

El ecosistema mesofótico del archipiélago Espíritu Santo como refugio ante el cambio climático

The mesophotic ecosystem of archipelago Espíritu Santo as a refuge from climate change

Luis Eduardo Calderón Aguilera[®]

Recibido: 31 de octubre de 2022.

Aceptado: 01 de abril de 2023.

Publicado: agosto de 2023.

RESUMEN

Antecedentes. Los ambientes costeros como la zona entremareal y los arrecifes rocosos y coralinos están expuestos a perturbaciones naturales como las mareas, tormentas, huracanes y ciclones y actividades humanas como la pesca, turismo y contaminación. La hipótesis del refugio profundo postula que los organismos que pueden habitar a mayores profundidades serían menos vulnerables a los impactos antropogénicos, el calentamiento superficial del mar derivado del efecto invernadero y a la acidificación del océano provocada por el incremento en la presión parcial de CO₂. En consecuencia, los arrecifes rocosos o coralinos profundos podrían funcionar como un “seguro” contra los efectos del cambio climático. **Objetivos.** Analizar variables abióticas y bióticas del ecosistema mesofótico del archipiélago Espíritu Santo, BCS para considerarlo como refugio ante perturbaciones relacionadas con el cambio climático. **Métodos.** Batimetría, determinación de la zona euofótica, perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, muestreos en aguas someras y profundas, recolección de agua para análisis del sistema de carbonatos, videotransectos con vehículos de operación remota para la identificación de especies bénticas y estimación de su abundancia, incluyendo las de importancia comercial o de conservación. Cálculo de índices ecológicos y del índice de función arrecifal. **Resultados.** La profundidad máxima registrada fue de 78 m y el inicio de la zona mesofótica (10% de penetración luminosa) más somero fue de 11 m; la temperatura no muestra una estratificación ni en abril ni en octubre de 2021, pero la salinidad registra un pico cerca de los 30 m de profundidad y el oxígeno disuelto disminuye a los 20 m. La Ω aragonita está por debajo de 3.0; hay variación espacial en los índices estructurales de la comunidad béntica y el índice de función arrecifal se encuentra entre 0.16 y 0.65. **Conclusiones.** Hay variaciones espaciales que limitan afirmar que el ecosistema mesofótico pueda servir de refugio ante el cambio climático en esta localidad.

Palabras clave: Ecología de arrecifes profundos, cambio climático, conservación, servicios ecosistémicos, degradación de ecosistemas;

Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera, Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). Carretera Ensenada-Tijuana 3918, Zona Playitas, Ensenada, Baja California, 22860. México.

***Corresponding author:**

Luis Eduardo Calderón Aguilera: e-mail: leca@cicese.mx

To quote as:

Calderón Aguilera, L. E. 2023. El ecosistema mesofótico del archipiélago Espíritu Santo como refugio ante el cambio climático. *Hidrobiológica* 33 (2): 139-148.

DOI:10.24275/PQXD5278

ABSTRACT

Background. Coastal environments such as the intertidal zone and rocky and coral reefs are exposed to natural disturbances such as tides, storms, hurricanes, and cyclones and human activities such as fishing, tourism, and pollution. The deep reef refuge hypothesis posits that organisms that can inhabit greater depths would be less vulnerable to anthropogenic impacts, greenhouse warming of the sea surface, and ocean acidification caused by the increased partial pressure of CO₂. Consequently, deep rocky or coral reefs can function as “insurance” against the effects of climate change. **Objective.** To analyse biotic and abiotic variables of the mesophotic ecosystem of Archipelago Espíritu Santo to assess it as a refuge against climate change-related disturbances. **Methods.** Bathymetry, profiles of temperature, salinity, and dissolved oxygen; determination of the euphotic zone, sampling in shallow and deep waters collecting water for analysis of carbonate system, video transects with remotely operated vehicles for the identification of benthic species and estimation of their abundance including those of commercial importance or conservation. Calculation of ecological indices and the reef-functional index. **Results.** Deepest recorded point was 78m, shallowest mesophotic zone was 11m. Temperature does not show a stratification either in April or in October 2021, but the salinity registers a peak near 30 m depth, and the dissolved oxygen decreases at 20 m. Ω Aragonite is below 3.0; there is spatial variation in the structural indices of the benthic community, and the reef-functional index is between 0.16 and 0.65. **Conclusions.** There are sharp spatial variations within the same locality, limiting the assertion that mesophotic ecosystems can serve as a refuge from climate change.

Keywords: Deep reef ecology, climate change, conservation, ecosystem services, ecosystem degradation

INTRODUCCIÓN

La exploración motivada por la peculiar fascinación por las profundidades marinas comenzó hace siglos. Durante la expedición del Beagle, Darwin recolectó organismos que vivían en las profundidades del océano. Hasta hace relativamente poco tiempo, nuestro conocimiento de las profundidades marinas provino de muestreos destructivos como dragas y redes de arrastre. En el siglo XX se inventaron los primeros sumergibles tripulados y llegaron hasta las ventilas hidrotermales cambiando el paradigma de que la producción primaria depende de la fotosíntesis. Por otro lado, existe una gran cantidad de información sobre los arrecifes de coral poco profundos gracias a lo asequible del buceo SCUBA. De hecho, la distinción comúnmente usada entre somero (< 30 m) y profundo arrecifes (> 30 m) se basa en el límite de buceo científico más que en la estructura de la comunidad de mantos de macroalgas, corales, peces y otros grupos taxonómicos, desconociéndose a la fecha cuántos de estos arrecifes continúan hacia aguas más profundas.

Un ecosistema mesofótico coralino se definió como un “ecosistema caracterizado por la presencia de corales y comunidades asociadas dependientes de la luz que se encuentran típicamente a profundidades que van de 30 a 40 m y extendiéndose a más de 150 m en regiones tropicales y subtropicales” (Loya *et al.*, 2016). Sin embargo, otros autores (Eyal *et al.*, 2019; Tamir *et al.*, 2019) argumentan que la definición debe basarse en intensidad de la luz y no en profundidad, ya que la penetración de la luz depende de muchas características del agua que son muy distintas según la localidad. Asimismo, no todos los ecosistemas mesofóticos poseen comunidades de corales, por lo que simplemente deben llamarse ecosistemas mesofóticos (EM). En este trabajo consideramos como mesofótico el ecosistema que se encuentra en el estrato de profundidad al que llega entre el 1 y 10 % de intensidad luminosa, e independiente de la presencia de corales y otros organismos dependientes de la luz. Esta aclaración es necesaria debido a que en la zona costera del Pacífico Mexicano las aguas son bastante turbias y Pérez-Castro *et al.* (2022) encontraron una alta variabilidad espacial en la transparencia del agua y presencia de ecosistemas mesofóticos tan someros como 13 m.

Este trabajo es parte de un proyecto cuyo objetivo es evaluar críticamente la Hipótesis del Refugio de Arrecifes Profundos (HRAP; Glynn, 1996; Bongaerts *et al.*, 2010) y sus consecuencias para los organismos y ecosistemas marinos bajo un escenario de cambio climático. Keppel *et al.* (2012) definieron refugio como “la parte del hábitat en la que los organismos se pueden esconder, persistir y hasta expandirse bajo condiciones ambientales cambiantes”. La HRAP propone que los arrecifes profundos (mesofóticos) brindan refugio contra las olas inducidas por tormentas y el estrés térmico, descargas de aguas residuales y otros impactos antropogénicos, al que están expuestos los arrecifes someros (Fig. 1). También sugiere que los organismos más profundos pueden ser una fuente de propágulos para la repoblación de poblaciones someras estresadas (Lesser *et al.*, 2009). Cuestionamos esta hipótesis a través de diferentes enfoques y perspectivas. El trabajo de campo es intensivo para hacer batimetría detallada, registrar variables oceanográficas, observar interacciones ecológicas, determinar la estructura y la conectividad entre las comunidades de macroinvertebrados, corales y peces, que, combinado con modelos sofisticados, mejorará nuestra comprensión de la relación entre variables físicas, químicas y biológicas como factores de estrés a lo largo de un gradiente de profundidad.

En este trabajo nos enfocamos en localidades del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), Baja California Sur.

Según los datos empíricos y la teoría de los arrecifes someros, esperaríamos: 1) Con respecto a las especies de invertebrados y corales, proponemos que habrá un reemplazo a lo largo de un gradiente de profundidad y no un aumento de la riqueza de especies; 2) Los conjuntos de invertebrados se verán afectados por la química del agua; 3) La complejidad funcional específica de la especie y, por lo tanto, su índice de función arrecifal serán mayores en las áreas de arrecifes someros que en las áreas profundas.

MÉTODOS

La localidad de estudio, Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), Baja California Sur (24.480° - 110.320°; Fig. 2), se eligió por tener las siguientes características: 1) presencia de corales zooxantelados y sustrato duro, y comunidades asociadas de invertebrados y peces; 2) pendiente de profundidad de al menos 50 m; 3) influencia de diferentes masas de agua y de procesos oceanográficos (Cepeda-Morales *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2014) y 4) consideraciones logísticas, principalmente en lo que respecta a la accesibilidad mediante embarcaciones menores. Se seleccionaron tres sitios: El Bajo, que es un monte submarino, y Punta Lobos y Los Islotes, que son subzona de uso restringido (SEMARNAT-CONANP, 2014; Fig. 2).

La batimetría se realizó mediante un Deeper Smart Sonar Pro + asegurado a la embarcación con ayuda de un brazo articulado y haciendo un recorrido en forma de “S”, similar a zigzag, pero con esquinas redondeadas, para escanear la mayor cantidad de superficie. El escaneo se realizó en dos frecuencias a 90kHz o 55° para una resolución gruesa y a 290 kHz o 15° para un detalle más fino. Los recorridos se realizaron entre 45 minutos y 1 hora debido a las condiciones de oleaje. La profundidad registrada de cada sitio fue de 30 a 100 metros (MS1).

Los promedios mensuales de la profundidad de la zona eufótica (ZEU) y de la atenuación de la luz en el mar en la longitud de 490 nm (KD490) se obtuvieron elaborando series de tiempo de sensores remotos (NASA, 2022), considerando el o los píxeles más cercanos al área, a 4 km de resolución. Además, se utilizó un disco de Secchi (30 cm de diámetro) para estimar la penetración de la luz; el disco se bajó lentamente hasta que desapareció de la vista (profundidad de extinción), para posteriormente subirse hasta que volvía a aparecer (profundidad de reaparición). Esta operación se repitió dos veces por dos observadores en cada sitio, en cada expedición.

Con el fin de considerar diferencias estacionales, se realizaron dos expediciones, una en junio y otra en octubre de 2021. Para el análisis del sistema de carbonatos, se recolectó agua a diferentes profundidades (subsuperficial, media agua y fondo) con una botella Niskin. El carbono inorgánico disuelto se analizó por coulombimetría, con una precisión de $\pm 2 \mu\text{mol kg}^{-1}$ y la alcalinidad total mediante el método de titulación potenciométrica con una precisión de $\pm 3 \mu\text{mol kg}^{-1}$. Para los perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto se empleó una sonda multiparámetros (YSI EX01) y para los videotransectos un vehículo de operación remota (Video Ray 4.1), una vez que se localizaba el sustrato rocoso.

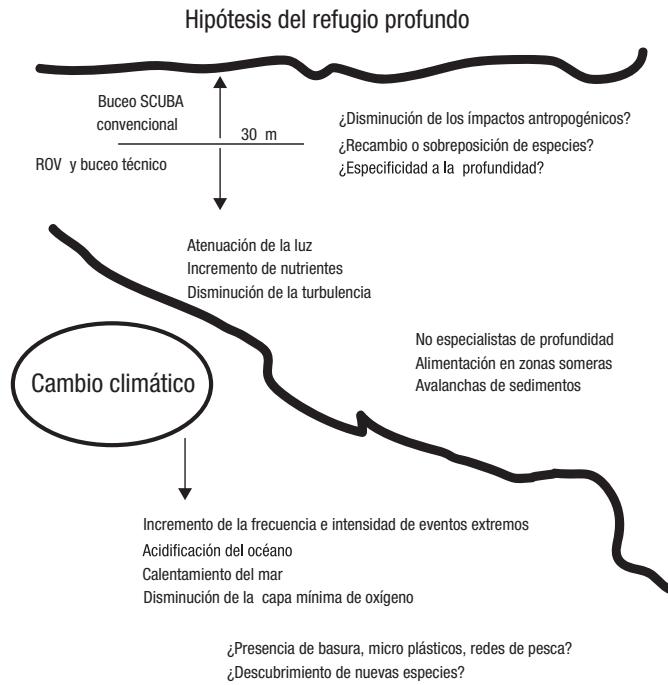


Figura 1. Marco conceptual de la Hipótesis del Refugio Profundo.

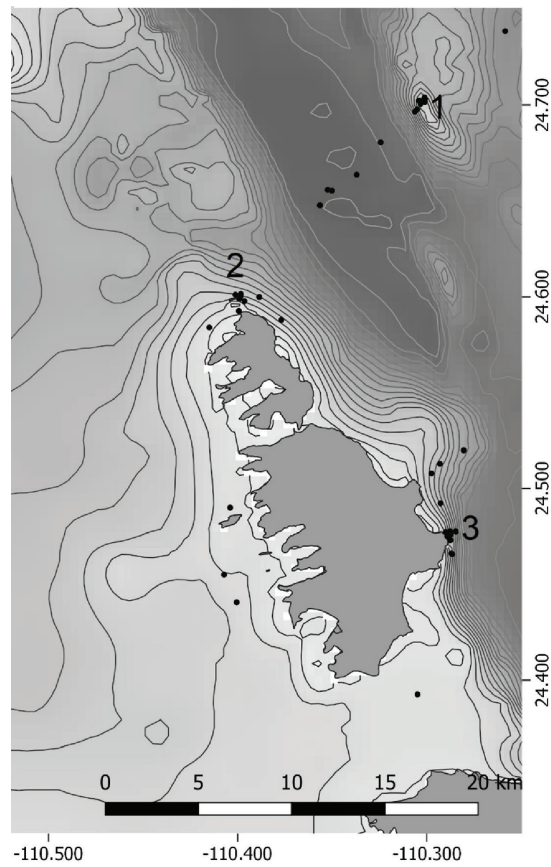


Figura 2. Isobatas en la zona de estudio. 1 El Bajo, 2 Los Islotes, 3 Punta Lobos. Los puntos indican prospecciones con el vehículo de operación remota.

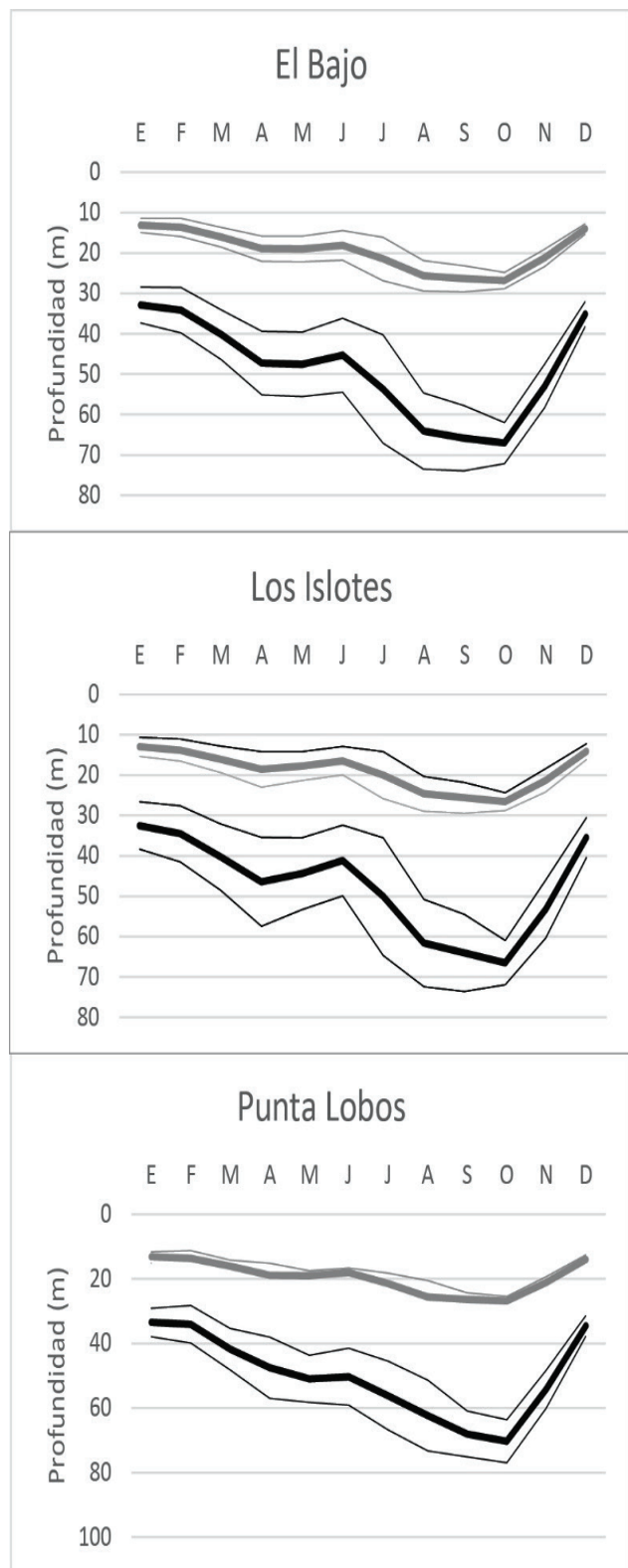


Figura 3. Promedio mensual (\pm DE) de la profundidad con el 10% (línea gris) y el 1% (línea negra) de intensidad luminosa. Datos de satélite de la Kd490 de 2003 a 2020 obtenidos de MODIS-Aqua.

Con base en los datos de cobertura de corales hermatípicos, se calculó el índice de función arrecifal (IFA) propuesto por González-Barrios y Álvarez-Filip (2018). Este índice va de 0 a 1 y considera la tasa de calcificación, la complejidad estructural y la cobertura para estimar la contribución funcional de las especies de coral.

Los cálculos de diversidad (índice de Shannon), dominancia (índice de Simpson), así como el análisis multidimensional no métrico se hicieron con PRIMER (v6, Clarke & Gorley, 2006). Toda vez que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad, fueron transformados ($\log X+1$) previo a los análisis.

RESULTADOS

En la Figura 3 se presenta la variación temporal de la profundidad óptica (Z10% y Z1%) en las localidades de estudio basada en el coeficiente de atenuación difusa (Kd490) calculada con datos de satélite. Se observa que en septiembre y octubre el agua está más clara y que El Bajo tiene más transparencia, si bien queda claro que la zona mesofótica empieza antes de los 30 m. La profundidad de extinción del disco de Secchi (media \pm DT) así como la de reaparición, respectivamente, en El Bajo fue de 20.9 ± 4.4 y 18.7 ± 4.7 , en Los Islotes 12.6 ± 3.6 y 10.7 ± 3.3 y en Punta Lobos 14.0 ± 2.9 y 10.9 ± 2.8 m.

En las Figuras 4 y 5 se presentan los perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la zona del PNZMAES registrados en junio y octubre 2021. Como puede observarse, no hay estratificación en la temperatura, pero destaca un pico de salinidad y una oxiclina aproximadamente a los 20 m de profundidad que es consistente en los tres sitios y en ambas fechas.

La Ω aragonita es relativamente baja, pues la mediana está por debajo de 3.0 y en El Bajo apenas alcanza 2.72 de saturación (Fig. 6).

Con respecto a los organismos benthicos, se observaron 4,337 individuos y 46% de cobertura acumulada de especies coloniales, pertenecientes a 55 especies, de las cuales las gorgonias del género *Muricea* (*Muricea austera* Verrill, 1869, *Muricea fruticosa* Verrill, 1869) y *Eugorgia*, seguidas de la estrella *Pentaceraster cumingi* (Gray, 1840) y *Leptogorgia alba* (Duchassaing & Michelotti, 1864) fueron las más abundantes (MS 2). El coral negro *Antipathes galapagensis* Deichmann, 1941 aportó 14% a la cobertura.

Los índices de la estructura de la comunidad varían entre localidades y profundidad; en El Bajo hay mayor abundancia en la zona mesofótica, mientras que en Los Islotes y Punta Lobos hay mayor número de organismos en la zona somera, aunque con una amplia variación. El número de especies fue muy similar entre la zona mesofótica y la somera, salvo en Punta Lobos que fue menor en la somera. La diversidad más alta se registró en la zona somera de El Bajo, mientras que la más baja fue en la somera de Punta Lobos. Análogamente, la dominancia más baja se registró en la zona somera de El Bajo y la más alta en Punta Lobos (Fig. 7).

El escalamiento multidimensional no métrico (Fig. 8) no muestra agrupamiento ni por localidades ni por profundidad, el estrés más bajo (0.10) se alcanza con tres dimensiones y las muestras que más contribuyen (3.7%) provinieron de Los Islotes, aunque el porcentaje está bastante distribuido entre las 84 muestras que se emplearon para el análisis (las muestras en las que no se encontraron organismos no fueron consideradas; Fig. 8).

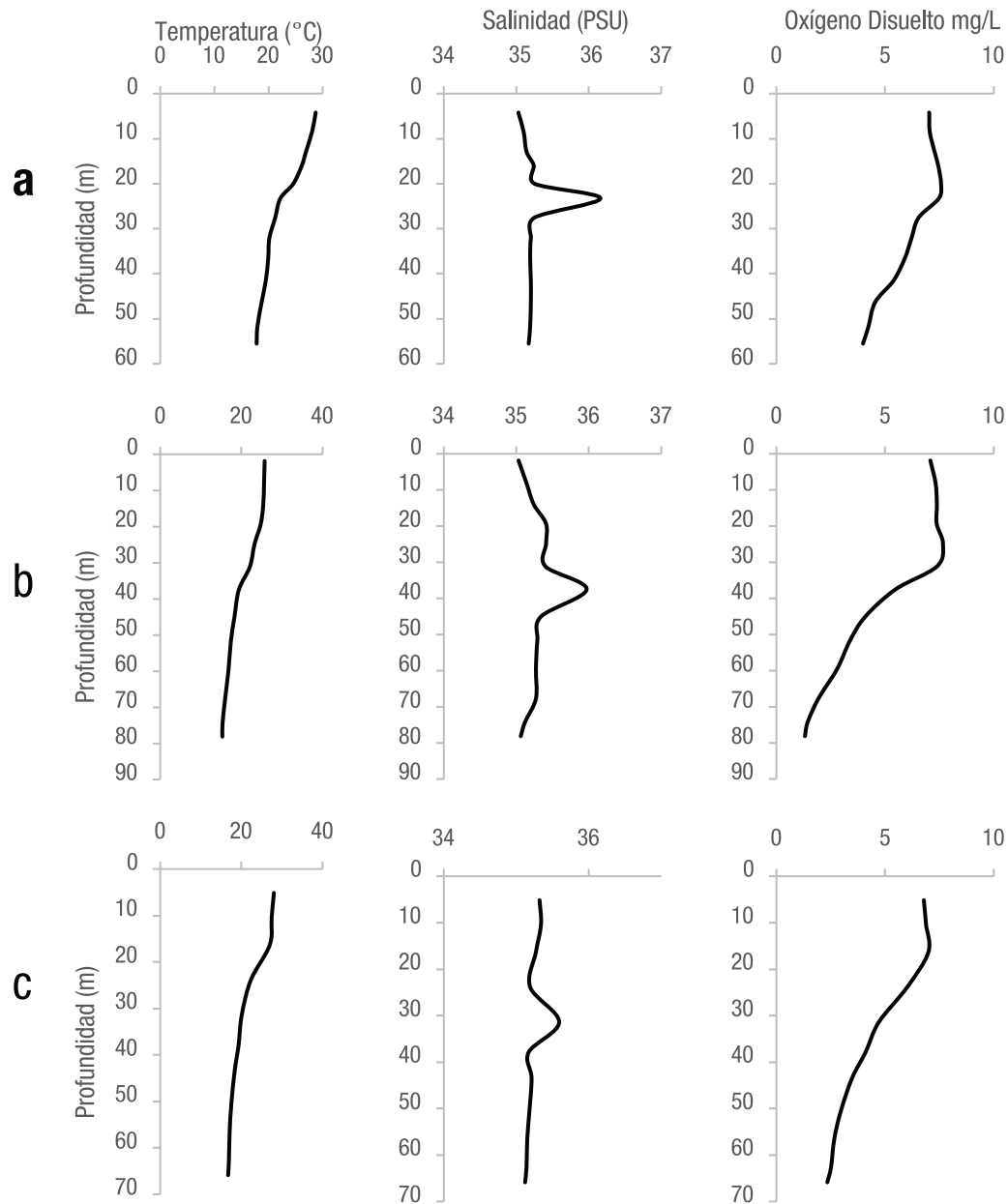


Figura 4. Perfiles de temperatura (°C), salinidad y oxígeno (mg/L) disuelto en la zona del archipiélago de Espíritu Santo en junio de 2021; a) El Bajo, b) Los Islotes, c) Punta Lobos.

El índice de función arrecifal (IFA) más alto (0.65) y el más bajo (0.16) se registraron en la zona somera de Punta Lobos. En la Figura 9 se observa que la mediana del IFA está por debajo de 0.40 lo que indica una baja complejidad estructural (Fig. 9).

DISCUSION

Los ecosistemas mesofóticos en los que predominan organismos foto-dependientes se encuentran principalmente en aguas claras oligotróficas (Caribe, Indo Pacífico, Gran Barrera; Baker *et al.*, 2016), y ese no

es el caso del Pacífico oriental tropical. La zona mesofótica del Pacífico mexicano todavía está poco explorada; Hollarsmith *et al.* (2020) caracterizaron las comunidades de peces en Revillagigedo y en la Bahía de La Paz, y resaltan que las comunidades de peces dependen del hábitat biogénico. Posteriormente, Velasco-Lozano *et al.* (2020) compararon ensamblajes de peces en fondos arenosos y arrecifes rocosos de islas continentales del Golfo de California con islas oceánicas del archipiélago Revillagigedo, encontrando valores más altos de los índices funcionales en arrecifes rocosos de las islas oceánicas en comparación con hábitats arenosos.

Con respecto al bentos, los estudios son aún más escasos que los de especies pelágicas (Baker *et al.*, 2016; Lauer & Reaka, 2022). La riqueza encontrada en la zona mesofótica del archipiélago Espíritu Santo (55 especies) puede considerarse alta, pues González-Medina *et al.* (2006) sólo encontraron 32 especies asociadas a fondos rocosos en cuatro expediciones de muestreo. Tripp-Quezada *et al.* (2022) reportan 102 especies de moluscos benthicos asociados a fondos arenosos, pero en 66 sitios de nueve localidades. En el caso de las gorgonias, que fue el grupo más abundante, Gamero-Huayhua (2017) reporta una menor riqueza de especies en el sur del Golfo de California en comparación al norte, pero también una mayor abundancia a 20 m que en la zona somera, lo que concuerda con este trabajo. Esta alta abundancia de gorgonias coincide con lo reportado por Pérez-Castro *et al.* (2022) para

la zona mesofótica de islas continentales, como lo es el archipiélago Espíritu Santo. Esos autores también señalan que decrece la cobertura de corales dependientes de la luz y en este trabajo encontramos que el coral negro *A. galapagensis* es el de mayor cobertura en la zona mesofótica. Esto apoya la hipótesis de que hay un reemplazo de especies a lo largo de un gradiente de profundidad y no tanto un cambio en el número de especies. Con respecto a las especies de importancia comercial, únicamente se observaron nueve ejemplares de pepino de mar café *Isostichopus fuscus* (Ludwig, 1875), siete se encontraron a menos de 30 m de profundidad, uno a 35 m y otro a 53 m. Esto es, la abundancia es tan baja que la zona mesofótica no puede considerarse un refugio al menos para esta especie.

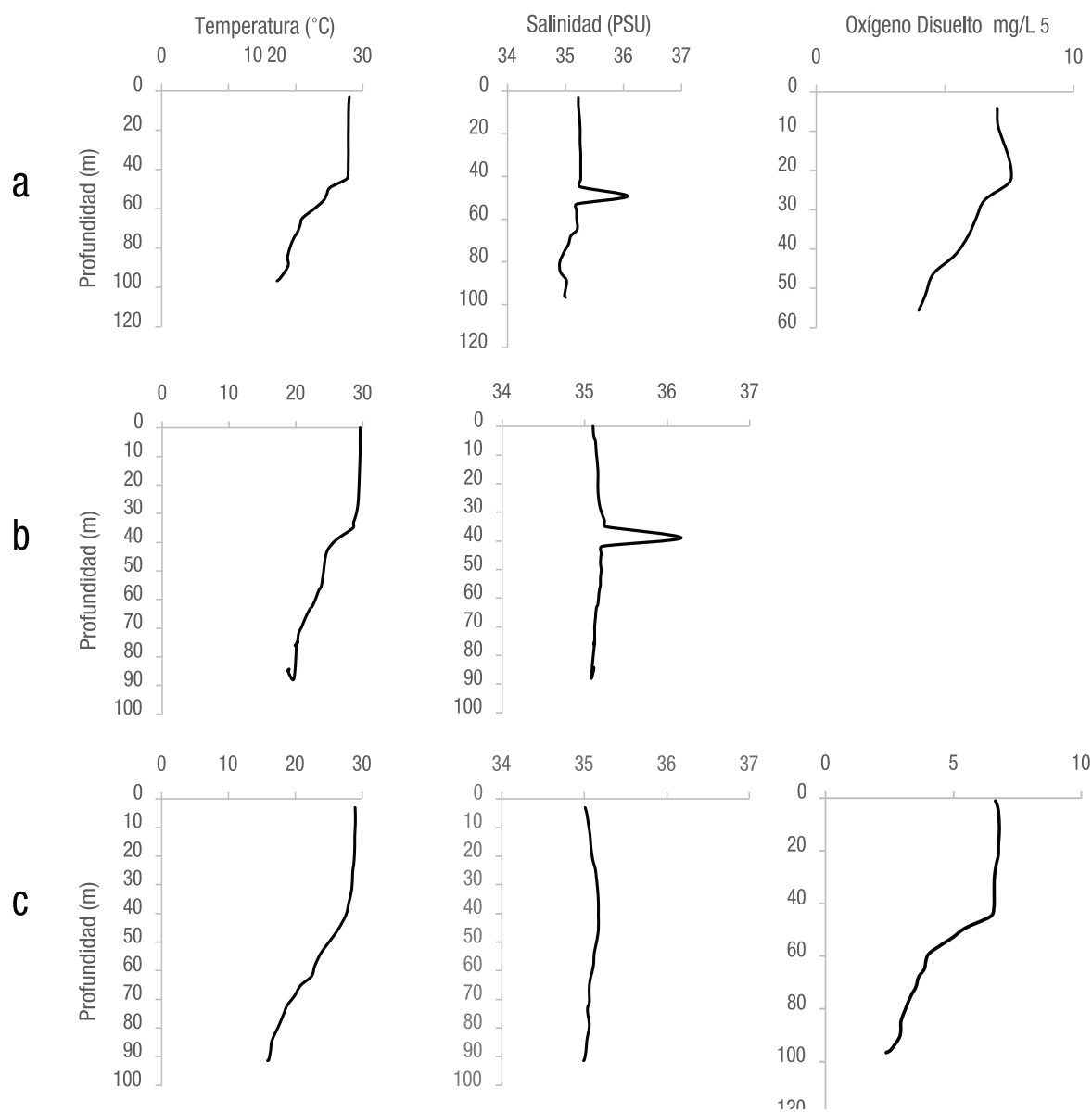


Figura 5. Perfiles de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la zona del archipiélago de Espíritu Santo en octubre de 2021; a) El Bajo, b) Los Islotes, c) Punta Lobos.

Por otra parte, los ensamblajes de especies bénticas muestran poca similitud tanto dentro de una misma localidad como entre estratos de profundidad (Fig. 8). Esto sugiere que funcionan como unidades independientes, a diferencia a lo que proponen Ramírez-Ortiz *et al.* (2020) para el caso de la ictiofauna en el PNZMAES que lo consideran como una unidad.

A pesar de que la abundancia de las especies de coral dependientes de la luz disminuye con la profundidad, en este trabajo encontramos valores del índice de función arrecifal tan altos como 0.65 (el IFA va de 0 a 1). Este valor está cercano a 0.71 encontrado por Cabral-Tena *et al.* (2020) como promedio en Bahías de Huatulco, aún y cuando la cobertura es mucho más baja en el Golfo de California, lo que sugiere una buena complejidad estructural en la zona somera de Punta Lobos.

Aunque en este trabajo no se hicieron análisis genéticos o reproductivos, una de las premisas de la hipótesis del refugio profundo es que las comunidades mesofóticas proveen de propágulos a las de la zona somera (Lesser *et al.*, 2009). En los arrecifes mesofóticos de las Islas Vírgenes, Bloomberg & Holstein (2021) encontraron que *Montastraea cavernosa* provee de propágulos a los arrecifes someros. Más aun, después del paso de los huracanes Irma y María en 2017 y la

aparición de la enfermedad de la pérdida de tejido (SCTLD, por sus siglas en inglés) las poblaciones de la zona mesofótica permanecieron estables. Por otra parte, Bongaerts *et al.* (2017) encontraron que mientras que el genoma de *Agaricia fragilis* Dana, 1846 es distinto entre colonias de la zona mesofótica en comparación con las de la zona somera, *Stephanocoenia intersepta* (Esper, 1975) tiene alta conectividad vertical, por lo que concluyen que la hipótesis del refugio profundo se cumple para algunas especies, pero no puede tomarse como un fenómeno general del ecosistema.

La detección de la oxiclina a profundidades tan bajas como 20 m es un preocupante indicador de que la capa mínima de oxígeno se está haciendo más somera. Cepeda-Morales *et al.* (2013) atribuyen la distribución de la capa mínima de oxígeno al sur de los 20° a la mezcla lateral entre el agua de la Corriente de California y la subsuperficial tropical. El calentamiento del Pacífico tropical ya está ocurriendo (Ying *et al.*, 2022) y en consecuencia la disolución del oxígeno disminuye, lo que acarrea efectos sobre los ciclos biogeoquímicos de los que dependen los ecosistemas. Asimismo, el relativo bajo valor de Ω aragonita (casi 2.4) en El Bajo, podría afectar la calcificación de organismos como los corales (Kleypas *et al.*, 1999).

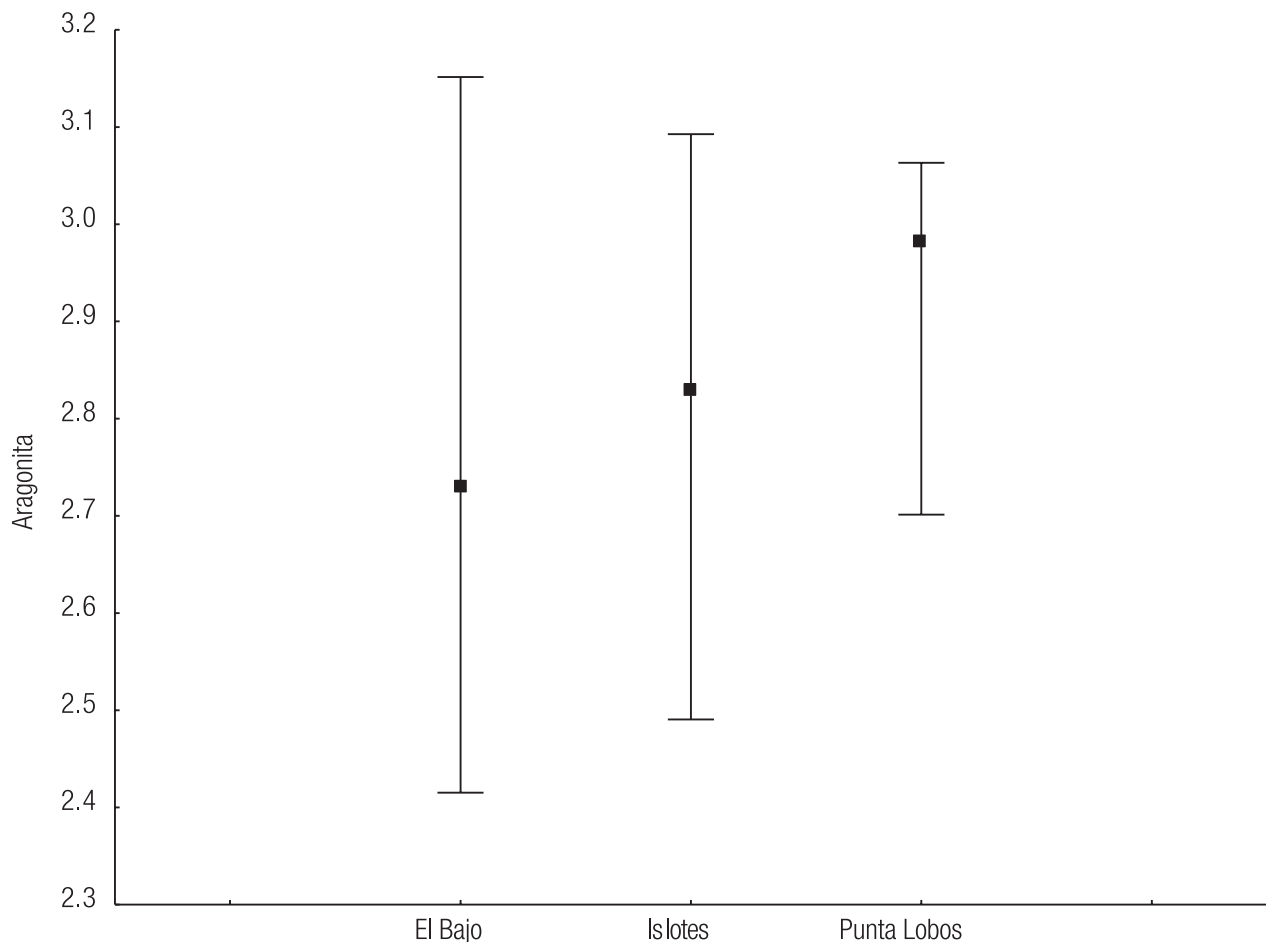


Figura 6. Mediana (cuartiles 25 – 75%) de Ω Aragonita en la columna de agua. Los datos corresponden al muestreo de octubre de 2021.

En conclusión, la variación espacial tanto de variables ambientales como biológicas detectada entre sitios de una misma localidad limita afirmar que los ecosistemas mesofóticos puedan fungir como refugio ante perturbaciones antropogénicas o derivadas del cambio climático. Aun así, para mantener el funcionamiento de los ecosistemas someros, es recomendable proteger también los mesofóticos (Loiseau *et al.*, 2022). Por tanto, es perentorio hacer más investigación en la búsqueda de medidas de mitigación y adaptación ante los efectos del cambio climático.

AGRADECIMIENTOS

Este es un proyecto de ciencia de frontera (CONACYT-CF2019-39210) en el que participan estudiantes e investigadores de varias instituciones. E. Morales compiló los datos de satélite, D. López elaboró el mapa y con P. Silva identificaron las especies bénticas, R. Cabral calculó el IFA y O. Norzagaray analizó el sistema de carbonatos. Los comentarios de tres revisores y del editor en línea mejoraron sustancialmente este trabajo. Los muestreos fueron llevados a cabo con la debida no objeción de la Dirección del PNZMAES.

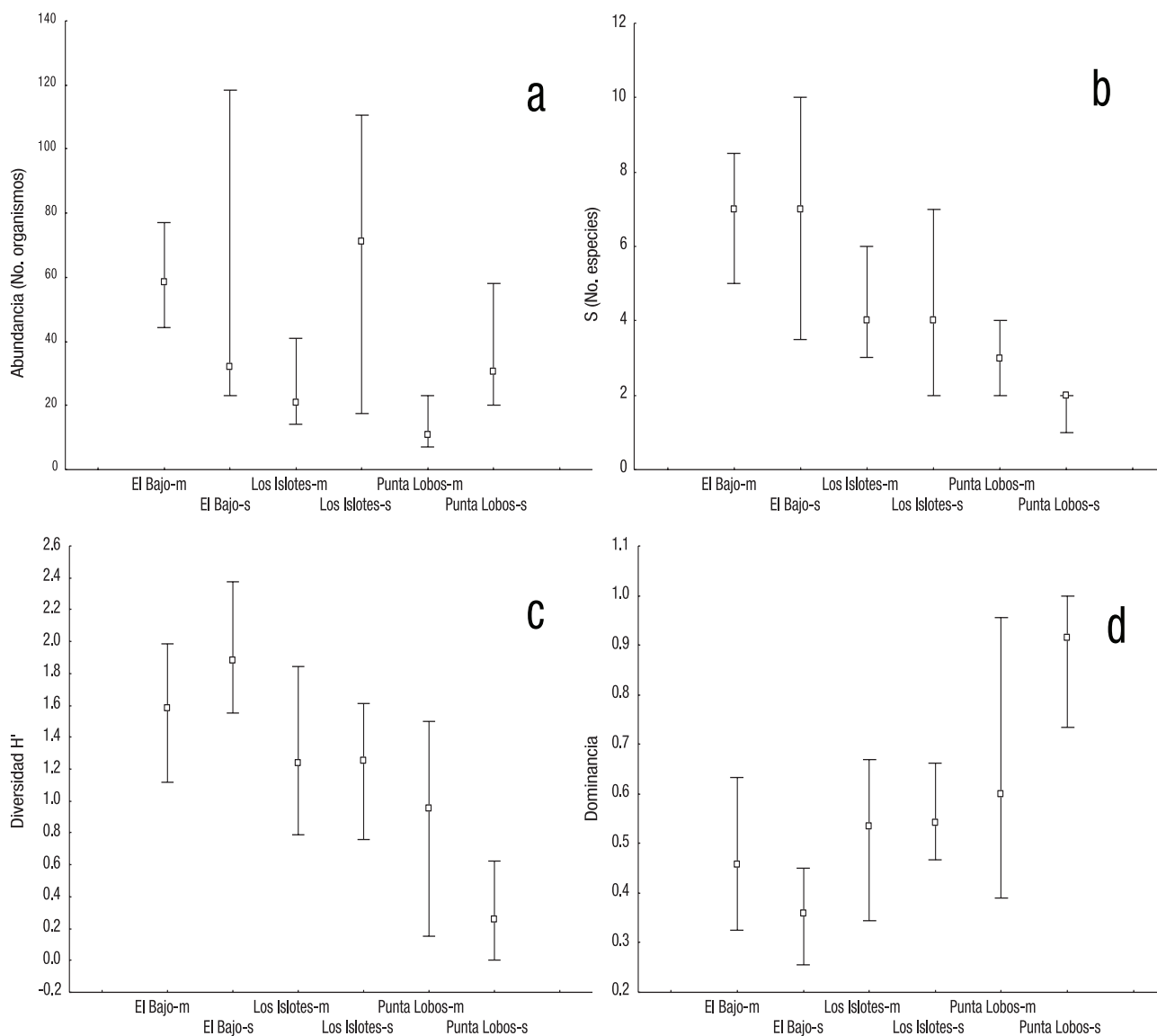


Figura 7. Mediana (cuartiles 25 – 75%) a) abundancia (N = cantidad de individuos), b) riqueza (S = número de especies), c) diversidad (H' = índice de Shannon base 2) y d) dominancia (índice de Simpson) de los organismos bénticos en los sitios de estudio; la **m** después del nombre indica mesofótico y **s** somero.

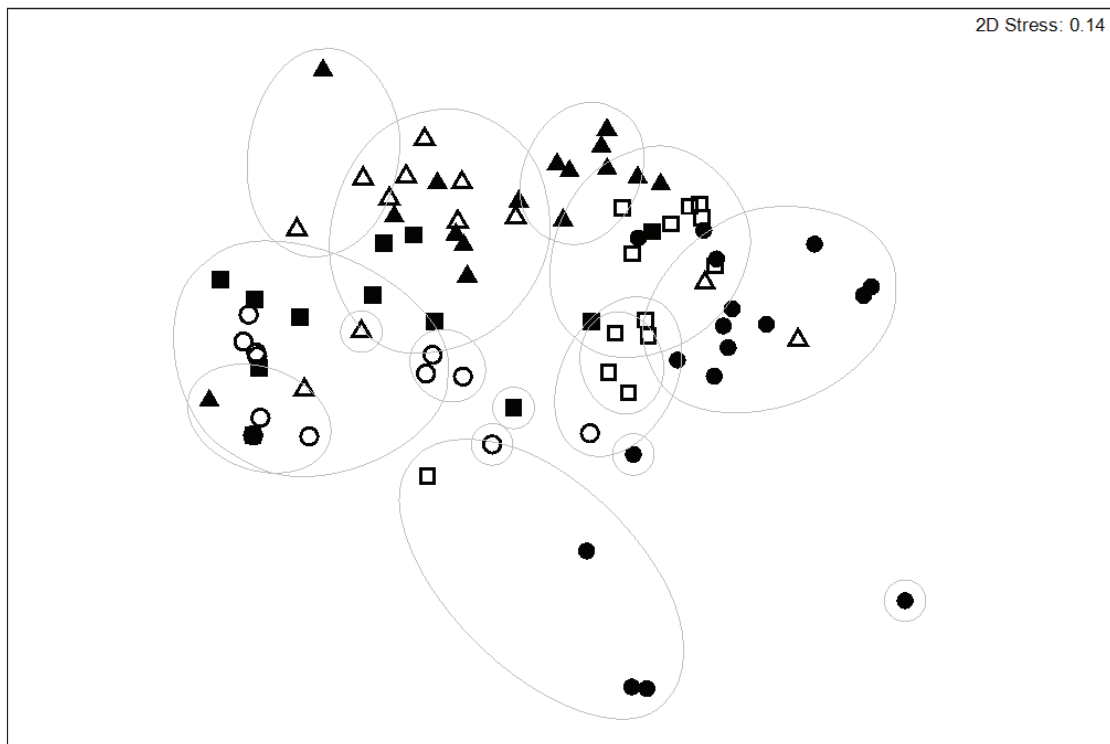


Figura 8. Escalamiento multidimensional no métrico mostrando el agrupamiento de muestras al 20% de similitud (Bray-Curtis). Las figuras rellenas corresponden a la zona mesofótica y las vacías a la somera. Triángulo = El Bajo; cuadrado = Los Islotes; círculo = Punta Lobos.

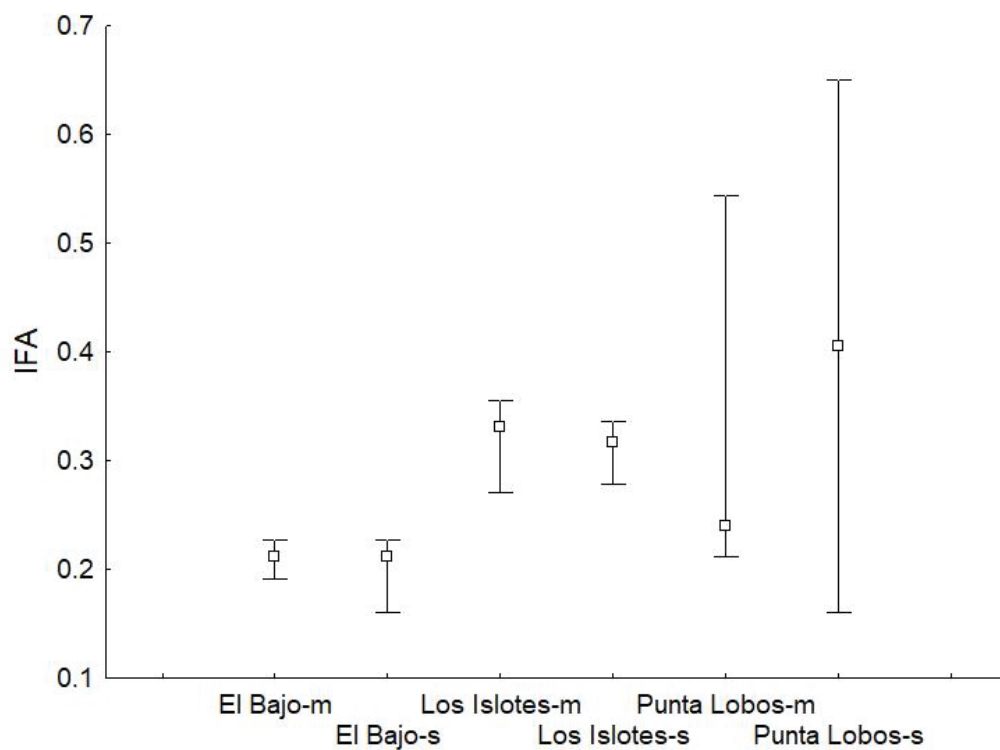


Figura 9. Mediana (cuartiles 25 – 75%) del Índice de Función Arrecifal en el Archipiélago Espíritu Santo, BCS. La **m** después del nombre indica mesofótico y **s** somero.

REFERENCIAS

- BAKER, E.K., K.A. PUGLISE & P.T. HARRIS (EDS). 2016. *Mesophotic coral ecosystems — A lifeboat for coral reefs?* The United Nations Environment Programme and GRID-Arendal, Nairobi and Arendal, 98 p.
- BLOOMBERG, J. & D.M. HOLSTEIN. 2021. Mesophotic coral refuges following multiple disturbances. *Coral Reefs* 40(3): 821–834. DOI: 10.1007/s00338-021-02087-w
- BONGAERTS, P., T. RIDGWAY, E. SAMPAYO & O. HOEGH-GULDBERG. 2010. Assessing the 'Deep Reef Refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29: 309–327. DOI: 10.1007/s00338-009-0581-x
- BONGAERTS, P., C. RIGINOS, R. BRUNNER, N. ENGLEBERT, S.R. SMITH & O. HOEGH-GULDBERG. 2017. Deep reefs are not universal refuges: reseed potential varies among coral species. *Science Advances* 3(2): e1602373. DOI: 10.1126/sciadv.1602373
- CABRAL-TEÑA, R.A., A. LÓPEZ-PÉREZ, L. ALVAREZ-FILIP, F. J. GONZÁLEZ-BARRIOS, L. E. CALDERON-AGUILERA & C. APARICIO-CID. 2020. Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators* 119. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106795
- CEPEDA-MORALES, J., G. GAXIOLA-CASTRO, E. BEIER & V.M. GODÍNEZ. 2013. The mechanisms involved in defining the northern boundary of the shallow oxygen minimum zone in the eastern tropical Pacific Ocean off Mexico. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 76: 1–12. DOI: 10.1016/j.dsr.2013.02.004
- CLARK, K. R. & R. N. GORLEY. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. Plymouth. 190 pp.
- EYAL, G., R. TAMIR, N. KRAMER, L. EYAL-SHAHAM & Y. LOYA. 2019. The Red Sea: Israel. In: Loya Y, K.A. Puglise & T.C.L. Bridge (eds). *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp 199–214.
- GAMERO-HUAYHUA, D.A. 2017. Estructura de la Comunidad de Abanicos de Mar (Cnidaria: Octocorallia) del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias, UABCS, La Paz. 76 pp.
- GONZÁLEZ-BARRIOS, F.J. & L. ÁLVAREZ-FILIP. 2018. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators* 95: 877–886. DOI: 10.1016/j.ecolind.2018.08.038
- GLYNN, P.W. 1996. Coral reef bleaching: facts, hypotheses, and implications. *Global Change Biology* 2(6): 495–509. DOI: 10.1111/j.1365-2486.1996.tb00063.x
- GONZÁLEZ-MEDINA, F. J., O.E. HOLGUÍN-QUIÑONES & G. DE LA CRUZ-AGÜERO. 2006. Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 32(1 A): 33–44. DOI: 10.7773/cm.v32i1.67
- HOLLARSMITH, J. A., G. RAMÍREZ-ORTIZ, T. WINQUIST, M. VELASCO-LOZANO, K. DUBOIS, H. REYES-BONILLA, K. C. NEUMANN & E. D. GROSHOLZ. 2020. Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. *Journal of Biogeography* 47(7): 1552–1563. DOI: 10.1111/jbi.13842
- KEPPEL, G., K.P. VAN NIEL, G.W. WARDELL-JOHNSON, C.J. YATES, M. BYRNE, L. MUCINA, A.G. SCHUT, S.D. HOPPER & S.E. FRANKLIN. 2012. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 21(4): 393–404. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x
- KLEYPAS, J. A., R.W. BUDDEMEIER, D. ARCHER, J.P. GATTUSO, C. LANGDON & B.N. OPDYKE. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* 284(5411): 118–120. DOI: 10.1126/science.284.5411.118
- LAUER, D. A. & M. L. REAKA. 2022. Depth distributions of benthic and pelagic species highlight the potential of mesophotic and deep habitats to serve as marine refugia. *Marine Ecology Progress Series* 700: 39–52. DOI: 10.3354/meps14180
- LESSER, M. P., M. SLATTERY & J.J. LEICHTER. 2009. Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375(1–2): 1–8. DOI:10.1016/j.jembe.2009.05.009
- LOISEAU, N., S. VILLÉGER, C. LE BOZEC, M. GIMENEZ, S.L. KAWAHARA & T. CLAVERI. 2022. Mesophotic reefs are not refugia for neither taxonomic nor functional diversity of reef fishes. *Coral Reefs*: 1–13. DOI: 10.1007/s00338-022-02311-1
- LOYA, Y., G. EYAL, T. TREIBITZ, M.P. LESSER & R. APPELDOORN. 2016. Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs* 35: 1–9. DOI: 10.1007/s00338-016-1410-7
- NASA (NATIONAL AERONAUTICS AND SPACE ADMINISTRATION) GODDARD SPACE FLIGHT CENTER, OCEAN ECOLOGY LABORATORY, OCEAN BIOLOGY PROCESSING GROUP. 2022. Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) Aqua Data; NASA OB. DAAC, Greenbelt, MD, USA. Available online at <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/data/aqua/> (downloaded August 13, 2022).
- PÉREZ-CASTRO, M.A., N. SCHUBERT, G. A. M. DE OCA, G. E. LEYTE-MORALES, G. EYAL & G. HINOJOSA-ARANGO. 2022. Mesophotic Coral Ecosystems in the Eastern Tropical Pacific: The current state of knowledge and the spatial variability of their depth boundaries. *Science of the Total Environment*: 806. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.150576
- RAMÍREZ-ORTIZ, G., H. REYES-BONILLA, E. F. BALART, D. OLIVER, L. HUATO-SOBERANIS, F. MICHELI & G. J. EDGAR. 2020. Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ*, 8: e8885. DOI: 10.7717/peerj.8885
- SEMARNAT-CONANP. 2014. *Programa de Manejo Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México. 232 p.
- SMITH, T.B., P. W. GLYNN, J. L. MATÉ, L. T. TOTH & J. GYORY. 2014. A depth refugium from catastrophic coral bleaching prevents regional extinction. *Ecology* 95(6): 1663–1673. DOI:10.1890/13-0468.1
- TAMIR, R., G. EYAL, N. KRAMER, J. H. LAVERICK & Y. LOYA. 2019. Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10(9). DOI:10.1002/ecs2.2839
- TRIPP-QUEZADA, A., A. BOSCH-CALLAR, A. TRIPP-VALDEZ, M. A. TRIPP-VALDEZ, M. VILLALEJO-FUERTE & N. CAPETILLO-PIÑAR. 2022. Spatial variation of assemblages of soft-bottom benthic mollusks from Espíritu Santo archipelago, Gulf of California, Mexico. *Hidrobiológica* 32(1): 1–16. DOI: 10.24275/uam/izt/dcbshidro/2022v32n1/Tripp
- VELASCO-LOZANO, M. F., G. RAMÍREZ-ORTIZ, H. REYES-BONILLA & J. A. HOLLARSMITH. 2020. Fish assemblages at mesophotic depths in the Pacific: A comparison between continental and oceanic islands of Mexico. *Ciencias Marinas* 46(4): 321–342. DOI:10.7773/cm.v46i4.3112
- Ying, J., M. W. Collins, A. Cai, P. Timmermann, D. Huang Chen & K. Stein. 2022. Emergence of climate change in the tropical Pacific. *Nature Climate Change* 12(4): 356–364. DOI: 10.1038/s41558-022-01301-z