

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
Integral Regional, Unidad Oaxaca**

**“Distribución y caracterización de Ecosistemas Mesofóticos en el
Pacífico Oriental Tropical: Costa Central de Oaxaca”**

TESIS

Que para obtener el grado de:

**Doctor en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de
Recursos Naturales**

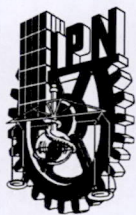
PRESENTA

M. en C. Miguel Ángel Pérez Castro

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Gustavo Hinojosa Arango

Junio 2022, Santa Cruz, Xoxocotlán, Oaxaca, México



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTOR DE TESIS

Ciudad de México, 20 de junio del 2022

El Colegio de Profesores de Posgrado de **CIIDIR UNIDAD OAXACA** en su Sesión
(Unidad Académica)

ordinaria No. 11 celebrada el día 04 del mes noviembre de 2021, conoció la solicitud presentada por el alumno:

Apellido Paterno:	Pérez	Apellido Materno:	Castro	Nombre (s):	Miguel Ángel
-------------------	-------	-------------------	--------	-------------	--------------

Número de registro: A 1 8 0 2 0 2

del Programa Académico de Posgrado: Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales.

Referente al registro de su tema de tesis; acordando lo siguiente:

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

"Distribución y caracterización de Ecosistemas Mesofóticos en el Pacífico Oriental Tropical: Costa Central de Oaxaca"

Objetivo general del trabajo de tesis:

Determinar la ocurrencia y distribución de MCEs y/o MEs en el Pacífico Oriental Tropical y en la costa central de Oaxaca a través de sus fronteras batimétricas considerando parámetros ópticos, así como la composición de corales y macroalgas asociados a ellos.

2.- Se designa como Director de Tesis al profesor:

Director: Dr. Gustavo Hinojosa Arango 2° Director:

No aplica:

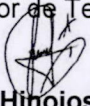
3.- El Trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en:

Trabajo de campo, entre Puerto Ángel y Huatulco y en el Centro Interdisciplinario de Investigación para el desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca.

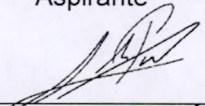
que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente, hasta la aprobación de la versión completa de la tesis por parte de la Comisión Revisora correspondiente.

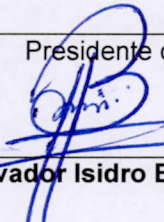
Director de Tesis



Dr. Gustavo Hinojosa Arango

Aspirante


Pérez Castro Miguel Ángel

2° Director de Tesis (en su caso)


Presidente del Colegio


Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez

ESTADOS UNIDOS MEXICANOS
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Santa Cruz Xoxocotlán, Oax., siendo las 8:00 horas del día 1 del mes de julio del 2022 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada

por el Colegio de Profesores de Posgrado Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral

Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR UNIDAD OAXACA) para examinar la tesis titulada:

Distribución y caracterización de Ecosistemas Mesofóticos en el Pacífico Oriental Tropical: Costa Central de Oaxaca del alumno:

Apellido Paterno:	Pérez	Apellido Materno:	Castro	Nombre (s):	Miguel Ángel
-------------------	-------	-------------------	--------	-------------	--------------

Número de registro: A 1 8 0 2 0 2

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: Doctorado en Ciencias en Conservación y

Aprovechamiento de Recursos Naturales

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 31 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

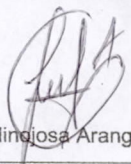
Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: (Por ejemplo, el % de similitud se localiza en metodologías adecuadamente referidas a fuente original)

El trabajo del alumno es original y no representa plagio. El análisis turnitin no incluyó el capítulo correspondiente al artículo ya publicado porque entonces daría una alta similitud al encontrarse dicho documento en las bases de datos. Asimismo, a pesar que tiene un 33% de similitud, el porcentaje más alto corresponde a un 3% con el mencionado artículo debido a frases y referencias que se emplean de esa publicación en el capítulo 3. En el caso del resto de los documentos señalados como similares, el porcentaje es menor al 1%, lo cual corresponde solo a frase o términos técnicos empleados en el tema de la tesis.

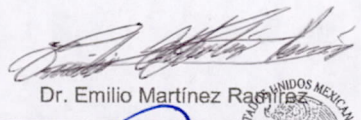
Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:


El trabajo se encuentra terminado y esta listo para que el alumno realice su examen de grado



Dr. Gustavo Hingosa Arango
Director de Tesis
Nombre completo y firma


COMISIÓN REVISORA DE TESIS

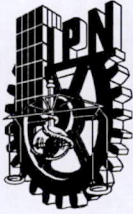
Dr. Marcelo Ulises García Guerrero
Nombre completo y firma


Dr. Emilio Martínez Ramírez
Nombre completo y firma


Dr. José Antonio Sánchez García
Nombre completo y firma


Dr. Marko Aurelio Gómez Hernández
Nombre completo y firma


Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA DE AUTORIZACIÓN DE USO DE OBRA PARA DIFUSIÓN

En la Ciudad de México el día 29 del mes de junio del año 2022, el que suscribe **Pérez Castro Miguel Ángel** alumno del programa **Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales** con número de registro **A180202**, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca manifiesta que es autor intelectual del presente trabajo de tesis bajo la dirección del **Dr. Gustavo Hinojosa Arango** y cede los derechos del trabajo intitulado “**Distribución y caracterización de Ecosistemas Mesofóticos en el Pacífico Oriental Tropical: Costa Central de Oaxaca**”, al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expresado del autor y/o director. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección de correo: m.angel.perezcastro@gmail.com. Si el permiso se otorga, al usuario deberá dar agradecimiento correspondiente y citar la fuente de este.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
UNIDAD OAXACA

Pérez Castro Miguel Ángel

DEDICATORIA

A mis padres por su amor incondicional y bendiciones constantes.

A Gaby, por su gran apoyo, amor y compañía durante este viaje.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por haberme brindado el apoyo de la beca de doctorado, necesaria para vivir cómodamente y culminar el programa de Doctorado en Ciencias en Conservación en el CIIDIR, Oaxaca.

Al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca por aceptarme en su programa de Doctorado.

Al Dr. Gustavo Hinojosa por aceptarme como alumno y permitirme desarrollar mi propuesta de investigación en Ecosistemas Mesofóticos y por su colaboración para obtener financiamiento. A la fundación The National Geographic Society por darnos el financiamiento para llevar a cabo esta investigación.

Al Comité tutorial por sus observaciones durante la trayectoria de este trabajo.

A la Universidad del Mar, en especial a los profesores-investigadores Gerardo Leyte-Morales y Cecilia Chapa, por sus asesorías y grata colaboración.

A la Dra. Cindy Fernández García y al Dr. Julio Adolfo Acosta-Calderón por su disposición y apoyo en la identificación de macroalgas.

A los capitanes que nos brindaron su servicio para una navegación segura y apoyo en la logística de campo. A Alex Moreno por su compañía en las inmersiones de Huatulco. Al Director y subdirector del Parque Nacional Huatulco por la autorización para llevar a cabo esta investigación dentro del área marina protegida.

A Maritza García y Amelia García por su linda amistad y el confort de su hogar

A Israel, Josué y Gaby, por su apoyo en el trabajo de campo. A Fernando Gumeta, Gerardo Williams Jara, Mariana Chávez Edgar Cruz y Rosalinda Abeytia, por su amistad y apoyo en algunos procesos de esta tesis.

A los investigadores Nadine Schubert y Gal Eyal por su colaboración, orientación y apoyo que fueron fundamentales para mejorar la calidad de este trabajo

A mi familia, a mi hermana Vero y amigos que me han acompañado en estos cortos y a la vez largos años.

RESUMEN

Esta tesis se enfocó principalmente en investigar los Ecosistemas Mesofóticos del Pacífico Oriental Tropical (ETP), con énfasis en la Costa Central de Oaxaca, considerando las profundidades ópticas del 10%, 1% y 0.1%, así como las comunidades fotosintéticas (corales y macroalgas) como proxies de sus fronteras batimétricas.

Debido a la falta de mediciones de las propiedades ópticas en el ETP, desarrollamos una técnica con datos satelitales para visualizar 5 tipos de aguas con diferentes niveles de turbidez (K_{dPAR}) y derivar a partir de ellas sus fronteras mesofóticas. De esta manera pudimos realizar una revisión sistemática y recopilar las investigaciones que describieran y presentaran información de especies de corales y macroalgas dentro de dichas fronteras mesofóticas correspondientes a sus respectivos niveles de turbidez. Los datos satelitales muestran que existe una alta variabilidad espacial y temporal en la transparencia del agua del ETP. Esto resulta en diferencias significativas en el K_{dPAR} entre ubicaciones oceánicas y continentales, principalmente relacionadas con surgencias estacionales costeras. Se compilaron 77 artículos de investigación relativos a los MCEs, registrando un total de 138 especies de corales y macroalgas asociadas a ellos. La zona mesofótica superior presentó tres veces más riqueza de especies que la mesofótica inferior.

En la Costa de Oaxaca también examinamos aspectos de la distribución, la geomorfología y la composición de especies de corales y macroalgas. Se encontró una mayor riqueza de especies de corales dependientes de luz y macroalgas en la zona de Puerto Ángel en comparación con la localidad de Huatulco, y solo los corales no dependientes de luz presentaron mayor riqueza en el estrato de 20<30m en Huatulco. Con este estudio se extendió el rango de profundidad de las especies *Porites panamensis* de 18 a 26 m y *Pavona gigantea* de 15 a 25.2 m en el Pacífico Sur Mexicano. Tanto en el ETP como en la costa central de Oaxaca, la presencia de los corales dependientes de luz se restringió a la zona mesofótica superior ($z_{10\%}$ - $z_{1\%}$), lo que concuerda con otros estudios y corrobora que los niveles de

luz son uno de los principales determinadores de la distribución batimétrica de los MCEs, por lo tanto, puede utilizarse como un primer enfoque para identificar su potencial presencia. Por debajo del z1% de la luz, es decir en la zona mesofótica inferior, los organismos formadores de hábitat estuvieron representados por corales no dependientes de luz y esponjas. Por su parte, las únicas macroalgas registradas en estos bajos niveles de luz, fueron las algas coralinas incrustantes (CCA).

ÍNDICE

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS	III
RESUMEN	V
ÍNDICE	VII
ÍNDICE DE TABLAS	IX
ÍNDICE DE FIGURAS	X
CAPÍTULO 1. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS	12
1.1 Introducción general y antecedentes	12
1.2 Origen semántico y nuevos términos mesofóticos	14
1.3 Organismos formadores de hábitat en los MCEs y MEs	16
1.4 Óptica marina	17
1.5 Planteamiento del problema y justificación	20
1.6 Objetivos generales	21
1.6.1 Objetivos particulares	21
1.7 Estructura y organización de la tesis	22
1.8 Referencias	24
CAPÍTULO 2. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS CORALINOS EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL: ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTO Y VARIABILIDAD ESPACIAL DE SUS FRONTERAS BATIMÉTRICAS.	31
2.1 Abstract	32
2.2 Introduction	33
2.3 Methods	37
2.3.1 Remote sensing approach to define mesophotic boundaries, based on optical depths	38
2.3.2 Statistical analysis	40
2.4 Results	41
2.4.1 The state of MCE research in the ETP	41
2.4.2 Spatial KdPAR variability in the ETP and the implications for mesophotic boundaries	42
2.4.3 Benthic community composition in the upper and lower mesophotic zone	44
2.4.4 Coral depth records and mesophotic boundaries	46
2.5 Discussion	48
2.5.1 The current state of MCE research in the ETP	48

2.5.2 Spatial KdPAR variability in the ETP and the implications for mesophotic boundaries	49
2.5.3 Benthic community composition	51
2.5.4 Advantages and disadvantages of Kd _{PAR} -derived satellite data	52
2.6 Conclusion	53
2.7 References	54
2.8 Supplementary Material	60
2.8.1 References	70
CAPÍTULO 3. DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS ENTRE PUERTO ÁNGEL Y BAHÍAS DE HUATULCO, OAXACA.	71
3.1 Introducción	72
3.1.1 Objetivo General	74
3.1.2 Objetivos específicos	75
3.2 Materiales y Métodos	76
3.2.1 Área de estudio	76
3.2.2 Descripción de la atenuación de la luz y delimitación de las fronteras mesofóticas	77
3.2.3 Descripción de rasgos geomorfológicos y caracterización batimétrica	78
3.2.4 Protocolo de muestreo	79
3.3 Resultados	81
3.3.1 Descripción de la atenuación de la luz y delimitación de las fronteras mesofóticas	81
3.3.2 Descripción de rasgos geomorfológicos y caracterización batimétrica	86
3.3.3 Caracterización biótica	91
3.4 Discusión y conclusiones	96
3.5 Referencias	100
CAPÍTULO 4. CONCLUSIONES GENERALES	103

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS	12
Tabla 1.1. Definición y usos de diferentes términos mesofóticos por distintos autores.	15
CAPÍTULO 2. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS CORALINOS EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL: ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTO Y VARIABILIDAD ESPACIAL DE SUS FRONTERAS BATIMÉTRICAS.....	31
Tabla 2.1. Water classification in the ETP, according to KdPAR ranges	44
Tabla 2.2.S1. Comparison of Kd values obtained from in situ measurements and from MODIS-Aqua satellite data in the Eastern Tropical Pacific.	64
Tabla 2.3.S2. Mean KdPAR values obtained from MODIS-Aqua (Jan 2018-Jul 2020).....	66
Tabla 2.4.S3. Corals (light and no-light dependent) and macroalgae genera reported in upper and lower mesophotic light interval from different oceanic locations and countries of the ETP.....	67
CAPÍTULO 3. DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS ENTRE PUERTO ÁNGEL Y BAHÍAS DE HUATULCO, OAXACA.	71
Tabla 3.1. Promedios y error estándar de las profundidades mesofóticas	84
Tabla 3.2. Descripción de los diferentes tipos de relieves submarinos encontrados y clasificados en este estudio.....	86
Tabla 3.3. Clasificación del tamaño de rocas presentes en los ambientes mesofóticos....	88
Tabla 3.4. Características de los diferentes tipos de relieves submarinos en los ecosistemas mesofóticos.	89
Tabla 3.5 Listado de especies de corales y macroalgas en las tres localidades de estudio.	91
Tabla 3.6 Resultados del ANOVA(<i>Fixed-Effects</i>) usando Specific_Richness como criterio.	92

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS	12
CAPÍTULO 2. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS CORALINOS EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL: ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTO Y VARIABILIDAD ESPACIAL DE SUS FRONTERAS BATIMÉTRICAS	31
Figure 2.1. Flowchart of the systematic bibliographic search and associated analyses.	37
Figure 2.2. Cumulative number of scientific publications over time, divided in studies at continental and oceanic locations.....	41
Figure 2.3. Overview of MCE-related studies in the ETP	42
Figure 2.4. Spatial variability of satellite-derived KdPAR in the ETP.....	43
Figure 2.5. Species richness of different benthic groups in the upper and lower mesophotic zone	46
Figure 2.6. Exponential relationship between the maximum depth distribution of light-dependent corals with light attenuation coefficient	46
Figure 2.7. A) Theoretical mesophotic light boundaries derived from KdPAR	48
Figure 2.8.S1. Spatial, site-specific variability in water transparency.....	65
Figure 2.9.S2. Time-series of the temporal, site-specific variability in water transparency	65
CAPÍTULO 3. DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS ENTRE PUERTO ÁNGEL Y BAHÍAS DE HUATULCO, OAXACA.	71
Figura. 3.1. Área de estudio que comprende ocho sitios en la costa central de Oaxaca..	77
Figura 3.2. Variabilidad estacional del KdPAR en la costa de Oaxaca.....	81
Figura 3.3. Serie de tiempo de KdPAR para Bahías de Huatulco y Puerto Ángel.	82
Figura 3.4. Coeficientes de atenuación de la luz (KdPAR) en Puerto Ángel y Huatulco....	83
Figura 3.5. Penetración de la luz a lo largo de 4 años promediados entre las dos localidades de estudio, Puerto Ángel y Huatulco.	85
Figura 3.6. Batimetrías del área de estudio.....	87
Figura 3.7. Tipos de relieve submarino:	90
Figura 3.8. Riqueza específica de las OTUS en Puerto Ángel y Bahías de Huatulco y entre los diferentes estratos de profundidad	93
Figura. 3.9. Abundancias acumuladas de corales dependientes y no dependientes de luz en Puerto Ángel y Bahías de Huatulco para los dos estratos de profundidad.	93
Figura 3.10. Abundancia acumulada de géneros/especies de corales en las localidades de Puerto Ángel y Bahías de Huatulco.....	95

Figura 3.11. Abundancia acumulada de géneros/especies de corales en las localidad de Salchi en los tres estratos de profundidad.95

CAPÍTULO 1. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS

1.1 Introducción general y antecedentes

Los arrecifes de coral están siendo destruidos y deteriorados a una velocidad alarmante (Carpenter et al., 2008). Se estima que cerca del 75% de los arrecifes del mundo se encuentran amenazados por actividades humanas como la sobreexplotación pesquera, la contaminación y el turismo excesivo (Burke et al., 2011). Aunada a esta problemática, se ha observado un aumento en los eventos de blanqueamiento térmico, derivados del calentamiento de los océanos y del cambio climático, lo que ha llevado a altas tasas de mortandad de corales, eliminando una proporción sustancial de los arrecifes coralinos (Hughes et al., 2017; Spalding y Brown, 2015). Sin embargo, se ha observado que ciertas áreas del arrecife pueden ofrecer un refugio temporal a largo plazo ante dichas perturbaciones (Glynn, 1996; Smith et al., 2017).

A finales del siglo XX, Glynn planteó la hipótesis de que los corales de zonas profundas pueden actuar como refugios térmicos para los corales de aguas someras; ya que se observó que los corales “profundos” se encuentran menos afectados por los eventos de estrés térmico, así como de otros impactos naturales y antropogénicos (Glynn, 1996). Posteriormente, las áreas “profundas” de los arrecifes de coral fueron conceptualizadas con el término Ecosistemas Mesofóticos Coralinos (MCEs por sus siglas en inglés). Este término se estableció primeramente para distinguir las secciones profundas de los arrecifes de coral (sub)tropicales de aquellos arrecifes profundos de zonas abismales y heladas donde no ocurre la fotosíntesis. De acuerdo con la definición de la U.S. National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), los MCEs se caracterizan por la presencia de corales dependientes de luz y comunidades asociadas formadoras de hábitat (corales, esponjas y macroalgas) que se encuentran típicamente en profundidades que van desde 30-40 m y se extienden a más de 150 m en regiones tropicales y subtropicales (Puglise et al., 2009).

La hipótesis de Glynn (1996) fue retomada y extendida a otras partes del mundo, dando lugar a la "Hipótesis de Refugio de Arrecifes Profundos" (DRRH por sus siglas en inglés). La DRRH establece que la profundidad y la distancia a la costa protegen a las comunidades coralinas de impactos directos, permitiendo que las poblaciones profundas sobrevivan y sean una fuente de larvas para repoblar los arrecifes someros adyacentes afectados tanto por procesos naturales como por actividades antropogénicas (Bongaerts et al., 2010).

La DRRH ha sido parte fundamental en las investigaciones de los MCEs, y ha sido una de las razones del creciente interés de la comunidad científica, mismo que se refleja como un incremento exponencial en el número de publicaciones científicas en los últimos 12 años (Loya et al., 2016; Bongaerts et al., 2019; Pérez-Castro et al., 2021). Paralelamente, el avance tecnológico en los vehículos operados remotamente (ROVs), en la industria del buceo, en los aparatos ópticos y en los sonares multihaz, también ha permitido un incremento importante en el conocimiento de estos ecosistemas, incluyendo el estudio de su biodiversidad, campo lumínico y geomorfología (Loya et al., 2016; Khang et al., 2017; Lesser et al., 2018).

A pesar del creciente número de investigaciones enfocadas en los MCEs, la mayoría de los estudios se han concentrado en pocas regiones geográficas, principalmente en el Atlántico. Tan solo en el Caribe se ha realizado el 57% de todos los estudios desde 1966 (Turner et al., 2019); mientras que muchos MCEs permanecen inexplorados, especialmente en el Indo-Pacífico y el Pacífico Oriental Tropical (ETP por sus siglas en inglés) (Baker et al., 2016).

En la zona oceánica del ETP, solo se han reportado estudios mesofóticos para las islas de Revillagigedo, Clipperton, Cocos y en la Isla de Pascua (Baker et al., 2016; Smith et al., 2017; Cortés, 2019; Hollarsmith et al., 2019). Mientras que en la zona continental, destacan estudios de la estructura de la comunidad de gorgonias para la costa central de Oaxaca, con descripciones de dichas comunidades hasta 70 m

de profundidad (Abeytia et al., 2013), trabajos taxonómicos de (Breddy y Guzmán 2013), estudios descriptivos de octocorales y corales negros en el Pacífico Colombiano (Mejía-Quintero y Chasqui, 2020), así como estudios de caracterización de los tipos de hábitats mesofóticos en las islas de Espíritu Santo y Cerralvo (Hollarsmith et al., 2019) y recientemente se llevó a cabo un estudio sobre ecosistemas mesofóticos en Bahías de Huatulco con un vehículo operado remotamente (ROV) (Rodríguez Escobar 2021).

1.2 Origen semántico y nuevos términos mesofóticos

El término "mesofótico" proviene de los vocablos griegos 'meso' "mitad", y "phōtós" que significa 'luz'. Fue usado por primera vez en investigaciones sobre plataformas carbonatadas correspondientes a las profundidades de los modernos biohermas de *Halimeda*, localizados entre los 40 y 80 m de profundidad, referidos como una zona de traslape entre la zona eufótica y la zona oligofótica (Pomar, 2001). Sin embargo, la primera mención publicada en referencia a los arrecifes de coral fue en una reunión de la Asociación de Laboratorios Marinos del Caribe (Ginsburg, 2007). Posteriormente, se adoptó en 2009 el término MCEs por la comunidad científica en el "International Workshop to Prioritize Research and Management Needs for Mesophotic Coral Ecosystems". Dicho congreso fue llevado a cabo del 12 al 15 de julio en Florida y fue financiado por la NOAA (Puglise et al., 2009).

Desde los primeros usos de la palabra mesofótico, no ha existido una definición sólida y objetiva. En los MCEs, los elementos más criticados de la definición han sido los límites batimétricos, ya que han sido generalmente determinados de manera arbitraria y ambigua (Laverick et al., 2016; Tamir et al., 2019). Asimismo, se ha criticado el protagonismo de los corales dependientes de luz en dicho término, ya que en muchas áreas, su cobertura no es tan amplia o incluso es nula (Spalding, 2012).

No obstante, la palabra mesofótico se ha extendido ampliamente entre la comunidad científica para hacer referencia a cualquier hábitat submarino que se encuentre

tanto en zonas tropicales como templadas entre los 30 y 150 m. Entre ellos están los bosques de octocorales, montes submarinos, paredes del talúd, praderas submarinas y mantos de rodolitos (Soares et al., 2018; Mirelles et al., 2014; Spalding, 2012). Al conjunto de estos hábitats se les ha nombrado Ecosistemas Mesofóticos (MEs) y, al igual que los MCEs, pueden albergar una importante biodiversidad, además de servir como hábitat de reclutamiento, residencia, forrajeo y desove para un amplio conjunto de peces arrecifales de importancia comercial, así como para otros invertebrados y tortugas (García-Sais et al., 2010; Soares et al., 2018). Paralelamente, han surgido otros términos mesofóticos que se sintetizan en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Definición y usos de diferentes términos mesofóticos por distintos autores.

Autor y año	Término	Definición
Cerrano et al., 2010	Arrecifes mesofóticos	Arrecifes mesofóticos o “twilight zone” localizados entre los 50 y 120 m. Hace referencia a bosques de gorgoneas de latitudes templadas
Spalding, 2012	Ecosistemas Mesofóticos (MEs)	Presencia de comunidades dependientes de luz (macroalgas o corales), localizadas entre los 30 y 150 m en regiones tropicales y subtropicales, en donde las comunidades dominantes que proveen hábitat estructural están conformadas por macroalgas, corales y esponjas
Soares, 2018		Se refiere a los diferentes hábitats que se encuentran entre los 30 y 150 m como mantos de rodolitos, bosques de octocorales, montes submarinos, paredes del talúd, etc.; donde las comunidades formadoras de hábitat están compuestas principalmente de macroalgas, esponjas y corales
Costa Bryan, 2015	Mesophotic Hard Coral (MHC)	Ecosistemas que incluye la presencia de corales duros entre los 30 y 150 m de profundidad, así como otras comunidades asociadas

Autor y año	Término	Definición
Turner et al., 2019	Ecosistemas Mesofóticos Templados (TMEs)	Ecosistemas mesofóticos de latitudes templadas, donde las comunidades dependientes de luz son dominadas por macroalgas. Presentan alta diversidad de antozoos, esponjas, peces y otros organismos.

1.3 Organismos formadores de hábitat en los MCEs y MEs

Los MCEs, similares a los arrecifes de aguas poco profundas, presentan corales escleractinios que viven en simbiosis con microalgas del género *Symbiodinium*. En ésta relación simbiótica, el coral proporciona un hogar seguro y compuestos esenciales para las algas. A cambio, las algas suministran al coral nutrientes resultado de la fotosíntesis. En los arrecifes poco profundos pueden proporcionar hasta el 95% del material orgánico que necesita el tejido coralino del huésped (Muscatine, 1990). Sin embargo, las zooxantelas de los corales mesofóticos no pueden producir suficiente energía debido a las limitaciones de luz, por lo que los corales mesofóticos también pueden depender del alimento planctónico capturado por sus tentáculos (Lesser et al., 2010). El éxito de los corales escleractinios para la construcción de extensos y complejos relieves (arrecifes), ha sido atribuido a la extraordinaria eficiencia de su esqueleto para colectar luz, así como de todo el holobionte para procesarla y fijar el carbono (Enríquez et al., 2005). Ésta eficiencia explica además el éxito de los corales dependientes de luz o fotosintéticos en colonizar zonas del mar con muy poca disponibilidad lumínica (Lesser et al., 2010; Pérez-Castro et al., 2021).

Si bien los corales fotosintéticos son los principales formadores de hábitat en los arrecifes someros, en los MCEs no siempre es así. Los octocorales, corales negros, esponjas, y macroalgas pueden llegar a ser dominantes, especialmente en la zona mesofótica inferior (Lesser et al., 2018; Pérez-Castro et al., 2021). Razón por la cual

se ha sugerido que el término más adecuado para estos ecosistemas sea MEs (Spalding, 2012; Soares et al., 2018).

Las comunidades formadoras de hábitat dominantes en la zona mesofótica pueden estar compuestas por especies de corales, esponjas y macroalgas (Hinderstain et al., 2010). Los octocorales comprenden, gorgonias y plumas de mar. Son componentes conspicuos, diversos y a menudo dominantes, de los ambientes marinos bentónicos, incluyendo los hábitats mesofóticos (Cerrano et al., 2010). Son considerados especies "emblemáticas" de conservación por ser ingenieros del ecosistema, ecológicamente diversos y longevos. Su forma arborescente proporciona heterogeneidad al hábitat y nichos para muchos organismos asociados (Cerrano et al., 2010; Rowley, 2014). Las macroalgas son otro componente dominante en las comunidades de la zona mesofótica, las cuales proveen hábitat estructural y contribuyen a la biodiversidad general (Hinderstain, 2010). Además, pueden tener importantes efectos en la abundancia local de peces e invertebrados, ya sea como zonas de criadero y/o como hábitat para adultos (Spalding et al., 2003).

Las esponjas son otro componente importante de los MCEs, ya que contribuyen significativamente al ciclo del carbono, nitrógeno y sílice, debido a su forma de alimentación y capacidad de filtración de grandes volúmenes de agua (Maldonado et al., 2016). La mayoría de las esponjas mesofóticas del Pacífico son esponjas finas e incrustantes, por ejemplo *Spirastrella*. En Japón, las esponjas incrustantes dominan los MCE estudiados, y las esponjas masivas solo se encuentran ocasionalmente entre 30 y 60 m (Sinniger et al., 2019). Las esponjas de los MCEs al igual que los corales, proporcionan un hábitat para peces e invertebrados, incluidas especies comercialmente importantes (Knudby et al., 2013).

1.4 Óptica marina

La luz del sol juega un papel clave en la ecología de los ecosistemas acuáticos. Su interacción con el agua, materiales disueltos y partículas suspendidas, es un

fenómeno físico importante e influye en varios procesos biogeoquímicos en el océano global (Mascarenhas y Keck, 2018).

Para los corales fotosintéticos y las algas, el campo de luz subacuático influye en la zonificación vertical de la estructura de la comunidad, en las tasas de productividad primaria, el crecimiento y la calcificación (Falkowski et al., 1990; Kahng et al., 2010). A medida que la luz viaja a través de la columna de agua, es absorbida y dispersada por partículas que reducen su intensidad y modifican su composición espectral (Kirk, 2011; Khang et al., 2019). Este proceso es conocido como atenuación de la luz. Cuando la luz en superficie (E_0) ingresa al océano y alcanza una profundidad particular (z), su intensidad ($E_d(z)$) se atenúa (K_d), siendo modelada por la ley de Lambert Beer:

$$E_d(z) = E_d(0) e^{-K_d z} \quad (\text{ec 1})$$

donde K_d es el coeficiente de atenuación difusa de la luz descendente y resulta principalmente de los efectos combinados de absorción y dispersión, propiedades ópticas inherentes (IOPs) del agua, debido a que sus magnitudes dependen únicamente de las sustancias que componen el medio acuático (Kirk, 2011; Mascarenhas y Keck, 2018). El K_d es clasificado técnicamente como una propiedad óptica aparente (AOPs); además, depende de los coeficientes de absorción y dispersión, así como de la direccionalidad del campo de luz instantáneo. Sin embargo, esta dependencia es débil, especialmente a profundidades mesofóticas, lejos de los efectos de frontera (Khang et al., 2019). Las AOPs también deben mostrar suficientes características regulares y estabilidad para ser descriptores útiles de un cuerpo de agua (Mobley, 2020).

En los primeros días de la oceanografía óptica, era difícil medir las IOP *in situ*. Sin embargo, era relativamente fácil medir variables radiométricas como las irradiancias del plano ascendente y descendente. Esto condujo al uso de las propiedades

ópticas aparentes (AOP) en lugar de las IOPs para describir las propiedades ópticas generales de los cuerpos de agua (Mobley, 2020).

Por otro lado, la luz del sol que ingresa al océano puede viajar hasta 1000 m de profundidad, pero es insignificante para la fotosíntesis más allá de los 200 m (Mascarenhas y Keck, 2018). Según la disponibilidad de luz, la columna de agua se divide en 3 zonas (Mascarenhas y Keck, 2018): 1) la capa superior denominada zona eufótica que está determinada por la profundidad a la que la radiación fotosintéticamente activa (PAR) se reduce al 1% de su valor superficial (Kirk, 2011). Aproximadamente, debajo de los 200 m y hasta los 1000 m, se encuentra 2) la zona de "crepúsculo" o "disfótica", en donde la intensidad de la luz disminuye rápidamente al aumentar la profundidad y es insuficiente para la fotosíntesis (Mascarenhas y Keck, 2018). Por debajo de los 1000 m, se localiza 3) la zona conocida como zona "afótica" o "medianoche" y es completamente oscura (Mascarenhas y Keck, 2018).

Las profundidades ópticas de particular interés, en el contexto de la producción primaria, son las correspondientes a la atenuación de la irradiancia descendente al 10% (correspondiente al punto medio de la zona eufótica) y al 1% de la irradiancia subsuperficial (Kirk, 2011). Estas profundidades son calculadas mediante la siguiente expresión, derivada de la ecuación 1:

$$\zeta = Kdz$$

Donde ζ es igual a la profundidad óptica del 10%=2.3 o 1%=4.6

Entre las primeras aportaciones científicas importantes respecto al ambiente óptico submarino de los MCEs destacan las realizadas por Lesser et al. (2009) y Kahng et al. (2010). Estos autores, establecieron las bases de investigaciones recientes que sugieren que la luz debería ser un factor fundamental para definir los límites de los

ambientes mesofóticos (Laverick et al., 2016; Laverick et al., 2017; Lesser et al., 2018; Eyal et al., 2019; Tamir et al., 2019).

1.5 Planteamiento del problema y justificación

Los MCEs presentan ambigüedades en la definición de las fronteras batimétricas y por herencia todos los demás términos que han surgido a partir de ellos y que hacen referencia a otros ambientes mesofóticos; por lo que, es fundamental definir las fronteras mesofóticas con base en parámetros universales y objetivos para evitar interpretaciones y concepciones ambiguas de estos ecosistemas.

Las condiciones oceanográficas del ETP y de la Costa Central de Oaxaca limitan la distribución vertical de los corales fotosintéticos a profundidades inferiores de 30 m. Esto podría sugerir la ausencia de los MCEs en la región con excepción de algunas islas oceánicas. Por lo tanto es probable que solo existan MEs en el ETP de acuerdo con las definiciones de Spalding (2012) y Soares et al (2018).

No obstante, es fundamental determinar la ocurrencia y distribución de los MCEs en zonas donde aún no han sido indetificados, tales como la región del ETP y la costa central de Oaxaca, ya que tienen el portencial de fungir como zonas de refugio y desove para un amplio conjunto de organismos, incluyendo invertebrados, tortugas marinas, condricios y otros peces. El desconocimiento de la existencia de estos ecosistemas mesofóticos podría favorecer la sobreexplotación de sus recursos y poner en riesgo su biodiversidad junto con la de los arrecifes someros. Por lo anterior, los estudios para caracterizar sus fronteras batimétricas y describir su composición bentica son esenciales para comprender la naturaleza y corroborar a posteiori su potencial como zonas de refugio, reclutamiento, residencia o forrajeo, así como para vislumbrar cualquier otra función ecológica que sea interesante estudiar.

La escasez de los estudios focalizados en la caracterización y descripción de los ambientes mesofóticos en el ETP y en la costa central de Oaxaca fue una de las razones por la cual se desarrollo esta investigación. Aunado a las crecientes presiones ambientales y antropogénicas que presentan los arrecifes coralinos someros.

Esta investigación permitirá generar una línea base para promover la inclusión de estos ecosistemas en los procesos de toma de decisiones de manejo y monitorear su estado de conservación en el mediano y largo plazo.

1.6 Objetivos generales

- Determinar la ocurrencia y distribución de MCEs y/o MEs en el Pacífico Oriental Tropical y en la costa central de Oaxaca.
- Caracterizar los Ecosistemas Mesofóticos en el Pacífico Oriental Tropical y en la Costa Central de Oaxaca a través de la determinación de sus fronteras batimétricas considerando parámetros ópticos, así como la composición de corales y macroalgas asociados a ellos.

1.6.1 Objetivos particulares

- Estimar las fronteras mesofóticas relativas al 10% 1% y 0.1% y compararlas con los registros máximos de profundidad de las comunidades fotosintéticas del ETP y de la costa central de Oaxaca
- Comparar la riqueza de especies de corales y macroalgas entre la zona mesofótica superior e inferior
- Comparar la riqueza de especies de corales y macroalgas entre dos áreas costeras importantes de Oaxaca, Puerto Ángel y Huatulco

1.7 Estructura y organización de la tesis

Esta tesis se enfoca principalmente en investigar los Ecosistemas Mesofóticos del Pacífico Oriental Tropical (ETP), con énfasis en la Costa Central de Oaxaca, empleando las profundidades ópticas del 10, 1 y 0.1% y las comunidades fotosintéticas (corales y macroalgas) como *proxis* de sus fronteras batimétricas.

El capítulo 1, es un marco teórico que servirá de base para comprender la importancia de los MCEs, los elementos bióticos y abióticos que los caracterizan, así como la diferencia entre los términos mesofóticos que han surgido a partir del estudio de estos ecosistemas.

El capítulo 2 es una revisión sistémica de los MCEs en el ETP que combina una técnica innovadora para visualizar 5 tipos de aguas con diferentes niveles de turbidez (K_{dPAR}). Esto permitió derivar a partir de estos niveles de turbidez las fronteras mesofóticas de las diferentes subregiones del ETP. De esta manera pudimos analizar la información recabada de las investigaciones que han sido realizadas dentro de éstas fronteras mesofóticas. El principal objetivo abordado en este apartado del trabajo fue analizar el estado actual de conocimiento de los MCEs en el ETP considerando los niveles de luz (10, 1 y 0.1%) como *proxis* de las fronteras mesofóticas. Nuestras hipótesis para este análisis fueron:

- Dado que la región del ETP presenta generalmente aguas más turbias que otras regiones tropicales del mundo, al considerar los niveles de luz en la definición de las fronteras mesofóticas, los MCEs y demás ecosistemas mesofóticos de esta región deberían localizarse en aguas más someras a las establecidas por la NOAA (~30 m) y, por consiguiente, la zona mesofótica será más estrecha.
- Es posible considerar una zona mesofótica universal con base en los niveles de luz relativos a los valores de superficie (10% y 0.1%), en donde los

registros máximos de profundidad de las comunidades fotosintéticas serán indicadores de las fronteras mesofóticas.

En el capítulo 3, nos enfocamos en explorar la ocurrencia y distribución de MCEs o MEs en la Costa Central de Oaxaca, a través de sus fronteras batimétricas referidas a los niveles de luz mesofóticos, así como a la composición de corales y macroalgas. Además, analizamos dos localidades con actividades humanas contrastantes, una zona pesquera sin mecanismos de protección, y una Área Natural Protegida, el Parque Nacional Huatulco (PNH). Por tanto, evaluamos el efecto de la profundidad y la localidad sobre la riqueza de especies de macroalgas, corales fotosintéticos y no fotosintéticos. A pesar de que esta investigación fue un trabajo descriptivo, nos planteamos la siguientes hipótesis:

- Los corales fotosintéticos de la costa central de Oaxaca pueden desarrollarse entre el 10 y el 0.1% de la luz relativa a la superficie.
- La localidad de Huatulco tendrá diferente riqueza y composición de especies en comparación con la zona de Puerto Ángel

1.8 Referencias

- Abeytia, R., Guzmán, H. M., & Breedy, O., 2013. Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1157-1166.
- Baker, E.K., Puglise, K.A., Harris P.T., 2016. Mesophotic coral ecosystems. A lifeboat for coral reefs, in: The United Nations Environment Programme and GRID-Arendal. pp. 1–100.
- Bongaerts, P., Pérez-Rosales, G., Radice, V. Z., Eyal, G., Gori, A., Gress, E., ... & Booker, R. 2019. Mesophotic. org: a repository for scientific information on mesophotic ecosystems. Database, 2019.
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E.M., Hoegh-Guldberg, O., 2010. Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>
- Burke L, K. Reytar, M. D. Spalding, A. L. Perry, Reefs at Risk Revisited (World Resources Institute, The Nature Conservancy, WorldFish Center, International Coral Reef Action Network, UNEP World Conservation Monitoring Centre, and Global Coral Reef Monitoring Network, Washington, DC, 2011).
- Carpenter, K. E., Abrar, M., Aeby, G., Aronson, R. B., Banks, S., Bruckner, A., ... & Edgar, G. J., 2008. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science*, 321(5888), 560-563.
- Cerrano, C., Danovaro, R., Gambi, C., Pusceddu, A., Riva, A., & Schiaparelli, S., 2010. Gold coral (*Savalia savaglia*) and gorgonian forests enhance benthic biodiversity

and ecosystem functioning in the mesophotic zone. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 153-167.

Cortés, J., 2019. Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. pp. 465–475. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_26

Enríquez, S., Méndez, E.R. and Prieto, R.I. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, vol. 50, No. 4, pp. 1025-1032.

Eyal, G., Tamir, R., Kramer, N., Eyal-Shaham, L., Loya, Y., 2019. The Red Sea: Israel. pp. 199–214. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_11

Falkowski, P.G., Jokiel, P.L., Kinzie III, R.A., 1990. Irradiance and corals. In: Dubinsky, Z. (Baker, E.K., Puglise, K.A., Harris P.T., 2016. Mesophotic coral ecosystems. A lifeboat for coral reefs, in: The United Nations Environment Program and GRID-Arendal. pp. 1–100.

García-Sais, J. R., Castro-Gomez, R. L., Sabater-Clavell, J., Esteves, R., Williams, S., & Carlo, M., 2010. Mesophotic benthic habitats and associated marine communities at Abrir La Sierra, Puerto Rico. Draft Final Report NOAA Grant FNA07NMF4410117.

Glynn, P.W., 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypotheses, and implications. *Global Change Biology* 2, 495–509.

Hinderstein, L. M., Marr, J. C. A., Martinez, F. A., Dowgiallo, M. J., Puglise, K. A., Pyle, R. L., ... & Apeldoorn, R., 2010. Theme section on “Mesophotic coral ecosystems: characterization, ecology, and management”.

Hughes, T.P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B.C., Kleyvas, J., van de Leemput, I.A., Lough, J.M., Morrison, T.H., Palumbi, S.R.,

- van Nes, E.H., Scheffer, M., 2017. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*.
<https://doi.org/10.1038/nature22901>
- Kahng, S., Copus, J. M., & Wagner, D., 2017. Mesophotic coral ecosystems. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*, 185-206.
- Kahng, S.E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E.J., Wiedenmann, J., Tamir, R., Tchernov, D., 2019. Light, Temperature, Photosynthesis, Heterotrophy, and the Lower Depth Limits of Mesophotic Coral Ecosystems. pp. 801–828.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42
- Kahng, S.E., Garcia-Sais, J.R., Spalding, H.L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L., Toonen, R.J., 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29, 255–275. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>
- Kirk, J.T.O., 2011. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Third Edition. ed. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Knudby A, Kenchington E, Murillo FJ., 2013. Modeling the distribution of *Geodia* sponges.
- Laverick, J. H., Andradi-Brown, D. A., Exton, D. A., Bongaerts, P., Bridge, T. C., Lesser, M. P., Pyle R. L., Slattery M., Wagner D., Rogers, A. D., 2016. To what extent do mesophotic coral ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest. *Environmental Evidence*, 5(1), 16.
- Laverick, J.H., Andradi-Brown, D.A., Rogers, A.D., 2017. Using light-dependent Scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS ONE* 12, 8–17.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183075>

- Laverick, J.H., Tamir, R., Eyal, G., Loya, Y., 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography* 29, 1554–1564. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>
- Lesser, M.P., Slattery, M., Leichter, J.J., 2009. Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>
- Lesser, M.P., Slattery, M., Mobley, C.D., 2018. Biodiversity and Functional Ecology of Mesophotic Coral Reefs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49–71.
- Lesser, M.P., Slattery, M., Stat, M., Ojimi, M., Gates, R.D. and Grottoli, A., 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology*, vol. 91, No. 4, pp. 990-1003.
- Littler, M. M., & Littler, D. S., 2013. The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Research and discoveries: the revolution of science through SCUBA*.
- Loya, Y., Eyal, G., Treibitz, T., Lesser, M. P., & Apeldoorn, R., 2016. Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs*, 35(1), 1-9.
- Maldonado M, Aguilar R, Bannister RJ et al., 2016. Sponge grounds as key marine habitats: a synthetic review of types, structure, functional roles, and conservation concerns. In: Rossi D (ed) *Marine animal forests*. Springer, Berlin.
- Mascarenhas, V., & Keck, T., 2018. Marine optics and ocean color remote sensing. *YOUMARES 8—Oceans Across Boundaries: Learning from each other*, 41.

- Meirelles, P. M., Amado-Filho, G. M., Pereira-Filho, G. H., Pinheiro, H. T., De Moura, R. L., Joyeux, J. C., ... & Thompson, F. L., 2015. Baseline assessment of mesophotic reefs of the Vitória-Trindade Seamount Chain based on water quality, microbial diversity, benthic cover, and fish biomass data. *PloS one*, 10(6), e0130084.
- Mejía-Quintero, K., & Chasqui, L., 2020. Octocorals and Antipatharians in the Mesophotic Rocky Reefs of Colombian Pacific (Eastern Tropical Pacific). *Frontiers in Marine Science*, 7, 311.
- Mobley C., 2020. Propiedades ópticas aparentes. <https://www.oceanopticsbook.info/view/inherent-and-apparent-optical-properties/apparent-optical-properties>
- Muscantine, L., 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. In: Dubinsky, Z. (ed.). *Ecosystems of the World 25: Coral reefs*, Elsevier, Amsterdam, pp. 75-87.
- Pérez-Castro, M. Á., Schubert, N., De Oca, G. A. M., Leyte-Morales, G. E., Eyal, G., & Hinojosa-Arango, G., 2021. 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, 150576.
- Pomar, L., 2001. Types of carbonate platforms: a genetic approach. *Basin research*, 13(3), 313-334.
- Puglise, K.A., Hinderstein, L., Marr, J.C.A., Dowgiallo, M.J., Martinez, FA., 2009. Mesophotic coral ecosystems research strategy: International Workshop to prioritize research and Management needs for Mesophotic Coral Ecosystems, in: NOAA National Centers for Coastal Ocean Science. p. 24.

- Rowley, S. J., 2014. Gorgonian responses to environmental change on coral reefs in SE Sulawesi, Indonesia.
- Sinniger F, Harii S, Humblet H et al., 2019. Ryukyus Islands, Japan. In: Loya Y, Puglise KA, Bridge TCL (eds) Mesophotic coral ecosystems. Springer, New York, pp 231–247, P.G., Jokiel, P.L., Kinzie III, R.A., 1990. Irradiance and corals. In: Dubinsky, Z. (Ed.), Ecosystems of the World 25: Coral Reefs. In: Elsevier, Amsterdam, pp. 89–107.
- Smith, T.B., Maté, J.L., Gyory, J., 2017. Thermal Refuges and Refugia for Stony Corals in the Eastern Tropical Pacific, in: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. Coral Reefs of the World. Springer, Dordrecht, pp. 501–515. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4>
- Soares, M. D. O., Tavares, T. C. L., & Carneiro, P. B. D. M., 2018. Mesophotic ecosystems: Distribution, impacts, and conservation in the South Atlantic. *Diversity and Distributions*, 25(2), 255-268.
- Spalding, H. L., 2012. *Ecology of mesophotic macroalgae and Halimeda kanaloana meadows in the main Hawaiian Islands*. Doctoral dissertation, Honolulu: University of Hawaii at Manoa, August 2012.
- Spalding, M.D., Brown, B.E., 2015. Warm-water coral reefs and climate change. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aad0349>
- Tamir, R., Eyal, G., Kramer, N., Laverick, J.H., Loya, Y., 2019. Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2839>
- Turner, J.A., Andradi-Brown, D.A., Gori, A., Bongaerts, P., Burdett, H.L., Ferrier-Pagès, C., Voolstra, C.R., Weinstein, D.K., Bridge, T.C.L., Costantini, F., Gress, E.,

Laverick, J., Loya, Y., Goodbody-Gringley, G., Rossi, S., Taylor, M.L., Viladrich, N., Voss, J.D., Williams, J., Woodall, L.C., Eyal, G., 2019. Key Questions for Research and Conservation of Mesophotic Coral Ecosystems and Temperate Mesophotic Ecosystems, in: Loya Y., Puglise K., Bridge T. (Eds.), Mesophotic Coral Ecosystems. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_52

CAPÍTULO 2. ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS CORALINOS EN EL PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL: ESTADO ACTUAL DE CONOCIMIENTO Y VARIABILIDAD ESPACIAL DE SUS FRONTERAS BATIMÉTRICAS.

Science of the Total Environment 806 (2022) 150576



Contents lists available at ScienceDirect

Science of the Total Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/scitotenv



Mesophotic Coral Ecosystems in the Eastern Tropical Pacific: The current state of knowledge and the spatial variability of their depth boundaries



Miguel Ángel Pérez-Castro ^{a,*}, Nadine Schubert ^b, Gabriela Ang-Montes de Oca ^c, Gerardo Esteban Leyte-Morales ^d, Gal Eyal ^{e,f}, Gustavo Hinojosa-Arango ^{a,*}

^a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Calle de Hornos 1003, Sta. Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Mexico

^b CCMAR - Center of Marine Sciences, University of Algarve, Campus Gambelas, 8005-139 Faro, Portugal

^c Unidad Académica de Sistemas Arrecifales Puerto Morelos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (ICML-UNAM), Cancún, Mexico

^d Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel (UMAR), Instituto de Recursos, Ciudad Universitaria s/n, Puerto Ángel, Oaxaca, Mexico

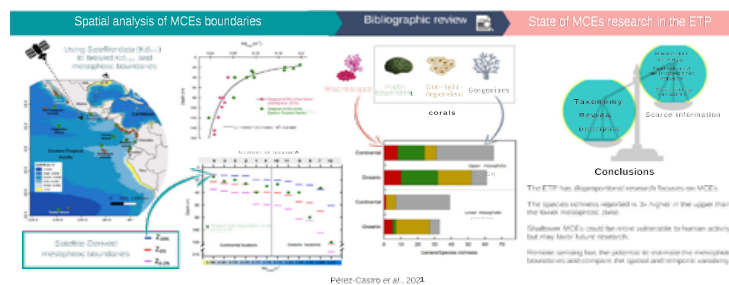
^e ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies and School of Biological Sciences, The University of Queensland, St. Lucia, QLD 4072, Australia

^f The Mina & Everard Goodman Faculty of Life Sciences, Bar-Ilan University, Ramat Gan 5290002, Israel

HIGHLIGHTS

- Review of MCE research in the ETP, using satellite-derived mesophotic boundaries.
- MCEs research is scarce and mainly focused on taxonomy and reviews.
- Species richness reported is 3x higher in the upper than the lower mesophotic zone.
- At coastal locations MCEs can occur as shallow as 13-15 m.
- Usefulness of satellite-derived Kd_{PAR} to identify the potential presence of MCEs.

GRAPHICAL ABSTRACT



ARTICLE INFO

Article history:

Received 3 July 2021

Received in revised form 14 September 2021

Accepted 19 September 2021

Available online 25 September 2021

Editor: Henner Hollert

Keywords:

Shallow mesophotic coral ecosystems

Remote sensing

Light attenuation coefficient

Distribution

Macroalgae

Upwelling

ABSTRACT

In the Eastern Tropical Pacific (ETP), Mesophotic Coral Ecosystems (MCEs) are limited by oceanographic conditions and are thought to be mostly absent. However, considering the currently discussed more flexible approach to define mesophotic boundaries, based on light availability, we performed a systematic search to assess their current state of knowledge. Using MODIS-Aqua satellite data (Kd_{490}), we calculated the mesophotic boundaries in the ETP, based on optical depths, and performed a bibliographic search of studies carried out at those depths, including those present in turbid waters with Kd_{PAR} values up to 0.2 m^{-1} . Seventy-seven papers on MCEs research were compiled in this review, recording a total of 138 species. The studies focus almost exclusively on taxonomy, ecosystem function, and reviews, indicating the need for future research regarding aspects, such as structuring environmental variables, molecular ecology, and natural resource management. Furthermore, remote sensing data show that there exists a high spatial variability of water transparency in the ETP, resulting in significant differences in Kd_{PAR} between oceanic and continental locations, mostly related to the occurrence of seasonal upwelling in the latter. Based on Kd_{PAR} , we estimated the mesophotic depth boundaries ($Z_{10\%}$, $Z_{1\%}$, $Z_{0.1\%}$) for specific locations within the ETP and found that MCEs can potentially occur as shallow as 13-15 m in coastal regions. Also, we compared the calculated boundaries with the respective deepest records of light-dependent corals. With one exception, the presence of the corals was restricted to the upper mesophotic subzone ($Z_{10\%}$ - $Z_{1\%}$), which agrees with reports for other regions, showing that light availability is one of the main drivers

* Corresponding authors.

E-mail addresses: m.angel.perezcastro@gmail.com (M.Á. Pérez-Castro), ghinojosa@ipn.mx (G. Hinojosa-Arango).

<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150576>
0048-9697/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

2.1 Abstract

In the Eastern Tropical Pacific (ETP), Mesophotic Coral Ecosystems (MCEs) are limited by oceanographic conditions and are thought to be mostly absent. However, considering the currently discussed more flexible approach to define mesophotic boundaries, based on light availability, we performed a systematic search to assess their current state of knowledge. Using MODIS-Aqua satellite data (Kd490), we calculated the mesophotic boundaries in the ETP, based on optical depths, and performed a bibliographic search of studies carried out at those depths, including those present in turbid waters with KdPAR values up to 0.2 m⁻¹. Seventy-seven papers on MCEs research were compiled in this review, recording a total of 138 species. The studies focus almost exclusively on taxonomy, ecosystem function, and reviews, indicating the need for future research regarding aspects, such as structuring environmental variables, molecular ecology, and natural resource management. Furthermore, remote sensing data show that there exists a high spatial variability of water transparency in the ETP, resulting in significant differences in KdPAR between oceanic and continental locations, mostly related to the occurrence of seasonal upwelling in the latter. Based on KdPAR, we estimated the mesophotic depth boundaries (z10%, z1%, z0.1%) for specific locations within the ETP and found that MCEs can potentially occur as shallow as 13-15 m in coastal regions. Also, we compared the calculated boundaries with the respective deepest records of light- dependent corals. With one exception, the presence of the corals was restricted to the upper mesophotic subzone (z10%-z1%), which agrees with reports for other regions, showing that light availability is one of the main drivers for the bathymetric distribution of MCEs and can be used as a first approach to identify their potential presence, though other local factors (e.g., geomorphology, temperature, internal waves) should also be considered, as they can cause shifts in depth limits.

2.2 Introduction

Mesophotic ecosystems have attracted the attention of the scientific community over the last two decades, especially the Mesophotic Coral Ecosystems (MCEs), because of their potential to serve as a refuge for shallow coral communities affected by thermal stress (Bongaerts et al., 2010; Glynn, 1996). These shallow communities are degrading rapidly, mainly due to global climate change related impacts and disturbances caused by human activities, such as over-fishing, tourism, and coastal development (Hughes et al., 2017; Spalding and Brown, 2015).

According to the definition of the US National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), MCEs are characterized by the presence of light-dependent corals and associated communities, composed of other corals, sponges, and algae. These ecosystems are typically found between 30-40 m and can extend down to 150 m in tropical and subtropical regions (Puglise et al., 2009). Although this definition has been widely accepted, there exists an ongoing discussion regarding the bathymetric boundaries of MCEs (Eyal et al., 2019; Laverick et al., 2020; Pyle and Copus, 2019; Tamir et al., 2019).

Commonly, the upper mesophotic boundary has been defined by fixed depths between 30 and 40 m, though this is more related to SCUBA diving limitations than to ecology (Laverick et al., 2016) and has been questioned, based on biological evidence of changes from shallow to MCE communities at depths as shallow as 10 m and as deep as 50 m. Based on the former, the use of a biological definition of the upper mesophotic boundary rather than a fixed depth based on SCUBA limitations has been suggested (Laverick et al., 2017). Furthermore, a faunal transition has been reported at approximately 60 m and used as a division between an upper mesophotic subzone, a transition zone that includes shallow and mesophotic taxa, and the lower mesophotic subzone, characterized by taxa adapted to low-light environment (Kahng et al., 2019; Lesser et al., 2019, 2018). However, the fixed transition depth at 60 m fails to explicitly accommodate the environmental variation

at specific locations (Laverick et al., 2017). Similarly, the lower mesophotic boundary is variable and defined by the deepest occurrence of light-dependent corals, which relates to the water quality at the locations and the associated light attenuation within the water column. Thus, the deepest records are found at locations with high optical water quality, suggesting that light availability, i.e. PAR (photosynthetically active radiation), represents one of the main factors defining MCEs' lower boundaries (Kahng et al., 2010). In this context, the diffuse light attenuation coefficient K_{dPAR} is a parameter that characterizes the transparency of waters (Kirk, 2011) and hence, can be used to calculate optical depths of particular interest, such as the 10% and the 1% light level. These light levels are considered to be the midpoint and the bottom of the euphotic zone, respectively (Kirk, 2011). Thus, several recent studies proposed flexible depth limits to identify MCE boundaries, defined by available light levels obtained from K_{dPAR} for a given location ($Z_{10\%}$, $Z_{1\%}$, $Z_{0.1\%}$), in combination with coral community data (Eyal et al., 2019; Kahng et al., 2010; Laverick et al., 2020; Lesser et al., 2018; Tamir et al., 2019). Moreover, a recent study provided a generalized light-driven model that can be used to predict mesophotic depth boundaries, through a combination of community-light relationships and underwater light field, defined by K_{dPAR} values (Laverick et al., 2020). It also explains, why at some locations mesophotic species and communities have been recorded at depths as shallow as 10 m, as in these locations light attenuation within the water column is high.

On a global scale, studies of MCEs have been conducted mainly in the Atlantic region, Australia, the Red Sea, and Hawaii (Bongaerts et al., 2019; Eyal et al., 2021; Pyle and Copus, 2019). Of those, 57% have been conducted in the Caribbean since 1966 (Turner et al., 2017). Despite the increasing research efforts worldwide, many MCEs are still mostly unexplored, including those of the Eastern Tropical Pacific (ETP) (Baker et al., 2016). The latter is also related to the general assumption that MCEs are absent in the ETP, based on deep surveys in different locations within the ETP and due to the characteristically permanent shallow thermocline, with a commonly thin mixed layer located between 10-30 m (Fiedler and Lavín, 2017; Smith

et al., 2017), that results in marked differences between shallow and mesophotic conditions due to declines in temperature and pH, as well as higher nutrient concentrations (Cortés et al., 2019). Reported coral reef communities of the ETP extend from Baja California Sur, Mexico, to the Gulf of Guayaquil in Ecuador and include the oceanic islands of Revillagigedo, Clipperton, Cocos, Galapagos, Malpelo, and the Easter Island (Glynn et al., 2017). These communities are exposed to mean sea surface temperatures ranging from 20 to 29°C (Shea et al., 1992) and influenced by seasonal coastal upwelling due to intense winds bursts that prevail in the Gulfs of Tehuantepec, Papagayo, Panama between November and April (Chapa-Balcorta et al., 2015; Kessler, 2006). The upwelling events affect water transparency and other oceanographic characteristics, such as temperature, salinity and pH, and transport nutrients from deeper areas to the sea surface, generating seasonal turbidity through algae blooms (García-Reyes and Largier, 2012).

Given the oceanographic characteristics of the ETP, light-dependent corals in coastal regions are limited to shallow waters, which is why to date it is commonly assumed that MCEs are absent in this region. However, recent evidence regarding the definition of MCEs, based on light availability, suggests that in locations with low light levels due to high light attenuation, MCEs could be present as the so-called "shallow-water turbid reefs" (Laverick et al., 2020). Thus, in the present study, we performed a systematic bibliographic review of coral communities within the ETP and subsequently, in combination with site-specific determinations of K_{dPAR} and derived optical depths, identified the studies that can be considered MCE-related research for this region. Furthermore, from the obtained database, we extracted coral community data and assessed the current MCE research status in the ETP.

We used the optical depths ($z_{10\%}$, $z_{1\%}$, $z_{0.1\%}$) as markers of the mesophotic boundaries, based on the evidence provided by previous studies. For example, in the Red Sea $z_{10\%}$ lies at 33 m ($K_d=0.07\text{ m}^{-1}$), matching the fauna transition at 30 m reported by Eyal et al. (2019). In general, in the clear waters, where most MCE studies were carried out, $z_{10\%}$ is close to 30-40 m and thus matches the fixed depth

of the upper boundary zone according to NOAA. Similarly, the depth of $z_{1\%}$ is usually consistent with the general fauna breakpoint at 60 m, though Laverick et al. (2020) considered $z_{0.1\%}$ as the lower limit of the mesophotic zone because of the maximum depths records of light-dependent corals in some places (Kahng et al., 2010; Laverick et al., 2020). Therefore these optical depths represent a useful first approach to identify depth ranges for the potential occurrence of MCEs in regions, where information regarding geomorphology, community descriptions, and mesophotic indicator species are scarce or absent.

Specifically, the goals of this review were to answer the following questions:

Primary question:

- What is the status of knowledge of MCEs in the ETP, considering mesophotic boundaries based on light availability?

Secondary questions:

1. What are the mean values of K_{dPAR} within the ETP and do they vary spatially and/or seasonally?
2. What are the corresponding mesophotic optical depths ($z_{10\%}$, $z_{1\%}$, $z_{0.1\%}$)?
3. What are the main research foci in mesophotic studies in the ETP?
4. Are there depth- and/or location-specific differences in the coral community composition, depending on mesophotic depth boundaries (upper and lower mesophotic zone)?
5. Do the maximum depth records of light-dependent corals show a good correlation with location-specific water transparency (K_{dPAR}) and the derived optical mesophotic boundaries?

2.3 Methods

We performed a systematic review, using a search strategy adapted from other studies of systematic research (Laverick et al., 2016; Turner et al., 2017). Two independent and complementary search strings were carried out, followed by a remote sensing analysis for each string (Fig. 2.1).

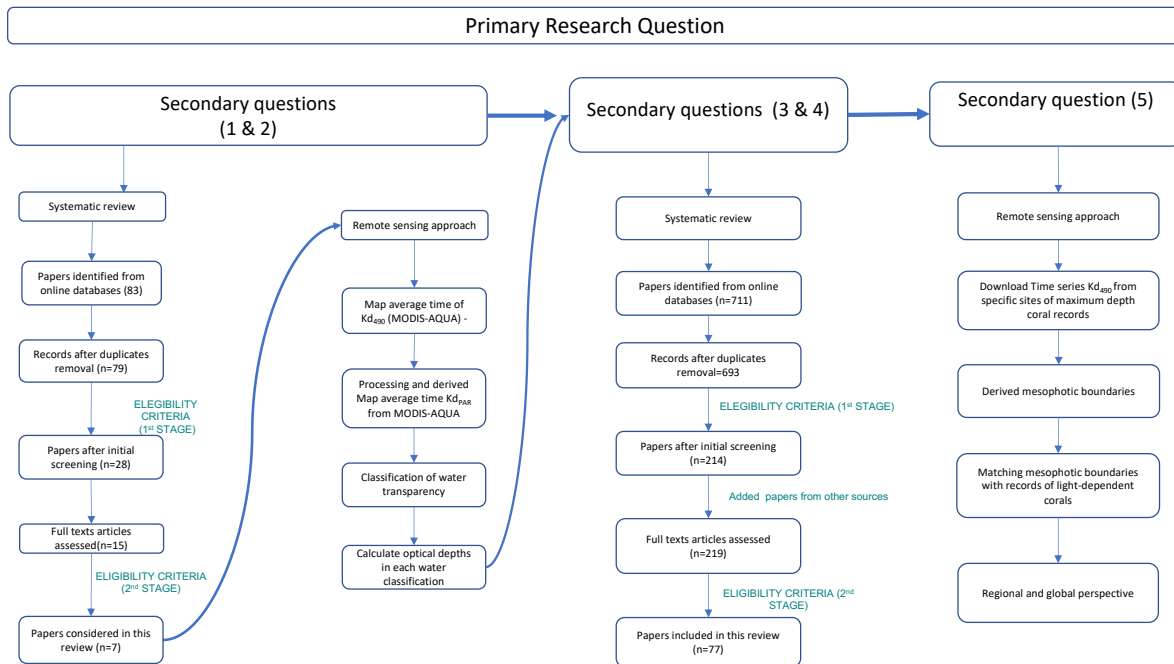


Figure 2.1. Flowchart of the systematic bibliographic search and associated analyses.

The systematic search of scientific literature was performed using different digital databases (Web of Science, Google Scholar, mesophotic.org and Scielo). In the first search string, we searched for reports of diffuse attenuation coefficient (K_{dPAR}) or similar parameters (Secchi, euphotic depth values) for the ETP, to calculate the optical depths of mesophotic boundaries for the region. For the second search string, we searched for studies with information about benthic coral communities (corals and macroalgae) in the ETP (see Supplementary Material for detailed description). Only studies in English and Spanish were included, in which the search keywords appeared in the title, abstract or keywords, and grey literature and unavailable full texts were excluded. The studies were screened in a two-stage process, according to the following eligibility criteria (see also Fig. 2.1):

- 1) The title and the abstract were related to:
 - a. the subject in question
 - b. the study area was located in the ETP
- 2) For the full text:
 - a) Studies contained precise information to respond to the secondary questions: *in situ* values of K_d and euphotic depths for the first set of secondary questions (1 & 2), and species/genera composition and depth for the next set of secondary questions (3 & 4).
 - b) Articles that contained relevant information (e.g., reports of species and depths) from other references were replaced by the original sources.

After applying the eligibility criteria, the full-text documents were evaluated for data extraction and quality assessment. The information was organized in a spreadsheet by location, primary research topics (descriptive, taxonomy, review, natural and anthropogenic impacts, life history, structuring variables, and ecosystem function), following those described by Turner et al. (2017). The information on corals and macroalgae was classified by country, depth, and continental or oceanic locations. The species were clustered into four artificial groups: macroalgae, light-dependent corals, gorgonians corals, and non-light-dependent corals (mostly asymbiotic scleractinians, with a few reports of black and soft corals). Subsequently, they were categorized by occurrence in either the upper ($Z_{10\%}$ - $Z_{1\%}$) or lower mesophotic zone ($Z_{1\%}$ - $Z_{0.1\%}$), based on site-specific K_{dPAR} and derived mesophotic optical boundaries, obtained as described below.

2.3.1 Remote sensing approach to define mesophotic boundaries, based on optical depths

To estimate the apparent optical properties of the ETP, we used time-averaged maps and monthly time series of K_{d490} from the NASA platform Giovanni: Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/>). The K_{d490} products of Giovanni were converted to K_{dPAR} , using the following equation (Morel et al., 2007):

$$Kd_{PAR} = 0.0864 + 0.884 Kd_{490} - 0.00137 [Kd_{490}]^{-1}$$

Using the QGIS software (QGIS, 2021), a time average map of Kd_{PAR} (Jan 2018-Oct 2020) was employed to regionalize the water transparency in the ETP, which were categorized into five water types, based on Kd_{PAR} ranges, and were subsequently used to extract the respective regional benthic community data. Also, for each category or Kd_{PAR} interval (Kd_1 - Kd_2), the depths of the upper and lower mesophotic light intervals were calculated, which for the purposes of this study were defined as $Z_{10\%}$ to $Z_{1\%}$ and $Z_{1\%}$ to $Z_{0.1\%}$, respectively:

$$Kd_{PAR} \text{ interval} = (Kd_1 - Kd_2)$$

$$\text{Upper mesophotic light interval} = (Z_{10\%} - Z_{1\%})$$

$$Z_{10\%} = 2.3 / Kd_2$$

$$Z_{1\%} = \frac{4.6}{(Kd_1 + Kd_2)/2}$$

$$\text{Lower mesophotic light interval} = ((Z_{1\%} + 1) - Z_{0.1\%})$$

$$Z_{0.1\%} = 6.9 / Kd_1$$

Furthermore, based on the available maximum depth records of light-dependent corals for specific continental and oceanic locations, found in the bibliographic search, the Kd_{490} time series (Aqua-MODIS (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/>) for those locations were downloaded (January 2018 to January 2021) to compare the Kd_{PAR} -derived lower mesophotic boundary with those records. Here, continental locations are considered those on the continental shelf, including islands separated from the shelf by shallow and narrow arms of the sea. Oceanic locations are represented by oceanic islands that arise from the bottom of the sea as a result of the volcanic activity of the seabed, without connections to continental landmasses, and generally located far from the continent and separated by large depths (Fernández-Palacios and Morici, 2004). The Kd_{490} time series were transformed to Kd_{PAR} as described above, and the values were averaged for each location to obtain the corresponding site-specific optical depths ($Z_{10\%}$, $Z_{1\%}$, $Z_{0.1\%}$), according to Kirk (2011). In addition, to verify the accuracy of the satellite-derived data, we compared reported *in situ* Kd_{PAR} or Kd_{490} values with those obtained from the MODIS-AQUA satellite data for the same location and, if available, the same date.

2.3.2 Statistical analysis

Using R software, we performed a non-parametric Kruskal-Wallis test to determine significant differences in $K_{d_{PAR}}$ between the locations in the ETP, which was then followed by pairwise comparisons using Wilcoxon rank sum test. Furthermore, using STATISTICA 7.0 we evaluated the relationship between deepest coral records and light attenuation ($K_{d_{PAR}}$). For this, the parameters were logarithmically transformed to normalize their distribution and subsequently fitted to an exponential function.

2.4 Results

2.4.1 The state of MCE research in the ETP

Seventy-seven MCE-related papers were compiled in this study, covering the region of Loreto, in Baja California Sur, Mexico, to Easter Island in Chile. The earliest study was published in 1975, with a considerable increase in research efforts since 2000 (Fig. 2.2). Of all available studies, 49% were carried out in the continental zone, while 61% were performed in oceanic regions, with eight studies covering both continental and oceanic locations.

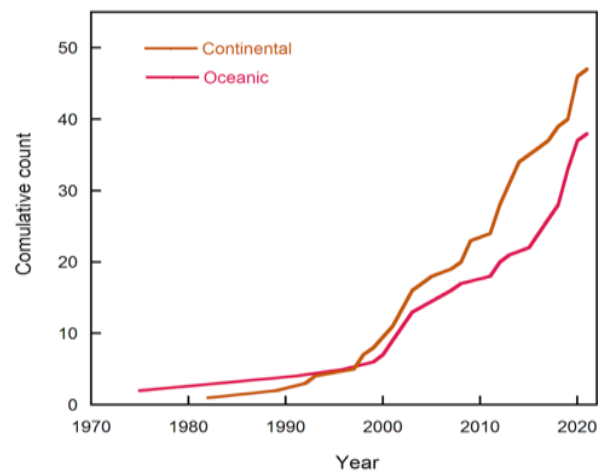


Figure 2.2. Cumulative number of scientific publications over time, divided in studies at continental and oceanic locations.

Some of the studies reviewed in this work were carried out in two or more countries in the ETP, most of them in Costa Rica (20 papers), followed by Mexico and Panama (Fig.2.3A). In remote locations, like Easter and Clipperton Island, only a few research studies are available (five or six studies).

Regarding the research focus of studies on MCEs in the ETP, ecosystem functions have been studied in seven countries, while reviews are available for most countries. Most MCE-related studies in the ETP available for continental locations focused on taxonomy, reviews, and natural and anthropogenic impacts, with 34%, 15%, and 15%, respectively. Meanwhile, the research foci at oceanic locations were mostly reviews (34%), as well as ecosystem functions (21%) and descriptive ecology (16%),

while only 4% of the studies were focused on biotic variables that structure the community along a depth gradient (Fig. 2.3B).

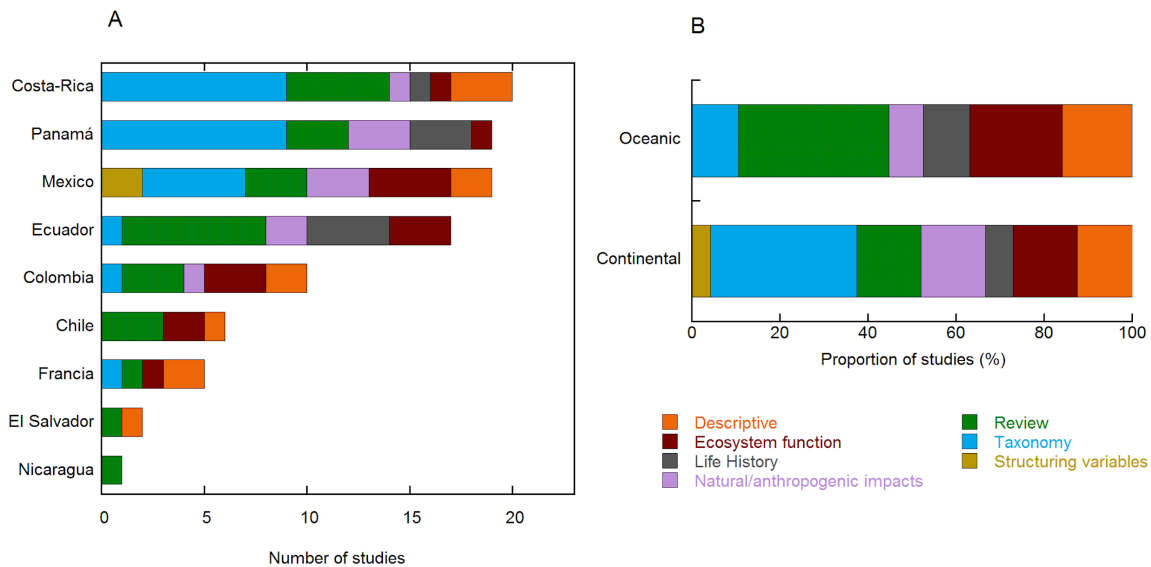


Figure 2.3. Overview of MCE-related studies in the ETP. Number of studies with specific research foci for (A) different countries of the ETP and (B) as relative proportion for oceanic and continental locations.

2.4.2 Spatial K_d PAR variability in the ETP and the implications for mesophotic boundaries

In this review, we identified 51 locations along ETP, where research on mesophotic environments have been carried out, mostly concentrated in turbid continental waters ($K_{dPAR}=0.1-0.2 \text{ m}^{-1}$) in the north of Mexico, Costa Rica, and Panamá (Fig. 2.4).

The water transparency was found to be highly variable within the ETP, being highest in the southern, oceanic region of the ETP, close to Easter Island ($K_{dPAR}<0.05 \text{ m}^{-1}$), and lowest along the coasts of Peru and Chile ($K_{dPAR}>0.2 \text{ m}^{-1}$) and some areas of the Gulfs of California, Panama, Papagayo, and Tehuantepec (Fig. 2.4). In the majority of the oceanic region, where islands like Clipperton, Cocos, and Revillagigedo are located, the K_{dPAR} presents values between 0.05 and 0.1 m^{-1} . On the other hand, most of the continental coastal zone within the ETP, as well as

the Galapagos and Malpelo Islands present mean K_{dPAR} values between 0.10 and 0.2 m^{-1} (Fig. 2.4).

Reports of *in situ* K_d measurements within the ETP are scarce, limited to Mexico, Panama, and Easter Island. However, their comparison with K_d values, obtained from satellite data, showed that there was general consistency between the two approaches (Table 2.2.S1).

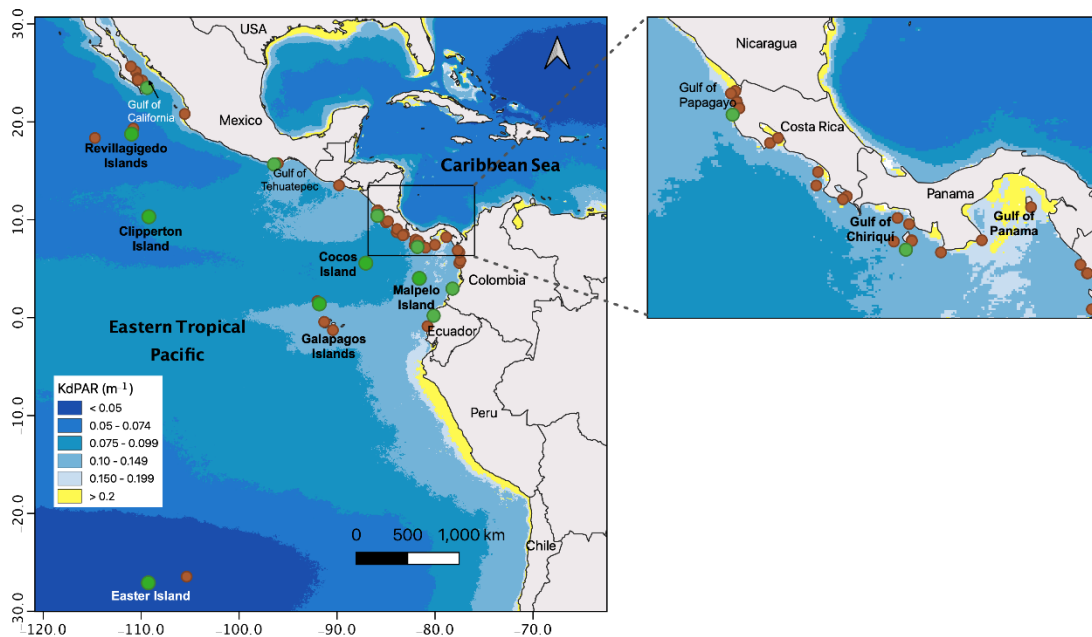


Figure 2.4. Spatial variability of satellite-derived K_{dPAR} in the ETP, shown in the time average map of K_{dPAR} downwelling irradiance (Jan 2018 to Oct 2020) (monthly 4 km resolution; MODIS-Aqua L3m_Kd490 v2018). Locations with MCE-related studies are indicated by brown circles and those where deepest light-dependent corals records are available by green circles.

When comparing the K_{dPAR} values of locations in the ETP, for which deepest records of light-dependent corals are available (see Fig. 2.4), significant differences between oceanic islands and continental areas were found (Fig.2.8.S1). Thus, considering the variability in water transparency within the ETP, we divided the region of the ETP in five different categories of water types, based on their K_{dPAR} range (Table 2.1). Here, the oceanic region, where Easter Island is located, represents the highest

water transparency (Hyperclear), followed by the oceanic region of the ETP (Clear 1 and 2). In contrast, the continental regions exhibit lower water transparency, with the highest K_{dPAR} values registered for coastal regions under the influence of seasonal upwelling and the derived optical depths for these regions ($K_{dPAR} > 0.1 \text{ m}^{-1}$; Table 2.1) indicate the beginning of the mesophotic zone ($z_{10\%}$) at depths as shallow as 13-15 m.

Table 2.1. Water classification in the ETP, according to K_{dPAR} ranges (see Fig. 2.4) and the derived mesophotic boundaries, based on optical depths.

Water type	Locations	Interval $K_{dPAR} \text{ (m}^{-1}\text{)}$	Upper mesophotic zone $z_{10\%}-z_{1\%} \text{ (m)}$	Lower mesophotic zone $(z_{1\%}+1)-z_{0.1\%} \text{ (m)}$
Hyperclear	Easter and Salas y Gomez Is.	0.03-0.05	45-115	116-230
Clear 1	Revillagigedo Is.	0.05 – 0.074	30-74	75-140
Clear 2	Clipperton and Cocos Is.	0.075-0.099	25-50	51-90
Turbid 1	Malpelo and Galapagos Is. and continental locations	0.10 - 0.149	15-35	36-70
Turbid 2	Continental locations	0.15 - 0.199	13-25	26-45

The found spatial variability in seawater apparent optical properties within the ETP seemed to be the result of substantial differences at a seasonal scale that were more pronounced at continental locations, which experienced periods of high values ($K_{dPAR} > 0.1 \text{ m}^{-1}$) from November to May, corresponding to the coastal upwelling season, and low values ($K_{dPAR} \sim 0.1 \text{ m}^{-1}$) between June and October (Table 2.3.S2; Fig. 2.9.S2).

2.4.3 Benthic community composition in the upper and lower mesophotic zone

Based on the definition of mesophotic depth boundaries, derived from site-specific water transparency (see Table 2.1), we identified 51 locations within the ETP, where research on mesophotic environments has been carried out (Fig. 2.4). In these

studies, a total of 138 species were recorded in mesophotic environments of the ETP, 21 of them were only identified at the genera level: 19 taxa of macroalgae, 28 species of light-dependent corals, 63 species of gorgonians, and 28 species of non-light-dependent corals (scleractinians corals, black corals, soft corals). In general, the species richness in the here specified upper mesophotic zone was higher and decreased in the lower mesophotic zone in both continental and oceanic locations (Fig. 2.5A). Also, the number of macroalgal genera in the upper mesophotic zone was similar in the two types of locations, while the species richness of light-dependent corals was higher in oceanic, compared to the continental locations. In contrast, gorgonians showed a higher number (4x) of species in continental locations. Likewise, in the lower mesophotic zone, more gorgonian species were reported for continental locations, while light-dependent corals were absent, with available records only for Clipperton Island represented in the water type Clear 2 (Fig. 2.5).

There was a notable difference in species richness among the different water types. Regions with higher light attenuation (Turbid 1 and 2), such as the continental areas and Galapagos and Malpelo Island, present a higher species richness, while for the more remote islands with clearer waters ($K_{dPAR} < 0.1 \text{ m}^{-1}$), the species richness was considerably lower, especially in Revillagigedo (Clear 1) and Easter Island (Hyperclear) (Fig. 2.5 B).

In general, our revision resulted in reports of eight genera of light-dependent corals and 15 macroalgal genera in the upper mesophotic zone, while in the lower mesophotic zone, four genera of macroalgae have been registered, and only at Clipperton Island, light-dependent corals of the genus *Pavona* have been reported (Table 2.4.S3).

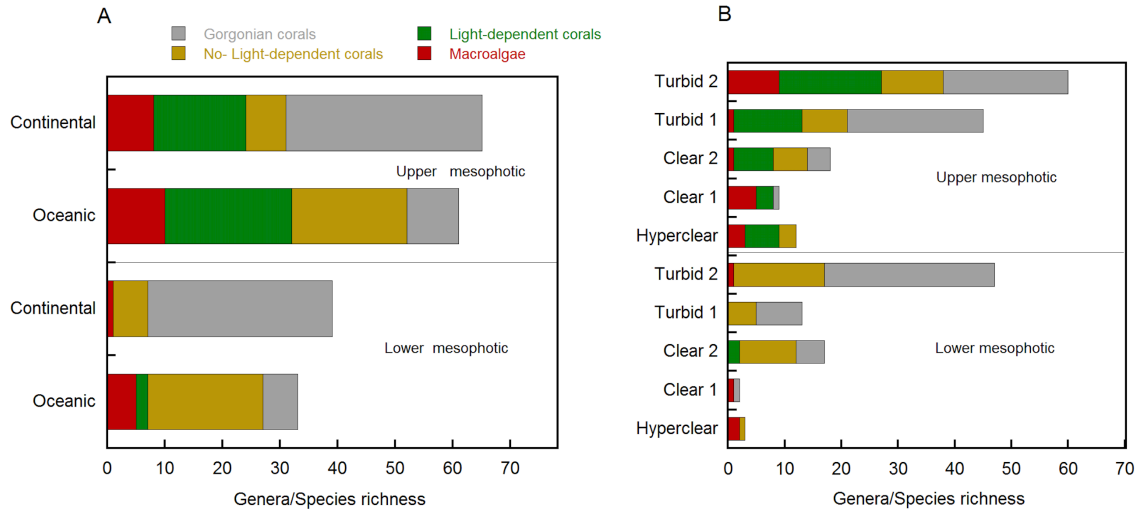


Figure 2.5. Species richness of different benthic groups in the upper and lower mesophotic zone at A) continental and oceanic locations, and B) in different water types (see Table 2.1).

2.4.4 Coral depth records and mesophotic boundaries

The importance of light availability in determining the lower limits of the mesophotic zone was shown by the strong exponential relationship between $K_{d_{PAR}}$ and reported deepest coral records found in the present study and those reported previously for other regions by Kahng et al. (2010) (Fig. 2.6).

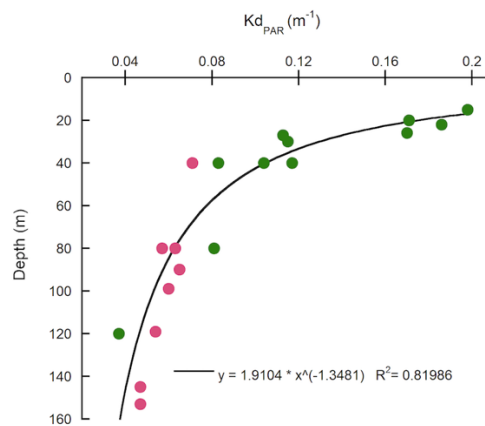


Figure 2.6. Exponential relationship between the maximum depth distribution of light-dependent corals with light attenuation coefficient ($K_{d_{PAR}}$) (green circles- present study, pink circles- data reported in Kahng et al. (2010), including different locations in the Caribbean, the Red Sea, and Hawaii).

Similarly, the comparison of the mesophotic depth boundaries ($Z_{10\%}$, $Z_{1\%}$, $Z_{0.1\%}$), derived from the mean K_{dPAR} (Jan 2018-Dec 2020) at the different locations, with the deepest records of light-dependent corals also showed that as light attenuation decreased, so did the reported depth distribution of light-dependent corals increased in both continental locations and oceanic islands (Fig. 2.7A). The maximum depth for light-dependent coral distribution on the continental shelf has been reported between 15 and 40 m, with the deepest record for Cabo Pulmo, located in Baja California Sur, Mexico. This deepest record, together with those reported for Culebra Bay in Costa Rica and Puerto Angel, Mexico (Perez-Castro, pers. obs.), was consistent with $Z_{1\%}$ calculated with the site-specific K_{dPAR} . This pattern was also found for the oceanic locations Wenman Island in Galapagos, and Easter Island (Fig. 2.7A). The latter location registered the deepest light-dependent coral occurrence of the Eastern Pacific at 120 m, which agrees with their extremely low K_{dPAR} values (Fig. 2.2, Table 2.1). The second deepest record was found at 80 m at Clipperton Island, but in this case, this depth corresponded to an optical depth of $\sim Z_{0.1\%}$. On the other hand, the deepest occurrence of light-dependent corals for Socorro, Malpelo, and Gorgona Islands were recorded at depths that are closer to $Z_{10\%}$.

When comparing our findings with data reported for tropical and subtropical regions, it seems that in contrast to the MCEs in the ETP, in those regions light-dependent corals are able to extend to depths close to $Z_{0.1\%}$, with some exceptions, e.g. Bermuda, Curacao and West Florida Shelf, where their bathymetric light limit is closer to those found in the ETP (Fig. 2.7B).

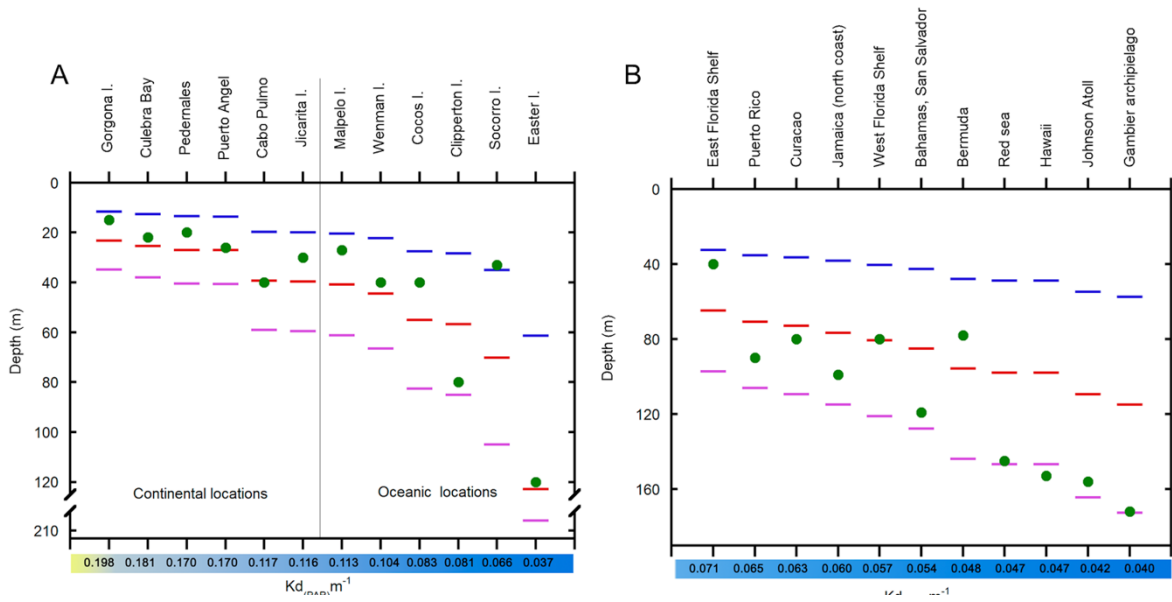


Figure 2.7. A) Theoretical mesophotic light boundaries derived from KdPAR ($z_{10\%}$ blue line, $z_{1\%}$ red line, $z_{0.1\%}$ purple line) and the respective maximum depth records of light-dependent corals (green circles) in different location of the ETP, and B) KdPAR values and associated light-dependent coral depth records reported by Kahng et al. (2010). Mesophotic boundaries at Johnson Atoll (coral records from Kahng et al. 2010) and Gambier Archipelago (Rouzé et al., 2021) were derived from KdPAR values, obtained from MODIS-AQUA.

2.5 Discussion

2.5.1 The current state of MCE research in the ETP

Studies on MCEs have increased considerably over the last decade, from 200 to more than 600 studies, though these include only a few studies in the ETP (Bongaerts et al., 2019). However, considering the theoretical mesophotic boundaries based on light availability, as defined in the present study, we were able to account for a total of 77 MCEs-related studies in the ETP. Nevertheless, this region is greatly understudied, compared to the Tropical Western Atlantic and the Indo-Pacific, which account for 444 and 245 mesophotic studies, respectively (Eyal et al., 2021). This difference could be related to the general assumption that MCEs should be absent in most of the ETP, based on NOAA's definition of a fixed depth of the upper mesophotic boundary, since the oceanographic conditions of the ETP are limiting the development of light-dependent coral communities below 30 m in most

locations. As a result, less than ten studies from the ETP contain the term "mesophotic" to date. Likewise, the relatively few studies in the ETP could be associated to the limited research infrastructure in the mostly developing countries of this region. From those, 33 studies have been conducted in continental areas, while 26 have been carried out at oceanic locations. This difference might be related to the lack of resources and potential difficulties regarding access to the remote islands.

Moreover, our revision shows that most of MCE research in the ETP has been so far focused on taxonomy and reviews, while studies on other topics, which are well-studied in other regions, such as community structure, molecular ecology (Bongaerts et al., 2019), are extremely scarce.

2.5.2 Spatial Kd_{PAR} variability in the ETP and the implications for mesophotic boundaries

The ETP presents a wide range of water transparency (K_{dPAR}) and thus, this region represents an excellent case study to assess the accurateness of using mesophotic boundaries, based on light availability, and the presence of light-dependent corals. The oceanic region is the most likely place where MCEs could develop in the ETP, falling into the water type categories Hyperclear, Clear 1, and Clear 2. These three water types present K_{dPAR} values within the range of most of the locations at which MCEs studies have been carried out (0.045 to 0.08 m^{-1}) (Kahng et al., 2010; Laverick et al., 2017; Lesser et al., 2018; Tamir et al., 2019). However, our work shows that at locations within the ETP that are influenced by seasonal upwelling events and thus exhibit higher mean K_{dPAR} values (0.1-0.2 m^{-1}), the upper boundary of the mesophotic zone is located at shallow depths (13-15 m), with the deepest records of light-dependent corals reported between the optical depths of $z_{10\%}$ and $z_{0.1\%}$. This agrees with the suggestion of Laverick et al. (2020) of considering turbid ecosystems, such as occurring at the coastal regions of the ETP, might be considered MCEs.

Based on the present study, at some locations in the ETP corals can be referred to as mesophotic when occurring at depths just below 10 m, due to the oceanographic conditions in the region (seasonal upwelling events) that make it possible to find relatively shallow refugia in this region. Smith et al. (2017) distinguished in the ETP some potential zones for depth-refugia, mostly at oceanic islands, including some places in continental areas, like the Gulf of Chiriquí, where a depth refugia of *Millepora intricata* was found at 25 m.

Even using the most common K_{dPAR} range for MCEs, the difference in the K_{dPAR} values of those clear waters is large, resulting in enormous differences in the depth of the lower mesophotic boundaries. For example, the deepest record of light-dependent corals is currently at 172 m at Gambier archipelago (Rouzé et al., 2021), which present a $K_{dPAR}=0.04 \text{ m}^{-1}$, while in Clipperton Island, with a K_{dPAR} of 0.081 m^{-1} , the maximum coral record is at 80 m, but in both cases this depth represents the $z_{0.1\%}$ (Fig. 2.7). Similarly, when comparing Easter Island, a location with hyperclear waters ($K_{dPAR}=0.037 \text{ m}^{-1}$), with Galapagos or Cabo Pulmo ($K_{dPAR}\sim 0.11 \text{ m}^{-1}$) or with Curacao in the Caribbean, the deepest records of light-dependent corals correspond to the same optical depth ($z_{1\%}$).

Considering that the maximum depth of light-dependent corals is the conditional factor of the lower limit of MCEs, in the ETP, these ecosystems are limited to the upper mesophotic zone ($z_{10\%}$ - $z_{1\%}$), unlike to other tropical regions where they can be found down to the $z_{0.1\%}$ light level. Our results suggest that these notable differences may be due to the influence of seasonal upwelling that causes significant shifts in light availability and hence, associated optical depths (Table 2.3.S2), likely limiting light-dependent corals to shallower depths (above $z_{1\%}$), in order to avoid light limitation during upwelling events. Moreover, seasonal upwelling is accompanied by low temperatures and low pH, variables that can affect the survival and growth of scleractinians corals.

Also, even though there exists a strong correlation between maximum coral records and light attenuation (Fig. 2.6), in some places corals can be limited to depths closer to $Z_{10\%}$, due to the influence of other environmental factors, such as a seasonally changing thermocline and internal waves, as reported in Revillagigedo and Cocos Islands (Carter et al., 2020). The generally shallow thermocline, which at Cocos Island lies at 50 m depth, has been reported to produce a pronounced difference between benthic communities above and below the thermocline, possibly as a result of drastic changes in light availability due to the accumulation of particulate matter in this layer (Cortés, 2019).

2.5.3 Benthic community composition

The transition from shallow to mesophotic reefs does not occur at a specific depth, but rather depends on location-specific factors, such as water clarity, temperature, substrate type, water currents, geomorphology, among others (Costa et al., 2015). However, light is the primary factor in controlling the bathymetric structure of photosynthetic communities (Lesser et al., 2009; Tamir et al., 2019), as also shown here by the strong correlation between K_{dPAR} and deepest light-dependent coral records (Fig.2.6).

The species richness compiled in this systematic review reflects an acceptable notion of the components of MCEs. The species composition of mesophotic environments in the ETP presents differences between the upper mesophotic and the lower mesophotic zone, with a general reduction in the species richness of autotrophs in the lower mesophotic zone. In the continental locations and some oceanic islands with upwelling events, light-dependent corals can be found between 15 m and 40 m corresponding to the upper mesophotic light interval ($Z_{10\%}$ - $Z_{1\%}$), while the lower mesophotic light interval ($Z_{1\%}$ - $Z_{0.1\%}$) is dominated by CCAs, gorgonians and non-light-dependent corals. The oceanic and continental locations present a similar community composition in the upper mesophotic zone, while in the lower mesophotic there are more macroalgal species and non-light-dependent corals in oceanic locations. Furthermore, only at Clipperton Island light-dependent corals of the genera *Pavona* were found along the entire mesophotic zone down to $\sim Z_{0.1\%}$. The

species richness of the MCEs was considerably higher in turbid waters, in comparison with clear waters, where it was 27% lower in both upper mesophotic and lower mesophotic zones, though this considerable reduction may be related to the lower sampling effort in the most remote areas of the ETP.

2.5.4 Advantages and disadvantages of K_{dPAR} -derived satellite data

To improve, the estimations of the depth of the euphotic zone ($z_{10\%}$ and $z_{1\%}$), semi-analytical models have been developed and improved (Lee et al., 2007; Son et al., 2015). These models have been applied in different regions of the world and suggest an average percentage error in a linear scale of 13% (Lee et al., 2007). Such small errors suggest a closure between the two independent measurements and determinations and indirectly validate the semi-analytical derivation of IOPs from R_{rs} (Lee et al., 2007). However, to ensure its reliable applications to a broad range of water types, more tests and validations with a wider dynamic range are certainly desired (Lee et al., 2007). It is important to mention that $z_{1\%}$ (or $z_{10\%}$) measurements with IOPs from R_{rs} is much more rigorously than Secchi depth or even those derived from chlorophyll-a concentrations. Though, specific local conditions, such as the above-mentioned shallow thermocline for Cocos Island and the associated accumulation of particulate matter, might cause a change in K_{dPAR} , not reflected in the remote-sensing-derived values.

The derived IOPs from MODIS-Aqua satellite could present a gap in a specific place for some months, especially when the selected area is smaller than the minimum resolution (4 km). This was one of the reasons that we used an average of three years of K_d values for a specific location. Though, the scarce data available regarding the apparent *in situ* optical properties of the water column and the underwater light environment in the ETP showed a good consistency with our estimations using IOPs for the same place and date from MODIS-Aqua (Table 2.2.S1).

2.6 Conclusion

Studies on mesophotic ecosystems are very scarce in the ETP, compared to other regions of the world. The available information indicates that the species richness is higher at the continental shelf, compared to oceanic islands, but in both regions, it is higher in the upper than the lower mesophotic zone. The MCEs are generally located in the upper mesophotic zone (down to $z_{1\%}$), while CCA, gorgonians, and other non-light-dependent corals dominate the lower mesophotic zone. This study covers an important gap of knowledge of MCEs around the world (see Eyal et al., 2021). However, the disproportion of studies towards those focused on taxonomy highlights the need for future studies focused on structuring environmental variables, molecular ecology, anthropogenic impacts, and natural resource management, as suggested by Turner et al., (2019, 2017). The latter is especially important in continental areas, where proximity to human activities directly impacts these ecosystems. As our study shows, MCEs are relatively shallow in the ETP, which may favor future investigations in the region and further the global understanding of these important ecosystems. Our approach of using mesophotic boundaries derived from apparent optical properties of the water column (KdPAR), shows clearly that they can vary considerably at a spatial scale. This evidence, together with the reported maximum depth distributions of light-dependent corals, supports the suggestion put forward recently in several studies regarding the need for a definition of MCEs based on regional/local seawater optical properties, in combination with coral community data, instead of using a fixed depth limit (Eyal et al., 2019; Kahng et al., 2010; Laverick et al., 2020; Lesser et al., 2018; Tamir et al., 2019). In addition, we found an important temporal variability that has not yet been considered in the mesophotic borders, but was suggested by Laverick et al. (2020) as an important element for obtaining more accurate models.

2.7 References

- Baker, E.K., Puglise, K.A., Harris P.T., 2016. Mesophotic coral ecosystems. A lifeboat for coral reefs?, in: The United Nations Environment Program and GRID-Arendal. pp. 1–100.
- Bongaerts, P., Perez-Rosales, G., Radice, V.Z., Eyal, G., Gori, A., Gress, E., Hammerman, N.M., Hernandez-Agreda, A., Laverick, J., Muir, P., Pinheiro, H., Pyle, R.L., Rocha, L., Turner, J.A., Booker, R., 2019. Mesophotic.org: a repository for scientific information on mesophotic ecosystems Background & Summary. Database: the journal of biological databases and curation 2019. <https://doi.org/10.1093/database/baz140>
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E.M., Hoegh-Guldberg, O., 2010. Assessing the “deep reef refugia” hypothesis: Focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* 29, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>
- Carter, A.L., Wilson, A.M.W., Bello, M., Hoyos-Padilla, E.M., Inall, M.E., Ketchum, J.T., Schurer, A., Tudhope, A.W., 2020. Assessing opportunities to support coral reef climate change refugia in MPAs: A case study at the Revillagigedo Archipelago. *Marine Policy* 112. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.103769>
- Chapa-Balcorta, C., Hernández-Ayón, M., Durazo-Arvizu, R., Siqueiros-Valencia, A., 2015. Flujos de carbono en el Golfo de Tehuantepec posterior a eventos Tehuanos, in: Estado Actual Del Conocimiento Del Ciclo Del Carbono y Sus Interacciones En México: Síntesis a 2015. pp. 501–507.
- Cortés, J., 2019. Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. pp. 465–475. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_26

- Costa, B., Kendall, M.S., Parrish, F.A., Rooney, J., Boland, R.C., Chow, M., Lecky, J., Montgomery, A., Spalding, H., 2015. Identifying suitable locations for mesophotic hard corals offshore of Maui, Hawai'i. *PLoS ONE* 10, 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130285>
- Eyal, G., Laverick, J.H., Bongaerts, P., Levy, O., Pandolfi, J.M., 2021. Mesophotic Coral Ecosystems of the Great Barrier Reef Are Understudied and Underexplored. *Frontiers in Marine Science* 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.622856>
- Eyal, G., Tamir, R., Kramer, N., Eyal-Shaham, L., Loya, Y., 2019. The Red Sea: Israel. pp. 199–214. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_11
- Fernández-Palacios, J.M., Morici, C., 2004. Island ecology, in: *Ecología Insular/Island Ecology*. Asociación Española de Ecología Terrestre-Cabildo Insular de La Palma, Madrid.
- Fiedler, P.C., and Lavín, M.F., 2017. Oceanographic Conditions of the Eastern 3 Tropical Pacific. In *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World* 8, DOI 10.1007/978-94-017-7499-4_3.
- García-Reyes, M., Largier, J.L., 2012. Seasonality of coastal upwelling off central and northern California: New insights, including temporal and spatial variability. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 117. <https://doi.org/10.1029/2011JC007629>
- Glynn, P.W., 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypotheses, and implications. *Global Change Biology* 2, 495–509.
- Glynn, P.W., Alvarado, J.J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J.S., Jiménez, C., Maragos, J.E., Martínez, P., Maté, J.L., Moanga, D.A., Navarrete, S., Reyes-Bonilla, H., Riegl, B., Rivera, F., Vargas-Ángel, B., Wieters, E.A., Zapata, F.A., 2017. Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview,

in: Glynn, P., Manzello, D., Enochs, I. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*. *Coral Reefs of the World*. Springer, Dordrecht, pp. 107–176.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4>

Hughes, T.P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., van de Leemput, I.A., Lough, J.M., Morrison, T.H., Palumbi, S.R., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2017. Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*.
<https://doi.org/10.1038/nature22901>

Kahng, S.E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E.J., Wiedenmann, J., Tamir, R., Tchernov, D., 2019. Light, Temperature, Photosynthesis, Heterotrophy, and the Lower Depth Limits of Mesophotic Coral Ecosystems. pp. 801–828.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42

Kahng, S.E., Garcia-Sais, J.R., Spalding, H.L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L., Toonen, R.J., 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29, 255–275. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>

Kessler, W.S., 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69, 181–217. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>

Kirk, J.T.O., 2011. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Third Edition. ed. Cambridge University Press, New York, New York, USA.

Laverick, J.H., Andradi-Brown, D.A., Rogers, A.D., 2017. Using light-dependent scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS ONE* 12, 8–17.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183075>.

Laverick, J.H., Dominic A., Andradi-Brown, D.A., Exton, D.A., Bongaerts, P., Bridge, T.C.L., Lesser, M.P., Pyle, R.L., Slattery, M., Wagner, D., Rogers, A.D., 2016. To

what extent do mesophotic coral ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest? *Environmental Evidence*. 5, 16 (2016). <https://doi.org/10.1186/s13750-016-0068-5>.

Laverick, J.H., Tamir, R., Eyal, G., Loya, Y., 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography* 29, 1554–1564. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>

Lee, Z.P., Weidemann, A., Kindle, J., Arnone, R., Carder, K.L., Davis, C., 2007. Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 112. <https://doi.org/10.1029/2006JC003802>

Lesser, M.P., Slattery, M., Laverick, J.H., Macartney, K.J., Bridge, T.C., 2019. Global community breaks at 60 m on mesophotic coral reefs. *Global Ecology and Biogeography* 28, 1403–1416. <https://doi.org/10.1111/geb.12940>

Lesser, M.P., Slattery, M., Leichter, J.J., 2009. Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>

Lesser, M.P., Slattery, M., Mobley, C.D., 2018. Biodiversity and Functional Ecology of Mesophotic Coral Reefs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 49–71.

Morel, A., Gentili, B., Claustre, H., Babin, M., Bricaud, A., Ras, J., Tièche, F., 2007. Optical properties of the “clearest” natural waters. *Limnology and Oceanography* 52, 217–229. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0217>

Puglise, K.A., Hinderstein, L., Marr, J.C.A., Dowgiallo, M.J., Martinez, FA., 2009. Mesophotic coral ecosystems research strategy: International Workshop to prioritize

research and Management needs for Mesophotic Coral Ecosystems, in: NOAA National Centers for Coastal Ocean Science. p. 24.

Pyle, R.L., Copus, J.M., 2019. Mesophotic coral ecosystems: introduction and overview. In Mesophotic coral ecosystems. Springer, Cham. 3–27.

QGIS, 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association, <http://www.qgis.org> [WWW Document]. QGIS Association.

Rouzé, H., Galand, P.E., Medina, M., Bongaerts, P., Pichon, M., Pérez-Rosales, G., Torda, G., Moya, A., Bardout, G., Périé-Bardout, E., Marivint, E., Lagarrigue, G., Leblond, J., Gazzola, F., Pujolle, S., Mollon, N., Mittau, A., Fauchet, J., Paulme, N., Pete, R., Peyrusse, K., Ferucci, A., Magnan, A., Horlaville, M., Breton, C., Gouin, M., Markocic, T., Jubert, I., Herrmann, P., Raina, J.B., Hédouin, L., 2021. Symbiotic associations of the deepest recorded photosynthetic scleractinian coral (172 m depth). *ISME Journal* 15, 1564–1568. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00857-y>

Shea, D.J., Trenberth, K.E., Reynolds, R.W., 1992. A Global Monthly Sea Surface Temperature Climatology. *Journal of Climate* 5. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1992\)005<0987:AGMSST>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1992)005<0987:AGMSST>2.0.CO;2)

Smith, T.B., Maté, J.L., Gyory, J., 2017. Thermal Refuges and Refugia for Stony Corals in the Eastern Tropical Pacific, in: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. Coral Reefs of the World*. Springer, Dordrecht, pp. 501–515. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4>

Son, S.H., Wang, M., 2015. Diffuse attenuation coefficient of the photosynthetically available radiation $K_d(\text{PAR})$ for global open ocean and coastal waters. *Remote Sensing of Environment* 159, 250–258. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.12.011>

Spalding, M.D., Brown, B.E., 2015. Warm-water coral reefs and climate change. *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.aad0349>

Tamir, R., Eyal, G., Kramer, N., Laverick, J.H., Loya, Y., 2019. Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.2839>

Turner, J.A., Andradi-Brown, D.A., Gori, A., Bongaerts, P., Burdett, H.L., Ferrier-Pagès, C., Voolstra, C.R., Weinstein, D.K., Bridge, T.C.L., Costantini, F., Gress, E., Laverick, J., Loya, Y., Goodbody-Gringley, G., Rossi, S., Taylor, M.L., Viladrich, N., Voss, J.D., Williams, J., Woodall, L.C., Eyal, G., 2019. Key Questions for Research and Conservation of Mesophotic Coral Ecosystems and Temperate Mesophotic Ecosystems, in: Loya Y., Puglise K., Bridge T. (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems*.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_52

Turner, J.A., Babcock, R.C., Hovey, R., Kendrick, G.A., 2017. Deep thinking: A systematic review of mesophotic coral ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 74, 2309–2320. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx085>

2.8 Supplementary Material

Detailed description of bibliographic search.

The systematic review was carried out until August 2021. The search string was developed through a scoping exercise to refine search terms. Alternatively, relevant or wildcard terms were explored through standardized Boolean search conventions, commonly used in information systems and online databases (Bottrill et al., 2014). We added or excluded terms that increased or not the search result number (e.g. “Deep* zooxanthellate corals” did not generate any results in the search string so it was excluded). The final string obtained was used in each database, according to the criteria accepted by each platform.

Database libraries

The search string's systematic review was carried out in the following digital databases: Web of Science, Mesophotic. org, Google Scholar, and Scielo. The final string was slightly modified when applied to each of the search libraries, according to the criteria accepted for each platform and the different ways to structure subject or research areas.

- Web of Science (WOS): We used the Boolean searches AND, OR on the advanced search to and were included in the search title, abstract, and keywords.

- Google scholar: Does not present many options to refine searches and gives a high number of gray literature. Only accept 256 characters.

- Scielo: The set of words were entered, and filters were used in the advanced search with the Boolean searches AND, OR, in title, abstract and all indexes.

- Mesophotic. org: The publications were searched in Title Abstract Contents Authors categories and the advanced search included the selection of locations and focus groups.

About 50 scooping exercise were performed for different combinations of words where the final search strings are shown below.

Search strings for secondary question 1 y 2:

Database: WOS

Final search strings: ALL=((“Eastern Tropical Pacific” OR “Tropical Eastern Pacific” OR “Eastern Pacific” OR “Mexic Pacific” OR “Colomb* Pacific” OR “Panam* Pacific” OR “Ecuador* Pacific” OR “Costa Rica* Pacific” OR “Nicarag* Pacific” OR “Easter Island” OR “Salvador* Pacific”) AND (“diffuse attenuation coefficient” OR “vertical attenuation coefficient” OR “euphotic zone” OR “light attenuation”) AND (coral*))*

Results: 5

Database: Google Scholar

*Final search strings: “Eastern Tropical Pacific” Or [“especific country+Pacific”]) AND (“Diffuse attenuation coefficient” OR “Euphotic depth”) AND Cora**

Results: 78

Total Results: 83

Search strings for secondary question 3 y 4:

Database: WOS

Final search strings: ALL=((“Eastern Tropical Pacific” OR “Tropical Eastern Pacific” OR “Eastern Pacific” OR “Mexic* Pacific” OR “Colomb* Pacific” OR “Panam* Pacific” OR “Ecuador* Pacific” OR “Costa Rica* Pacific” OR “Nicarag* Pacific” OR “Guatemal* Pacific” OR “Easter Island” OR “Salvador* Pacific”) AND (mesophotic OR refug* OR “euphotic zone” OR “deep* cora*” OR “deep* waters” OR “bathymetric distribution”) AND (cora* OR gorgonia* OR “scleractinia* coral*” OR Pavona OR Porites OR Pocillopora OR Leptoseris OR Gardineroseris OR Psammocora OR Cycloseris OR macroalgae OR “cora* algae”)

Results: 64

Database: Google Scholar

Final search strings: ("Eastern Tropical Pacific") AND ("deep* coral" OR "mesophotic" OR "bathymetric distribution" OR "Refuge") AND (Pavona OR Porites OR Pocillopora OR Leptoseris OR Gardineroseris OR Psammocora OR Cycloseris OR Macroalgae)

Results: 671

Database: Scielo

Final search strings: (eastern tropical pacific) AND (mesophotic OR deep corals) AND (Coral* OR Porites OR Pavona OR Pocillopora OR Psammocora or Gardineroseris OR Macroalgae)

Results: 15

Database: Mesophotic.org

Searched terms by:

- Location (Countries inside the ETP)
- Focus group (macroalgas y corales)

Results: 19

Total Results: 769

Additional researches

Additionally, specialized searches were carried out, identifying local experts in coral reefs, and following their research: Jorge Cortés (Costa Rica), Héctor Reyes-Bonilla (Mexico), Héctor Guzmán (Panamá), and Peter Glynn (regional).

"Country" AND ("deep* coral" OR "mesophotic" OR "bathymetric distribution" OR "Refuge") AND (Pavona OR Porites OR Pocillopora OR Leptoseris OR Gardineroseris OR Psammocora OR Cycloseris OR Macroalgae OR octocorals OR Gorgonian)= 80 hits.

We grouped the set of search words into:

- Geographic region: Mexican Pacific
- Mesophotic environmental: Words that allude to these deep environments.
- Community components:

After integrating all the results into a single database, duplicates were eliminated.

Table 2.2.S1. Comparison of K_d values obtained from in situ measurements and from MODIS-Aqua satellite data in the Eastern Tropical Pacific.

Country / Location	Mean K_{dPAR}	$z_{10\%}$ (m)	$z_{1\%}$ (m)	$z_{0.1\%}$ (m)	Source/Date
Continental					
Mexico / La Paz Bay	0.180	13	25.6	38	Iglesias-Prieto et al., 2004 (July 2000)
	0.188	12	24.5	37	Aqua-MODIS (July-2002)
Panama / Chiriquí Gulf	-	31	62.4		D'Croze and O'Dea (December 2004)
	0.103	22	44.7		Aqua-MODIS(December 2004)
Panama / Panama Gulf	-	18	36.8		D'Croze and O'Dea (December 2004)
	0.124	19	37.1		Aqua-MODIS (December 2004)
Océanic					
Mexican Pacific (Oceanic Waters)	0.085	27	54	81	Cepeda-Morales et al., 2009 (Jun 2005)
	0.081	28	57	85	Aqua-MODIS(June 2005)
Chile / Near Eastern Island	0.035	66	131	197	Morel et al 2007 (October-December 2004)
	0.033	70	139	209	Aqua-MODIS (October-December 2004)
Older data					
Country / Location	Mean K_{dPAR}	$z_{10\%}$ (m)	$z_{1\%}$ (m)	$z_{0.1\%}$ (m)	Source (Date)
Panama / Pearl Island	0.18	13	26	38	Glynn and Stewart 1973
Mexico / California Gulf	0.118	19	39	58	Valdez-Holguin et al 1995
Panama / Chiriquí Gulf	0.49	5	9	14	Dana 1975 (September-1970)
	0.181	13	25	38	Giovanni (September 2002, 2004)
Panama / Chiriquí Gulf	0.15	15	31	46	Dana 1975 (March 1971)
	0.156	15	29	44	Giovanni (March 2002-2005)

Figure 2.8.S1. Spatial, site-specific variability in water transparency (K_{dPAR}). (A) K_{dPAR} presented significant differences between sites in the ETP (Kruskal-Wallis test, $H=252.2$, $p<0.05$), though no differences were found between Clipperton and Cocos and Malpelo and Wenman (Pairwise-Wilcoxon test, $p>0.05$). (B) Continental locations also showed significant differences in the K_{dPAR} (Kruskal-Wallis test, $H=252.2$, $p<0.05$), with the most turbid locations (Gorgona Island, Pedernales) being significantly different from Cabo Pulmo and Jicarita Island (Pairwise-Wilcoxon test, $p<0.05$).

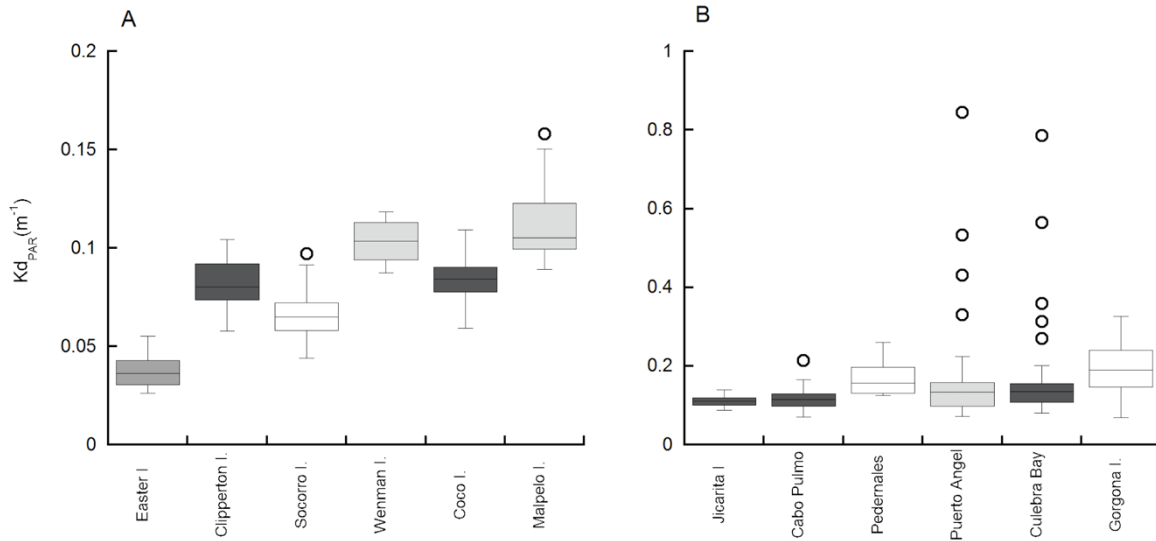


Figure 2.9.S2. Time-series of the temporal, site-specific variability in water transparency (K_{dPAR}) in the ETP. (A) Selected continental locations exhibit a marked seasonality in K_{dPAR} , with periods of high values ($>0.1 m^{-1}$) from November to May, corresponding to the upwelling season, and low values ($<0.1 m^{-1}$) between June and October. (B) Selected oceanic locations showed little to no seasonal variation in K_{dPAR} .

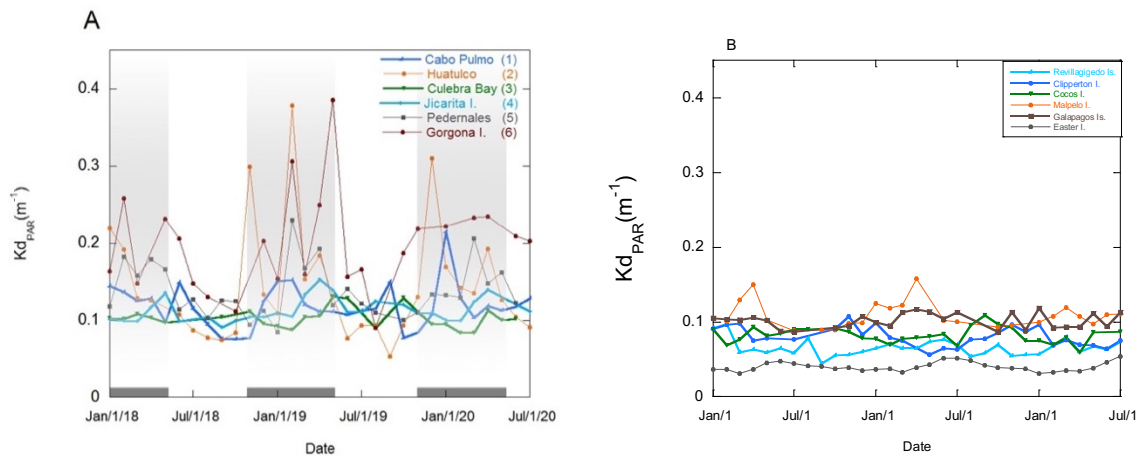


Table. 2.3.S2. Mean Kd_{PAR} values obtained from MODIS-Aqua (Jan 2018-Jul 2020) and derived calculated theoretical mesophotic boundaries within the ETP during upwelling (Nov-May) and non-upwelling season (Jun-Oct) for continental locations and the mean Kd_{PAR} values for the entire here analyzed time series for oceanic locations, where seasonal upwelling is absent (see Fig 2.9.S2B).

Location/country	Coastal upwelling season					Non-upwelling season				
	Mean Kd _{PAR}	SD	z _{10%} (m)	z _{1%} (m)	z _{0.1%} (m)	Mean Kd _{PAR}	SD	z _{10%} (m)	z _{1%} (m)	z _{0.1%} (m)
Cabo Pulmo, Mexico	0.125	0.030	18	37	55	0.106	0.027	22	43	65
Puerto Angel, Mexico	0.222	0.180	10	21	31	0.095	0.020	24	48	72
Culebra Bay, C.Rica	0.214	0.171	13	26	39	0.110	0.024	20	40	60
Jicarita I., Panama	0.112	0.015	20	40	60	0.110	0.010	21	42	62
Gorgona I., Colombia	0.213	0.069	10	20	31	0.167	0.050	14	28	43
Pedernales, Ecuador	0.175	0.045	14	31	43	0.150	0.031	19	37	56
MEAN	0.177		15	30	44	0.123		20	40	60
Mean Kd_{PAR} (Jan 2018- Dec 2020)										
Socorro I.			0.066	0.01	35	70	105			
Clipperton I.			0.082	0.01	28.2	56	84.5			
Cocos I.			0.084	0.01	27.5	55	82.5			
Malpelo I.			0.112	0.02	20.5	41	61.6			
Wenman I., Galapagos			0.103	0.01	22.3	45	66.8			
Eastern-west I.			0.037	0.01	61.5	123	184			
MEAN			0.081	0.01	32.5	65	97.5			

Table 2.4.S3. Corals (light and no-light dependent) and macroalgae genera reported in upper and lower mesophotic light interval from different oceanic locations and countries of the ETP.

Upper mesophotic zone (Z _{10%} - Z _{1%})							
Genera /Country	Chile	Colombia	C.Rica	Ecuador	France	México	Panama
Light-dependent							
Millepora							X
Porites	X	X	X	X	X	X	X
Leptoseris	X		X		X		
Pavona		X	X	X	X	X	X
Psammocora			X	X	X	X	X
Cycloseris	X			X		X	X
Pocillopora	X	X	X	X			X
Gardineroseris		X		X			
Macroalgae							
Amphiroa		X	X				
Codium						X	
Halimeda	X					X	
Lobophora		X					
Neomeris						X	
Padina						X	
Spatoglossum						X	
Lithophyllum						X	
Lithothamnion						X	
Neogoniolithon						X	
Mesophyllum						X	
Peyssonnelia	X						
Sporolithon	X						
Monosporus		X					
Jania		X					
Lower mesophotic zone (Z _{1%+1m} - Z _{0.1%})							
Light-dependent							
Pavona					X		
Macroalgae							
Palmophyllum						X	
Eisenia				X			
Peyssonnelia	X						
Sporolithon	X						

Table 2.4.S3. Corals (light and no-light dependent) and macroalgae genera reported in upper and lower mesophotic light interval from different oceanic locations and countries of the ETP.

Upper mesophotic light interval (Z _{10%} - Z _{1%})									
Genera /Country	Chile	Colombia	C.Rica	Ecuador	France	México	Nicaragua	Panamá	Salvador
Gorgonian									
Carijoa		X	X					X	
Heterogorgia								X	
Leptogorgia		X	X	X		X		X	
Muricea		X	X	X		X	X	X	X
Pacifigorgia		X	X			X		X	
Psammogorgia								X	
Eugorgia		X	X			X		X	
Rhodelinda			X						
Non-Light-dependent									
Antipathes				X					X
Astrangia		X							X
Cladopsammia		X							X
Errinopora		X							
Oulangia									X
Tubastraea		X	X	X	X				X
Madracis	X			X					
Culicia	X		X						
Madrepora			X	X				X	
Polycyathus			X	X					
Phyllangia				X					
Sphenotrochus				X					
Balanophyllia				X					
Endopachys			X	X					
Cladocora			X						
Myriopathes			X						
Stichopathes	X								

Table 2.4.S3. Corals (light and no-light dependent) and macroalgae genera reported in upper and lower mesophotic light interval from different oceanic locations and countries of the ETP.

Lower mesophotic light interval (Z _{1%} - Z _{0.1%})									
Genera /Country	Chile	Colombia	C.Rica	Ecuador	France	México	Nicaragua	Panamá	Salvador
Gorgonian									
Heterogorgia		X							
Leptogorgia		X	X		X	X		X	
Muricea		X	X	X		X	X	X	X
Pacifigorgia		X	X			X		X	
Psammogorgia		X	X			X		X	
Thesea								X	
Adelogorgia			X					X	
Eugorgia						X		X	
Ellisella		X				X			
Non-Light-dependent corals									
Antipathes					X				
Astrangia									X
Cladopsammia		X							
Errinopora		X							
Tubastraea		X	X	X					X
Madracis				X					
Madrepora			X	X				X	
Polycyathus			X	X				X	
Lophelia			X	X					
Stylaster			X	X					
Phyllangia				X					
Sphenotrochus				X					
Balanophyllia				X					
Endopachys			X	X					
Cladocora			X	X					
Myriopathes		X	X						
Stichopathes	X								

2.8.1 References

- Bottrill, M., Cheng, S., Garside, R., Wongbusarakum, S., Roe, D., Holland, M.B., Edmond, J., Turner, W.R., 2014. What are the impacts of nature conservation interventions on human well-being: a systematic map protocol. *Environmental Evidence* 3, 16. <https://doi.org/10.1186/2047-2382-3-16>
- Cepeda-Morales, J., Beier, E., Gaxiola-Castro, G., Lavín, M.F., Godínez, V.M., 2009. Efecto de la zona del mínimo de oxígeno en el segundo máximo de clorofila en el Pacífico Oriental Tropical Mexicano. *Ciencias Marinas* 35, 389–403. <https://doi.org/10.7773/cm.v35i4.1622>
- D’Croze, L., O’Dea, A., 2007. Variability in upwelling along the Pacific shelf of Panama and implications for the distribution of nutrients and chlorophyll. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73, 325–340. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.013>
- Dana, T.F., 1975. Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs. *Marine Biology* 33, 355–374. <https://doi.org/10.1007/BF00390574>
- Glynn, P., Stewart, R.H., 1973. Distribution of Coral Reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panama) in Relation to Thermal Conditions. *Limnology and Oceanography* 18, 367–379. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.3.0367>
- Iglesias-Prieto, R., Beltrán, V.H., LaJeunesse, T.C., Reyes-Bonilla, H., Thomé, P.E., 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271, 1757–1763. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2757>
- Morel, A., Gentili, B., Claustre, H., Babin, M., Bricaud, A., Ras, J., Tièche, F., 2007. Optical properties of the “clearest” natural waters. *Limnology and Oceanography* 52, 217–229. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.1.0217>
- Valdez-Holguín, J.E., Gaxiola-Castro, G., Cervantes-Duarte, R., 1995. Productividad primaria en el Golfo de California , calculada a partir de la relación entre irradiancia Superficial y clorofila de la zona eufótica. *Ciencias Marinas* 21, 311–329.

CAPÍTULO 3.

DISTRIBUCIÓN Y CARACTERIZACIÓN DE ECOSISTEMAS MESOFÓTICOS ENTRE PUERTO ÁNGEL Y BAHÍAS DE HUATULCO, OAXACA.

Resumen

En la costa central de Oaxaca, los eventos de surgencia afectan la transparencia del agua generando turbidez estacional a través del incremento de la materia orgánica y proliferación del fitoplancton. Considerando los niveles de luz del 10% y 0.1% como *proxis* de las fronteras mesofóticas superior e inferior respectivamente, se encontró que en la Costa Central de Oaxaca los MCEs se desarrollan solo en la zona mesofótica superior, (entre el 10% y 1% de la luz relativa a superficie). La profundidad máxima de los corales fotosintéticos resultó de 26.3 m cercana al z1%. Por debajo de estas profundidades, los organismos formadores de hábitat del ecosistema mesofótico se encuentra conformado por especies de algas incrustantes coralina (CCa) gorgoneas y esponjas.

Además, éste trabajo examina aspectos de la distribución, la temporalidad en la transparencia del agua, las profundidades mesofóticas, la geomorfología y la composición de especies. Se encontraron diferencias importantes en los registros máximos de profundidad y riqueza específica de corales y macroalgas en los sitios occidentales (cercanos a Puerto Ángel) respecto a los de Huatulco e implicaciones del tipo de relieve oceánico en las abundancias de corales.

3.1 Introducción

Los arrecifes coralinos de la costa central de Oaxaca son especialmente importantes para el Pacífico Mexicano, ya que se les considera como punto de entrada y de conectividad para la fauna coralina proveniente de Centroamérica (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). A pesar de que existen extensos trabajos sobre arrecifes de coral en el Pacífico Mexicano, pocos trabajos describen a detalle las zonas basales de los arrecifes con sus respectivas profundidades. De manera general, las zonas someras se describen como placas arrecifales constituidas por diferentes especies del género *Pocillopora* (0-6m); mientras que los hábitats más profundos (6–14 m) se encuentran dominados por especies del género *Pavona* así como colonias pequeñas y dispersas de *Porites panamensis* (Glynn y Leyte-Morales 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez 1998).

La costa central de Oaxaca está influenciada por los vientos intermitentes del norte llamados "nortes " o 'Tehuano' (con velocidad por encima de 10 m/s-1) que se producen de noviembre a abril. Estos vientos generan cambios fuertes en la distribución vertical de las propiedades de la columna de agua, e influyen las surgencias estacionales que transportan agua subsuperficial con bajo pH, baja Ω aragonita y variaciones en la TSM (Chapa-Balcorta et al., 2015). Los eventos de surgencia afectan además la transparencia del agua, generando turbidez estacional a través de la proliferación de algas (García-Reyes y Largier, 2012). Estas características oceanográficas crean una zona subóptima para el desarrollo de arrecifes coralinos (Glynn y Ault, 2000), limitando además la formación de Ecosistemas Mesofóticos Coralinos (MCEs) (Smith et al., 2017).

Los MCEs fueron vistos inicialmente como extensiones de los arrecifes de coral que se encuentran entre los 30 y 150 m (Hinderstein et al., 2010). Sin embargo, la presencia de estos ecosistemas no siempre se sobrepone y de hecho, pueden existir MCEs sin sus contrapartes someras (Baker et al., 2016). Además, la transición entre estos ecosistemas no ocurre en profundidades fijas, sino que varía

entre localidades dependiendo de una serie de factores ambientales que dan como resultado hábitats favorables para el desarrollo de MCEs. Los principales factores que permiten o limitan el desarrollo de MCEs son la transparencia del agua, temperatura y disponibilidad de sustrato (Laverick et al., 2017; Baker et al., 2016).

Considerando la topografía del relieve oceánico los MCEs, pueden describirse de manera general como plataformas o pendientes (Locker et al., 2010). Las plataformas que penetran en la zona mesofótica puede incluir ridges, terrazas y bancos que se formaron durante los periodos bajos del nivel del mar (Baker et al., 2016). Los MCEs de éstas zonas están influenciados por el gradiente de la pendiente y la geomorfología (Sherman et al., 2010). Las pendientes óptimas para los MCEs son salientes rocosas estables que ofrecen acceso a la luz, y se encuentran alejados de los barrancos y cañones submarinos, en los que el sedimento y grava son transportados pendiente abajo (Sherman et al., 2010).

Investigaciones recientes evidencian que la luz induce los cambios entre las comunidades someras y mesofóticas (Tamir et al., 2019) siendo esta una de las principales variables para predecir y modelar la transición entre ambas comunidades. Dicha transición puede ocurrir desde los 10 m hasta los 50 m de profundidad (Leverick et al., 2017; 2020). En el capítulo anterior, se emplearon las profundidades ópticas ($z_{10\%}$ y $z_{1\%}$) como *proxis* de las fronteras batimétricas de los MCEs en el ETP; los cuales varían en profundidad según las propiedades ópticas de cada región. Considerando estos niveles de luz, y la distribución de las comunidades coralinas en profundidad, en la zona continental del Pacífico Mexicano, se observó que los MCEs se localizan entre los 10 y 20 m de profundidad y pueden extenderse hasta los 40 m (Pérez-Castro et al., 2021).

Los arrecifes coralinos someros presentan diversas presiones ambientales, entre ellas las surgencias y los eventos del Niño, que además de generar blanqueamiento y mortandad, podrían desencadenar extinciones locales como lo han evidenciado algunos estudios en Huatulco (Leyte-Morales *et al.*, 2001) y en otras regiones del ETP (Smith, 2014). Teniendo en cuenta lo anterior, identificar la presencia y

distribución de MCEs en la costa central de Oaxaca es crucial por su potencial como refugios para los arrecifes someros, así como para especies ecológica y comercialmente importantes. Además, el desconocimiento de su existencia podría favorecer la sobreexplotación de los recursos asociados a estos ecosistemas y poner en riesgo su biodiversidad. Por lo tanto, conocer las características físicas y biológicas que presentan los MCEs de Oaxaca permitirá generar una línea base para promover la inclusión de estos ecosistemas en los procesos de toma de decisiones de manejo y monitorear su estado de conservación en el mediano y largo plazo.

A la fecha, en las costas de Oaxaca, no existen estudios que confirmen la presencia de MCEs y que describan sus características bióticas y abióticas. Un estudio pionero en ambientes mesofóticos de comunidades de gorgonias en esta región, describe los cambios en la abundancia de especies en el gradiente de profundidad (0-25 m). Además, reporta una composición diferencial de especies entre los estratos “someros <25 m” y “profundos 25<70 m” con mayor riqueza de especies en el estrato profundo (Abeytia et al 2013).

Por lo anterior, este trabajo evalúa la existencia de MCEs en la costa de Oaxaca, y analiza si la riqueza y abundancia de corales y macroalgas en la zona mesofótica depende de la localidad, de los estratos de profundidad o tipo de relieve submarino.

3.1.1 Objetivo General

Determinar la ocurrencia y distribución de los Ecosistemas Mesofóticos a través de sus fronteras batimétricas, y de la comunidad de corales y macroalgas entre Puerto Ángel y Bahías de Huatulco, Oaxaca.

3.1.2 Objetivos específicos

- Delimitar las fronteras batimétricas de la zona mesofótica del área de estudio a través de la atenuación de la luz (K_dPAR) y profundidades ópticas
- Describir los rasgos geomorfológicos de los Ecosistemas Mesofóticos presentes en la zona de estudio
- Estimar la riqueza y abundancia relativa de corales y macroalgas asociados a los arrecifes mesofóticos de la zona de estudio entre las profundidades ópticas del $Z_{10\%}$ y $Z_{0.1\%}$
- Comparar la riqueza y abundancia de las especies asociadas a MCEs entre Puerto Ángel y Bahías de Huatulco

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la costa central de Oaxaca. Ésta se caracteriza por la presencia de comunidades coralinas que se desarrollan principalmente en bahías, así como detrás de islas e islotes que ofrecen protección contra los vientos predominantes (Reyes-Bonilla, 2003; Glynn y Leyte-Morales, 1997). Además de las bahías, dicha costa está caracterizada por playas rocosas enclavadas en extensas playas arenosas en la línea de costa (Meraz y Sánchez-Díaz, 2008). La región se caracteriza por presentar aguas relativamente turbias, resultado principalmente del arrastre de sedimentos en temporada de lluvias y el incremento de la productividad primaria en la época seca a causa de las surgencias provocadas por los vientos Tehuanos (Lavín et al.; 1992).

El área de estudio comprende las localidades de Puerto Ángel en la parte poniente, y Bahías de Huatulco en la parte oriente. Estas localidades son contrastantes en términos de sus actividades económicas. Puerto Ángel ($15^{\circ}40' N$, $96^{\circ}29' W$) se dedica principalmente a la pesquería artesanal intensiva y tiene una actividad turística relativamente importante que dinamiza, por temporadas, la economía del lugar (Ojeda, 2019). Por su parte, Bahías de Huatulco incluye al Parque Nacional Huatulco (PNH), un Área Natural Protegida que limita la actividad pesquera y que depende principalmente del turismo. El PNH presenta un área marina que abarca 5,516 hectáreas y comprende nueve bahías, las cuales son de los principales atractivos turísticos de la región (CONANP, 2005).

Los muestreos comprendieron ocho sitios: cuatro sitios cercanos a la localidad de Puerto Ángel, incluyendo a Salchi una localidad pequeña de extranjeros, y cuatro sitios dentro del PNH (Figura 3.1).

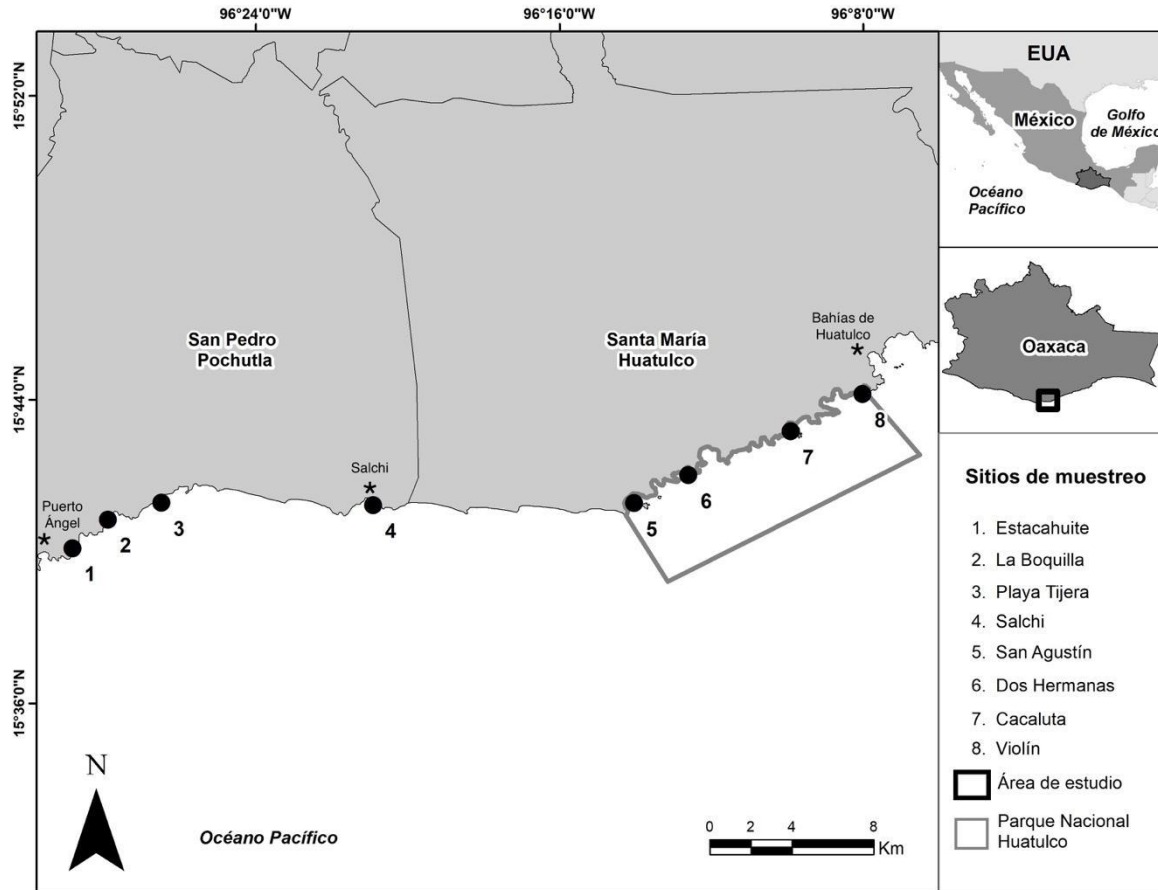


Figura. 3.1. Área de estudio que comprende ocho sitios en la costa central de Oaxaca.

3.2.2 Descripción de la atenuación de la luz y delimitación de las fronteras mesofóticas

Para delimitar las fronteras mesofóticas se usaron las propiedades ópticas referentes a la atenuación de la luz, el K_d490 , y el K_dPAR . El K_d490 se obtuvo de imágenes satelitales (MODISA_L3m_KD v2018) con resolución espacial de 4km. Para ello se usó la plataforma Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (Giovanni-<https://giovanni.gsfc.nasa.gov>), donde fueron descargadas series de tiempo comprendidas de enero del 2018 a diciembre del 2020 para las zonas de Puerto Ángel (-96.4792W,15.6458N,-96.4375W,15.6875N) y Bahías de Huatulco (-96.2292,15.6875,-96.1875,15.7292). Asimismo, se descargaron los productos “time averaged maps” en formato tif.

Los productos Kd490 de Giovanni fueron convertidos a KdPAR, usando la siguiente ecuación (Morel et al., 2007):

$$Kd_{PAR} = 0.0864 + 0.8 Kd(490) - 0.00137kd (490)^{-1}$$

Mediante gráficos procesados en Kaleidagraph 4.0 y QGis 3.16.4, estos productos fueron usados para mostrar la variabilidad temporal y espacial de la media mensual de Kd_{PAR} durante meses de surgencias (noviembre-abril) y no surgencias (mayo-octubre) desde noviembre 2017 a octubre 2021.

Posteriormente se calcularon las fronteras de la zona mesofótica (z10%, z1% y z0.1%) usando la ecuación 2 (Ver capítulo 1) correspondientes a estos periodos.

3.2.3 Descripción de rasgos geomorfológicos y caracterización batimétrica

Para el levantamiento batimétrico se siguió el protocolo de Kobora y Heyman (2012). Se utilizó un sistema de ecosonda integrado a una embarcación de 25 pies de eslora. Este sistema consistió en una ecosonda “Fish finder” (unidad GPS y pantalla del sistema): serie Lowrance HDS5, con un Transductor: Airmar®. Tarjeta de memoria SD de 16 Gb para almacenar toda la información, batería de 12 voltios recargable, cables de alimentación eléctrica y unidad GPS adicional para para determinar la ubicación exacta de los puntos de interés (bajos, arrecifes rocosos “profundos”). El levantamiento barimétrico se llevo a cabo a una frecuencia de 200khz durante recorridos a velocidades menores a 10 nudos. Para la visualización y análisis de los datos fueron usados los paquetes de computo R estudio y Excel. Los datos batimétricos se convirtieron a formato shapefile mediante el programa ArcGIS 10.2 para generar las isobatas, que fueron complementados con la batimetría obtenida para la zona de Huatulco con la Carta Náutica de la SEMAR 622.2 para mejorar la precisión de la misma. Ambas capas fueron combinadas con el software ArcGIS 10.2.

Con base en las batimetrías, se realizaron algunos buceos exploratorios entre 12 y 55 m, para identificar de forma general la comunidad de corales y macroalgas comunes en el área; así como las características predominantes del paisaje, incluidos la morfología del sustrato y el tipo de relieve submarino. En cada sitio de muestreo se registraron los rasgos geomorfológicos, identificando el tamaño de roca. Las características y tipo de relieve submarino se clasificaron tomando de referencia el catálogo de términos genéricos de las formas del relieve submarino del INEGI y de Nichol et al., (2016).

3.2.4 Protocolo de muestreo

Los sitios seleccionados fueron aquellos que presentaron al menos dos de los siguientes intervalos de profundidad con presencia de comunidades coralinas: 12<20 m, 20<30 m, 30<40 m y 40<50 m. El muestreo se llevó a cabo usando el método de foto-cuadrantes, el cual permite obtener un mayor número de muestras y, por lo tanto, registrar una mayor variabilidad ambiental en comparación con los transectos (menor número de muestras de mayor tamaño) (Abeytia-Sánchez, 2018). Los foto-cuadrantes se tomaron con una cámara Go Pro 7 y un dispositivo tipo trípode para mantener la distancia constante entre el sustrato y la cámara. Para el tamaño de la unidad de muestreo se evaluaron y se probaron las dimensiones de 1.0 m x 0.66 m y de 0.50 x 0.70 m, propuestos en otros protocolos de muestreo (Abeytia-Sánchez, 2018; Tamir et al., 2019), siendo esta última la elegida por presentar suficiente resolución para poder identificar con claridad las especies de corales y macroalgas.

Se eligieron cuatro sitios de muestreo en las proximidades a Puerto Ángel y cuatro sitios de muestro en Bahías de Huatulco; sin embargo, por cuestiones climáticas durante el muestreo en ésta última localidad, las temperaturas fueron desfavorables y la visibilidad muy mala en uno de los sitios, por lo que tuvo que ser descartado del análisis.

En cada sitio de muestreo y estrato de profundidad se realizaron buceos de 15 min, tomando entre 3 a 4 foto-cuadrantes por minuto, para asegurar un tamaño de muestra de 40 unidades de muestreo. Los buceos se realizaron en una sola dirección evitando las zonas de arenales.

La identificación de corales dependientes de luz siguió los criterios de clasificación de Veron, 2000. Para las gorgonias se utilizaron las guías de identificación de Breedy y Guzmán (2007, 2009) y Abeytia-Sánchez, 2013; mientras que para las macroalgas se utilizó la serie de libros de Géneros de algas marinas tropicales de México (León-Álvarez y Nuñez Resendiz, 2017) y las paginas web de algabase.org. Además se consultó a expertos en algas marinas, la Dra. Cindy Fernández de la Universidad de Costa Rica y el Dr. Julio Adolfo Acosta Calderón de la Universidad del Mar.

3.3 Resultados

3.3.1 Descripción de la atenuación de la luz y delimitación de las fronteras mesofóticas

La transparencia del agua en la zona de estudio varía considerablemente entre la temporada de surgencias (noviembre-abril) y no surgencias (mayo-octubre). Mientras que en la temporada de surgencias se presentaron valores de K_{dPAR} superiores a 0.15 m^{-1} (con excepción de la zona de Salchi), en la temporada sin surgencias los valores fueron menores a ese valor (Figura 3.2). Cabe señalar que durante la temporada de surgencias, la atenuación de la columna de agua es menor en la zona de Puerto Ángel (K_{dPAR} más bajos) respecto a la zona de Huatulco; mientras que en los meses sin surgencias ocurre lo inverso.

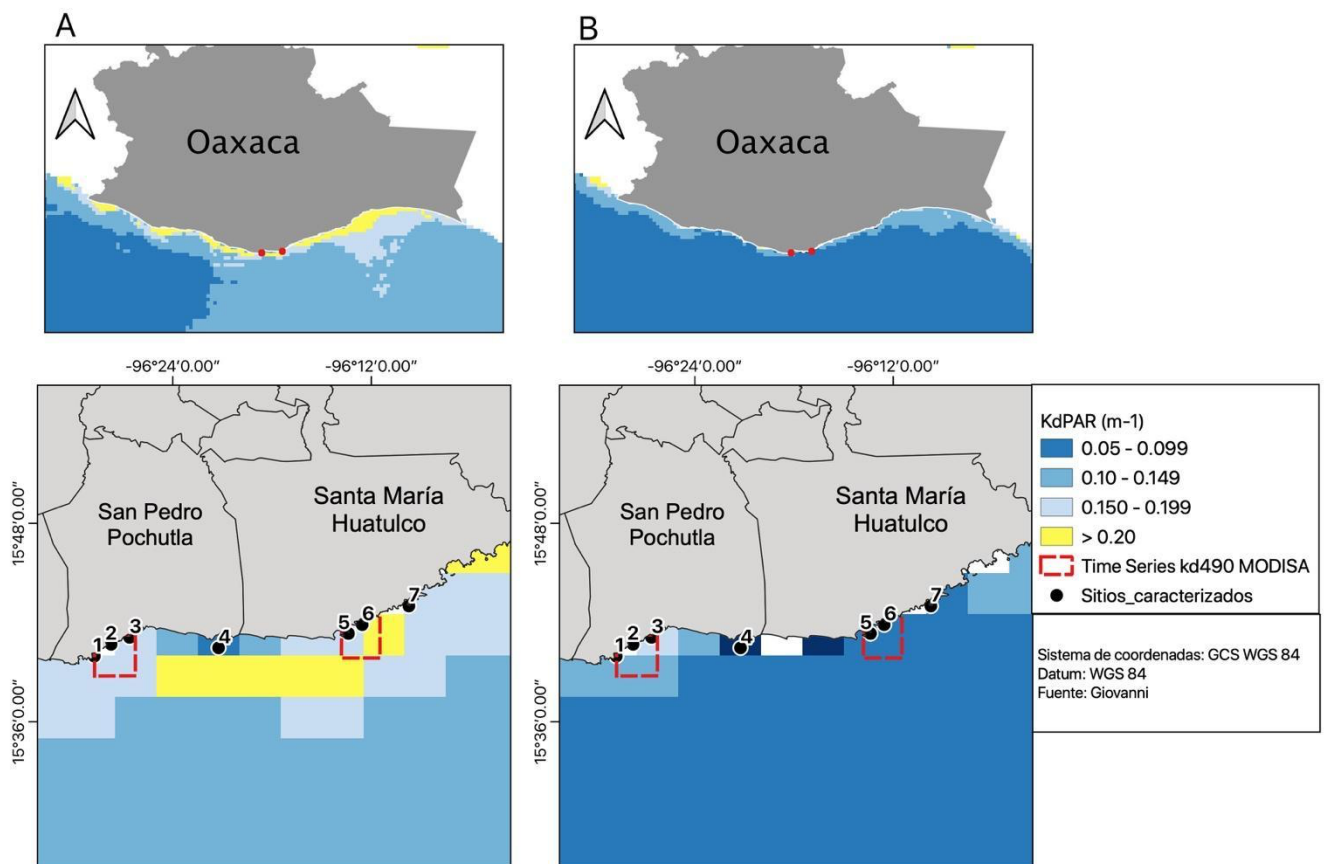


Figura 3.2. Variabilidad estacional del K_{dPAR} en la costa de Oaxaca durante la temporada de surgencia (A) y no surgencia (B) (resolución mensual de 4 km; MODISA L3m_Kd490 v2018-2019). Se indican en rojo las áreas de las series de tiempo del Kd490 ocupadas en este estudio.

Los datos mensuales de las series de tiempo corroboraron la temporalidad marcada en la figura 3.2, mostrando mayor detalle en la magnitud de la variación temporal del K_{dPAR} entre las localidades de Puerto Ángel y Bahías de Huatulco. Ambas localidades presentaron periodos de K_{dPAR} bajos ($< 0.1\text{m}^{-1}$) en los meses de no surgencias, y K_{d} altos ($>0.2\text{ m}^{-1}$) en los meses de surgencias, superando valores de 0.5 m^{-1} en 2020 y 2021 (Figura 3.3). Este patrón diferencial también se mostró claramente cuando se compararon los valores medios de K_{dPAR} entre las temporadas de surgencias y no surgencias de ambas localidades. La atenuación de la luz fue significativamente mayor durante la temporada de surgencias en ambas localidades (Figura 3.4; ANOVA de 2 vías, $F = 3.83$, $p < 0,05$).

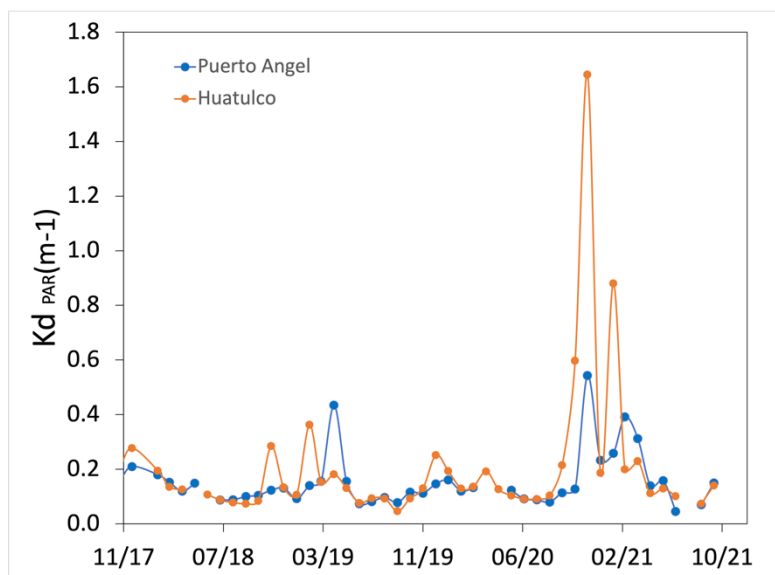


Figura 3.3. Serie de tiempo de K_{dPAR} para Bahías de Huatulco y Puerto Ángel. MODISA_L3m_KD v2018.

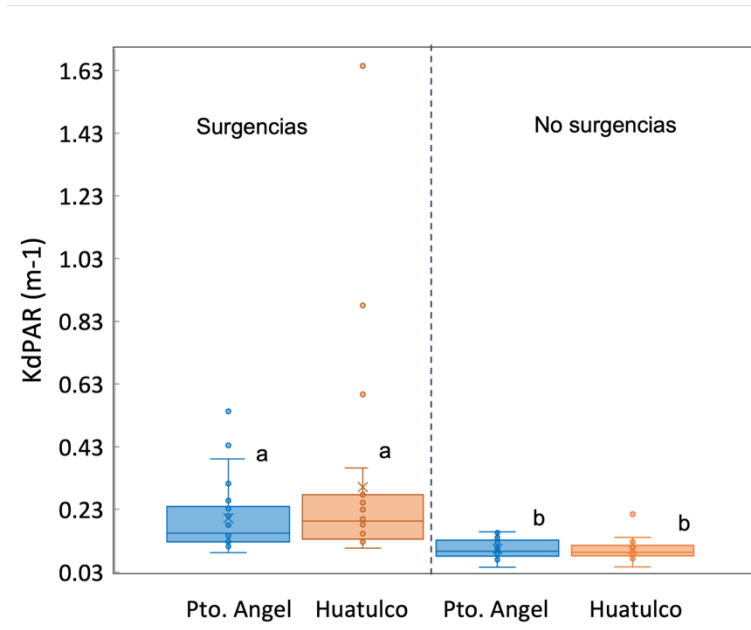


Figura 3.4. Coeficientes de atenuación de la luz (KdPAR) en Puerto Ángel y Huatulco durante los periodos de surgencias y no surgencias. Las líneas centrales del diagrama de caja muestran las medianas; los límites de las casillas indican los percentiles 25 y 75; los bigotes se extienden a los valores mínimo y máximo. Las diferencias significativas entre los valores de KdPAR se indican con letras diferentes (ANOVA de 2 vías, $p < 0,05$).

La atenuación de la luz entre la temporada de surgencias y no surgencias presentó diferencias contrastantes en las profundidades de las fronteras mesofóticas de las localidades estudiadas a lo largo del tiempo. Durante las temporadas de surgencias (2017-2021) la media de las fronteras mesofóticas (superior-inferior) se encontraron a mayor profundidad en Puerto Ángel (14.1 - 42.3 m) en comparación con Huatulco (10.1 – 30.3 m). En contraste, durante la temporada de no surgencias las fronteras mesofóticas descendieron considerablemente y fueron más homogéneas entre ambas localidades (Tabla 3.1). De manera general, las fluctuaciones de las fronteras mesofótica entre las dos localidades de estudio a lo largo del tiempo (2017-2021) se muestra en la figura 3.5.

Tabla 3.1. Promedios y error estándar de las profundidades mesofóticas durante los meses de surgencias y no surgencias en diferentes años.

Years	Optical depths (%)	Seasonal upwellings (Nov-Apr)		No Upwellings (May-Oct)	
		Puerto Angel (m)	Huatulco (m)	Puerto. Angel (m)	Huatulco (m)
2017-18	z10%	14.1	12.3	21.7	26.7
	z1%	28.1	24.6	43.4	53.4
	z0.1%	42.2	36.9	65.0	80.1
2018-19	z10%	17.9	11.1	22.9	25.9
	z1%	35.8	22.1	45.8	51.7
	z0.1%	53.7	33.2	68.7	77.6
2019-20	z10%	17.1	13.4	23.1	18.9
	z1%	34.2	26.7	46.2	37.8
	z0.1%	51.3	40.1	69.3	56.6
2020-21	z10%	7.4	3.7	20.4	20.6
	z1%	14.8	7.4	40.8	41.3
	z0.1%	22.2	11.1	61.2	61.9
Average 2017-2021	z10%	14.1 ± 2.8	10.1 ± 2.5	22.0 ± 0.7	23.0 ± 2.2
	z1%	28.2 ± 5.5	20.2 ± 5.1	44.0 ± 1.4	46.0 ± 4.4
	z0.1%	42.3 ± 8.3	30.3 ± 7.6	66.1 ± 2.2	69.1 ± 6.7

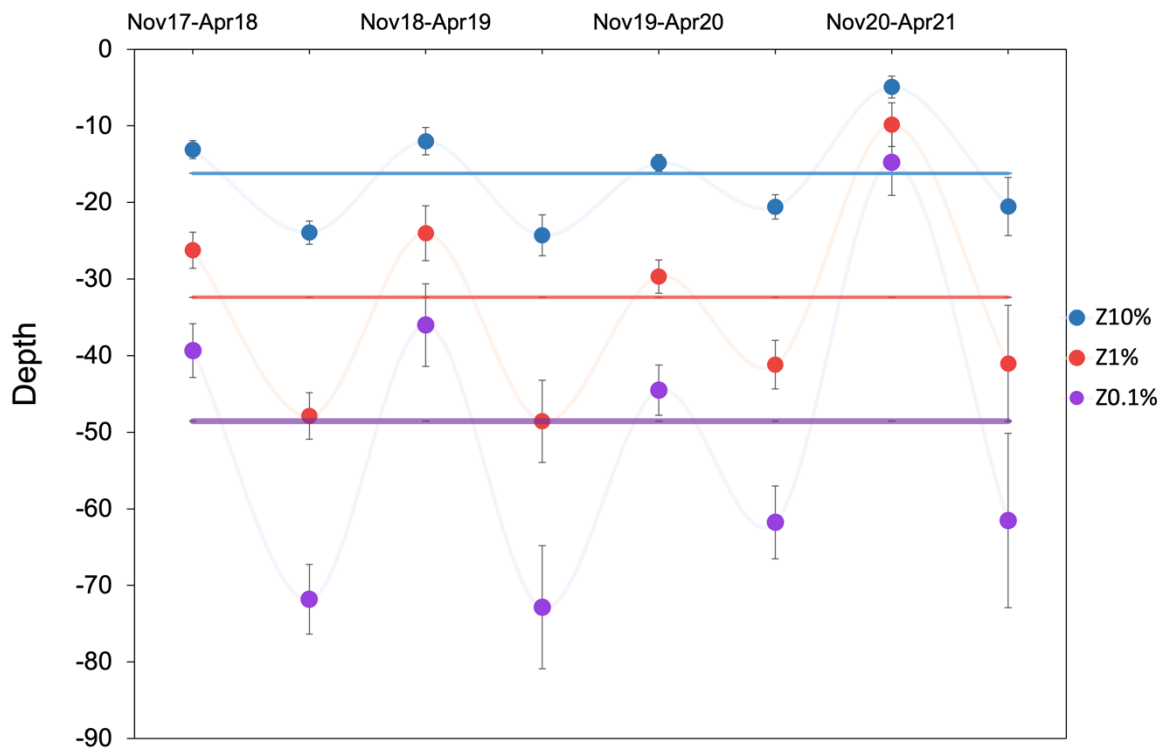


Figura 3.5. Penetración de la luz a lo largo de 4 años promediados entre las dos localidades de estudio, Puerto Ángel y Huatulco. Los puntos representan la media durante los meses de surgencias (Noviembre-Abril) y los meses de no surgencias (Mayo-October). Las barras representan el error estándar durante cada temporada; las líneas horizontales indican la media de cada profundidad óptica.

3.3.2 Descripción de rasgos geomorfológicos y caracterización batimétrica

La zona de Puerto Ángel se caracterizó por presentar una plataforma continental muy estrecha. Teniendo como referencia la cota de 200 m como límite de la plataforma, ésta es alcanzada a una distancia menor de 1 km. Por su parte, la cota de 60 m, que podría representar el límite inferior de los ecosistemas mesofóticos de la costa Central de Oaxaca, es alcanzada a una distancia mínima de ~0.350 km en la punta de Estacahuite y a una distancia máxima de 1.4 Km frente a la playa de Tahueca, próxima a Salchi. En el lado opuesto al área de estudio, en el Parque Nacional Huatulco, la cota de 60 m es alcanzada a una distancia de 1km en su extremo Oeste, frente a la bahía de San Agustín, y presenta una distancia mínima frente a la isla de Cacaluta de 0.450 km (Figura 3.6).

Con el levantamiento batimétrico se identificaron los bajos presentes en el área y se distinguieron tres relieve submarinos más de acuerdo con su geomorfología siguiendo las clasificaciones y términos usados por el INEGI y Nichol et al., (2016) (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Descripción de los diferentes tipos de relieves submarinos encontrados y clasificados en este estudio.

Tipo de relieve submarino	Descripción
Ledge	Una superficie plana nivelada o casi nivelada limitada en uno o más lados por una pendiente y con una longitud significativamente mayor que la anchura (por ejemplo, una relación de longitud-anchura de 10). Comúnmente formado a lo largo de planos de lecho en rocas sedimentarias que están expuestas en el lecho marino (Nichol et al., 2016)
Ridge	Una elevación larga y angosta, generalmente con una cresta afilada y lados empinados. Las crestas más grandes pueden formar tierras altas extendidas entre valles (Nichol et al., 2016)
Ladera	Son la continuidad sumergida de los cerros, acantilados, islas e islotes. Por lo general bordean los arenales en sus zonas más profundas con pendiente variable, desde paredes verticales a paredes medianamente pronunciadas ($5 > 30^\circ$). Descripción personal
Bajo	Una elevación somera compuesta de material no consolidado que puede constituir un peligro para la navegación de superficie (INEGI)

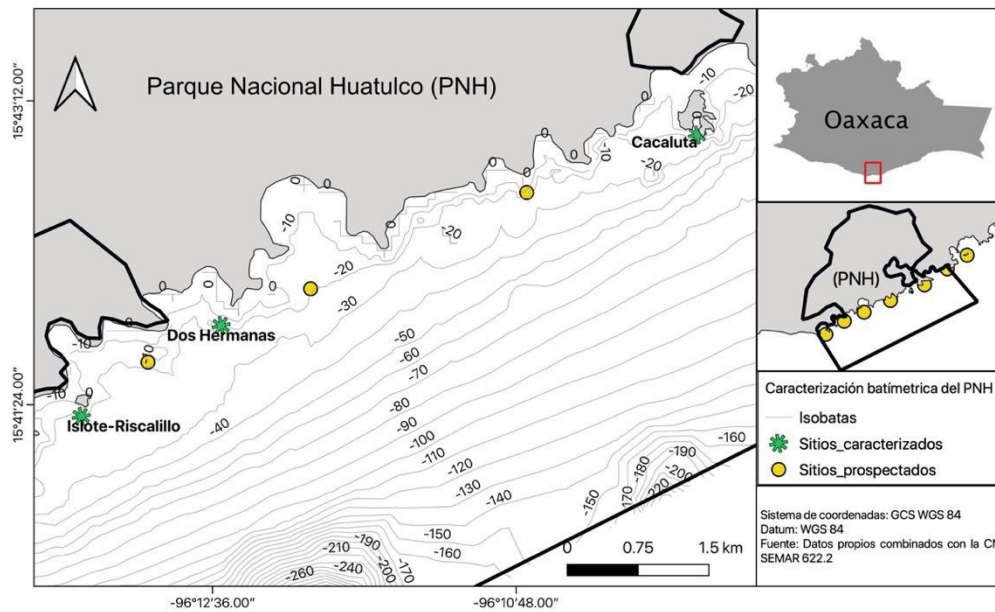
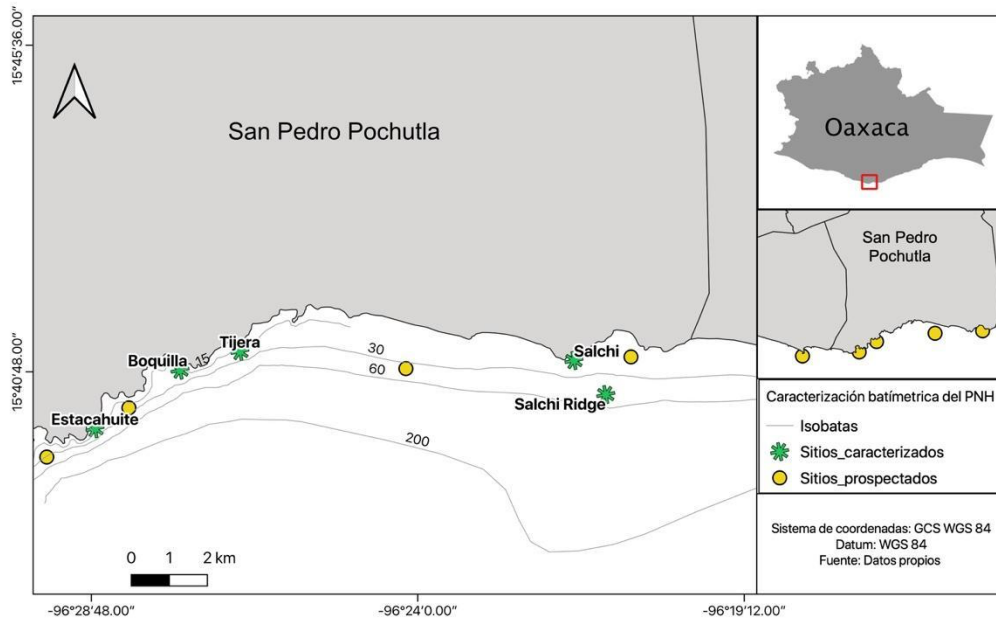


Figura 3.6. Batimetrías del área de estudio A) Sitios cercanos a Puerto Ángel y Salchi B) Sitios dentro del Parque Nacional Huatulco.

En los sitios cercanos a Puerto Ángel se encontraron todos los relieves submarinos, con excepción de las peñas, las cuales se encontraron en Salchí, Dos Hermanas y Cacaluta (Figura 3.7). Para una mejor caracterización del paisaje, se describieron las particularidades de cada sitio, de acuerdo con su tipo de relieve submarino (Tabla 3.3 y 3.4). En los sitios del PNH no se encontraron, durante este estudio, los relieves del tipo ridge. Cabe señalar que en toda la zona de Bahías de Huatulco no se identificaron relieves submarinos por debajo de la cota de 30 m, más que la pendiente pronunciada de la isla de Cacaluta.

Tabla 3.3. Clasificación del tamaño de rocas presentes en los ambientes mesofóticos

Categoría	Tamaño de roca (cm)
Pequeña	<35
Mediana	35<70
Grande	70<150
Muy grande	150<300
Peña	>2m3

Tabla 3.4. Características de los diferentes tipos de relieves submarinos en los ecosistemas mesofóticos.

Nombre del sitio	Estrato	Tipo de relieve submarino	Características
Estacahuite	10<20	Bajo	Presencia de escalones y relieve variable con algunas rocas medianas y grandes
	20<30	Bajo	Una sección de la pared es muy inclinada, mientras que en otras secciones la pendiente se entrecorta formando escalones de tamaño variado
	10<20	Ladera	La ladera termina con poca pendiente con características similares al ledge
	20<30	Ridge	Uno de ellos se encuentra casi conectado a la ladera separado con canales estrechos de arena
Boquilla	10<20	Ladera	Ladera con escalones
	20<30	Bajo	Pared muy inclinada en alguna secciones, y en otras secciones está conformada de rocas de diversos tamaños (chicas medianas y grandes)
Tijera	10<20	Ladera	La ladera forma surcos rocosos y escalones
	20<30	Ledge	Las salientes "ledge" son variables en tamaño y son interrumpidas por accidentes rocosos generando surcos donde se deposita arena
	20<30	Ridge	Altura de aproximada 5 m y longitud mayor a 30 m
Salchi	10<20	Ladera	Está conformada por rocas apiladas de gran tamaño similar a una escollera
	20<30	Ladera	La ladera está conformada por rocas que van de medianas a muy grandes. Además, se observaron algunas peñas al final de la ladera
Salchi "Ridge"	40<50	Ridge	Lo conforman rocas de gran tamaño y peñas estrechamente esparcidas entre la arena, llegando a formar surcos
Riscalillo	10<20	Ladera	Paredes inclinadas del lado sur y con poca pendiente del lado norte
	20<30	Ladera escalonada	La ladera del islote termina con poca pendiente, con características similares al ledge
2 Hermanas	10<20	Ledge	Presencia de rocas medianas y grandes
	20<30	Ledge	Al final del Ledge se encuentran rocas chicas y medianas, así como algunas peñas
Cacaluta	10<20	Ladera	Está conformada por rocas de tamaño variable, desde pequeñas a muy grandes, incluyendo una peña de gran tamaño
	20<30	Ladera	Está conformada por rodolitos, rocas chicas y medianas

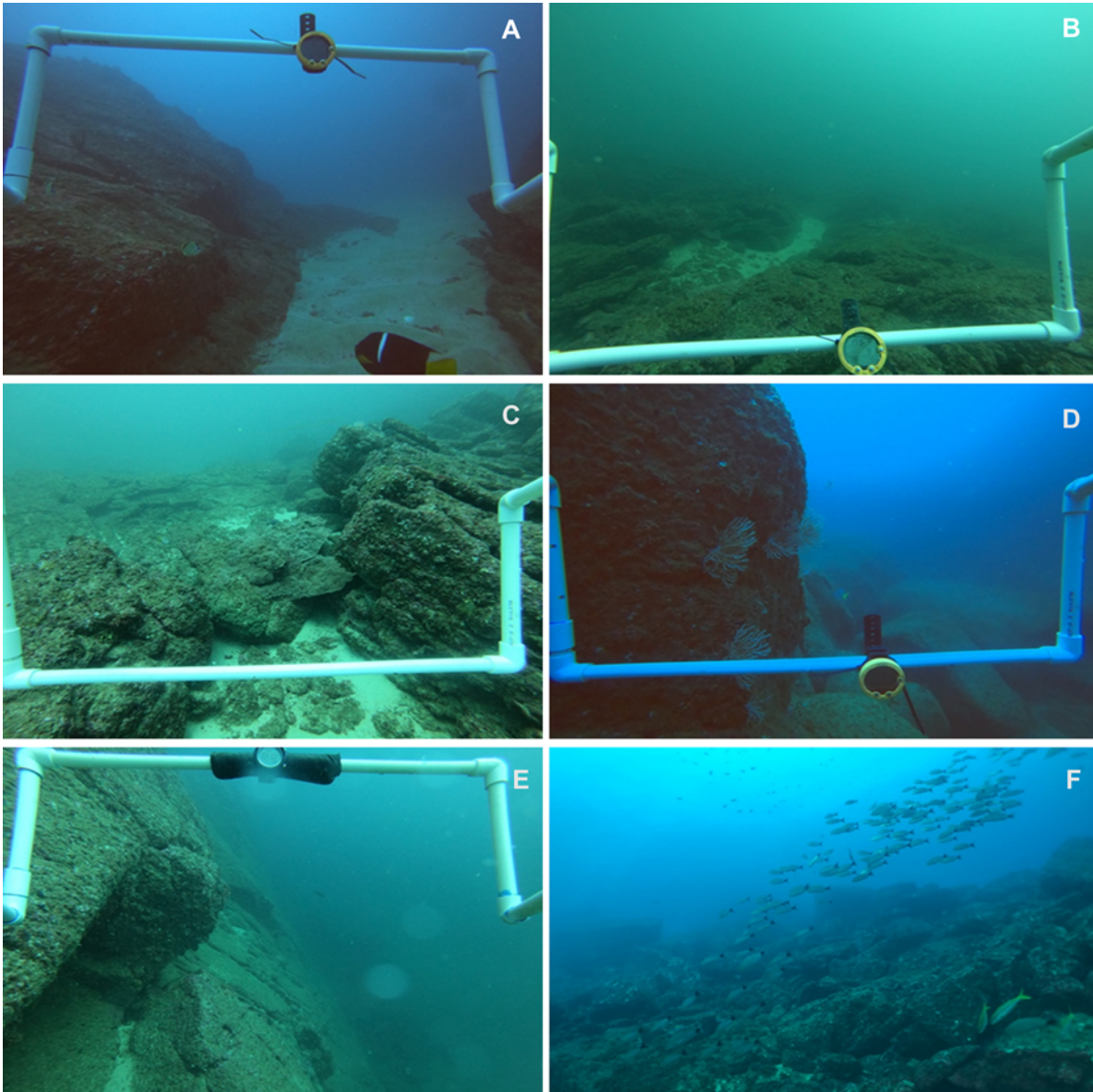


Figura 3.7. Tipos de relieve submarino: A) Ridge en Tijera, B) Ledge en Estacahuite, C) Ledge en Tijera , D) Ladera con peña en Salchi, E) Ladera en Riscalillo, y F) Bajo en Boquilla.

3.3.3 Caracterización biótica

Se identificaron un total de 26 especies que incluyeron a 19 géneros, tres de ellos correspondientes a corales dependientes de luz, seis a corales no dependientes de luz y diez a macroalgas (Tabla 3.5).

Tabla 3.5 Listado de especies de corales y macroalgas en las tres localidades de estudio.

Genero/especie	Puerto Ángel	Salchi	Huatucllo
Corales dependientes de luz			
<i>Pavona gigantea</i>	X	X	X
<i>Pavona cf clavus</i>	X		
<i>Porites panamensis</i>	X	X	X
<i>Pocillopora cf verrucosa</i>	X		X
<i>Pocillopora cf eydouxi</i>	X		
Corales no dependientes de luz			
<i>Leptogorgia alba</i>	X	X	X
<i>Leptogorgia cuspitata</i>	X	X	X
<i>Leptogorgia rigida</i>	X	X	X
<i>Pacifigorgia stenobranchis</i>		X	
<i>Pacifigorgia rutila</i>	X	X	X
<i>Pacofigorgia cf pulchra</i>		X	
<i>Muricea austera</i>			X
<i>Muricea sp.</i>			X
<i>Carijoa riisei</i>	X		X
<i>Anthipates cf galapagensis</i>	X		X
<i>Tubastraea coccinea</i>	X	X	X
Macroalgas			
<i>Halimeda discoidea</i>	X		
<i>Lobophora sp.</i>	X	X	
<i>Padina sp</i>	X	X	
<i>Dictyota humifusa</i>	X		
<i>Cladophora</i>	X		X
<i>Hypnea pannosa</i>	X	X	X
<i>Gracilaria sp.</i>			X
<i>Amphiroa</i>	X	X	X
<i>Lithophyllum sp.</i>	X	X	X
<i>Peyssonnelia sp.</i>	X	X	X

La riqueza de especies fue estadísticamente significativa entre las diferentes unidades taxonómicas operacionales (OTUS), la localidad y el estrato de profundidad. Se encontró un efecto significativo en la riqueza específica entre la localidad y el estrato de profundidad, así como entre la localidad y las OTUS, pero no entre los estratos de profundidad y las OTUS. Tampoco se obtuvo un efecto significativo entre las tres variables sobre la riqueza específica (3-way ANOVA, Tabla 3.6)

Tabla 3.6 Resultados del ANOVA(*Fixed-Effects*) usando Specific_Richness como criterio.

Predictor	Sum of Squares	df	Mean Square	F	p	partial η^2	partial η^2 90% CI [LL, UL]
(Intercept)	560.11	3	560.11	458.27	.000		
Localidad	11.11	3	11.11	9.09	.006	.27	[.05, .47]
depth_stratum	28.44	3	28.44	23.27	.000	.49	[.23, .64]
OTUS	80.72	2	40.36	33.02	.000	.73	[.52, .80]
Localidad x depth_stratum	5.44	3	5.44	4.45	.045	.16	[.00, .36]
Localidad x OTUS	15.39	3	7.70	6.30	.006	.34	[.07, .51]
depth_stratum x OTUS	5.39	2	2.69	2.20	.132	.16	[.00, .33]
Localidad x depth_stratum x OTUS	2.06	3	1.03	0.84	.444	.07	[.00, .21]
Error	29.33	24	1.22				

Nota. LL y UL representan el límite inferior y superior del intervalo parcial de confianza η^2 .

El análisis de interacción de dos vías mostró que la riqueza específica de macroalgas fue significativamente diferente entre los estratos de profundidad y las dos localidades de estudio, además resultó significativo el efecto combinado de estas variables ($p < 0.05$). En el caso de los corales PS solo hubo diferencias significativas entre los estratos de profundidad. Los corales NPS no presentaron diferencias significativas entre estratos ni entre localidad, aunque en la localidad de Bahías de Huatulco presentaron mayor riqueza en el estrato más profundo (Figura 3.8)

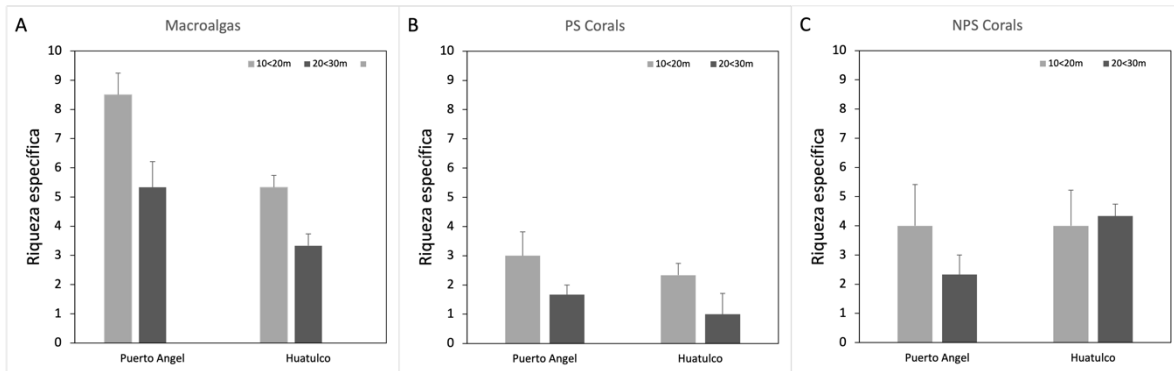


Figura 3.8. Riqueza específica de las OTUS en Puerto Ángel y Bahías de Huatulco y entre los diferentes estratos de profundidad A) Macroalgas, B) PS Corals y C) NPS Corals.

En el estrato de 10<20 m, las abundancias relativas de corales dependientes de luz en los sitios cercanos a Puerto Ángel fueron cercanas al 40%, mientras que en Bahías de Huatulco fueron cercanas al 70%. En el siguiente estrato de profundidad (20<30 m) los corales no dependientes de luz fueron más abundantes en ambas localidades; mientras que los corales dependientes de luz fueron más abundantes en Puerto Ángel (42%) en comparación con Bahías de Huatulco (11%) (Figura 3.9).

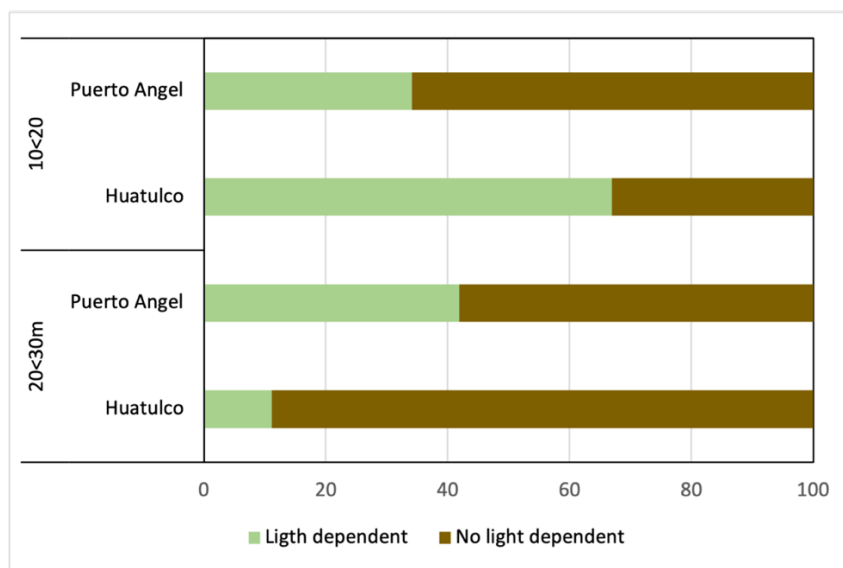


Figura. 3.9. Abundancias acumuladas de corales dependientes y no dependientes de luz en Puerto Ángel y Bahías de Huatulco para los dos estratos de profundidad.

En el estrato de (10<20 m) en los sitios de Puerto Ángel, el coral *Pavona gigantea* presentó una abundancia entre el 20% (Estacahuite) y 3% (Tijera). *Porites*

panamensis presentó menor variabilidad con 22% en Tijera y Estacahuite, y 10% en Boquilla. En contraste, las localidades de Bahías de Huatulco presentaron una mayor abundancia de 60% de *Porites panamensis* en Riscalillo y 2 Hermanas, y del 47% en Cacaluta, mientras que las abundancias de *Pavona gigantea* fueron similares entre ambas localidades. Los corales ramificados del género *Pocillopora* se encontraron en bajas abundancias (2%). Las gorgonia *Leptogorgia alba* fue la especie más abundante en los sitios de Puerto Ángel con valores entre el 50% (Tijera) y 30% (Boquilla) (Fig. 3.10).

En el estrato de 20<30 m en los sitios de Puerto Ángel y Bahías de Huatulco, el coral NPS *Leptogorgia alba* fue la especie más dominante con abundancia entre 46 y 67%, seguida del coral fotosintético *Porites panamensis* con abundancias entre el 14 y 49% en Puerto Ángel y de 5 y 25% en Bahías de Huatulco. La otra especie de coral fotosintético *Pavona gigantea* presentó menores abundancias entre 5% y 13% similares a las abundancias de Huatulco del estrato más somero mientras que en el más profundo estuvo ausente salvo en la localidad de 2 Hermanas con una muy baja abundancia de 3%. La gorgonia, *Leptogorgia cuspidata* fue la especie más abundante (18%) en el estrato de 10<20m en Puerto Ángel, disminuyendo en el siguiente estrato de profundidad hasta estar ausente en el estrato profundo de 40<50 m. En Bahías de Huatulco solo se presentó con una abundancia del 4% entre los 12 y 19.9 m de profundidad. El coral escleractíneo *Tubastrea coccinea* (no fotosintético) presentó abundancias bajas (3-7%); mientras que *Muricea austera*, *Leptogorgia Rigida*, *Muricea sp*, *Pacifigorgia rutila*, *Carijoa risei* y *Antiphathe cf galapagensis* son consideradas especies raras con abundancias <3% .

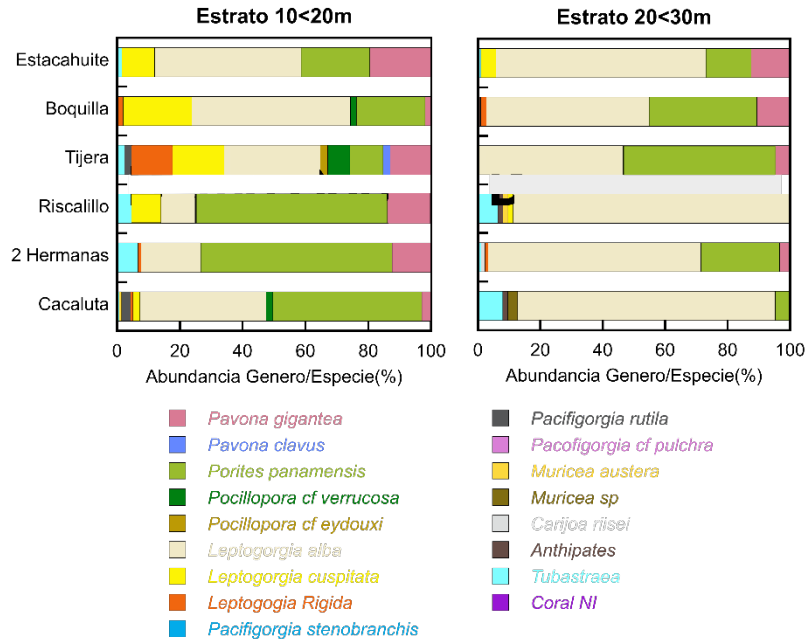


Figura 3.10. Abundancia acumulada de géneros/especies de corales en las localidades de Puerto Ángel y Bahías de Huatulco.

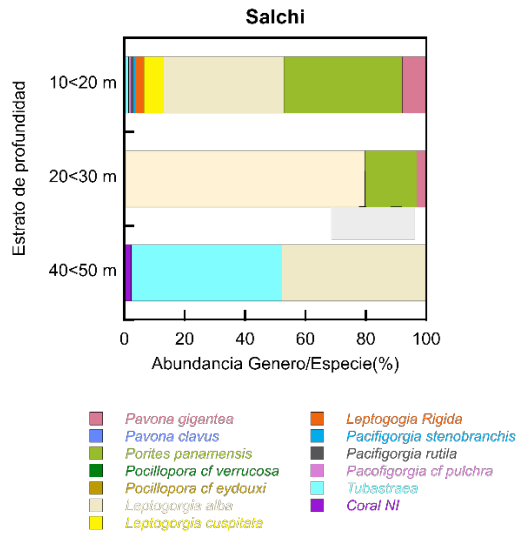


Figura 3.11. Abundancia acumulada de géneros/especies de corales en las localidad de Salchi en los tres estratos de profundidad.

Se encontraron claras diferencias en la composición de corales entre la zona mesofótica superior e inferior de las localidades de estudio. La principal fue la

ausencia de corales fotosintéticos en la zona inferior y la reducción de especies de corales no fotosintéticos. En la localidad de Salchi, el coral escleractíneo *Tubastraea coccinea* presentó mayores abundancias en comparación con la zona mesofótica superior y estas fueron similares a las de *Leptogorgia alba* (Fig. 3.11)

3.4 Discusión y conclusiones

A diferencias de los arrecifes coralinos someros, que pueden ser fácilmente observables desde el espacio o desde la superficie, la presencia de los MCEs no es evidente, debido a su mayor profundidad y/o distancia de la costa, factores que los han mantenido ocultos y poco estudiados por los investigadores, especialmente en el ETP y en la costa Oaxaqueña.

A pesar de que existen varios trabajos sobre los arrecifes coralinos de la costa central de Oaxaca, existen pocas publicaciones e información disponible sobre las propiedades ópticas de las aguas de esta región. Algunas publicaciones han utilizado el Kd490 de imágenes satelitales como una de las variables que podrían afectar la actividad reproductiva del coral *P. gigantea* (Santiago-Valentín, 2015). Aunque esta variable es una medida de la turbidez, sus valores son difícilmente comparables con los valores del KdPAR, la variable más utilizada para medir la atenuación de la luz en la columna de agua y derivar otras métricas de la luz como las profundidades ópticas ($z_{10\%}$, z_1 , $z_{0.1\%}$), las cuales han sido utilizadas como proxies de las fronteras mesofóticas (Tamir et al., 2019; Laverick et al., 2020; Pérez-Castro et al., 2021).

Aunque es bien conocido que las surgencias provocan turbidez de las aguas, a la fecha nuestro estudio es el único que ha medido la magnitud de esta reducción de luz y analiza las implicaciones que tiene en la composición de la comunidad bentónica.

Los resultados del presente trabajo mostraron que existen diferencias significativas en los valores de K_{dPAR} en los meses de surgencias respecto a los de no surgencias, y aunque no hubo diferencias significativas entre Puerto Ángel y Bahías de Huatulco en la temporada de surgencias, las fronteras mesofóticas ($z_{10\%}$ y $z_{1\%}$ y $z_{0.1\%}$) en esta temporada fueron más profundas en Puerto Ángel con un promedio para el $z_{1\%}$ de 28 m y de 20 m en Huatulco (Tabla 3.1). Es importante resaltar que los registros máximos en profundidad de los corales fotosintéticos ocurrieron en Puerto Ángel, siendo el más profundo a 26.3 m, mientras que en Bahías de Huatulco se presentó a los 23 m. Lo anterior parece indicar que la distribución en profundidad de los corales fotosintéticos es más restringida en Bahías de Huatulco por la mayor reducción de los niveles de luz en la temporada de surgencias.

Se ha demostrado que las diferencias de distribución en profundidad de los corales fotosintéticos están relacionadas con las propiedades ópticas de la columna de agua (Khang et al., 2010; Laverick et al., 2020; Pérez-Castro et al., 2021). Sin embargo, otros factores también pueden afectar la distribución en profundidad de estos corales, como bajas temperaturas y bajos niveles de pH, los cuales son factores asociados a los eventos de surgencias (Cortés, 2019; Chapa-Balcorta et al., 2015). La ocurrencia más profunda de colonias de *Pavona* y *Porites* en esta región del Pacífico Mexicano fue reportada previamente en el PNH a 15 m y 18 m respectivamente (Glynn y Leyte Morales, 1997). Con nuestra investigación se amplía el rango de distribución de estos corales a 25.2 m para *P. gigantea* y a 26.3 m para *P. panamensis* en esta región del Pacífico Sur Mexicano.

Una investigación reciente en Bahías de Huatulco, evalúa el rol de los ecosistemas mesofóticos como refugios para macroinvertebrados (Rodríguez-Escobar, 2021) y determina que la zona mesofótica se encuentra en promedio entre 16.2 y 26.2 m, y que podría encontrarse desde los 10 m y hasta los 40 m dependiendo de la naturaleza de la bahía. Sin embargo, existen dos diferencias fundamentales con nuestros resultados: la primera es que en dicha investigación el límite inferior de la

zona mesofótica fue considerado al 1%, mientras que nosotros lo hacemos al 0.1%. La segunda diferencia es que sus mediciones de luz fueron realizadas solo durante 5 días en noviembre del 2020, uno de los años y meses con mayor variabilidad en la transparencia del agua. Casualmente, las fronteras del 10% y 1% resultaron similares con nuestros resultados de Bahías de Huatulco (16.6 m y 32.6 m respectivamente).

La técnica que desarrollamos para estimar el K_{dPAR} y las profundidades ópticas a partir de imágenes satelitales también tiene sus limitaciones, como por ejemplo la resolución mínima de 4km². Por tanto, se pierde la variabilidad dentro de esta área. Esto es importante al considerar por ejemplo, la Bahía de San Agustín, Huatulco que se encuentra en cercanías a los humedales de bajos del arenal y boca vieja, dicha bahía puede tener mayor influencia de sedimentos terrígenos en la temporada de lluvias y por tanto mayores valores de K_{dPAR} en comparación con las bahías de Riscalillo o 2 Hermanas, las cuales se encuentran a una distancia menor a 4km de la bahía de San Agustín. Sin embargo, la principal ventaja de esta técnica es que el error es constante y se puede monitorear y comparar la transparencia del agua en diferentes regiones a partir del año 2002.

Referente a la riqueza específica, no fue posible identificar las especies de algunas macroalgas mediante la técnica del foto-cuadrante, por lo que, la riqueza de este grupo podría estar subestimada; por ejemplo, en las algas calcáreas costosas (CCAL) podrían existir otros géneros como *Lithothamion*, *Hidrolithum* y *Ralfsia*.

Los resultados de nuestro estudio sugieren que las abundancias de los corales fotosintéticos, además de estar afectadas por la profundidad y sobre todo por los niveles de luz, también son influenciadas por el tipo de relieve submarino. En las placas de roca (ledge) se encontraron mayores abundancias del género *Pavona*, mientras que en las laderas se encontró mayores abundancias de *P. Panamensis*. Lo anterior coincide con la investigación de Rees et al., (2014), estos autores mencionan que la geomorfología de las estructuras físicas del lecho marino influye

en los patrones espaciales de la biodiversidad bentónica y en la distribución de algunas comunidades de peces demersales.

Derivado de este estudio que indica que existe una mayor profundidad, desarrollo y riqueza de especies encontrada en los MCEs de Puerto Ángel, consideramos importante incluir un plan de manejo de estos ecosistemas que naturalmente ya presentan presiones ambientales que amenazan su existencia.

3.5 Referencias

- Abeytia, R., Guzmán, H. M., & Breedy, O., 2013. Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1157-1166.
- Baker, E.K., Puglise, K.A. and Harris, P.T. (Eds.). 2016. Mesophotic coral ecosystems — A lifeboat for coral reefs? The United Nations Environment Program and GRID-Arendal, Nairobi and Arendal, 98 p.
- Chapa-Balcorta, C. In Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2015 (Eds Paz, F., J. Wong y R. Torres) 501-507
- Escobar, F. E. R. (2021). El rol de los ecosistemas mesofóticos como refugios para macroinvertebrados bénticos en Bahías de Huatulco, Oaxaca Tesis
- Glynn, P.W. & G.E. Leyte- Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, west México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1033-1048.
- Hinderstein, L. M., Marr, J. C. A., Martinez, F. A., Dowgiallo, M. J., Puglise, K. A., Pyle, R. L., ... & Appeldoorn, R. (2010). Theme section on “Mesophotic coral ecosystems: characterization, ecology, and management”.
- Iglesias-Prieto, R., Beltran, V. H., LaJeunesse, T. C., Reyes-Bonilla, H., & Thome, P. E. (2004). Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1549), 1757-1763.
- INEGI, <https://www.inegi.org.mx/temas/relieve/submarino/#Metadatos>
- Kahng, S.E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E.J., Wiedenmann, J., Tamir, R., Tchernov, D., 2019. Light, Temperature, Photosynthesis, Heterotrophy, and the Lower Depth Limits of Mesophotic Coral Ecosystems. pp. 801–828. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42
- Kahng, S.E., Garcia-Sais, J.R., Spalding, H.L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L., Toonen, R.J., 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 29, 255–275. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>
- Nichol, S., Huang, Huang, Z., Howard, F., Porter-Smith, R., Lucieer, V., Barrett, N. (2016). Geomorphological classification of reefs - Draft Framework for an Australian

- Standard. Report to the National Environmental Science Program, Marine Biodiversity Hub. Geoscience Australia. 27 pp.
- Ojeda Cárdenas, J. N. (2019). Puerto ángel (oaxaca en méxico) en la economía-mundo: una primera propuesta metodológica que busca el desarrollo regional.
- Pérez-Castro, M. Á., Schubert, N., De Oca, G. A. M., Leyte-Morales, G. E., Eyal, G., & Hinojosa-Arango, G., 2021. 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, 150576.
- Smith T.B., Maté J.L., Gyory J. (2017) Thermal Refuges and Refugia for Stony Corals in the Eastern Tropical Pacific. In: Glynn P., Manzello D., Enochs I. (eds) Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific. Coral Reefs of the World, vol 8. Springer, Dordrech
- Smith, T. B., Peter W. Glynn, Juan L. Mate, Lauren T. Toth, And Joanna Gyory (2014). A depth refugium from catastrophic coral bleaching prevents regional extinction. *Ecology*, 95(6), 1663-1673.
- Tamir, R., Eyal, G., Kramer, N., Laverick, J.H., Loya, Y., 2019. Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere* 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2839>
- García-Reyes, M., & Largier, JL (2012). Estacionalidad del afloramiento costero frente al centro y norte de California: nuevos conocimientos, incluida la variabilidad temporal y espacial. *Revista de Investigación Geofísica: Océanos* , 117 (C3).
- Bonilla, H. R., & Pérez, A. L. (1998). Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 24(2), 211-224.
- Santiago-Valentín, J. D., Rodríguez-Troncoso, A. P., Carpizo-Ituarte, E., Benítez-Villalobos, F., Torres-Hernández, P., & López-Pérez, A. (2015). Reproductive pattern of the reef-building coral *Pavona gigantea* (Scleractinia: Agariciidae) off southwestern Mexico. *Ciencias Marinas*, 41(3), 233-246.
- Sherman, C., Nemeth, M., Ruíz, H., Bejarano, I., Appeldoorn, R., Pagán, F., ... & Weil, E. (2010). Geomorphology and benthic cover of mesophotic coral ecosystems of the upper insular slope of southwest Puerto Rico. *Coral Reefs*, 29(2), 347-360.

- Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, 19(1), 1-23.
- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In *Latin American coral reefs* (pp. 331-349). Elsevier Science.
- Verón, JEN (2000). *Corales del Mundo* (No. C/593.6 V4).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183075>
- Kirk, J.T.O., 2011. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Third Edition. ed. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Meraz, J., & Sánchez-Díaz, VM (2008). Los mamíferos marinos en la costa central de Oaxaca. *Revista mexicana de biodiversidad* , 79 (1), 143-151.
- Morales, G. L., Bonilla, H. R., Buenrostro, C. C., & Glynn, P. W. (2001). Range extension of *Leptoseris papyracea* (Dana, 1846) to the west coast of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 69, 1233.
- Littler, M. M., & Littler, D. S., 2013. The nature of crustose coralline algae and their interactions on reefs. *Research and discoveries: the revolution of science through SCUBA*.
- León Álvarez, D., & Núñez Reséndiz, M. L. (2017). Géneros de algas marinas tropicales de México II: Algas pardas.
- Abeytia, R., Guzmán, H. M., & Breedy, O., 2013. Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1157-1166.
- Kahng, S., Copus, J. M., & Wagner, D., 2017. Mesophotic coral ecosystems. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*, 185-206.
- Laverick, J.H., Andradi-Brown, D.A., Rogers, A.D., 2017. Using light-dependent Scleractinia to define the upper boundary of mesophotic coral ecosystems on the reefs of Utila, Honduras. *PLoS ONE* 12, 8–17.
- Cortés, J., 2019. Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. pp. 465–475.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_26
- Laverick, J.H., Tamir, R., Eyal, G., Loya, Y., 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography* 29, 1554–1564. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>

CAPÍTULO 4.

CONCLUSIONES GENERALES

Los productos Kd490 del satélite MODIS-Aqua de la NASA son una herramienta potencial para observar y estimar la variabilidad temporal y espacial de las propiedades ópticas de las diferentes regiones oceánicas del mundo. Sin embargo, es necesario realizar más mediciones *in situ* de Kd_{PAR} en el ETP y en la costa central de Oaxaca para que los algoritmos de conversión de Kd490 a kd_{PAR} puedan desarrollarse con mayor precisión.

En la métrica de la luz, la fotosíntesis de los organismos benticos ocurre en cinco órdenes de magnitud desde el $z100\%$ en la superficie del mar hasta $z 0.01\%$ en donde algunos investigadores han registrado algas costrosas coralinas (Kirk, 2011; Littler y Littler, 1994). A la mitad de este intervalo lumínico, entre el $z10\%$ y el $z0.1\%$, se pueden desarrollar los MCEs, lo que semanticamente tiene coherencia con el término.

En la mayor parte del ETP y en la costa central de Oaxaca los MCEs están limitados a los niveles de luz del 1%. Los resultados de nuestra investigación sugieren que la temporada de surgencias están limitando a los MCEs por las reducciones considerable de luz. Sin embargo no excluimos la presión de otras variables ambientales que acompañan los eventos de surgencias como bajas temperaturas y bajos niveles de pH y Ω aragonita.

Esta investigación es la primera a nivel regional (ETP) y local (Costa Central de Oaxaca), que localiza la distribución potencial de los MCEs y esclarece las diferencias con los MEs dentro de la misma región o localidad. Además muestra la variabilidad de las fronteras mesofóticas y el ajuste de las comunidades fotosintéticas (corales y macroalgas) a esta variabilidad.

El presente trabajo considera, de acuerdo con los conceptos, definiciones y principios ópticos, que los ecosistemas mesofóticos son el conjunto de hábitats que se localizan a partir del punto medio de la zona eufótica ($z_{10\%}$) y se extienden hasta las profundidades referidas al 0.1% del PAR en superficie. Específicamente los MCEs deben incluir la comunidad de corales fotosintéticos que se desarrollen dentro de estas fronteras ópticas, pudiendo limitarse al 1% como es el caso de muchos MCEs del ETP y de otras partes del mundo.

Esta investigación es de gran relevancia porque localiza a los MCEs, que no habían sido identificados, además pone de manifiesto todas las variables que están afectando la distribución de las comunidades fotosintéticas y por ende de los MCEs en la Costa Central de Oaxaca y probablemente de otras regiones con similares condiciones como el Golfo de Papagayo y el Golfo de Panamá. De esta manera nuestra investigación sienta las bases para plantear nuevas hipótesis de trabajo, Algunas sugeridas son: 1) comprobar su función como refugio para las comunidades someras, 2) probar los efectos de los relieves submarinos en las abundancias de los distintos organismos bentónicos, 3) probar si las variables que acompañan a los eventos de surgencias están limitando en mayor medida a los corales fotosintéticos y macroalgas.