 5		X	
		Perciformes	Sebastidae	<i>Sebastes cortezi</i> (Beebe & Tee-Van, 1938)		X	
				<i>Sebastes</i> sp. inc.		X	X
			Zoarcidae	<i>Dieidolyceus</i> sp. inc.			X
		Anguilliformes	Ophichthidae	Ophichthidae gen. inc.	X		
		Ophidiiformes		Ophidiiformes orden inc.			X
				Ophidiiformes fam. inc.		X	
	Holocephali	Chimaeriformes	Chimaeridae	<i>Hydrolagus colliei</i> (Lay & Bennett, 1839)			X
		Lophiiformes	Ogocephalidae	<i>Dibranchus</i> sp. inc.	X		
Total					52	49	12

5.3. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca de Guaymas

5.3.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato

En la cuenca de Guaymas la riqueza de taxa (especies y morfoespecies) registrada es mayor en el área de sedimento con afloramientos rocosos (50 taxa) entre 968-849 m de profundidad, en comparación con el área de sedimento sin la presencia de afloramientos rocosos (13 taxa) (Tabla 10) entre 990-969 m de profundidad. La ocurrencia de especies y morfoespecies en cada tipo de sustrato se muestra en la Tabla 10.

Tabla 10.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por tipo de sustrato en la cuenca de Guaymas (849-990 m). X=Presencia; *Especies o morfoespecies observadas utilizando organismos formadores de estructura como sustrato.

Phylum	Especies o Morfoespecies	Tipo de sustrato		
		Sedimento (Profundidad=969-990 m)	Sedimento con afloramientos rocosos (Profundidad= 849-968)	
Porifera	<i>Acanthascus</i> sp. inc.	X		
	<i>Bathydorus</i> sp. aff. <i>laniger</i>	X	X	
	Euplectellidae fam. inc.		X	
	<i>Rhabdocalyptus dawsoni</i> (Lambe, 1893)		X	
	Euretidae fam. inc.		X	
	<i>Farrea</i> sp. inc.		X	
	Aphrocallistidae fam. inc.	X	X	
	Demospongiae stet. sp. 1		X	
	Demospongiae stet. sp. 4		X	
	<i>Cladorhiza</i> sp. inc.		X	
	<i>Mycale</i> sp. inc.		X	
	<i>Latrunculia</i> (<i>Latrunculia</i>) sp. inc.		X	
	Cnidaria	Actiniaria stet. sp.1	X	X
		Actiniaria stet. sp. 2		X
		Actiniaria stet. sp. 3		X
Actiniaria stet. sp. 4			X	
<i>Phelliactis callicyclus</i> Riemann-Zurneck, 1973		X	X	
<i>Actinoscyphia</i> sp inc.			X	
Ceriantharia stet. sp. 1		X	X	
Ceriantharia stet. sp. 2		X		
Antipatharia indet.			X	
<i>Umbellapathes</i> sp. inc.			X	
<i>Umbellapathes</i> gen. inc.			X	
<i>Parantipathes</i> gen. inc.			X	
<i>Lillipathes</i> sp. inc.			X	
<i>Schizopathes</i> gen. inc.			X	
<i>Staurophates</i> gen. inc.			X	
<i>Stichopathes</i> sp. inc.			X	
<i>Narella</i> gen. inc.			X	
Coralliidae fam. inc.			X	
<i>Anthomastus</i> sp. inc.*			X	
Corallimorphidae stet. .*			X	
Mollusca	Bivalvia stet.		X	
	<i>Acesta</i> sp. inc.		X	
Arthropoda	Arthropoda stet.	X	X	
	Decapoda stet. sp. 1		X	
	Decapoda stet. sp. 2 *		X	

	<i>Munidopsis</i> sp. 1 <i>inc.</i>	X	X	
	<i>Munidopsis</i> sp. 2 <i>inc.</i>		X	
	<i>Gastroptychus</i> sp. <i>inc.</i> *		X	
	<i>Paralomis</i> sp. <i>inc.</i>		X	
Echinodermata	Asteroidea stet. sp. 1	X	X	
	Asteroidea stet. sp. 2		X	
	Asteroidea stet. sp. 3		X	
	Asteroidea stet. sp. 4		X	
	<i>Brisinga</i> sp. <i>inc.</i> *		X	
	Ophiuroidea stet. sp. 1		X	
	Ophiuroidea stet. sp. 10 *		X	
	<i>Pannychia moseleyi</i> Théel, 1882	X	X	
	Chordata	Macrouridae gen. <i>inc.</i>	X	X
		Ophichthidae gen. <i>inc.</i>	X	X
<i>Dibranchus</i> sp. <i>inc.</i>			X	
Total		13	50	

En la Figura 18 A se observa que la composición de la megafauna epibéntica varía poco entre los dos tipos de sustrato (sedimento *versus* sedimento con afloramientos rocosos). Los afloramientos rocosos proporcionan un sustrato a diversas especies sésiles, particularmente, a especies formadoras de hábitat como corales y esponjas de aguas profundas. Cnidaria y Porifera están mejor representados en los afloramientos rocosos que en el sedimento (Tabla 10). Además, como se observa en la Tabla 10, diversas especies de corales, esponjas y agregaciones de ostras (*Acesta* sp. *inc.*) proporcionan un sustrato adicional para una variedad de taxa como ofiuroideos, asteroideos, crustáceos decápodos, alcionarios y corallimorfos.

Cnidaria es el taxa más dominante en el área de sedimento con afloramientos rocosos, donde su cobertura relativa es de 53% (Figura 18 B), mientras que, en el área de sedimento sin la presencia de afloramientos rocosos, Echinodermata y Arthropoda son los taxa dominantes con una cobertura relativa del 51% y 18%, respectivamente (Figura 18 B). Los taxa que más contribuyen a las diferencias observadas en la cobertura biológica total del área de sedimento con afloramientos rocosos son diversas morfoespecies de corales de aguas profundas pertenecientes a las familias Schizopathidae y Antipathidae, así como agregaciones de ostras del género *Acesta*. En comparación, el área de sedimento se observa que es dominado por el pepino de mar *Pannychia moseleyi* y dos morfoespecies de crustáceos decápodos pertenecientes al género *Munidopsis*.

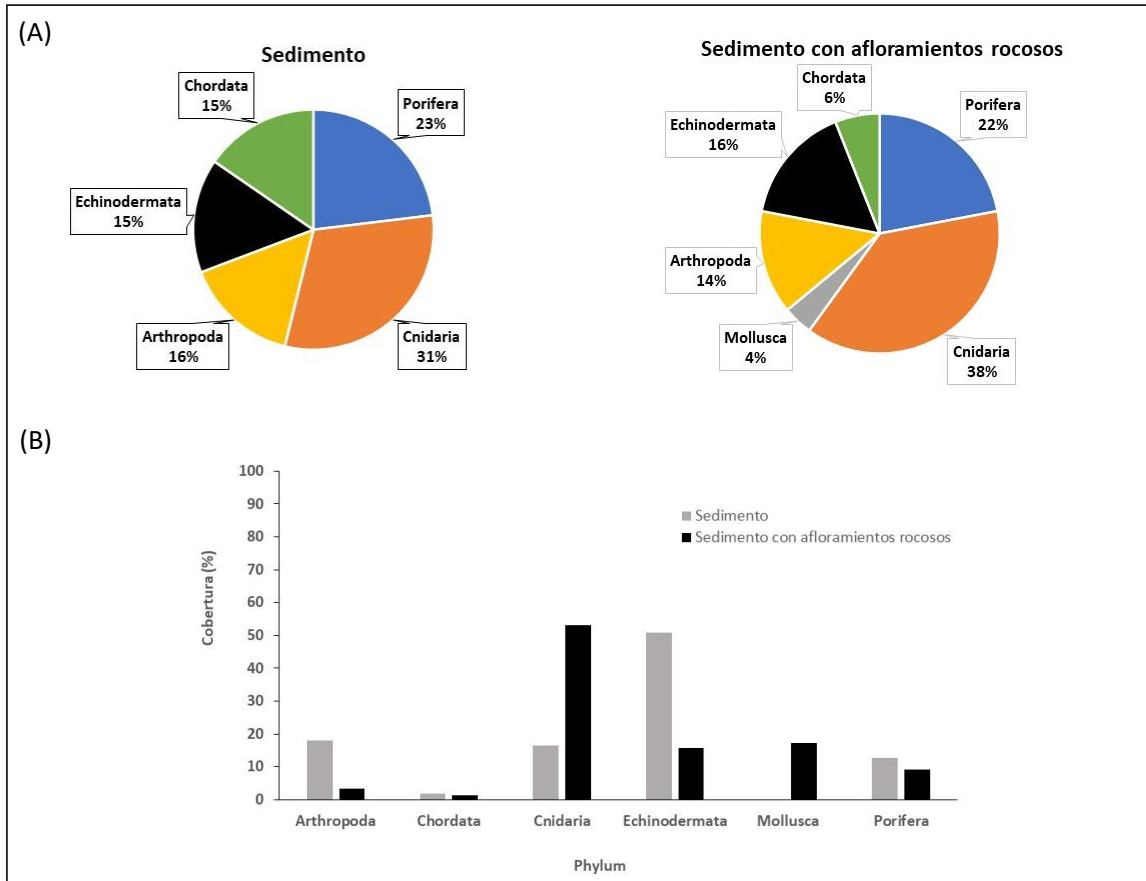


Figura 18.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en cada tipo de sustrato en la Cuenca de Guaymas. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento y el área de sedimento con presencia de afloramientos rocosos prospectadas en la cuenca de Guaymas.

La diferencia del índice de diversidad H' entre el área de sedimento ($n=40$) y el sedimento con afloramientos rocosos ($n=40$) es significativa (Kruskal-Wallis, $H_{(1;80)} = 24.9259$; $P < 0.005$), siendo H' en el sedimento con afloramientos rocosos ($H' = 0.5 \pm 0.15$) mayor en comparación con el evaluado para las asociaciones de fauna megabéntica en el sedimento ($H' = 0.3 \pm 0.12$) (Figura 19) (Matriz de diversidad disponible en: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11336>). No hay diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H_{(1;80)} = 0.0096$; $P > 0.1$) en los índices J y D entre tipos de sustrato (Figura 19).

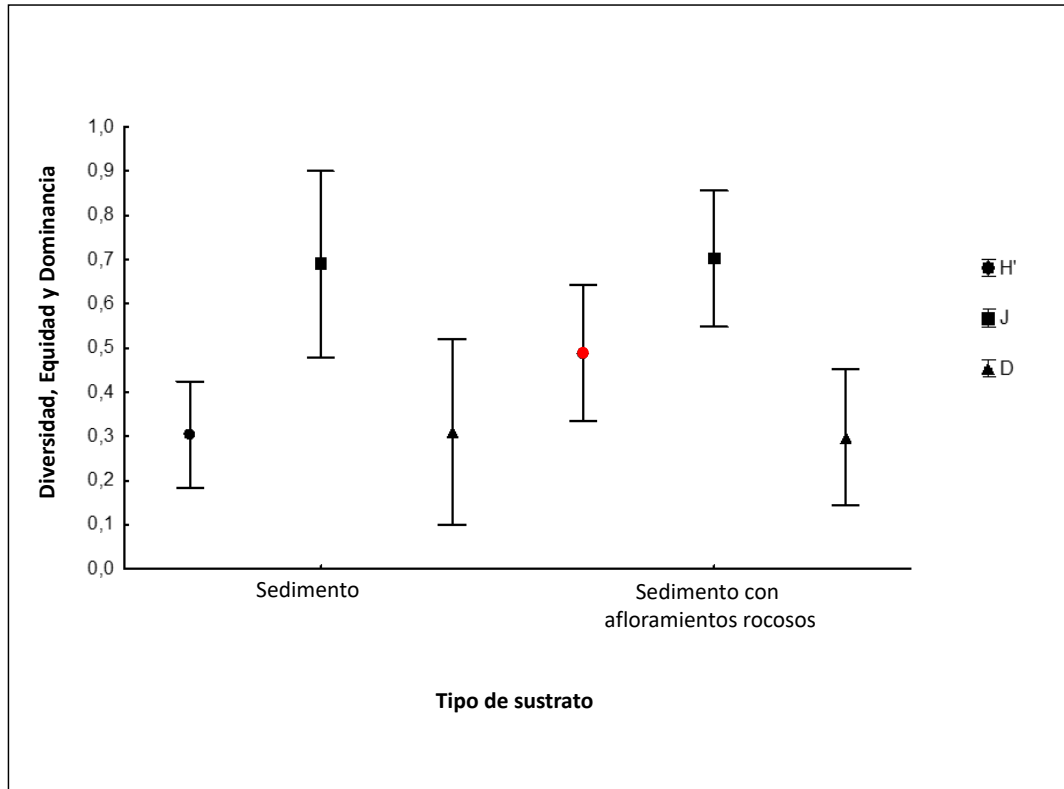


Figura 19.- Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica en los tipos de sustrato en la cuenca de Guaymas. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice.

5.3.2. Patrones de la fauna megabéntica en condiciones de la ZOM

Los registros en la cuenca de Guaymas indican que la riqueza taxonómica (especies y morfoespecies) en el Núcleo ($[O_2] < 0.15 \text{ mL L}^{-1}$) y la Zona de Transición ($[O_2] 0.15 - 0.18 \text{ mL L}^{-1}$) es mayor que en el Límite Inferior de la ZOM ($[O_2] > 0.18 \text{ mL L}^{-1}$) (Tabla 11). La riqueza taxonómica decrece en el Límite Inferior de la ZOM con concentraciones hipóxicas de oxígeno y donde el sedimento es el tipo de sustrato dominante. Como fue señalado anteriormente, el área de sedimento sin la presencia de afloramientos rocosos, situada entre 990-969 m de profundidad, se traslapa con el Límite Inferior de la ZOM. Aunque la riqueza taxonómica varía a través de las diferentes subzonas de la ZOM (Tabla 11), su composición muestra poca variación entre ellas (Figura 18). Cnidaria, Porifera, Echinodermata y Arthropoda son los phyla mejor representados en las tres subzonas de la ZOM (Figura 20).

Tabla 11.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por subzona de la ZOM en la cuenca de Guaymas (849-990 m). X=Presencia; *Especies o morfoespecies observadas utilizando organismos formadores de estructura como sustrato.

Phylum	Especies o Morfoespecies	Subzona de la ZOM			
		Núcleo ([O ₂] <0.15 mL L ⁻¹ ; 849-902 m)	Zona de Transición ([O ₂] 0.15 – 0.18 mL L ⁻¹ ; 903-955 m)	Límite Inferior ([O ₂] >0.18 mL L ⁻¹ ; 956-990 m)	
Porifera	<i>Acanthascus</i> sp. inc.			X	
	<i>Bathydorus</i> sp. aff. <i>laniger</i>	X	X	X	
	Euplectellidae fam. inc.	X			
	<i>Rhabdocalyptus dawsoni</i> (Lambe, 1893)		X		
	Euretidae fam. inc.	X			
	<i>Farrea</i> sp. inc.	X	X		
	Aphrocallistidae fam. inc.		X	X	
	Demospongiae stet. sp. 1	X	X		
	Demospongiae stet. sp. 4		X		
	<i>Cladorhiza</i> sp. inc.		X	X	
	<i>Mycale</i> sp. inc.	X	X		
	<i>Latrunclia</i> (<i>Latrunclia</i>) sp. inc.	X			
	Cnidaria	Actiniaria stet. sp.1	X		X
		Actiniaria stet. sp. 2		X	
		Actiniaria stet. sp. 3		X	X
Actiniaria stet. sp. 4		X	X		
<i>Phelliactis callicyclus</i> Riemann-Zurmeck, 1973		X	X	X	
<i>Actinoscyphia</i> sp inc.			X		
Ceriantharia stet. sp. 1		X	X	X	
Ceriantharia stet. sp. 2				X	
Antipatharia indet.		X	X		
<i>Umbellapathes</i> sp. inc.		X	X	X	
<i>Umbellapathes</i> gen. inc.		X			
<i>Parantipathes</i> gen. inc.		X	X	X	
<i>Lillipathes</i> sp. inc.		X	X	X	
<i>Schizopathes</i> gen. inc.		X	X		
<i>Staurophates</i> gen. inc.		X			
<i>Stichopathes</i> sp. inc.			X	X	
<i>Narella</i> gen. inc.		X	X	X	
Coralliidae fam. inc.		X	X	X	
<i>Anthomastus</i> sp. inc.*		X	X		
Corallimorphidae stet. *		X			
Mollusca	Bivalvia stet.	X			
	<i>Acesta</i> sp. inc.	X	X		
Arthropoda	Arthropoda stet.		X	X	
	Decapoda stet. sp. 1				
	Decapoda stet. sp. 2 *	X			
	<i>Munidopsis</i> sp. 1 inc.	X	X	X	
	<i>Munidopsis</i> sp. 2 inc.	X	X		
	<i>Gastroptychus</i> sp. inc. *	X	X	X	
	<i>Paralomis</i> sp. inc.		X	X	
Echinodermata	Asteroidea stet. sp. 1	X	X	X	
	Asteroidea stet. sp. 2		X	X	
	Asteroidea stet. sp. 3		X		
	Asteroidea stet. sp. 4	X	X		
	<i>Brisinga</i> sp. inc, *	X	X	X	
	Ophiuroidea stet. sp. 1	X	X	X	
	Ophiuroidea stet. sp. 10 *	X			
	<i>Pannychia moseleyi</i> Théel, 1882	X	X	X	
Chordata	Macrouridae gen. inc.	X	X	X	
	Ophichthidae gen. inc.	X	X	X	
	<i>Dibranchus</i> sp. inc.		X	X	
	Total	36	39	27	

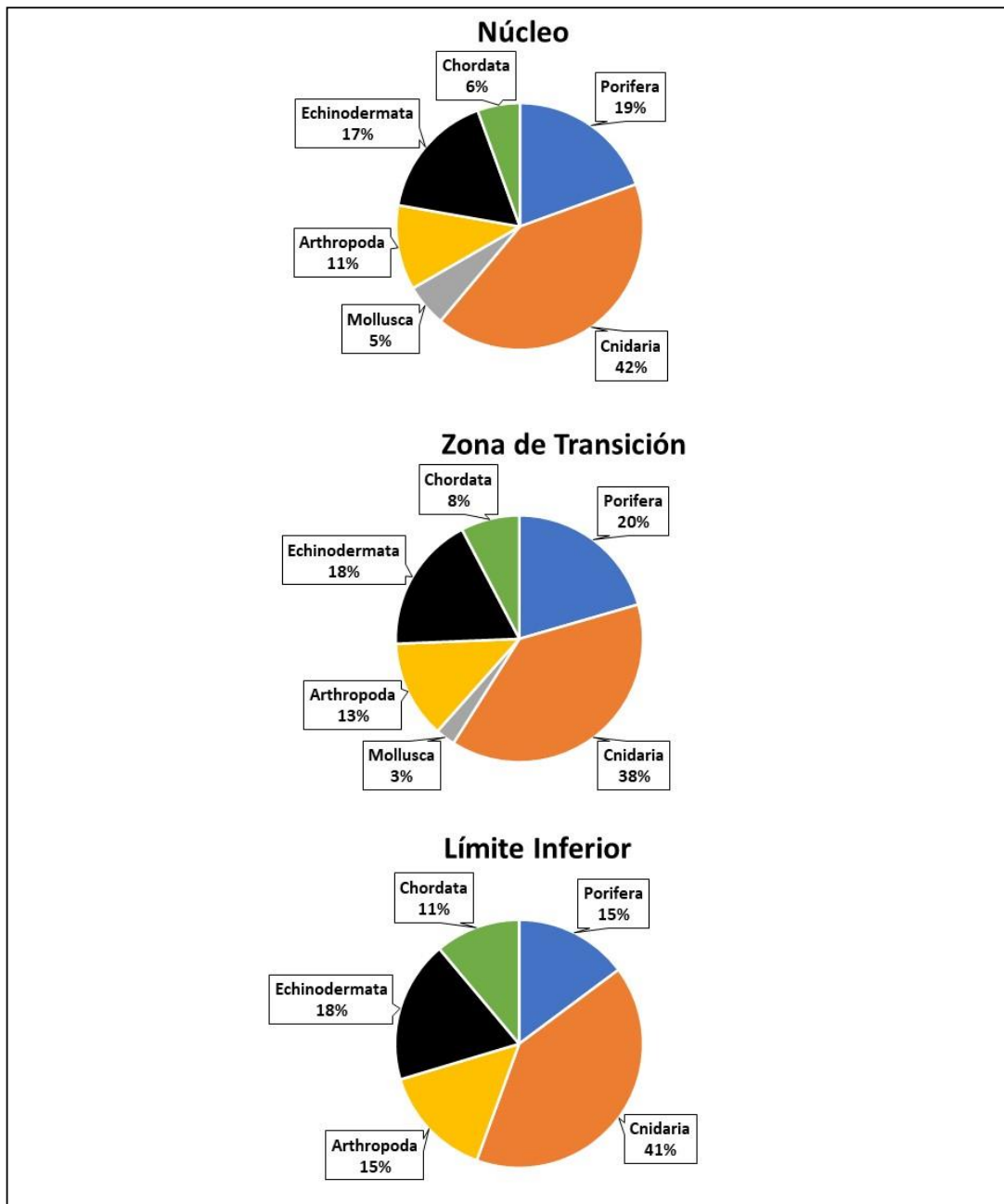


Figura 20.- Composición y contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en las subzonas de la ZOM en la cuenca de Guaymas.

El índice de diversidad H' para las asociaciones de fauna megabéntica en el límite inferior ($n=51$; 0.3 ± 0.15) es significativamente menor (Kruskal-Wallis, $H_{\text{Límite Inferior versus Zona de Transición}} (1;102) = 24.9009$; $P < 0.005$; Kruskal-Wallis, $H_{\text{Límite Inferior versus Núcleo}} (1;102) = 23.0658$; $P < 0.005$) en comparación de los evaluados en la Zona de Transición ($n=51$; $0.5 \pm$

0.14) y el Núcleo ($n=51$; 0.5 ± 0.16) de la ZOM (Figura 21 y matriz de diversidad disponible en: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11336>).

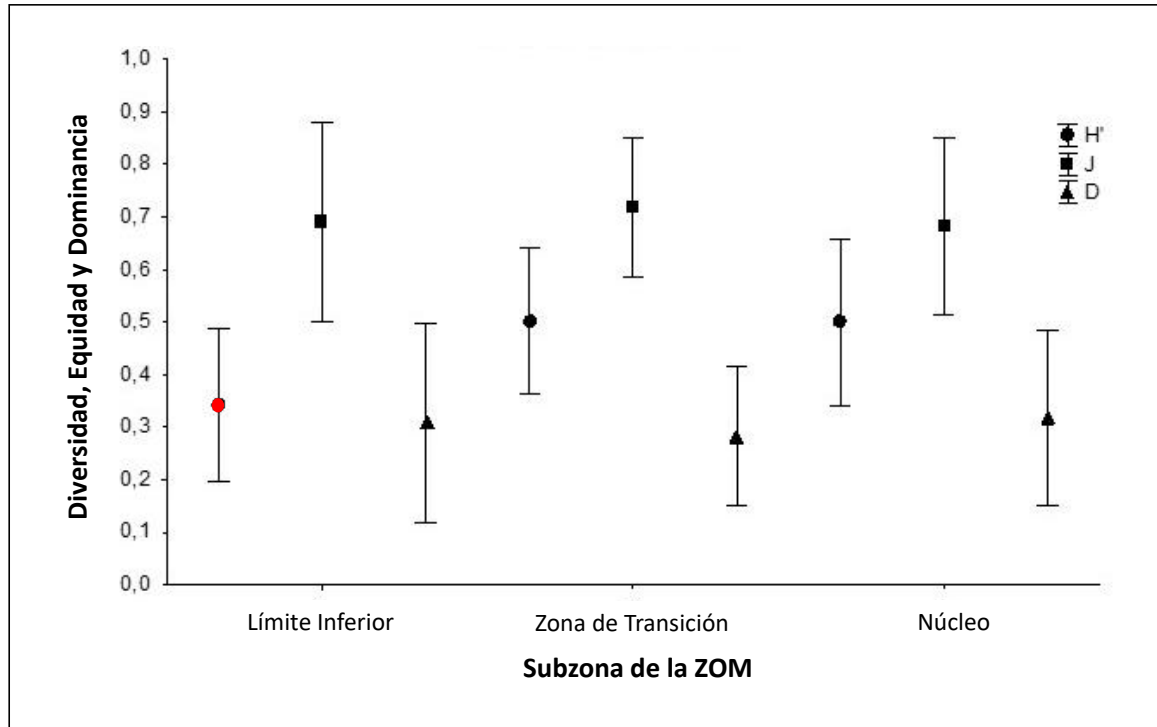


Figura 21.-. Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica a través de la parte inferior de la ZOM en la cuenca de Guaymas. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice.

No hay diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H_{(1;102)} = 0.0327$: $P > 0.1$) en el índice de diversidad H' entre las asociaciones de fauna megabéntica en la Zona de Transición y el Núcleo de la ZOM (Figura 21 y matriz de diversidad disponible en: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11336>). Asimismo, no hay diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H_{\text{Límite Inferior versus Zona de Transición}} (1;102) = 0.0887$: $P > 0.1$; Kruskal-Wallis, $H_{\text{Límite Inferior versus Núcleo}} (1;102) = 0.0681$: $P > 0.1$; Kruskal-Wallis, $H_{\text{Zona de Transición versus Núcleo}} (1;102) = 0.2867$: $P > 0.5$) en los índices de Equidad (J) y Dominancia (D) entre las tres subzonas de la ZOM (Figura 21).

5.3.3. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en sedimento con afloramientos rocosos

En la cuenca de Guaymas los registros muestran a una escala más fina la presencia de 10 distintos microhábitats (materiales del lecho marino y organismos formadores de estructura de centímetros en tamaño) (Tabla 12 y Figura 22). Por ejemplo, el sedimento en Límite Inferior de la ZOM está dominado por *Pannychia moseleyi*, crustáceos decápodos del género *Munidopsis* y algunos peces bentopelágicos (Figura 22 A), aunque también se observa a esponjas tubulares (*Acanthascus* sp. inc) formadoras de hábitat (Figura 22 B). En el Límite Inferior y la Zona de Transición de la ZOM, se observan pequeños afloramientos rocosos (< 30 cm) colonizados por anémonas y esponjas (Figura 22 C). Afloramientos rocosos de mayor tamaño (> 30 cm) en la Zona de Transición y el Núcleo de la ZOM proporcionan refugio a pequeños crustáceos decápodos (Figura 22 D). Otro tipo de hábitat es el provisto por corales de aguas profundas (Antipatharia y Alcyonacea) formadores de estructura que colonizan afloramientos rocosos en la Zona de Transición y el Núcleo de la ZOM (Figura 22 E). También esponjas formadoras de estructura que ocurren en la Zona de Transición y el Núcleo de la ZOM proveen un refugio a otras especies, como crustáceos decápodos que viven en el atrio de estas esponjas (Figura 22 F). En la Zona de Transición y el Núcleo de la ZOM se observa a corales de aguas profundas que son utilizados como sustrato por otras especies a las cuales proveen una posición elevada. En la Figura 22 G se puede observar un espécimen de antipatario del género *Schizopathes* que provee una posición elevada a un cangrejo araña (*Gastroptychus* sp. inc.). Finalmente, a través del núcleo de la ZOM se observa a agregaciones de ostras (*Acesta* sp. inc.) que proveen con su concha un sustrato duro para la fijación de corales solitarios (Corallimorphidae) y alcionarios del género *Anthomastus* (Figura 22 H).

Tabla 12.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas

Hábitat	Microhábitat	Profundidad	Subzona de la ZOM	Asociaciones de fauna megabéntica características
Sedimento	Sedimento	969-990 m	Límite Inferior	Holotúridos (<i>Pannychia moseleyi</i> Théel, 1882, crustáceos decápodos del género <i>Munidopsis</i> , ceriantarios, esponjas tubulares (<i>Acanthascus</i> sp. inc.), algunos peces bentopelágicos y caracterizada por áreas de madrigueras de posibles artrópodos.
	Esponjas formadoras de estructura en sedimento	969-990 m	Límite Inferior	Esponjas tubulares (<i>Acanthascus</i> sp. inc.)
Afloramientos Rocosos	Afloramientos rocosos de tamaño pequeño (< 30 cm)	849-968 m	Núcleo / Zona de Transición / Límite Inferior	Anémonas y esponjas fijas a la superficie de las rocas
	Afloramientos rocosos de tamaño grande (> 30 cm)	849-955 m	Núcleo / Zona de Transición	Crustáceos decápodos que viven debajo de estas rocas
	Corales de aguas profundas (Antipatharia y Alcyonacea) que colonizan afloramientos rocosos	849-955 m	Núcleo / Zona de Transición	Fauna asociada en sus alrededores como esponjas, crustáceos decápodos del género <i>Munidopsis</i> , estrellas de mar, entre otros.
	Agregaciones de ostras (<i>Acesta</i> sp. inc.) en afloramientos rocosos	849-902 m	Núcleo	Corales solitarios y esponjas en sus alrededores
	Esponjas en afloramientos rocosos	849-968 m	Núcleo / Zona de Transición / Límite Inferior	Corales solitarios y esponjas en sus alrededores
	Corales de aguas profundas formadores de estructura que son utilizados como sustrato y que proveen una posición elevada para otras especies	849-955 m	Núcleo / Zona de Transición	Decápodos del género <i>Gastroptychus</i> sp. inc., y equinodermos del género <i>Brisinga</i> sp. inc. y ofiuroideos.
	Esponjas formadoras de estructura que proveen un refugio a otras especies.	849-955 m	Núcleo / Zona de Transición	Crustáceos decápodos que viven en el atrio de estas esponjas
	Agregaciones de ostras (<i>Acesta</i> sp. inc.) que proveen con su concha un sustrato duro para la fijación de otras especies.	849-902 m	Núcleo	Corales solitarios (Corallimorphidae) y alcionarios del género <i>Anthomastus</i>

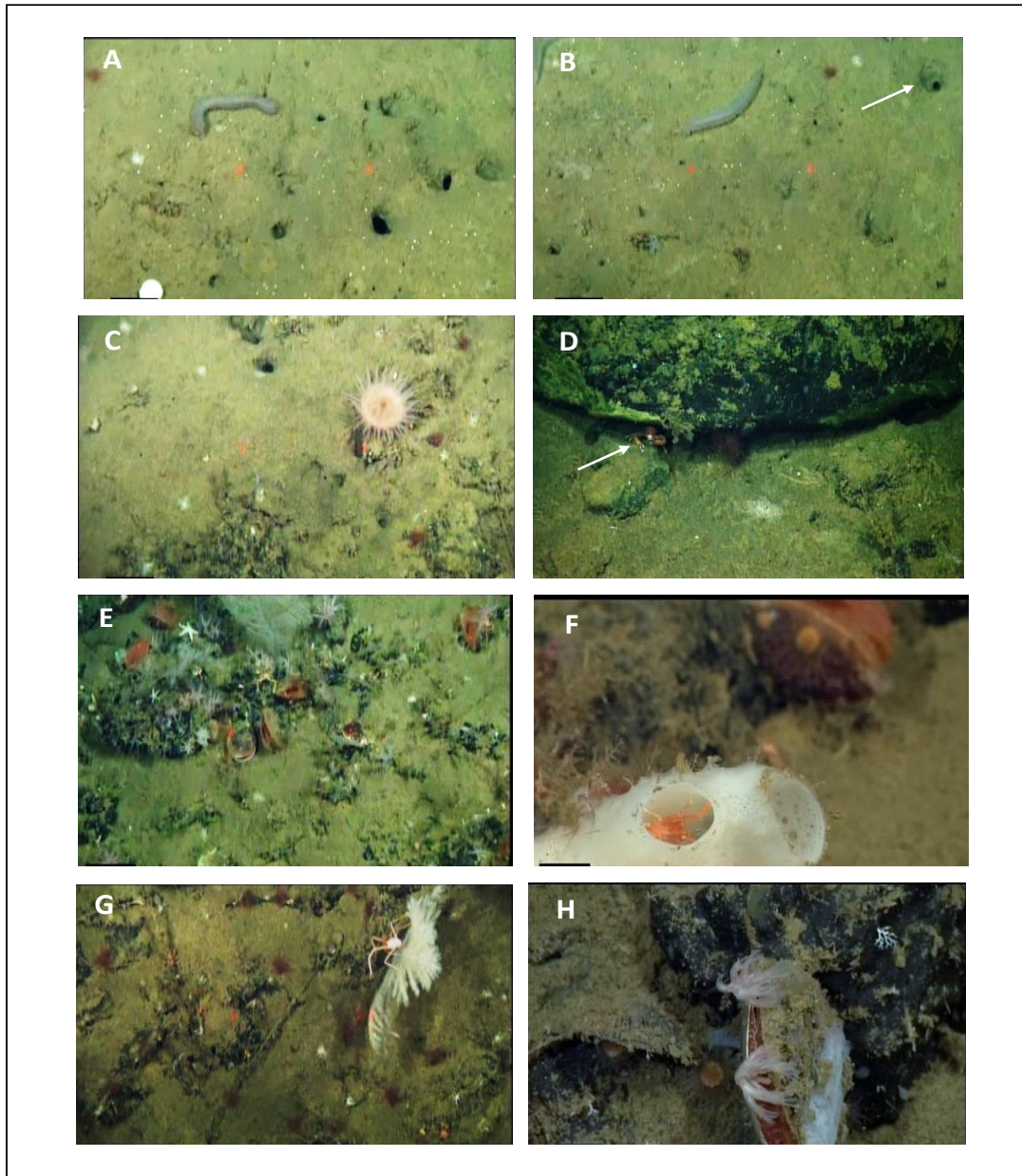


Figura 22.- Imágenes mostrando los microhábitats identificados entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas en la ZOM. Flechas en blanco señalan el espécimen identificado. La distancia entre los puntos láser es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.

5.4. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca Salsipuedes

5.4.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato

En la cuenca Salsipuedes la riqueza de taxa (especies y morfoespecies) es mayor en el escarpe (48 taxa) prospectado entre 1228-1499 m de profundidad, en comparación con el

área de sedimento (8 taxa) en la base de dicho escarpe entre 1500-1592 m de profundidad. La Tabla 13, resume la información de la riqueza de la fauna megabéntica en los dos tipos de sustrato en esta cuenca.

Tabla 13.- Ocurrencia de especies y morfoespecies de fauna megabéntica por tipo de sustrato en la cuenca Salsipuedes (1228-1592 m). X=Presencia.

Phylum	Especies o Morfoespecies	Tipo de sustrato		
		Sedimento (Profundidad=1500-1592 m)	Escarpe (Profundidad= 1228- 1499 m)	
Porifera	Hexactinellida indet.		X	
	<i>Amphidiscella</i> sp. 1 inc.		X	
	<i>Amphidiscella</i> sp. 2 inc		X	
	<i>Atlantisella</i> sp. inc.		X	
	<i>Dietyocalyx</i> sp. inc.		X	
	<i>Staurocalyptus</i> sp. inc.		X	
	<i>Acanthascus</i> sp. 2 inc.		X	
	<i>Chonelasma</i> sp. inc.		X	
	Demospongiae stet. sp. 1		X	
	Demospongiae stet. sp. 2		X	
	Demospongiae stet. sp. 3	X	X	
	Demospongiae stet. sp. 4		X	
	Demospongiae stet. sp. 5		X	
	Demospongiae stet. sp. 6		X	
	<i>Oceanapia</i> sp. inc.		X	
	<i>Mycale</i> sp. inc.		X	
	<i>Asbestopluma (Asbestopluma) rickettsi</i> Lundsten, Reiswig & Austin, 2014		X	
	<i>Cladorhiza</i> sp. 1 inc.		X	
	<i>Cladorhiza</i> sp. 2 inc.		X	
	<i>Halichondria</i> sp. 1 inc.		X	
	<i>Halichondria</i> sp. 2 inc.		X	
	Cnidaria	Actiniaria stet. sp. 3	X	X
		Actiniaria stet. sp. 5		X
Actiniaria stet. sp. 6			X	
<i>Anthomastus</i> sp. 2 inc.			X	
Dendrophylliidae gen. inc.			X	
Mollusca	Caryophylliidae gen. inc.		X	
	Neogastropoda stet. sp. 1		X	
Arthropoda	Neogastropoda stet. sp. 2		X	
	Arthropoda stet. sp. 2	X	X	
	Arthropoda stet. sp. 3	X	X	
	<i>Plesionika</i> sp. inc.		X	
	<i>Munidopsis</i> sp3. inc.		X	
	<i>Munida bapensis</i> Hendrickx, 2000		X	
	Thecostraca stet.		X	
Echinodermata	Asteroidea stet. sp. 1		X	
	Asteroidea stet. sp. 5	X	X	
	Asteroidea stet. sp. 6		X	
	Asteroidea stet. sp. 7		X	
	Ophiuroidea stet. sp. 2		X	
	<i>Strongylocentrotus</i> sp. inc.		X	
	Laetmogonidae gen. inc.		X	
Bryozoa	Bryozoa stet. sp. 1		X	
	Bryozoa stet. sp. 2		X	
Chordata	Macrouridae stet. sp. 3	X	X	
	Macrouridae stet. sp. 4	X		
	Macrouridae stet. sp. 5	X		
	Ophidiiformes fam. inc.		X	

<i>Sebastes cortezi</i> (Beebe & Tee-Van, 1938)		X
<i>Sebastes sp. inc.</i>		X
Total	8	48

La composición de la fauna megabéntica en el sedimento en la base del escarpe es distinta en comparación de la composición de la fauna en el sustrato rocoso del escarpe (Tabla 13 y Figura 23 A). La roca expuesta que conforma el escarpe proporciona un sustrato duro para esponjas de aguas profundas que están bien representadas. Porifera (Hexactinellida y Demospongiae) es el phylum más diverso en el escarpe, mientras que, en el sedimento, los peces bentopelágicos (Macrouridae) son el grupo que mayor riqueza taxonómica aporta (Figura 23 A). También se observa que grietas en el sustrato rocoso del escarpe proporcionan refugio y un hábitat específico para ofiuroides.

Porifera (Hexactinellida y Demospongiae) domina la superficie en el escarpe con una cobertura relativa del 74 % (Figura 23 B). Particularmente, dos morfoespecies de formas costrosas (Demospongiae) contribuyen de manera importante a las diferencias observadas en la cobertura biológica total del escarpe. No obstante, diversas morfoespecies de asteroideos (Echinodermata: Asteroidea), anémonas (Cnidaria: Actinaria) y una morfoespecie de pepino de mar (Echinodermata: Laetmogonidae) también son dominantes en el escarpe (Figura 23 B). El sedimento en la base del escarpe es dominado por una morfoespecie de asteroideo (Echinodermata) con una cobertura relativa del 22 %, dos morfoespecies de crustáceos decápodos que realizan madrigueras en el sedimento (30 %) y una morfoespecie de anémona (Actiniaria) (27 %) que coloniza algunos afloramientos rocosos ocasionales (Figura 23 B).

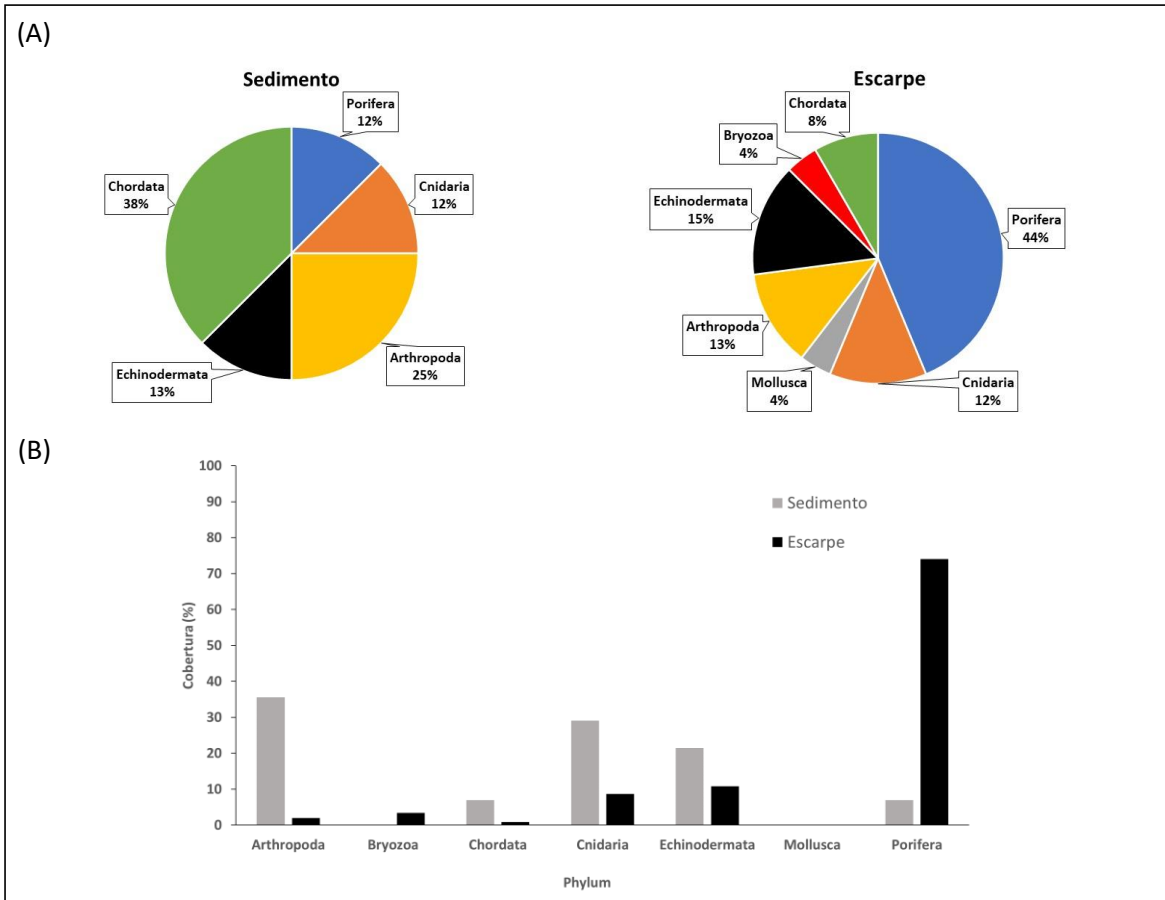


Figura 23.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en cada tipo de sustrato en la cuenca Salsipuedes. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento y el escarpe prospectados en la cuenca Salsipuedes.

La diferencia del índice de diversidad H' entre el sedimento y el escarpe es significativa ($n=38$: Kruskal-Wallis, $H_{(1;76)} = 13.9137$ $P < 0.005$), siendo el promedio de H' para la fauna megabéntica mayor en el escarpe (0.5 ± 0.17) que en el área de sedimento (0.37 ± 0.12) en (Figura 24 y matriz de diversidad disponible en: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/11336>). No se observan diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $H_{(1;76)} = 0.1212$: $P > 0.5$) en los índices J y D entre el área de sedimento y el escarpe (Figura 24).

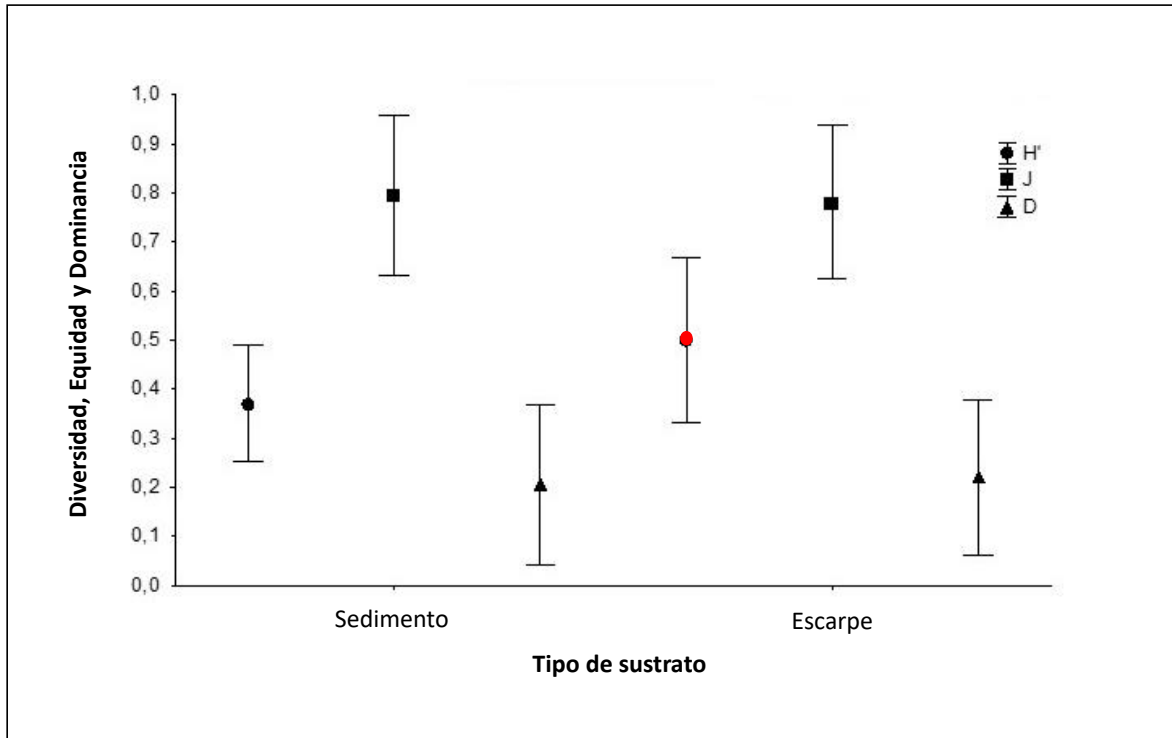


Figura 24-. Promedio de los índices H' (círculo), J (cuadrado) y D (triángulo) de la fauna megabéntica en los tipos de sustrato en la cuenca Salsipuedes. Las barras verticales representan \pm la desviación estándar. Símbolos en rojo representan diferencias significativas entre el mismo índice.

5.4.2. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en el escarpe

El análisis de las imágenes en la cuenca Salsipuedes muestra la presencia de cinco microhábitats asociados al sedimento y al escarpe (Tabla 14 y Figura 25). El sedimento en la base del escarpe está dominado por asteroideos (Figura 25 A). En el sedimento, también se observa que los afloramientos rocosos de tamaño pequeño (< 30 cm) que ocurren ocasionalmente son colonizados por anémonas (Figura 25 B). La roca expuesta que conforma el escarpe proporciona sustrato a esponjas de aguas profundas (Figura 25 C). Asimismo, las grietas entre las rocas que conforman el escarpe proporcionan refugio para ofiuroideos (Figura 25 D). Por último, se observa que pequeñas áreas de acumulación de sedimento en el escarpe proporcionan un hábitat para erizos del género *Strongylocentrotus* (Figura 25 E).

Tabla 14.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico entre 1228-1592 m de profundidad en la cuenca Salsipuedes

Hábitat	Microhábitat	Profundidad	Condiciones de oxígeno	Asociaciones de fauna megabéntica características
Sedimento en la base del escarpe	Sedimento	1500-1592 m	Aguas fuera de la ZOM	Asteroideos, peces bentopelágicos (Macrouridae) y áreas de madrigueras de posibles crustáceos decápodos Anémonas
	Afloramientos rocosos ocasionales	1500-1592 m		
Escarpe	Roca expuesta	1228-1499 m		Esponjas de aguas profundas formadoras de estructura, anémonas, asteroideos, holotúridos, gasterópodos y algunos peces bentopelágicos (Perciformes, Ophidiformes) Ofiuroideos, crustáceos (<i>Plesionika sp. inc.</i>) y esponjas de mar profundo (Cladorhizidae) Erizos (<i>Strongylocentrotus sp. inc.</i>), pepinos de mar (Laetmogonidae)
	Grietas	1228-1499 m		
	Áreas pequeñas de acumulación de sedimento	1228-1499 m		

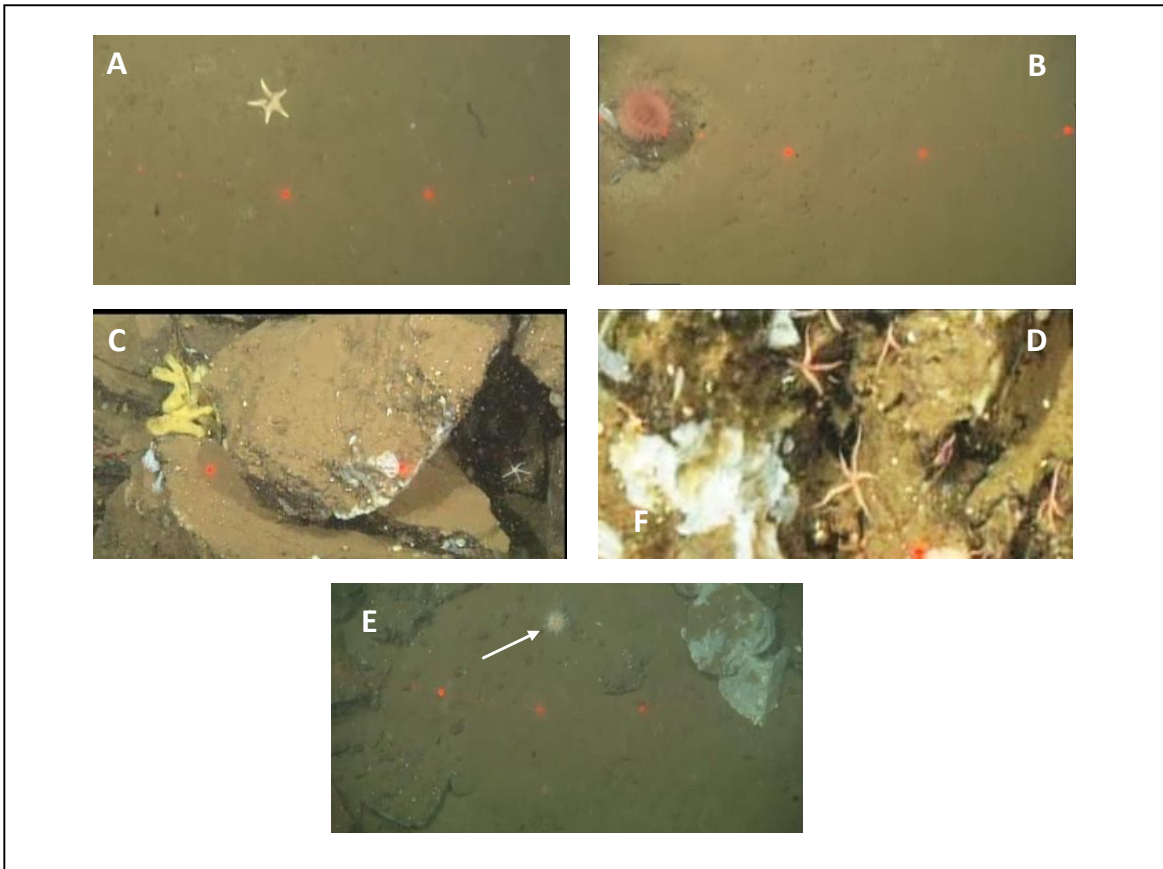


Figura 25.- Imágenes de los microhábitats identificados entre 1228-1592 m de profundidad en la cuenca Salsipuedes. Flechas en blanco señalan el espécimen identificado. La distancia entre los puntos láser es de 29 cm. Fotografías cortesía MBARI.

5.5. Patrones de la fauna megabéntica en hábitats de la cuenca Delfín

5.5.1. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al tipo de sustrato

Derivado del análisis de 100 imágenes se registra una riqueza total de 12 taxa (especies y morfoespecies) en el sedimento con afloramientos de carbonato antigénico (área de infiltraciones frías). Estos se agrupan en 7 phyla. En la Tabla 15, se resumen las especies y morfoespecies que ocurren en este hábitat.

Tabla 15.- Especies y morfoespecies de fauna megabéntica que ocurrieron en el sedimento con afloramientos de carbonato en la cuenca Salsipuedes (856 m)

Phylum	Especies o Morfoespecies
Porifera	Porifera phylum <i>inc.</i> ,
Cnidaria	<i>Pennatula</i> sp. <i>inc.</i>
Mollusca	<i>Octopus</i> sp. 1 <i>inc.</i> <i>Octopus</i> sp. 2 <i>inc.</i>
Annelida	Sabellida fam. <i>inc.</i>
Echinodermata	<i>Strongylocentrotus</i> sp. <i>inc.</i>
Bryozoa	Bryozoa phylum <i>inc.</i>
Chordata	<i>Eptatretus sinus</i> Wisner & McMillan, 1990 <i>Dieidolycus</i> sp. <i>inc.</i> <i>Sebastes</i> sp. <i>inc.</i> Ophidiiformes orden <i>inc.</i> <i>Hydrolagus colliei</i> (Lay & Bennett, 1839)

El phylum mejor representado en este hábitat es el Chordata, conformado por peces bentopelágicos (Myxiniformes, Perciformes, Anguilliformes, Ophidiiformes y Chimaeriformes), seguido del phylum Mollusca (2 morfoespecies de pulpos del género *Octopus*) (Figura 26 A). Se documentó que anélidos poliquetos ocurren en el límite de las depresiones circulares y elípticas (“pockmarks”) en la superficie del sedimento. Los afloramientos carbonatados asociados con la presencia de infiltraciones frías proporcionan un sustrato para epifauna megabéntica de vida sésil como corales de aguas profundas del género *Pennatula*, una morfoespecie de un briozoario foliáceo y una morfoespecie de una posible esponja de aguas profundas. En particular, la morfoespecie de esponja es dominante en los afloramientos carbonatados (Figura 26 B). Los sedimentos son dominados por dos morfoespecies de pulpos y peces bentopelágicos (Figura 26 B). El promedio (n= 59) del índice de diversidad H' para las asociaciones de fauna megabéntica en el sedimento con afloramientos carbonatados es de 0.2 ± 0.11 . El promedio de los índices J y D es de 0.6 ± 0.26 y 0.4 ± 0.26 respectivamente.

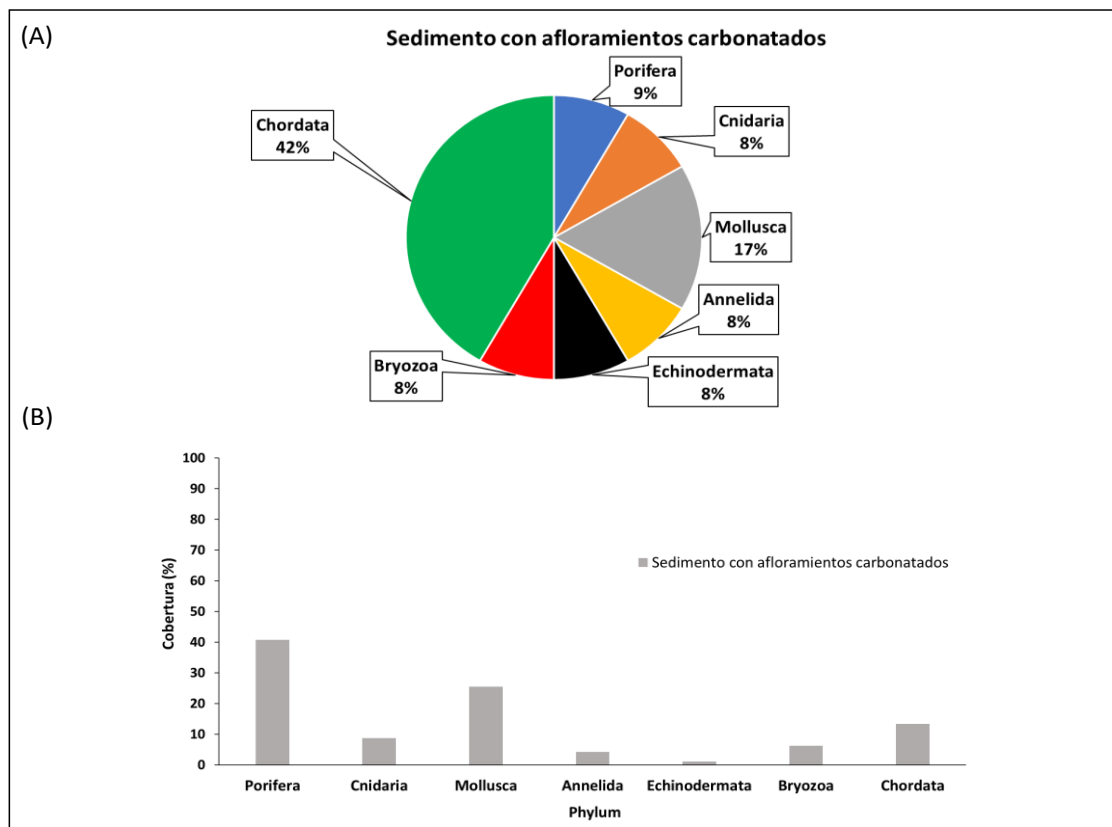


Figura 26.- (A) Contribución relativa de la riqueza taxonómica por phylum en el sedimento con afloramientos carbonatados en la cuenca Delfín. (B) Cobertura (%) biológica de la fauna megabéntica por phylum en el área de sedimento con afloramientos carbonatados en la cuenca Delfín.

5.5.2. Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico en sedimentos carbonatados

A una escala más fina se observa la presencia de tres microhábitats asociados al sedimento con afloramientos carbonatados (Tabla 16 y Figura 27). Los sedimentos más allá del límite de las depresiones circulares o “pockmarks” se caracterizan por la ocurrencia de diversas especies de peces bentopelágicos (Zoarcidae, Myxinidae, Macrouridae y Chimaeridae) (Figura 27 A y B) y pulpos (*Octopus* sp.). En el el sedimento, en el límite de las “pockmarks”, se observa la ocurrencia de anélidos poliquetos (posiblemente quimio-autotróficos) (Figura 27 C). Adyacente a las “pockmarks” se observa la ocurrencia de afloramientos carbonatados que proporcionan un sustrato duro a megafauna epibéntica, como corales (*Pennatula* sp. inc.) y esponjas de aguas profundas (Figura 27 D). También se observa la ocurrencia de peces bentopelágicos (Sebastidae) asociados a la estructura tridimensional que proporcionan los afloramientos de carbonato y los organismos formadores de estructura, como esponjas de aguas profundas.

Tabla 16.- Caracterización a escala fina del hábitat epibéntico a 856 m de profundidad en la cuenca Delfín

Hábitat	Microhábitat	Profundidad	Condiciones de oxígeno	Asociaciones de fauna megabéntica características
Sedimento	Sedimentos en los alrededores de las depresiones circulares (pockmarks) en la superficie del sedimento	856 m	Límite de la ZOM	Peces bentopelágicos (<i>Zoarcidae</i> , <i>Myxinidae</i> , <i>Macrouridae</i> y <i>Chimaeridae</i>), y pulpos (<i>Octopus</i> sp.)
	Áreas de sedimento en el límite de “pockmarks”			Anélidos poliquetos
Afloramientos de carbonato	Montículos de carbonato autigénico de bajo relieve adyacentes a “pockmarks”			Corales de aguas profundas (<i>Penatulacea</i>), briozoarios foliáceos, esponjas de aguas profundas ocurren en los afloramientos de carbonato. También se observaron peces bentopelágicos (<i>Sebastidae</i>) asociados a la estructura tridimensional que proporcionan los afloramientos de carbonato.

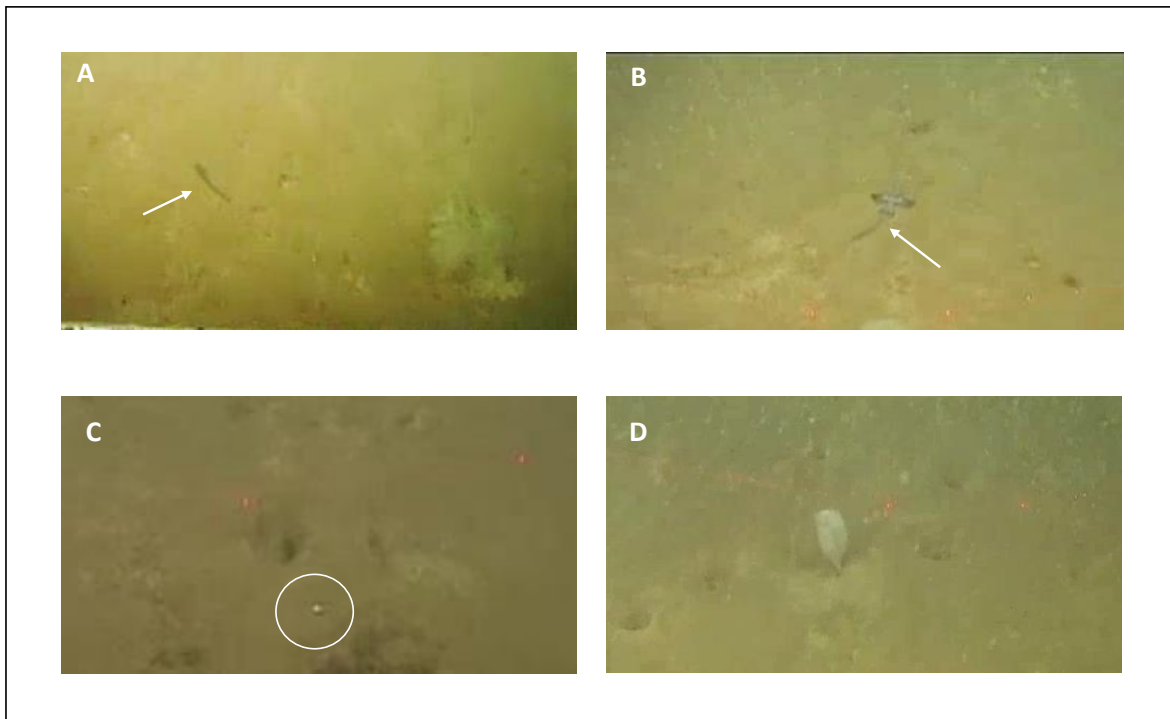


Figura 27.- Imágenes de los microhábitats en el área de sedimento con afloramientos de carbonato autigénico (infiltraciones frías) (856 m de profundidad) en la Cuenca Delfín. Flechas y círculo en blanco señalan el espécimen identificado. Fotografías cortesía MBARI.

5.6. Variación de la fauna megabéntica asociada a las variables ambientales

El análisis de redundancia (RDA) indica que el 23 % de la variación total en la abundancia de la fauna megabéntica es explicada por las variables evaluadas: sustrato rocoso (que incluyó a los afloramientos rocosos, el escarpe y los afloramientos de carbonato), sedimento, oxígeno disuelto, profundidad y temperatura. La prueba de permutación indica que el modelo global es significativo ($p \leq 0.001$). Los cuatro primeros ejes explican la mayor proporción de variación en el modelo. El sustrato rocoso (13.3 %), el sedimento (4.7 %), la profundidad (3.6 %) y la temperatura (1.4 %) explican la mayor proporción de la varianza de la fauna megabéntica, mientras que el oxígeno disuelto (0.4 %) es menos importante para explicar la variación en la composición de la megafauna. La salinidad no es incluida en el análisis RDA, debido a que su factor de inflación de la varianza es mayor a 30, lo cual indica una fuerte colinealidad con otras variables explicativas. El gráfico de la ordenación mediante análisis de redundancia que se observa en la Figura 28, muestra una mayor correlación de la fauna megabéntica con el sustrato rocoso y el sedimento. En esta misma figura se observa que una

proporción de las morfoespecies se agrupa hacia el centroide con proyecciones cortas alejadas de la mayoría de las variables. Esto se interpreta como una consecuencia de que los patrones de la fauna megabéntica se encuentran relacionados con otras o múltiples variables explicativas.

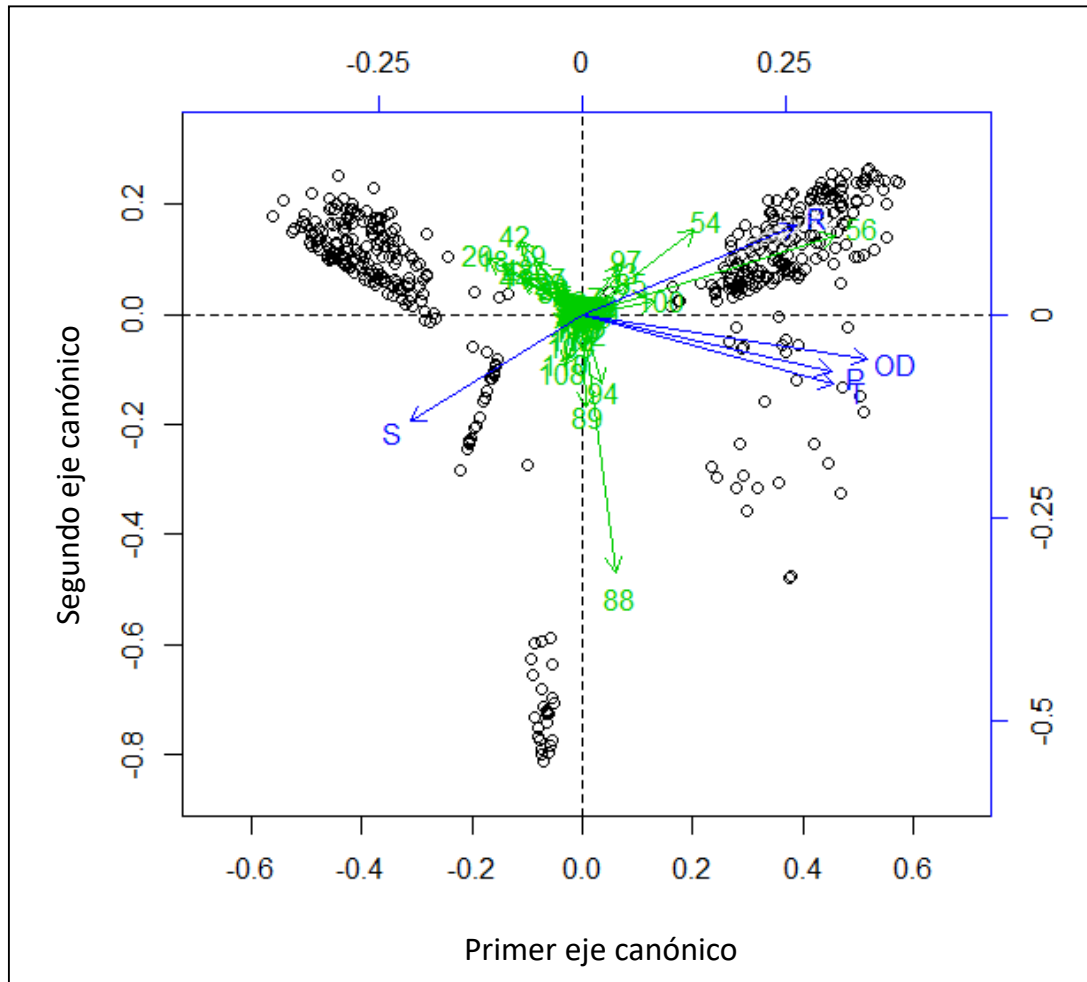


Figura 28.- Representación gráfica de la ordenación mediante Análisis de Redundancia (RDA) de los datos de cobertura (transformados por Hellinger) de morfoespecies (vectores en verde) limitados por las variables ambientales (vectores en azul). Números= código de morfoespecies; círculos= submuestras; R= sustrato rocoso; S= sedimento; OD= oxígeno disuelto; P= profundidad; T= temperatura.

6. Discusión

6.1. Condiciones ambientales

Son notables las grandes diferencias hidrográficas existentes a profundidades batiales en el GdC en distancias lineales menores a 200 km, lo cual muy probablemente está correlacionado con las diferencias en los patrones de la fauna megabéctica. Los datos ambientales registrados en el presente estudio indican que en la cuenca Salsipuedes, los valores de salinidad y de temperatura registrados en la columna de agua cerca del lecho marino fueron consistentes con la estructura termohalina reportada previamente para esta área (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979; Santamaría-del-Angel et al. 1994; Filonov 2003; Lavín and Marinone 2003; Álvarez-Borrego 2010; Novotryasov et al. 2011; Ruvalcaba-Aroche et al. 2019). La concentración de oxígeno en esta misma cuenca indicó un ambiente no interceptado por la ZOM con valores $>0.5 \text{ mL L}^{-1}$. Las condiciones hidrográficas en la cuenca Salsipuedes a profundidades $>1000 \text{ m}$, se caracterizan por una alta temperatura (11°C), salinidad (34.8 UPS) y concentraciones de OD ($>1 \text{ mL L}^{-1}$), que son el resultado por un lado, de la limitada circulación existente entre la cuenca de Salsipuedes con la región sur del golfo, debido a la presencia de una dorsal submarina, y por otro, a las fuertes corrientes de marea (que también producen alta turbidez en la columna de agua) y el agua densa advectada desde la región norte del GdC (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979; Santamaría-del-Angel et al. 1994; Álvarez-Borrego 2010). En comparación, en la localidad prospectada en la cuenca Delfín (a 143 km lineales de la localidad prospectada en la cuenca Salsipuedes) en la región norte del GdC, se ha registrado que los niveles de nutrientes son elevados como producto del aporte continental de sedimentos (Santamaría-del-Angel et al. 1994; Brusca et al. 2005; Lluch-Cota et al. 2007) y las concentraciones de oxígeno tienden a ser de 1 mL L^{-1} entre 300-500 m de profundidad (Brusca et al. 2005). No obstante, las condiciones hidrográficas son menos conocidas en esta cuenca y los datos registrados en el presente estudio indican valores en el límite de la ZOM (0.5 mL L^{-1}) a 856 m de profundidad.

Por otra parte, al sur de la región de las grandes islas, en la cuenca de Guaymas, a tan solo 130 km lineales de distancia de la localidad prospectada en la cuenca Salsipuedes, los valores de temperatura y salinidad registrados indicaron claramente la influencia de la masa de Agua Intermedia del Pacífico que ocurre de 500-1200 m de profundidad en esta área, con

salinidades de 34.50-34.80 UPS, temperatura fría (4 -9°C) y condiciones de ZOM (<0,5 mL L⁻¹) (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979; Álvarez-Borrego 2010). La caracterización de las condiciones en la columna de agua en las cuencas menos conocidas ayuda a complementar la información existente y representa una base de gran utilidad para estudios que exploren las relaciones entre las variables ambientales y la estructura de las asociaciones de fauna megabéntica en el GdC.

6.2. Riqueza de la fauna megabéntica

El uso de imágenes de ROV para el estudio de hábitats de sustrato duro en el mar profundo permite una inspección detallada del tipo de sustrato, una evaluación precisa de la cobertura superficial del sustrato y de la megafauna epibéntica, así como de su riqueza (Singh et al. 2007; Cuvelier et al. 2012; Lim et al. 2018; Tan et al. 2018), todo ello, con un impacto menor en comparación con metodologías tradicionales (nucleadores y dragas de arrastre, entre otros), con las cuales, es difícil muestrear en sustratos duros o incluso, donde su uso está prohibido debido al impacto destructivo que producen en el hábitat. En el presente estudio, mediante el uso de imágenes de ROV se documentan de manera precisa los hábitats de sustrato suave y duro (de gran complejidad estructural tridimensional) y sus comunidades faunísticas asociadas que ocurren en las localidades de las cuencas en estudio. Los hábitats de sustrato duro en aguas profundas del GdC son aún poco conocidos y en la actualidad continúan siendo descritos, de manera que la presente contribución aporta información biológica y ambiental de las asociaciones de fauna megabéntica y sus hábitats en estas localidades inexploradas en el GdC. Por ejemplo, la prospección de las asociaciones de fauna megabéntica en el área de sedimento con afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas representa el primer caso que documenta este tipo de hábitat en el GdC con base en observaciones con ROV.

Las observaciones macroscópicas de la morfología y los patrones de color de los organismos observados en las secuencias de video y en las 584 fotografías fijas extraídas de las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín, permite la distinción de los taxa (especies y morfoespecies) que conforman las asociaciones de fauna megabéntica asociadas a los hábitats en cada una de las cuencas. La identificación taxonómica de especies de mar profundo con base en imágenes fijas o de video es difícil y depende de la experiencia del

taxónomo y del conocimiento de la fauna local (Hendrickx et al. 2017). Aunque en la actualidad se cuenta con colecciones fotográficas de referencia de fauna megabéntica de mar profundo, las identificaciones con base en imágenes frecuentemente se encuentran a nivel de morfoespecie. Este es el caso de una parte de las identificaciones realizadas en el presente estudio a nivel de morfoespecie, las cuales tienen que ser corroboradas. A pesar de estas limitaciones, el análisis de imágenes en el presente estudio permite realizar una estimación del número de especies observadas en las imágenes, pues es posible diferenciar entre una especie y otra asignando categorías de morfoespecies.

El presente estudio reconoce que el número de taxa (especies y morfoespecie) con base en el análisis de las fotografías y revisión de videos es conservativo, pues especies crípticas de tamaño pequeño, son difíciles de detectar en las imágenes y, por tanto, no incluidas en el análisis. La comparación de estimaciones de diversidad en una localidad de ventilas hidrotermales de la dorsal del Atlántico Medio, realizadas con un método de muestreo físico *versus* el análisis de imágenes, indicaron que el análisis de imágenes tuvo una subestimación del 30 % de la diversidad en comparación con la diversidad estimada con el método de muestreo físico, no obstante, las estimaciones con base en el análisis de imágenes indican de manera adecuada las tendencias en la diversidad y la riqueza taxonómica (Cuvelier et al. 2012). Una ventaja del uso de imágenes es que muestra una elevada precisión en la estimación de áreas superficiales, como la cobertura de la fauna epibéntica y la cobertura superficial del sustrato (Guinan et al. 2009; Cuvelier et al. 2012; Du Preez and Tunnicliffe 2012), variables que fueron utilizadas en el presente estudio para describir los hábitats prospectados en las cuencas en estudio.

Los resultados en el presente estudio indican que el número total de taxa en las tres cuencas prospectadas fue elevado (106 taxa) agrupándose en 8 phyla (Porifera, Cnidaria, Mollusca, Annelida, Arthropoda, Echinodermata, Bryozoa y Chordata). El grupo mejor representado fue Porifera (31), seguido de Cnidaria (25), Echinodermata (14), Arthropoda (13), Chordata (13), Mollusca (6), Bryozoa (3) y Annelida (1). En comparación, el análisis de 23 imágenes extraídas de transectos realizados con el ROV *Jason* en diversas localidades en la región sur del GdC durante la expedición del buque *Atlantis* en 2008, identificó un total de 61 taxa (especies y morfoespecies) de fauna megabéntica (Ayón-Parente et al. 2014). En este mismo

estudio, se encontró que el phylum con mayor riqueza de especies fue Echinodermata (25), seguido de Cnidaria (16), Porifera (13) Crustacea (4) Mollusca y Annelida (1). El tipo de hábitats documentados incluyó principalmente sustratos rocosos de pendientes intermedias (30 a 60% de inclinación) en un intervalo de profundidad entre 800-3356 m. Otras prospecciones con el mismo ROV *Jason* en las regiones norte, centro y sur del GdC, en un intervalo de profundidad entre 500-3200 m, han documentado cañones, escarpes y montes submarinos (Mejía-Mercado et al. 2014), identificando una gran riqueza de Cnidarios (35 taxa) y Porifera (36 taxa). Hendrickx et al., (2017), reporta 19 taxa de fauna megabéntica en una saliente rocosa explorada con ROV a 853 m de profundidad en un área interceptada por la ZOM en la región suroeste del GdC, donde Porifera fue el phyla mejor representado (8 taxa), seguido de Echinodermata (7 taxa), Cnidaria (2 taxa), Mollusca (1 taxa) y Crustacea (1 taxa). En otra región oceánica, la prospección con ROV de un área de sedimento con pequeños afloramientos rocosos en el mar de Noruega a 380 m de profundidad documentó una gran dominancia de Porifera (45 %) y Cnidaria (40 %) (Gates et al. 2012). Asimismo, la prospección con ROV entre 420-1400 m de profundidad de un monte submarino en el mar de Cantabria con acantilados de pendientes pronunciadas, afloramientos rocosos y montículos de carbonato, identificó un total de 116 taxa de fauna megabéntica, con una dominancia de Porifera (29 %), Cnidaria (26 %), Crustacea (26 %) y Echinodermata (14 %). Mollusca y Chordata estuvieron poco representados. En un estudio realizado por Howell et al., (2010b) en tres montes submarinos localizados en el Atlántico noreste en un intervalo de profundidad entre 502-931 m, en el cual se analizaron secuencias de video (submuestras) que cubrieron una longitud total de 1280 m en cada monte submarino (que representa un esfuerzo de muestreo mayor en comparación con el realizado en el presente estudio), se identificó un total de 30 morfoespecies de megafauna epibéntica en el monte submarino Anton Dorhn, 52 morfoespecies en el monte submarino Hatton y 36 en el monte submarino Rosemary. Estos datos indican que Cnidaria y Porifera presentan una gran riqueza y son comunes en hábitats de sustrato duro de aguas profundas en el GdC, al igual que se ha observado en hábitats similares de aguas profundas de otras regiones oceánicas, pero seguramente, el número de taxa observados en las prospecciones con ROV en el GdC, solo representan una parte de la diversidad real.

En otro tipo de hábitat previamente prospectado en el GdC como son áreas de sedimento con infiltraciones frías en el margen de Sonora a 1560 m de profundidad., Cruaud et al., (2017) y Portail et al., (2015) reportan abundantes agregaciones de bivalvos (Vesicomidae) (rodeando grandes tapetes microbianos). Estas observaciones muestran una riqueza de taxa baja asociada a este tipo de hábitat, lo cual es coincidente con lo que se documenta en el área de sedimento con infiltraciones frías en el presente estudio en la cuenca Delfín a 856 m de profundidad. En comparación, Åström et al., (2018) reporta 14 taxa de fauna megabéntica identificados a partir de prospecciones realizadas con ROV en un área de sedimento con afloramientos carbonatados asociados con infiltraciones frías localizada en el océano Ártico a 1200 m de profundidad.

6.3. Patrones de la fauna megabéntica en condiciones de la ZOM

En las regiones centro y sur del GdC se ha observado que la ZOM está estrechamente relacionada con la diversidad, composición, abundancia y distribución de la fauna megabéntica y en la columna de agua (Méndez 2007; Zamorano et al. 2007; Zamorano and Hendrickx 2012; Hendrickx and Serrano 2014; Papiol and Hendrickx 2016; Hendrickx et al. 2017; Gómez et al. 2018). Las diferencias en las tolerancias de la fauna megabéntica (a nivel de especie) a las condiciones de la ZOM influyen el cambio en la composición de las comunidades en la Zona de Transición (Levin 2003; Gooday et al. 2010). Para moluscos y decápodos crustáceos en el GdC, el núcleo de la ZOM representa una barrera fisiológica que ejerce una influencia en su distribución con la profundidad y latitudinal delimitando potencialmente la conectividad de comunidades de fauna megabéntica por encima y por debajo del Núcleo de la ZOM (Hendrickx 2006; Hendrickx and Serrano 2014). En el presente estudio se documenta una mayor riqueza taxonómica y diversidad a través de la Zona de Transición (39 taxa; $H' = 0.5 \pm 0.14$) ($[O_2]$ 0.15 – 0.18 mL L⁻¹; Profundidad= 903-955 m) y la parte baja del Núcleo (36 taxa; $H' = 0.5 \pm 0.16$) ($[O_2]$ <0.15 mL L⁻¹; Profundidad= 849-902 m) de la ZOM donde el tipo de sustrato se conformó por sedimento con afloramientos rocosos. Este patrón es distinto de lo reportado en otras ZOM, las cuales se caracterizan por una gran abundancia de unas cuantas especies (Levin et al. 2000; Gooday et al. 2010; Papiol and Hendrickx 2016). Estudios previos realizados en el sureste del GdC han documentado que sedimentos en la Zona de Transición del ZOM entre 800 y 1000 m de profundidad están dominados por el galateído (*Munidopsis depressa*) (Papiol and Hendrickx 2016). En el

Pacífico oriental tropical y en el margen de Oman, en el mar de Arabia, se han observado elevadas densidades de crustáceos y equinodermos cerca del Límite Inferior de la ZOM (Levin 2003). Frente a Antofagasta, Chile, en el Núcleo ($[O_2] = 0.06 \text{ mL L}^{-1}$) de la ZOM se han observado solamente costras autigénicas desprovistas de megafauna y/o rastros de animales (Gooday et al. 2010). En este sentido, el oxígeno disuelto parece ser un factor muy importante que influye en los patrones de diversidad en el Núcleo de la ZOM (Levin and Gage 1998; Gooday et al. 2010). No obstante, conforme los niveles de oxígeno comienzan a elevarse por debajo del Núcleo de la ZOM y el estrés fisiológico relacionado a la hipoxia disminuye, otros factores ambientales pueden influir en los patrones de diversidad (Levin and Gage 1998; Levin 2003; Gooday et al. 2010; Papiol and Hendrickx 2016). Entre estos factores, la ocurrencia de un sustrato duro en la Zona de Transición donde el alimento no es un factor limitante puede permitir la colonización principalmente de filtradores y alimentadores en suspensión pertenecientes a un conjunto de especies que ya toleran condiciones hipóxicas, lo que resulta en un aumento de la riqueza y la diversidad de especies (López-Garrido et al. 2020). En las zonas de frontera se presentan cambios abruptos en las condiciones ambientales o el tipo de sustrato, por lo que los patrones de composición y diversidad de las comunidades son diferentes de las zonas contiguas (Huerta Martínez and Vazquez 2004). En este sentido, la zona de frontera entre la ZOM y la zona bien oxigenada puede ser concebida como un hábitat distinto donde la fauna megabéntica puede mostrar patrones de riqueza, composición y abundancia distintos a los observados en las zonas contiguas en el Núcleo de la ZOM y en aguas bien oxigenadas por debajo de la ZOM. Observaciones con ROV en el sitio Volcano 7 interceptado por la ZOM en el Pacífico mexicano, han mostrado una aparente zonación (semejante a la zonación observada en la zona intermareal) a través de la parte inferior de la ZOM, donde el Núcleo de la ZOM se caracteriza por una escasa fauna conformada por peces (Macrouridae), esponjas y celenterados, e inmediatamente por debajo de éste, ocurren altas densidades de esponjas, cangrejos, poliquetos, anémonas y ofiúridos en el Límite Inferior de la ZOM (Levin 2003).

Dado que el transecto en la cuenca de Guaymas muestreo en esta zona de frontera, también podría explicar la mayor riqueza de taxa que se observa en la cuenca de Guaymas (52 taxa) en condiciones hipóxicas en la ZOM, en comparación con la riqueza en la cuenca Salsipuedes (49 taxa) en aguas fuera de la ZOM.

Por otra parte, sí bien se observa en el presente estudio que la riqueza y la diversidad de la fauna megabéntica disminuye en el Límite Inferior (27 taxa; $H' = 0.3 \pm 0.15$) en comparación con las otras dos subzonas de la ZOM, es difícil interpretar la influencia de la ZOM sobre las diferencias en la riqueza y diversidad de la fauna megabéntica, debido a que el sustrato y el oxígeno fueron colineales. Adicionalmente, la composición taxonómica mostró poca variación a través de las subzonas de la ZOM. Sin embargo, se esperaría que, si el transecto en la cuenca de Guaymas hubiera atravesado todas las subzonas de la ZOM y más, es decir, en una escala espacial y ambiental mayor, se podría observar con mayor claridad el efecto de la ZOM sobre los patrones de diversidad y composición de la fauna megabéntica.

6.4. Patrones de la fauna megabéntica con respecto al sustrato

Diversos estudios de fauna megabéntica en aguas profundas en diferentes tipos de hábitats han documentado una mayor riqueza de especies en sustratos duros que en sustratos blandos. Los resultados del presente estudio indican que el tipo de sustrato es un factor importante en los patrones de la fauna megabéntica en las tres cuencas en estudio. La riqueza, diversidad, composición y dominancia de las asociaciones de fauna megabéntica en hábitats de sustrato duro (rocosos, organismos formadores de estructura) fue diferente de aquellas que ocurren en hábitats de sustrato suave (sedimentos). Prospecciones con ROV en cañones submarinos en el golfo de Gioia, el golfo de Vizcaya (800-1200 m), así como en el monte submarino Seco de los Olivos (< 700 m), han mostrado que los sustratos duros (rocas y organismos formadores de estructura) presentan una mayor riqueza y diversidad de especies que los sedimentos (Pierdomenico et al. 2016; van den Beld et al. 2017; De la Torriente et al. 2018). Los hábitats con sustratos duros y estructuras tridimensionales complejas, por lo general, soportan una mayor diversidad de megafauna epibentónica en comparación con hábitats de sustratos más uniformes, como las planicies de sedimentos (Schlacher et al. 2007; Buhl-Mortensen et al. 2012; Rowden et al. 2016; Åström et al. 2018).

La complejidad estructural proporciona estructura para refugio y más área disponible para la fijación de la fauna sésil (Storlazzi et al. 2016). La complejidad y heterogeneidad del hábitat incrementan la diversidad de microhábitats, la diversidad local de especies (sésiles y móviles) y su abundancia (Buhl-Mortensen et al. 2010, 2012; Rowden et al. 2016; Storlazzi et al. 2016; Zeppilli et al. 2016; Ferrari et al. 2017; Burns et al. 2019). Los organismos formadores de

estructura, como corales y esponjas, juegan un papel estructural y funcional clave en el bentos marino, ya que pueden modificar las propiedades físicas del sustrato en el lecho marino e influenciar la composición, abundancia y distribución de la megafauna epibéntica (Schlacher et al. 2007; Beazley et al. 2013; Howell et al. 2016; Huvenne et al. 2016; van den Beld et al. 2017; Puerta et al. 2020). Estos organismos contribuyen sustancialmente a escala local a una mayor complejidad del hábitat, elevando la diversidad de especies (Buhl-Mortensen et al. 2010; Ferrari et al. 2016). De esta manera, las asociaciones de esponjas y corales de aguas profundas aportan una estructura tridimensional que suma a la complejidad del hábitat e incrementa la diversidad local, por lo que han sido considerados como puntos importantes de biodiversidad (Schlacher et al. 2007; Kutti et al. 2013, 2014; Xavier et al. 2015; Meyer et al. 2019). En el presente estudio, la mayor diversidad, riqueza taxonómica y cobertura de la fauna megabéntica se observa en los afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas y en el escarpe en la cuenca Salsipuedes. En la cuenca de Guaymas, las complejas estructuras tridimensionales conformadas por los afloramientos rocosos y los organismos formadores de estructura proporcionan, en conjunto, un sustrato duro para la fijación, así como estructura para el refugio y la asociación de más especies en los alrededores de las complejas estructuras tridimensionales o en el sedimento entre afloramientos rocosos. El sustrato duro en el sedimento agrega heterogeneidad al hábitat, donde la fauna megabéntica puede prosperar tanto en sustratos duros como en blandos (Lacharité and Metaxas 2017). En la cuenca Salsipuedes, el escarpe por sí mismo, representa una compleja estructura geomórfica que proporciona sustrato duro para la fijación y refugio para más especies. Además, los organismos formadores de estructura como las esponjas de aguas profundas proporcionan una complejidad estructural adicional que puede favorecer la colonización de otros taxa.

La presencia de carbonatos autigénicos en áreas de infiltraciones frías aportan complejidad estructural y heterogeneidad a un ambiente relativamente homogéneo dominado por sedimento, lo cual influye en los patrones de composición y diversidad de la fauna megabéntica, al permitir la colonización de epifauna de vida sésil como corales, esponjas y briozoarios (Åström et al. 2018). Este patrón se observa en la cuenca Delfín, donde los afloramientos de carbonato autigénico proporcionaron un sustrato para corales (*Pennatula* sp) y esponjas de aguas profundas, incrementando la diversidad a una escala local.

En la región sur y centro del GdC se ha hallado una diversa fauna de antipatarios, gorgonáceos y esponjas (Hexactinellidae) asociados a hábitats de sustrato duro como escarpes, cañones, montes submarinos afloramientos rocosos y salientes rocosas a profundidades batiales (500-3000 m) (Mejía-Mercado et al. 2014; Hendrickx et al. 2017; López-Garrido et al. 2020). Los resultados del presente estudio indican que riqueza considerable de Cnidaria y Porifera (Hexactinellida y Demospongiae) ocurre en los hábitats de sustrato duro en las cuencas de Guaymas y Salsipuedes. Estos resultados son coincidentes con lo observado en otras regiones geográficas donde también han hallado una gran riqueza de taxa de Porifera y Cnidaria asociada a hábitats de sustrato duro (Miller et al. 2015; van den Beld et al. 2017; Robert et al. 2020).

Por otra parte, en el GdC se ha documentado que los crustáceos decápodos de aguas profundas son dominantes en fondos de sustrato blando (sedimentos) y pertenecen a unas cuantas especies de camarones (Dendrobranchiata, Caridea), langostinos (Galatheaidea) y langostas de aguas profundas (Nephropidae y Polychelidae) (Zamorano and Hendrickx 2012; Papiol and Hendrickx 2016), lo cual es coincidente con lo observado en el presente estudio en las localidades de la cuencas de Guaymas y Salsipuedes, pero distinto de lo observado en la cuenca Delfín, donde no se observó la presencia de crustáceos, al menos, como parte de la epifauna. Esto puede deberse a que estos organismos son capaces de alejarse rápidamente cuando el ROV se aproxima. No obstante, observaciones *in situ* realizadas con ROV durante una inmersión en la cuenca Salsipuedes al norte de la isla Ángel de la Guarda entre 660-710 m de profundidad, reporta la ocurrencia de langostinos (*Gastroptychus perarmatus*) asociados a colonias de corales de aguas profundas (gorgonias) y esponjas en los escarpes asociados a tres montículos volcánicos en la cuenca Delfín inferior (Hendrickx et al. 2013).

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que el tipo de sustrato en los hábitats en estudio en las tres cuencas tuvo relevancia en el patrón de distribución de la fauna megabéntica observado. No obstante, en el caso de hábitats como infiltraciones frías, otros factores como la geoquímica, también se ha visto que tiene un rol importante en la estructura de las comunidades de fauna béntica (Åström et al. 2018). Algunos estudios han reportado la ocurrencia de infiltraciones frías en la región norte del GdC (Canet et al. 2003, 2010), sin embargo, este tipo de hábitats han sido poco explorados en esta región, de manera que el

presente estudio contribuye en la documentación de este tipo de hábitats y sus comunidades de fauna megabéntica esta área.

Los hallazgos de esta investigación apoyan la hipótesis (H1₂) planteada inicialmente de que la diversidad de la fauna megabéntica es mayor en fondos duros de mayor complejidad estructural (afloramientos rocosos, escarpe) y menor en fondos no estructurados (sedimentos), pero también encontramos que la composición y la cobertura de la fauna megabéntica varía entre tipos de sustrato.

6.5. Variación de la fauna megabéntica con respecto a las variables ambientales

Como se señaló previamente, en el presente estudio se encontró que el tipo de sustrato fue un factor importante relacionado con la variación de la composición de las asociaciones de fauna megabéntica en las localidades en estudio en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín. No obstante, también se encontró que la profundidad y la temperatura fueron factores importantes, como se ha reportado en otros estudios realizados en las regiones centro y sur del GdC (Hendrickx 1996, 2006; Méndez 2007; Zamorano et al. 2007; Zamorano and Hendrickx 2012). En este sentido, se documentó un cambio importante en la composición de la fauna megabéntica en la pared del escarpe (1228-1592 m) situado en el batial medio en la cuenca de Salsipuedes, en comparación con la composición de la fauna megabéntica en los afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas (849-990 m), situada en el batial superior. Cnidaria fue el grupo dominante y con mayor riqueza en los afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas, mientras que Porifera fue el grupo dominante y con mayor riqueza en el escarpe en la cuenca Salsipuedes. Al respecto, los patrones batimétricos de la fauna megabéntica presentan importantes cambios en la composición de especies con la profundidad debido a la variación de otros parámetros correlacionados con la profundidad, como la temperatura, la salinidad, la heterogeneidad del sustrato (Mortensen et al. 2001; Carney 2005; Clark et al. 2012; Puerta et al. 2020), entre otros. En este sentido, Tentori et al., (2014) reporta con base en el análisis de imágenes obtenidas con ROV de diversas localidades en las regiones norte, centro y sur del GdC en un intervalo de profundidad entre 500-3000 m, que los cnidarios ocurrieron típicamente en profundidades <1000 m, mientras que las esponjas fueron más comunes a profundidades >1000 m, lo cual se correlacionó con

el límite de saturación de carbonatos (aragonita y calcita) del océano Pacífico norte. Estudios realizados en otras regiones oceánicas con base en observaciones con ROV entre 76-700 m de profundidad, como el realizado en el monte submarino Seco de los Olivos en el mar Mediterráneo, han hallado que las variables estudiadas (profundidad, pendiente, tipo de sustrato y rugosidad) explicaron el 18 % de la variación en la composición de la megafauna, siendo la profundidad y la pendiente, las variables más importantes en explicar dicha variación (De la Torriente et al. 2018). De manera que, múltiples factores que actúan a diferentes escalas espaciales y temporales desde hidrográficos (masas de agua, patrones de circulación, mareas internas), geoquímicos (metano derivado en el caso de las infiltraciones frías) hasta suministro de alimento (nutrientes y materia orgánica) e interacciones biológicas, pueden actuar en sinergia con el oxígeno disuelto y el tipo de sustrato para influir en la estructura de las comunidades de fauna megabéntica en el GdC.

7. Conclusiones

La presente contribución documenta de manera precisa con imágenes de ROV las asociaciones de fauna megabéntica en hábitats de sustrato blando poco estructurados y hábitats de sustrato duro de gran complejidad estructural en tres cuencas del GdC. Con base en el análisis realizado, se observa que la conformación de los hábitats en cada cuenca es distinta. Por primera vez se documenta *in situ* en el GdC un hábitat de sedimento con afloramientos rocosos interceptado por la ZOM entre 849-990 m de profundidad en la cuenca de Guaymas. En la cuenca Salsipuedes, a mayor profundidad (1500-1592 m), se documenta un hábitat poco estructurado dominado por sedimento, mientras que entre 1228-1499 m de profundidad se documenta el desplante de un escarpe de gran complejidad estructural asociado al flanco occidental de la Isla Salsipuedes. En la cuenca Delfín se documenta un área de sedimento con afloramientos de carbonato autógenos relacionados con infiltraciones frías a una profundidad de 856 m. Los hábitats en las cuencas de Guaymas y Delfín presentan una mayor cobertura superficial de sedimento (80 y 90 %, respectivamente) en comparación con el hábitat en la cuenca Salsipuedes (25 %). La mayor variedad de microhábitats en las cuencas en estudio se asocia al sedimento con afloramientos rocosos (10 microhábitats) en la cuenca de Guaymas. En el sedimento y el escarpe en la cuenca Salsipuedes se documentan 5 microhábitats, mientras que en el sedimento con infiltraciones frías en la cuenca Delfín se documentan solo 3 microhábitats.

El número total de taxa determinado en las tres cuencas en estudio es elevado (106 taxa) en comparación con lo documentado en prospecciones realizadas en otros hábitats profundos en las regiones norte, centro y sur del GdC, no obstante, dadas las limitaciones del tipo de muestreo, seguramente estos registros solo representan una parte de la diversidad real. En los hábitats documentados en las tres cuencas en estudio ocurren asociaciones complejas de fauna megabéntica asociadas a los hábitats de sustrato duro. La mayor riqueza de taxa (52) se asocia a los afloramientos rocosos en la cuenca de Guaymas, aun cuando las condiciones son hipóxicas por la ZOM. En contraste, la riqueza asociada al escarpe en condiciones no interceptadas por la ZOM en la cuenca Salsipuedes es de 49 taxa. La menor riqueza de taxa (12) se encuentra asociada al sedimento con afloramientos de carbonato relacionados con infiltraciones frías en la cuenca Delfín.

Los datos obtenidos permiten plantear algunas generalidades acerca de los patrones de la fauna megabéntica en las cuencas en estudio. Típicamente ocurren asociaciones de organismos constructores de hábitat como corales (*Schizopathidae* y *Antipathidae*) y esponjas (*Hexactinellida* y *Demospongiae*) de aguas profundas asociados a los hábitats de sustrato duro en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín, mientras que los sedimentos en estas mismas cuencas son dominados por equinodermos (*Pannychia moseleyi*, *Asteroidea*) y crustáceos decápodos (*Munidopsis*). No obstante, el patrón de la fauna en los sedimentos en la cuenca Delfín es distinto, dominado por peces bentopelágicos (*Zoarcidae*, *Myxinidae*, *Macrouridae* y *Chimaeridae*), y pulpos (*Octopus* sp.), mientras que en los sedimentos en el límite de las “pockmarks” ocurren anélidos poliquetos asociados a las infiltraciones frías. En la misma cuenca Delfín destaca que no se observan crustáceos como parte de la epifauna.

El tipo de sustrato se correlaciona con la variación en la diversidad, la riqueza taxonómica y la composición de la fauna megabéntica en las tres cuencas en estudio. De manera que, existen diferencias en la composición, riqueza taxonómica y abundancia de la fauna megabéntica en hábitats de sustrato duro en comparación con la fauna megabéntica en hábitats de sustrato blando. Como se esperaba, la riqueza taxonómica y la diversidad fue mayor en sustratos rocosos de mayor complejidad estructural y menor en sedimentos poco estructurados.

La variación en la composición de las asociaciones de fauna megabéntica también se correlaciona con la profundidad y la temperatura. Sin embargo, a diferencia de lo esperado, el oxígeno disuelto tiene poca correlación con la variación de la composición de la megafauna. En la cuenca de Guaymas, se observa muy poca variación en la composición de las asociaciones entre subzonas de la ZOM. A diferencia de lo reportado en otras ZOM, la riqueza taxonómica es elevada a través de la Zona de Transición y la parte baja del Núcleo de la ZOM en la cuenca de Guaymas donde ocurren afloramientos rocosos. Aunque se observa una disminución de la riqueza taxonómica y la diversidad a profundidades con niveles reducidos de oxígeno disuelto en el Límite Inferior de la ZOM donde los sedimentos fueron dominantes, en este caso es difícil establecer la influencia relativa del oxígeno en el patrón que se observa debido a la escala espacial y ambiental del transecto realizado en esta cuenca y la colinealidad del oxígeno disuelto y el tipo de sustrato. No obstante, con base en el patrón de la megafauna que se observa en el presente estudio en la frontera entre la ZOM

y la zona bien oxigenada, es notorio que se requiere de una mayor investigación en esta zona de borde.

Aunque las variables ambientales evaluadas (tipo de sustrato, profundidad y oxígeno disuelto) están correlacionadas con la variación en la composición de las asociaciones de fauna megabéntica, éstas no explican toda la variación observada, de manera que se requiere investigar otros factores que probablemente actúan en sinergia con el oxígeno disuelto y el tipo de sustrato y que también dirigen la estructura de las comunidades de fauna megabéntica en el GdC.

Finalmente, el presente estudio reconoce que el muestreo realizado es limitado en relación al área prácticamente no explorada en el GdC, no obstante, estos resultados amplían nuestra comprensión sobre los roles potenciales de las características del sustrato en la composición de las asociaciones de fauna megabéntica de aguas profundas y la ZOM en el GdC. Los resultados de este estudio aportan información de línea base y técnica relevante para la toma de decisiones relacionadas con las áreas de conservación en el GdC. Estos resultados respaldan la noción de hábitats de corales y esponjas de aguas profundas relativamente prístinos en el GdC, los cuales son sitios de especial importancia ecológica debido a la alta diversidad de taxones asociados. Dichas características son criterios base para identificar Áreas de Importancia Ecológica o Biológica candidatas para protección y conservación (Hogg et al. 2010; Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2018). Cabe destacar, que cuando se designaron las áreas: “Midriff Island Region” (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica, 2018), “Parque Nacional zona marina del Archipiélago de San Lorenzo” (CONANP 2014) y “Santuario de Fuentes Hidrotermales de la cuenca de Guaymas”, los hábitats de sustrato duro de aguas profundas que se documentan en el presente estudio no habían sido explorados y eran desconocidos para la ciencia. Por lo anterior, este estudio ayuda a mejorar y actualizar la información de estas áreas protegidas en el GdC. Tal es el caso particular del “Parque Nacional zona marina del Archipiélago de San Lorenzo”, donde la inmersión D348 en la cuenca Salsipuedes se realizó adyacente al límite occidental del polígono que delimita esta área natural protegida, lo cual puede ayudar a actualizar y mejorar las medidas de conservación y gestión existentes.

8. Referencias bibliográficas

- Álvarez-Borrego S (2010) Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. *Gulf Calif Biodivers Conserv* 400:24–48.
- Álvarez-Borrego S, Schwartzlose RA (1979) Water Masses Of The Gulf Of California. *Ciencias Mar* 6:43–63. doi: 10.7773/cm.v6i1.350
- Álvarez F, Villalobos JL, Hendrickx ME, Escobar-Briones E, Rodríguez-Almaraz G, Campos E (2014) Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Rev Mex Biodivers* 85:208–219. doi: 10.7550/rmb.38758
- Anderson TJ, Nichol SL, Syms C, Przeslawski R, Harris PT (2011) Deep-sea bio-physical variables as surrogates for biological assemblages, an example from the Lord Howe Rise. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 58:979–991. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.10.053
- Åström EKL, Carroll ML, Ambrose WG, Sen A, Silyakova A, Carroll JL (2018) Methane cold seeps as biological oases in the high-Arctic deep sea. *Limnol Oceanogr* 63:S209–S231. doi: 10.1002/lno.10732
- Ayma A, Aguzzi J, Canals M, Lastras G, Bahamon N, Mecho A, Company JB (2016) Comparison between ROV video and Agassiz trawl methods for sampling deep water fauna of submarine canyons in the Northwestern Mediterranean Sea with observations on behavioural reactions of target species. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 114:149–159. doi: 10.1016/j.dsr.2016.05.013
- Ayón-Parente M, Hendrickx ME, Hinojosa-Corona A (2014) Análisis de las comunidades observadas en transectos. In: Mejía-Mercado, B.E. AH-C& MEH (eds. . (ed) *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. pp 227–245
- Badan-Dangon A, Lavin MF, Hendershott MC (1991) Underway Doppler current profiles in the Gulf of California. *Eos, Trans Am Geophys Union*. doi: 10.1029/EO072i019p00209-01
- Bakus J (2007) *Biological Sampling Design and Related Topics*. Wiley Blackwell
- Bartholomew A, Hafezi SA, Karimi S (2016) Effects of habitat complexity on the abundance, species richness and size of darkling beetles (Tenebrionidae) in artificial vegetation. *J Arid Environ* 129:35–41. doi: 10.1016/j.jaridenv.2016.02.004
- Beazley LI, Kenchington EL, Murillo FJ, Sacau MDM (2013) Deep-sea sponge grounds enhance diversity and abundance of epibenthic megafauna in the Northwest Atlantic. *ICES J Mar Sci* 70:1471–1490. doi: 10.1093/ICESJMS/FST124
- Bianchi CN, Pronzato R, Cattaneo-Vietti, Benedetti Cecchi L, Morri C, Pansini M, Chemello R, Milazzo M, Frascetti S, Terlizzi A, Peirano A, Salvati E, Benzoni F, Calcinaj B, Cerrano C, Bavestrello G (2004) *HARD BOTTOMS*. In: Gambi CM, Dappiano M (eds) *Mediterranean marine benthos: A manual of methods for its sampling and study*. Agenzia per la protezione dell ambiente e per i servizi tecnici-ICRAM, pp 185–215
- Bischoff JL, Henyey TL (1974) Tectonic Elements of the Central Part of the Gulf of California. *Geol Soc Am Bull* 85:1893–1904. doi: 10.1130/0016-7606(1981)92<101:TEOTSP>2.0.CO;2
- Borcard D, Gillet F, Legendre, Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer

- Bourillón ML, Díaz BA, Eccardi AF, Lira FE, Ramírez RJ, Velarde GE, Zavala GA (1991) *Islas del Golfo de California*, 2nd. Secretaría de Gobernación/UNAM
- Boury-Esnault N, Rützler K (1997) Thesaurus of sponge morphology. *Smithson Contrib to Zool.* doi: 10.5479/si.00810282.596
- Bowden DA, Rowden AA, Chin CC, Hempel S, Wood B, Hart A, Clark MR (2020) Best practice in seabed image analysis for determining taxa, habitat, or substrata distributions. New Zealand Government
- Brooke S, Ross SW (2014) First observations of the cold-water coral *Lophelia pertusa* in mid-Atlantic canyons of the USA. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 104:245–251. doi: 10.1016/j.dsr2.2013.06.011
- Brusca RC, Hendrickx ME (2008) The Gulf of California Invertebrate Database: The Invertebrate Portion of the Macrofauna Golfo Database. <http://www.desertmuseum.org/center/seaofcortez/database.php>. Accessed 14 Sep 2018
- Brusca RC, Hendrickx ME (2010) Invertebrate Biodiversity and Conservation in the Gulf of California. In: Brusca RC (ed) *The Gulf of California Biodiversity and Conservation*. pp 72–95
- Brusca RC, Findley LT, Hastings P a, Hendrickx ME, Torre-Cosío J, Van Der Heiden AM (2005) Macrofaunal Diversity in the Gulf of California. In: *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press, pp 179–203
- Buhl-Mortensen L, Vanreusel A, Gooday AJ, Levin LA, Priede IG, Buhl-Mortensen P, Gheerardyn H, King NJ, Raes M (2010) Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. *Mar Ecol* 31:21–50. doi: 10.1111/j.1439-0485.2010.00359.x
- Buhl-Mortensen L, Buhl-Mortensen P, Dolan MFJ, Dannheim J, Bellec V, Holte B (2012) Habitat complexity and bottom fauna composition at different scales on the continental shelf and slope of northern Norway. *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/s10750-011-0988-6
- Burns JHR, Fukunaga A, Pascoe KH, Runyan A, Craig BK, Talbot J, Pugh A, Kosaki RK (2019) 3D HABITAT COMPLEXITY OF CORAL REEFS IN THE NORTHWESTERN HAWAIIAN ISLANDS IS DRIVEN BY CORAL ASSEMBLAGE STRUCTURE. *ISPRS - Int Arch Photogramm Remote Sens Spat Inf Sci* XLII-2/W10:61–67. doi: 10.5194/isprs-archives-XLII-2-W10-61-2019
- Cairns SD (2015) *Deep-Water Corals*.
- Canet C, Prol-Ledesma RM, Melgarejo JC, Reyes A (2003) Methane-related carbonates formed at submarine hydrothermal springs: A new setting for microbially-derived carbonates? *Mar Geol* 199:245–261. doi: 10.1016/S0025-3227(03)00193-2
- Canet C, Prol-Ledesma RM, Dando PR, Vázquez-Figueroa V, Shumilin E, Birosta E, Sánchez A, Robinson CJ, Camprubí A, Tauler E (2010) Discovery of massive seafloor gas seepage along the Wagner Fault, northern Gulf of California. *Sediment Geol* 228:292–303. doi: 10.1016/j.sedgeo.2010.05.004
- Cánovas-Molina A, Montefalcone M, Bavestrello G, Cau A, Bianchi CN, Morri C, Canese S, Bo M (2016) A new ecological index for the status of mesophotic megabenthic assemblages in the mediterranean based on ROV photography and video footage. *Cont Shelf Res* 121:13–20. doi: 10.1016/j.csr.2016.01.008

- Carballo JL, Gómez P, Cruz-Barraza JA (2014) Biodiversidad de Porifera en México. *Rev Mex Biodivers* 85:143–153. doi: 10.7550/rmb.32074
- Carney RS (2005) Zonation of deep biota on continental margins. *Oceanogr Mar Biol* 43:211–278. doi: 10.1201/9781420037449.ch6
- Castillo-Rodríguez ZG (2014) Biodiversidad de moluscos marinos en México. *Rev Mex Biodivers* 85:419–430. doi: 10.7550/rmb.33003
- Castro-Aguirre JL, Balart EF (1996) Contribución al conocimiento del origen y relacion de la ictiofauna de aguas profundas del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 6:67–76.
- Clark MR, Consalvey M, Rowden AA (2012) *Biological Sampling in the Deep Sea*. Wiley-Blackwell, NJ
- Clark MR, Schalacher TA, M. M, Molodtsova TN, Doonan IJ (2016) Survey and Sampling Design. In: Clark MR, Mireille C, Rowden, Ashley A (eds) *Biological Sampling in the Deep Sea*. pp 36–56
- Clarke K, Warwick R (2001) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. Primer-E, Plymouth. Plymouth, United Kingdom Prim 1–172. doi: 1
- CONANP (2014) *Parque Nacional La Zona Marina Que Circunda Al Complejo Insular Conocido Como Archipiélago de San Lorenzo*. CONANP, México
- Cruaud P, Vigneron A, Pignet P, Caprais J-C, Lesongeur F, Toffin L, Godfroy A, Cambon-Bonavita M-A (2017) Comparative Study of Guaymas Basin Microbiomes: Cold Seeps vs. Hydrothermal Vents Sediments. *Front Mar Sci* 4:417. doi: 10.3389/fmars.2017.00417
- Cryer M, Hartill B, Shea SO (2008) Modification of Marine Benthos by Trawling : Toward a Generalization for the Deep Ocean ? Published by : Ecological Society of America MODIFICATION OF MARINE BENTHOS BY TRAWLING: TOWARD A GENERALIZATION FOR THE DEEP OCEAN ? 12:1824–1839.
- Cuvelier D, de Busserolles F, Lavaud R, Floc'h E, Fabri MC, Sarradin PM, Sarrazin J (2012) Biological data extraction from imagery - How far can we go? A case study from the Mid-Atlantic Ridge. *Mar Environ Res* 82:15–27. doi: 10.1016/j.marenvres.2012.09.001
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, Vanreusel A, Vincx M, Gooday AJ (2008) Exponential Decline of Deep-Sea Ecosystem Functioning Linked to Benthic Biodiversity Loss. *Curr Biol*. doi: 10.1016/j.cub.2007.11.056
- Danovaro R, Snelgrove PVR, Tyler P (2014) Challenging the paradigms of deep-sea ecology. *Trends Ecol Evol* 29:465–475. doi: 10.1016/j.tree.2014.06.002
- Davies AJ, Wisshak M, Orr JC, Murray Roberts J (2008) Predicting suitable habitat for the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia). *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 55:1048–1062. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2008.04.010>
- De la Torriente A, Serrano A, Fernández-Salas LM, García M, Aguilar R (2018) Identifying epibenthic habitats on the Seco de los Olivos Seamount: Species assemblages and environmental characteristics. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 135:9–22. doi: 10.1016/j.dsr.2018.03.015

- Dijkstra JA, Mello K, Sowers D, Malik M, Watling L, Mayer LA (2021) Fine-scale mapping of deep-sea habitat-forming species densities reveals taxonomic specific environmental drivers. *Glob Ecol Biogeogr* 1–13. doi: 10.1111/geb.13285
- Du Preez C, Tunnicliffe V (2012) A new video survey method of microtopographic laser scanning (MiLS) to measure small-scale seafloor bottom roughness. *Limnol Oceanogr Methods* 10:899–909. doi: 10.4319/lom.2012.10.899
- Dueñas LF, Puentes V, León J, Herrera S (2021) Fauna associated with cold seeps in the deep Colombian Caribbean. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap.* doi: 10.1016/j.dsr.2021.103552
- Durden JM, Hosking B, Bett BJ, Cline D, Ruhl HA (2021) Automated classification of fauna in seabed photographs: The impact of training and validation dataset size, with considerations for the class imbalance. *Prog Oceanogr* 196:102612. doi: 10.1016/j.pocean.2021.102612
- Eash-Loucks WE (2010) Taxonomy and distribution of sea anemones (Cnidaria:Actiniaria, Corallimorpharia) from deep water of the Northeastern Pacific. Graduate Faculty of the University of Kansas
- Eleftheriou A (2013) *Methods for the Study of Marine Benthos*, Fourth Edi. Wiley Blackwell
- Escobar-Briones E (2000) La Biodiversidad del Mar Profundo en México. *Biodiversitas* 1–6.
- Escobar-Briones E (2014a) Efectos de las actividades humanas sobre el mar profundo: tendencias mundiales y estado actual del conocimiento en la Zona Económica Exclusiva (ZEE) de México.
- Escobar-Briones EG (2014b) ¿Qué es el Mar Profundo? In: Low PA PR (ed) *La frontera final: El océano profundo*. SEMARNAT-INECC,
- Escobar BE, Escobar-Briones E (2014) Efectos de las actividades humanas sobre el mar profundo: Tendencias mundiales y estado actual del conocimiento en la Zona Económica Exclusiva de México. In: : Low PA, Peters RE (eds) *La Frontera Final de Oceano Profundo*. SEMARNAT-INECC, pp 287–304
- Espinosa-Pérez H (2014) Biodiversidad de peces en México. *Rev Mex Biodivers* 85:450–459. doi: 10.7550/rmb.32264
- Fenchel T, Finlay BJ (1995) *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. Oxford University Press, Oxford
- Ferrari R, Bryson M, Bridge T, Hustache J, Williams SB, Byrne M, Figueira W (2016) Quantifying the response of structural complexity and community composition to environmental change in marine communities. *Glob Chang Biol* 22:1965–1975. doi: 10.1111/gcb.13197
- Ferrari R, Figueira WF, Pratchett MS, Boube T, Adam A, Kobelkowsky-Vidrio T, Doo SS, Atwood TB, Byrne M (2017) 3D photogrammetry quantifies growth and external erosion of individual coral colonies and skeletons. *Sci Rep* 7:1–9. doi: 10.1038/s41598-017-16408-z
- Figuroa Alborno JL (2013) Estudio tectono-estratigráfico de la cuenca transtensional en el margen de Sonora frente al rift de Guaymas, Golfo de California, México. Universidad

Nacional Autónoma de México

- Filonov AE (2003) Internal tides in the Northern Gulf of California. *J Geophys Res* 108:1–17. doi: 10.1029/2002jc001460
- Fukunaga A, Burns JHR, Craig BK, Kosaki RK, Fukunaga A, Burns JHR, Craig BK, Kosaki RK (2019) Integrating Three-Dimensional Benthic Habitat Characterization Techniques into Ecological Monitoring of Coral Reefs. *J Mar Sci Eng* 7:27. doi: 10.3390/jmse7020027
- Gage JD, Tyler PA (1992) *Deep-Sea Biology: A Natural history of organism at the deep-sea floor*. Cambridge University Press
- Gallo ND, James Cameron, Kevin Hardy, Patricia Fryer, Douglas HB, Lisa AL (2015) Submersible- and lander-observed community patterns in the Mariana and New Britain trenches: Influence of productivity and depth on epibenthic and scavenging communities. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 99:119–133. doi: 10.1016/j.dsr.2014.12.012
- Gates AR, Jones DOB, Cartes JE (2012) In situ video observations of benthic megafauna and fishes from the deep eastern Mediterranean Sea off Egypt. *African J Mar Sci* 34:215–222. doi: 10.2989/1814232X.2012.675121
- GBIF (2021) Global Biodiversity Information Facility.
- Goffredi S, Johnson S, Tunnicliffe V, Caress D, Dlague D, Escobar E, Lundsten L, Paduan J, Rouse G, Salcedo D, Soto L, Splz-Madero R, Zierenberg R, Vrijenhoek R (2017) Hydrothermal vent fields discovered in southern Gulf of California clarify role of habitat in augmenting regional diversity. *Proc R Soc B Biol Sci*. doi: 10.1098/rspb.2017.0817
- Gómez P, González-Acosta B, Sánchez-Ortíz C, Hoffman Z, Hernández-Guerrero CJ (2018) Amended definitions for aplousinidae and aplousina (Porifera, demospongiae, verongiida): On three new species from a remarkable population in the gulf of California. *Zootaxa*. doi: 10.11646/zootaxa.4455.2.4
- Gooday AJ, Bett BJ, Escobar E, Ingole B, Levin LA, Neira C, Raman A V., Sellanes J (2010) Habitat heterogeneity and its influence on benthic biodiversity in oxygen minimum zones. *Mar Ecol* 31:125–147. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00348.x
- Gotelli N, Colwell R (2001) Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Lett* 4:379–391. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x
- Grassle JF (1989) Species diversity in deep-sea communities. *Trends Ecol Evol* 4:12–15. doi: 10.1016/0169-5347(89)90007-4
- Greene HG, Yoklavich MM, Starr RM, O’Connell VM, Wakefield WW, Sullivan DE, McRea JE, Cailliet GM (1999) A classification scheme for deep seafloor habitats. *Oceanol Acta* 22:663–678. doi: 10.1016/S0399-1784(00)88957-4
- Guinan J, Grehan AJ, Dolan MFJ, Brown C (2009) Quantifying relationships between video observations of cold-water coral cover and seafloor features in rockall trough, west of Ireland. *Mar Ecol Prog Ser* 375:125–138. doi: 10.3354/meps07739
- Hendrickx M, Brusca R, Cordero M, Ramírez R G (2007) Marine and brackish-water molluscan biodiversity in the Gulf of California, Mexico. *Sci Mar* 71:637–647. doi:

10.3989/scimar.2007.71n4637

- Hendrickx M, Valentich-Scott P, Suárez-Mozo N (2016a) Deep-water bivalve mollusks collected during the TALUD XV cruise off the west coast of the southern Baja California Peninsula, Mexico. *Biodivers Data J* 4:e8661. doi: 10.3897/BDJ.4.e8661
- Hendrickx ME (1996) Habitats and biodiversity of decapod crustaceans in the SE Gulf of California, México. *Rev Biol Trop* 44:603–617.
- Hendrickx ME (2001) Occurrence of a continental slope decapod crustacean community along the edge of the minimum oxygen zone in the south eastern Gulf of California , Mexico. *Belg J Zool* 131:95–110.
- Hendrickx ME (2002) Listado sistemático de los equinodermos de aguas profundas del Pacífico mexicano. In: *Biodiversidad y Comunidades del Talud Continental del Pacífico Mexicano*. INECCOL, pp 373–395
- Hendrickx ME (2006) Occurrence of a continental slope decapod crustacean community along the edge of the minimum oxygen zone in the south eastern Gulf of California, Mexico. *Belg J Zool* 131 (suppl:95–110).
- Hendrickx ME (2012a) Crustáceos decápodos (Arthropoda : Crustacea : Decapod) de aguas profundas del Pacífico mexicano : lista de especies y material recolectado durante el proyecto TALUD. In: *Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano*. INECCOL, pp 283–317
- Hendrickx ME (2012b) Operaciones oceanográficas en aguas profundas: los retos del pasado, del presente y del proyecto TALUD en el Pacífico mexicano (1989-2009). In: *Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano*. INECCOL, pp 23–104
- Hendrickx ME, Serrano D (2014) Effects of the oxygen minimum zone on squat lobster distributions in the Gulf of California, Mexico. *Cent Eur J Biol* 9:92–103. doi: 10.2478/s11535-013-0165-6
- Hendrickx ME, Méndez-ubach N, Serrano D, Zamorano P, Morales-serna FN, Gómez S Discusión. 429–452.
- Hendrickx ME, Mah C, Zárate-Montes CM (2011) Deep-water Asteroidea (Echinodermata) collected during the TALUD cruises in the Gulf of California, Mexico. *Rev Mex Biodivers* 82:798–824.
- Hendrickx ME, Hinojosa A, Ayón-Parente M (2013) In situ observations on the habitat and abundance of the squat lobster *Gastroptychus perarmatus* (Haig, 1968) (Crustacea: Decapoda: Chirostylidae) in the northern Gulf of California, Mexico. *J Threat Taxa* 5:5228–5236. doi: 10.11609/jott.o3133.5228-36
- Hendrickx ME, AYON-PARENTE, Manuel MEJIA-MERCADO BE, HINOJOSA CORONA A (2014) REGISTROS DE ESPECIES DE CRUSTÁCEOS DECAPODOS (CRUSTACEA: DECAPODA). In: Mejía Mercado BE, Hinojosa Corona A, Hendrickx ME (eds) *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. CICESE, pp 176–190
- Hendrickx ME, Hinojosa-Corona A, Ayón-Parente M (2016b) New records of the deep-sea anemone *Phelliactis callicyclus* Riemann-Zurneck, 1973 (Cnidaria, Actiniaria, Hormathiidae) from the Gulf of California, Mexico. *Zootaxa* 4178:145–150. doi:

10.11646/zootaxa.4178.1.8

- Hendrickx ME, Hinojosa-Corona A, Ayón-Parente M (2017) Richness and abundance of deep-water benthic mega invertebrates associated with a rocky ledge, based on ROV in situ observations in the SW Gulf of California, Mexico. *Stn Biol Roscoff* 397–407. doi: 10.21411/cbm.a.5bcf622a
- Heney TL, Bischoff JL (1973) Tectonic Elements of the Northern Part of the Gulf of California. *Geol Soc Am Bull* 84:315–330. doi: 10.1130/0016-7606(1981)92<101:TEOTSP>2.0.CO;2
- Hernández-Alcántara P, Salas-de León DA, Solís-Weiss V, Monreal-Gómez MA (2014) Bathymetric patterns of polychaete (Annelida) species richness in the continental shelf of the Gulf of California, Eastern Pacific. *J Sea Res* 91:79–87. doi: 10.1016/j.seares.2014.04.012
- Hinojosa-Corona A (2014) Explorando el mar de Cortés profundo. In: Mejía-Mercado BE, Hinojosa-Corona A, Hendrickx ME (eds) *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. CICESE, pp 1–24
- Hogg MM, Tendal OS, Conway KW, Pomponi SA, Van Soest RWM, Gutt J, Krautter M, Roberts JM (2010) *Deep-sea sponge grounds Regional Seas*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK
- Horton T, Marsh L, Bett BJ, Gates AR, Jones DOB, Benoist NMA, Pfeifer S, Simon-Lledó E, Durden JM, Vandepitte L, Appeltans W (2021) Recommendations for the Standardisation of Open Taxonomic Nomenclature for Image-Based Identifications. *Front Mar Sci*. doi: 10.3389/fmars.2021.620702
- Howell KL, Billett DSM, Tyler PA (2002) Depth-related distribution and abundance of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plain, N.E. Atlantic. *Deep Res I* 49:1901–1920.
- Howell KL, Mowles SL, Foggo A (2010a) Mounting evidence: Near-slope seamounts are faunally indistinct from an adjacent bank. *Mar Ecol* 31:52–62. doi: 10.1111/j.1439-0485.2010.00368.x
- Howell KL, Piechaud N, Downie AL, Kenny A (2016) The distribution of deep-sea sponge aggregations in the North Atlantic and implications for their effective spatial management. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 115:203–220. doi: 10.1016/j.dsr.2016.07.005
- Howell KLL, Davies JSS, Narayanaswamy BEE (2010b) Identifying deep-sea megafaunal epibenthic assemblages for use in habitat mapping and marine protected area network design. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 90:33–68. doi: 10.1017/S0025315409991299
- Huerta Martínez FJ, Vazquez GS (2004) *Ecología de Comunidades*. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco
- Huvene VAI, Bett BJ, Masson DG, Le Bas TP, Wheeler AJ (2016) Effectiveness of a deep-sea cold-water coral Marine Protected Area, following eight years of fisheries closure. *Biol Conserv* 200:60–69. doi: 10.1016/J.BIOCON.2016.05.030
- Jacobsen Stout, Kuhnz, N. L, Lundsten L, Schlining B, Schlining K, Von Thun S (2015) *The Deep-Sea Guide (DSG)*. Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI).

- <http://dsg.mbari.org/dsg/home>. Accessed 14 Sep 2018
- Kelley C, Kerby T, Sarradin P, Sarrazin J, Lindsay DJ (2012) Submersibles and Remotely Operated Vehicles. In: Clark MR, Consalvey M, Rowden AA (eds) *Biological Sampling in the Deep Sea*. Wiley-Blackwell, pp 285–305
- Kennett J (1982) *Marine Geology*. Prentice-Hall
- Kostylev VE, Todd BJ, Fader GBJ, Courtney RC, Cameron GDM (2001) Benthic habitat mapping on the Scotian Shelf based on multibeam bathymetry, surficial geology and sea floor photographs. *Mar Ecol Prog Ser* 219:121–137.
- Kutti T, Bannister RJ, Fosså JH (2013) Community structure and ecological function of deep-water sponge grounds in the Traenadypet MPA-Northern Norwegian continental shelf. *Cont Shelf Res* 69:21–30. doi: 10.1016/j.csr.2013.09.011
- Kutti T, Bergstad OA, Fosså JH, Helle K (2014) Cold-water coral mounds and sponge-beds as habitats for demersal fish on the Norwegian shelf. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 99:122–133. doi: 10.1016/j.dsr2.2013.07.021
- Lacharité M, Metaxas A (2017) Hard substrate in the deep ocean: How sediment features influence epibenthic megafauna on the eastern Canadian margin. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 126:50–61. doi: 10.1016/j.dsr.2017.05.013
- Laguionie-Marchais C, Kuhnz LA, Huffard CL, Ruhl HA, Smith KL (2015) Spatial and temporal variation in sponge spicule patches at Station M, northeast Pacific. *Mar Biol* 162:617–624. doi: 10.1007/s00227-014-2609-1
- Lavín MF, Marinone SG (2003) An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. In: Velasco-Fuentes OU, Sheinbaum J, Ochoa de la Torre JL (eds) *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, pp 173–204
- Leary DK (2007) The Emerging Deep Sea Biotechnology Industry. In: Nijhoff M (ed) *International Law and the Genetic Resources of the Deep Sea*. Leiden/Boston publishers, pp 155–181
- Legendre P, Legendre L (2012) Transformations for community composition data. In: *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier, pp 327–333
- Levin L (2003) Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr Mar Biol an Annu Rev* 41:1–45.
- Levin LA (2005) ECOLOGY OF COLD SEEP SEDIMENTS: INTERACTIONS OF FAUNA WITH FLOW, CHEMISTRY AND MICROBES LISA. In: Gibson RN, Atkinson RJA, Gordon JDM (eds) *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. Taylor & Francis, pp 2–42
- Levin LA (2018) Manifestation, drivers, and emergence of open ocean deoxygenation. *Ann Rev Mar Sci* 10:229–260. doi: 10.1146/annurev-marine-121916-063359
- Levin LA, Gage JD (1998) Relationships between oxygen, organic matter and the diversity of bathyal macrofauna. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 45:129–163.
- Levin LA, Gage JD, Martin C, Lamont PA, Levin J. D. gage L A CM& PAL, Levin J. D. gage L A CM& PAL (2000) Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep Res II* 47:189–226. doi: 10.1016/S0967-0645(99)00103-4

- Levin LA, Etter RJ, Rex MA, Gooday AJ, Smith CR, Pineda J, Stuart CT, Hessler RR, Pawson D (2001) Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 507–179.
- Levin LA, Sibuet M, Gooday AJ, Smith CR, Vanreusel A (2010) The roles of habitat heterogeneity in generating and maintaining biodiversity on continental margins: An introduction. *Mar Ecol* 31:1–5. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00358.x
- Libes SM (2008) An introduction to marine biogeochemistry. John Wiley & Sons, Ltd. Registered, New York
- Lim A, Kane A, Arnaubec A, Wheeler AJ (2018) Seabed image acquisition and survey design for cold water coral mound characterisation. *Mar Geol* 395:22–32. doi: 10.1016/j.margeo.2017.09.008
- Liu BW, Lu Q, Ma CM, Wang SY, Lou DH, Lou XL, Yin FZ (2001) Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 32:51–93. doi: 10.1055/s-0029-1225353
- Lluch-Cota SE, Aragón-Noriega EA, Arreguín-Sánchez F, Aurióles-Gamboa D, Jesús Bautista-Romero J, Brusca RC, Cervantes-Duarte R, Cortés-Altamirano R, Del-Monte-Luna P, Esquivel-Herrera A, Fernández G, Hendrickx ME, Hernández-Vázquez S, Herrera-Cervantes H, Kahru M, Lavín M, Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB, López-Martínez J, Marinone SG, Nevárez-Martínez MO, Ortega-García S, Palacios-Castro E, Parés-Sierra A, Ponce-Díaz G, Ramírez-Rodríguez M, Salinas-Zavala CA, Schwartzlose RA, Sierra-Beltrán AP (2007) The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog Oceanogr* 73:1–26. doi: 10.1016/j.pocean.2007.01.013
- Lluch-Cota SE, Parés-Sierra A, Magaña-Rueda VO, Arreguín-Sánchez F, Bazzino G, Herrera-Cervantes H, Lluch-Belda D (2010) Changing climate in the Gulf of California. *Prog Oceanogr* 87:114–126. doi: 10.1016/j.pocean.2010.09.007
- Longhurst AR (2007) Chapter 11 - THE PACIFIC OCEAN. In: Longhurst AR (ed) *Ecological Geography of the Sea (Second Edition)*, Second Edi. Academic Press, Burlington, pp 327–441
- Lonsdale P (1989) Geology and tectonic history of the Gulf of California. In: E. L. Winterer, D. M. Hussong and RWD (ed) *The Eastern Pacific Ocean and Hawaii. The Geology of North America.* (Boulder, CO: Geological Society of America), pp 499–521
- López-Garrido PH, Barry JP, González-Gordillo JI, Escobar-Briones E (2020) ROV 's Video Recordings as a Tool to Estimate Variation in Megabenthic Epifauna Diversity and Community Composition in the Guaymas Basin. 7:1–16. doi: 10.3389/fmars.2020.00154
- López-Martínez J, Acevedo-Cervantes A, Herrera-Valdivia E, Rodríguez-Romero J, Palacios-Salgado DS (2012) Composición taxonómica y aspectos zoogeográficos de peces de profundidad (90-540m) del Golfo de California, México. *Rev Biol Trop* 60:347–360.
- López-Pineda L, Robles LQ, Huerta López CI, Rodríguez Lozoya HE (2014) Active segment of the 12 November 2003 Mw 5.6 earthquake at Salsipuedes oceanic basin, gulf of California. México. *Geofis Int* 53:17–26. doi: 10.1016/S0016-7169(14)71487-4

- Lorance P, Trenkel VM (2006) Variability in natural behaviour, and observed reactions to an ROV, by mid-slope fish species. *J Exp Mar Bio Ecol* 332:106–119. doi: 10.1016/j.jembe.2005.11.007
- Margalef R (1983) *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona
- Marinone SG (2003) A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *J Geophys Res* 108:1–68. doi: 10.1029/2002JC001720
- Marshall B, Richer de Forges B (eds) (2004) *Tropical Deep-Sea Benthos*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
- Matias MG, Underwood AJ, Hochuli DF, Coleman RA (2010) Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. *Ecology* 91:1908–1915. doi: 10.1890/09-1083.1
- McArthur MA, Brooke BP, Przeslawski R, Ryan DA, Lucieer VL, Nichol S, McCallum AW, Mellin C, Cresswell ID, Radke LC (2010) On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuar Coast Shelf Sci* 88:21–32. doi: 10.1016/j.ecss.2010.03.003
- McClain CR, Schlacher TA (2015) On some hypotheses of diversity of animal life at great depths on the sea floor. *Mar Ecol* 36:849–872. doi: 10.1111/maec.12288
- McLaughlin et al. PADKCMVAELBPBRCB (2005) *Common and Scientific Names of Aquatic Invertebrates from the United States and Canada: Crustaceans*.
- Mejía-Mercado BE, Hinojosa-Corona A, (eds.) MEH (2014) *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. CICESE
- Méndez N (2007) Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Sci Mar* 71:605–622. doi: 10.3989/scimar.2010.74n1025
- Mengerink KJ, Dover CL Van, Ardron J, Baker M, Escobar-briones E, Gjerde K, Koslow JA, Ramirez-llodra E, Lara-lopez A, Squires D, Sutton T, Sweetman AK, Levin LA (2014) A Call for Deep-Ocean Stewardship. *Science* (80-) 344:8–10. doi: 10.1126/science.1251458
- Meyer HK, Roberts EM, Rapp HT, Davies AJ (2019) Spatial patterns of arctic sponge ground fauna and demersal fish are detectable in autonomous underwater vehicle (AUV) imagery. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap*. doi: 10.1016/j.dsr.2019.103137
- Miller RJ, Juska C, Hocevar J (2015) Submarine canyons as coral and sponge habitat on the eastern Bering Sea slope. *Glob Ecol Conserv* 4:85–94. doi: 10.1016/J.GECCO.2015.05.009
- Mohn C, Rengstorf A, White M, Duineveld G, Mienis F, Soetaert K, Grehan A (2014) Linking benthic hydrodynamics and cold-water coral occurrences: A high-resolution model study at three cold-water coral provinces in the NE Atlantic. *Prog Oceanogr* 122:92–104. doi: 10.1016/j.pocean.2013.12.003
- Mortensen PB, Hovland T, Fosså JH, Furevik DM (2001) Distribution, abundance and size of *Lophelia pertusa* coral reefs in mid-Norway in relation to seabed characteristics. *J Mar Biol Assoc United Kingdom*. doi: 10.1017/S002531540100426X
- Munguia-Vega A, Green AL, Suarez-Castillo AN, Espinosa-Romero MJ, Aburto-Oropeza

- O, Cisneros-Montemayor AM, Cruz-Piñón G, Danemann G, Giron-Nava A, Gonzalez-Cuellar O, Lasch C, del Mar Mancha-Cisneros M, Marinone SG, Moreno-Báez M, Morzaria-Luna HN, Reyes-Bonilla H, Torre J, Turk-Boyer P, Walther M, Weaver AH (2018) Ecological guidelines for designing networks of marine reserves in the unique biophysical environment of the Gulf of California. *Rev Fish Biol Fish* 28:749–776. doi: 10.1007/s11160-018-9529-y
- Nielsen S, Jørgensen SE (2013) Goal functions, orientors and indicators (GoFORIt's) in ecology. Application and functional aspects – Strengths and weaknesses. *Ecol Indic* 28:31–47. doi: 10.1016/j.ecolind.2012.12.015
- NOAA Office of Ocean Exploration and Research (2018) Benthic Deepwater Animal Identification Guide. https://oceanexplorer.noaa.gov/oceanos/animal_guide/animal_guide.html. Accessed 14 Sep 2018
- Novotryasov V, Filonov A, Lavín MF (2011) Nonlinear internal tidal waves in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Geophys Res Lett* 38:1–5. doi: 10.1029/2011GL049886
- O'Hara TD, Schlacher TA, Rowden AA, Tittensor DP (2012) Data Analysis Considerations. In: Clark MR, Consalvey M, Rowden AA (eds) *Biological Sampling in the Deep Sea*. pp 386–403
- OBIS (2019) Ocean Biogeographic Information System. <https://obis.org/>. Accessed 2 Jun 2019
- Páez-Osuna F, Sanchez-Cabeza JA, Ruiz-Fernández AC, Alonso-Rodríguez R, Piñón-Gimate A, Cardoso-Mohedano JG, Flores-Verdugo FJ, Carballo JL, Cisneros-Mata MA, Álvarez-Borrego S (2016) Environmental status of the Gulf of California: A review of responses to climate change and climate variability. *Earth-Science Rev* 162:253–268. doi: 10.1016/j.earscirev.2016.09.015
- Paoli C, Morten A, Bianchi CN, Morri C, Fabiano M, Vassallo P (2016) Capturing ecological complexity: OCI, a novel combination of ecological indices as applied to benthic marine habitats. *Ecol Indic* 66:86–102. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.01.029
- Papiol V, Hendrickx ME (2016) Community structure of deep-water decapod crustaceans below the oxygen minimum zone in the south-east Gulf of California and analysis of environmental drivers. *Mar Freshw Res* 67:1862–1879. doi: 10.1071/MF15040
- Pierdomenico M, Martorelli E, Dominguez-Carrió C, Gili JM, Chiocci FL (2016) Seafloor characterization and benthic megafaunal distribution of an active submarine canyon and surrounding sectors: The case of Gioia Canyon (Southern Tyrrhenian Sea). *J Mar Syst* 157:101–117. doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.01.005
- Portail M, Olu K, Escobar-Briones E, Caprais JC, Menot L, Waeles M, Cruaud P, Sarradin PM, Godfroy A, Sarrazin J (2015) Comparative study of vent and seep macrofaunal communities in the Guaymas Basin. *Biogeosciences* 12:5455–5479. doi: 10.5194/bg-12-5455-2015
- Portail M, Olu K, Dubois SF, Escobar-Briones E, Gelin Y, Menot L, Sarrazin J (2016) Food-web complexity in Guaymas Basin hydrothermal vents and cold seeps. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0162263

- Puerta P, Johnson C, Carreiro-Silva M, Henry L-A, Kenchington E, Morato T, Kazanidis G, Rueda JL, Urrea J, Ross S, Wei C-L, González-Irusta JM, Arnaud-Haond S, Orejas C (2020) Influence of Water Masses on the Biodiversity and Biogeography of Deep-Sea Benthic Ecosystems in the North Atlantic. *Front Mar Sci*. doi: 10.3389/fmars.2020.00239
- Quattrini AM, Ross SW, Carlson MCT, Nizinski MS (2012) Megafaunal-habitat associations at a deep-sea coral mound off North Carolina, USA. *Mar Biol* 159:1079–1094. doi: 10.1007/s00227-012-1888-7
- R. Hessler R, L. Sanders H (1967) Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Res Oceanogr Abstr*. doi: 10.1016/0011-7471(67)90029-0
- Ramirez-Llodra E, Company JB, Sardà F, Rotllant G (2010) Megabenthic diversity patterns and community structure of the Blanes submarine canyon and adjacent slope in the Northwestern Mediterranean: A human overprint? *Mar Ecol* 31:167–182. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00336.x
- Ramirez-Llodra E, Tyler PA, Baker MC, Bergstad OA, Clark MR, Escobar E, Levin LA, Menot L, Rowden AA, Smith CR, van Dover CL (2011) Man and the last great wilderness: Human impact on the deep sea. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0022588
- Reed AJ, Dorn R, Van Dover CL, Lutz RA, Vetriani C (2009) Phylogenetic diversity of methanogenic, sulfate-reducing and methanotrophic prokaryotes from deep-sea hydrothermal vents and cold seeps. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 56:1665–1674. doi: 10.1016/j.dsr2.2009.05.012
- Rex M a, Etter RJ (2010) *Deep-Sea Biodiversity: Pattern and Scale*.
- Robert K, Jones DOB, Tyler PA, Van Rooij D, Huvenne VAI (2015) Finding the hotspots within a biodiversity hotspot: Fine-scale biological predictions within a submarine canyon using high-resolution acoustic mapping techniques. *Mar Ecol* 36:1256–1276. doi: 10.1111/maec.12228
- Robert K, Jones DOB, Georgiopoulou A, Huvenne VAI (2020) Cold-water coral assemblages on vertical walls from the Northeast Atlantic. *Divers Distrib* 26:284–298. doi: 10.1111/ddi.13011
- Roberts JM, A. W, Freiwald A, Cairns S (2009) *Cold-Water Corals*. Cambridge University Press
- Robinson CJ, Gómez-Gutiérrez J, Markaida U, Gilly WF (2016) Prolonged decline of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California is associated with chronically low wind stress and decreased chlorophyll a after El Niño 2009-2010. *Fish Res* 173:128–138. doi: 10.1016/j.fishres.2015.08.014
- Roden GI (1958) Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pac Sci* 12:21–45.
- Rogers AD (2000) The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 47:119–148. doi: 10.1016/S0967-0645(99)00107-1
- Rooks C, Kar-Hei Fang K, Tore Mørkved P, Zhao R, Tore Rapp H, Xavier JR, Hoffmann F (2019) Deep-sea sponge grounds as nutrient sinks: High denitrification rates in boreo-

- arctic sponges. *Biogeosciences Discuss* 1–10.
- Rowden AA, Leduc D, Clark MR, Bowden DA (2016) Habitat Differences in Deep-Sea Megafaunal Communities off New Zealand: Implications for Vulnerability to Anthropogenic Disturbance and Management. *Front Mar Sci* 3:1–19. doi: 10.3389/fmars.2016.00241
- Ruppert EE, Barnes RD (1996) *Zoología de los Invertebrados*. McGraw-Hill Interam. Ed. S.A C.V. 302–303.
- Ruvalcaba-Aroche ED, Filonov A, Sánchez-Velasco L, Ladah LB, Cruz-Hernández J (2019) Internal tidal waves in Tiburon Basin (Gulf of California, Mexico) modulate fish larvae aggregations. *Cont Shelf Res* 178:41–50. doi: 10.1016/j.csr.2019.03.012
- Santamaría-del-Angel E, Alvarez-Borrego S, Müller-Karger FE (1994) Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J Geophys Res* 99:7411. doi: 10.1029/93JC02154
- Schiaparelli S, Rowden AA, Clark MR (2016) Deep-Sea Fauna. In: *Biological Sampling in the Deep Sea*. John Wiley & Sons, Ltd, pp 16–35
- Schlacher T, Schlacher-Hoenlinger M, Williams A, Althaus F, Hooper J, Kloser R (2007) Richness and distribution of sponge megabenthos in continental margin canyons off southeastern Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 340:73–88. doi: 10.3354/meps340073
- Schlacher TA, Williams A, Althaus F, Schlacher-Hoenlinger MA (2010a) High-resolution seabed imagery as a tool for biodiversity conservation planning on continental margins. *Mar Ecol* 31:200–221. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00286.x
- Schlacher TA, Rowden AA, Dower JF, Consalvey M (2010b) Seamount science scales undersea mountains: new research and outlook. *Mar Ecol* 31:1–13. doi: 10.1111/j.1439-0485.2010.00396.x
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2018) Ecologically or Biologically Significant Marine Areas (EBSAs). *Special places in the world's oceans*. p 89
- Serrano D (2012) La zona del mínimo de oxígeno en el Pacífico mexicano. *Inst Nac Ecol Capitulo 1-2* 105–119.
- Singh H, Roman C, Pizarro O, Eustice R, Can A (2007) Towards high-resolution imaging from underwater vehicles. *Int J Rob Res* 26:55–74. doi: 10.1177/0278364907074473
- Solís-Marín FA, Laguarda-Figueras A, Durán-González A, Ahearn CG, Torres Vega J (2005) Echinoderms (Echinodermata) from the Gulf of California, Mexico. *Rev Biol Trop* 53 Suppl 3:123–137.
- Solís-Marín FA, Laguarda-Figueras A, Honey-Escandón M (2014) Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México. *Rev Mex Biodivers* 85:441–449. doi: 10.7550/rmb.31805
- Solís-Weiss V, Hernández Alcántara P, Granados Barba A (2014) Los Anélidos Poliquetos del Mar Profundo en México. In: Low Pfeng A, Peters Recagno M (eds) *La Frontera Final: El Océano Profundo*. SEMARNAT/INECC, pp 175–214
- Soto L, Estradas A (2014) La Exploración en el Mar Profundo de Ambientes Extremos: Sistemas Hidrotermales. In: Low Pfeng A, Peters Recagno M (eds) *La Frontera Final: El Océano Profundo*. SEMARNAT/INECC, México, pp 85–105

- Soto LA (2009) Stable carbon and nitrogen isotopic signatures of fauna associated with the deep-sea hydrothermal vent system of Guaymas Basin, Gulf of California. *Deep Res Part II Top Stud Oceanogr* 56:1675–1682. doi: 10.1016/j.dsr2.2009.05.013
- Stone RP, Lehnert H, Reiswing H (2011) A guide to the deep-water sponges of the Aleutian Island Archipiélago.
- Storlazzi CD, Dartnell P, Hatcher GA, Gibbs AE (2016) End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs* 35:889–894. doi: 10.1007/s00338-016-1462-8
- Stramma L, Schmidtko S, Levin LA, Johnson GC (2010) Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Res Part I Oceanogr Res Pap* 57:587–595. doi: 10.1016/j.dsr.2010.01.005
- Tan CS, Lau PY, Correia PL, Campos A (2018) Automatic analysis of deep-water remotely operated vehicle footage for estimation of Norway lobster abundance. *Front Inf Technol Electron Eng* 19:1042–1055. doi: 10.1631/FITEE.1700720
- Tapia de la O Y (2018) Ofiuroideos (Echinodermata) de hábitats con características para la conservación de Cuencas hipóxicas del Golfo de California. Universidad Nacional Autónoma de México
- Tentori E, Hinojosa-Corona A, Flores-Lugo P (2014) MAR PROFUNDO DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO: DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE ORGANISMOS CONSTRUCTORES DE HÁBITAT. In: Mejía-Mercado, B.E. AH-C& MEH (eds. . (ed) *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. CICESE, pp 145–166
- Thistle D (2003) The deep-sea floor: an overview. In: *Ecosystems of the deep oceans*.
- Tyler PA, Baker M, Ramirez-Llodra E (2016) Deep-Sea Benthic Habitats. In: Clark MR, Mireille C, Rowden AA (eds) *Biological Sampling in the Deep Sea*. John Wiley & Sons, Ltd. Registered, pp 1–15
- Ulate K, Sánchez C, Sánchez-Rodríguez A, Alonso D, Aburto-Oropeza O, Huato-Soberanis L (2016) Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Mar Biol Res* 12:389–401. doi: 10.1080/17451000.2016.1143105
- UNAM I de C del M y L (2016) UNINMAR. <http://www.icmyl.unam.mx/uninmar/>. Accessed 16 Mar 2019
- Underwood AJ (2006) *Experiments in ecology*, 9th edn. Cambridge University Press, Cambridge
- UNESCO (2009) *Global Open Oceans and Deep Seabed (GOODS) - biogeographic classification*. IOC Tech Ser 84:84.
- van den Beld IMJ, Bourillet J-F, Arnaud-Haond S, de Chambure L, Davies JS, Guillaumont B, Olu K, Menot L (2017) Cold-Water Coral Habitats in Submarine Canyons of the Bay of Biscay. *Front Mar Sci*. doi: 10.3389/fmars.2017.00118
- van Soest RWM, Boury-Esnault N, Vacelet J, Dohrmann M, Erpenbeck D, de Voogd NJ, Santodomingo N, Vanhoorne B, Kelly M, Hooper JNA (2012) Global diversity of sponges (Porifera). *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0035105

- Victorero L, Robert K, Robinson LF, Taylor ML, Huvenne VAI (2018) Species replacement dominates megabenthos beta diversity in a remote seamount setting. *Sci Rep* 8:4152. doi: 10.1038/s41598-018-22296-8
- Vieira RP, Bett BJ, Jones DOB, Durden JM, Morris KJ, Cunha MR, Trueman CN, Ruhl HA (2020) Deep-sea sponge aggregations (*Pheronema carpenleri*) in the Porcupine Seabight (NE Atlantic) potentially degraded by demersal fishing. *Prog Oceanogr* 183:102189. doi: 10.1016/j.pocean.2019.102189
- Villalobos Vazquez de la Parra R (2014) Diversidad y distribución de la megafauna bentónica en el norte del Golfo de California (Isla Tortuga, Cuenca de Guaymas, Salsipuedes y Delfín). Universidad Nacional Autónoma de México
- Watling L, France SC, Pante E, Simpson A (2011) Biology of Deep-Water Octocorals. In: *Advances in Marine Biology*. pp 41–122
- Wheeler AJ, Stadnitskaia A (2011) Benthic deep-sea carbonates. *Reefs and seeps*, 1st edn. Heiko Hneke and Thierry Mulder
- Williams A, Althaus F, Dunstan PK, Poore GCB, Bax NJ, Kloser RJ, McEnulty FR (2010) Scales of habitat heterogeneity and megabenthos biodiversity on an extensive Australian continental margin (100-1100-m depths). *Mar Ecol* 31:222–236. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00355.x
- WoRMS Editorial Board (2018) World Register of Marine Species.
- Xavier JR, Tojeira I, Van Soest RWM (2015) On a hexactinellid sponge aggregation at the Great Meteor seamount (North-east Atlantic). *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 95:1389–1394. doi: 10.1017/S0025315415000685
- Yasuhara M, Danovaro R (2016) Temperature impacts on deep-sea biodiversity. *Biol Rev* 91:275–287. doi: 10.1111/brv.12169
- Zamorano P, Hendrickx ME (2012) Distribution of *Lucinoma heroica* (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae) in the minimum oxygen zone in the Gulf of California, Mexico. *Mar Biodivers Rec* 5:1–8. doi: 10.1017/S1755267212000644
- Zamorano P, Hendrickx ME, Toledano-Granados A (2007) Distribution and ecology of deep-water mollusks from the continental slope, southeastern Gulf of California, Mexico. *Mar Biol* 150:883–892. doi: 10.1007/s00227-006-0390-5
- Zamorano P, Hendrickx ME, Mendez N, Gomez S, Serrano D, Aguirre H, Madrid J, Morales-erna FN (2014) LA EXPLORACION DE LAS AGUAS PROFUNDAS DEL PACIFICO MEXICANO: EL PROYECTO TALUD. In: Low Pfeng, Antonio y Peters Recagno EM (ed) *La Frontera Final: El Océano Profundo*. SEMARNAT-INECC, Mexico, pp 107–151
- Zeppilli D, Pusceddu A, Trincardi F, Danovaro R (2016) Seafloor heterogeneity influences the biodiversity – ecosystem functioning relationships in the deep sea. *Nat Publ Gr* 1–12. doi: 10.1038/srep26352

Anexo I

Catálogo de la fauna megabéntica

En este Anexo, el lector puede observar las imágenes utilizadas como base para la identificación de la fauna megabéntica en cada una de las localidades prospectadas en las cuencas en estudio. De manera que, el Anexo I se divide en tres partes correspondientes a cada cuenca. Las imágenes fueron obtenidas a partir del análisis de video- transectos filmados con el ROV *Doc Ricketts* durante las inmersiones D347, D348 y D350 en las cuencas de Guaymas, Salsipuedes y Delfín en el golfo de California. La distancia de separación entre puntos láser de color rojo proyectados sobre el lecho marino es equivalente a 29 cm. Los especímenes identificados en cada imagen aparecen enmarcados en un recuadro rojo o señalados por flechas en color rojo. Para cada imagen, se anexa la siguiente información.

- 1) Identificación taxonómica del espécimen observado en la imagen al nivel más específico posible siguiendo los criterios de "Open Taxonomic Nomenclature". La secuencia de los taxa sigue un orden filogenético.
- 2) Un identificador único para cada imagen.
- 3) El tipo de sustrato donde fue observado el espécimen.
- 4) La profundidad en metros asociada a la imagen.
- 5) Condiciones de oxígeno asociadas a la imagen (aguas fuera de la Zona de Oxígeno Mínimo ó Subzona de la Zona de Oxígeno Mínimo)

**Inmersión D347- límite noroeste de la
cuenca de Guaymas con el margen de
Sonora**

Intervalo de profundidad: 849-990 m

Zona batimétrica: Batial Superior

Phylum Porifera

Clase Hexactinellida

Orden Lyssacinosida

Familia Rossellidae

Acanthascus sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T1_MIN39-45(sp2 Porifera)

Sustrato: sedimento

Profundidad: 987 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite inferior

Bathydorus sp. aff. *laniger*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T1_MIN39-45(sp3 Porifera)

Sustrato: sedimento

Profundidad: 986 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite inferior

Familia Euplectellidae

Euplectellidae fam. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp11 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 857 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Rhabdocalyptus dawsoni (Lambe, 1893)



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp5 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 945 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Orden Sceptrulophora

Familia Euretidae

Euretidae fam. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp9 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 880 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Familia Farreidae

Farrea sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22 00(sp34 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Familia Aphrocallistidae

Aphrocallistidae fam. inc.



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D347_T1_MIN39-45(sp1 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 990 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Clase Demospongiae

Demospongiae stet. sp. 1



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22 00(sp6 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 897 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Demospongiae stet. sp. 4



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp4
Demospongiae)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 985 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: límite inferior

Orden Poecilosclerida

Familia Cladorhizidae

Cladorhiza sp. inc.



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp4
Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 970 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: límite Inferior

Familia Mycalidae

Mycale sp. inc.



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22 00(sp7 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 901 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Latrunculiidae

Latrunculia (*Latrunculia*) sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp10 Porifera)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 858 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Phylum Cnidaria

Clase Anthozoa

Orden Actiniaria

Actiniaria stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Actiniaria)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 974 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Actiniaria stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp2 Actiniaria)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 998 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Actiniaria stet. sp. 3



Identificador único MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp3 Actiniaria)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 985 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: límite Inferior

Actiniaria stet. sp. 4



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22 00 (sp4 Actiniaria)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 959 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Hormathiidae

Phelliactis callicyclus Riemann-Zurneck, 1973



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp7 Actiniaria)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 995 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Actinoscyphiidae

Actinoscyphia sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1
45(Actinoscyphia sp)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 951 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Orden Ceriantharia

Ceriantharia stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Ceriantharia)

Sustrato: sedimento

Profundidad: 996 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Ceriantharia stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp2 Ceriantharia)

Sustrato: sedimento

Profundidad: 996 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Orden Antipatharia

Antipatharia indet.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp4 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 950 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Schizopathidae

Umbellapathes sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp1 Pennatulacea)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 996 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Umbellapathes gen. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp5 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 890 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Parantipathes gen. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp1 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 941 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Lillipathes sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp2 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 985 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Schizopathes gen. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp3 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 945 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Stauropathes gen. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp6 Antipatharia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 883 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Familia Antipathidae

Stichopathes sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1
45(*Stichopathes* sp)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 950 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Familia Primnoidae

Narella gen. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp1 Alcyonacea)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 943 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Coralliidae

Coralliidae fam. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp2
Alcyonacea)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 967 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Familia Alcyoniidae

Anthomastus sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22 00(sp3 Alcyonacea)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 890 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Orden Corallimorpharia

Familia Corallimorphidae

Corallimorphidae stet.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(Sp1 Corallimorpharia)

Sustrato: conchas de ostras

Profundidad: 850 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Phylum Mollusca

Clase Bivalvia

Bivalvia stet.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp1 Bivalvia)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 879 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Orden Limida

Familia Limidae

Acesta sp. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T3_MIN1 02 30-1 22
00(Acesta sp)

Sustrato: afloramientos rocosos

Profundidad: 894 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Phylum Arthropoda

Clase Malacostraca

Orden Decapoda

Decapoda stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Decapoda)

Sustrato: sedimento

Profundidad: 967 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Decapoda stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(Sp2 Decapoda)

Sustrato: Atrio de Esponja

Profundidad: 967 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Familia Munidopsidae

Munidopsis sp. 1 inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1Galatheidae)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 997 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Munidopsis sp. 2 inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp3 Galatheidae)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 952 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Familia Chirostylidae

Gastroptychus sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1
45(*Gastroptychus* sp)

Sustrato: coral antipatriario de aguas profundas

Profundidad: 966 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Familia Lithodidae

Paralomis sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(Paralomis sp)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 990 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Phylum Echinodermata

Clase Asteroidea

Asteroidea stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Asteroidea)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 994 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Asteroidea stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp2 Asteroidea)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 997 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite Inferior

Asteroidea stet. sp. 3



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp3
Asteroidea)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 940 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Asteroidea stet. sp. 4



Identificador único: D347_T3_MIN 1 02 30-1 22 00(sp3 Asteroidea)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 908 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Orden Brisingida

Familia Brisingidae

Brisinga sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T2_MIN46-1 1 45(sp1
Crinoidea)

Sustrato: corales antipatarios y esponjas

Profundidad: 840 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Clase Ophiuroidea

Ophiuroidea stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Ophiurida)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 997 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Ophiuroidea stet. sp. 10



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T4_MIN 1 22 15-1 33 15(sp10 Ophiurida)

Sustrato: corales antipatarios

Profundidad: 864 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Núcleo

Clase Holothuroidea

Orden Elaspodida

Familia Laetmogonidae

Pannychia moseleyi Théel, 1882



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(*Pannychia* sp)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 996 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Zona de Transición

Phylum Chordata

Clase Actinopteri

Orden Gadiformes

Familia Macrouridae

Macrouridae gen. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(sp1 Actinopterygii)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 990 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite inferior

Orden Anguilliformes

Familia Ophichthidae

Ophichthidae gen. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D347_T1_MIN39-45(sp2
Macrouridae)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 986 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite inferior

Orden Lophiiformes

Familia Ogcocephalidae

Dibranchus sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D346_MIN13-30(Dibranchus sp)

Sustrato: sedimentos

Profundidad: 997 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: Límite inferior

**Inmersión D348- talud occidental de la isla
Salsipuedes en la cuenca Salsipuedes**

Intervalo de profundidad: 1228-1592 m

Zona batimétrica: Batial Medio

Phylum Porifera

Clase Hexactinellida

Hexactinellida indet.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp19 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1592 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Lyssacinosida

Familia Euplectellidae

Amphidiscella sp. 1 inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(sp13 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1501 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Amphidiscella sp. 2 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp30 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1405 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Atlantisella sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp17 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1418 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Dictyocalyx sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp31 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1375 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Familia Rossellidae

Staurocalyptus sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp25 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1423 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Acanthascus sp. 2 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp37 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1259 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Sceptulophora

Familia Euretidae

Chonelasma sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp16 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1498 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Clase Demospongiae

Demospongiae stet. sp. 1



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp33 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1498 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Demospongiae stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 29 45-3 41 30 (sp12 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1471 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Demospongiae stet. sp. 3



Identificador único: D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp14 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1548 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Demospongiae stet. sp. 4



Identificador único: D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp15 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1498 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Demospongiae stet. sp. 5



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp26 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1369 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Demospongiae stet. sp. 6



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp38 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1256 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Haplosclerida

Familia Phloeodictyidae

Oceanapia sp. inc.



Identificador único: D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp35 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1327 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Poecilosclerida

Familia Mycalidae

Mycale sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp7 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1384 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Familia Cladorhizidae

Asbestopluma (Asbestopluma) rickettsi Lundsten, Reiswig & Austin, 2014



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp29 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1412 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Cladorhiza sp. 1 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp32 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1362 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Cladorhiza sp. 2 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp36 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1274 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Halichondria sp. 1 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp21 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1467 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Halichondria sp. 2 inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp24 Porifera)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1424 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Cnidaria

Clase Anthozoa

Orden Actiniaria

Actiniaria stet. sp. 3



Identificador único: 2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp3 Actiniaria)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1287 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Actiniaria stet. sp. 5



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp5 Actiniaria)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1490 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Actiniaria stet. sp. 6



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp6 Actiniaria)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1478 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Alcyonacea

Familia Alcyoniidae

Anthomastus sp. 2 inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(*Anthomastus* sp)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1300 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Scleractinia

Familia Dendrophylliidae

Dendrophylliidae gen. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp1 Dendrophylliidae)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1436 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Familia Caryophylliidae

Caryophylliidae gen. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp1 Caryophylliidae)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1410 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Mollusca

Clase Gastropoda

Orden Neogastropoda

Neogastropoda stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp1 Neogastropoda)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1417 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Neogastropoda stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp2 Neogastropoda)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1377 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Arthropoda

Clase Malacostraca

Orden Decapoda

Familia Pandalidae

Plesionika sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(*Plesionika* sp)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe, pequeñas áreas de acumulación de sedimentos y en grietas u oquedades entre las rocas

Profundidad: 1467 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Familia Munidopsidae

Munidopsis sp. 3 inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp2 Galatheidae)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1472 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Familia Munididae

Munida bapensis Hendrickx, 2000



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp4 Galatheidae)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1378 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Clase Thecostraca

Thecostraca stet.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp1 Thoracica)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1413 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Echinodermata

Clase Asteroidea

Asteroidea stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp1 Asteroidea)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1472 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Asteroidea stet. sp. 5



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_T1_MIN3 29 45-3 41 30 (sp5 Asteroidea)

Sustrato: sedimentos en la base del escarpe

Profundidad: 1527 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Asteroidea stet. sp. 6



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp6 Asteroidea)

Sustrato: rocas expuesta en la pared del escarpe

Profundidad: 1474 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Asteroidea stet. sp. 7



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp7 Asteroidea)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1388 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Ophiuroidea stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp2 Ophiurida)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1389 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Clase Echinoidea

Orden Camarodonta

Familia Strongylocentrotidae

Strongylocentrotus sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(*Strongylocentrotus sp.*)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1344 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Clase Holothuroidea

Orden Elasipodida

Familia Laetmogonidae

Laetmogonidae gen. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp1 Laetmogonidae)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1473 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Bryozoa

Bryozoa stet. sp. 1



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp1 Bryozoa)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1467 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Bryozoa stet. sp. 2



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (Sp2 Bryozoa)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe

Profundidad: 1396 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Chordata

Clase Actinopteri

Orden Gadiformes

Familia Macrouridae

Macrouridae stet. sp. 3



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_T1_MIN3 29 45-3 41 30 (sp3 Macrouridae)

Sustrato: sedimentos en la base del escarpe

Profundidad: 1589 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Macrouridae stet. sp. 4



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_T1_MIN3 29 45-3 41 30 (sp4 Macrouridae)

Sustrato: sedimentos en la base del escarpe

Profundidad: 1588 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Macrouridae stet. sp. 5



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_T1_MIN3 29 45-3 41 30 (sp5
Macrouridae)

Sustrato: sedimentos en la base del escarpe

Profundidad: 1577 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona
de oxígeno mínimo

Orden Ophidiiformes

Ophidiiformes fam. *inc.*



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45 (sp1 Ophidiiformes)

Sustrato: pequeñas áreas de acumulación de sedimentos en el escarpe

Profundidad: 1474 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Orden Perciformes

Familia Sebastidae

Sebastes cortezi (Beebe & Tee-Van, 1938)



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(Sebastes sp)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe y pequeñas áreas de acumulación de sedimento

Profundidad: 1366 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Sebastes sp. inc.



Identificador único: MBARI:2012GOCEXP:D348_IT_MIN3 41 35-5 04 45
(Sebastes sp)

Sustrato: rocas expuestas en la pared del escarpe y pequeñas áreas de acumulación de sedimento

Profundidad: 1348 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas fuera de la zona de oxígeno mínimo

Inmersión D350- cuenca Delfín Inferior

Profundidad: 856 m

Zona batimétrica: Batial Superior

Phylum Porifera

Porifera phylum *inc.*



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp58 Porifera)

Sustrato: Carbonatos autigénicos

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Cnidaria

Clase Anthozoa

Orden Pennatulacea

Clase Pennatulidae

Pennatula sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (Pennatula sp)

Sustrato: Carbonatos autigénicos

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Mollusca

Clase Cephalopoda

Orden Octopoda

Familia Octopodidae

Octopus sp. 1 inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp1 Octopodidae)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 855 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Octopus sp. 2 inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp2
Octopodidae)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la
zona de oxígeno mínimo

Phylum Annelida

Clase Polychaeta

Orden Sabellida

Sabellida fam. *inc.*



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp2 Sabellida)

Sustrato: Carbonatos autigénicos

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Echinodermata

Clase Echinoidea

Orden Camarodonta

Familia Strongylocentrotidae

Strongylocentrotus sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00
(Strongylocentrotus sp)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Bryozoa

Bryozoa phylum *inc.*



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp3 Bryozoa)

Sustrato: Carbonatos autigénicos

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Phylum Chordata

Clase Myxini

Orden Myxiniformes

Familia Myxinidae

Eptatretus sinus Wisner & McMillan, 1990



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp1
Synaphobranchidae)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Clase Actinopteri

Orden Perciformes

Familia Zoarcidae

Dieidolycus sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (*Dieidolycus sp*)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Familia Sebastidae

Sebastes sp. inc.



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (Sebastes sp)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Orden Ophidiiformes

Ophidiiformes orden *inc.*



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (sp2
Ophidiiformes)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Clase Holocephali

Orden Chimaeriformes

Familia Chimaeridae

Hydrolagus colliei (Lay & Bennett, 1839)



Identificador único: GOCEXP:D350_T3_MIN6 29 00-7 42 00 (*Hydrolagus* sp)

Sustrato: Sedimento

Profundidad: 856 m

Ocurrencia con relación a la zona de oxígeno mínimo: aguas en el límite de la zona de oxígeno mínimo

Anexo II

Publicación en revista indexada derivada del proyecto de investigación



ROV's Video Recordings as a Tool to Estimate Variation in Megabenthic Epifauna Diversity and Community Composition in the Guaymas Basin

Pedro H. López-Garrido^{1,2*}, James P. Barry³, Juan Ignacio González-Gordillo⁴ and Elva Escobar-Briones^{5*}

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico, ² Programa de Doctorado en Ciencias y Tecnologías Marinas, Universidad de Cádiz, Cádiz, Spain, ³ Monterey Bay Aquarium Research Institute, Moss Landing, CA, United States, ⁴ Instituto Universitario de Investigación Marina, Universidad de Cádiz, Cádiz, Spain, ⁵ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico

OPEN ACCESS

Edited by:

Diva Amon,
Natural History Museum,
United Kingdom

Reviewed by:

Lenaïck Menot,
Institut Français de Recherche pour
l'Exploitation de la Mer (IFREMER),
France
Georgios Kazanidis,
The University of Edinburgh,
United Kingdom

*Correspondence:

Pedro H. Lopez-Garrido
pedro_lopez@comunidad.unam.mx
Elva Escobar-Briones
escobri@cmarl.unam.mx

Specialty section:

This article was submitted to
Deep-Sea Environments and Ecology,
a section of the journal
Frontiers in Marine Science

Received: 14 June 2019

Accepted: 28 February 2020

Published: 31 March 2020

Citation:

Lopez-Garrido PH, Barry JP,
González-Gordillo JI and
Escobar-Briones E (2020) ROV's
Video Recordings as a Tool
to Estimate Variation in Megabenthic
Epifauna Diversity and Community
Composition in the Guaymas Basin.
Front. Mar. Sci. 7:154.
doi: 10.3389/fmars.2020.00154

Patterns in benthic megafauna diversity in littoral and intertidal zones in the Gulf of California have been associated with both habitat heterogeneity and substrate type. Current knowledge of invertebrate communities in hard bottom habitats at depths > 200 m in the Gulf is poor due to the methodological limitations inherent in sampling deep habitats. Using video imagery of benthic habitats coupled with environmental data from the Remotely Operated Vehicle *Doc Ricketts*, we documented variation in the diversity and community composition of the benthos from 849 to 990 m depth in the NW limit of the Guaymas Basin, in relation to dissolved oxygen and substrate characteristics. This depth range overlaps an oxygen minimum zone where oxygen drops to levels < 0.5 ml L⁻¹ and strong gradients in a narrow depth range occur. Dissolved oxygen varied along our benthic survey from 0.200 to 0.135 ml L⁻¹. We observed high taxonomic richness across an area of rocky outcrops through the lower transition zone. This megafaunal pattern differs from reports from other oxygen minimum zones characterized by a great abundance of a few species. Taxonomic richness diminished at depths with reduced dissolved oxygen in the lower boundary of the oxygen minimum zone with increasing soft sediment cover. We found that rocky outcrops and structure-forming organisms such as corals, sponges, and oyster aggregations supported a higher diversity ($H' = 0.8$) than soft sediment ($H' = 0.7$) as have been observed in other habitats such as seamounts. Environmental variables that explained most of the megafaunal variation were substrate type (18.4%), depth (1.14%) and temperature (0.9%). Salinity (0.45%) and dissolved oxygen (0.3%) were less important factors to explain the megafaunal composition variance. Substrate type played a key role in the diversity and composition of benthic megafauna. These results broaden our understanding concerning the potential roles of substrate characteristics in the community composition of the deep-sea benthic megafaunal assemblages in the Gulf of California and oxygen minimum zones in general.

Keywords: Sonoran Margin, megafauna, bathyal, substrate, structural complexity, continental slope, Guaymas Basin, Gulf of California

INTRODUCTION

Habitat is defined by the space and abiotic factors in which an organism, population or species assemblage lives (Norse, 1993; Davies et al., 2004; Tapia de la Yossellin, 2018). The Gulf of California (GoC), hosts a wide variety of shallow-water habitats (e.g., coral reefs at the southern end in both margins, rocky habitats in the peninsular shore and sandy beaches in continental shore) (Lluch-Cota et al., 2007) in which biological diversity is thought to vary with substrate heterogeneity (Brusca and Hendrickx, 2010). However, biological patterns of invertebrate communities and processes are perhaps known better in littoral and intertidal zones than in hard bottom habitats at depths greater than 200 m in the GoC (Brusca and Hendrickx, 2010) due to the methodological limitations inherent in sampling deep habitats, such as the time and cost required to deploy equipment at great depths or the effectiveness of the samplers.

In the last three decades, the development of imaging methods coupled with the use of submersibles and remotely operated vehicles (ROV's) to obtain high resolution video images of the deep seabed, has allowed a more extended overview of the habitats and faunal communities, as well as the possibility of doing long-term studies (Pilgrim et al., 2000; Méndez, 2007; Cuvelier et al., 2012; Ayma et al., 2016). ROV video surveys have been used more commonly for hard, steep, and rugged substrate and in areas of cold-water corals (CWC's) (Du Preez and Tunnicliffe, 2012; Ayma et al., 2016). Traditional methods of sampling, such as dredge and sledges are difficult to use in hard and rugged substrate and cannot be used in areas inhabited by delicate and vulnerable structure forming-organisms (Tyler et al., 2016). Therefore, the analysis of images recorded by ROVs has become a non-invasive and complementary method (to conventional methodologies) for sampling deep water fauna in all habitats and substrate types (Cuvelier et al., 2012; Ayma et al., 2016; Tyler et al., 2016).

Preliminary data collected mainly by sledges, dredges and box cores indicate that the southeast GoC has an abundant and diverse deep-sea benthic fauna dominated by polychaetes, decapod crustaceans, echinoderms, and mollusks (Hendrickx, 2006; Lluch-Cota et al., 2007; Méndez, 2007; Zamorano et al., 2007; Zamorano and Hendrickx, 2012; Hendrickx and Serrano, 2014; Hendrickx et al., 2014; Hernández-Alcántara et al., 2014; Mejía-Mercado et al., 2014; Papiol and Hendrickx, 2016).

Many physical variables are known to be important factors associated with patterns of community composition and diversity (McArthur et al., 2010; Anderson et al., 2011). For example, substrate characteristics, structural complexity, sediment composition, organic matter, oxygen, among others, have been identified sources of heterogeneity and important descriptors of biological patterns (Gooday et al., 2010; Ramirez-Llodra et al., 2010; Anderson et al., 2011). Several studies conducted in submarine canyons, such as Schlacher et al. (2010), revealed that structural complexity enhances benthic diversity and biomass. Structural complexity refers to the physical heterogeneity of the habitat related to the rugosity of the seabed

substrate and the complex architecture of biogenic aggregations (Laguionie-Marchais et al., 2015; Bartholomew et al., 2016; Ferrari et al., 2016). Increased habitat heterogeneity provides refugia, sites for settlement, feeding, predation, and parasitism of organisms (Buhl-Mortensen et al., 2010; Storlazzi et al., 2016). Consequently, substrate type and structural complexity have been identified as important descriptors of biological patterns (Anderson et al., 2011; Du Preez and Tunnicliffe, 2012). High structural complexity likely contributes to the high taxonomic wealth observed in the GoC funds is precisely a reflection of their structural complexity.

On the other hand, previous studies have documented changes in the abundance, density, and diversity of bathyal macrofauna and megafauna in habitats worldwide where the Oxygen Minimum Zone (OMZ) impinges the seafloor (Levin and Gage, 1998; Rogers, 2000; Levin et al., 2001; Levin, 2003). Macrofaunal and megafaunal densities decreased dramatically in the cores of most OMZ's where bottom-water dissolved oxygen (DO) is $< 0.15 \text{ ml l}^{-1}$ (Levin, 2003). In the GoC several oceanographic processes, including wind-induced upwelling, tidal mixing, regional circulation and global thermohaline circulation (Roden, 1958; Santamaría-del-Angel et al., 1994; Álvarez-Borrego, 2010), contribute to the development of an OMZ in the southern GoC, where DO concentrations are $< 0.5 \text{ ml l}^{-1}$ (Levin, 2003). In the southern Gulf the OMZ has been reported from 82 to 1300 m depth and in the central Gulf from 232 to 1705 m depth, decreasing in thickness and eventually disappearing to the northern region (Hendrickx and Serrano, 2014).

In the GoC, low bottom water DO is strongly associated with the density or diversity of a range of taxa, such as Polychaeta (Méndez, 2007), Bivalvia (Zamorano et al., 2007; Zamorano and Hendrickx, 2012) and Decapoda (Hendrickx and Serrano, 2014; Papiol and Hendrickx, 2016). Nevertheless, these studies also document that other factors (e.g., temperature, depth and sediment composition) also influence deep-sea macrofaunal assemblages. The distribution and diversity of deep water polychaetes from the GoC are correlated with depth and temperature; diversity of polychaetes increased with depth and reached a maximum value at 1270 m depth, while higher density and diversity are found between 2.5 and 4.0°C (Méndez, 2007). Species richness of mollusks from the southern GoC decreases with depth, but reaches a maximum value between 1000 and 1300 m depth (Zamorano et al., 2007). Studies of decapod crustaceans in the southeastern GoC also indicate highest species richness between 1000 and 1380 m depth, suggesting that the availability of food, nature of substrate, currents, or other factors could affect their distribution (Hendrickx, 2006). While these water quality factors show strong relationships with bathyal faunal patterns, the influence of substrate type and structural complexity in a fine scale on deep-sea benthos in the GoC has received little study.

In this study, we aim to document the variation in the diversity, composition and coverage of epibenthic megafauna in relation to DO and habitat quality at bathyal depths from 849 to 990 m in the Guaymas Basin by using benthic imagery recorded on video coupled with environmental data from the ROV *Doc Ricketts*. These two factors in particular – substrate heterogeneity and DO concentration – are expected to play a large role in

deep-sea benthic communities. Thus, we hypothesize that the taxonomic richness of megabenthos would be highest in rocky benthic habitats with the greatest structural complexity, and that soft sediment habitats will be the least diverse.

MATERIALS AND METHODS

Study Area

The GoC is divided into semi-isolated basins (separated from each other by transverse ridges) which become deeper to the south (Lonsdale, 1989). The Guaymas Basin (**Figure 1**) in the central Gulf province is the largest depression within the Gulf (Rusnak et al., 1964; Bischoff and Henyey, 1974), with a maximum depth of 2100 m (Brusca et al., 2005; Mejia-Mercado et al., 2014). This basin is characterized by its rapid deposition of organic-matter rich sediments, particularly where the OMZ impinges on the seafloor (Bischoff and Henyey, 1974; Lonsdale, 1989; Kluesner, 2011; Kurnosov and Blinova, 2015; Teske et al., 2016). The seafloor in Guaymas Basin is mainly composed of fine-grained mud turbidites (Bischoff and Henyey, 1974), though basaltic rocks have been dredged from widespread outcrops on the southern wall of the basin (Lonsdale, 1989).

The Sonoran Margin, the northernmost physiographic province in the basin, extends from the distal portion of the continental shelf adjacent to the state of Sonora to ca. 1300 m depth, has a gentle slope (1.7°) and is characterized by a flat and regular bathymetric relief (Figueroa Alborno, 2013). The transitional zone from the Sonoran Margin to the floor of Guaymas Basin is affected by different tectonic processes, as well as erosion and gravitational instability (Lonsdale, 1989; Figueroa Alborno, 2013).

The thermohaline structure of the water column in this region comprises several water masses, principally the Pacific Intermediate Water (PIW) (1200–500 m depth with salinities of 34.50 to 34.80 psu and temperature from 4 to $< 9^\circ\text{C}$) and OMZ waters protruding into the southern and central regions (Álvarez-Borrego and Schwartzlose, 1979; Páez-Osuna et al., 2016).

Visual Survey of Benthic Megafauna and Data Collection

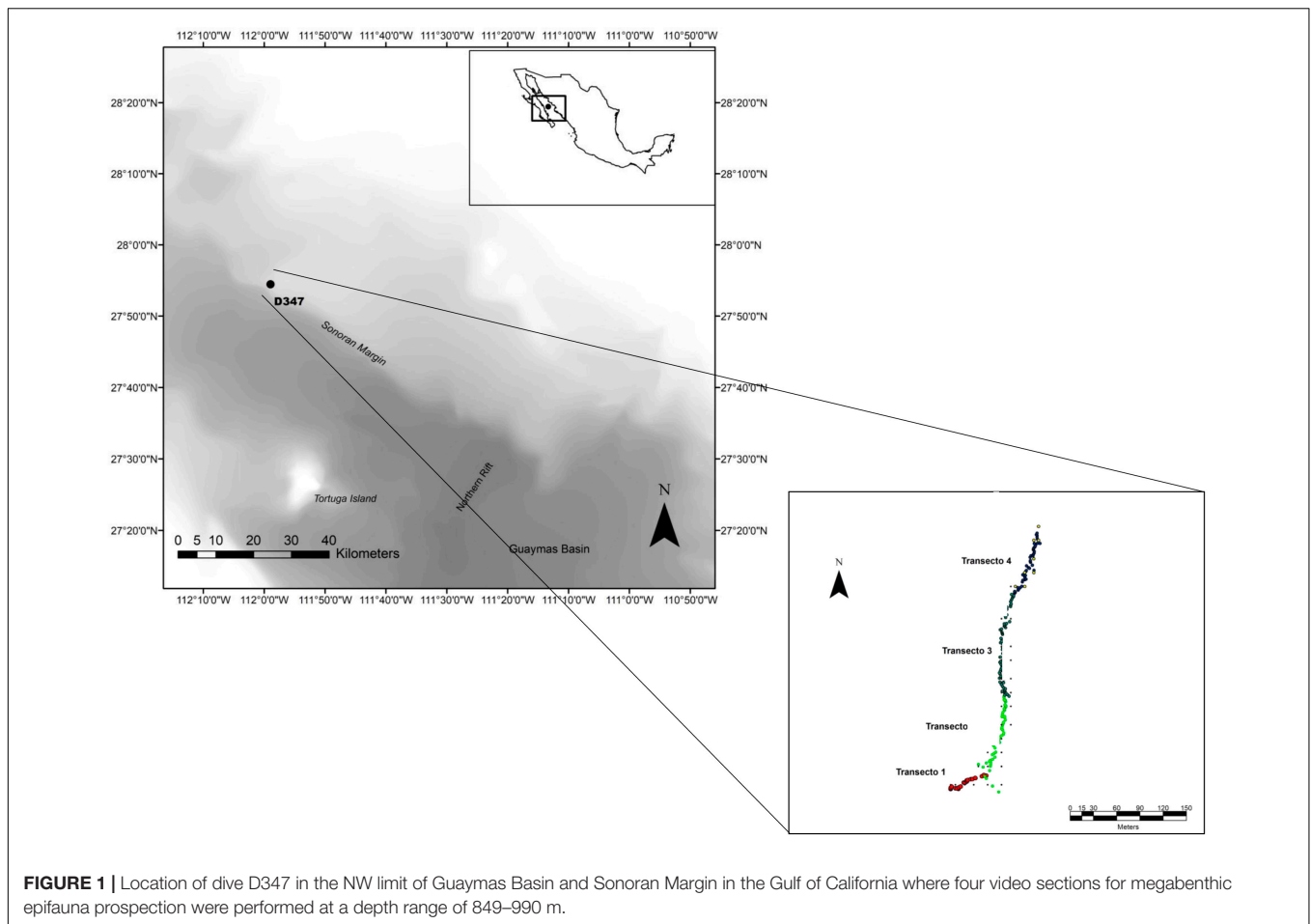
Benthic video transects were performed using the ROV *Doc Ricketts* operated from the R/V *Western Flyer* by the Monterey Bay Aquarium Research Institute. The ROV survey sites were determined during the “2012 Gulf of California Expedition” on the basis of maps created with the sonar data gathered previously by the *D. Allan B.* autonomous underwater vehicle (AUV) on board of the R/V *Zephyr*. Transects were located (dive D347, March 2012) in an unexplored area in NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin (27.91° N , 111.982° W) (**Figure 1**). Overall, a total of four seabed video transects (**Table 1**) corresponding to 51 min and 0.436 km of seabed length were performed. ROV *Doc Ricketts* has a maximum operation depth of 4000 m and was equipped with a high definition camera (1080 × 1920 resolution) with 10× zoom, an illumination system of six 17700 Lumen LED lights and four 250 W incandescent

lights and navigation instrumentation allowing determination of ROV location to ca. 1 m of dive depth, science tools (e.g., suction sampler, swing arm and manipulators) and a CTD equipped with a transmissometer and oxygen sensor. During video transects, the ROV *Doc Ricketts* moved at an altitude of ~ 2 m above the seafloor and a constant speed 0.14 m s^{-1} and the focal axis of the camera was kept tilted downward and zoomed to view a ca. 1 m wide portion of the seabed near the ROV. Visibility in seawater was appropriate enough for image analysis. Thus two-parallel lasers mounted 29 cm apart projected red dots on the seafloor to serve as a spatial scale. ROV position was determined by an ultrashort baseline acoustic tracking systems, coupled to the ship’s GPS system. Navigation information for the ROV were logged along with near-bottom environmental parameters (depth, temperature, salinity and bottom-water DO) throughout the survey.

Video and Image Analysis

Benthic images extracted from video recorded along transects during ROV dive D347 were edited using Corel Video Studio Pro X5©. Transect images of the seafloor were selected manually at 15 s intervals, equivalent to 1 image per 1.4 m along the video transect, based on the average ROV speed over the bottom and the mobility, size and behavior of the organisms related to the field of view of the camera (Bakus, 2007; Clark et al., 2012). Furthermore, this distance avoids any overlap between successive images.

For each of the images, all epibenthic megafauna > 3 cm were counted and identified to the lowest possible taxon. In cases where organisms could not be assigned to a determinate taxon, they were defined as distinct morphospecies in relation to the available taxonomic information. The identity of organisms was determined using general and specialized literature (Gage and Tyler, 1992; Ruppert and Barnes, 1996; Marshal and Richer de Forges, 2004; Solís-Marín et al., 2005, 2014; Hendrickx et al., 2007, 2014, 2016; Roberts et al., 2009; Álvarez et al., 2014; Hendrickx and Serrano, 2014; Mejía-Mercado et al., 2014; Villalobos Vazquez de la Parra, 2014), as well as specialized databases to validate the taxonomic identification (Brusca and Hendrickx, 2008; Jacobsen Stout et al., 2015; NOAA Office of Ocean Exploration and Research, 2018; WoRMS Editorial Board, 2018; OBIS, 2019). To aid the identification we supplemented these sources with a previous study that identified specimens of taxa collected during dive D347 (Villalobos Vazquez de la Parra, 2014). Additionally, to maximize the comparability of our results with other studies, we grouped specimens and coverage data of sponges recorded in each benthic images into one of the following morphotypes categories based on the criteria proposed by Boury-Esnault and Rützler (1997) and Kazanidis et al. (2019): amorphous, tubular and clavate (“club-shaped”) (see the sponge morphotype examples provide as **Supplementary Material**). Taxonomic richness described the total number of morphospecies per image. Occurrences of morphospecies on each substrate type was recorded in each transect image. The cover of epibenthic megafauna (m^2) was measured on-screen with Image J© software, by tracing the surfaces covered by the sessile and motile fauna visible in each transect image. We



included fauna with low motility (demersal fishes, decapods, holothurians), completely passive taxa, those swimming slowly over the bottom, as well as fauna exhibiting no reaction to ROV motion or lights (Lorance and Trenkel, 2006). Several studies that compared ROV observations with sampling methods, have revealed that estimations of the presence and/or abundance of motile megafauna, particularly fishes, decapod crustaceans and mollusks, are more accurate based on imagery than sampling, since the mobile fauna tend to escape during sampling (Spanier et al., 1994; Lorance and Trenkel, 2006; Cuvelier et al., 2012; Gates et al., 2012; Porteiro et al., 2013; Ayma et al., 2016). Moreover, imagery analysis has a high accuracy in assessing surface areas, epibenthic faunal coverage and the presence of associated fauna in different habitats, such as cold-water corals (Guinan et al., 2009; Cuvelier et al., 2012; Du Preez and Tunnichliffe, 2012). Therefore, coverage (m²) of substrata also was estimated for each transect image using Image J© software.

Habitat was visually classified on the basis of substrate type (soft and hard) (Greene et al., 1999; van den Beld et al., 2017) and its structural complexity followed the rugosity criteria (Ferrari et al., 2016; Storlazzi et al., 2016; De la Torre et al., 2018). For fine-scale habitat characteristics, we assigned seabed sub-habitats based on their composition (e.g., soft sediments and rocky outcrops), structure-forming organisms (e.g., corals,

sponges and oyster aggregations that are used by other species as substrate for attachment or feeding) (Buhl-Mortensen et al., 2010) and associated biological assemblages (Greene et al., 1999). Environmental variables (depth, temperature, salinity and DO) and ROV location data (geographic coordinates) registered during dive D347 were coupled to each video transect image.

Statistical Analyses

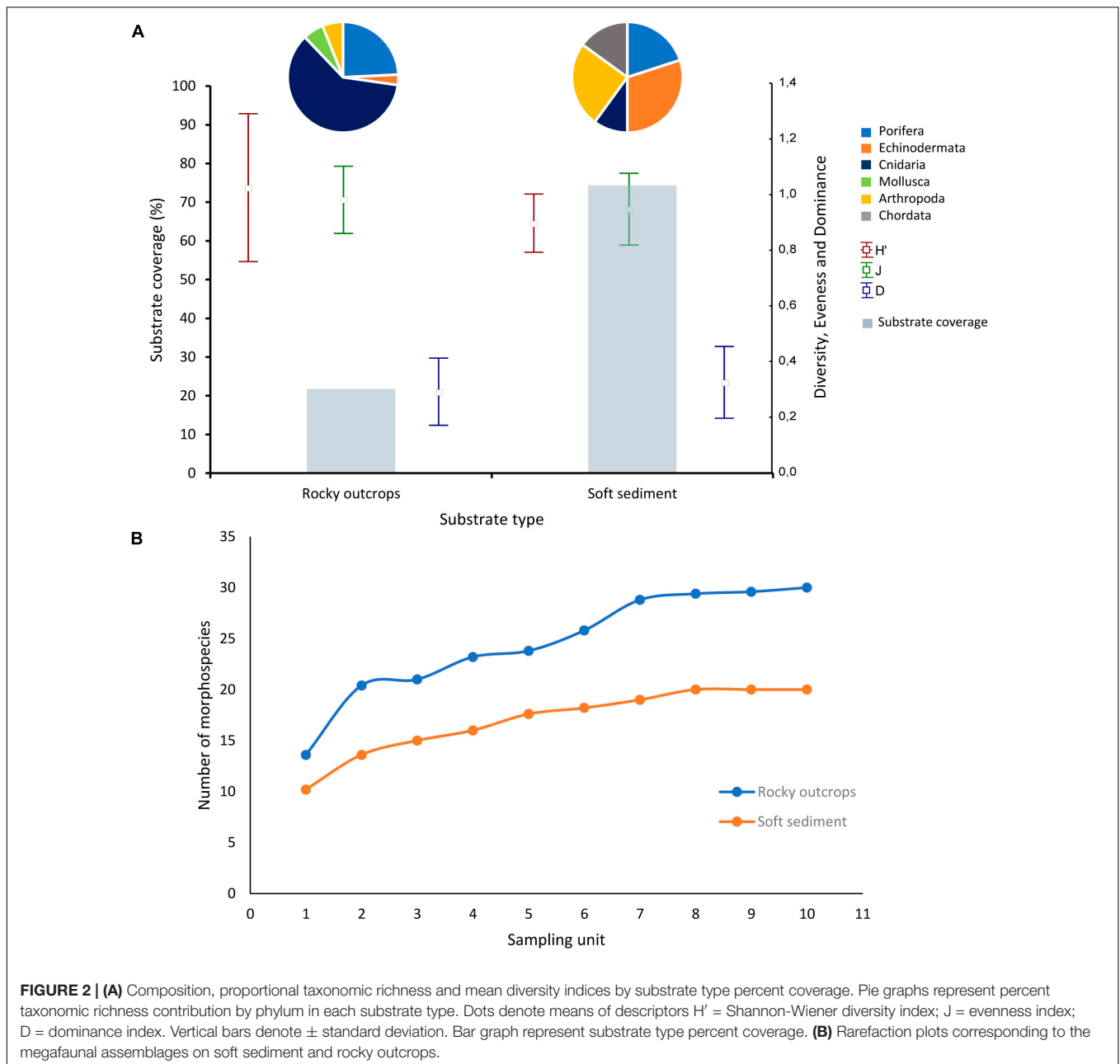
To assess the adequacy of megabenthos sampling, we plotted species-area curves following criteria from several studies (Estacio, 1996; Krebs, 1999; Bianchi et al., 2004; Underwood,

TABLE 1 | Transects performed with the ROV *Doc Ricketts* during 2012 Gulf of California Expedition.

Transect No.	Depth (m)	Number of images sampled	Distance covered (m)	Total area (m ²)
1	990.0–984.5	24	50.0	15.9
2	984.3–940.8	62	128.8	41.4
3	940.2–890.7	79	164.5	50.9
4	889.9–848.6	35	76	20.19
Total		200	419.3	128.39

TABLE 2 | Taxonomic list in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin (849–990 m) inhabiting soft and hard substrate.

Phylum	Class	Order	Family	Genus/Morphospecies		
Porifera				sp1(Porifera)		
				sp2(Porifera)		
				sp3(Porifera)		
				sp4(Porifera)		
				sp5(Porifera)		
				sp6(Porifera)		
				sp7(Porifera)		
				sp8(Porifera)		
				sp9(Porifera)		
				sp10(Porifera)		
				sp11(Porifera)		
				sp34(Porifera)		
	Echinodermata	Asteroidea			sp1(Asteroidea)	
					sp2(Asteroidea)	
				sp3(Asteroidea)		
				sp4(Asteroidea)		
Ophiuroidea				sp1(Ophiuroidea)		
				sp10(Ophiuroidea)		
Cnidaria		Holothuroidea	Elasipodida	Laetmogonidae	<i>Pannychia</i> Théel, 1882	
					sp1 (Cnidaria)	
		Anthozoa	Actiniaria			sp1(Actiniaria)
						sp2(Actiniaria)
					sp3(Actiniaria)	
					sp4(Actiniaria)	
					sp7(Actiniaria)	
					<i>Actinoscyphia</i> Stephenson, 1920	
			Ceriantharia			sp1(Ceriantharia)
						sp2(Ceriantharia)
			Pennatulacea			sp1(Pennatulacea)
			Antipatharia			sp1(Antipatharia)
						sp2(Antipatharia)
						sp3(Antipatharia)
				sp4(Antipatharia)		
				sp5(Antipatharia)		
				sp6(Antipatharia)		
			Antipathidae	<i>Stichopathes</i> Brook, 1889		
		Alcyonacea		sp1(Alcyonacea)		
				sp2(Alcyonacea)		
				sp3(Alcyonacea)		
			Primnoidae	<i>Narella</i> Gray, 1870		
Mollusca	Bivalvia	Hexacorallia	Corallimorphidae	sp1(Corallimorphidae)		
		Ostreida	Pectinidae	sp1(Pectinidae)		
				sp2(Pectinidae)		
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda		sp1(Arthropoda)		
				sp1(Decapoda)		
				sp2(Decapoda)		
				Galatheidae		
					sp1(Galatheidae)	
					sp3(Galatheidae)	
Chordata	Actinopterygii	Gadiformes	Chirostylidae	<i>Gastroptychus</i> Caullery, 1896		
			Lithodidae	<i>Paralomis</i> White, 1856		
			Macrouridae	sp1(Macrouridae)		
				sp2(Macrouridae)		
			Lophiiformes		Ogcocephalidae	<i>Dibranchus</i> Peters, 1876



2006; Bakus, 2007; Clark et al., 2012). Species accumulation curves included data from all extracted images from transects T1 and T2, removing all species that appeared only once among all images. We repeated species accumulation curves for an area of soft sediment (where no rocks were present) between a field of rocky outcrops on soft sediment. A minimum sampling area (with a mean of $0.7 \text{ m}^2/\text{image}$) was defined as the number of images (selected randomly) analyzed before no new taxa were added with an additional image sampled. The minimum sampling area determined for the area of rocky outcrops was 14 m^2 , corresponding to 20 video images. For sediment dominated habitat, the minimum sampling area was 7 m^2 or 10 benthic images. Sample size for comparisons between

rocky outcrops and soft sediment were then standardized to 20 benthic images (with a mean of $0.7 \text{ m}^2/\text{image}$) and $n = 10$. Images for integrate samples were selected randomly. Sample size for comparisons between OMZ zones were standardized to 20 benthic images (selected randomly and with a mean of $0.7 \text{ m}^2/\text{image}$) and $n = 3$ for each OMZ zone.

Morphospecies rarefaction curves (Sanders, 1968) were obtained using the Biodiversity Professional® V.2 program and plotted per rocky outcrops and soft sediment. The cover data for each morphospecies at the two substrata (soft sediment and rocky outcrops) in each sample was used to calculate diversity indices. Diversity and related indices were estimated with the Biodiversity Professional® V.2 program. Shannon-Wiener diversity index is

TABLE 3 | Environmental variables recorded near the seafloor during the ROV dive D347 in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin.

Dive	Depth (m)	Temperature (°C)	Salinity(psu)	Bottom-water DO (mL L ⁻¹)
D347	849–990	4.920–4.480	34.536–34.547	0.135–0.200

herein expressed as:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (P_i)(\log(10) P_i)$$

The evenness index is expressed as:

$$J = \frac{H'}{H' \max}$$

The dominance index was calculated as the complement of evenness:

$$D = 1 - J$$

A Shannon-Wiener diversity index was calculated for each sample and the results pooled by soft sediment and rocky outcrops. Means and standard deviations were plotted. To test for differences in Shannon-Wiener diversity index between soft sediment and rocky outcrops, we used a Kruskal–Wallis non-parametric analysis of variance. Kruskal–Wallis test was performed with software Statistica© V.8.

Redundancy analysis (RDA) was used to assess environmental factors that were most correlated with changes in the composition of benthic assemblages. This analysis was performed in R studio software. A Hellinger transformation was applied to morphospecies cover data for images (Borcard et al., 2011; Legendre and Legendre, 2012). Environmental variables (substrate, depth, temperature, salinity and bottom-water dissolved oxygen) were log-transformed and then standardized to a zero mean to obtain a z-scores data matrix (Borcard et al., 2011). Water mass was interpreted on the basis of depth, temperature and salinity gathered during the survey and those from the published hydrology of the region (Álvarez-Borrego and Schwartzlose, 1979; Lavín and Marinone, 2003; Álvarez-Borrego, 2010).

RESULTS

Benthic Megafaunal Composition

A total of 200 transect images were selected from the video transect recordings to be used for benthic megafauna and substrate analyses. The video sequences covered a depth range from 849 to 990 m and a linear distance of 0.419 km that include soft sediments with no visible rocks and a field of rocky outcrops on soft sediment. A total of 53 benthic taxa (or morphospecies) belonging to 6 phyla (Porifera, Echinodermata, Cnidaria, Mollusca, Arthropoda and Chordata) were identified in the analysis (Table 2). 12 sponges morphospecies, 7 echinoderm morphospecies, 22 cnidarian morphospecies, 2 bivalve morphospecies, 7 crustaceans morphospecies and 3

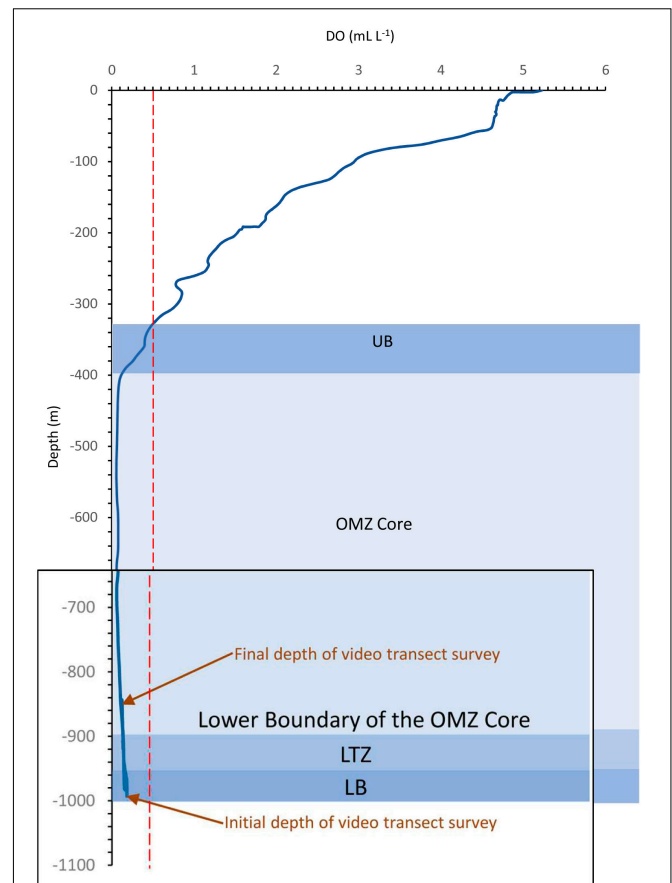


FIGURE 3 | Dissolved oxygen profile during dive D347 in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin. Oxygen minimum zone (OMZ) where dissolved oxygen (DO) is < 0.5 mL L⁻¹; red dotted line represents the limit where DO = 0.5 mL L⁻¹; LB = lower OMZ boundary; LTZ = lower OMZ transitional zone; UB = upper boundary of the OMZ. Note the magnifying over OMZ survey zones.

Actinopterygii morphospecies. Cnidaria was the most diverse phylum with 22 morphospecies including structure-forming cold-water corals (CWC's) (e.g., antipatharians, zoanthids and alcyonarians) (Table 2).

Physical Environment

The substrate along the survey was dominated by soft sediment that constituted 74.4% of the total area analyzed in all benthic images (Figure 2A). Rocky outcrops covered 25.6% of the total sampled area (Figure 2A).

Environmental sensors documented variation in near-bottom temperature ($T = 4.920\text{--}4.480^\circ\text{C}$) and salinity ($S = 34.536\text{--}34.547$) during ROV dive D347 (Table 3). These data indicates the influence of the Pacific Intermediate Water between 1200 and 500 m depth (Álvarez-Borrego and Schwartzlose, 1979; Álvarez-Borrego, 2010; Páez-Osuna et al., 2016) in the study area. DO levels were very low ($\text{DO} < 0.5 \text{ mL L}^{-1}$) in the OMZ at these depths (Table 3). Changes in DO levels across this depth range allowed us to identify zonation in the OMZ, including the

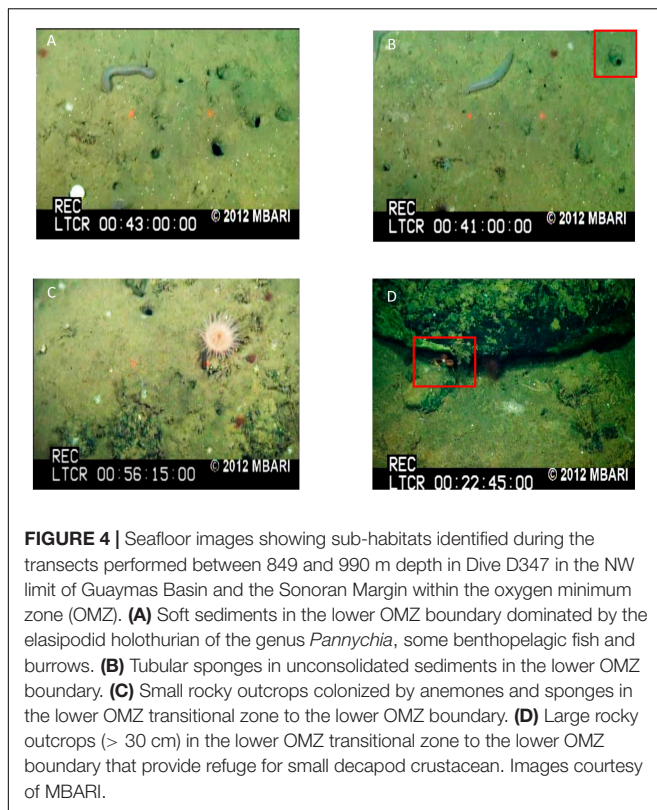


FIGURE 4 | Seafloor images showing sub-habitats identified during the transects performed between 849 and 990 m depth in Dive D347 in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin within the oxygen minimum zone (OMZ). **(A)** Soft sediments in the lower OMZ boundary dominated by the elapsipodid holothurian of the genus *Pannychia*, some benthopelagic fish and burrows. **(B)** Tubular sponges in unconsolidated sediments in the lower OMZ boundary. **(C)** Small rocky outcrops colonized by anemones and sponges in the lower OMZ transitional zone to the lower OMZ boundary. **(D)** Large rocky outcrops (> 30 cm) in the lower OMZ transitional zone to the lower OMZ boundary that provide refuge for small decapod crustacean. Images courtesy of MBARI.

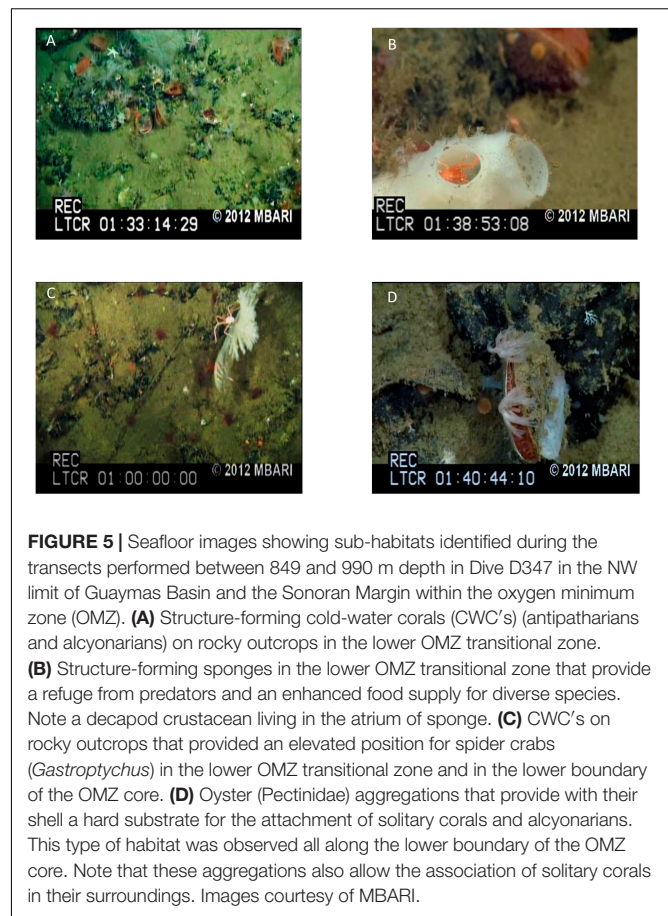


FIGURE 5 | Seafloor images showing sub-habitats identified during the transects performed between 849 and 990 m depth in Dive D347 in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin within the oxygen minimum zone (OMZ). **(A)** Structure-forming cold-water corals (CWC's) (antipatharians and alcyonarians) on rocky outcrops in the lower OMZ transitional zone. **(B)** Structure-forming sponges in the lower OMZ transitional zone that provide a refuge from predators and an enhanced food supply for diverse species. Note a decapod crustacean living in the atrium of sponge. **(C)** CWC's on rocky outcrops that provided an elevated position for spider crabs (*Gastroptychus*) in the lower OMZ transitional zone and in the lower boundary of the OMZ core. **(D)** Oyster (*Pectinidae*) aggregations that provide with their shell a hard substrate for the attachment of solitary corals and alcyonarians. This type of habitat was observed all along the lower boundary of the OMZ core. Note that these aggregations also allow the association of solitary corals in their surroundings. Images courtesy of MBARI.

lower boundary of the OMZ core (849–901 m), the lower OMZ transitional zone (LTZ) (901–954 m), and the lower boundary (LB) of OMZ (955–990 m) (**Figure 3**).

Fine-Scale Habitat Characterization

Images analysis showed in the fine scale the presence of ten distinct sub-habitats associated to rocky outcrops and soft sediments (**Figures 4, 5** and **Table 4**). Rocky outcrops typically had more structure-forming taxa such as CWC's and sponges which provide a variety of habitats for decapod crustaceans (*Gastroptychus*) and other alcyonarians (Primnoidae). In comparison, the diversity of sub-habitats decreased considerably in soft sediment habitats (**Figures 4, 5** and **Table 4**).

Mega faunal Patterns Among Major Habitat

Taxonomic richness was greater in rocky outcrops (33 taxa, including structure-forming organisms), than on soft sediment (20) (**Table 5**). The morphospecies list in table showing the occurrence of each morphospecies in each substrate is shown in **Table 5**. Structure-forming organisms (corals, sponges and oyster aggregations) were common on rocky outcrops and providing additional substrata for a variety of taxa such as sponges, ophiuroids, decapod crustaceans, alcyonarians, and corallimorpharians (**Table 5**). The variety of sponge morphotypes that occurred on rocky outcrops including amorphous, tubular and clavate, whereas sponges morphotypes occurring on soft sediments were tubular and clavate.

The composition of mega faunal assemblages differed among rocky outcrops and soft sediment (**Figure 2A** and **Table 6**). Cnidaria (particularly diverse habitat-forming CWC's species) and Porifera were far more diverse on rocky outcrops, whereas Echinodermata and Arthropoda had peak taxonomic richness on soft sediment (**Figure 2A** and **Table 5**).

Relative coverage of epibenthic mega fauna taxa was greater on rocky outcrops (68.8%) where Cnidaria, Mollusca and Porifera dominated, compared to soft sediment (31.2%) where Echinodermata and Arthropoda were most dominant (**Figure 6A**). Taxa that contributed to differences among the total coverage on rocky outcrops were structure-forming organisms such as CWC's, oyster aggregations and sponges, whereas a sea cucumber (*Pannychia* sp.) and galatheids dominated soft sediment (**Figure 6A**). The dominant sponge morphotypes on rocky outcrops and soft sediments were clavate (**Table 7**).

Morphospecies rarefaction curves for rocky outcrops showed a general tendency to increase above the soft substrate curve (**Figure 2B**). These graphic results are in agreement with the significant differences (Kruskal–Wallis, $H_{(1;19)} = 6.4123$; $p = 0.0113$) of mean Shannon–Wiener diversity index (H') observed between rocky outcrops and soft sediment (**Table 6**). The mean Shannon–Wiener diversity index for rocky outcrops ($H' = 0.8$) was higher than measured for the mega faunal assemblages on soft sediment ($H' = 0.7$) (**Figure 2A** and **Table 6**).

TABLE 4 | Fine-scale epibenthic habitat characterization.

Habitat	Sub-habitat	Depth range (m)	DO zone	Associated biological assemblages
Soft sediment	Soft sediment	967–990	LB	elasipodid holothurian of the genera <i>Pannychia</i> , ceriantharians, tubular sponges, some benthopelagic fish and characterized by burrow areas of a possible arthropod
Rocky outcrops	Tubular sponges in soft sediment	967–990	LB	
	Small rocky outcrops	849–968	LB/LTZ	anemones and sponges attached to the surface
	Large rocky outcrops (> 30 cm)	849–968	LB/LTZ	small decapod crustaceans that live under these rocks
	Antipatharians and alcyonarians on rocky outcrops	849–968	LTZ	fauna in their surroundings like sponges, galatheids, sea stars, among others.
	Oyster aggregations on rocky outcrops	849–968	Lower Boundary of the OMZ core/LTZ	solitary corals and sponges in their surroundings
	Sponges on rocky outcrops	849–968	Lower Boundary of the OMZ core/LTZ	galatheids in their surroundings
	Antipatharians and alcyonarians that provide a hard substrate for an elevated position of other species	849 to 901	Lower Boundary of the OMZ core/LTZ	specimens of <i>Gastroptychus</i> sp., <i>Narella</i> sp. and ophiuroids on the surface of habitat-forming species
	Sponges that provide a refuge for predation and an enhanced food supply for other fauna	849 to 901	LB	decapod crustaceans living in the atrium of sponges
Shells of oyster aggregations that provide hard substrate for the attachment of other fauna	849 to 901	Lower Boundary of the OMZ core/LTZ	anemones, solitary corals and alcyonarians attached to the shell of oyster (Pectinidae) aggregations.	

There were no significant differences in the mean evenness index (Kruskal–Wallis, $H_{(1;19)} = 0.1667$; $p = 0.6831$) or mean dominance index (Kruskal–Wallis, $H_{(1;19)} = 0.1667$; $p = 0.6831$) of megafaunal assemblages among substrata (Figure 2A).

Megafaunal Patterns and DO

Taxonomic richness in the LTZ and in the lower boundary of the OMZ core was greater than in the LB (Table 8). Taxonomic richness within the LB decreased with decreasing DO conditions and where soft sediments dominated. Although the taxonomic richness of OMZ assemblages varied with DO, their taxonomic composition showed little variation among OMZ zones (Figure 7). Cnidaria, Porifera, Echinodermata and Arthropoda were the most diverse taxa through all three OMZ zones (Figure 7).

Megafaunal Composition and Environmental Variables

The RDA analysis indicated that 21.15% of the variation in megafaunal abundance was explained by environmental variables (substrata type, depth, temperature, salinity and DO). A permutation test (with 999 permutations) indicated that global model ($p = 0.001$) was significant. Environmental variables that explained the most megafaunal variation were substrate type (18.4%), depth (1.14%) and temperature (0.9%). Salinity (0.45%) and DO (0.3%) were less important factors to explain the megafaunal composition variance. The triplot (Figure 6B) showed that substrate type, temperature and depth were correlated with megafaunal morphospecies. As illustrated by the

triplot in Figure 6B, most morphospecies are bunched together with short projections at the centroid oriented toward rocky outcrops, temperature and soft sediment, but away from most of the environmental variables. We interpret this to indicate that megafaunal patterns are related to multiple explanatory variables.

DISCUSSION

The principal aim of our study was to document variation in the diversity and composition of epibenthic megafauna in relation to DO and habitat characteristics at bathyal depths from 849 to 990 m in the Guaymas Basin in the GoC. Our data indicates a diverse fauna of Cnidaria, Porifera, Arthropoda and Echinodermata common on rocky outcrops and soft sediments in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin. Similarly, in the southern to central region of the Gulf (between 438 and 3747 m depth) Hinojosa-Corona (2014) found a diverse fauna of antipatharians, gorgonians and sponges on scarps and other deep-sea hard bottoms habitats. Patterns of benthic megafaunal diversity in littoral and intertidal zones in the GoC have been widely reported in relation to habitat and substrate type (Brusca and Hendrickx, 2010). These patterns are little known in the GoC at > 200 m depth, particularly for hard bottom habitats that are not easily sampled using traditional methods.

This study spans a narrow bathymetric range (849–990 m) where a strong gradient in DO levels occurred and crosses distinct OMZ zones defined on the basis of DO criteria (Hendrickx, 2006; Hendrickx and Serrano, 2014; Papiol and Hendrickx, 2016) for the southern and central regions in the GoC. We observed a great

TABLE 5 | Rocky outcrops and soft sediment morphospecies in the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin (849–990 m).

Phylum	Morphospecies	Rocky outcrops	Soft sediment
Porifera	sp1(Porifera)	0	1
	sp2(Porifera)	0	1
	sp3(Porifera)	0	1
	sp4(Porifera)	1	0
	sp5(Porifera)	0	1
	sp6(Porifera)*	1	0
	sp7(Porifera)*	1	0
	sp8(Porifera)*	1	0
	sp9(Porifera)	1	0
	sp10(Porifera)	1	0
	sp11(Porifera)	1	0
Echinodermata	sp34(Porifera)	1	0
	sp1(Asteroidea)	0	1
	sp2(Asteroidea)	0	1
	sp3(Asteroidea)	0	1
	sp4(Asteroidea)	0	1
	sp1(Ophiuroidea)	0	1
Cnidaria	sp10(Ophiuroidea)*	1	0
	<i>Pannychia</i> Théel, 1882	0	1
	sp1(Cnidaria)	1	0
	sp1(Actiniaria)	1	0
	sp2(Actiniaria)	1	0
	sp3(Actiniaria)	1	0
	sp4(Actiniaria)	1	0
	<i>Actinia</i> Linnaeus, 1767	1	0
	<i>Actinoscyphia</i> Stephenson, 1920	1	0
	sp1(Ceriantharia)	0	1
	sp2(Ceriantharia)	0	1
	sp1(Pennatulacea)	1	0
	sp1(Antipatharia)	1	0
	sp2(Antipatharia)	1	0
	sp3(Antipatharia)	1	0
	sp4(Antipatharia)	1	0
	sp5(Antipatharia)	1	0
	sp6(Antipatharia)	1	0
	<i>Stichopathes</i> Brook, 1889	1	0
	sp1(Alcyonacea)	1	0
sp2(Alcyonacea)	1	0	
sp3(Alcyonacea)*	1	0	
<i>Narella</i> Gray, 1870*	1	0	
sp1(Corallimorphidae)*	1	0	
Mollusca	sp1(Pectinidae)	1	0
	sp2(Pectinidae)	1	0
Arthropoda	sp1(Arthropoda)	0	1
	sp1(Decapoda)	0	1
	sp2(Decapoda)*	1	0
	sp1(Galatheidae)	0	1
	sp3(Galatheidae)	0	1
	<i>Gastroptychus</i> Caullery, 1896*	1	0
<i>Paralomis</i> White, 1856	0	1	
Chordata	sp1(Macrouridae)	0	1
	sp2(Macrouridae)	0	1
	<i>Dibranchus</i> Peters, 1876	0	1
	Total	33	20

0 = Absence; 1 = Presence. *Morphospecies observed also using structure-forming organisms as substrate.

taxonomic richness through the LTZ across an area with rocky outcrops. This megafaunal pattern observed is different to that reported in other OMZs where they are characterized by a great abundance of a few species (Levin et al., 2000; Gooday et al., 2010; Papiol and Hendrickx, 2016). For instance, previous studies conducted in the southeast GoC, showed that soft sediments between 800 and 1000 m depth in the LTZ were dominated by a galatheid (*Munidopsis depressa*) (Papiol and Hendrickx, 2016). In Volcano 7 in the eastern tropical Pacific, the Oman margin in the Arabian Sea, and off central California, was observed high densities of crustaceans and echinoderms near the LB of the OMZ (Levin, 2003). DO appears to be an important factor that controls the diversity in the core regions of OMZs (Levin and Gage, 1998; Gooday et al., 2010). However, as DO starts to rise below the OMZ core and the potential stress related to hypoxia diminishes, other environmental factors could influence on diversity patterns (Levin and Gage, 1998; Levin, 2003; Gooday et al., 2010; Papiol and Hendrickx, 2016). Among these factors, hard substrate in the LTZ where food is not a limiting factor could allow the colonization of species (e.g., filter and suspension feeders) that already tolerate hypoxic conditions, resulting in an increase of taxonomic richness.

On the other hand, low taxonomic richness of megabenthic fauna was observed at depths with reduced DO and greater cover of soft sediment in the LB of the OMZ. Several studies in this region (Méndez, 2007; Zamorano et al., 2007; Zamorano and Hendrickx, 2012; Hendrickx and Serrano, 2014; Hinojosa-Corona, 2014; Hendrickx et al., 2016; Papiol and Hendrickx, 2016) have reported that the OMZ is coupled closely to the diversity, composition, abundance and distribution of megafauna inhabiting the water column and the benthos. Differences in the tolerances of megafauna to OMZ conditions very likely influence the shift in the species composition of communities in the LTZ (Levin, 2003; Gooday et al., 2010). However, it should be noted that in our study the distribution of a field of soft sediments with no visible rocks overlaps almost totally with the LB of the OMZ. Under these conditions, the influence of the OMZ on the composition of the megafauna is hard to interpret and our results are limited by the collinearity of substrate and DO.

We found that environmental variables under study are responsible for some of the megafaunal variation. Although, the global model explain only 21.15% of the faunal variation, this result is consistent with variation explained by environmental variables in a study realized in Seco de los Olivos seamount (De la Torre et al., 2018). However, our model results are probably related somewhat to the spatial scale of the sampling and collection of environmental variables. We speculate that on a larger environmental scale (e.g., if the transects crossed all zones of the OMZ and more), the role of environmental factors may have been larger.

Our results indicate that variation in megafaunal composition was mostly explained by substrate type. Thus, substrate characteristics very likely play a key role in regulating community patterns. The composition of megafaunal assemblages on rocky outcrops differed from those on soft sediments. We found an abundant and diverse fauna of CWC's (antipatharians, alcyonarians) and sponges, attached to volcanic rocky outcrops

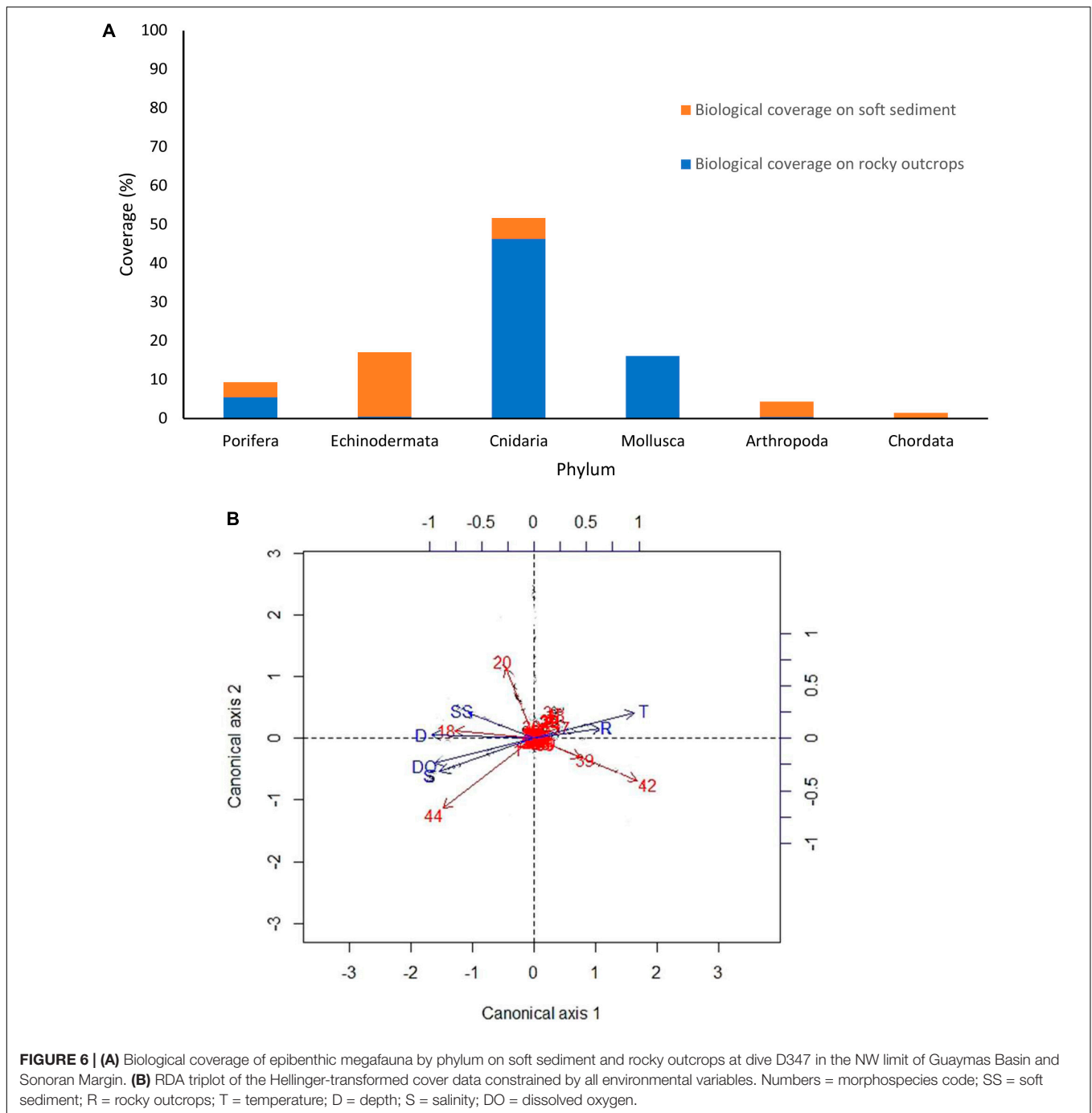


FIGURE 6 | (A) Biological coverage of epibenthic megafauna by phylum on soft sediment and rocky outcrops at dive D347 in the NW limit of Guaymas Basin and Sonoran Margin. **(B)** RDA triplot of the Hellinger-transformed cover data constrained by all environmental variables. Numbers = morphospecies code; SS = soft sediment; R = rocky outcrops; T = temperature; D = depth; S = salinity; DO = dissolved oxygen.

through the LTZ and LB of OMZ. Hard substrate within an OMZ are often formed by materials such as phosphorite, carbonate and volcanic materials (Levin et al., 2010). In comparison, studies realized in the seamount Volcano-7 in the eastern Pacific that protrude into the OMZ have shown a dense aggregation of sponges and serpulid polychaetes attached to basalt substrate and manganese crust (Gooday et al., 2010). Several studies of benthic megafauna have also reported higher species richness on hard substrata than on soft sediments. Canyons in the Gulf of Gioia (Pierdomenico et al., 2016;

van den Beld et al., 2017; De la Torre et al., 2018), the Bay of Biscay (800–1200 m) as well as in the seamount Seco de los Olivos (< 700 m) are sites where hard substrata (including structure-forming organisms) were shown to have higher species richness and diversity than soft sediments. Here, the higher diversity, taxonomic richness and cover of megafauna that we observed on rocky outcrops was because the species associated with hard substrate occur attached to the surface of rocky outcrops and structure-forming organisms, within or around the three-dimensional complex structures constituted by rocky outcrops

TABLE 6 | Shannon-Wiener diversity index (H'), evenness (J) and dominance calculated for each sample and per substrate.

Sample ID	Rocky outcrops			Soft sediment		
	H'	J	D	H'	J	D
1	0.282	0.937	0.063	0.660	0.66	0.34
2	–	–	–	0.554	0.656	0.344
3	0.817	0.856	0.144	0.664	0.596	0.404
4	0.817	0.785	0.215	0.689	0.689	0.311
5	0.916	0.761	0.239	0.704	0.676	0.324
6	0.907	0.723	0.277	0.751	0.787	0.213
7	0.94	0.82	0.18	0.878	0.878	0.122
8	0.779	0.68	0.32	0.746	0.826	0.174
9	0.988	0.759	0.241	0.687	0.882	0.118
10	0.803	0.617	0.383	0.718	0.795	0.205
\bar{x}	0.805	0.771	0.229	0.705	0.745	0.256
σ	0.209	0.095	0.095	0.082	0.101	0.101

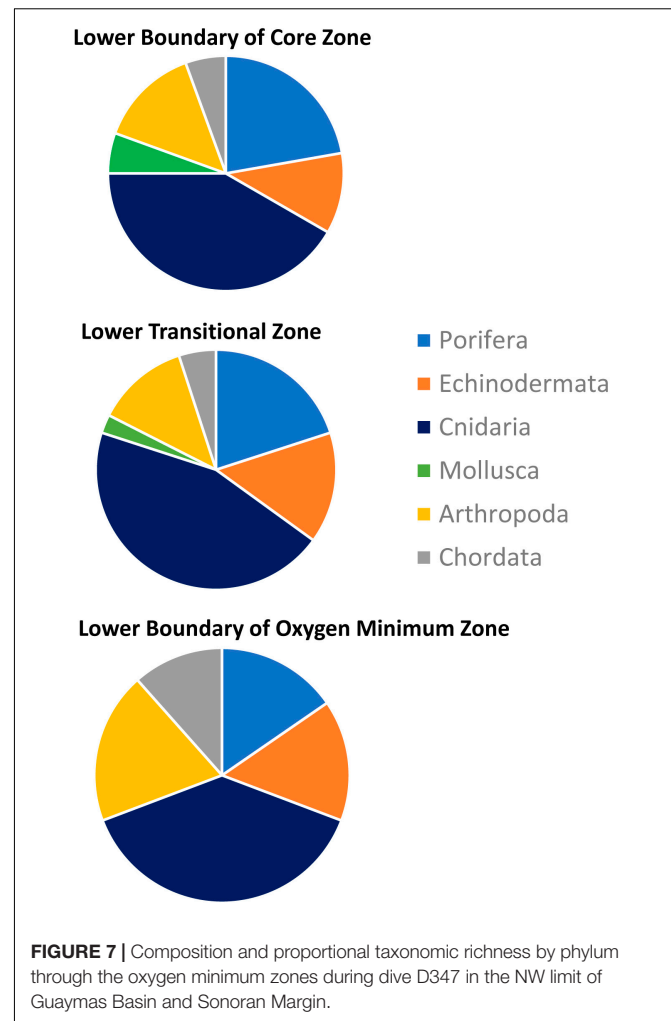
TABLE 7 | Composition of sponge morphotypes found at the NW limit of Guaymas Basin and the Sonoran Margin (849–990 m).

Substrate type	Amorphous (mean coverage \pm SD) (m^2) $n = 10$	Clavate (mean coverage \pm SD) (m^2) $n = 10$	Tubular (mean coverage \pm SD) (m^2) $n = 10$
Rocky outcrops	0.018 \pm 0.040	0.044 \pm 0.072	0.011 \pm 0.017
Soft sediment	0	0.022 \pm 0.018	0.016 \pm 0.036

TABLE 8 | Taxonomic richness by OMZ strata and its dissolved oxygen concentration range.

Phylum	Lower boundary of the OMZ core (DO < 0.15 ml L ⁻¹ ; Depth = 849–901 m); $n = 3$	L TZ (DO = 0.15 - 0.18 ml L ⁻¹ ; Depth = 901–954 m); $n = 3$	LB (DO > 0.18–0.5 mL/L ⁻¹ ; Depth = 955–990 m); $n = 3$
Porifera	8	8	4
Echinodermata	4	6	4
Cnidaria	15	18	10
Mollusca	2	1	0
Arthropoda	5	5	5
Chordata	2	2	3
Total	36	40	26

and habitat-forming organisms and in crevices. More species were also recorded on soft sediment between rocks. Habitats with hard substrate and three-dimensional complex structures, generally supported a higher epibenthic megafauna diversity in comparison with more uniform substrate habitats, such as soft bottom plains (Schlacher et al., 2007; Buhl-Mortensen et al., 2012; Rowden et al., 2016; Åström et al., 2018). Structural habitat complexity was positively related to the local species diversity of sessile and mobile species (Buhl-Mortensen et al., 2010; Matias et al., 2010; Bartholomew et al., 2016; Ferrari et al., 2016; Storlazzi et al., 2016). The underlying substratum and habitat-forming organisms provide a significant proportion of three-dimensional



habitat in marine communities (Ferrari et al., 2016). Numerous studies have documented that structure-forming organisms such as sponges and CWC's play a key structural and functional role in the marine benthos, because they can modified physical properties of the sea floor and influence composition, abundance and distribution of epibenthic megafauna (Schlacher et al., 2007; Beazley et al., 2013; Howell et al., 2016; Huvenne et al., 2016; van den Beld et al., 2017; Kazanidis et al., 2019).

Taxa identified in the NW limit of Guaymas basin and Sonoran Margin span several trophic levels including filter and suspension feeders, deposit feeders and carnivorous benthophages (Sokolova, 2000). Among filter-feeding fauna we found that clavate sponge morphotypes were dominant on rocky outcrops and soft sediment habitats. These results are different to the results found by Kazanidis et al. (2019) in the northeast Atlantic (~500 m depth), where sponges aggregations on rock and sand substrate were mainly composed of massive and flabellate sponges. Several studies have shown that environmental and anthropogenic factors, such as hydrography or trawling respectively, have an influence in the sponge morphotypes inhabiting in an specific area (Cryer et al., 2008;

Kazanidis et al., 2019). For example, a study realized by Bell and Barnes (2000) showed that encrusting forms were more abundant on high flow areas. At a local scale the morphology of structure-forming organisms can also vary with local hydrodynamic patterns and create microhabitats differing in flow and the transport or settlement of particles (Buhl-Mortensen et al., 2010). Furthermore, the evolutionary origin of the fauna may account for the differences observed. Most invertebrate fauna of the Gulf of California were derived from the Caribbean Sea, the temperate shores of California and from the tropical Indo-west Pacific (Brusca and Hendrickx, 2010).

The findings of this study support the hypothesis that taxonomic richness in the NW limit of Guaymas Basin are highest in rocky benthic habitats with the greatest structural complexity in comparison with soft sediment habitats, but also, we found that diversity, composition and cover of benthic megafauna vary among soft sediment and rocky outcrops.

In our study we found that depth and temperature were also important environmental factors related to variation in the composition of benthic megafauna as reported in other studies of the southern and central regions in the GoC (Hendrickx, 1996, 2006; Méndez, 2007; Zamorano et al., 2007; Zamorano and Hendrickx, 2012). However, multiple interacting factors ranging from hydrographic (DO, water masses) to food supply and interactions act in synergy with DO and substratum type to influence the structure of these communities.

CONCLUSION

The present study documented that diversity, taxonomic richness, composition and cover of benthic megafauna within the OMZs from 849 to 990 m depth in the NW limit of the Guaymas Basin varied among rocky outcrops and soft sediments. Variation in megafaunal composition was highly correlated with substrate type (rocky outcrops and soft sediments) depth and temperature. Salinity and DO had a minor role in explaining variation in the composition of megafaunal assemblages. We found high taxonomic richness through the LTZ across an area with rocky outcrops, in contrast with some previous reports from other OMZ habitats where a high abundance of few species has been observed. We documented that taxonomic richness diminished at depths with reduced DO in the LB of OMZ with increasing soft sediment cover, however, the relative influence on the observed pattern is limited by the collinearity of DO and substrate. Taxonomic richness and diversity of megabenthos in the NW limit of Guaymas Basin and Sonoran Margin were positively correlated with the increase in structural habitat complexity and heterogeneity of rocky outcrops and structure-forming organisms in the lower boundary of OMZ core and LTZ of the OMZ. These results broaden our understanding concerning the potential roles of substrate characteristics in the community composition of the deep-sea benthic megafaunal assemblages in the GOC and OMZs in general. Our results also contribute to the information required by decision-makers for Marine Protected Areas and design of habitats conservation.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The dataset analyzed for this study can be found in the UNINMAR repository at: <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10238>, <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10239>, <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10240>, <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10241>, <http://metadata.icmyl.unam.mx/handle/20.500.12201/10242>.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

PL-G coordinated the study, elaborated the manuscript, responsible for the integration of datasets, and carried out the analysis and results presented in this article. JB chief scientist of leg 3 of MBARI's 2012 Gulf of California Expedition, and responsible for data collection and editing of the manuscript. JG-G collaborated with the design of the method for video and images analysis, as well as the results analysis, and reviewed the manuscript. EE-B collaborated with the theoretical framework of the study, contributed as the international counterpart during the 2012 MBARI Gulf of California Expedition, assisted in the results analysis, and reviewed the manuscript.

FUNDING

This work was possible thanks to the financial support (Beca Nacional 345620/630445) of National Council for Science and Technology (CONACYT) of Mexico, Santander Universidades through the program "Jovenes Profesores e Investigadores 2018-1" and the David and Lucile Packard Foundation.

ACKNOWLEDGMENTS

This work was possible thanks to the shared metadata produced during the 2012 Gulf of California Expedition performed by Monterey Bay Aquarium Research Institute, and generous support from the David and Lucile Packard Foundation. We are also grateful to CONACyT and Santander Universidades for the doctoral grant to PL-G, for technical support to the UNINMAR at Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM and the Unidad de Informática Marina and the Instituto de Investigaciones Marinas de la Universidad de Cádiz. J. Yager, Research Associate, Department of Invertebrate Zoology, Smithsonian Institution edited English language.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2020.00154/full#supplementary-material>

REFERENCES

- Álvarez, F., Villalobos, J. L., Hendrickx, M. E., Escobar-Briones, E., Rodríguez-Almaraz, G., and Campos, E. (2014). Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 208–219. doi: 10.7550/rmb.38758
- Álvarez-Borrego, S. (2010). Physical, chemical and biological oceanography of the Gulf of California. *Gulf Calif. Biodivers. Conserv.* 400, 24–48.
- Álvarez-Borrego, S., and Schwartzlose, R. A. (1979). Water masses of the gulf of California. *Ciencias Mar.* 6, 43–63. doi: 10.7773/cm.v6i1.350
- Anderson, T. J., Nichol, S. L., Syms, C., Przeslawski, R., and Harris, P. T. (2011). Deep-sea bio-physical variables as surrogates for biological assemblages, an example from the Lord Howe Rise. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 58, 979–991. doi: 10.1016/j.dsr2.2010.10.053
- Åström, E. K. L., Carroll, M. L., Ambrose, W. G., Sen, A., Silyakova, A., and Carroll, J. L. (2018). Methane cold seeps as biological oases in the high-Arctic deep sea. *Limnol. Oceanogr.* 63, S209–S231. doi: 10.1002/lno.10732
- Ayma, A., Aguzzi, J., Canals, M., Lastras, G., Bahamon, N., Mecho, A., et al. (2016). Comparison between ROV video and Agassiz trawl methods for sampling deep water fauna of submarine canyons in the Northwestern Mediterranean Sea with observations on behavioural reactions of target species. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 114, 149–159. doi: 10.1016/j.dsr.2016.05.013
- Bakus, J. G. (2007). *Quantitative Analysis of Marine Biological Communities. Field Biology and Environment*. Hoboken, NJ: Jhon Wiley & Sons.
- Bartholomew, A., Hafezi, S. A., and Karimi, S. (2016). Effects of habitat complexity on the abundance, species richness and size of darkling beetles (Tenebrionidae) in artificial vegetation. *J. Arid Environ.* 129, 35–41. doi: 10.1016/j.jaridenv.2016.02.004
- Beazley, L. I., Kenchington, E. L., Murillo, F. J., and Sacau, M. (2013). of epibenthic megafauna in the Northwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 70, 1471–1490. doi: 10.1093/icesjms/fst124
- Bell, J. J., and Barnes, D. K. A. (2000). The influences of bathymetry and flow regime upon the morphology of sublittoral sponge communities. *J. Mar. Biol. Assoc.* 80, 707–718. doi: 10.1017/S0025315400002538
- Bianchi, C. N., Pronzato, R., Cattaneo-Vietti, R., Benedetti Cecchi, L., Morri, C., Pansini, M., et al. (2004). “Hard Bottoms,” in *Mediterranean Marine Benthos: A Manual of Methods for its Sampling and Study*, eds C. M. Gambi, and M. Dappiano, (Cham: Springer), 185–215.
- Bischoff, J. L., and Henyey, T. L. (1974). Tectonic elements of the central part of the Gulf of California. *Geol. Soc. Am. Bull.* 85, 1893–1904.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, L., and Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Berlin: Springer, doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Boury-Esnault, N., and Rützler, K. (1997). Thesaurus of sponge morphology. *Smithson. Librar.* 596, 1–55. doi: 10.5479/si.00810282.596
- Brusca, R. C., Findley, L. T., Hastings, P. A., Hendrickx, M. E., Torre-Cosio, J., and Van Der Heiden, A. M. (2005). *Macrofaunal Diversity in the Gulf of California. In Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico*. Oxford: Oxford University Press, 179–203.
- Brusca, R. C., and Hendrickx, M. E. (2008). *The Gulf of California Invertebrate Database: The Invertebrate Portion of the Macrofauna Golfo Database*. Available at: <http://www.desertmuseum.org/center/seaofcortez/database.php> (accessed September 14, 2018).
- Brusca, R. C., and Hendrickx, M. E. (2010). “Invertebrate biodiversity and conservation in the Gulf of California,” in *The Gulf of California Biodiversity and Conservation*, ed. R. C. Brusca, (Oxford: Oxford University Press), 72–95.
- Buhl-Mortensen, L., Buhl-Mortensen, P., Dolan, M. F. J., Dannheim, J., Bellec, V., and Holte, B. (2012). Habitat complexity and bottom fauna composition at different scales on the continental shelf and slope of northern Norway. *Hydrobiologia* 685, 191–219. doi: 10.1007/s10750-011-0988-6
- Buhl-Mortensen, L., Vanreusel, A., Gooday, A. J., Levin, L. A., Priede, I. G., Buhl-Mortensen, P., et al. (2010). Biological structures as a source of habitat heterogeneity and biodiversity on the deep ocean margins. *Mar. Ecol.* 31, 21–50. doi: 10.1111/j.1439-0485.2010.00359.x
- Clark, M. R., Consalvey, M., and Rowden, A. A. (2012). *Biological Sampling in the Deep Sea*. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, doi: 10.1002/ejoc.20120.0111
- Cryer, M., Hartill, B., and Shea, S. O. (2008). Modification of marine benthos by trawling?: toward a generalization for the deep ocean?? *Ecol. Soc.* 12, 1824–1839.
- Cuvellier, D., de Busserolles, F., Lavaud, R., Floch, E., Fabri, M. C., Sarradin, P. M., et al. (2012). Biological data extraction from imagery - How far can we go? A case study from the Mid-Atlantic Ridge. *Mar. Environ. Res.* 82, 15–27. doi: 10.1016/j.marenvres.2012.09.001
- Davies, C. E., Moss, D., and Hill, M. O. (2004). *EuNIS Habitat Classification Revised 2004. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity*. Denmark: European Environmental Agency.
- De la Torriente, A., Serrano, A., Fernández-Salas, L. M., García, M., and Aguilar, R. (2018). Identifying epibenthic habitats on the seco de los olivos seamount: species assemblages and environmental characteristics. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 135, 9–22. doi: 10.1016/j.dsr.2018.03.015
- Du Preez, C., and Tunnicliffe, V. (2012). A new video survey method of microtopographic laser scanning (MiLS) to measure small-scale seafloor bottom roughness. *Limnol. Oceanogr. Methods* 10, 899–909. doi: 10.4319/lom.2012.10.899
- Estacio, G. F. J. (1996). *Distribución Espacio-Temporal de las Comunidades Macrobentónicas del Sedimento en la Bahía de Algeciras. Implicaciones en la Evolución de la Calidad Ambiental del Medio Marino*. Dissertation's thesis, University of Sevilla, Sevilla, Spain.
- Ferrari, R., Bryson, M., Bridge, T., Hustache, J., Williams, S. B., Byrne, M., et al. (2016). Quantifying the response of structural complexity and community composition to environmental change in marine communities. *Glob. Chang. Biol.* 22, 1965–1975. doi: 10.1111/gcb.13197
- Figuerola Alborno, J. L. (2013). *Estudio tectono-estratigráfico de la cuenca transtensional en el Margen de Sonora frente al rift de Guaymas, Golfo de California*. 171. M.S. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gage, J. D., and Tyler, P. A. (1992). *Deep-Sea Biology: A Natural History of Organism at the Deep-Sea Floor*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Gates, A. R., Jones, D. O. B., and Cartes, J. E. (2012). In situ video observations of benthic megafauna and fishes from the deep eastern Mediterranean Sea off Egypt. *Afric. J. Mar. Sci.* 34, 215–222. doi: 10.2989/1814232X.2012.675121
- Gooday, A. J., Bett, B. J., Escobar, E., Ingole, B., Levin, L. A., Neira, C., et al. (2010). Habitat heterogeneity and its influence on benthic biodiversity in oxygen minimum zones. *Mar. Ecol.* 31, 125–147. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00348.x
- Greene, H. G., Yoklavich, M. M., Starr, R. M., O'Connell, V. M., Wakefield, W. W., Sullivan, D. E., et al. (1999). A classification scheme for deep seafloor habitats. *Oceanol. Acta* 22, 663–678. doi: 10.1016/S0399-1784(00)88957-4
- Guinan, J., Grehan, A. J., Dolan, M. F. J., and Brown, C. (2009). Quantifying relationships between video observations of cold-water coral cover and seafloor features in rockall trough, west of Ireland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 375, 125–138. doi: 10.3354/meps07739
- Hendrickx, M., Brusca, R., Cordero, M., and Ramírez, R. G. (2007). Marine and brackish-water molluscan biodiversity in the Gulf of California, Mexico. *Sci. Mar.* 71, 637–647. doi: 10.3989/scimar.2007.71n4637
- Hendrickx, M., Valentich-Scott, P., and Suárez-Mozo, N. (2016). Deep-water bivalve mollusks collected during the TALUD XV cruise off the west coast of the southern Baja California Peninsula, Mexico. *Biodivers. Data J.* 4, e8661. doi: 10.3897/BDJ.4.e8661
- Hendrickx, M. E. (1996). Habitats and biodiversity of decapod crustaceans in the SE Gulf of California, México. *Rev. Biol. Trop.* 44, 603–617.
- Hendrickx, M. E. (2006). Occurrence of a continental slope decapod crustacean community along the edge of the minimum oxygen zone in the south eastern Gulf of California. *Mexico. Belg. J. Zool.* 131, 95–110.
- Hendrickx, M. E., Salgado-Barragán, J., Toledano-Granados, A., and Cordero-Ruiz, M. (2014). Los moluscos (Pelecypoda, Gastropoda, Cephalopoda, Polyplacophora y Scaphopoda) recolectados en el SE del golfo de California durante las campañas SIPCO a bordo del B/O “El Puma”. *Elenco faunístico. Rev. Mex. Biodivers.* 85, 682–722. doi: 10.7550/rmb.43077
- Hendrickx, M. E., and Serrano, D. (2014). Effects of the oxygen minimum zone on squat lobster distributions in the Gulf of California, Mexico. *Cent. Eur. J. Biol.* 9, 92–103. doi: 10.2478/s11535-013-0165-6
- Hernández-Alcántara, P., Salas-de León, D. A., Solís-Weiss, V., and Monreal-Gómez, M. A. (2014). Bathymetric patterns of polychaete (Annelida) species

- richness in the continental shelf of the Gulf of California, Eastern Pacific. *J. Sea Res.* 91, 79–87. doi: 10.1016/j.seares.2014.04.012
- Hinojosa-Corona, A. (2014). “Explorando el mar de Cortés profundo,” in *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*, eds B. E. Mejía-Mercado, A. Hinojosa-Corona, and M. E. Hendrickx, (Ensenada: CICESE), 1–24.
- Howell, K. L., Piechaud, N., Downie, A. L., and Kenny, A. (2016). The distribution of deep-sea sponge aggregations in the North Atlantic and implications for their effective spatial management. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 115, 203–220. doi: 10.1016/j.dsr.2016.07.005
- Huvenne, V. A. I., Bett, B. J., Masson, D. G., Le Bas, T. P., and Wheeler, A. J. (2016). Effectiveness of a deep-sea cold-water coral Marine protected area, following eight years of fisheries closure. *Biol. Conserv.* 200, 60–69. doi: 10.1016/j.biocon.2016.05.030
- Jacobsen Stout, N., Kuhn, L., Lundsten, L., Schlining, B., Schlining, K., and Von Thun, S. (2015). *The Deep-Sea Guide (DSG). Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI)*. Available at: <http://dsg.mbri.org/dsg/home> (accessed September 14, 2018).
- Kazanidis, G., Vad, J., Henry, L. A., Neat, F., Berx, B., Georgoulas, K., et al. (2019). Distribution of deep-sea sponge aggregations in an area of multisectoral activities and changing oceanic conditions. *Front. Mar. Sci.* 6:163. doi: 10.3389/fmars.2019.00163
- Kluesner, J. (2011). *Marine Geophysical Study of Cyclic Sedimentation and Shallow Sill Intrusion in the Floor of the Central Gulf of California*. San Diego, CA: University of California.
- Krebs, C. (1999). *Ecological Methodology*, 2nd Edn. Amsterdam: Benjamin.
- Kurnosov, V., and Blinova, E. (2015). Hydrothermal alteration of sediments and compositional evolution of solutions in the Guaymas basin of the Gulf of California. *Dokl. Earth Sci.* 461, 217–220. doi: 10.1134/S1028334X15030149
- Laguionie-Marchais, C., Kuhn, L. A., Huffard, C. L., Ruhl, H. A., and Smith, K. L. (2015). Spatial and temporal variation in sponge spicule patches at Station M, northeast Pacific. *Mar. Biol.* 162, 617–624. doi: 10.1007/s00227-014-2609-1
- Lavin, M. F., and Marinone, S. G. (2003). “An overview of the physical oceanography of the gulf of California,” in *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*, eds O. U. Velasco-Fuentes, J. Sheinbaum, and J. L. Ochoa de la Torre, (Berlin: Kluwer Academic Publishers), 173–204. doi: 10.1007/978-94-010-0074-1_11
- Legendre, P., and Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology. Developments in Environmental Modeling*, 3rd Edn. Amsterdam: Elsevier.
- Levin, L. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 41, 1–45.
- Levin, L. A., Etter, R. J., Rex, M. A., Gooday, A. J., Smith, C. R., Pineda, J., et al. (2001). Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 51–93. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114002
- Levin, L. A., and Gage, J. D. (1998). Relationships between oxygen, organic matter and the diversity of bathyal macrofauna. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 45, 129–163. doi: 10.1016/S0967-0645(97)00085-4
- Levin, L. A., Gage, J. D., Martin, C., Lamont, P. A., Levin, J. D., Gage, L. A., et al. (2000). Macrobenthic community structure within and beneath the oxygen minimum zone, NW Arabian Sea. *Deep Res. II* 47, 189–226. doi: 10.1016/S0967-0645(99)00103-4
- Levin, L. A., Sibuet, M., Gooday, A. J., Smith, C. R., and Vanreusel, A. (2010). The roles of habitat heterogeneity in generating and maintaining biodiversity on continental margins: An introduction. *Mar. Ecol.* 31, 1–5. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00358.x
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., et al. (2007). The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.* 73, 1–26. doi: 10.1016/j.pocean.2007.01.013
- Lonsdale, P. (1989). “Geology and tectonic history of the Gulf of California,” in *The Eastern Pacific Ocean and Hawaii. The Geology of North America*, eds E. L. Winterer, D. M. Hussong, and R. W. Decker, (Boulder, CO: Geological Society of America), 499–521. doi: 10.1130/dnag-gna-n.499
- Lorance, P., and Trenkel, V. M. (2006). Variability in natural behaviour, and observed reactions to an ROV, by mid-slope fish species. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 332, 106–119. doi: 10.1016/j.jembe.2005.11.007
- Marshal, B., and Richer de Forges, B. (eds) (2004). *Tropical Deep-Sea Benthos*. Paris: Muséum national d’Histoire naturelle.
- Matias, M. G., Underwood, A. J., Hochuli, D. F., and Coleman, R. A. (2010). Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. *Ecology* 91, 1908–1915. doi: 10.1890/09-1083.1
- McArthur, M. A., Brooke, B. P., Przeslawski, R., Ryan, D. A., Lucieer, V. L., Nichol, S., et al. (2010). On the use of abiotic surrogates to describe marine benthic biodiversity. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 21–32. doi: 10.1016/j.ecss.2010.03.003
- Mejía-Mercado, B. E., Hinojosa-Corona, A., and Hendrickx, M. E. (eds) (2014). *Explorando el Mar Profundo del Golfo de California 2008-2014*. Mexico: CICESE, 245.
- Méndez, N. (2007). Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Sci. Mar.* 71, 605–622. doi: 10.3989/scimar.2010.74n1025
- NOAA Office of Ocean Exploration and Research (2018). *Benthic Deepwater Animal Identification Guide*. Available online at: https://oceanexplorer.noaa.gov/oceanexplorer/animal_guide/animal_guide.html (accessed September 14, 2018).
- Norse, E. A. (1993). *Global Marine Biological Diversity*. Switzerland: IUCN.
- OBIS (2019). *Ocean Biogeographic Information System*. Available online at: <https://obis.org/> (accessed June 2, 2019).
- Páez-Osuna, F., Sanchez-Cabeza, J. A., Ruiz-Fernández, A. C., Alonso-Rodríguez, R., Piñón-Gimate, A., Cardoso-Mohedano, J. G., et al. (2016). Environmental status of the Gulf of California: a review of responses to climate change and climate variability. *Earth Sci. Rev.* 162, 253–268. doi: 10.1016/j.earscirev.2016.09.015
- Papiol, V., and Hendrickx, M. E. (2016). Community structure of deep-water decapod crustaceans below the oxygen minimum zone in the south-east Gulf of California and analysis of environmental drivers. *Mar. Freshw. Res.* 67, 1862–1879. doi: 10.1071/MF15040
- Pierdomenico, M., Martorelli, E., Dominguez-Carrió, C., Gili, J. M., and Chiocci, F. L. (2016). Seafloor characterization and benthic megafaunal distribution of an active submarine canyon and surrounding sectors: the case of Gioia Canyon (Southern Tyrrhenian Sea). *J. Mar. Syst.* 157, 101–117. doi: 10.1016/j.jmarsys.2016.01.005
- Pilgrim, D. A., Parry, D. M., Jones, M. B., and Kendall, M. A. (2000). ROV image scaling with laser spot patterns. *Underw. Technol.* 24, 93–103. doi: 10.3723/175605400783259684
- Porteiro, F. M., Gomes-Pereira, J. N., Pham, C. K., Tempera, F., and Santos, R. S. (2013). Distribution and habitat association of benthic fish on the Condor seamount (NE Atlantic, Azores) from in situ observations. *Deep Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 98, 114–128. doi: 10.1016/j.dsr2.2013.09.015
- Ramirez-Llodra, E., Company, J. B., Sardà, F., and Rotllant, G. (2010). Megabenthic diversity patterns and community structure of the Blanes submarine canyon and adjacent slope in the Northwestern Mediterranean: a human overprint? *Mar. Ecol.* 31, 167–182. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00336.x
- Roberts, J. M., Wheeler, A. J., Freiwald, A., and Cairns, S. (2009). *Cold-Water Corals*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roden, G. I. (1958). Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pac. Sci.* 12, 21–45.
- Rogers, A. D. (2000). The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 47, 119–148. doi: 10.1016/S0967-0645(99)00107-1
- Rowden, A. A., Leduc, D., Clark, M. R., and Bowden, D. A. (2016). Habitat differences in deep-sea megafaunal communities off New Zealand: implications for vulnerability to anthropogenic disturbance and management. *Front. Mar. Sci.* 3:241. doi: 10.3389/fmars.2016.00241
- Ruppert, E. E., and Barnes, R. D. (1996). *Zoología de los Invertebrados*. New York, NY: McGraw-Hill Interam.
- Rusnak, G. A., Fisher, R. L., and Shepard, F. P. (1964). “Bathymetry and faults of Gulf of California,” in *Marine Geology of the Gulf of California*, eds T. van Andel, and G. G. Shor, (Wisconsin: The American Association of Petroleum Geologists), 50–75.
- Sanders, H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *Science* 102, 243–282. doi: 10.1086/282541
- Santamaria-del-Angel, E., Alvarez-Borrego, S., and Müller-Karger, F. E. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99:7411. doi: 10.1029/93JC02154

- Schlacher, T., Schlacher-Hoenlinger, M., Williams, A., Althaus, F., Hooper, J., and Kloser, R. (2007). Richness and distribution of sponge megabenthos in continental margin canyons off southeastern Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 340, 73–88. doi: 10.3354/meps340073
- Schlacher, T. A., Williams, A., Althaus, F., and Schlacher-Hoenlinger, M. A. (2010). High-resolution seabed imagery as a tool for biodiversity conservation planning on continental margins. *Mar. Ecol.* 31, 200–221. doi: 10.1111/j.1439-0485.2009.00286.x
- Sokolova, M. (2000). *Feeding and Trophic Structure of the Deep-Sea Macrobenthos*. Cambridge: Science Publishers, Inc.
- Solis-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., Durán-González, A., Ahearn, C. G., and Torres Vega, J. (2005). Echinoderms (Echinodermata) from the Gulf of California, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 53(Suppl. 3), 123–137.
- Solis-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., and Honey-Escandón, M. (2014). Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 85, 441–449. doi: 10.7550/rmb.31805
- Spanier, E., Cobb, J. S., and Clancy, M. (1994). Impacts of remotely operated vehicles (ROVs) on the behavior of marine animals: an example using American lobsters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 257–266. doi: 10.3354/meps104257
- Storlazzi, C. D., Dartnell, P., Hatcher, G. A., and Gibbs, A. E. (2016). End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs* 35, 889–894. doi: 10.1007/s00338-016-1462-8
- Tapia de la Yossellin, O. (2018). *Ofiuroides (Echinodermata) de hábitats con características para la conservación de Cuencas hipóxicas del Golfo de California*. 222. M.S. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Teske, A., De Beer, D., McKay, L. J., Tivey, M. K., Biddle, J. F., Hoer, D., et al. (2016). The Guaymas Basin hiking guide to hydrothermal mounds, chimneys, and microbial mats: complex seafloor expressions of subsurface hydrothermal circulation. *Front. Microbiol.* 7:75. doi: 10.3389/fmicb.2016.00075
- Tyler, P. A., Baker, M., and Ramirez-Llodra, E. (2016). “Deep-Sea benthic habitats,” in *Biological Sampling in the Deep Sea*, eds M. R. Clark, C. Mireille, and A. A. Rowden, (Hoboken: John Wiley & Sons, Ltd.), 1–15. doi: 10.1002/9781118332535.ch1
- Underwood, A. J. (2006). *Experiments in Ecology*, 9th Edn, Cambridge: Cambridge University Press.
- van den Beld, I. M. J., Bourillet, J.-F., Arnaud-Haond, S., de Chambure, L., Davies, J. S., Guillaumont, B., et al. (2017). Cold-water coral habitats in submarine canyons of the bay of biscay. *Front. Mar. Sci.* 4:118. doi: 10.3389/fmars.2017.00118
- Villalobos Vazquez de la Parra, R. (2014). *Diversidad y Distribución de la Megafauna Bentónica en el norte del Golfo de California (Isla Tortuga, Cuenca de Guaymas, Salsipuedes y Delfin)*. 100. M.S. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- WoRMS Editorial Board, (2018). *World Register of Marine Species*. Belgium: WoRMS Editorial Board.
- Zamorano, P., and Hendrickx, M. E. (2012). Distribution of *Lucinoma heroica* (Mollusca: Bivalvia: Lucinidae) in the minimum oxygen zone in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biodivers. Rec.* 5, 1–8. doi: 10.1017/S1755267212000644
- Zamorano, P., Hendrickx, M. E., and Toledano-Granados, A. (2007). Distribution and ecology of deep-water mollusks from the continental slope, southeastern Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* 150, 883–892. doi: 10.1007/s00227-006-0390-5

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2020 Lopez-Garrido, Barry, González-Gordillo and Escobar-Briones. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.