



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
(BIOLOGÍA MARINA)

**CAMBIOS POTENCIALES EN LA DISTRIBUCIÓN DE CORALES
ARRECIFALES (SCLERACTINIA) DEL PACÍFICO ORIENTAL Y ATLÁNTICO
OCCIDENTAL, COMO CONSECUENCIA DEL CAMBIO CLIMÁTICO**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:
SARA MICAELA MELO MERINO

TUTOR PRINCIPAL
DR. HÉCTOR REYES BONILLA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
COMITÉ TUTOR
DR. PAUL BLANCHON
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. ERNESTO CHÁVEZ ORTIZ
DR. FABIÁN RODRÍGUEZ ZARAGOZA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. FEBRERO 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

**CAMBIOS POTENCIALES EN LA DISTRIBUCIÓN DE CORALES
ARRECIFALES (SCLERACTINIA) DEL PACÍFICO ORIENTAL Y
ATLÁNTICO OCCIDENTAL, COMO CONSECUENCIA DEL CAMBIO
CLIMÁTICO**

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

P r e s e n t a

SARA MICAELA MELO MERINO

Director de Tesis: DR. HÉCTOR REYES BONILLA

Comité Tutorial: DR. PAUL BLANCHON

DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET

DR. ERNESTO CHÁVEZ ORTIZ

DR. FABIÁN RODRÍGUEZ ZARAGOZA

México, D.F. 2013

A la familia Melo Merino, con amor y gratitud

心

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por brindarme por la oportunidad de pertenecer a su posgrado.

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca para realizar mis estudios de maestría y por el financiamiento del proyecto CONACyT – SEMARNAT : “Distribución Potencial De Corales Arrecifales Del Pacifico Mexicano Y Su Vulnerabilidad Al Cambio Global”. Clave 108302. A la Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad por el financiamiento del proyecto "Distribución Potencial De Cabrillas (Teleostei: Serranidae) En El Pacifico Mexicano: Especies De Importancia Para La Pesca y La Conservación" Clave JM 065. Ambos proyectos a cargo del Dr. Héctor Reyes Bonilla.

Especialmente a mi director de tesis, el Dr. Héctor Reyes Bonilla por brindarme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo y por su siempre dispuesta y paciente asistencia académica.

A los miembros de mi comité tutor: a los doctores Paul Blanchon, Ernesto Chávez Ortiz, Fabián Rodríguez Zaragoza y Juan Pablo Carricart Ganivet por sus acertadas correcciones y apoyo durante la realización de esta tesis.

A los doctores Horacio Pérez España, Townsed Peterson, Octavio Rojas Soto, Guillermo Horta Puga y Gerardo Hernández por sus comentarios y recomendaciones que ayudaron a la mejoría de este trabajo.

A José Luis Tello, por sus enriquecedores comentarios, por las porras, la confianza y por presentarme a Moni.

A Mónica Chico Avelino por iniciarme en la práctica de los SIG. A Gaby Cruz, por su paciente y siempre amable ayuda con los SIG y MaxEnt. A mi amigo y sensei de los SIG, Geovanni Cordero, por su infinita paciencia y su entera disposición para ayudarme a resolver mis grandes y a veces chistosas dudas SIGeras.

A la Dr. Gloria Vilaclara, coordinadora del PCMyL, a Diana Juárez Bustos, Chantal Guerrero, Lupita Godoy y Gabriela Almaraz por el apoyo brindado en todos los tramites escolares.

A los doctores Carlos Pacheco Ayub y Jesús Bautista Romero del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, por los datos de temperatura proporcionados.

A mis amigos, compañeros y profesores de la unidad académica Puerto Morelos: Blanca Quiroga, Nancy Cabanillas, Sergio Guendulain, Mario Matamoros, Israel Mac, Inti, Lemuel Vega, Edgar Escalante y Emiliano Monroy por todas las enseñanzas y momentos compartidos.

A mis amigos y colegas del laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS: a María Martínez, Magda Précoma, Ale Campos, Paco Tropical Fernández, Violeta Martínez, Cecy Mozqueda, a Fernando Aranceta por su gran labor con las bases de datos de temperatura, a David Petatán por su invaluable ayuda realizando simples búsquedas...a Vlad Pérez, Manon Fourriere, Chunga, Saúl Rojero y Diego Tinoco, aunque no sea del lab. A todos, gracias por su apoyo y amistad.

A Rodolfo y José Illescas Cruz y su apreciable familia por su amable hospitalidad.

A Lines Alonso y a Israel Merino, gracias por su valiosísima amistad y especialmente por su agradable compañía durante todo este tiempo. Los quiero mucho.

Mi entera gratitud a mi madre, Elia Merino y a mis hermanas, por creer en mí y por brindarme su apoyo incondicional.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Introducción general	1
1.2. Teoría del nicho ecológico	4
1.3. Modelos de distribución de especies	5
2. ANTECEDENTES	10
2.1. Cambio climático y la distribución de los corales.....	10
2.2. Modelos de distribución de especies	12
3. OBJETIVOS	15
3.1. Objetivo general	15
3.2. Objetivos específicos	15
4. ÁREA DE ESTUDIO	16
5. METODOLOGÍA	20
5.1. Registros de ocurrencia de las especies	20
5.2. Variables ambientales.....	22
5.3. Escenarios y horizontes	23
5.4. Modelación de la distribución potencial	25
5.5. Construcción del modelo.....	26
5.6. Evaluación del modelo.....	27
5.7. Análisis de vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático	30
6. RESULTADOS	31
6.1. Distribución potencial actual	31
6.1.1. Evaluación de los modelos.....	37
6.1.2. Importancia de las variables ambientales	37
6.2. Escenarios de cambio climático	39
6.3. Vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático	41
6.4. Distribución potencial en los escenarios de cambio climático	45

7. DISCUSIONES	53
7.1. Distribución potencial actual	53
7.2. Modelos de cambio climático.....	55
7.3. Modelos de distribución potencial futura	55
7.4. El cambio climático en estrategias de conservación y manejo de los arrecifes coralinos	60
8. CONCLUSIONES	63
9. LITERATURA CITADA	65
ANEXO I	80
ANEXO II	121
ANEXO III	142
ANEXO IV	183

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Diagrama BAM donde se representan la zona habitada (G_0) y la potencialmente habitable para las especies (G_i) considerando los factores, bióticos (B), abióticos (A) y de dispersión (M) de las especies.....8
Figura 2.	Distribución de los arrecifes coralinos en las regiones del Pacífico oriental y Atlántico occidental incluidas en el área de estudio (georeferenciación de los arrecifes tomada de ReefBase.org).....16
Figura 3.	Descripción de seis de las 15 variables oceanográficas utilizadas para caracterizar el área de estudio: <i>a)</i> Ω_{arag} , <i>b)</i> pH, <i>c)</i> concentración de silicatos, <i>d)</i> salinidad, <i>e)</i> temperatura y <i>f)</i> batimetría.....19
Figura 4.	Ejemplo de partición aleatoria del total de registros de ocurrencia en puntos de entrenamiento y prueba realizada por MaxEnt para la evaluación del modelo de <i>Acropora cervicornis</i>28
Figura 5.	Curva ROC y valores de AUC para los puntos de entrenamiento y prueba de <i>Acropora cervicornis</i> . La línea roja representa en ajuste del modelo a los puntos de entrenamiento y es la medida del poder predictivo del modelo; la línea azul representa el ajuste del modelo a los puntos de prueba.....29
Figura 6.	Matriz de confusión utilizada como indicador de las posibles combinaciones entre los valores predichos por el modelo y los valores reales conocidos.....29
Figura 7.	Comparación entre la distribución real de la especie de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para <i>a)</i> <i>Pocillopora damicornis</i> y <i>b)</i> <i>Porites sverdrupi</i>32
Figura 8.	Comparación entre la distribución real de la especie de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para <i>a)</i> <i>Acropora cervicornis</i> y <i>b)</i> <i>Oculina valenciennesi</i>33
Figura 9.	Comparación entre la distribución real de <i>Pavona clavus</i> de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para las condiciones actuales.....35
Figura 10	Comparación entre la distribución real de <i>Colpophyllia natans</i> de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para las condiciones actuales.....36

Figura 11.	Porcentaje de contribución de las variables predictoras en los modelos de distribución potencial de las especies del Pacífico. Promedio y error estándar.....	38
Figura 12.	Porcentaje de contribución de las variables predictoras en los modelos de distribución potencial de las especies del Atlántico. Promedio y error estándar.....	38
Figura 13.	Incremento en la temperatura superficial del mar de acuerdo con los escenarios Lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050 (media anual en °C).....	40
Figura 14.	Pérdida y ganancia de área en el escenario lineal para a) y b) <i>Pavona varians</i> , c) <i>Oculina valenciennesi</i> y d) <i>Madracis decactis</i> . Las celdas en azul representan el área conservada por la especie, las celdas en rojo el área perdida y las celdas en verde el área ganada en relación a la distribución potencial actual de cada especie.....	43
Figura 15.	Pérdida y ganancia de área en el escenario IS92a para a) y b) <i>Porites sverdrupi</i> c) <i>Helioseris cucullata</i> y d) <i>Oculina valenciennesi</i> . Las celdas en azul representan el área conservada por la especie, las celdas en rojo el área perdida y las celdas en verde el área ganada en relación a la distribución potencial actual de cada especie.....	44
Figura 16.	Distribución potencial futura para <i>Dichocoenia stokesii</i> en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.....	46
Figura 17.	Distribución potencial futura para <i>Fungia distorta</i> en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.....	47
Figura 18.	Distribución potencial futura para <i>Acropora cervicornis</i> en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.....	48
Figura 19.	Distribución potencial futura para <i>Pavona varians</i> en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.....	49
Figura 20.	Área conservada por a) <i>Siderastrea siderea</i> y b) <i>Psammocora superficialis</i> en el escenario lineal a 2030.....	50
Figura 21.	Cambios en la riqueza de especies en los escenarios lineal e IS92a en sus horizontes 2030 y 2050.....	51
Figura 22.	Número de especies perdidas en los escenarios lineal e IS92a en sus horizontes 2030 y 2050. Los números negativos representan las especies perdidas; los números positivos representan especies ganadas.....	52

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I.	Principales variables en la determinación de la distribución coralina. Promedio e intervalos máximos y mínimos. Tomado de Kleypas <i>et al.</i> , 1999a.....	2
Tabla II.	Especies seleccionadas para la generación de los modelos de distribución.....	21
Tabla III.	Variables utilizadas en la caracterización oceanográfica.....	22
Tabla IV.	Número de puntos utilizados para el entrenamiento y la evaluación de los modelos y sus respectivos valores de AUC.....	34
Tabla V.	Incremento en °C en la temperatura media para los escenarios lineal e IS92a en los horizontes 2030 y 2050.....	39
Tabla VI.	Porcentaje de pérdida o ganancia del área con las condiciones óptimas ocupada por las especies tomando como unidad de área píxeles de 1x1°C. Se resaltan las especies con la mayor pérdida y ganancia de área en cada escenario.....	42

RESUMEN

Los arrecifes de coral se encuentran entre los ecosistemas biológicamente más diversos y económicamente más importantes del planeta. A nivel mundial, estos ecosistemas se encuentran en riesgo por diversos factores incluyendo el incremento en la temperatura superficial del mar (TSM) asociado al cambio climático, y se ha incrementado el número de reportes sobre especies que han respondido a dicho incremento expandiendo o modificando sus rangos de distribución. El presente trabajo tuvo como objetivo principal evaluar el nivel de cambio potencial en la distribución de 40 especies de corales arrecifales de las Américas, como respuesta al incremento en la TSM bajo dos escenarios de cambio climático: un escenario lineal y el escenario IS92a a los años 2030 y 2050. Las proyecciones se llevaron a cabo utilizando el programa MaxEnt para modelado de nicho y combinando registros georreferenciados de ocurrencia de las especies con 15 variables oceanográficas. De estas variables únicamente los valores de temperatura promedio, máxima y mínima fueron cambiados en los modelos a 2030 y 2050. Los resultados muestran que el incremento en la TSM puede dar lugar a numerosas extinciones locales, principalmente en la región del Mar Caribe, donde casi la totalidad de las especies analizadas se ven afectadas. En el Pacífico Oriental Tropical el 60% de las especies mostró una tendencia a expandir o conservar el área ocupada inicialmente. A su vez, los modelos sugieren el desplazamiento de varias especies hacia latitudes más altas, principalmente hacia el Golfo de México en el Atlántico, y al centro del Golfo de California en el Pacífico. En el escenario lineal, las especies más afectadas fueron *Pavona varians*, que perdió el 21.47 % su área ocupada inicialmente y *Oculina valenciennesi* que perdió el 82.86 %. En el escenario IS92a *Porites sverdrupi* perdió el 77.14 % de su área y *Oculina valenciennesi* el 94.29 %. La potencial pérdida de las especies podría dar lugar a cambios significativos en la complejidad estructural y el ensamblaje comunitario, lo que podría tener como consecuencia una disminución en los bienes y servicios que se obtienen de los arrecifes, lo que se vería reflejado en afectaciones socio-económicas importantes.

Palabras clave: cambio climático, corales, MaxEnt, modelos de distribución, nicho ecológico.

ABSTRACT

Coral reefs are among the most biologically diverse and economically important ecosystems on the planet. Globally, they are at risk from several factors including increasing-sea-surface temperature (SST) associated with climate change, and there are increasing reports of species responding to such warming by expanding or modifying their range. The main objective of this work, therefore, is to evaluate the potential range shift of 40 reef-coral species in the Americas in response to increasing SST under two climate change scenarios: a linear scenario and the IS92a scenario for the years 2030 and 2050. Projections are made using the MaxEnt software for ecological niche modeling and combining georeferenced occurrence records of the species with 15 oceanographic variables. Of these variables only the values for average, maximum, and minimum temperature were changed in the 2030 and 2050 models. The results show that in the Caribbean Sea, an increase in SST led to local extinctions and all studied species were affected. In the Eastern Tropical Pacific however 60% of species showed a tendency to conserve or expand the area initially occupied. In addition, the models show the displacement of several species to higher latitudes, mainly to the Gulf of Mexico in the Atlantic Ocean, and to the central Gulf of California in the Pacific. In the linear scenario, the most affected species were *Pavona varians* which lost 21.47% of its area and *Oculina valenciennesi* which lost 82.86 %. Whereas in the IS92a scenario, *Porites sverdrupi* lost 77.14 % and *Oculina valenciennesi* 94.29 %. These potential losses of coral species imply significant changes in the structural complexity and community assembly, which would likely result in a decrease of the goods and services provided by coral reefs, and thus cause significant socio-economic impact.

Key words: climate change, corals, MaxEnt, distribution models, ecological niche.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción general

Los arrecifes coralinos son ecosistemas marinos formados por la acumulación de los restos de generaciones sucesivas de organismos calcáreos (Done, 2011a), en los cuales los corales escleractinios son los constructores dominantes (Chiappone, 2001). Son considerados ecosistemas estenotolerantes, confinados a un rango relativamente estrecho de variables ambientales (Kleypas *et al.*, 1999a). Como se muestra en la tabla I, los factores abióticos más importantes que determinan la presencia, distribución y extensión de los arrecifes coralinos en los mares tropicales son: *i)* temperatura, la cual limita el desarrollo de los arrecifes en aguas tropicales cálidas entre los 30° N y 30°S y con intervalos de temperatura entre los 16 °C y 34.4 °C (Kleypas *et al.*, 1999a); *ii)* la salinidad, ya que los corales se desarrollan donde ésta se mantiene entre los 23 y 41 ppt (Kleypas *et al.*, 1999a), dado que los corales son organismos osmoconformes y estenohalinos, esto es, que no son capaces de regular la presión osmótica de sus fluidos corporales y no toleran grandes cambios en la salinidad del medio, por lo que ambientes hipohalinos pueden dar lugar a eventos de blanqueamiento y mortalidad coralina (Downs *et al.*, 2009); *iii)* la penetración de luz que es responsable de la profundidad de desarrollo de los arrecifes, con base en la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (longitud de onda entre los 400-700 nm disponible para la productividad primaria; Weyer *et al.*, 2010); *iv)* las concentraciones de nutrientes presentes en el agua principalmente de nitrógeno y fósforo (Sheppard *et al.*, 2009), que en altas concentraciones limitan la penetración de luz y favorecen el crecimiento de macroalgas, principales competidoras por espacio con los corales (Costa *et al.*, 2000; Hughes *et al.*, 2003), además de que el fosfato en altas concentraciones influye de manera negativa en la densidad esquelética, propiciando la formación de esqueletos más frágiles (Dunn *et al.*, 2012); *v)* el estado de saturación de aragonita (Ω_{arag}), importante en la calcificación de los corales escleractinios

(Kleypas *et al.*, 1999b; Albright *et al.*, 2008; Done, 2011b); *vi*) los factores hidrodinámicos (oleaje y corrientes) que en cantidades moderadas favorece el intercambio de gases y nutrientes (Done, 2011b); *vii*) tipo y profundidad del sustrato, siendo adecuado un sustrato sólido y *viii*) el aporte de sedimentos, que en grandes cantidades puede interferir en la ecología y estructura de la comunidad, ya que afecta la reproducción e inhibe el reclutamiento coralino (Granja-Fernández y López-Pérez, 2008); además de factores biológicos como la provisión de larvas (Kleypas *et al.*, 1999a; Done, 2011b).

Tabla I. Principales variables en la determinación de la distribución coralina. Promedio e intervalos máximos y mínimos. Tomado de Kleypas *et al.*, 1999a.

VARIABLE	PROMEDIO	MÁXIMO	MÍNIMO
Temperatura (C°)	27.6	34.4	16
Salinidad (PSU)	34.3	41.8	23.3
Nutrientes (µmol/l)			
Fosfatos	0.13	0.54	<0.001
Nitratos	0.25	3.34	<0.001
Saturación de Aragonita	3.83	4.06	3.28
Máxima penetración de la luz (m)	53	91	7

Los arrecifes de coral son considerados como uno de los ecosistemas biológicamente más diversos y económicamente más importantes del planeta, ya que proveen a la humanidad un gran número de bienes y servicios; son fuente de empleo y alimento mediante la pesca, brindan protección a la línea de costa, y proveen ingresos económicos importantes por medio del sector turístico (Costanza *et al.*, 1997; Moberg y Folke, 1999). A pesar de su importancia, arrecifes de todo el mundo se encuentran amenazados por una serie de factores de estrés vinculados principalmente a actividades humanas (Halpern *et al.*, 2008). Estas afectaciones han sido atribuidas especialmente a factores locales como la sobrepesca sobre

grupos funcionales clave (Hughes *et al.*, 2007), la disminución en la calidad del agua y la degradación física causada por la pesca destructiva y la práctica de turismo irresponsable (Bongaerts *et al.*, 2010). Por otra parte, el incremento en las concentraciones de gases de efecto invernadero en la atmósfera, en su mayoría dióxido de carbono (CO₂), representa una amenaza potencialmente seria a estos ecosistemas, ya que favorece la acidificación del océano que causa una disminución en las tasas de crecimiento y calcificación de los corales, y además por el aumento en la temperatura del agua superficial que propicia eventos de blanqueamiento masivo (Bongaerts *et al.*, 2010; Veron y Phinney, 2006). Todo ello puede tener repercusiones sobre la reproducción y asentamiento de los organismos y aumentar la virulencia de algunos patógenos, lo que en conjunto puede resultar en eventos catastróficos (e.g. mortandades masivas) para las comunidades coralinas y arrecifes en general (Done y Jones, 2006).

Otra consecuencia que se puede esperar del aumento en la temperatura superficial del océano es la modificación o expansión del rango latitudinal de distribución de los taxa (Done y Jones, 2006); ya que se cuenta con evidencia de que las especies están respondiendo a los cambios ambientales que tienen lugar en la actualidad ajustando su distribución geográfica (Perry *et al.* 2005; Parmesan, 2006). Dicha situación en algunos casos puede llevar a la extinción de poblaciones o incluso de especies, o la fundación de nuevos demes (Parmesan, 2006). Para el análisis de estas tendencias se emplean diversas herramientas, y entre ellas se encuentran los modelos de distribución potencial de especies (MDE), los cuales se basan en la teoría del nicho ecológico (Hirzel y Le Lay, 2008) e intentan proveer predicciones detalladas sobre la distribución actual y futura de las especies, relacionando su presencia o abundancia con variables ambientales (Elith *et al.*, 2006).

A la fecha, no se han realizado estudios que incluyan la aplicación de MDE en especies arrecifales de aguas someras, por lo que el propósito del presente trabajo es emplear las técnicas de modelado de nicho ecológico con el fin de evaluar la

influencia que los cambios en la temperatura derivados del cambio climático global podrían tener sobre la distribución de los corales arrecifales presentes en las Américas.

1.2. Teoría del nicho ecológico

La determinación de las causas que dan lugar a los patrones de distribución de las especies ha sido un tema atractivo desde tiempos remotos, pudiéndose encontrar referencias al respecto en escritos que datan de la época de los naturalistas Darwin y Wallace (Vandermeer, 1972). Científicos de principios del siglo XX comenzaron a hacer observaciones más sólidas respecto al tema, por ejemplo, Joseph Grinnell (1917) puntualizó que existen tres características distintivas comunes en la distribución de las especies: *i)* cada especie ocupa un área definida, es decir, tiene un hábitat o rango de distribución particular, el cual es lo suficientemente distintivo para ser incluido dentro de las características de dicha especie; *ii)* algunas especies se distribuyen ampliamente ocupando grandes extensiones, mientras que otras tienen una distribución restringida; y *iii)* para muchas especies, los rangos de distribución coinciden parcial o totalmente, sin importar la amplitud de dicho rango.

El término 'nicho' fue utilizado por primera vez para referirse al espacio geográfico ocupado por una especie o subespecie, el cual era delimitado por una serie de factores físicos y climáticos (Grinnell, 1924). Posteriormente en 1927 Charles Elton definió el nicho de una especie como la posición o función de ésta dentro de una comunidad o ecosistema, prestando mayor atención a los hábitos alimenticios de los organismos (Vandermeer, 1972). La teoría del nicho se consolidó en los años 1950's cuando George Evelyn Hutchinson definió el nicho ecológico de una especie como un hipervolumen n-dimensional, en el que cada punto corresponde a un estado del ambiente que permite a las poblaciones de una especie existir indefinidamente (Hutchinson, 1957; Begon *et al.*, 2006). Otra aportación por parte de Hutchinson, fue la diferenciación entre 'nicho fundamental' y 'nicho realizado'; el

nicho fundamental es el conjunto de factores abióticos en los cuales una especie es capaz de persistir, mientras que el nicho realizado se refiere a las condiciones en las que la especie realmente existe, considerando las interacciones con otros organismos (Wiens y Graham, 2005). Dado que los modelos de distribución de especies relacionan la presencia de estas con los factores ambientales, podemos decir que tienen sus aplicaciones en el contexto del nicho descrito por Grinnell, pero sobretodo, analizan el nicho fundamental de Hutchinson.

Otro tema relevante a los MDE es la conservación del nicho ecológico, que se define como la tendencia de las especies a mantener las características de su nicho fundamental a través del tiempo (Wiens y Graham, 2005). Varios estudios han abordado la pregunta de si las especies conservan o no su nicho encontrando evidencia que da soporte tanto a favor (Peterson *et al.*, 1999; Eaton *et al.*, 2008; Evans *et al.*, 2009) como en contra (Peterson y Holt, 2003; Broennimann *et al.*, 2007; Fitzpatrick *et al.*, 2007). Los MDE asumen que las especies conservan su nicho, de ahí se parte para proyectar su distribución en el espacio con el fin de identificar todas las zonas potencialmente habitables, o bien para predecir el establecimiento y dispersión de especies invasoras, y finalmente realizar proyecciones temporales de la distribución de las especies con el fin de conocer su distribución potencial en el futuro (Franklin, 2010). Por lo anterior, los MDE son una herramienta útil en el estudio de la dinámica del nicho ecológico de las especies (Pearman *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 1999).

1.3. Modelos de distribución de especies

La comprensión de los procesos que rigen los patrones de distribución de las especies ha adquirido mayor importancia debido a las amenazas a las que estas se enfrentan hoy en día. A este respecto, los MDE, han sido utilizados para el estudio de las relaciones entre las variables ambientales y la riqueza de especies (Mac Nally y Fleishman, 2004), las características y configuración del hábitat (Scotts y

Drielsma, 2003), la propagación de especies invasoras (Peterson y Vieglais, 2001; Nikolaevich y Francesco-Ficetola, 2011), la distribución de las especies en el pasado (Peterson *et al.*, 2004), las alteraciones en el rango de distribución de las especies debido al cambio climático (Martínez-Meyer *et al.*, 2004) e incluso han tenido aplicaciones en el sector salud, ya que han sido utilizados para modelar la distribución de especies causantes de enfermedades o sus vectores (Peterson *et al.*, 2002; Joyner *et al.*, 2010; Giles *et al.*, 2011).

Existe una gran variedad de métodos para modelar la distribución de las especies, entre los que se encuentran procedimientos estadísticos como los modelos lineales generalizados (Renwick *et al.*, 2012), modelos generalizados aditivos (Månsson *et al.*, 2012), modelos lineales generalizados mixtos (Zozaya *et al.*, 2012), métodos de inteligencia artificial como las redes neuronales artificiales (Rapacciuolo *et al.*, 2012), algoritmos genéticos (GARP - Genetic algorithm for rule set prediction, Stockwell y Peters, 1999; Marín-Togo *et al.*, 2012) y métodos de máxima entropía (MaxEnt – Maximun entropy, Phillips *et al.*, 2006; Kumar, 2012). Estos métodos pueden basarse tanto en registros de presencia-ausencia, en registros de sólo presencia o en la abundancia de las especies (Guisan y Thuiller, 2005 Hirzel *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006).

Los modelos predictivos de la distribución de las especies combinan los registros de ocurrencia de estas con variables ecológicas o ambientales (e.g. temperatura y precipitación) para identificar sus requerimientos (Anderson *et al.*, 2003); esto con la finalidad de localizar todas las zonas donde las condiciones ambientales son favorables para que dicha especie pueda habitar (Phillips *et al.*, 2006). Aunque los modelos basados en el nicho ecológico describen la idoneidad¹ del hábitat (Phillips *et al.*, 2006), el resultado es proyectado en mapas representativos del área de

¹ Idoneidad: grado en el que el ambiente es adecuado para la especie en cuestión (Peterson *et al.*, 2011).

estudio e interpretados como la distribución potencial de la especie (Anderson *et al.*, 2003).

Al momento de modelar, hay una serie de consideraciones que deben ser tomados en cuenta y que podrían afectar en mayor o menor medida los resultados observados.

Los MDE se fundamentan en la premisa de que la distribución de las especies está en equilibrio con las condiciones ambientales (Araújo y Pearson, 2005), por lo que asumen que están presentes en los sitios con las condiciones adecuadas y ausentes donde estas no lo son. Sin embargo, es importante tener en cuenta que la relación entre la distribución real de las especies y las variables ambientales es más compleja y que son pocas las que ocupan sólo el área que satisface sus requerimientos ecológicos (Phillips *et al.*, 2006). Una especie puede estar presente en sitios inadecuados, y ausente en sitios adecuados por varias razones como muestreos incompletos o selectivos, malas identificaciones, por el hacinamiento de individuos en los sitios adecuados que induce a una parte de la población a establecerse en los alrededores o si se trata de especies altamente móviles capaces de desplazarse en hábitats inadecuados (Hirzel y Le Lay, 2008).

La presencia de una especie en un sitio determinado obedece tres restricciones (Figura 1): *i*) las condiciones ambientales son adecuadas para el crecimiento de la población (nicho fundamental de Hutchinson, representado con la letra A en la figura), *ii*) las interacciones con otras especies (e.g. competidores, depredadores y patógenos) permite a los organismos mantenerse en ese sitio (B), y *iii*) las localidades deben ser accesibles considerando las capacidades de dispersión de las especies (M) (Soberón y Peterson 2005; Soberón 2007); por lo tanto, la intersección entre A, B y M (representada como G_0) será la región con la combinación correcta de factores ambientales y bióticos, y que además, es

accesible para la especie (Soberón y Peterson, 2005). Los MDE, como se mencionó anteriormente, producen estimaciones del nicho fundamental de las especies, por lo que M (área de estudio) toma particular importancia en el planteamiento de la modelación.

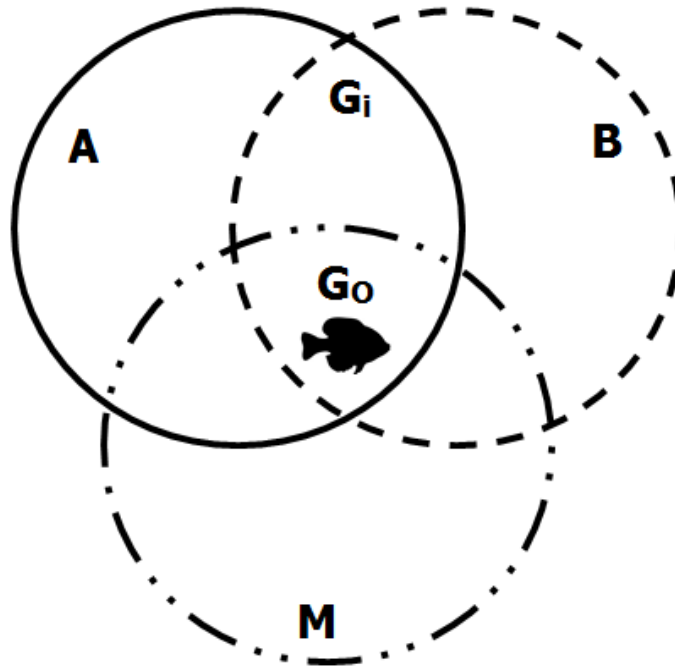


Figura 1. Diagrama BAM donde se representan la zona habitada (G_0) y la potencialmente habitable para las especies (G_i) considerando los factores, bióticos (B), abióticos (A) y de dispersión (M) de las especies.

Las interacciones bióticas al igual que las condiciones ambientales, juegan un papel importante al definir la distribución de las especies, donde procesos como la depredación y competencia pueden impedir que una especie ocupe todos los sitios que cumplen con sus requerimientos ambientales; sin embargo, es difícil incluir las relaciones bióticas dentro de un MDE, ya que son de naturaleza compleja y ocurren a escalas espacio-temporales muy finas (Barve *et al.*, 2011; Mateo *et al.*, 2011).

Otra consideración importante al desarrollar un MDE es la delimitación del área de estudio (M), la cual debe ser definida con base en el conocimiento de la especie considerando su historia de vida, sus capacidades de dispersión y, de ser posible, barreras biogeográficas conocidas que limiten la colonización de nuevas áreas por parte de las especies (Barve *et al.*, 2011; Mateo *et al.*, 2011). Una delimitación inadecuada de M puede tener efectos en la calibración del modelo, ya que M representa el área de comparación entre los registros de ocurrencia y el resto del área dentro de la cual las ausencias son significativas (i.e. zonas potencialmente alcanzables para las especies pero no habitadas; Barve *et al.*, 2011). En estudios comparativos, los modelos han mostrado mejores resultados cuando M es definida en consideración de las especies, que cuando se define un área extensa más allá de sus capacidades de dispersión (Anderson y Raza, 2010). Una delimitación más extensa de M también puede afectar la evaluación del modelo, ya que si M incluye regiones con características muy diferentes a las de los sitios de ocurrencia, estas tendrán valores de idoneidad bajos, lo que incrementará los valores de AUC (área bajo la curva ROC [receiver operating characteristic], utilizado para evaluar el desempeño de los modelos), ya que el número de ausencias correctamente predichas por el modelo incrementa (Lobo *et al.*, 2007).

Otro punto a considerarse es la elección adecuada de las variables ambientales para caracterizar el nicho de las especies, ya que eso afecta de manera importante el desempeño de los modelos al proyectarlos en el espacio y el tiempo (Phillips *et al.*, 2006; Hirzel y Le Lay, 2008). La elección de dichas variables generalmente se basa en el conocimiento de los expertos acerca de las especies objetivo, buscando la combinación con el menor número de variables que dé como resultado el mejor ajuste de los modelos (Johnson *et al.*, 2006).

2. ANTECEDENTES

2.1. Cambio climático y la distribución de los corales

La evidencia de cómo los cambios que está sufriendo el clima en la actualidad podrían impactar a los arrecifes modernos, la proveen los registros de los efectos que las variaciones en clima tuvieron en los ecosistemas del pasado, la cual se nos brinda por medio de estudios paleoecológicos.

Es bien conocido que el clima de la Tierra no es constante, sino que ha variado a lo largo del tiempo cambiando de temperaturas cálidas intensas con los polos descubiertos de hielo, a fríos extremos con capas de hielo masivas cubriendo los continentes y casquetes polares (Zachos *et al.*, 2001). Algunos de los cambios físicos que se espera ocurran en un futuro (elevación en el nivel del mar; aumento en la temperatura) han ocurrido repetidamente a lo largo de millones de años, mientras que otros no han tenido lugar anteriormente (ritmo acelerado en el incremento de las concentraciones de CO₂). Los corales escleractinios han existido por aproximadamente 240 millones de años, tiempo durante el cual, se han visto afectados repetidamente por los cambios en el clima desencadenados por distintos factores, aunque la mayoría relacionados con alteraciones en el ciclo del carbono (Veron, 2008).

Entre los estudios que documentan cambios en la distribución de arrecifes en el pasado se encuentra el desarrollado por Precht y Aronson (2004), quienes basados en el registro fósil, sugieren que las temperaturas cálidas registradas a principios y mediados del Holoceno (hace 10,000 - 6,000 años) permitieron el establecimiento de *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* más al norte de su límite de distribución actual en la península de Florida. Los autores mencionan que al disminuir la temperatura, el límite norte de distribución arrecifal se desplazó a su posición actual. Greenstein y Pandolfi (2008) hicieron una comparación de arrecifes

fósiles que se desarrollaron en el último interglacial y modernos de la costa oeste de Australia, donde también registran un desplazamiento de los organismos en respuesta al aumento de la temperatura, y una contracción de los mismos al disminuir esta.

Hoy en día se sabe que cientos de especies han respondido a la tendencia de calentamiento que tiene lugar en la actualidad expandiendo sus rangos de distribución a latitudes más altas, así como cambiando los patrones de floración, reproducción, migración y otros aspectos de su comportamiento relacionados con el clima (Parmesan y Yohe, 2003).

Con respecto a los corales hermatípicos, hay evidencia de que los taxa están extendiendo sus rangos latitudinales de distribución. Marsh (1992) reportó por primera vez la presencia de *Acropora* en la isla Rottneest (32°S) en Australia, donde no había sido registrada previamente. En Florida, varios parches de *Acropora* se han establecido hacia el norte de sus rangos de distribución conocidos (Vargas-Ángel *et al.*, 2003). Más recientemente Yamano y colaboradores (2011) presentaron la primera evidencia de cambios en la distribución de los corales en Japón, basada en 80 años de registros de las comunidades coralinas en las zonas templadas. Para ello, además de los registros biológicos, utilizaron datos *in situ* de temperatura, los cuales demostraron un incremento estadísticamente significativo. Cuatro especies mostraron expansión de su rango de distribución desde los años 1930's, *Pavona decussata*, *Acropora solitaryensis*, *Acropora hyacinthus* y *Acropora muricata*, (estas dos últimas muy importantes en el desarrollo arrecifal), mientras que el resto se mantuvo estable. Los autores además, calculan una velocidad de expansión de 14 km al año, lo que resulta ser mayor a lo calculado para especies del ambiente terrestre que han presentado un desplazamiento promedio de 0.61 km al año (Parmesan y Yohe, 2003), y para organismos intermareales calculado en 5 km al año (Helmuth *et al.*, 2006).

2.2. Modelos de distribución de especies

A la fecha existe un gran número de trabajos referentes a los MDE, los cuales se han realizado principalmente con especies del ambiente terrestre, mientras que para el ambiente marino este tipo de estudios son escasos.

En el ambiente marino los esfuerzos han sido dirigidos principalmente a la conservación, manejo y planeación de áreas marinas protegidas, incluyendo diversos grupos de organismos como peces (Valavanis *et al.*, 2004; Leathwick *et al.*, 2008; Valavanis *et al.*, 2008; Maxwell *et al.*, 2009; Pittman y Brown, 2011), mamíferos (Torres *et al.*, 2003; Redfern *et al.*, 2006; Panigada *et al.*, 2008; Embling *et al.*, 2010), aves (Louzao *et al.*, 2006 y 2009), y flora marina (Valle *et al.*, 2011). Otro tema común en estos estudios es la evaluación del potencial de distribución de las especies, la preferencia de hábitat y la importancia de las variables ambientales que influyen dicha distribución o la abundancia de organismos. Estos trabajos se han enfocado principalmente en mamíferos (Ferguson *et al.*, 2006; Kaschner *et al.*, 2006; Gómez de Segura *et al.*, 2007; Friedlaender *et al.*, 2011), invertebrados (Lima *et al.*, 2007; Galparsoro *et al.*, 2009; Hermosilla *et al.*, 2011), peces (Wiley *et al.*, 2003) y aves (Skov *et al.*, 2007). Otros MDE han evaluado el desempeño de las técnicas de modelación y han utilizado especies de mamíferos (Torres *et al.*, 2008) y organismos bentónicos (Reiss *et al.*, 2011).

Sobre comunidades coralinas, todos los estudios de los que se tiene conocimiento se han desarrollado en arrecifes de aguas profundas y los corales que ahí habitan. Leverette y Metaxas (2005) utilizaron el software ENFA (Ecological Niche Factor Analysis) para determinar hábitats favorables para el desarrollo de los corales de agua profunda *Paragorgia arborea* y *Primnoa resedaeformis* en la costa oeste de Canadá, utilizando registros conocidos de las especies y variables oceanográficas como temperatura, concentración de clorofila a y velocidad de las corrientes de fondo. Los autores encuentran requerimientos ambientales distintos para cada especie; *P. arborea* se encontró en sitios con pendiente pronunciada y sustrato

rocoso mientras que *P. resedaeformis* se encontró en áreas con corrientes rápidas, sustrato rocoso y temperatura dentro del rango de los 5 y 10 °C.

Bryan y Metaxas (2007) realizaron modelos de idoneidad de hábitat para 13 especies de octocorales de aguas profundas de las familias Paragorgiidae y Primnoidae en los márgenes continentales del Pacífico y Atlántico en Norteamérica utilizando ENFA, con la finalidad de encontrar todas las áreas con las condiciones ambientales idóneas para estos organismos, para lo cual relacionaron los factores físicos del ambiente y registros de ocurrencias de las especies estudiadas. Ellos encontraron que aunque la combinación de factores que mejor explican los modelos del Pacífico y el Atlántico no es la misma, los sitios de ocurrencia de los octocorales siempre se encontraron en zonas con alta complejidad topográfica.

Por su parte Tittensor y colaboradores (2009) combinaron el uso de modelos de Máxima Entropía (MaxEnt) y ENFA para elaborar mapas de los posibles hábitats adecuados para la existencia de arrecifes de aguas frías, los cuales han sido afectados por la pesca de fondo, perforación de pozos petroleros y acidificación del océano. Utilizaron datos georeferenciados de estos ecosistemas y registros de batimetría para la ubicación de las montañas submarinas, y entre las variables ambientales utilizadas se encuentran alcalinidad, oxígeno disuelto, productividad primaria y temperatura. Sus resultados mostraron una mayor disponibilidad de hábitat en el Atlántico norte y entre los 20° y 50° S, a profundidades menores de los 1,500 metros. Al comparar ambos modelos, ellos determinan que MaxEnt proporcionó una mejor clasificación de los datos de presencia coralina debido a que es capaz de realizar ajustes más complejos de las variables ambientales.

Davies y colaboradores (2008) estudiaron la tolerancia ambiental del coral de aguas frías *Lophelia pertusa* utilizando ENFA y relacionando variables como velocidad de corrientes, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. Ellos encuentran la mayoría

de los registros de *L. pertusa* en sitios con valores de temperatura entre los 6.2 y 6.7 °C, niveles de oxígeno de 6.0 y 6.2 ml/l, y bajas concentraciones de nutrientes. Sobre esta especie, Howell *et al.* (2011) modelaron su distribución potencial en bancos localizados en Islandia, utilizando técnicas de máxima entropía y asociando los registros de ocurrencia de la especie con la batimetría, rugosidad e inclinación de la pendiente. Ellos encuentran que el sustrato es la variable más importante definiendo su distribución.

En relación al uso de MDE dirigido a la evaluación del impacto del cambio climático sobre organismos marinos, el único antecedente del que se tiene conocimiento es el realizado por Cheung *et al.* (2009), quienes evaluaron la modificación de la distribución de especies de peces e invertebrados en respuesta al cambio climático combinando registros georeferenciados de las especies con variables ambientales incluyendo temperatura superficial y de fondo, batimetría salinidad, y cobertura de hielo. Los autores encuentran numerosas extinciones locales en la región, subpolar y tropical, además de invasión o desplazamiento de especies en las regiones de Ártico.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Evaluar el cambio potencial en la distribución geográfica de los corales arrecifales del Pacífico Oriental Tropical y Atlántico Noroccidental Tropical, como consecuencia del cambio climático global.

3.2. Objetivos específicos

- Modelar la distribución actual de 40 especies de coral en la región de estudio.
- Elaborar un escenario de incremento lineal en la temperatura superficial del mar analizando la tendencia de cambio en la temperatura durante el periodo 1984-2010 en el área de estudio y estimar la temperatura esperada para 2030 y 2050.
- Evaluar los posibles cambios en la distribución de las especies de coral bajo dos escenarios de incremento en la temperatura superficial del mar: el escenario lineal antes desarrollado y el escenario IS92a del Centro Hadley para la Predicción e Investigación del Clima.
- Denotar qué especies serán más susceptibles al cambio climático global, con base en el grado de modificación de su distribución geográfica.

4. ÁREA DE ESTUDIO

En el continente Americano se encuentran tres regiones arrecifales principales: Brasil, el Gran Caribe y el Pacífico este (Cortés, 2003). El presente trabajo se enfoca en la región del Gran Caribe que incluye el Mar Caribe, Golfo de México y las Bermudas (Salazar-Vallejo, 2000), y la región del Pacífico Oriental Tropical (POT) que abarca desde el Golfo de California (al norte de México), hasta Ecuador (Figura 2).

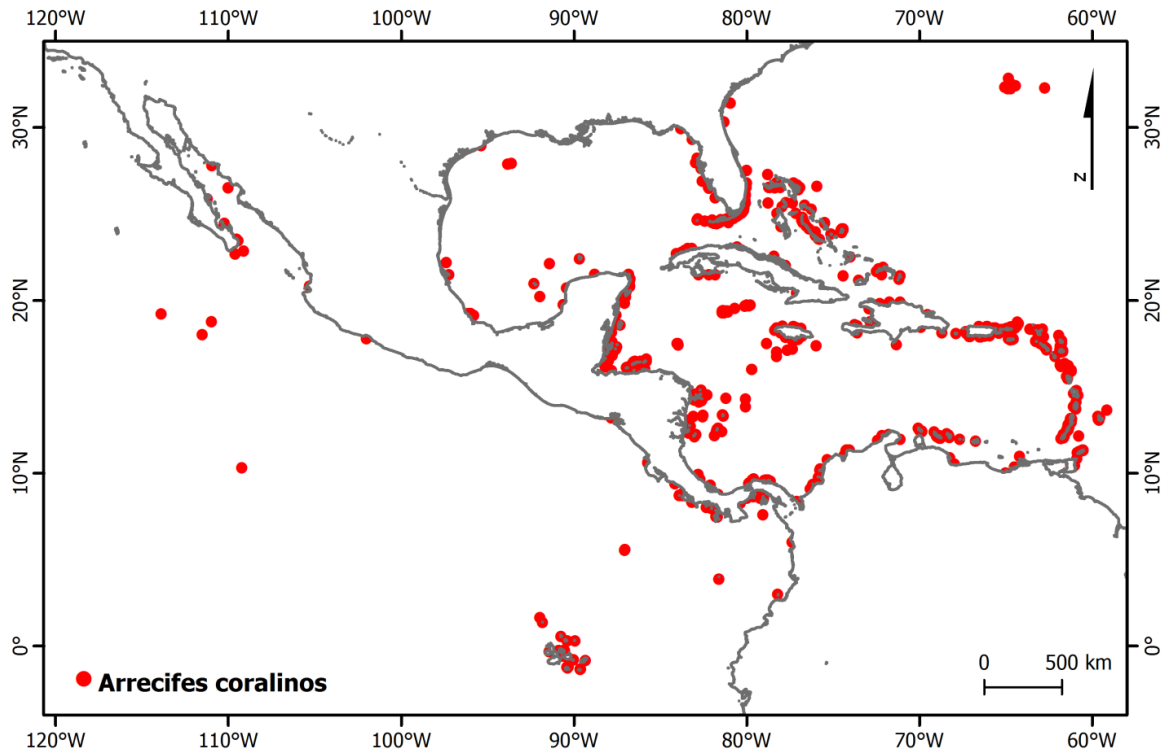


Figura 2. Distribución de los arrecifes coralinos en las regiones del Pacífico oriental y Atlántico occidental incluidas en el área de estudio (georeferenciación de los arrecifes tomada de ReefBase.org).

Los arrecifes que se encuentran en el POT se caracterizan por contar con una baja riqueza de especies de coral ($S= 39$; IUCN), por ser pequeños y de distribución discontinua (Cortés, 1997). Están conformados por pocas especies de coral, principalmente de los géneros *Pocillopora*, *Porites* y *Pavona* (Cortés, 2003) y están expuestos a condiciones extremas de temperatura, salinidad y nutrientes, ya que se encuentran bajo la influencia de corrientes frías y surgencias locales que traen aguas frías y ricas en nutrientes del fondo. Otro fenómeno natural importante que ocurre en la zona es la Oscilación Sureña de el Niño que propicia el calentamiento del agua superficial en años específicos y que está ligado con eventos de blanqueamiento y mortandades masivas de los corales de esta región (Glynn y D' Cruz, 1999; Spalding *et al.*, 2001). El POT en general presenta una termoclina permanente muy somera que permite la intrusión de agua fría en las zonas de desarrollo arrecifal, por lo que se considera que se trata de un área donde las condiciones ambientales para su desarrollo son marginales (Dana, 1975; Cortés, 1997). Otra característica importante del POT es la escasa superficie de la plataforma continental que alcanza los 236,600 km² aproximadamente (Hendrickx, 1995), lo cual limita la distribución y desarrollo arrecifal al disminuir el sustrato colonizable (Reyes-Bonilla, 2003).

De acuerdo con los datos oceanográficos del World Ocean Atlas (WOA 09) de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de los Estados Unidos (NOAA por sus siglas en inglés), en el Pacífico las temperaturas promedio anuales más elevadas se registran en la parte central (29 °C) y disminuyen con el incremento en la latitud registrándose las temperaturas más frías (15°C) al norte de la región en los 33°N. La salinidad varía entre 35.33 y 30.97 UPS y presenta valores más bajos en comparación con el Atlántico Noroccidental Tropical (ANT). Las concentraciones de nutrientes varían entre los 15.72 y 1.22 $\mu\text{mol/l}$ de silicatos, 1.17 y 0.2 $\mu\text{mol/l}$ de fosfatos y 10.42 y 0.02 $\mu\text{mol/l}$ de nitratos. Los valores de pH y Ω_{arag} son más bajos en comparación con los registrados en el ANT (Figura 3).

En la cuenca del Atlántico, el mayor desarrollo arrecifal se encuentra en el Mar Caribe, mientras que en el Golfo de México y las Bermudas, la distribución coralina está restringida a áreas más pequeñas y el desarrollo arrecifal es menor (Spalding *et al.*, 2001; Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003). La mayoría de los arrecifes del Atlántico se desarrollan en profundidades aproximadas a los 35 metros, aunque pueden alcanzar los 95 metros (Cortés, 2003) y cuentan con una alta riqueza coralina ($S=63$; IUCN). La plataforma continental del Caribe alcanza los 440,000 km² y la del Golfo de México ha sido estimada en 640,000 km² (Hendrickx, 1995), ambos valores muy superiores a los estimados para el POT. La mayoría de los arrecifes del Atlántico se ven afectados por tormentas tropicales y huracanes que afectan tanto la estructura como la función de estos ecosistemas (Gardner *et al.*, 2005), que además han sido impactados por perturbaciones biológicas como la mortandad masiva del erizo *Diadema antillarum* (1983-1984) (Miller *et al.*, 2003) y de los corales *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis* a causa de la enfermedad conocida como banda blanca (Aronson y Precht, 2001).

En la región del Atlántico la temperatura promedio anual fluctúa entre los 28 °C y 22 °C, encontrando los valores más altos en el centro del Mar Caribe y los más bajos al norte en la península de Florida. La salinidad varía entre los 36.76 y 32.88 UPS y es más elevada que en la región del POT. Este patrón es similar para la concentración de Ω_{arag} y pH; en cambio, las concentraciones de silicatos (entre 4.67 y 0.34 $\mu\text{mol/l}$), fosfatos (entre 0.43 y 0.007 $\mu\text{mol/l}$) y nitratos (entre 4.78 y 0.02 $\mu\text{mol/l}$), son menores que las registradas en el POT (Figura 3).

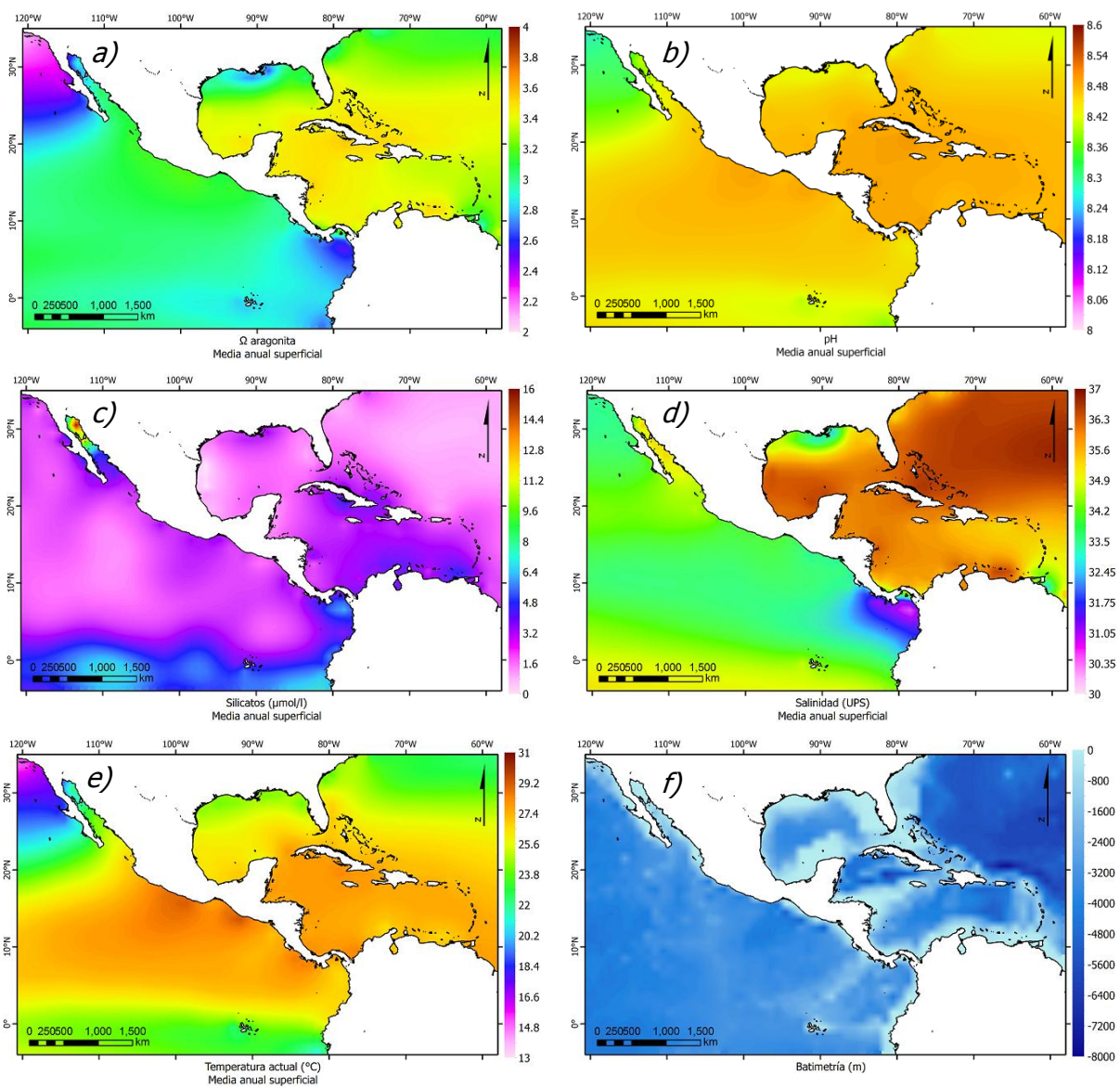


Figura 3. Descripción de seis de las 15 variables oceanográficas utilizadas para caracterizar el área de estudio: *a)* Ω_{arag} , *b)* pH, *c)* concentración de silicatos, *d)* salinidad, *e)* temperatura y *f)* batimetría.

5. METODOLOGÍA

El procedimiento genérico para construir un modelo de distribución de especies consta de una serie de pasos: *a)* la selección de las especies de interés y la obtención de sus registros de ocurrencia georeferenciados, *b)* definir y procesar el conjunto de variables ambientales que serán utilizadas para definir el nicho de la especie, *c)* elaborar los modelos de distribución potencial (actual y futura en este caso) con el procedimiento seleccionado (modelos estadísticos o de inteligencia artificial), y por último *d)* la evaluación y *e)* análisis de los modelos. A continuación se presenta una descripción detallada de cada uno de estos pasos, aquellos descritos a partir de la sección 5.4. fueron realizados dividiendo el área de estudio en dos regiones: la del POT y el ANT.

5.1. Registros de ocurrencia de las especies

Se realizó una revisión bibliográfica para obtener un listado de las especies coralinas que se encuentran en la zona de estudio (Beltran-Torres y Carricart-Ganivet, 1999; Miloslavicht *et al.*, 2010; Reyes-Bonilla *et al.*, 2010). Las especies objetivo fueron seleccionadas en función de su contribución en la construcción arrecifal como *Montastraea cavernosa* y *Pocillopora damicornis* o al ser especies con distribución restringida como *Porites sverdrupi* (Tabla II).

La información sobre la distribución de las especies seleccionadas se obtuvo de la Lista Roja para especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) (<http://www.iucnredlist.org/technical-documents/spatial-data#corals>). En un sistema de información geográfica (SIG), los polígonos de distribución de las especies fueron convertidos a formato raster con una resolución de 1° latitud por 1° de longitud y posteriormente la información fue extraída en forma de tabla con

los pares de coordenadas correspondientes a los puntos de ocurrencia de la especie.

Tabla II. Especies seleccionadas para la generación de los modelos de distribución.

Pacífico	Atlántico
<i>Fungia distorta</i> Michelin, 1842	<i>Acropora cervicornis</i> (Lamarck, 1816)
<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana, 1846)	<i>Agaricia agaricites</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Leptoseris papyracea</i> (Dana, 1846)	<i>Agaricia tenuifolia</i> Dana, 1848
<i>Pavona chiriquiensis</i> Glyn, Mate & Stemann, 2001	<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)
<i>Pavona clavus</i> (Dana, 1846)	<i>Dendrogyra cylindrus</i> Ehrenberg, 1834
<i>Pavona duerdeni</i> Vaughan, 1907	<i>Dichocoenia stokesii</i> Milne Edwards y Haime, 1848
<i>Pavona gigantea</i> Verrill, 1896	<i>Diploria strigosa</i> (Dana, 1848)
<i>Pavona varians</i> Verrill, 1864	<i>Helioseris cucullata</i> (Ellis y Solander, 1786)
<i>Pavona xarifae</i> Scheer y Pillai, 1974	<i>Isophyllastrea rigida</i> (Dana, 1848)
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)
<i>Pocillopora effusus</i> Veron, 2000	<i>Montastraea annularis</i> (Ellis y Solander, 1786)
<i>Pocillopora inflata</i> Glynn, 1999	<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1766)
<i>Pocillopora meandrina</i> Dana, 1846	<i>Montastraea faveolata</i> (Ellis y Solander, 1786)
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis y Solander, 1786)	<i>Montastraea franksi</i> (Gregory, 1895)
<i>Porites lobata</i> Dana, 1846	<i>Mussa angulosa</i> (Pallas, 1766)
<i>Porites panamensis</i> Verrill, 1866	<i>Mycetophyllia aliciae</i> Wells, 1973
<i>Porites sverdrupi</i> Durham, 1947	<i>Oculina valenciennesi</i> Milne Edwards y Haime, 1850
<i>Psammocora stellata</i> Verrill, 1868	<i>Porites astreoides</i> Lamarck, 1816
<i>Psammocora superficialis</i> Gardiner, 1898	<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis y Solander, 1786)
<i>Siderastrea glynni</i> Budd y Guzmán, 1994	<i>Stephanocoenia intersepta</i> Milne Edwards y Haime, 1848

5.2. Variables ambientales

Las variables ambientales o variables predictoras utilizadas para caracterizar el ambiente fueron aquellas consideradas como importantes en la determinación de la distribución de los corales arrecifales (Kleypas *et al.*, 1999; Sheppard *et al.*, 2009), además de otras con relevancia oceanográfica (Tabla III).

Tabla III. Variables utilizadas en la caracterización oceanográfica.

Variable	Unidades	Fuente
Temperatura promedio	°C	WOA 09
Temperatura máxima	°C	WOA 09
Temperatura mínima	°C	WOA 09
Salinidad	UPS	WOA 09
Silicatos	µmol/l	WOA 09
Fosfatos	µmol/l	WOA 09
Nitratos	µmol/l	WOA 09
Oxígeno disuelto	ml/l	WOA 09
Radiación fotosintéticamente activa	Einstein/m ² /día	Giovanni- NASA
Concentración de clorofila a	mg/m ³	Giovanni- NASA
Atenuación de la luz (490nm)	1/m	Giovanni- NASA
Alcalinidad	µmol/kg	Lee <i>et al.</i> , 2006
Batimetría	m	GEBCO
pH		CO2SYS
Ω aragonita		CO2SYS

La información sobre estas variables fue obtenida de diferentes fuentes como el World Ocean Atlas 2009 (WOA 09; <http://www.nodc.noaa.gov/OC5/SELECT/woaselect/woaselect.html>) y el sistema de datos ambientales de percepción remota en línea GIOVANNI (http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/daacbin/G3/gui.cgi?instance_id=ocean_month; Acker y Leptoukh, 2007) de la Administración Nacional de Aeronáutica y del Espacio de los Estados Unidos (NASA por sus siglas en inglés). La alcalinidad total fue calculada empleando las ecuaciones descritas por

Lee y *et al.*, (2006) para las regiones tropicales (ecuación 1) y para la zona de surgencias del Pacífico (ecuación 2). El pH y Ω_{arag} fueron calculados con el programa CO2SyS utilizando los datos de salinidad, temperatura, silicatos y fosfatos obtenidos del WOA09, además de la alcalinidad calculada y la concentración de CO₂ atmosférico (391 ppmv) obtenida de la institución oceanográfica Scripps de La Jolla, California.

$$2305 + 58.66 (\text{SSS}-35) + 2.32 (\text{SSS}-35)^2 - 1.41 (\text{SST}-20) + 0.040 (\text{SST}-20)^2 \quad (1)$$

$$2294 + 64.88 (\text{SSS}-35) + 0.39 (\text{SSS}-35)^2 - 4.52 (\text{SST}-29) - 0.232 (\text{SST}-29)^2 \quad (2)$$

Dónde:

SSS= salinidad del agua en superficie

SST= temperatura del agua en superficie

En un SIG todas las variables fueron interpoladas por el método IDW (Inverse Distance Weighting) a una resolución de 1° latitud por 1° de longitud y extraídas en formato raster (ASCII) con la proyección geográfica WGS84, los mismos límites geográficos delimitados por el área de estudio y el mismo tamaño de píxel (1° lat-long).

5.3. Escenarios y horizontes

Para la generación de los modelos de predicción de cambio en la distribución se consideraron dos escenarios de elevación en la temperatura: uno lineal (calculado para este trabajo) y uno intermedio que involucra los datos del modelo HadCM3 del

Centro Hadley para la Predicción e Investigación del Clima. Lo anterior con la finalidad de apreciar el comportamiento de los modelos si las tendencias de incremento en la temperatura registradas en los últimos 25 años se mantienen en el futuro (escenario lineal), y en el caso de que las concentraciones de gases con efecto invernadero derivado del uso de combustibles fósiles incrementen gradualmente. De ambos escenarios se tomaron dos horizontes de predicción a futuro: 2030 y 2050.

Para la construcción del escenario lineal se utilizaron los datos del Optimum Interpolation Sea Surface Temperature (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded/data.ncep.oisst.v2.html>) obtenidos de la NOAA. Para cada píxel de 1° lat-long se analizaron datos mensuales de temperatura entre enero de 1984 y junio de 2010 y se realizaron cálculos de regresión lineal ($y = \text{temperatura}$, $x = \text{año}$), donde el valor de la pendiente fue tomado como la tasa de elevación mensual. A partir del valor de la pendiente y la ordenada al origen se calcularon los valores de temperatura esperados para los años 2030 y 2050 para cada píxel.

Por otra parte, el escenario IS92a considera un crecimiento económico del 2.02 % en el PNB/habitante para el año 2100, suministros de energía (petróleo y gas) 25,000 exajulios y un incremento en la población de 1.41 y 9.89 miles de millones en los países desarrollados y el resto de los países en el mundo respectivamente (IPCC, 1997). Este escenario ha sido ampliamente utilizado como un escenario estándar para predecir el impacto del cambio climático (e.g. Vellinga y Wood, 2008; Kawaguchi *et al.*, 2011). Se encuentra disponible con una resolución espacial de 2.5 x 3.75 grados por lo que tuvo que ser recalculado. Para la construcción de las capas digitales correspondientes se obtuvieron los datos del modelo que comprenden de enero de 1950 a diciembre de 2010. Para calcular las temperaturas esperadas a los años 2030 y 2050 se utilizaron regresiones aplicando ecuaciones polinomiales de

segundo orden, donde las constantes calculadas se emplearon para predecir la tendencia en cada píxel.

Cada escenario fue complementado calculando las temperaturas máximas y mínimas esperadas en sus respectivos horizontes, para lo cual a las capas de temperatura máxima y mínima actuales obtenidas del WOA09 se les sumó o restó según el caso dependiendo de la tendencia de la temperatura a disminuir o aumentar, la tasa de cambio calculada entre la temperatura promedio actual y la temperatura promedio calculada a 2030 y 2050 en cada píxel.

5.4. Modelación de la distribución potencial

Para la elaboración de los modelos de distribución potencial actual y futura se utilizó el software MaxEnt versión 3.3.3k (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Se trata de un algoritmo determinístico diseñado para realizar predicciones o inferencias sobre la distribución de las especies utilizando únicamente datos de presencia.

El objetivo de MaxEnt es estimar la probabilidad de la distribución de la especie de interés basado en el principio de la máxima entropía (i.e. cercana a la uniforme). La *máxima entropía* fue descrita por Shannon (1948) como “una medida de la cantidad de opciones que están involucradas en la elección de un evento”. En el caso que nos concierne, el concepto se aplica considerando que la ocurrencia de la especie en cada píxel dentro del área de estudio es inicialmente equiprobable, y basado en una serie de muestras (puntos de ocurrencia de la especie) y un grupo de características (variables ambientales), el algoritmo de MaxEnt estima el nicho de la especie de interés y busca por lo tanto la distribución con la máxima entropía pero sujeto a las limitaciones impuestas por las variables ambientales (Phillips *et al.*, 2006).

De esta manera, un píxel que tenga condiciones ambientales similares a las proporcionadas en los registros de ocurrencia utilizados para generar el modelo será asignado con un valor de probabilidad alto; por el contrario, a un píxel con las condiciones disímiles le será asignado un valor de probabilidad bajo.

5.5. Construcción del modelo

Para la generación de los modelos de distribución actual, se corrió el algoritmo utilizando los datos de presencia de las especies y las variables ambientales en su condición actual. Los parámetros especificados en el programa fueron los establecidos por default.

Para las proyecciones a futuro se utilizaron dos grupos de variables, uno que contenía las variables ambientales en su condición actual y un segundo grupo donde las capas correspondientes a temperatura promedio, temperatura mínima y temperatura máxima fueron sustituidas por los valores calculados para los horizontes 2030 y 2050 en cada escenario (lineal e IS92a). El resto de las variables ambientales se mantuvo en su condición 'actual' debido al conocimiento limitado sobre el comportamiento de las mismas en el futuro.

El formato de salida utilizado fue el formato logístico, el cual asigna a cada píxel un valor de probabilidad de ocurrencia de la especie que va de cero a uno, asignando cero a los píxeles donde las condiciones no son favorables para la ocurrencia de la especie y uno a aquellos que presentan las mejores condiciones de idoneidad (Phillips y Dudík, 2008). El formato de salida logístico asume que los puntos típicos de presencia de la especie tienen un valor de al menos 0.5, por lo que para este estudio los píxeles con valores de 0.5 a 1 fueron tomados como puntos de presencia de la especie (Detalles en MaxEnt tutorial: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>).

En los MDE es importante reconocer qué variables están contribuyendo de manera importante en el resultado del modelo, para ello, el algoritmo de MaxEnt mide la contribución relativa de cada una de las variables durante el entrenamiento (calibración) del modelo en términos de 'ganancia', esto es, al momento del desarrollo del modelo el algoritmo de MaxEnt identifica que variables contribuyen en mayor medida para discernir de manera correcta entre las zonas idóneas y las inadecuadas (Felicísimo *et al.*, 2010). El resultado es presentado en forma de porcentajes de contribución (Detalles en MaxEnt tutorial: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>). Finalmente, se promedió el porcentaje de contribución de cada variable individual para todas las especies separando a aquellas del Pacífico de las del Atlántico y se calculó el error estándar de cada promedio utilizando la ecuación 3.

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}} \quad (3)$$

5.6. Evaluación del modelo

Todos los modelos fueron incorporados a un SIG para facilitar su interpretación.

Un método comúnmente utilizado en la evaluación de los modelos es dividir aleatoriamente los puntos de ocurrencia en dos grupos: el primero con los puntos de 'entrenamiento' para su creación y el segundo con los puntos de 'prueba' para evaluar su desempeño (Fielding y Bell, 1997). El software MaxEnt tiene integrada la opción para seleccionar el porcentaje de puntos de prueba que se desea utilizar para la evaluación. En este caso se utilizó el 25% de los puntos de ocurrencia como puntos de prueba como se recomienda en los casos en los que se tienen más de diez variables predictoras (Franklin 2010; Figura 4).

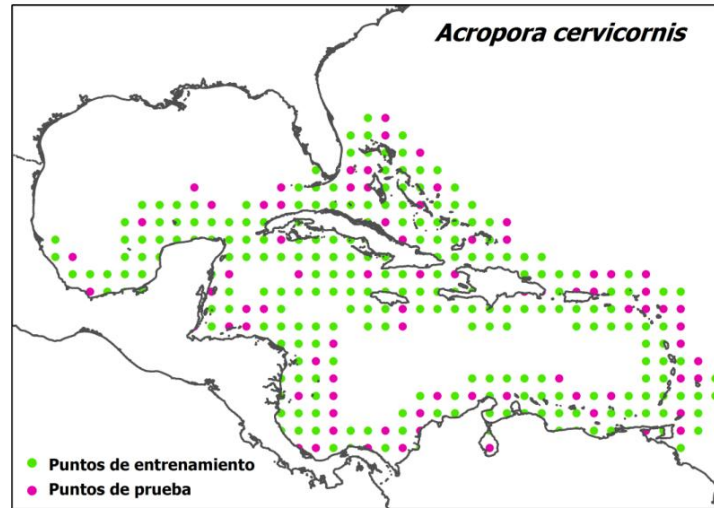


Figura 4. Ejemplo de partición aleatoria del total de registros de ocurrencia en puntos de entrenamiento y prueba realizada por MaxEnt para la evaluación del modelo de *Acropora cervicornis*.

Para medir el desempeño se utilizaron los valores de área bajo la curva (AUC) ROC tanto para los datos de entrenamiento como para los datos de prueba (Figura 5). La curva ROC se obtiene graficando la sensibilidad o verdaderos positivos (ausencia de error de omisión) que es la medida de la capacidad del modelo para identificar correctamente los sitios de presencia de las especies, versus la especificidad o verdaderos negativos (ausencia de error de comisión), es decir, la capacidad del modelo de identificar acertadamente la ausencia de la especie (Phillips *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2011). Lo anterior es fácilmente observable en una matriz de confusión que grafica los valores reales conocidos contra el resultado predicho por el modelo (Figura 6). Un modelo con un excelente poder predictivo tiene un valor de AUC superior a 0.9, un buen modelo tiene un AUC entre 0.7 y 0.9 y uno con valores por debajo de 0.7 se considera como un desempeño pobre (Swets, 1988).

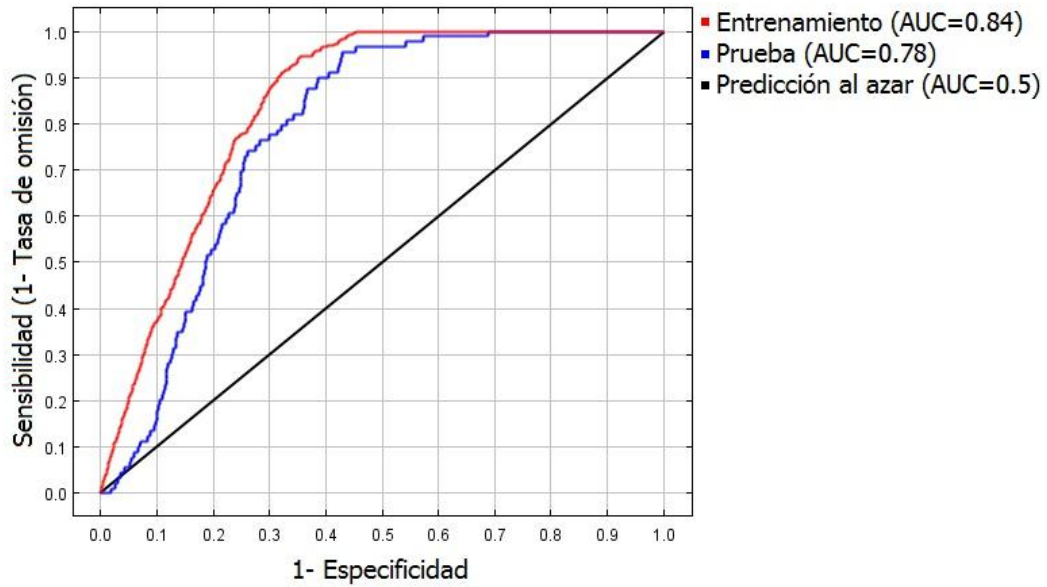


Figura 5. Curva ROC y valores de AUC para los puntos de entrenamiento y prueba de *Acropora cervicornis*. La línea roja representa en ajuste del modelo a los puntos de entrenamiento y es la medida del poder predictivo del modelo; la línea azul representa el ajuste del modelo a los puntos de prueba.

VALORES REALES

		Presente	Ausente
		Presente	Falsos positivos (error de comisión)
VALORES PREDICHOS	Ausente	Falsos negativos (error de omisión)	Verdaderos negativos

Figura 6. Matriz de confusión utilizada como indicador de las posibles combinaciones entre los valores predichos por el modelo y los valores reales conocidos.

5.7. Análisis de vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático

Se realizaron mapas de riqueza de especies para los modelos de distribución potencial actual y futura donde las probabilidades arrojadas por el modelo se convirtieron en capas raster con una distribución binaria (probabilidad ≥ 0.5 = presente, <0.5 = ausente). Los mapas se obtuvieron a partir de la sumatoria de las dichas capas separando a las especies del Pacífico de las del Atlántico. Lo anterior con la finalidad de evaluar la pérdida de especies en la región de estudio.

Para estimar la vulnerabilidad de las especies se calculó la diferencia entre el número de píxeles ocupados en la distribución actual y futura en cada escenario. Para esto se tomaron en cuenta únicamente los píxeles con valores de 0.5 o mayores. Una mayor diferencia fue definida como una mayor vulnerabilidad.

Por último y para una mejor visualización de los resultados, se elaboraron mapas donde se representó el cambio en la idoneidad de cada píxel en los diferentes escenarios y horizontes para cada especie, esto es, indicando los píxeles donde se encontraba la especie en la actualidad y que siguen estando ocupados por ella en el futuro (área conservada), aquellos donde no se encontró en la actualidad pero si en el futuro (área ganada) y aquellos donde la especie se encontraba en la actualidad y no en el futuro (área perdida).

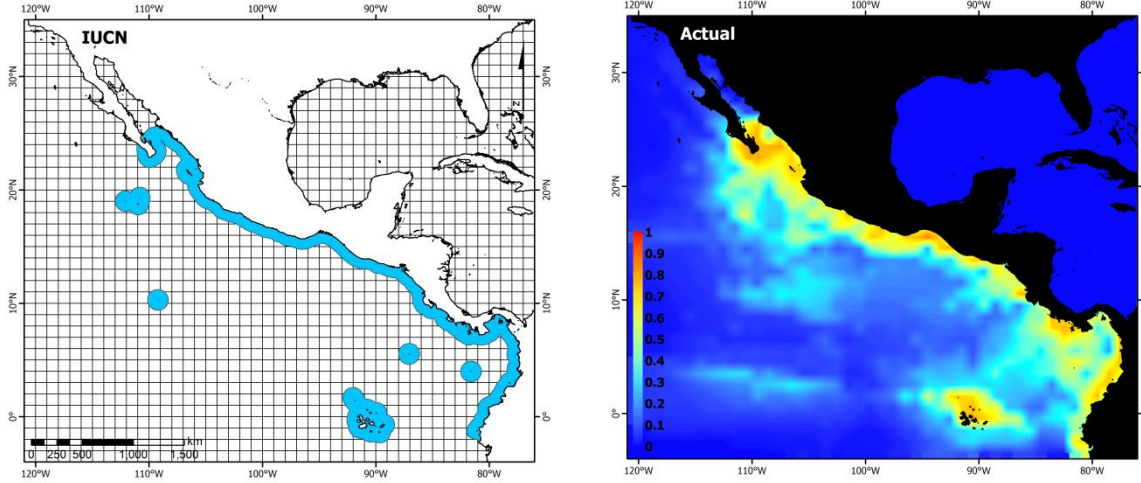
6. RESULTADOS

6.1. Distribución potencial actual

La distribución potencial actual predicha para las especies del Pacífico y Atlántico mostró una gran congruencia con la distribución real de las especies propuesta por la IUCN (Figuras 7 y 8; ANEXO I), lo cual puede ser corroborado con los valores de AUC (Tabla IV). A su vez, el software identificó 'nuevas zonas' con altas probabilidades de presencia de las especies, como es el caso de *Pavona clavus* en el Pacífico; donde estas nuevas zonas se localizan desde la porción sur de la península de Baja California (23°03' N 109° 39' O) hasta el archipiélago de Revillagigedo (18°47' N 110° 58' O) y de la costa de Panamá, Colombia y Ecuador hacia isla del Coco (5°31' N 87°03' O) e isla Malpelo (3°59' N 81°35' O; Figura 9). Por otro lado, a pesar de contar con registros de presencia de corales, en el modelo, la Isla Clipperton (10°18' N 18 109° 13' O) fue identificada con condiciones no óptimas para el desarrollo coralino.

Para las especies del Atlántico, las zonas potencialmente adecuadas para la presencia de corales se encontraron principalmente en la porción este del Mar Caribe y en el Golfo de México hacia el norte de la Península de Florida como ocurrió en el caso de *Colpophyllia natans*. En este caso, los sitios que cuentan con registros de presencia coralina y que no fueron identificadas por el algoritmo con las condiciones ambientales óptimas para su desarrollo fueron Bermuda (32°19' N 93°46' O) y Flower Garden Banks (27°52' N 93°46' O) en el Golfo de México. El ejemplo de *Colpophyllia natans* representa la tendencia general del resto de las especies (Figura 10).

a) *Pocillopora damicornis*



b) *Porites sverdrupi*

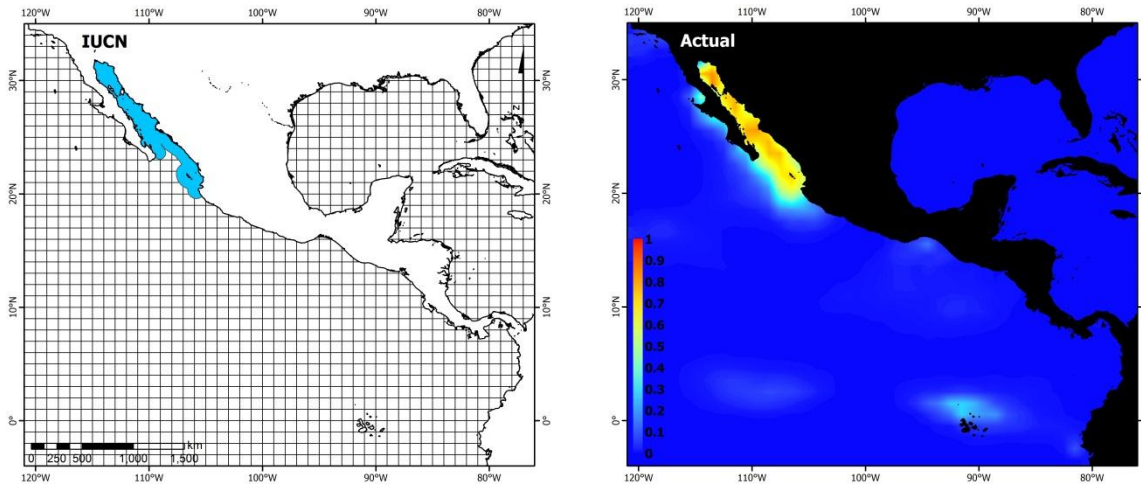
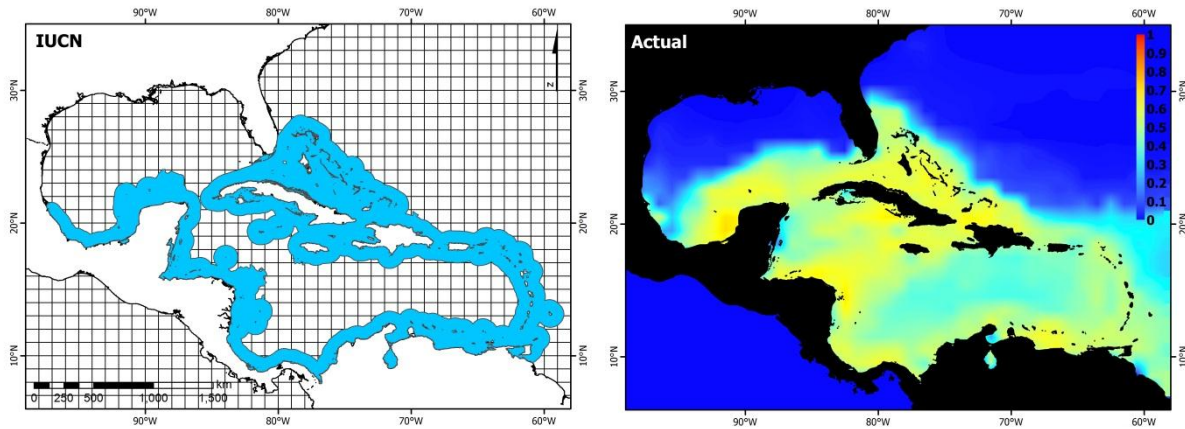


Figura 7. Comparación entre la distribución real de la especie de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para a) *Pocillopora damicornis* y b) *Porites sverdrupi*.

a) *Acropora cervicornis*



b) *Oculina valenciennesi*

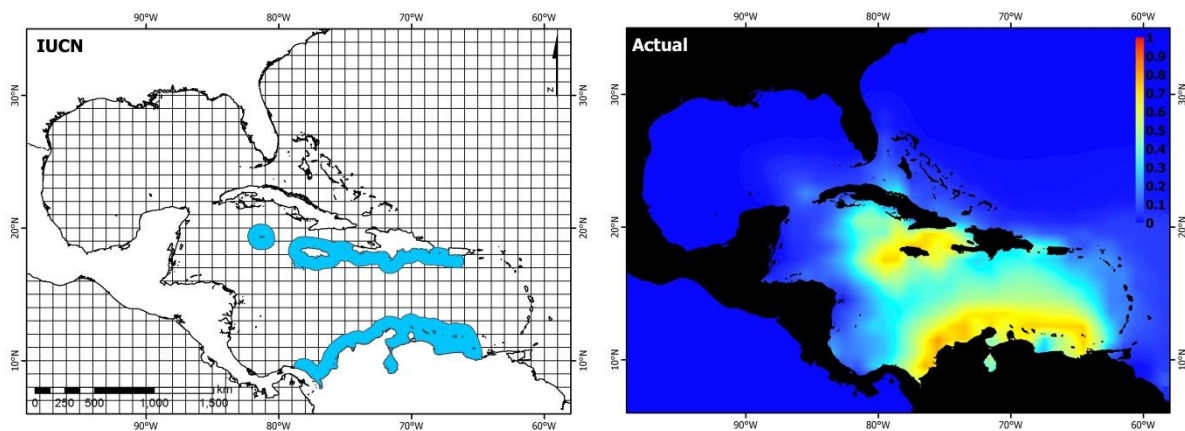


Figura 8. Comparación entre la distribución real de la especie de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para a) *Acropora cervicornis* y b) *Oculina valenciennesi*.

Tabla IV. Número de puntos utilizados para el entrenamiento y la evaluación de los modelos y sus respectivos valores de AUC.

Especies	Puntos de entrenamiento	AUC	Puntos de prueba	AUC
Pacífico				
<i>Fungia distorta</i>	67	0.95	22	0.91
<i>Gardineroseris planulata</i>	145	0.92	48	0.90
<i>Leptoseris papyracea</i>	89	0.96	29	0.91
<i>Pavona chiriquiensis</i>	45	0.97	15	0.97
<i>Pavona clavus</i>	145	0.93	48	0.88
<i>Pavona duerdeni</i>	116	0.94	38	0.89
<i>Pavona gigantea</i>	145	0.93	48	0.84
<i>Pavona varians</i>	160	0.91	53	0.88
<i>Pavona xarifae</i>	9	0.98	3	0.99
<i>Pocillopora damicornis</i>	145	0.92	48	0.89
<i>Pocillopora effusus</i>	63	0.97	21	0.95
<i>Pocillopora inflata</i>	61	0.96	20	0.94
<i>Pocillopora meandrina</i>	145	0.93	48	0.88
<i>Pocillopora verrucosa</i>	145	0.93	48	0.86
<i>Porites lobata</i>	145	0.93	48	0.86
<i>Porites panamensis</i>	160	0.91	53	0.85
<i>Porites sverdrupi</i>	33	0.98	10	0.98
<i>Psammocora stellata</i>	145	0.92	48	0.88
<i>Psammocora superficialis</i>	145	0.92	48	0.86
<i>Siderastrea glynni</i>	4	0.99	1	0.98
Atlántico				
<i>Acropora cervicornis</i>	267	0.84	89	0.78
<i>Agaricia agaricites</i>	279	0.82	93	0.77
<i>Agaricia tenuifolia</i>	146	0.91	48	0.85
<i>Colpophyllia natans</i>	283	0.82	94	0.77
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	255	0.84	84	0.79
<i>Dichocoenia stokesii</i>	291	0.81	96	0.76
<i>Diploria strigosa</i>	287	0.82	95	0.75
<i>Helioseris cucullata</i>	278	0.82	92	0.79
<i>Isophyllastre arigida</i>	266	0.84	88	0.77
<i>Madracis decactis</i>	273	0.82	91	0.77
<i>Montastraea annularis</i>	282	0.83	94	0.77
<i>Montastraea cavernosa</i>	295	0.81	98	0.76
<i>Montastraea faveolata</i>	280	0.82	93	0.77
<i>Montastraea franksi</i>	291	0.82	96	0.76
<i>Mussa angulosa</i>	264	0.84	88	0.77
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	260	0.84	86	0.78
<i>Oculina valenciennesi</i>	75	0.94	24	0.9
<i>Porites astreoides</i>	298	0.81	99	0.78
<i>Siderastrea siderea</i>	290	0.82	96	0.76
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	285	0.82	95	0.77

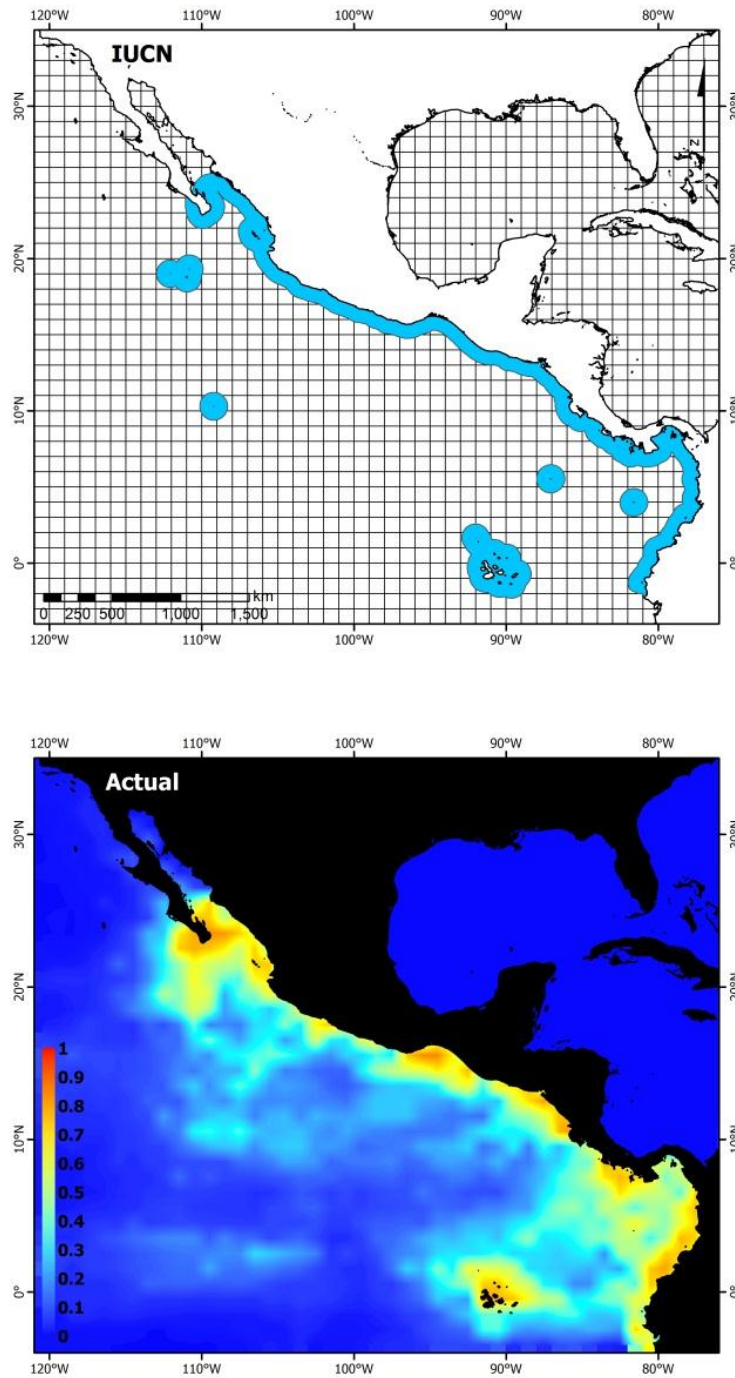


Figura 9. Comparación entre la distribución real de *Pavona clavus* de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para las condiciones actuales.

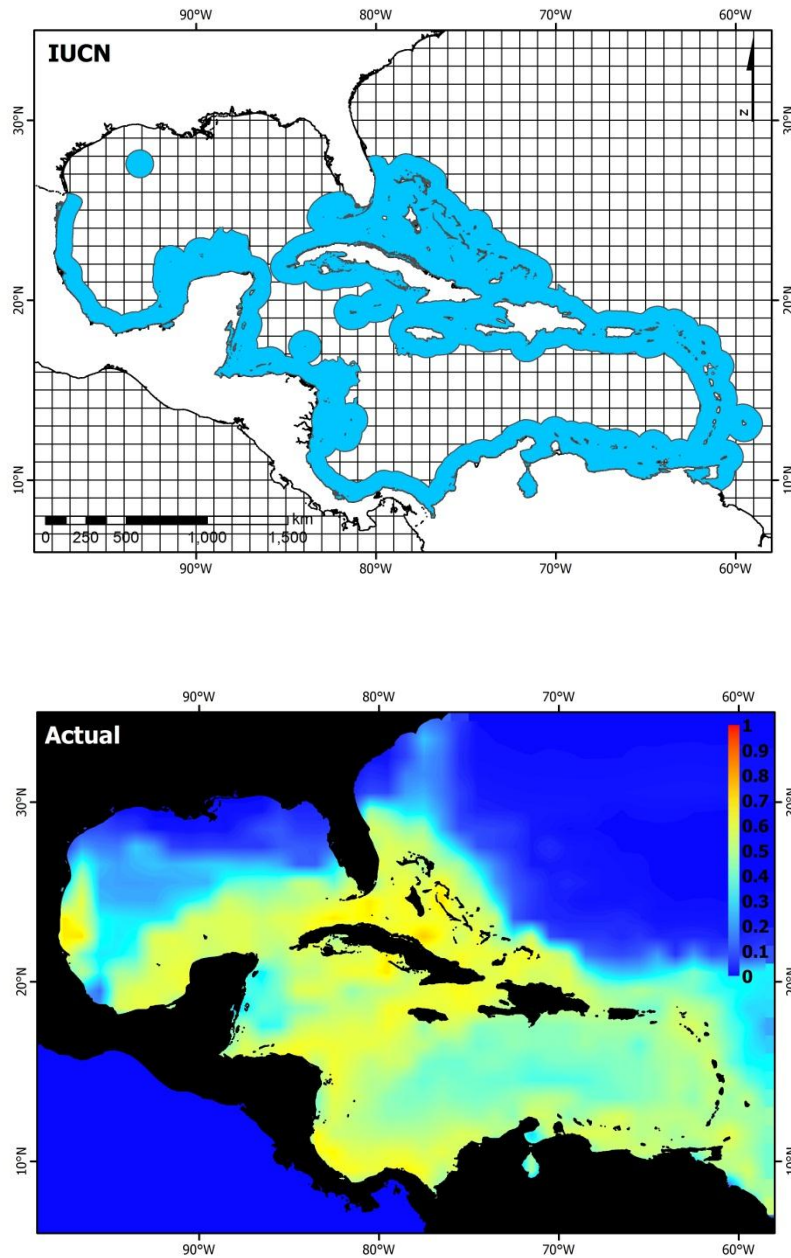


Figura 10. Comparación entre la distribución real de *Colpophyllia natans* de acuerdo con la IUCN y la distribución potencial predicha por MaxEnt para las condiciones actuales.

6.1.1. Evaluación de los modelos

Los modelos predictivos de la distribución potencial actual para las 40 especies tuvieron un buen ajuste tanto para los datos de entrenamiento como para los de prueba. Para medir el poder predictivo de cada modelo se consideran los valores de AUC para los puntos de entrenamiento (en este caso 75% del total de registros de ocurrencia); para las especies del Pacífico los valores de AUC de los puntos de entrenamiento van de 0.99 a 0.91 y para las del Atlántico de 0.94 a 0.81 (Tabla IV).

6.1.2. Importancia de las variables ambientales

Al evaluar la contribución individual de las variables ambientales sobre los modelos arrojada por MaxEnt separando a las especies del Pacífico de las del Atlántico, la alcalinidad fue la que apareció con mayor frecuencia como la más importante para las especies del Atlántico, mientras que para las especies del Pacífico lo fueron la Ω_{arag} seguida del pH (Figuras 11 y 12; ANEXO II). El análisis de contribución de las variables sugiere que la temperatura (promedio anual, máxima y mínima) no presentó una contribución particularmente relevante a la explicación de los modelos en ninguna de las regiones.

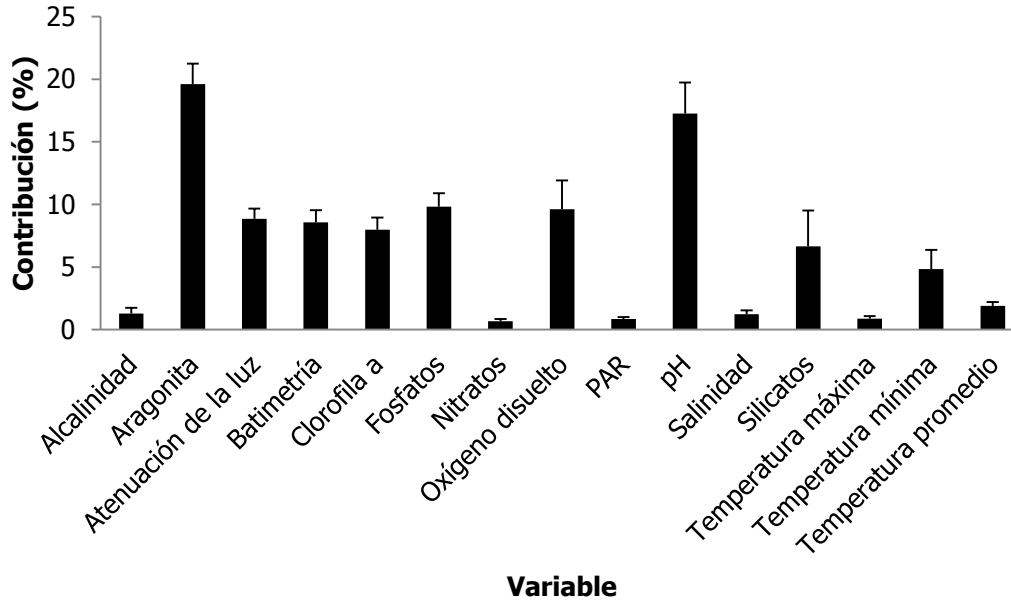


Figura 11. Porcentaje de contribución de las variables predictoras en los modelos de distribución potencial de las especies del Pacífico. Promedio y error estándar.

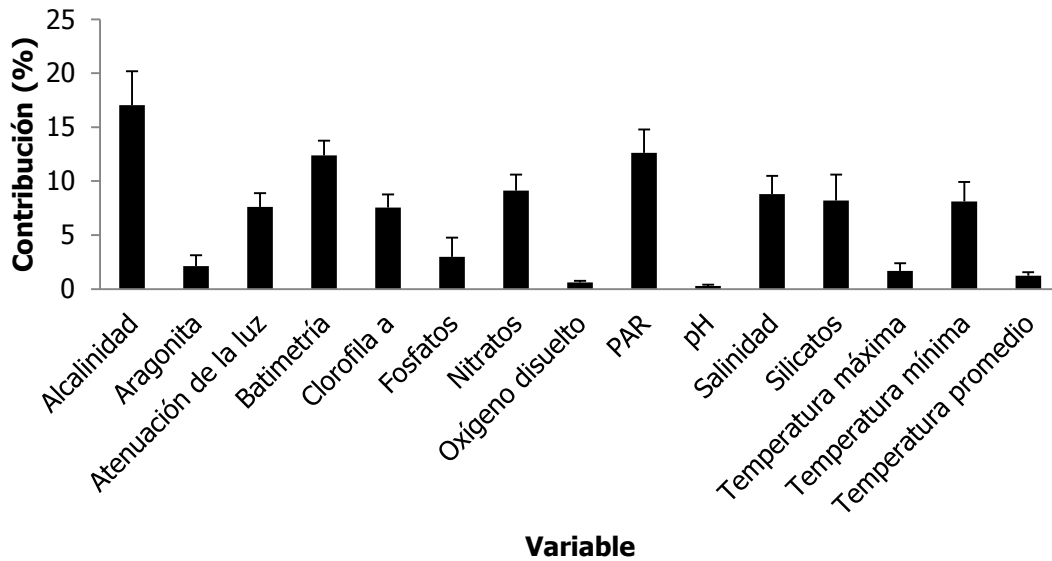


Figura 12. Porcentaje de contribución de las variables predictoras en los modelos de distribución potencial de las especies del Atlántico. Promedio y error estándar.

6.2. Escenarios de cambio climático

Los escenarios de cambio climático en el POT mostraron tendencias similares en las zonas que presentaron la mayor elevación de temperatura (Figura 13), estas zonas corresponden a la costa de los estados de Guerrero, Michoacán, Colima y Jalisco en la costa del Pacífico Mexicano, además de la zona litoral de Guatemala, El Salvador, Costa Rica y Panamá. Para el Atlántico, las zonas con la mayor elevación de temperatura se localizaron en los litorales de Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, las Antillas menores y la costa sur de República Dominicana y Haití, además de la parte central del Golfo de México.

El incremento en la temperatura media en la región del Pacífico fue mayor en el escenario lineal, elevándose 0.83 °C en el horizonte 2050, mientras que para en la región del Atlántico la mayor elevación se observó en el escenario IS92a donde se alcanza un incremento de 1.79°C al horizonte 2050 (Tabla V).

Tabla V. Incremento en °C en la temperatura media para los escenarios lineal e IS92a en los horizontes 2030 y 2050.

	Lineal		IS92a	
	2030	2050	2030	2050
Pacífico	0.65	0.83	0.40	0.27
Atlántico	0.44	0.62	1.08	1.79

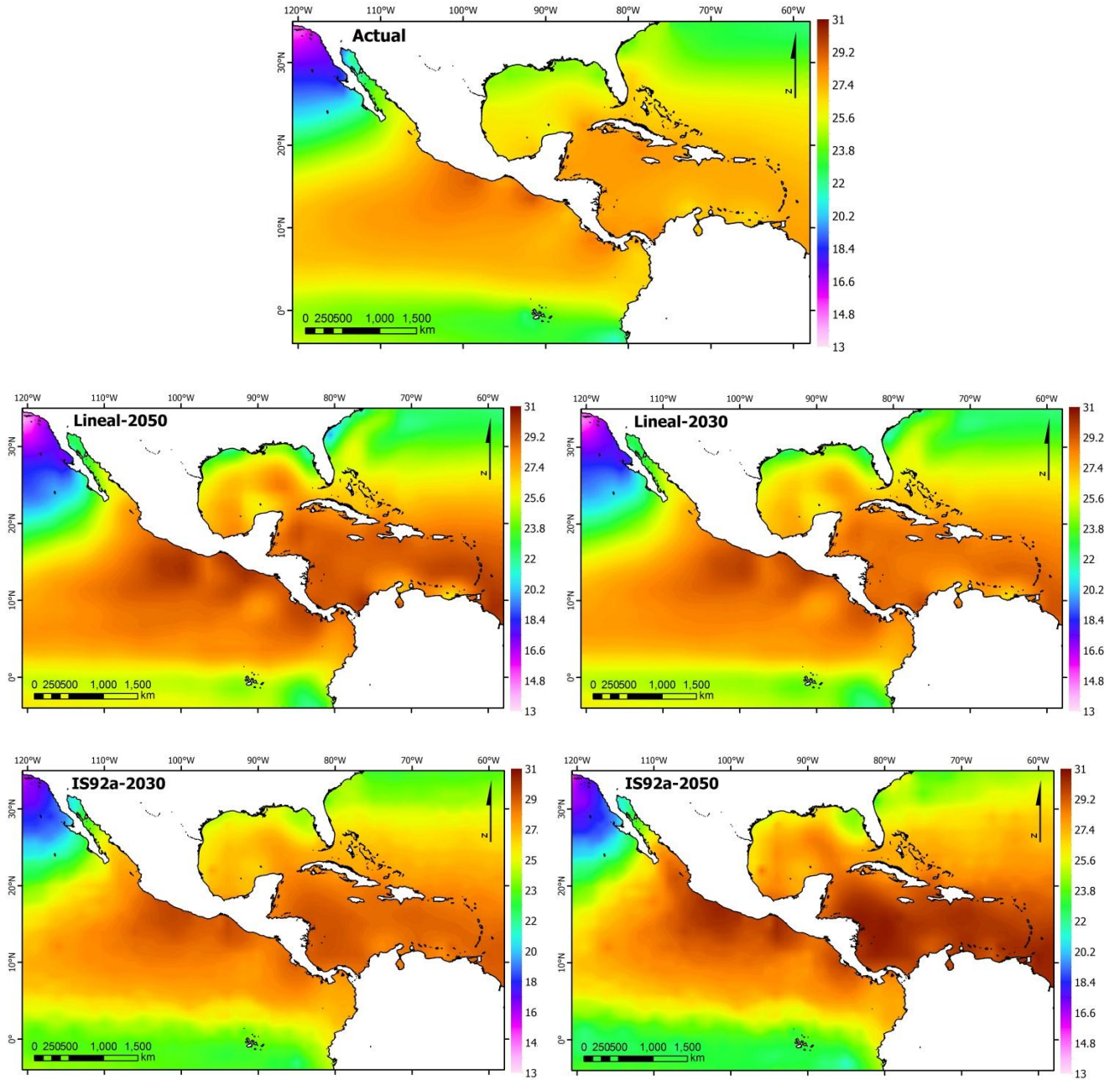


Figura 13. Incremento en la temperatura superficial del mar de acuerdo con los escenarios Lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050 (media anual en °C).

6.3. Vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático

En la cuenca del Pacífico el 60% de las especies analizadas mostraron un incremento en la cantidad de área con las condiciones favorables para su desarrollo en el escenario lineal en ambos horizontes, incrementando a 80% en 2030 y 65% en 2050 en el escenario IS92a. Por el contrario, la tendencia de las especies ubicadas en el Atlántico fue hacia la reducción en el área favorable; en el escenario lineal el 95% y 100% de las especies mostró dicha tendencia en el año 2030 y 2050 respectivamente, y en el escenario IS92a, el 95% de las especies mostraron esta tendencia en ambos horizontes.

Las especies que perdieron mayor cantidad de área en el escenario lineal fueron *Pavona varians* en los horizontes 2030 y 2050 (pérdida del 12.88% y 21.47% respectivamente; Tabla VI) en el Pacífico, y *Madracis decactis* al horizonte 2030 (48.28%) y *Oculina valenciennesi* al horizonte 2050 (82.86%) en el Atlántico (Figura 14). Las especies que por el contrario mostraron un incremento en el área con las condiciones óptimas fueron *Pavona xarifae* que duplica el número de píxeles ocupados (262%) y *Agaricia tenuifolia* (9.59%).

En el escenario IS92a la pérdida de área fue mayor en comparación con el escenario lineal. En este caso las especies más afectadas fueron *Porites sverdrupi* en 2030 (45.71% de área perdida) y 2050 (77.14%) y *Helioseris cucullata* (62.85%) a 2030 y *Oculina valenciennesi* (94.29%) en 2050 (Figura 15). Nuevamente en este escenario la especie *Pavona xarifae* duplica el número de celdas ocupadas en relación a su distribución potencial actual. *Agaricia tenuifolia* fue la única especie del Atlántico que no tuvo pérdida de área en ninguna de las proyecciones a futuro.

Tabla VI. Porcentaje de pérdida o ganancia del área con las condiciones óptimas ocupada por las especies tomando como unidad de área píxeles de 1x1°C. Se resaltan las especies con la mayor pérdida y ganancia de área en cada escenario.

	Lineal		IS92a	
	2030	2050	2030	2050
Pacífico				
<i>Fungia distorta</i>	-7.69	-19.78	16.48	9.89
<i>Gardineroseris planulata</i>	-4.26	-4.26	-1.42	-8.51
<i>Leptoseris papyracea</i>	16.22	20.27	10.81	13.51
<i>Pavona chiriquiensis</i>	36.36	45.45	20.45	72.73
<i>Pavona clavus</i>	-2.42	-4.84	1.61	-2.42
<i>Pavona duerdeni</i>	-0.95	-2.86	7.62	2.86
<i>Pavona gigantea</i>	0.76	13.74	6.87	17.56
<i>Pavona varians</i>	-12.88	-21.47	-11.04	-28.22
<i>Pavona xarifae</i>	156.25	262.50	68.75	212.50
<i>Pocillopora damicornis</i>	1.57	13.39	5.51	13.39
<i>Pocillopora effusus</i>	53.45	81.03	46.55	100.00
<i>Pocillopora inflata</i>	14.47	13.16	2.63	-21.05
<i>Pocillopora meandrina</i>	0.00	-2.76	0.69	-1.38
<i>Pocillopora verrucosa</i>	10.45	26.12	7.46	20.90
<i>Porites lobata</i>	-1.55	0.78	0.00	5.43
<i>Porites panamensis</i>	-6.67	-14.67	-7.33	-17.33
<i>Porites sverdrupi</i>	2.86	-8.57	-45.71	-77.14
<i>Psammocora stellata</i>	-0.75	0.75	2.99	3.73
<i>Psammocora superficialis</i>	0.79	1.59	4.76	3.97
<i>Siderastrea glynni</i>	6.25	12.50	3.13	6.25
Atlántico				
<i>Acropora cervicornis</i>	-42.60	-53.36	-60.54	-69.06
<i>Agaricia agaricites</i>	-44.70	-54.17	-59.85	-68.94
<i>Agaricia tenuifolia</i>	0.00	9.59	12.33	44.52
<i>Colpophyllia natans</i>	-35.71	-48.50	-52.63	-62.78
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	-45.28	-50.94	-56.60	-63.68
<i>Dichocoenia stokesii</i>	-45.39	-52.40	-54.98	-49.82
<i>Diploria strigosa</i>	-45.24	-54.37	-60.71	-68.65
<i>Helioseris cucullata</i>	-45.45	-60.47	-62.85	-81.82
<i>Isophyllastrea rigida</i>	-47.48	-56.30	-58.40	-71.43
<i>Madracis decactis</i>	-48.28	-60.92	-62.45	-73.56
<i>Montastraea annularis</i>	-42.92	-53.75	-59.58	-73.33
<i>Montastraea cavernosa</i>	-24.71	-33.59	-33.59	-31.27
<i>Montastraea faveolata</i>	-44.67	-52.46	-58.20	-68.85
<i>Montastraea franksi</i>	-37.74	-48.64	-48.64	-55.64
<i>Mussa angulosa</i>	-2.73	-5.08	-0.78	-8.20
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	-40.99	-50.90	-54.05	-68.02
<i>Oculina valenciennesi</i>	-47.14	-82.86	-62.86	-94.29
<i>Porites astreoides</i>	-39.48	-50.92	-53.14	-58.67
<i>Siderastrea siderea</i>	-41.03	-48.35	-52.75	-39.19
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	-48.12	-55.26	-61.28	-69.55

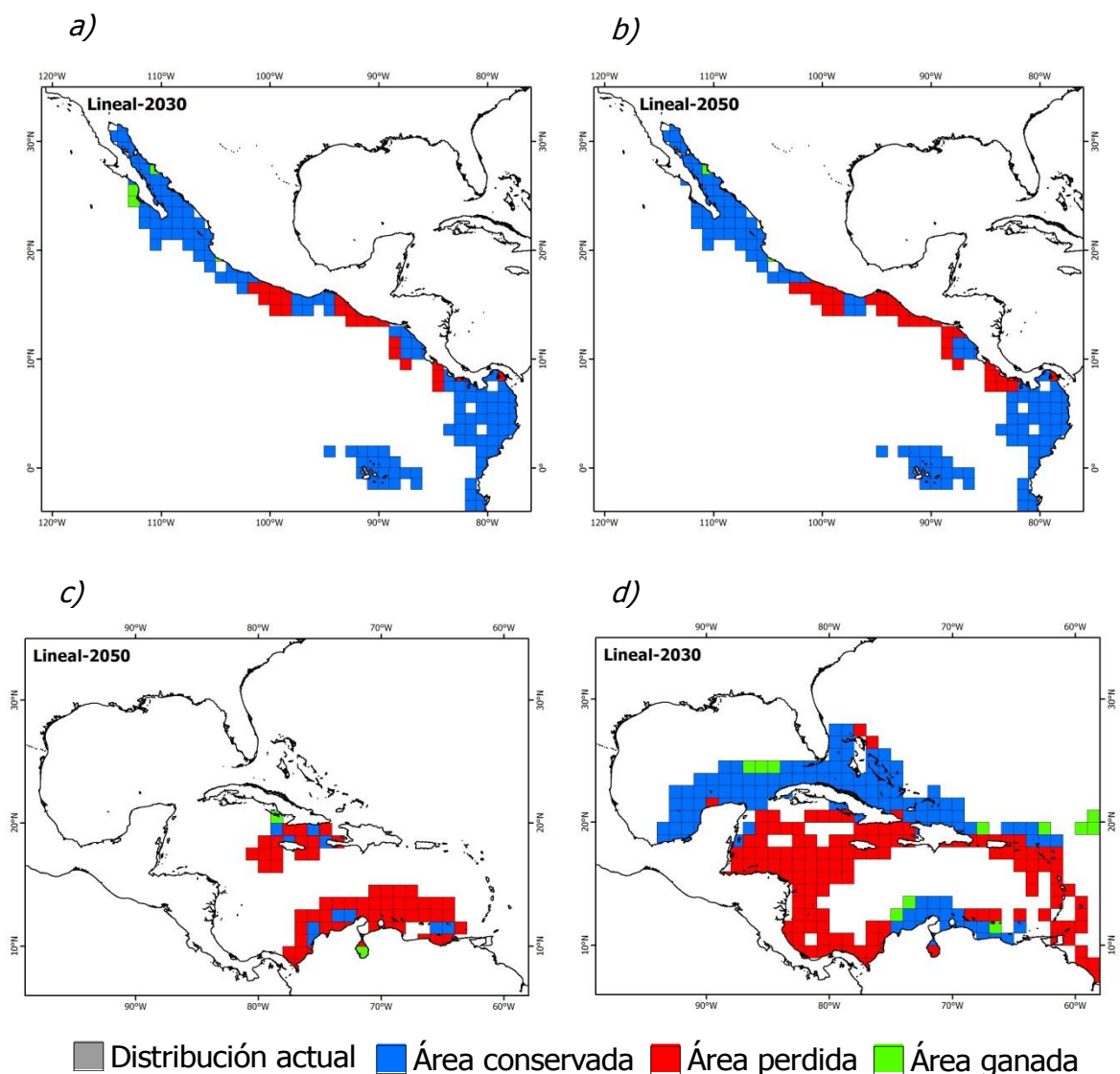


Figura 14. Pérdida y ganancia de área en el escenario lineal para a) y b) *Pavona varians*, c) *Oculina valenciennesi* y d) *Madracis decactis*. Las celdas en azul representan el área conservada por la especie, las celdas en rojo el área perdida y las celdas en verde el área ganada en relación a la distribución potencial actual de cada especie.

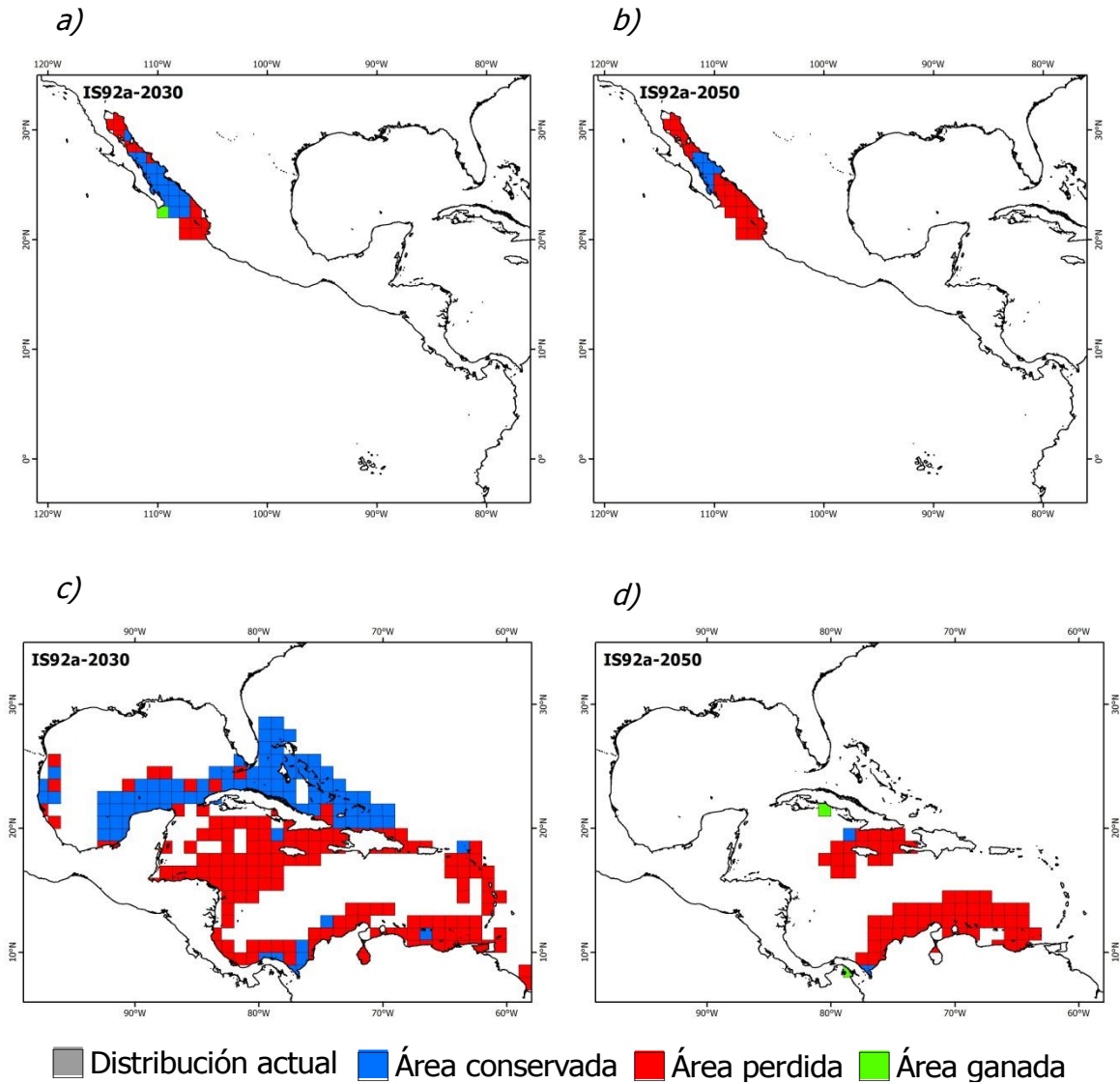


Figura 15. Pérdida y ganancia de área en el escenario IS92a para a) y b) *Porites sverdrupi* c) *Helioseris cucullata* y d) *Oculina valenciennesi*. Las celdas en azul representan el área conservada por la especie, las celdas en rojo el área perdida y las celdas en verde el área ganada en relación a la distribución potencial actual de cada especie.

6.4. Distribución potencial en los escenarios de cambio climático

Los modelos de distribución potencial futura mostraron patrones generales de pérdida y ganancia de sitios de ocurrencia en ambos escenarios y a los dos horizontes, siendo más severos en el escenario IS92a al horizonte 2050.

Los nuevos sitios con condiciones idóneas para las especies se observaron hacia latitudes más altas que corresponden a la zona centro y norte del Golfo de México incluyendo Flower Garden Banks, y Bermudas en el Atlántico (e.g. *Dichocoenia stokesii*; Figura 16). En el Pacífico hacia el norte de la Península de Baja California y para algunas especies, hacia el litoral norte de las Galápagos (e.g. *Fungia distorta*; Figura 17).

La pérdida de sitios con las condiciones favorables fue más frecuente y extensa en el Mar Caribe para ambos escenarios y en la península de Florida particularmente en el escenario lineal (*Acropora cervicornis*; Figura 18). En la región del Pacífico esta pérdida se ubicó al sur de la península de Baja California, al centro del POT y en menor medida en las islas Galápagos (*Pavona varians*; Figura 19).

La costa este del Golfo de México y las aguas que cubren desde el litoral norte de Republica Dominicana, Haití, y Cuba, se pueden considerar como estables, ya que a pesar del incremento en la temperatura, la pérdida de sitios favorables fue menor a lo observado en el Caribe, y para otras especies fue identificado por el modelo como zonas potencialmente habitables (*Siderastrea siderea*; Figura 20). Por otro lado, prácticamente todo el litoral del POT incluyendo el Golfo de California se mantienen relativamente estables, ya que el número de especies extintas localmente es menor al observado en el Caribe y con una extensión más reducida (*Psammocora superficialis*; Figura 20).

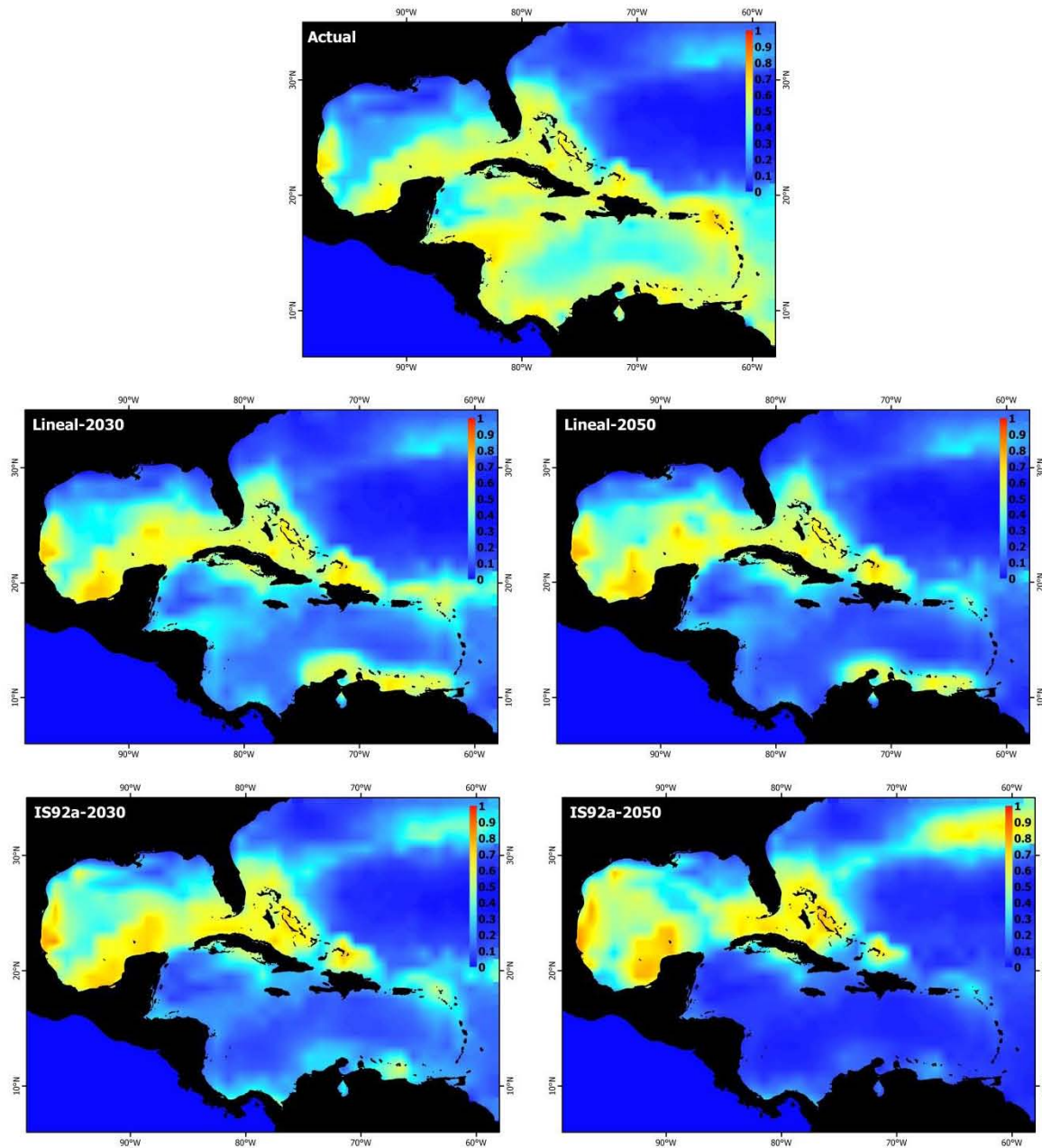


Figura 16. Distribución potencial futura para *Dichocoenia stokesii* en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.

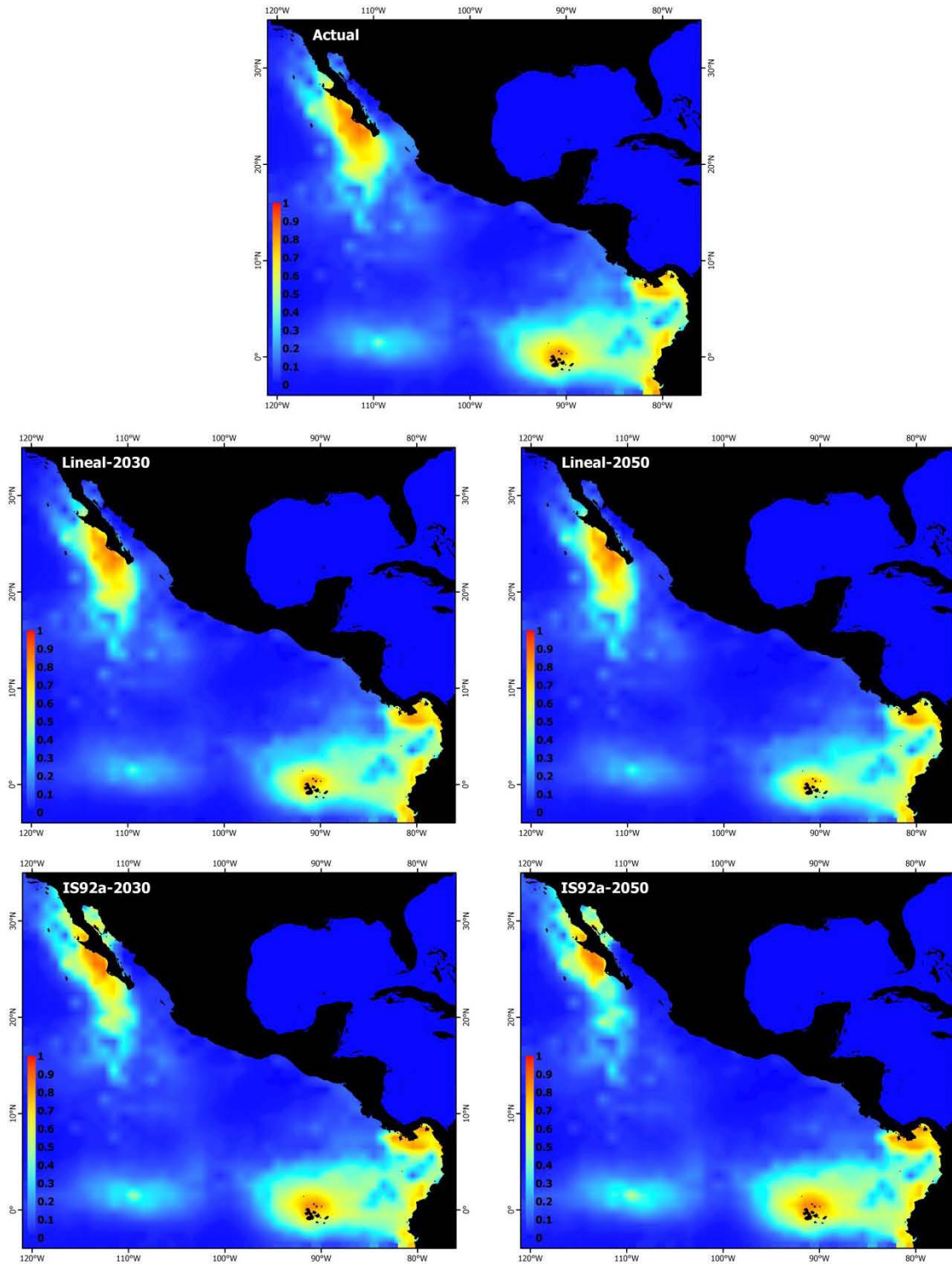


Figura 17. Distribución potencial futura para *Fungia distorta* en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.

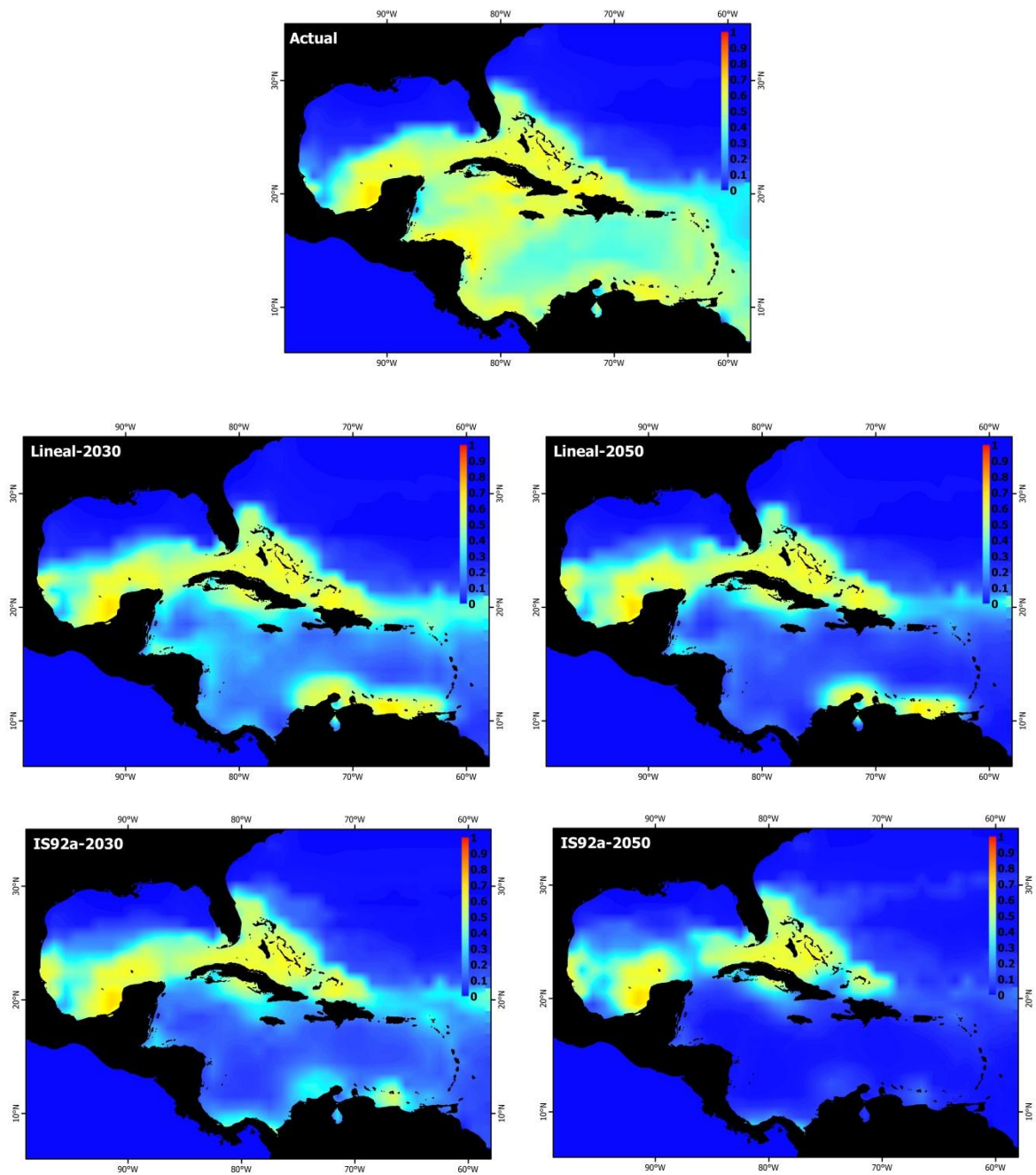


Figura 18. Distribución potencial futura para *Acropora cervicornis* en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050

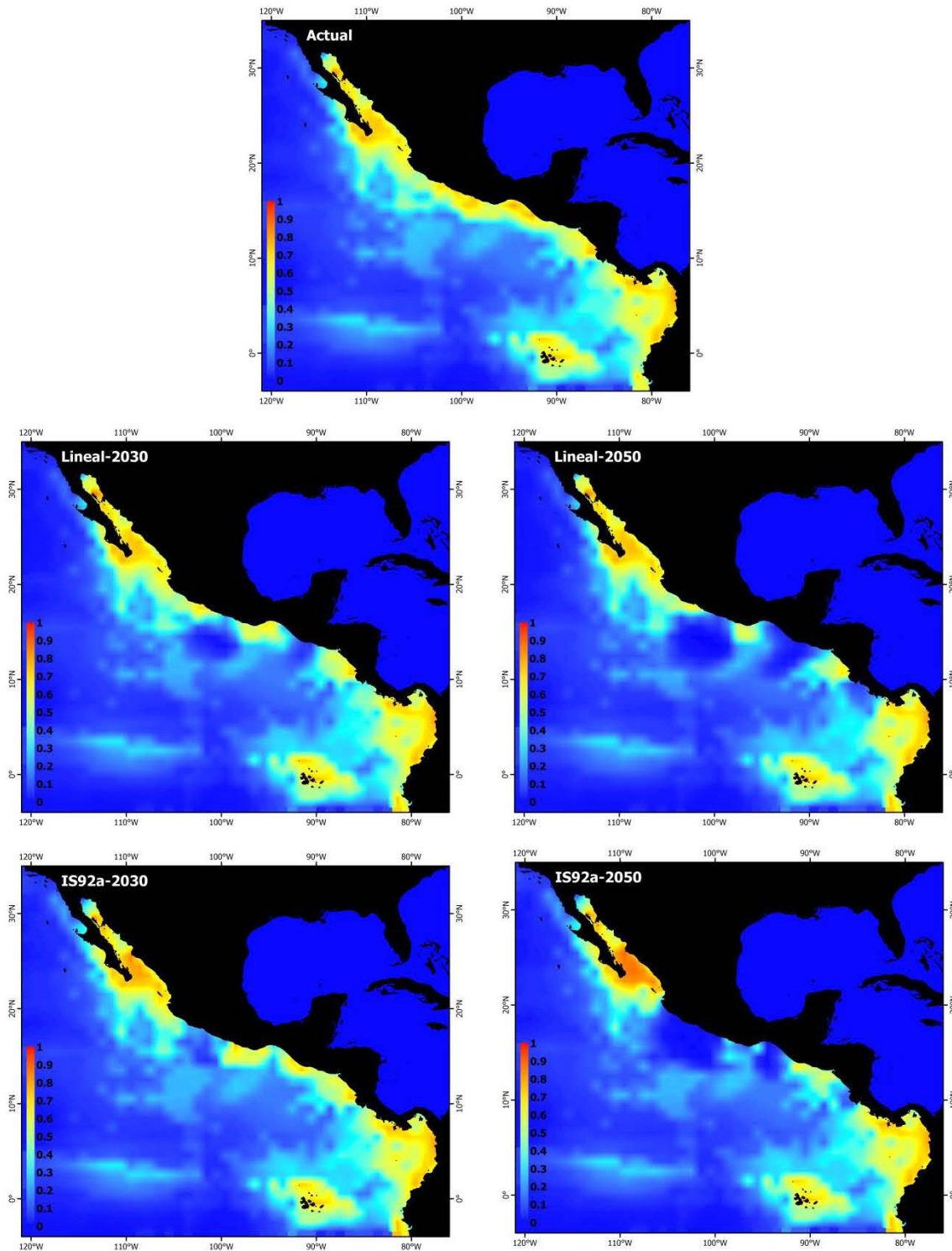


Figura 19. Distribución potencial futura para *Pavona varians* en los escenarios lineal e IS92a a los horizontes 2030 y 2050.

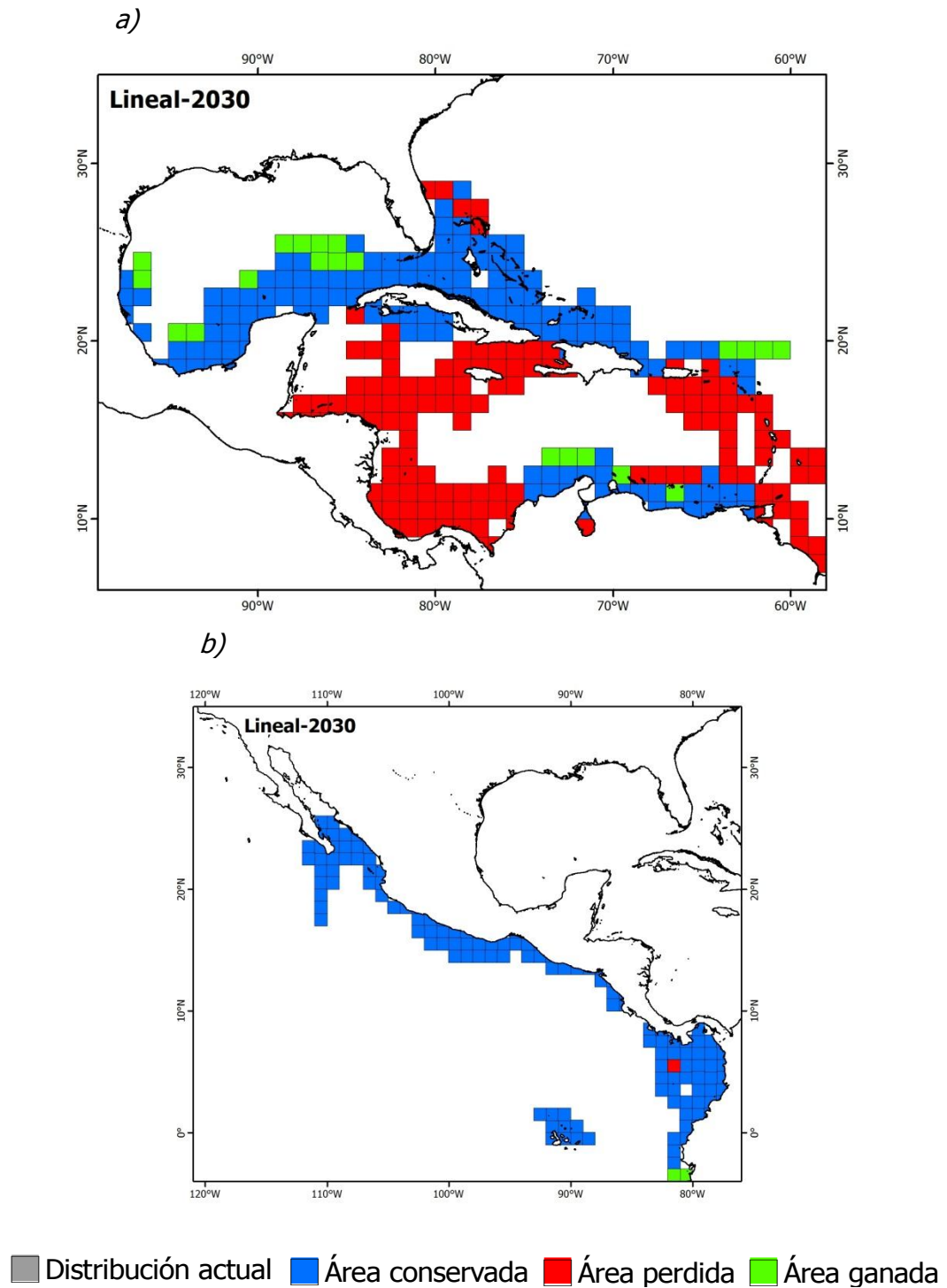


Figura 20. Área conservada por a) *Siderastrea siderea* y b) *Psammocora superficialis* en el escenario lineal a 2030.

Los mapas elaborados sobre riqueza de especies permiten apreciar que en la región del Caribe la riqueza disminuye de manera importante en comparación con la riqueza inicial. En el Pacífico por el contrario, el número de especies perdidas fue menor y se localizó en la zona central del Pacífico mexicano, presentando además una tendencia hacia un incremento en la riqueza en algunas zonas (Figura 21).

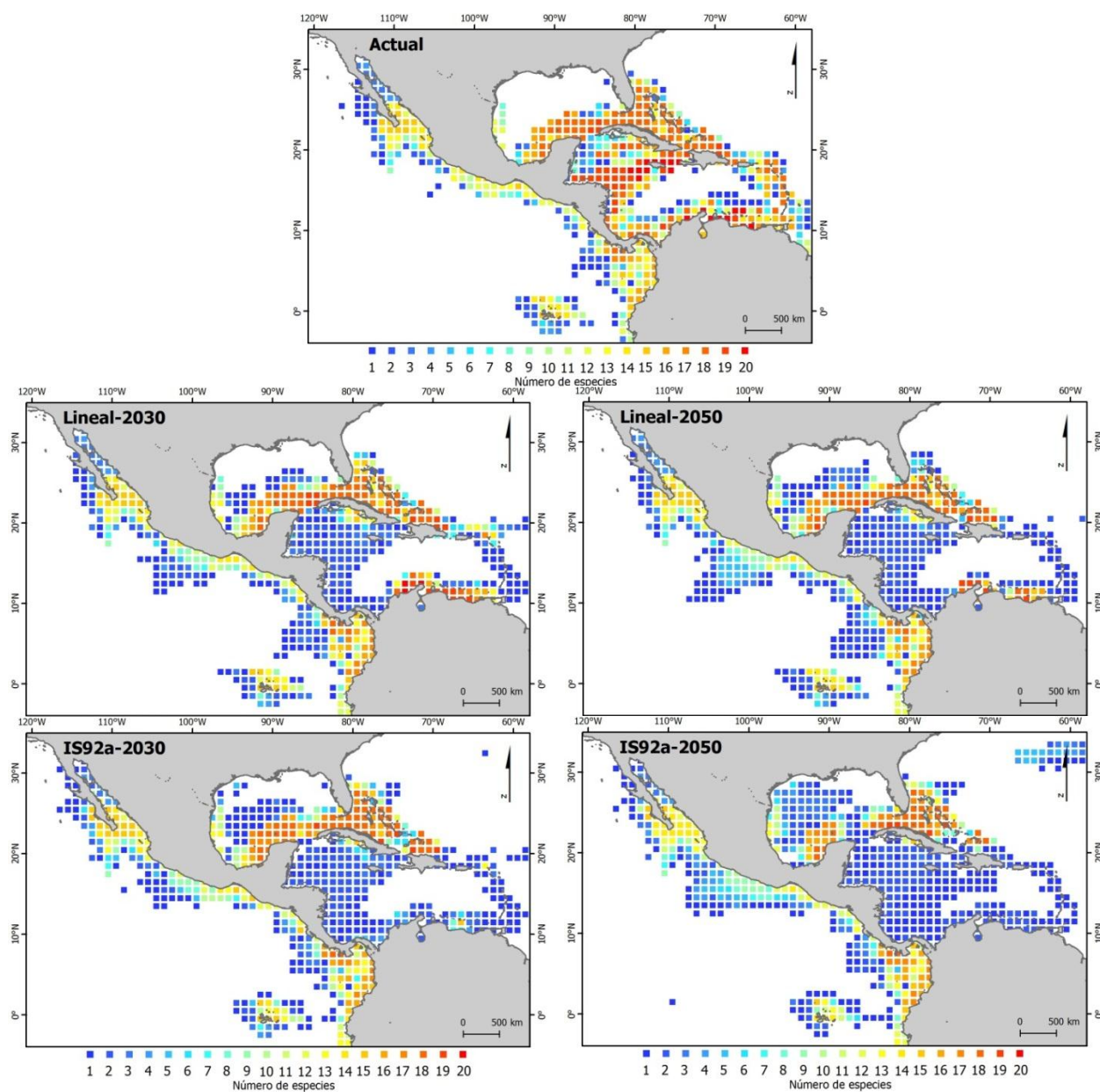


Figura 21. Cambios en la riqueza de especies en los escenarios lineal e IS92a en sus horizontes 2030 y 2050.

El número de especies perdidas fue mayor en el Caribe, donde se registró una pérdida de hasta 19 especies, casi la totalidad de las especies estudiadas. En el Pacífico la tendencia observada fue al incremento en el número de especies (Figura 22).

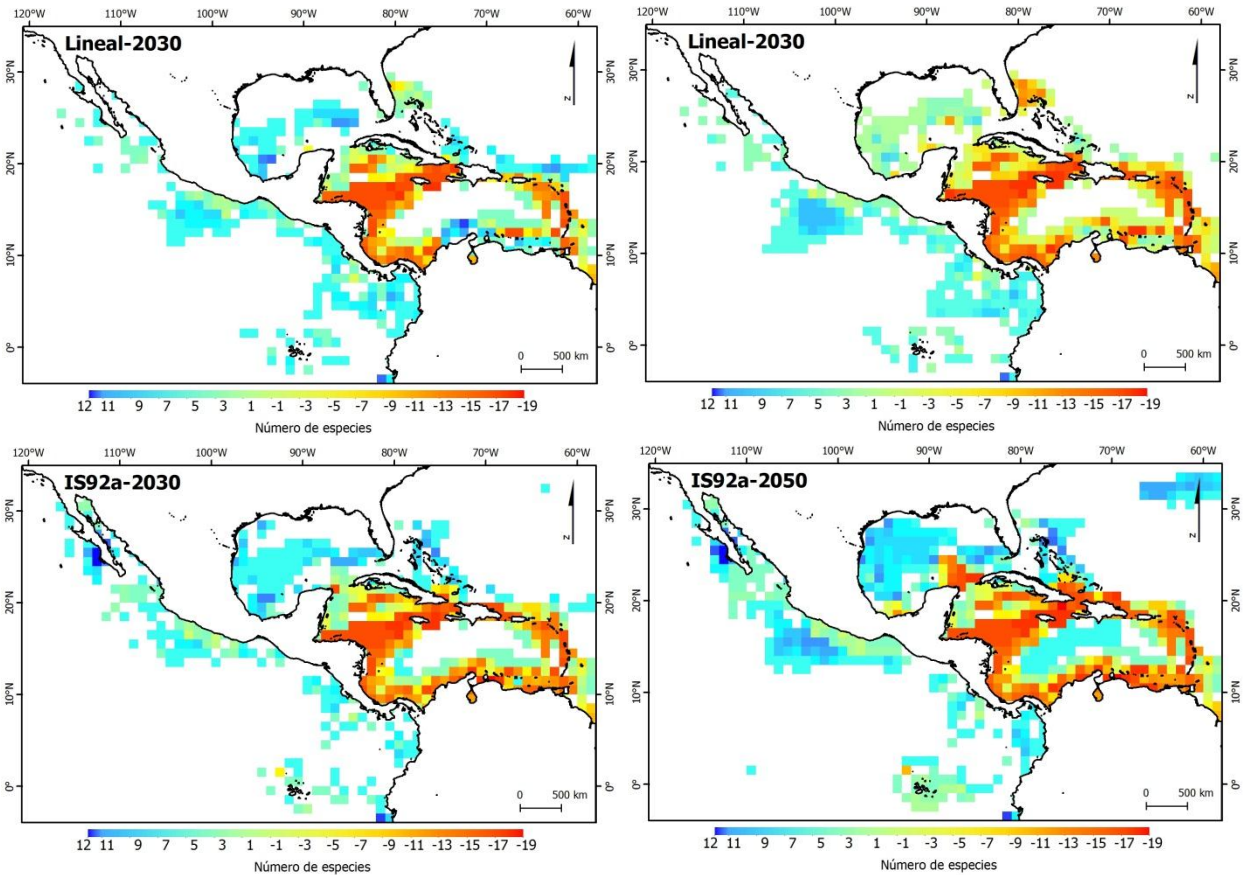


Figura 22. Número de especies perdidas en los escenarios lineal e IS92a en sus horizontes 2030 y 2050. Los números negativos representan las especies perdidas; los números positivos representan especies ganadas.

7. DISCUSIONES

7.1. Distribución potencial actual

La mayoría de los estudios sobre el desarrollo de técnicas para el modelaje de la distribución de las especies ha sido enfocada en el desarrollo de técnicas basadas en registros de presencia/ausencia o abundancia de especies, sin embargo, raramente se cuenta con registros de muestreos sistemáticos que representen adecuadamente este tipo de datos (Soberón y Peterson, 2005). Más recientemente se han desarrollado técnicas de modelaje capaces de trabajar con datos incompletos, o más específicamente con datos de solo presencia de especies (Phillips *et al.*, 2006). Entre los métodos más comúnmente utilizados además de MaxEnt se encuentran GARP y ENFA. Ambos, al igual que MaxEnt se basan en la relación entre los puntos de ocurrencia de las especies y una serie de variables ambientales. GARP es un algoritmo genético que, bajo una serie de reglas delinea el nicho ecológico de la especie en cuestión (Stockwell y Peters, 1999). El proceso busca relaciones no aleatorias entre los puntos de ocurrencia de la especie y las capas ambientales. Estas relaciones se describen como una serie de instrucciones lógicas de tipo 'si/entonces' (conocidos como reglas) que definen en determinado sitio la presencia o ausencia de la especie (Joyner *et al.*, 2010). Por otro lado, ENFA calcula una medida de idoneidad de hábitat basado en un análisis de marginalidad, para lo cual compara la distancia ecológica que hay entre el óptimo de las localidades de ocurrencia de la especie y la media del resto del área geográfica; y la tolerancia ambiental, esto es, que tan especializada es la especie, que se refiere a la variabilidad ambiental en la región y la variabilidad ambiental representada en las localidades de ocurrencia. Con esto aplica un umbral de idoneidad para determinar los límites del nicho ecológico de las especies (Hirzel *et al.*, 2002). Se eligió usar MaxEnt, bajo el principio de la máxima entropía de entre otros métodos debido a que en diferentes evaluaciones presentó un mejor desempeño y habilidad predictiva (Elith *et al.*, 2006; Tittensor *et al.*, 2009).

Considerando el ajuste de los modelos (valores de AUC) y bajo el criterio de evaluación para sistemas de clasificación de eventos con dos categorías (presencia-ausencia en nuestro caso) propuesto por Swets (1988) el cual se basa en las curvas ROC, se infiere que los modelos tanto del Pacífico como del Atlántico tienen un alto poder predictivo y por lo tanto de confiabilidad ya que el valor mínimo de AUC registrado para los puntos de entrenamiento fue de 0.81, lo cual indica que todos los modelos tienen un desempeño mejor que el esperado en un modelo al azar ($AUC \leq 0.5$). A su vez, apoyados en el ajuste de los modelos y en el análisis visual del resultado de los mismos, se considera que la selección de las variables para la caracterización del nicho fue la adecuada, así como la delimitación del área de estudio, ya que permitieron la correcta clasificación de los puntos de ocurrencia de las especies. Tomando en cuenta lo anterior, se consideró un alto grado de confiabilidad al momento de realizar las proyecciones a futuro.

En estos modelos, las islas Clipperton en el Pacífico, y Flower Garden Banks y Bermudas en el Atlántico fueron identificados por el algoritmo como sitios no idóneos a pesar de que cuentan con registros de especies, esto puede estar asociado con la temperatura y el número de registros de ocurrencia, ya que estas zonas cuentan con pocos registros de ocurrencia y la temperatura es más baja que en los sitios con mayor concentración de registros. Puesto que el algoritmo calcula un valor empírico promedio para cada variable tomando en cuenta únicamente los puntos de ocurrencia, y calcula la probabilidad de distribución con base en las restricciones impuestas por dichos promedios, es de esperarse que aquellos sitios con bajas temperaturas que son representados por un número bajo de puntos, se encuentran lejanos a dicho promedio, y por lo tanto no se les asigna un valor alto de probabilidad de ocurrencia de la especie. Del mismo modo, aquellos sitios identificados como potencialmente habitables por la especie, serán aquellos que a pesar de no contar con registros de ocurrencia cumplen con las restricciones impuestas por los promedios empíricos de todas las variables ambientales analizadas.

7.2. Modelos de cambio climático

La naturaleza es tan compleja y heterogénea, que se considera que los modelos son únicamente simplificaciones de la realidad (Guisan y Zimmermann, 2000).

Los modelos de cambio climático son imágenes alternativas de lo que podría ocurrir en el clima futuro, considerando para ello la dinámica entre factores como el crecimiento demográfico, el desarrollo socioeconómico y tecnológico (IPCC, 1997). En la actualidad, estos escenarios representan una herramienta práctica para la evaluación de los impactos potenciales de los cambios en el clima y para la creación de medidas de adaptación y mitigación ante el mismo.

Las diferencias observadas entre los diferentes escenarios utilizados apoyan el hecho de que los MDE son solo aproximaciones de lo que podría suceder en el futuro, ya que están basados en modelos de circulación global y de emisiones futuras de gases con efecto invernadero que llevan en sí mismos un alto grado de incertidumbre dado que se desconoce el verdadero comportamiento que podría tener el sistema climático (Bond *et al.*, 2011).

7.3. Modelos de distribución potencial futura

Las predicciones de cambios futuros en la distribución de especies en respuesta al cambio climático dependen en gran medida de los cambios esperados en las variables ambientales relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas y especies, por lo que la variabilidad entre las diferentes proyecciones climáticas puede presentar diferentes resultados (Bond *et al.*, 2011).

Para fines de este trabajo, la pérdida de área con las condiciones óptimas para la ocurrencia de las especies se consideró como extinción local, y la ganancia, como desplazamiento de las especies hacia sitios que no ocupaba previamente.

En los modelos de distribución potencial futura se identificaron patrones claros de extinción local principalmente en el Caribe, donde la pérdida de especies alcanzó hasta un 92%, lo cual coincide con lo reportado por Cheung y colaboradores (2009), quienes también encuentran patrones de extinción local de especies de peces e invertebrados marinos en el periodo 2040-2060, siendo estas más comunes en las regiones tropicales y en los mares semicerrados donde la elevación de la temperatura es mayor.

Un gran número de organismos marinos, incluidos los corales arrecifales y su fauna asociada viven cerca de su límite superior de tolerancia térmica (Glynn, 1993). El software MaxEnt arroja como parte de sus resultados, gráficos representativos de la probabilidad de presencia de las especies en respuesta a cada variable predictora. Al observar las gráficas correspondientes a la temperatura media anual, se puede apreciar que a diferencia de los corales que habitan en el Pacífico, los corales del Atlántico se encuentran muy cercanos a su extremo superior de tolerancia térmica (e.g. *Colpophyllia natans*; Figura 23), por lo cual, la probabilidad de presencia de todas las especies de esta región disminuye drásticamente al pasar de los 28°C (ANEXO IV), lo que da lugar a las extinciones locales observadas en la región del Atlántico, principalmente en la zona del Caribe donde la temperatura promedio se eleva por encima de los 28°C en los escenarios a futuro. Por otro lado, para la mayoría de las especies del Pacífico se observó un incremento en la probabilidad de presencia al incrementar la temperatura (e.g. *Pavona gigantea*; Figura 23), lo que sugiere que estos corales no se encuentran cerca de su límite de tolerancia térmica, y por ello no se ven afectados y en consecuencia conservan su área, o se ven favorecidos con nuevas áreas con las condiciones óptimas al incrementar la temperatura.

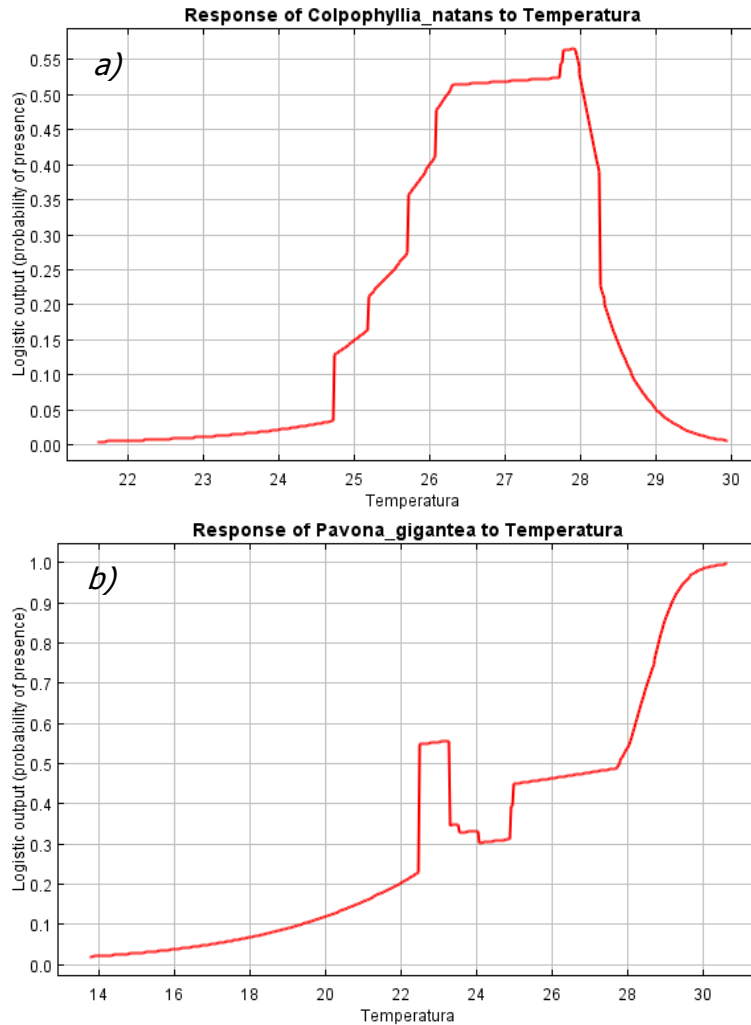


Figura 23. Curvas de probabilidad de presencia de *a) Colpophyllia natans* y *b) Pavona gigantea* en respuesta a la temperatura promedio.

Los modelos aquí presentados no consideran otras potenciales implicaciones del incremento en la temperatura sobre los corales arrecifales, como son el blanqueamiento coralino (Glynn *et al.*, 2001; McClanahan *et al.*, 2009), el incremento en la incidencia de enfermedades (Bruno *et al.*, 2007; Maynard *et al.*, 2011; Sato *et al.*, 2011), afectaciones en la reproducción y reclutamiento (Randall y Szmant, 2009; Schnitzler *et al.*, 2012), la disminución en su capacidad de

calcificación (Carricart-Ganivet *et al.*, 2012) y el efecto sinérgico que podrían tener otros factores de estrés sobre los arrecifes como la acidificación oceánica (Kleypas y Yates, 2009; Albright *et al.*, 2010; Doropoulos *et al.*, 2012; Turley y Gattuso, 2012) y la contaminación (Brodie *et al.*, 2012; Waterhouse *et al.*, 2012), lo que en conjunto podrían incrementar la vulnerabilidad de las especies a la extinción local. Con base en lo anterior, se sugiere que las extinciones locales y la relativa estabilidad observada en algunas especies son resultado de un modelo limitado, por lo que el panorama futuro para los corales y arrecifes podría ser más desafortunado de lo predicho en los modelos de distribución que únicamente consideran la elevación en la temperatura.

Del mismo modo, el desplazamiento y la expansión del rango de distribución observado en algunas especies como *Montastraea cavernosa* y *Pocillopora verrucosa* debe ser considerado como una aproximación (ANEXO III), ya que el desplazamiento coralino podría ser limitado por la capacidad de dispersión de las larvas (Engler *et al.*, 2009), la disponibilidad de sustrato adecuado (Kuffner *et al.*, 2006; Arnold *et al.*, 2010), y el posible efecto de las interacciones bióticas que también podrían verse afectadas por los cambios ambientales, y por lo tanto influenciar la distribución futura de las especies (Pearson y Dawson, 2003) y que no son considerados dentro de los modelos. Por otra parte, si la dispersión larval y el asentamiento fueran exitosos, otros factores podrían limitar el desarrollo de nuevas comunidades coralinas. Recientemente Yamano y colaboradores (2011) presentaron evidencia del desplazamiento de corales escleractinios de Japón hacia latitudes altas, considerando únicamente el incremento en la temperatura del agua; por su parte, Yara y colaboradores (2012) estudiaron el desplazamiento de estas mismas comunidades coralinas e incluyeron predicciones del estado de saturación de Ω aragonita; los autores sugieren que a pesar del desplazamiento y supervivencia a largo plazo observada, el hábitat colonizado podría tener para 2030 y 2040 concentraciones de Ω_{arag} bajas que no permitirían el desarrollo coralino.

Las principales consecuencias que se esperan ante los resultados aquí presentados, son la pérdida de riqueza coralina y posiblemente de su fauna asociada, además de afectaciones socio-económicas. En un arrecife dominado por corales escleractinios, estos son los encargados de proveer el hábitat estructuralmente complejo que permite una alta diversidad de organismos asociados (Costanza *et al.*, 1997) por lo que la pérdida de diversidad y cobertura coralina llevaría consigo cambios en la composición bentónica y como resultado, la modificación en el ensamblaje comunitario del ecosistema (Connell *et al.*, 2011). La disminución en la cobertura coralina puede provocar cambios en la comunidad de peces disminuyendo su abundancia y diversidad y en algunos casos extinciones locales (Graham *et al.*, 2006; Chong-Seng *et al.*, 2012). En arrecifes del Caribe ya se ha reportado la disminución en la complejidad estructural, asociada a eventos de mortandad masiva de corales del género *Acropora*, del erizo *Diadema antillarum* y a eventos de blanqueamiento (Alvarez-Filip *et al.*, 2009) por lo que se sugiere que de acuerdo a lo observado en los modelos, es en los arrecifes del Caribe donde el impacto del cambio climático podría ser mayor.

Además de lo anterior, los arrecifes son fuente de ingresos y proveen alimento y protección costera para millones de personas alrededor del mundo (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007). El potencial económico de los bienes y servicios obtenidos de los arrecifes ha sido estimado en 797.4 billones de dólares (Cesar *et al.*, 2003). Con la potencial reducción de especies de peces asociada a la pérdida del hábitat que ofrecen los corales escleractinios, podría tener un impacto profundo en las actividades pesqueras, cuyo valor económico se estima en 5.7 billones de dólares al año (Cesar *et al.*, 2003; Sheppard *et al.*, 2009), así como una disminución en las actividades turísticas que genera ingresos de aproximadamente 9.6 millones al año, y que también se vería diezmado ante la degradación de los arrecifes.

7.4. El cambio climático en estrategias de conservación y manejo de los arrecifes coralinos

El cambio climático ha sido reconocido como una de las principales amenazas hacia los ecosistemas marinos debido a los diversos efectos negativos que tiene sobre ellos; sin embargo, raramente ha sido incluido en estrategias de manejo y conservación de estos ecosistemas (Levy y Ban, 2013). Incorporar la dinámica del cambio climático en estrategias de conservación requiere información acerca del futuro potencial, de las respuestas ecológicas y evolutivas como desplazamiento, aclimatación y adaptación genética, de la magnitud y la tasa de cambio asociada, y de la interacción entre el cambio climático y otros factores de presión de origen antropogénico (Baskett *et al.*, 2010; Levy y Ban, 2013).

Controlar los efectos del cambio climático escapa de las manos de los manejadores y las áreas marinas protegidas (AMP) no pueden resguardar a los ecosistemas de forma explícita de estas perturbaciones (Levy y Ban, 2013). Ante esto, la comunidad científica coincide en que conservar la resiliencia de los arrecifes coralinos es la mejor estrategia para hacer frente al cambio climático (Keller *et al.*, 2009; McCook *et al.*, 2009; Baskett *et al.*, 2010; Maynard *et al.*, 2010; Wooldridge *et al.*, 2012). La resiliencia se refiere a la capacidad de un ecosistema de tolerar perturbaciones sin cambiar a un estado cualitativamente diferente controlado por un conjunto distinto de procesos (Carpenter *et al.*, 2001). La resiliencia de un arrecife coralino es la capacidad de una colonia individual, o un sistema arrecifal (incluyendo a todos sus habitantes) de amortiguar los impactos y mantener su potencial de recuperación y desarrollo (Moberg y Folke, 1999).

Se ha observado que un impacto prolongado puede reducir progresivamente la resiliencia de los ecosistemas ante otras afectaciones (Westmacott *et al.*, 2000). Por ejemplo, arrecifes que se encuentran sometidos a una baja calidad de agua, (e.g. altas concentraciones de nutrientes, sedimentación) son menos resistentes al estrés térmico y por lo tanto más susceptibles al blanqueamiento y mortalidad (Marshall y

Schuttenberg, 2007; Wooldridge y Done, 2009; Faxneld *et al.*, 2011; Wooldridge *et al.*, 2012). En otro ejemplo, controlar la pesca también ayuda a mantener la resiliencia de los ecosistemas. En los ambientes rocosos del Canal de Santa Barbara, USA, la pesca controlada de los depredadores del erizo en las reservas marinas, permitió que las poblaciones de kelp se mantuvieran estables y se mostraran más resistentes y persistieran ante los eventos del niño, contrario a lo ocurrido en las zonas donde la pesca no era regulada (Behrens y Lafferty, 2004).

El concepto del manejo de la resiliencia de los arrecifes, implicaría por lo tanto una reducción de los factores de presión local de origen antropogénico, como la baja calidad del agua, regulando las descargas residuales que acarrearán pesticidas, fertilizantes y sedimentos que resultan nocivos para el ecosistema; evitar la sobrepesca y a su vez promover el desarrollo de una pesquería sustentable que a su vez estimule el desarrollo económico de las poblaciones, así como de un turismo responsable que no afecte la integridad de los arrecifes.

La generación de nuevas ANPs o de redes de ANPs permitiría abordar el problema a una escala mayor, y permitirían tomar ventajas de las propiedades de los ecosistemas como la conectividad, la protección de áreas ecológicamente críticas y la representación de diferentes hábitats (McLeod *et al.*, 2009). Estas estrategias no pueden frenar los efectos del cambio climático, pero sí pueden minimizar el daño y posiblemente evitar el colapso de los ecosistemas (Maynar *et al.*, 2010).

Las proyecciones realizadas en la presente tesis pueden ser usadas como una aproximación del efecto de la temperatura superficial del mar sobre la distribución coralina en el espacio y el tiempo; e incluso para inferir de forma anticipada implicaciones en la estructura comunitaria como la potencial extinción local de especies. En el contexto del manejo, dichas proyecciones pueden ser utilizadas para identificar las zonas que representan mayor riesgo ante el incremento en la temperatura, como son las que se encuentran en el Mar Caribe así como aquellas que podrían ser más resistentes y que muestran estabilidad a pesar del incremento

en la temperatura como las comunidades del Pacífico y las del norte del Golfo de México, las cuales podrían ser consideradas para la implementación de nuevas ANPs, o redes de ANPs que permitan realizar esfuerzos para mantener la resiliencia de los ecosistemas coralinos.

8. CONCLUSIONES

- La evaluación de los modelos de distribución obtenidos a través de MaxEnt mostraron un poder predictivo mejor que un modelo al azar presentando para todas las especies valores de AUC superiores a 0.80.
- Las variables predictoras más importantes fueron Ω_{arag} y pH para las especies del Pacífico y la alcalinidad para las especies del Atlántico.
- El escenario de cambio climático que presentó la mayor elevación de temperatura fue el escenario IS92a. El mayor incremento en la temperatura media fue de 1.79 °C en el escenario IS92a-horizonte 2050.
- La tendencia futura general observada en las especies del Pacífico fue la de conservar o expandir su área de distribución, por el contrario, las especies del Atlántico tendieron a perder gran parte de su área ocupada.
- La disminución en la riqueza y el número de especies perdidas fue mayor en la región del Caribe.
- Las especies más afectadas fueron *Porites sverdrupi* (77.14% de área perdida) en el Pacífico y *Oculina valenciennesi* (94.29% de área perdida) en el Atlántico.
- La principal consecuencia que se espera es la pérdida de riqueza y un posible cambio en los servicios ecosistémicos que se obtienen de los arrecifes, lo que se vería reflejado en afectaciones socio-económicas.
- Los modelos presentados se consideran conservadores, ya que no incluyen otros factores que podrían afectar la distribución de los organismos.

- A pesar de todas las limitaciones que se pueden presentar en los MDE, representan un valioso instrumento para anticipar el efecto del cambio climático en la distribución de las especies

9. LITERATURA CITADA

- Acker, J.G., & G. Leptoukh. 2007. Online Analysis Enhances Use of NASA Earth Science Data, *Eos, Trans. AGU*, Vol. **88 (2)**: 14 y 17.
- Alba-Sánchez, F., J.A. López-Sáez, B. Benito de Pardo & L. López-Merino. 2009. Historia paleoecológica y modelo de idoneidad de *Abies alba* Mill. En la Cordillera Pirenaica. *Pirineos* **164**: 93-116.
- Albright, R., B. Manson & C. Langdon. 2008. Effect of aragonite saturation estate on settlement and post-settlement growth of *Porites astreoides* larvae. *Coral reefs* **27**: 485-490.
- Albright, R., B. Mason, M. Miller & C. Langdon. 2010. Ocean acidification compromises recruitment success of the threatened Caribbean coral *Acropora palmata*. *PNAS* **107(47)**: 20400–20404.
- Alvarez-Filip, L., N.K. Dulvy, J.A. Gill, I.M. Côte & A.R. Watkinson. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the royal society* **276**: 3019-3025.
- Anderson, R.P., D. Lew & A.T. Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modeling* **162**: 211-232.
- Anderson, R.P. & A. Raza. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of biogeography* **37**: 1378-1393.
- Araújo, M.B. & A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of biogeography* **33**: 1677-1688.
- Arnold, S.N., R.S. Steneck & P.J. Mumby. 2010. Running the gauntlet: inhibitory effects of algal turfs on the processes of coral recruitment. *Marine ecology progress series*. **414**: 91-105.
- Aronson, R.B. & W.F. Precht. 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia* **460**: 25-38.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S.P. Maher, A.T. Peterson, J. Soberón & F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accesible

- area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological modeling* **22**: 1810-1819.
- Baskett, M.L., R.M. Nisbet, C.V. Kappel, P.J. Mumby & S.D. Gaines. 2010. Conservation management approaches to protecting the capacity for corals to respond to climate change: a theoretical comparison. *Global change biology* **16**: 1229-1246.
- Behrens, M.D. & K.D. Lafferty. 2004. Effects of marine reserves and urchin disease on southern Californian Rocky reef communities. *Marine ecology progress series* **279**: 129-139.
- Bond, N., J. Thomson, P. Reich & J. Stein. 2011. Using species distribution models to infer potential climate change-induced range shifts of freshwater fish in south-eastern Australia. *Marine and freshwater research* **62**: 1043-1061.
- Brodie, J.E., F.J. Kroon, B. Schaffelke, E.C. Wolanski, S.E. Lewis, M.J. Devlin, I.C. Bohnet, Z.T. Bainbridge, J. Waterhouse & A.M. Davis. 2012. Terrestrial pollutant runoff to the Great Barrier Reef: an update of issues, priorities and management responses. *Marine pollution bulletin* **65(4-9)**: 81-100.
- Broennimann, O., U.A. Treier, H.Müller-Schärer, W. Thuiller, A.T. Peterson & A. Guisan. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology letters* **10 (8)**: 701-709.
- Bruno, J.F., E.R. Selig, K.S. Casey, C.A. Page, B.L. Willis, C.D. Harvell, H. Sweatman & A.M. Melendy. 2007. Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLoS biology* **5(6)**: e124.
- Bryan, T.L. & A. Metaxas. 2007. Predicting suitable habitat for deep-water gorgonian coral on the Atlantic and Pacific Continental Margins of North America. *Marine Ecology Progress Series* **330**: 113-126.
- Bongaerts, P., T. Ridgway, E.M. Sampayo & O. Hoegh-Guldberg. 2010. Assessing the 'deep refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs* **29**: 309-327.
- Carpenter, S., B. Walker, J.M. Anderies & N. Abel. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* **4**: 765-781.
- Carricart-Ganivet, J.P., N. Cabanillas-Terán, I. Cruz-Ortega & P. Blanchon. 2012. Sensitivity of calcification to thermal stress varies among genera of massive

- reef-building corals. *PLoS ONE* **7(3)**: e32859. doi: 10.1371/journal.pone.0032859.
- Cesar, H., L. Burke & L. Pet-Soede. 2003. The economics of worldwide coral reef degradation. Cesar environmental economics consulting (CEEC). 23pp.
- Cheung, W.W.L., V.W.Y. Lam, J.L. Sarmiento, K. Kearney, R. Watson & D. Pauly. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and fisheries* : DOI: 10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x
- Chiappone, M. 2001. Coral reef conservation in marine protected areas. A case study of Parque Nacional del Este, Dominican Republic. The Nature Conservancy. Virginia, U.S.A. Vol.3, 244 pp.
- Chong-Seng, K.M., T.D. Mannering, M.S. Pratchet, D.R. Bellwood & N.A.J. Graham. 2012. The influence of coral reef benthic condition on associated fish assemblages. *PLoS ONE* **7(8)**: e42167. doi:10.1371/journal.pone.0042167
- Cortés, J. 1997. Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral reefs* **16**: 39-46.
- Cortés, J. 2003. Coral reefs of the Americas: an introduction to Latin American coral reefs. En: Cortés, J. (Ed.) Latin American coral reefs. Elsevier 497 pp.
- Costa, O.S., Z.M.A.N. Leão, M. Nimmo & M.J. Attrill. 2000. Nutrification impacts on coral reefs from northern Bahia, Brazil. *Hydrobiologia* **440**: 307-315.
- Costanza, R. R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- Dana, T.F. 1975. Development of contemporary Eastern Pacific Coral Reefs. *Marine biology* **33**: 355-374.
- Davies, A.J., M. Wisshak, J.C. Orr & J.M. Roberts. 2008. Predicting suitable habitat for the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia). *Deep-Sea research I* **55**: 1048-1062.
- Done, T. 2011a. Coral reef definition. En: Hopley, D. (Ed.) Encyclopedia of modern coral reefs. Springer. 1236pp.

- Done, T. 2011b. Corals: environmental controls on growth. En: Hopley, D. (Ed.) Encyclopedia of modern coral reefs. Springer. 1236pp.
- Done, T. & R. Jones. 2006. Tropical coastal ecosystems and climate change prediction: global and local risks. En: Phinney, J.T., Hoegh-Guldberg, O. Kleypass, J., W. Skirving & A. Strong (Eds.). Coastal and estuarine studies. Coral reefs and climate change: science and management. American Geophysical Union, USA, 244 pp.
- Doropoulos, C., S. Ward, G. Diaz-Pulido, O. Hoegh-Guldberg & P.J. Mumby. 2012. Ocean acidification reduces coral recruitment by disrupting intimate larval-algal settlement interactions. *Ecology letters* **15(4)**: 338-346.
- Downs, C.A., E. Kramarsky-Winter, C.M. Woodley, A. Downs, G. Winters, Y. Loya & G.K. Ostrander. 2009. Cellular pathology and histopathology of hypo-salinity exposure on the coral *Stylophora pistillata*. *Science total environment* **407**: 4838-4851.
- Dunn, J.G., P.W. Sammarco & G. LaFleur Jr. 2012. Effects of phosphate on growth and skeletal density in the scleractinian coral *Acropora muricata*: a controlled experimental approach. *Journal of experimental marine biology and ecology* **411**: 34-44.
- Eaton, M.D., J. Soberón & A.T. Peterson. 2008. Phylogenetic perspective on ecological niche evolution in American blackbirds (Family Icteridae). *Biological Journal of the Linnean Society* **94 (4)**: 869-878.
- Elith, J., C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudik, S. Ferrer, A.R.J. Hijmans, F. Huettmann, J.R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L.G. Lohmann, B.A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakasawa, J. McC Overton, A.T. Peterson, S.J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R.E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M.S. Wisz & N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* **29**: 129-151.
- Elith, J. M. Kearney & S. Phillips. 2010. The art of modeling range-shifting species. *Methods in ecology and evolution* **1**: 330-342.
- Embling, C.B., P.A. Gillibrand, J. Gordon, J. Shrimpton, P.T. Stevick & P.S. Hammond. 2010. Using habitat models to identify suitable sites for marine

- protected areas for porpoises (*Phocoena phocoena*). *Biological conservation* **143(2)**: 267-279.
- Engler, R., C.F. Randin, P. Vitoz, T. Czaka, M. Beniston, N.E. Zimmermann & A. Guisan. 2009. Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography* **32**: 34-45.
- Evans, M.E.K., S.A. Smith, R.S. Flynn, M.J. Donoghue. 2009. Climate, niche evolution, and diversification of the "Bird-cage" evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Klenia*). *The American naturalist* **173 (2)**: 225-240.
- Faxneld, S., T.L. Jorgensen, N.D. Nguyen, M. Nystrom & M. Tedengren. 2011. Differences in physiological response to increased seawater temperature in nearshore and offshore corals in northern Vietnam. *Marine environmental research* doi: 10.1016/j.marenvres.2011.01.007.
- Felicsimo, .M., J. Munoz, C.J. Villalba & R.G. Mateo. 2010. Impactos, vulnerabilidad y adaptacion al cambio climatico de la flora espanola. Universidad de Extremadura, Real Jardın Botnico (CSIC), Oficina Espanola de Cambio Climatico.
- Ferguson, M.C., J. Barlow, P. Fiedler, S.B. Reilly & T. Gerrodette. 2006. Spatial models of delphinid (family Delphinidae) encounter rate and group size in the eastern tropical Pacific Ocean. *Ecological modeling* **193**: 645-662.
- Fitzpatrick, M.C., J.F. Weltzin, N.J. Sanders & R.R. Dunn. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range?. *Global ecology and biogeography* **16**: 24-33.
- Franklin, J. 2010. Mapping species distributions. Cambridge University Press. 261 p.
- Friedlaender, A.S., D.W. Johnston, W.R. Fraser, J. Burns, P.N. Halpin & D.P. Costa. 2011. Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep-Sea research II* **58**: 1729-1740.
- Galparsoro, I., . Borja, J. Bald, P. Liria & G. Chust. 2009. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological modeling* **220**: 556-567.

- Gardner, T.A., I.M. Coté, J.A. Gill, A. Grant & A.R. Watkinson. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long term decline. *Ecology* **86(1)**: 174-184.
- Giles, J., A.T. Peterson & A. Almeida. 2011. Ecology and geography of plague transmission areas in northeastern Brazil. *PLoS neglected tropical diseases* **5(1)**: e925. doi:10.1371/journal.pntd.0000925.
- Glynn, P.W. & L. D´Croz. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño- coincident coral mortality. *Coral reefs* **8**: 181-191.
- Glynn, P.W., J.L. Maté, A. Baker & M.O. Calderón. 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 el Niño-Southern oscillation event: spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982-1983 event. *Bulletin of marine science* **69(1)**: 79-109.
- Gómez de Segura, A., P.S. Hammond, A. Cañadas & J.A. Raga. 2007. Comparing cetacean abundance estimates derived from spatial models and design-based line transect methods. *Marine ecology progress series* **329**: 289-299.
- Granja-Fernández, M.R. & R.A. López-Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de biología tropical* **56 (3)**: 1179-1187.
- Graham, N.A.J., S.K. Wilson, S. Jennings, N.V.C. Polunin & J.P. Bijoux. 2006. Dynamic fragility of oceanic coral reefs ecosystems. *PNAS* **103(22)**: 8425-8429.
- Greenstein B.J. & J.M. Pandolfi. 2008. Escaping the heat: range shifts of reef coral taxa in coastal Western Australia. *Global change biology* **14**: 513-528.
- Grinnell, J. 1917. Field test of theories concerning distributional control. *The American naturalist* **51(602)**: 115-128.
- Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* **5(3)**: 225-229.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modeling* **135**: 147-186.
- Guisan, A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* **8 (9)**: 993-1009.

- Hendrickx, M.E. 1995. Introducción. Consideraciones generales sobre el área. En: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. (Eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro oriental. Volumen I. Plantas e invertebrados. Roma. 1-646 p.
- Helmuth, B., N. Mieszkowska, P. Moore & S.J. Hawkins. 2006. Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **37**: 373-404.
- Hermosilla, C., F. Rocha & V.D. Valavanis. 2011. Assessing *Octopus vulgaris* distribution using presence-only model methods. *Hydrobiologia* **670**: 35-47.
- Hirzel, A.H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2002. Ecological Niche Factor Analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology* **83(7)**: 2027-2036.
- Hirzel, A.H., G. Le Lay, V. Helfer, C. Randin & A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological modeling* **199**: 142-152.
- Hirzel, A.H. & G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modeling and niche theory. *Journal of applied ecology* **45**: 1372-1381.
- Howell, K.L., R. Holt, I. Pulido-Endrino & H. Stewart. 2011. When the species is also a habitat: comparing the predictively modeled distributions of *Lophelia pertusa* and the reef habitat it forms. *Biological conservation* **144**: 2656-2665.
- Hughes, T.P., M.J. Rodrigues, D.R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L. McCook, N. Moltschanowskyj, M.S. Pratchett, R.S. Steneck & B. Willis. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current biology* **17**: 360-365.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology **22(2)**: 415-427.
- IPCC, 1997. Implicaciones de las propuestas de limitación de emisiones de CO₂. Documento preparado bajo los auspicios del Grupo de Trabajo I del IPCC. Houghton, J.T., L.G. Meira-Filho, D.J. Griggs & M. Noguer.

- Johnson, C.J., S.E. Nielsen, E.H. Merrill, T.L. McDonald & M.S. Boyce. 2006. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of wildlife management* **70 (2)**: 347-357.
- Joyner, T.A., L. Lukhnova, Y. Pazilov, G. Temiralyeva, M.E. Hugh-Jones, A. Aikimbayev & J.K. Blackburn. 2010. Modeling the potential distribution of *Bacillus anthracis* under multiple climate change scenarios for Kazakhstan. *PLoS ONE* **5(3)**: e9596. doi:10.1371/journal.pone.0009596.
- Kaschner, K., R. Watson, A.W. Trites & D. Pauly. 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (RES) model. *Marine ecology progress series* **316**: 285-310.
- Keller, B.D., D.F. Gleason, E. McLeod, C.M. Woodley, S. Airamé, B.D. Causey, A.M. Friedlander, R. Grober-Dunsmore, J.E. Johnson, S.L. Miller & R.S. Steneck. 2009. Climate change, coral reef ecosystems, and management options for marine protected areas. *Environmental management* **44**: 1069-1088.
- Kleypas, J.A., J.W. McManus & L.A.B. Meñez. 1999a. Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American zoologist* **39**: 146-159.
- Kleypas, J.A. R.W. Buddemeier, D. Archer, J.P. Gattuso, C. Langdon & B.N. Opdyke. 1999b. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science* **284 (118)**: DOI: 10.1126/science.284.5411.118.
- Kleypas, J.A. & K.K. Yates. 2009. Coral reefs and ocean acidification. *Oceanography* **22(4)**: 108-117.
- Kuffner, I.B., L.J. Walters, M.A. Becerro, V.J. Paul, R. Ritson-Williams & K.S. Beach. 2006. Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Marine ecology progress series* **323**: 107-117.
- Kumar, P. 2012. Assessment of impact of climate change on *Rhododendrons* in Sikkim Himalayas using Maxent modeling: limitations and challenges. *Biodiversity and conservation* **21(5)**: 1251-1266.
- Leathwick, J., A. Moilanen, M. Francis, J. Elith, P. Taylor, K. Julian, T. Hastie & C. Duffy. 2008. *Conservation letters* **1**: 91-102.

- Lee, K., L.T. Tong, F.J. Millero, C.L. Sabine, A.G. Dickson, C. Goyet, G. Park, R. Wanninkhof, R.A. Feely & R.M. Key. 2006. Global relationships of total alkalinity with salinity and temperature in surface waters of the world's oceans. *Geophysical research letters* **33**: L19605.
- Leverette, T.L. & A. Metaxas. 2005. Predicting habitat for two species of deep-water coral on the Canadian Atlantic continental shelf and slope. En: Freiwald, A. & J.M. Roberts (Eds.), 2005. Cold-water corals and ecosystems. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, pp 467-479.
- Levy, J.S. & N.C. Ban. 2013. A method for incorporating climate change modeling into marine conservation planning: an Indo-west Pacific example. *Marine policy* **38**: 16-24.
- Lima, F.P., P.A. Ribeiro, N. Queiroz, R. Xavier, P. Tarroso, S.J. Hawkins & A.M. Santos. 2007. Modelling past and present geographical distribution of the marine gastropod *Patella rustica* as a tool for exploring responses to environmental change. *Global change biology* **13**: 2065-2077.
- Lobo, J.M., A. Jiménez-Valverde & R. Real. 2007. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global ecology and biogeography*. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x.
- Louazo, M., K.D. Hyrenbach, J.M. Arcos, P. Abelló, L.G. de Sola & D. Oro. 2006. Oceanographic habitat of an endangered mediterranean procellariiform: implications for marine protected areas. *Ecological applications* **16(5)**: 1683-1695.
- Louazo, M., J. Bécares, B. Rodríguez, K.D. Hyrenbach, A. Ruiz & J.M. Arcos. 2009. Combining vessel-based surveys and tracking data to identify key areas for seabirds. *Marine ecology progress series* **391**: 183-197.
- Månsson, J., N. Bunnefeld, H. Andrén & G. Ericsson. 2012. Spatial and temporal predictions of moose winter distribution. *Oecologia* DOI: 10.1007/s00442-012-2305-0.
- Marín-Togo, M.C., T.C. Monterrubio-Rico, K. Renton, Y. Rubio-Rocha, C. Macías-Caballero, J.M. Ortega-Rodríguez & R. Cancino-Murillo. 2012. Reduced current distribution of Psittacidae on the Mexican Pacific coast: potential impacts of habitat loss and capture for trade. *Biodiversity and conservation* **21 (2)**: 451-473.

- Marsh, L.M. 1992. The occurrence and growth of *Acropora* in extra-tropical waters off Perth, Western Australia. Proceedings of the seventh international coral reef symposium, Guam, Vol. 2.
- Marshall, P. & H. Schuttenberg. 2007. Reef manager's guide to coral bleaching. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Australia; National Oceanic and Atmospheric Administration, Rockville, MD. 178 pp.
- Martínez-Meyer, E., A.T. Peterson y W.W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global ecology and biogeography* **13**: 305-324.
- Mateo, R.G., Á.M. Felicísimo & J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural* **84**: 217-240.
- Maxwell, D.L., V. Stelzenmüller, P.D. Eastwood, S.I. Rogers. 2009. Modeling the spatial distribution of plaice (*Pleuronectes platessa*), sole (*Solea solea*) and thornback ray (*Raja vlavata*) in UK waters for marine management and planning. *Journal of sea research* **64(4)**: 258-267.
- Maynard, J.A., P.A. Marshall, J.E. Johnson & S. Harman. 2010. Building resilience into practical conservation: identifying local management responses to global climate change in the southern Great Barrier Reef. *Coral reefs* **29**: 381-391.
- Maynard, J.A., K.R.N. Anthony, C.D. Harvell, M.A. Burgman, R. Beeden, H. Sweatman, S.F. Heron, J.B. Lamb & B.L. Willis. 2011. Predicting outbreaks of a climate-driven coral disease in the Great Barrier Reef. *Coral reefs* **30**: 485-495.
- McCook, L.J., G.R. Almany, M.L. Berumen, J.C. Day, A.L. Green, G.P. Jones, J.M. Leis, S. Planes, G.R. Russ, P.F. Sale & S.R. Thorrold. 2009. Management under uncertainty: guide-lines for incorporating connectivity into protection of coral reefs. *Coral reefs* **28**: 353-366.
- McLeod, E., R. Salm, A. Green & J. Almany. 2009. Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Frontiers in ecology and the environment* **7**, doi:10.1890/070211.
- Milesi, F.A. & J. Lopez de Casenave. 2005. El concepto de nicho en ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología austral* **15**: 131-148.

- Miller, R.J., A.J. Adams, N.B. Ogden, J.C. Ogden & J.P. Ebersole. 2003. *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral reefs* **22**:181-187.
- Miloslavich, P., L.M. Díaz, E. Klein, J.J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J.J. Cruz-Motta, E. Weil, J. Cortés, A.C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata, A. Martín, J. Castillo, A. Kazandjian & M. Ortiz. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PLoS ONE* **5(8)**: e11916. doi:10.1371/journal.pone.0011916.
- Moberg, F. & C. Folke. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics* **29**: 215-233.
- Panigada, S., M. Zanardelli, M. MacKenzie, C. Donovan, F. Mélin & P.S. Hammond. 2008. Modelling habitat preferences for fin whales and striped dolphins in the Pelagos Sanctuary (Western Mediterranean Sea) with physiographic and remote sensing variables. *Remote sensing of environment* **112**: 3400-3412.
- Parmesan, C. & G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **37**: 637- 669.
- Pearman, P.B., A. Guisan, O. Broennimann & C.F. Randin. 2007. Niche dynamics in space and time. *Trends in ecology and evolution* **23(3)**: 149-158.
- Peterson, A.T., J. Soberón & V. Sánchez-Cordero. 1999. Niches in evolutionary time. *Science* **285**: 1265-1267.
- Peterson, A.T. & D.A. Vieglais. 2001. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformation attack a pressing problem. *BioScience* **51 (5)**: 363-371.
- Peterson, A.T. & R.D. Holt. 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology letters* **6 (8)**: 774-782.
- Peterson, A.T., E. Martinez-Meyer & C. González-Salazar. 2004. Reconstructing the pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and distributions* **10**: 237-246.

- Peterson, T.A., V. Sánchez-Cordero, C.B. Beard & J.M. Ramsey. 2002. Ecological niche modeling and potential reservoirs for chagas disease, Mexico. *Emerging infectious diseases* **8(7)**: 662- 667.
- Peterson, T.A., J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M.B. Araújo (Eds.). 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, 314 pp.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological modeling* **190**: 231-259.
- Phillips, S.J. & M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**: 161-175.
- Pittman, S.J. & K.A. Brown. 2011. Multi-scale approach for predicting fish species distributions across coral reef seascapes. *PLoS ONE* **6(5)**: e20583.doi: 10.1371/journal.pone.0020583.
- Precht, W.F. & R.B. Aronson. 2004. Climate flickers and range shifts of reef corals. *Frontiers in ecology and the environment* **2(6)**: 307-314.
- Randall, C.J. & A.M. Szmant. 2009. Elevated temperature affects development, survivorship, and settlement of the elkhorn coral, *Acropora palmata* (Lamarck 1816). *The biological bulletin* **217**: 269-282.
- Rapacciuolo, G., D.B. Roy, S. Gillings, R. Fox, K. Walker & A. Purvis. 2012. Climatic associations of British species distributions show good transferability in time but low predictive accuracy for range changes. *PLoS ONE* **7(7)**: doi:10.1371/journal.pone.0040212.
- Redfern, J.V., M.C. Ferguson, E.A. Becker, K.D. Hyrenbach, C. Good, J. Barlow, K. Kaschner, M.F. Baumgartner, K.A. Forney, L.T. Ballance, P. Fauchald, P. Halpin, T. Hamazaki, A.J. Pershing, S.S. Qian, A. Read, S.B. Reilly, L. Torres & F. Werner. 2006. Techniques for cetacean –habitat modeling. *Marine ecology progress series* **310**: 271-295.
- Reiss, H., S. Cunze, K. König, H. Neumann & I. Kröncke. 2011. Species distribution modeling of marine benthos: a North Sea case study. *Marine ecology progress series* **442**: 71-86.

- Renwick, A.R., D. Massimino, S.E. Newson, D.E. Chamberlain, J.W. Pearce-Higgins & A. Johnston. 2012. Modeling changes in species' abundance in response to projected climate change. *Diversity and distributions* **18 (1-2)**: 121-132.
- Salazar-Vallejo, S.I. 2000. Biogeografía marina del Gran Caribe. *Interciencia* **25(1)**: 7-12.
- Sato, Y., D.G. Bourne & B.L. Willis. 2011. Effects of temperature and light on the progression of black band disease on the reef coral, *Montipora hispida*. *Coral reefs* **30**: 753-761.
- Scotts, D. & M. Drielsma. 2003. Developing landscape frameworks for regional conservation planning: an approach integrating fauna spatial distribution and ecological principles. *Pacific conservation biology*, **8**: 193-200.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal* **27**: 379-423, 623-656.
- Sheppard, C.R.C., S.K. Davy & G.M. Pilling. 2009. The biology of coral reefs. Oxford university press, N.Y. 339 pp.
- Skov, H., E. Humphreys, S. Garthe, K. Geitner, D. Grémillet, K.C. Hamer, J. Hennenke, H. Parner & Sarah Wanless. 2007. Application of habitat suitability modeling to tracking data of marine animals as a mean of analyzing their feeding habitats. *Ecological modeling* **212**: 504-512.
- Soberón, J. & A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity informatics* **2**: 1-10.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters* **10 (12)**: 1115-1123.
- Stockwell, D. & D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Geographical information science* **13 (2)**: 143-158.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* **240**: 1285-1293.
- Tittensor, D.P., A.R. Baco, P.E. Brewin, M.R. Clark, M. Consalvey, J. Hall-Spencer, A.A. Rowden, T. Schlacher, K.I. Stocks & A.D. Rogers. 2009. Predicting

- global habitat suitability for stony corals on seamounts. *Journal of biogeography* **36**: 1111-1128.
- Torres, L.G., P.E. Rosel, C. D'Agrosa & A.J. Read. 2003. Improving management of overlapping bottlenose dolphin ecotypes through spatial analysis and genetics. *Marine mammal science* **19(3)**: 502-514.
- Torres, L.G., A.J. Read & P. Halpin. 2008. Fine-scale habitat modeling of a top marine predator: do prey data improve predictive capacity? *Ecological applications* **18 (7)**: 1702-1717.
- Turley, C. & J.P. Gattuso. 2012. Future biological ecosystem impacts of ocean acidification and their socioeconomic-policy implications. *Current opinion in environmental sustainability* **4**: 278-286.
- Valavanis, V.D., S. Georgakarakos, A. Kapantagakis, A. Palialexis & I. Katara. 2004. A GIS environmental modeling approach to essential fish habitat designation. *Ecological modeling* **178**: 417-427.
- Valavanis, V.D., G.J. Pierce, A.F. Zuur, A. Palialexis, A. Saveliev, I. Katara & J. Wang. 2008. Modelling of essential fish habitat based on remote sensing, spatial analysis and GIS. *Hydrobiologia* **612**: 5-20.
- Valle, M., Á. Borja, G. Chust, I. Galparsoro & J.M. Garmendia. 2011. Modelling suitable estuarine habitats for *Zostera noltii*, using Ecological Niche Factor Analysis and bathymetric LiDAR. *Estuarine, coastal and shelf science* **94**: 144-154.
- Vandermeer, J.H. 1972. Niche theory. *Annual review of ecology and systematics* **3**: 107- 132.
- Vargas-Ángel, B., J.D. Thomas & S.M. Hoke. 2003. High-latitude *Acropora cervicornis* thickets off Fort Lauderdale, Florida, USA. *Coral reefs* **22**: 465-473.
- Veron, J.E.N. 2008. Mass extinctions and ocean acidification: biological constraint on geological dilemmas. *Coral Reefs* **27**: 459-472.
- Veron, J.E.N. & J. Phinney. 2006. Corals and climate change: an introduction. En: Phinney, J.T., Hoegh-Guldberg, O. Kleypass, J., W. Skirving & A. Strong (Eds.). Coastal and estuarine studies. Coral reefs and climate change: science and management. American Geophysical Union, USA, 244 pp.

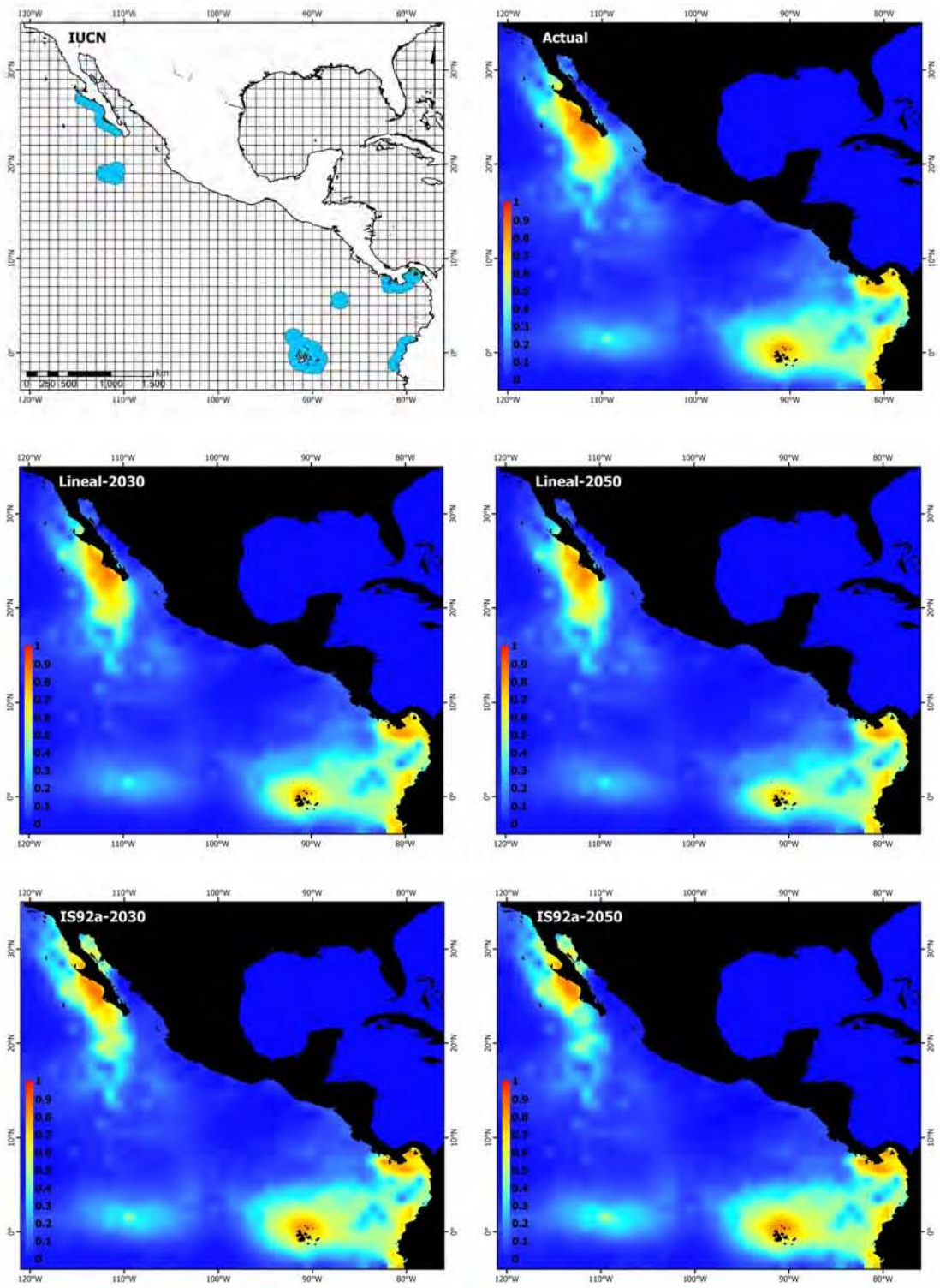
- Waterhouse, J., J. Brodie, S. Lewis & A. Mitchell. 2012. Quantifying the sources of pollutants in the Great Barrier Reef catchments and the relative risk to reef ecosystems. *Marine pollution bulletin* **65(4-9)**: 394-406.
- Westmacott, S., K. Teleki, S. Wells & J. West. 2000. Management of bleached and severely damaged coral reefs. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, vi+ 37pp.
- Weyer, K.M., D.R. Bush, A. Darzins & B.D. Willson. 2010. Theoretical maximum algal oil production. *Bioenergy research* **3**: 204-213.
- Wiens, J.J. & C.H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **36**:519-539.
- Wiley, E.O., K.M. McNyset, A.T. Peterson, C.R. Robins & A.M. Stewart. 2003. Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography* **16 (3)**: 120-127.
- Wooldridge, S.A. & T.J. Done. Improved water quality can ameliorate effects of climate change on corals. *Ecological applications* **19**: 1492-1499.
- Wooldridge, S.A., T.J. Done, C.R. Thomas, I.I. Gordon, P.A. Marshall & R.N. Jones. 2012. Safeguarding coastal coral communities on the central Great Barrier Reef (Australia) against climate change: realizable local and global actions. *Climatic change* **112**: 945-961.
- Yamano, H., K. Sugihara & K. Nomura. 2011. Rapid poleward range expansion of tropical reef corals in response to rising sea surface temperature. *Geophysical research letters* **38**: doi:10.1029/2010GL046474.
- Yara, Y., M. Vogt, M. Fujii, H. Yamano, C. Hauri, M. Steinacher, N. Gruber & Y. Yamanaka. 2012. Ocean acidification limits temperature-induced poleward expansion of coral habitats around Japan. *Biogeosciences discussions* **9**: 7165-7196.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* **292**: 686-693.
- Zozaya, E., L. Brotons & S. Saura. 2012. Recent fire history and connectivity patterns determine bird species distribution dynamics in landscapes dominated by land abandonment. *Landscape ecology* **27(2)**: 171-184.

ANEXO I

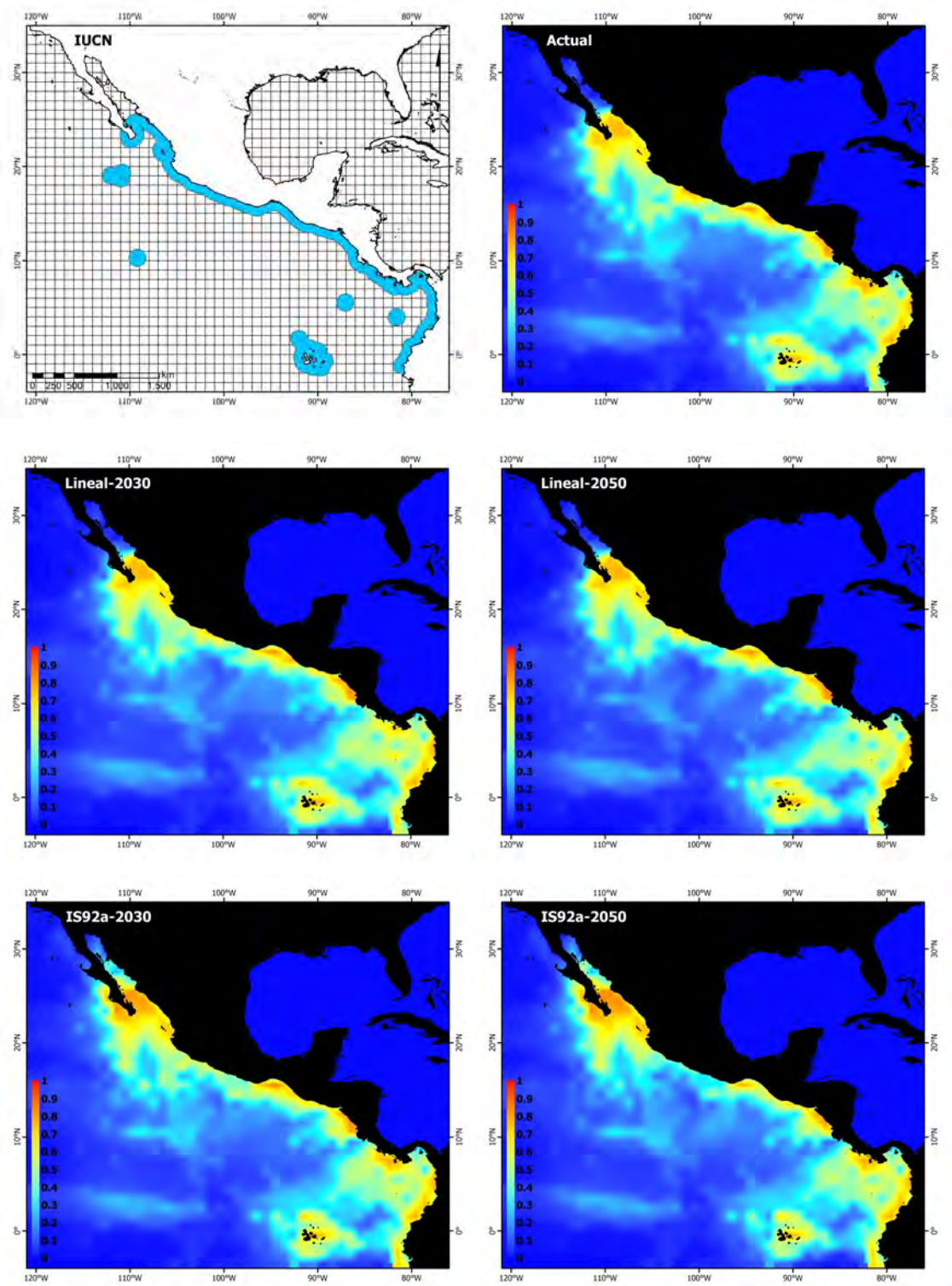
MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL ACTUAL Y FUTURA
PREDICHOS POR MAXENT PARA LOS ESCENARIOS IS92A Y LINEAL
EN SUS HORIZONTES 2030 Y 2050

Pacífico Oriental Tropical

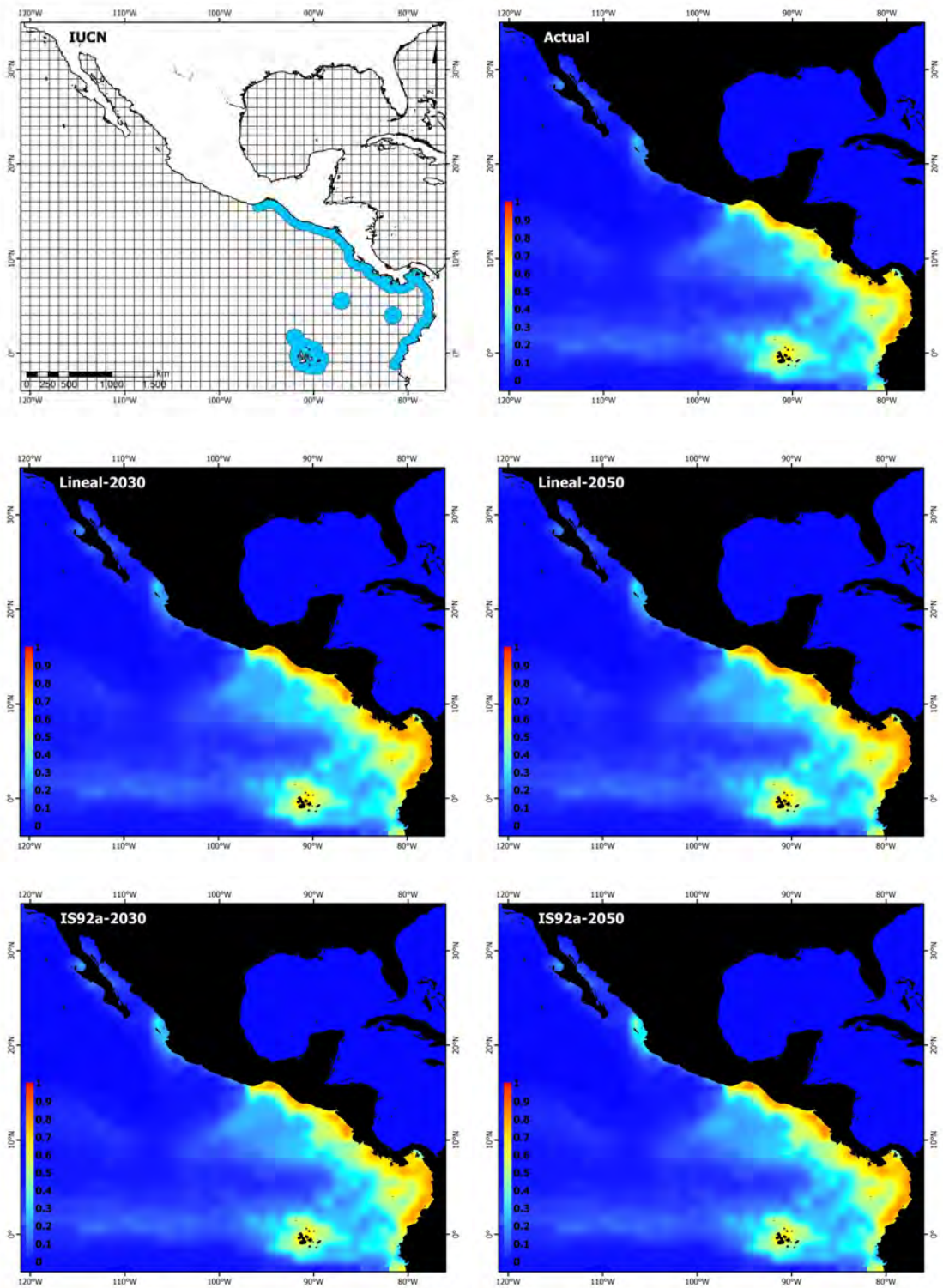
Fungia distorta Michelin, 1842



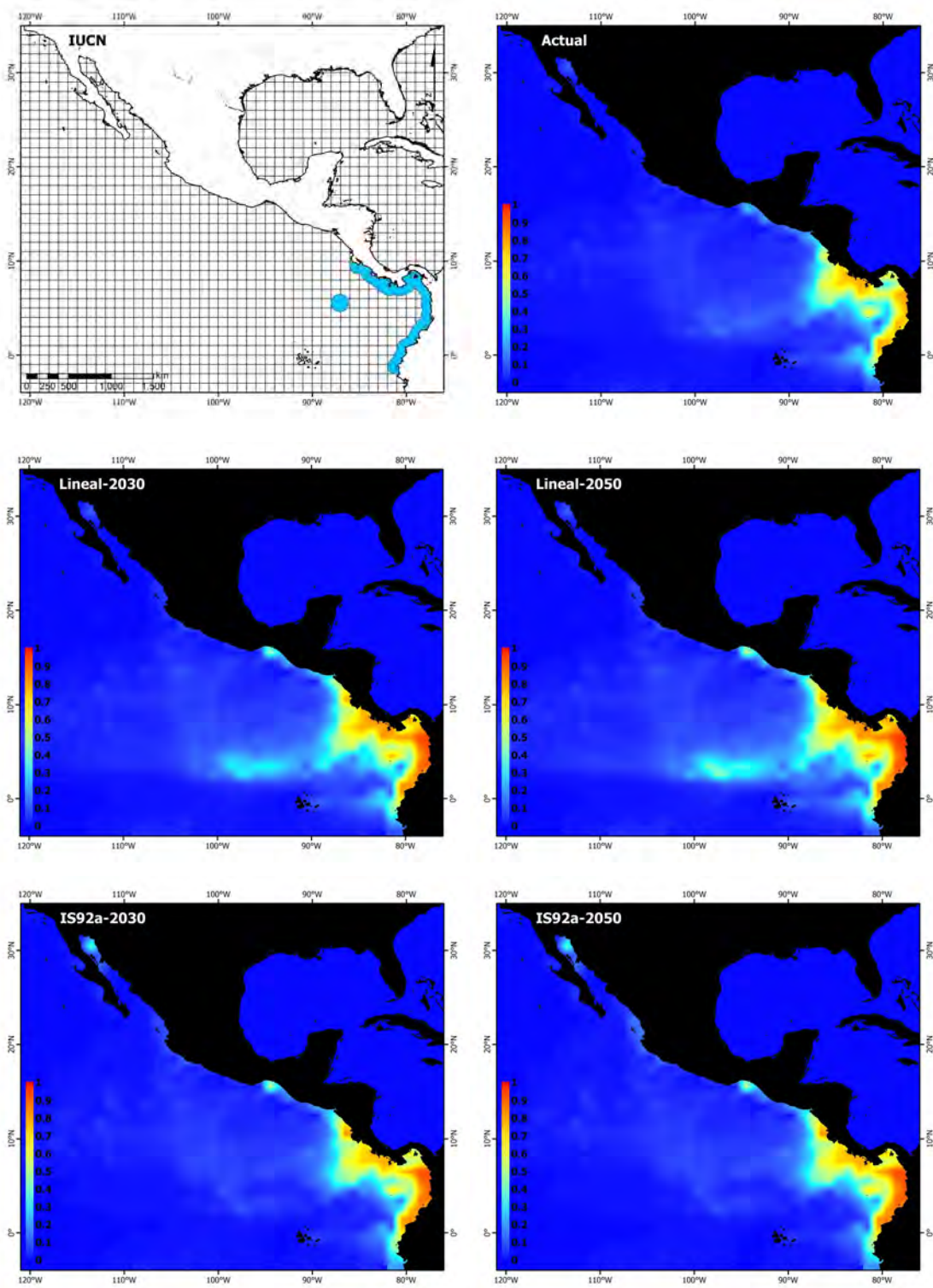
Gardineroseris planulata (Dana, 1846)



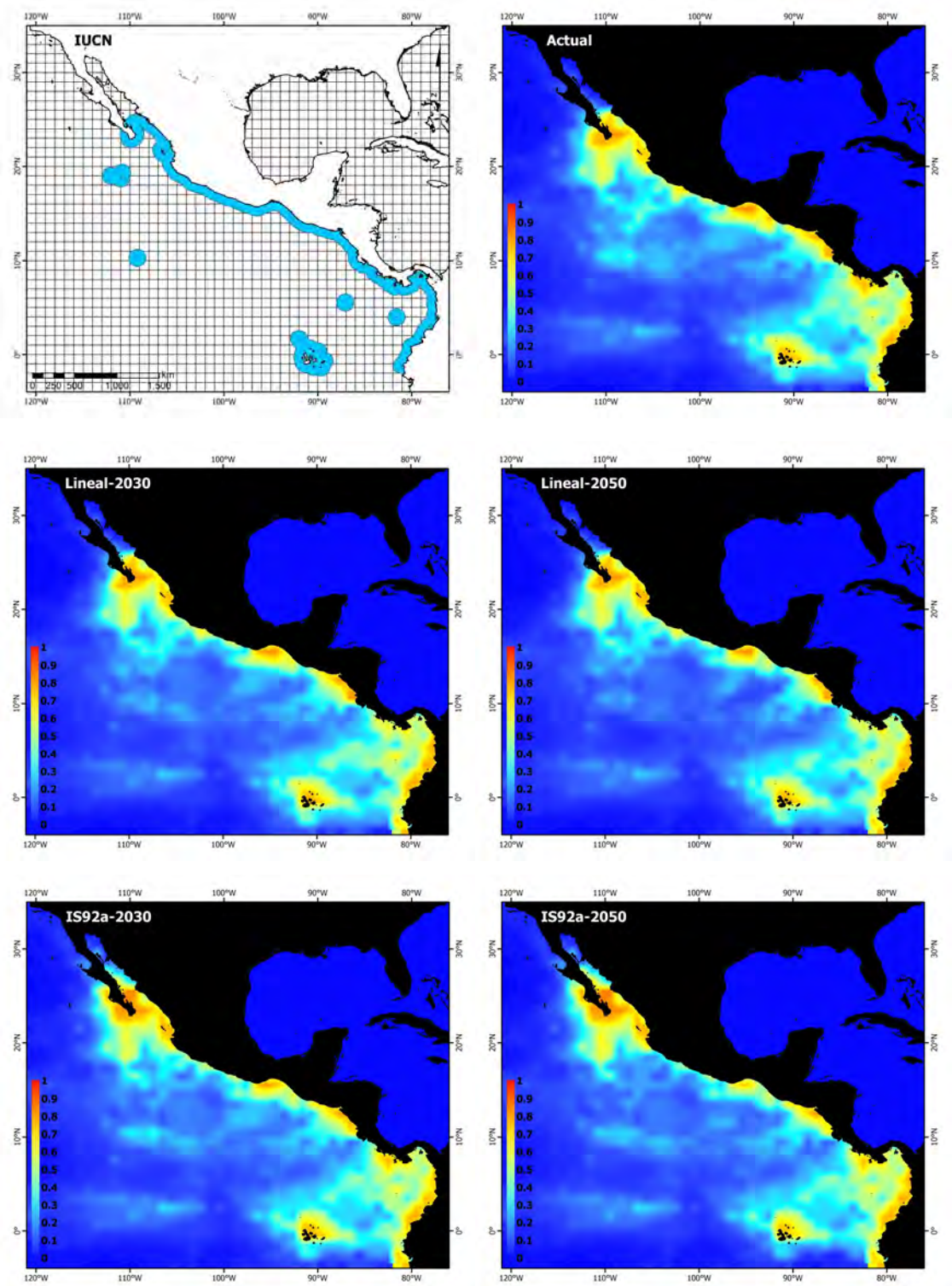
Leptoseris papyracea (Dana, 1846)



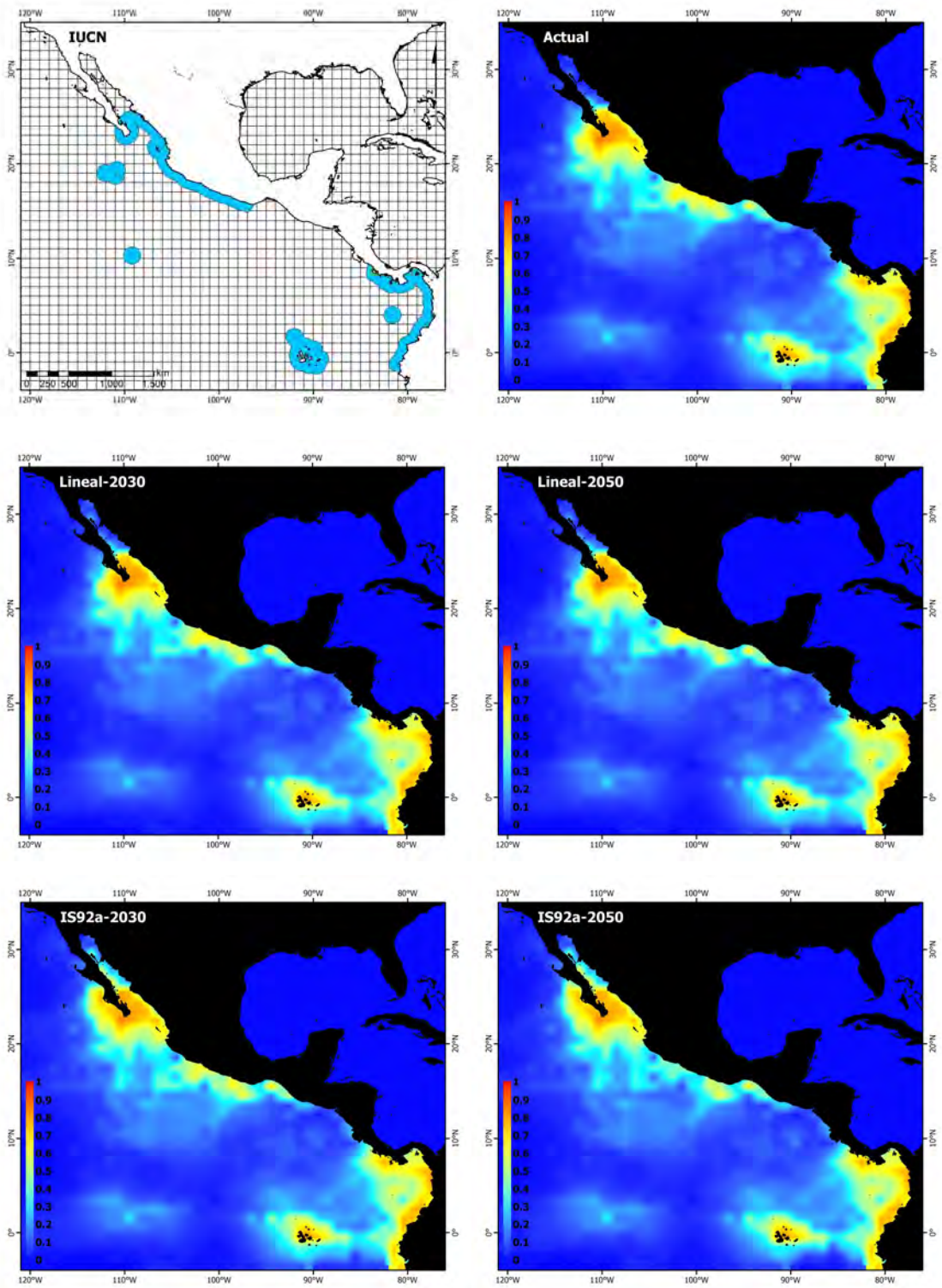
Pavona chiriquiensis Glyn, Mate & Stemann, 2001



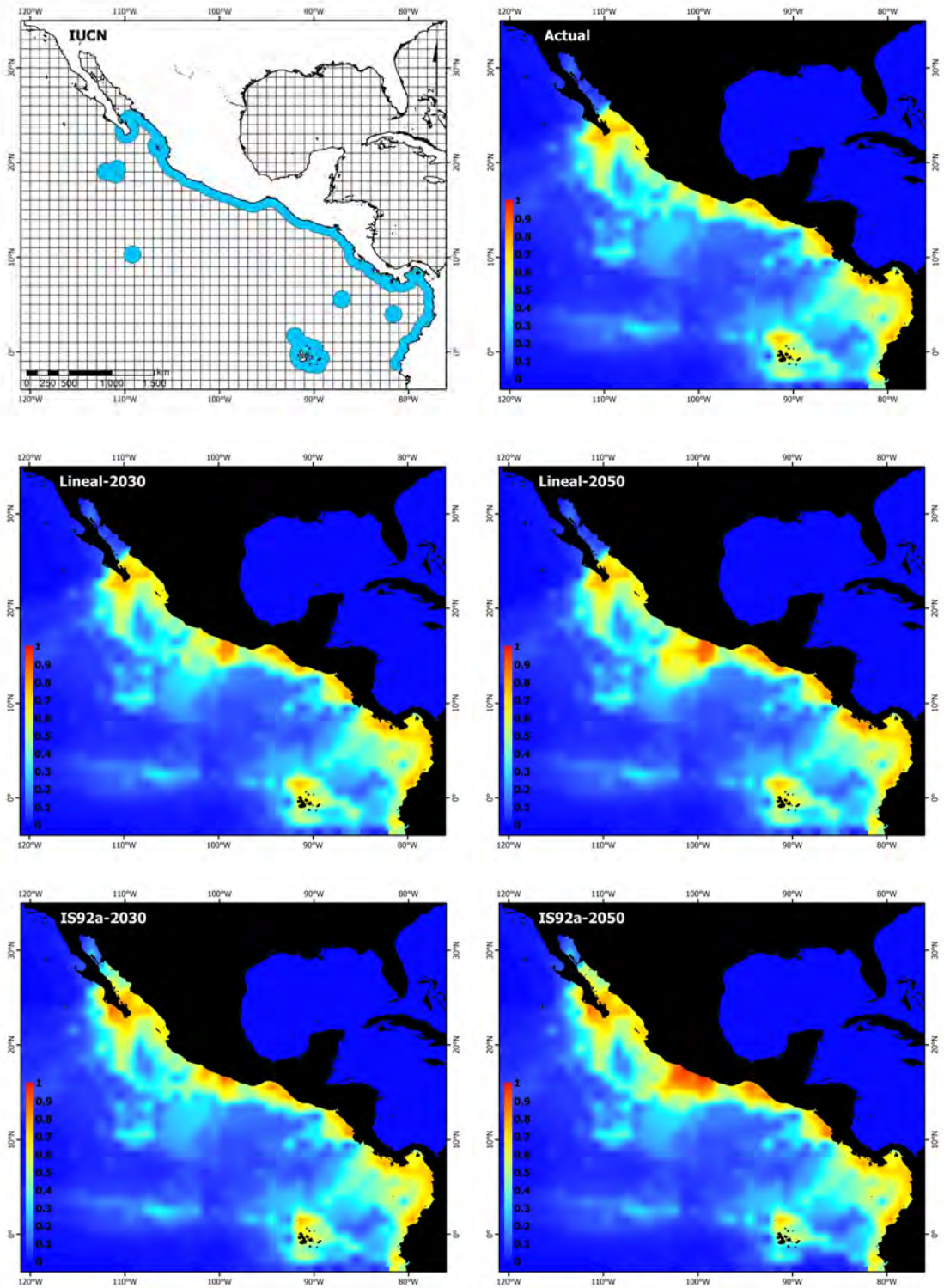
Pavona clavus (Dana, 1846)



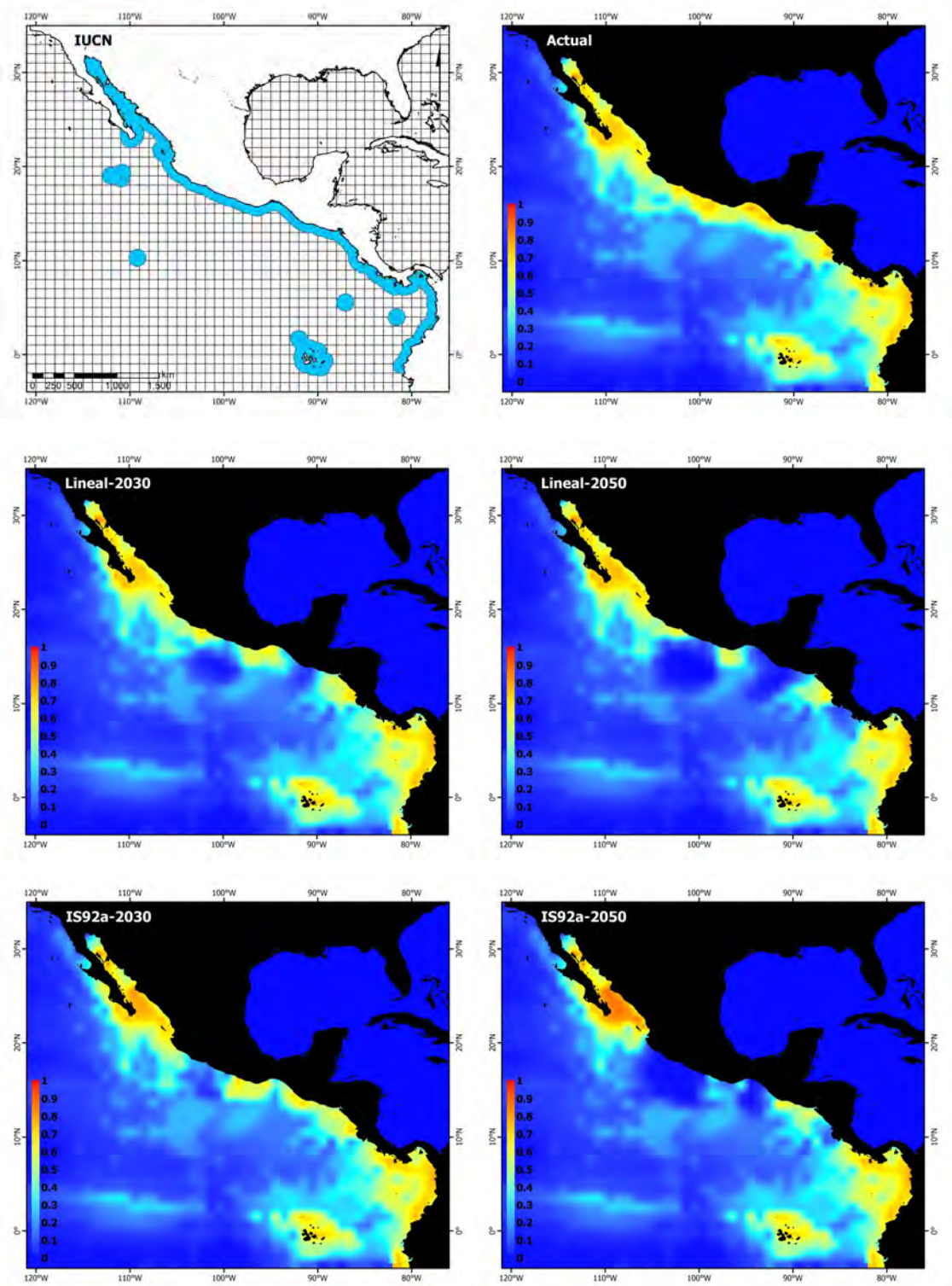
Pavona duerdeni Vaughan, 1907



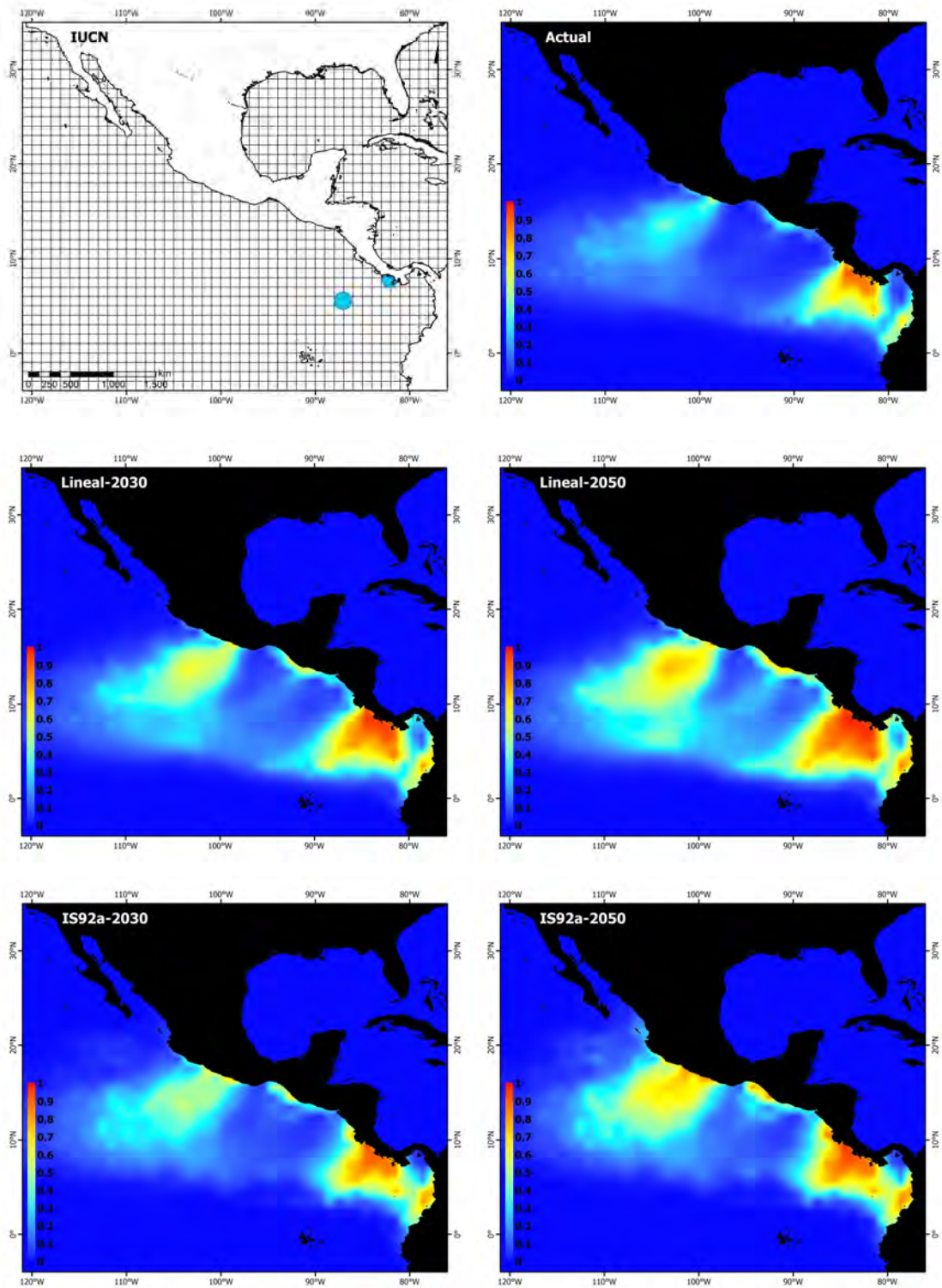
Pavona gigantea Verrill, 1896



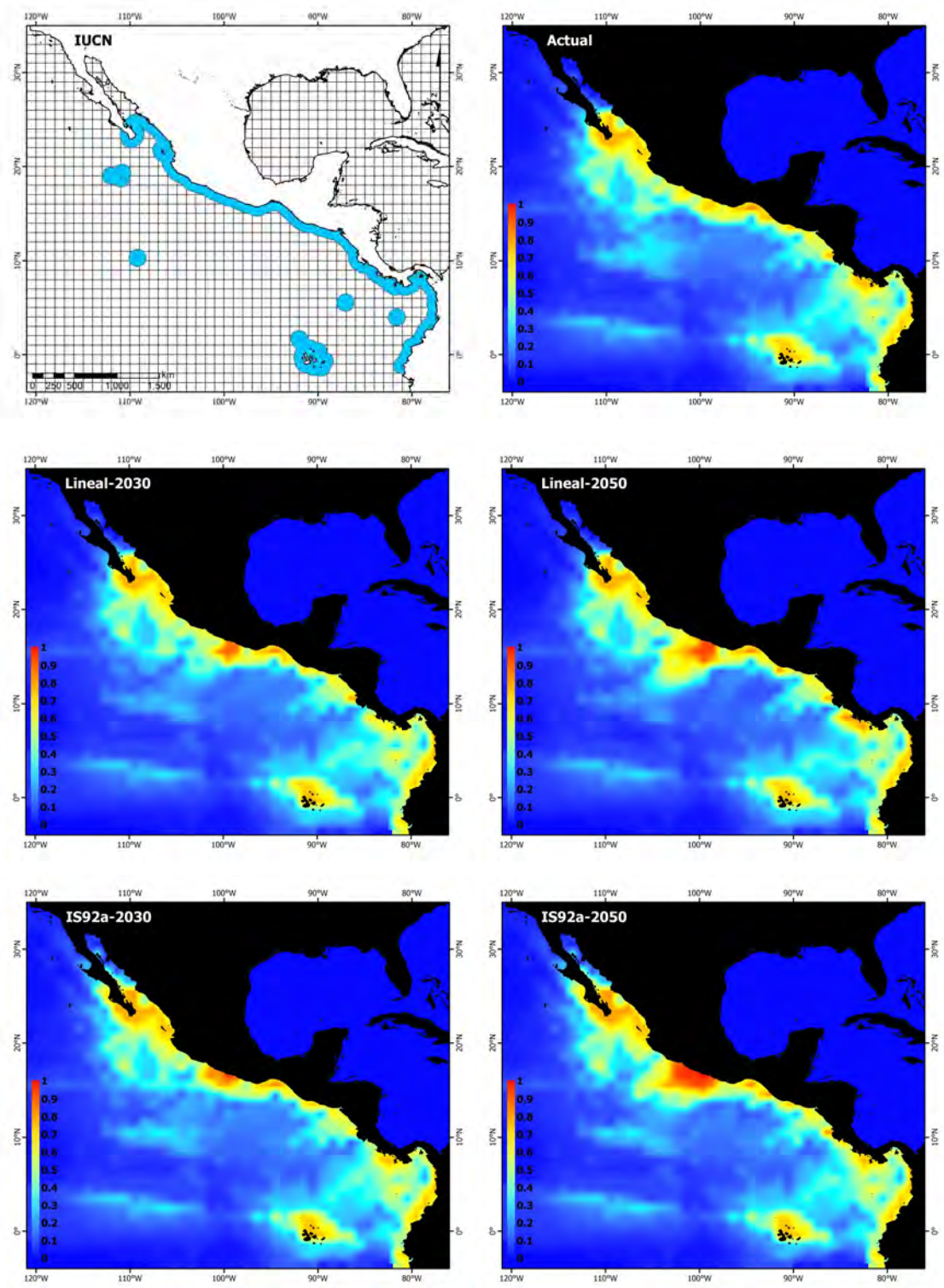
Pavona varians Verrill, 1864



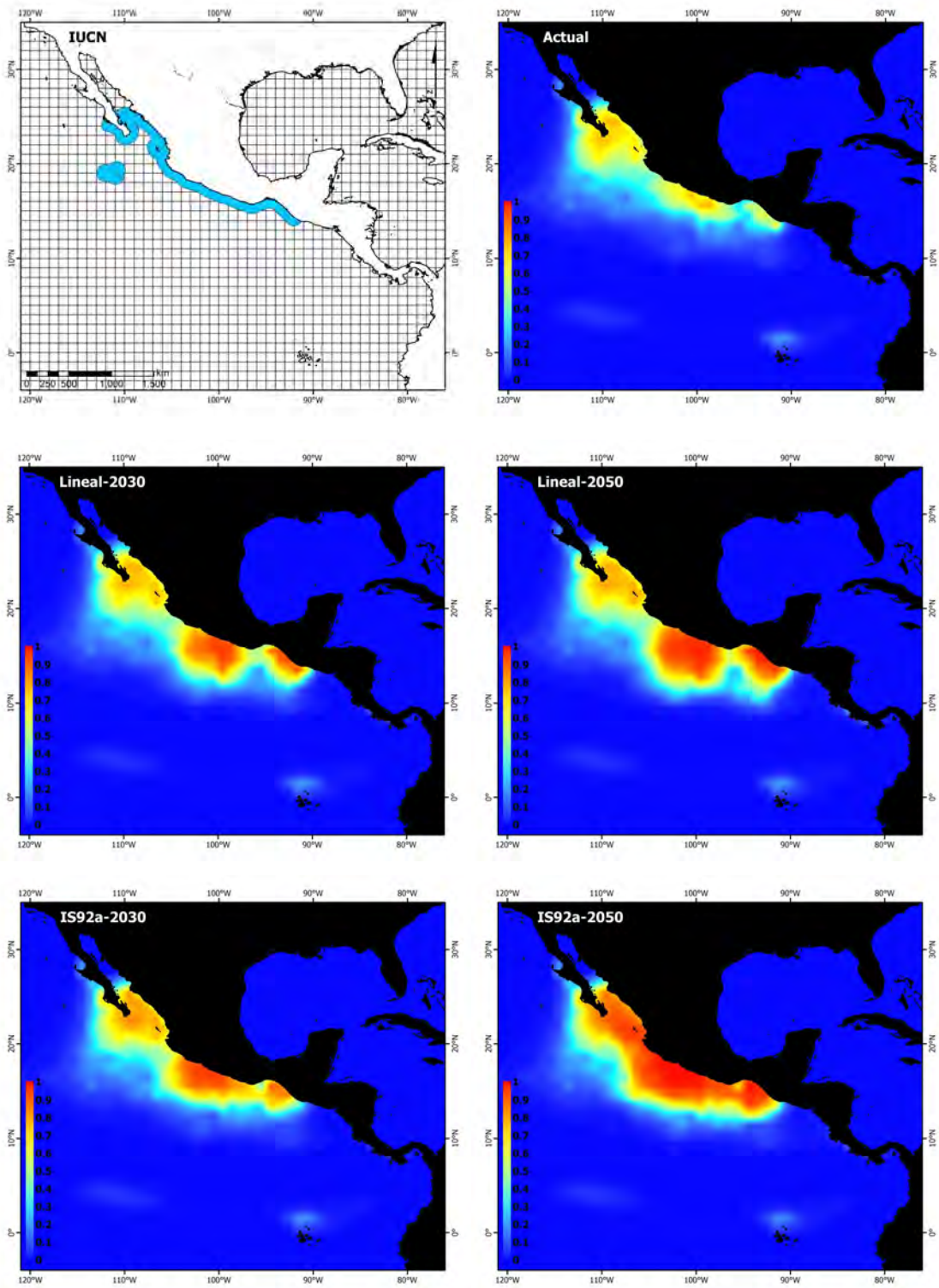
Pavona xarifae Scheer y Pillai, 1974



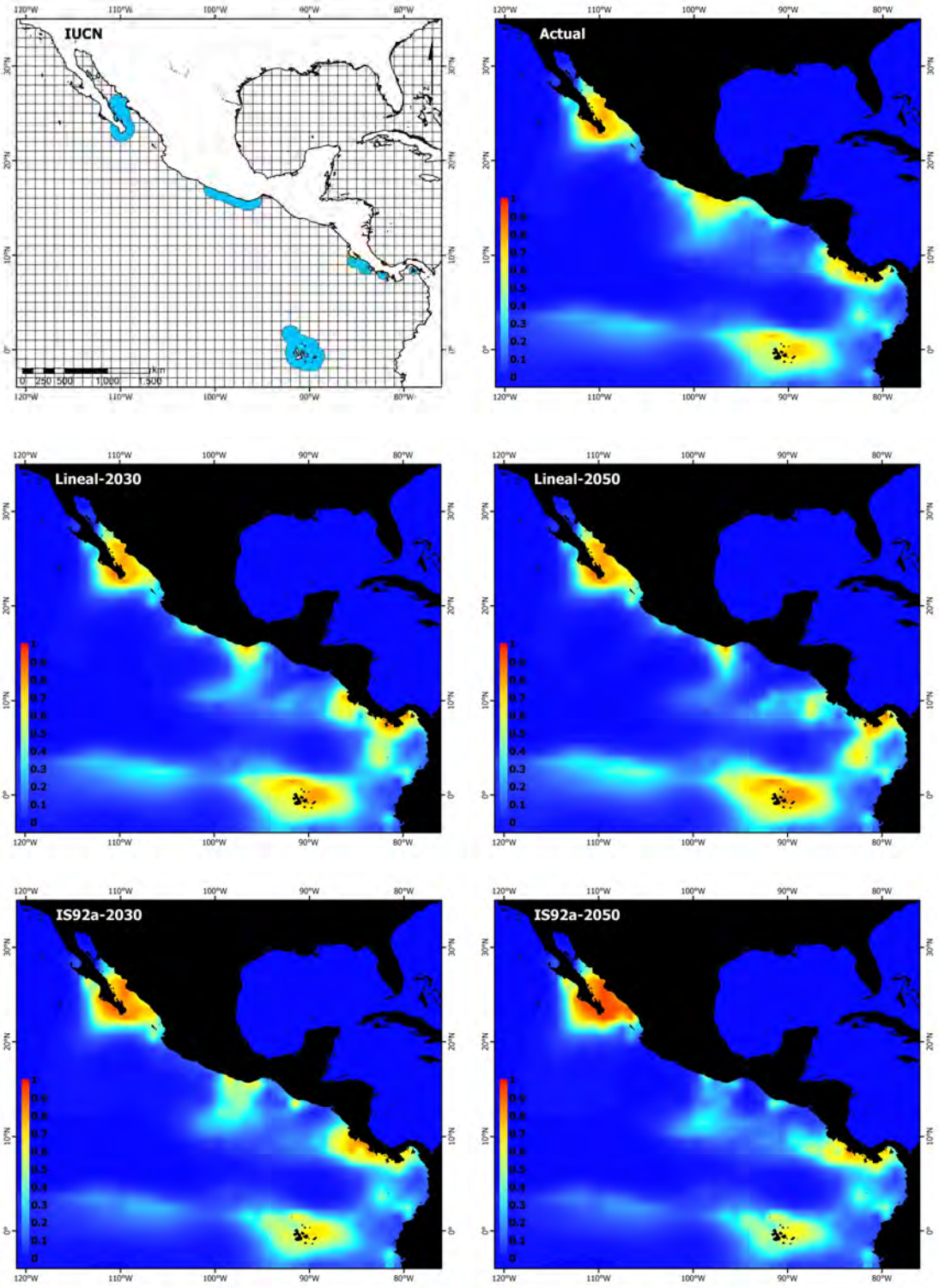
Pocillopora damicornis (Linnaeus, 1758)



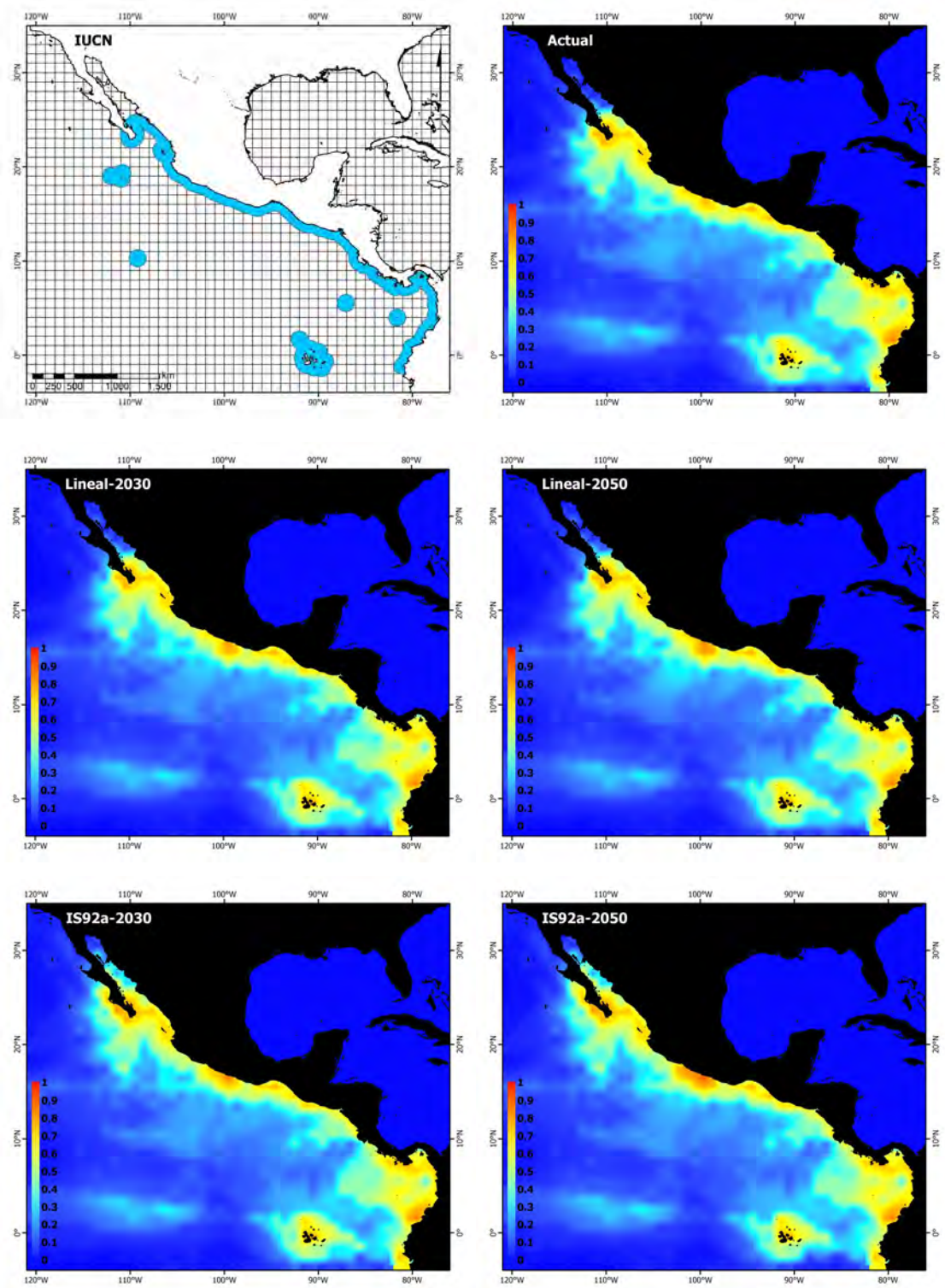
Pocillopora effusus Veron, 2000



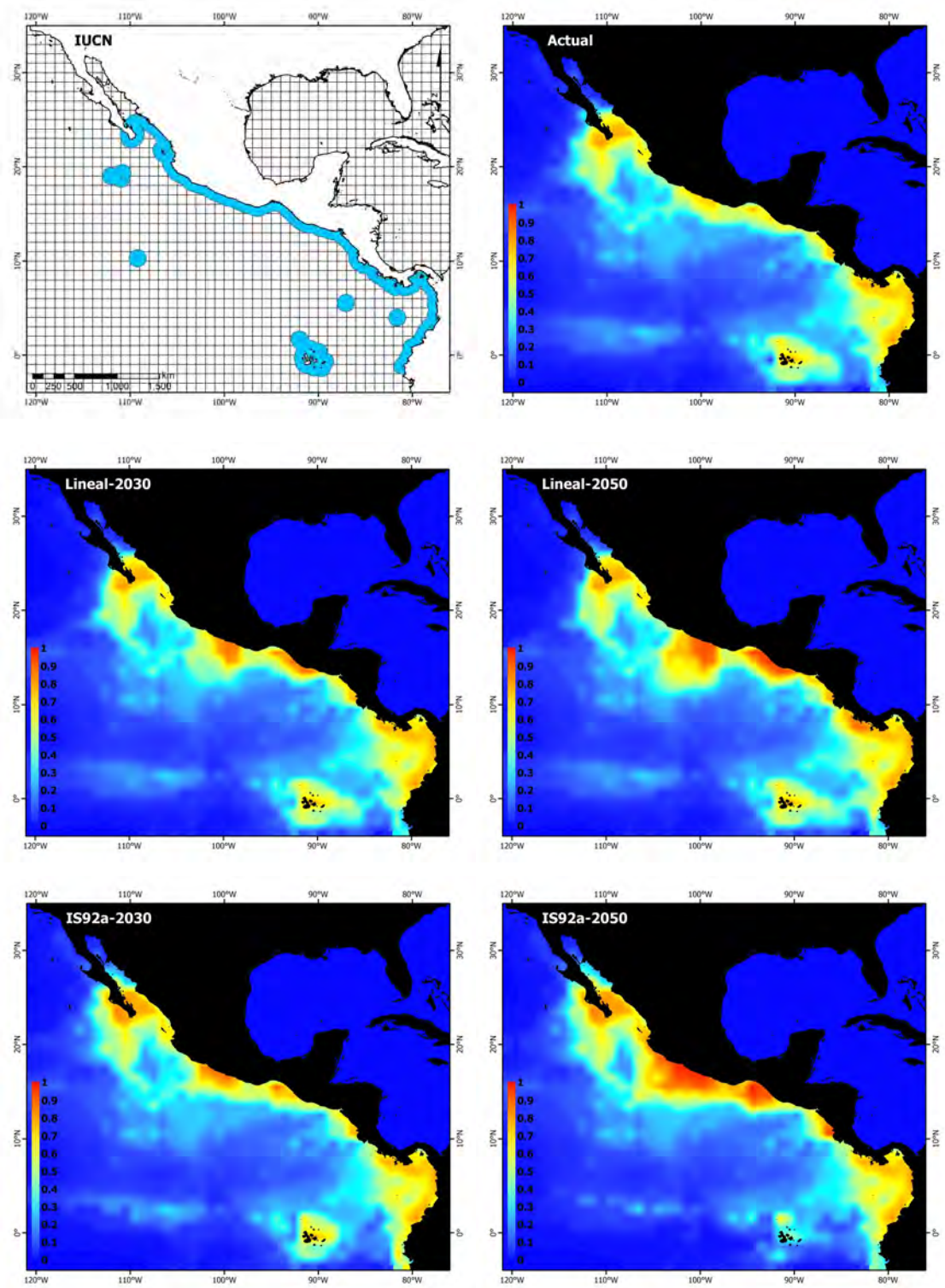
Pocillopora inflata Glynn, 1999



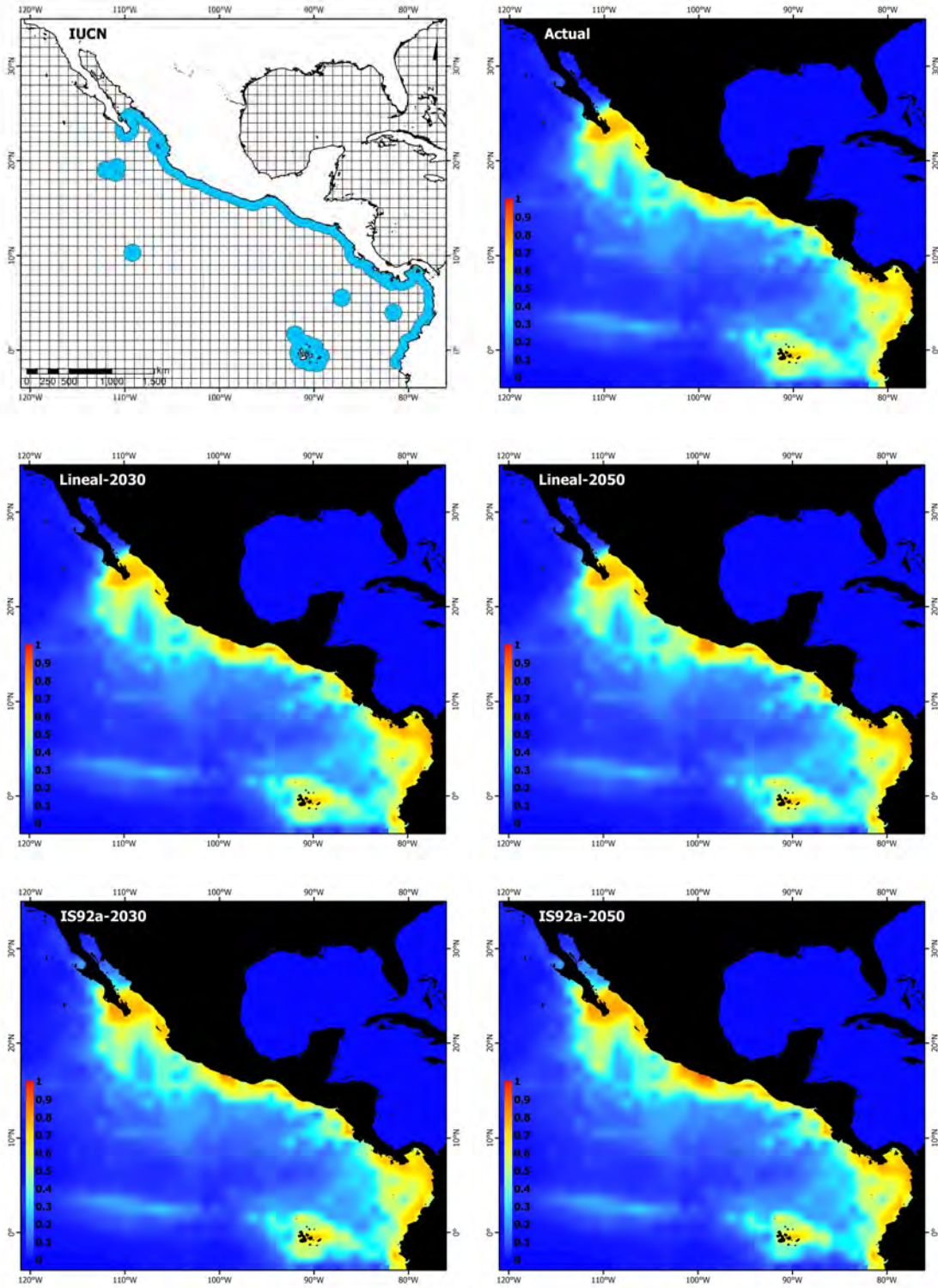
Pocillopora meandrina Dana, 1846



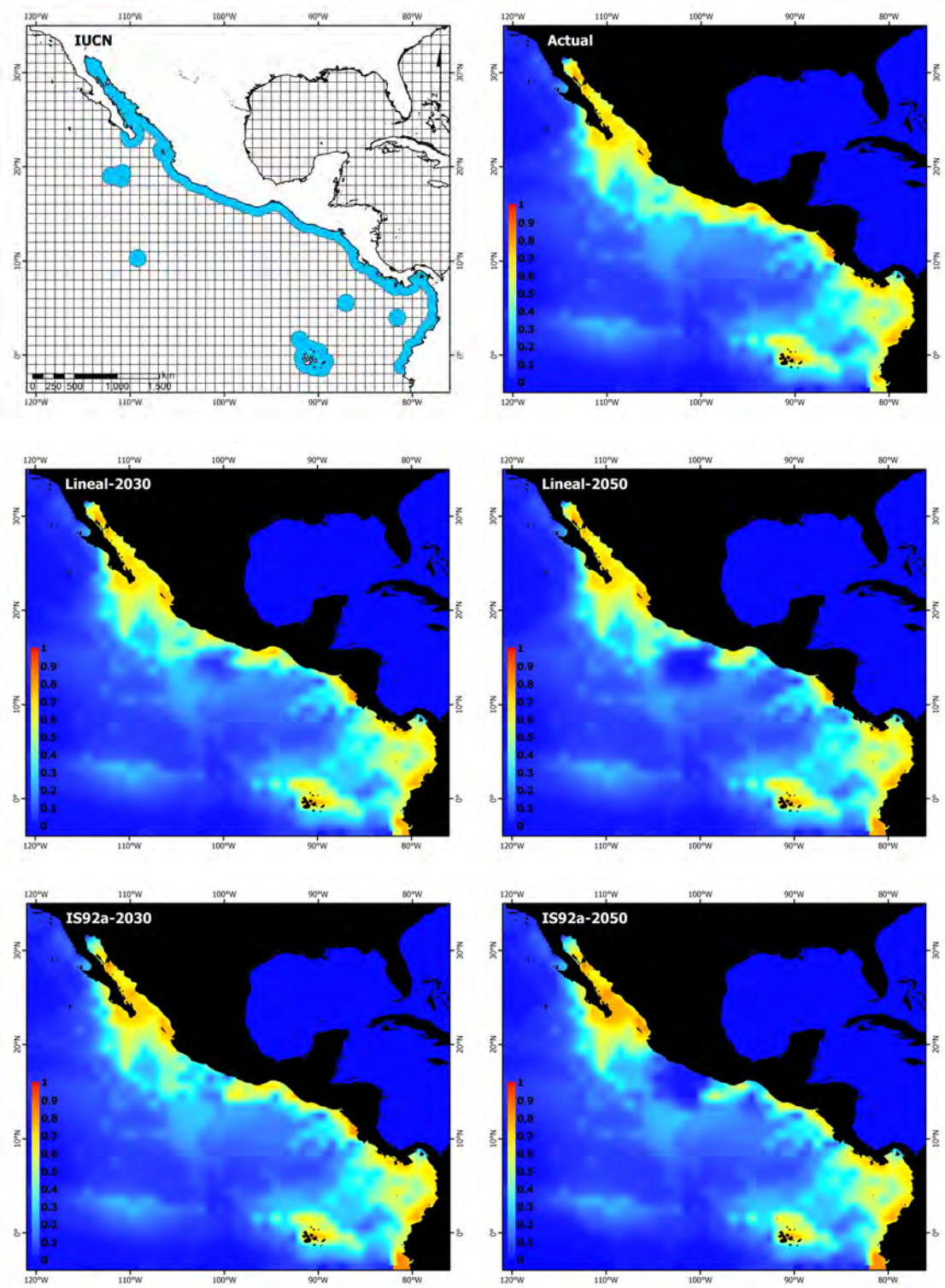
Pocillopora verrucosa (Ellis y Solander, 1786)



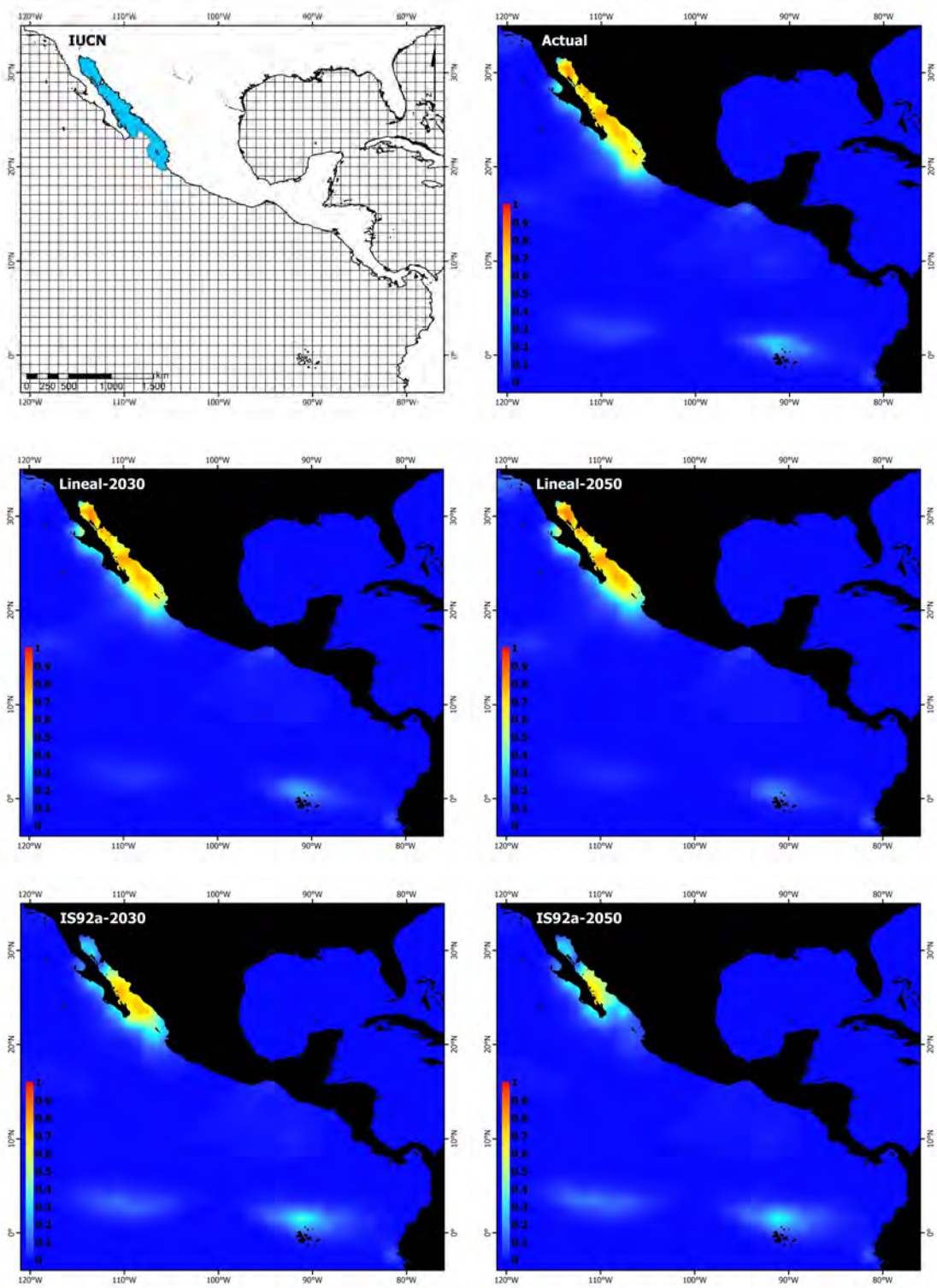
Porites lobata Dana, 1846



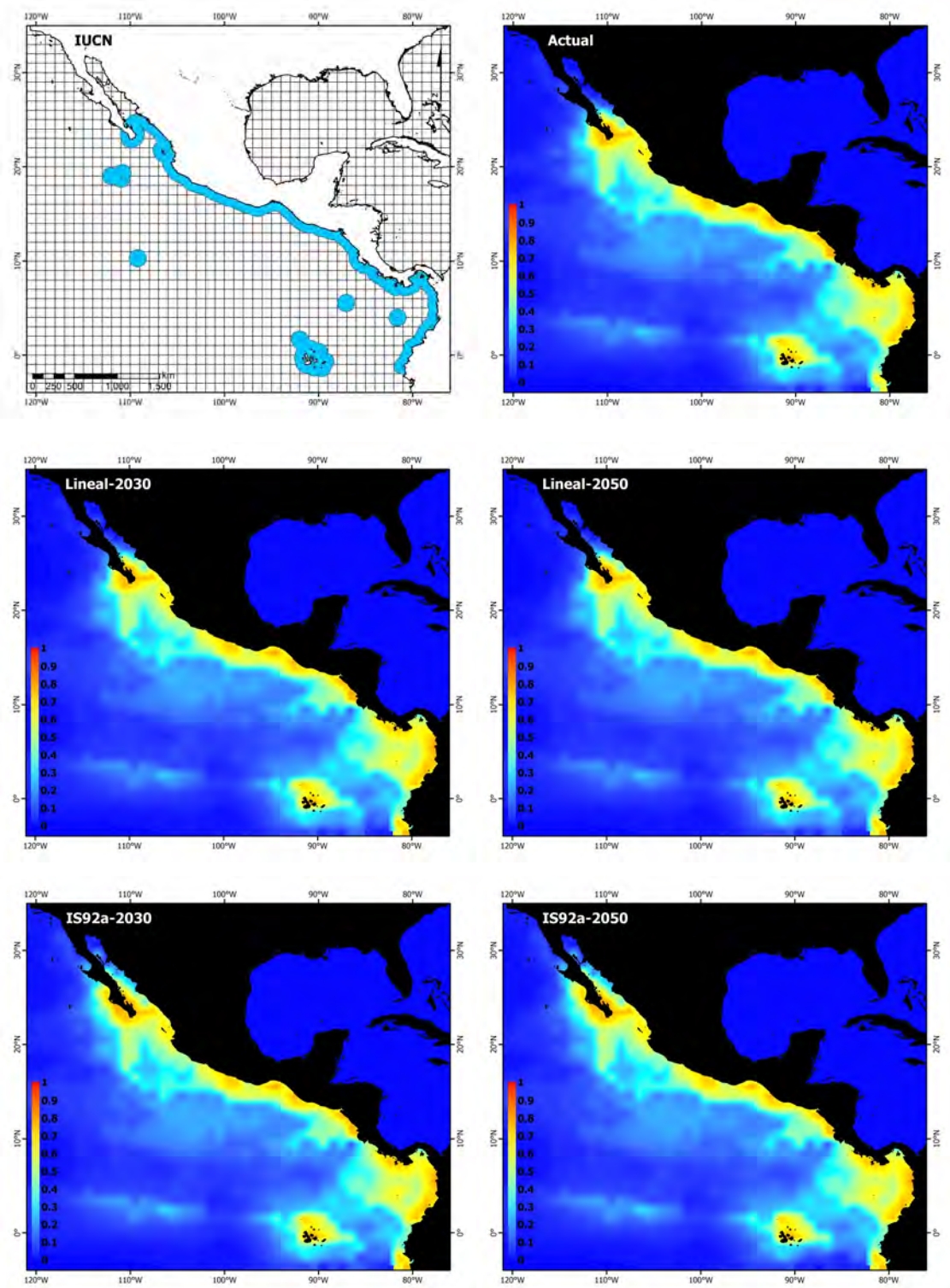
Porites panamensis Verrill, 1866



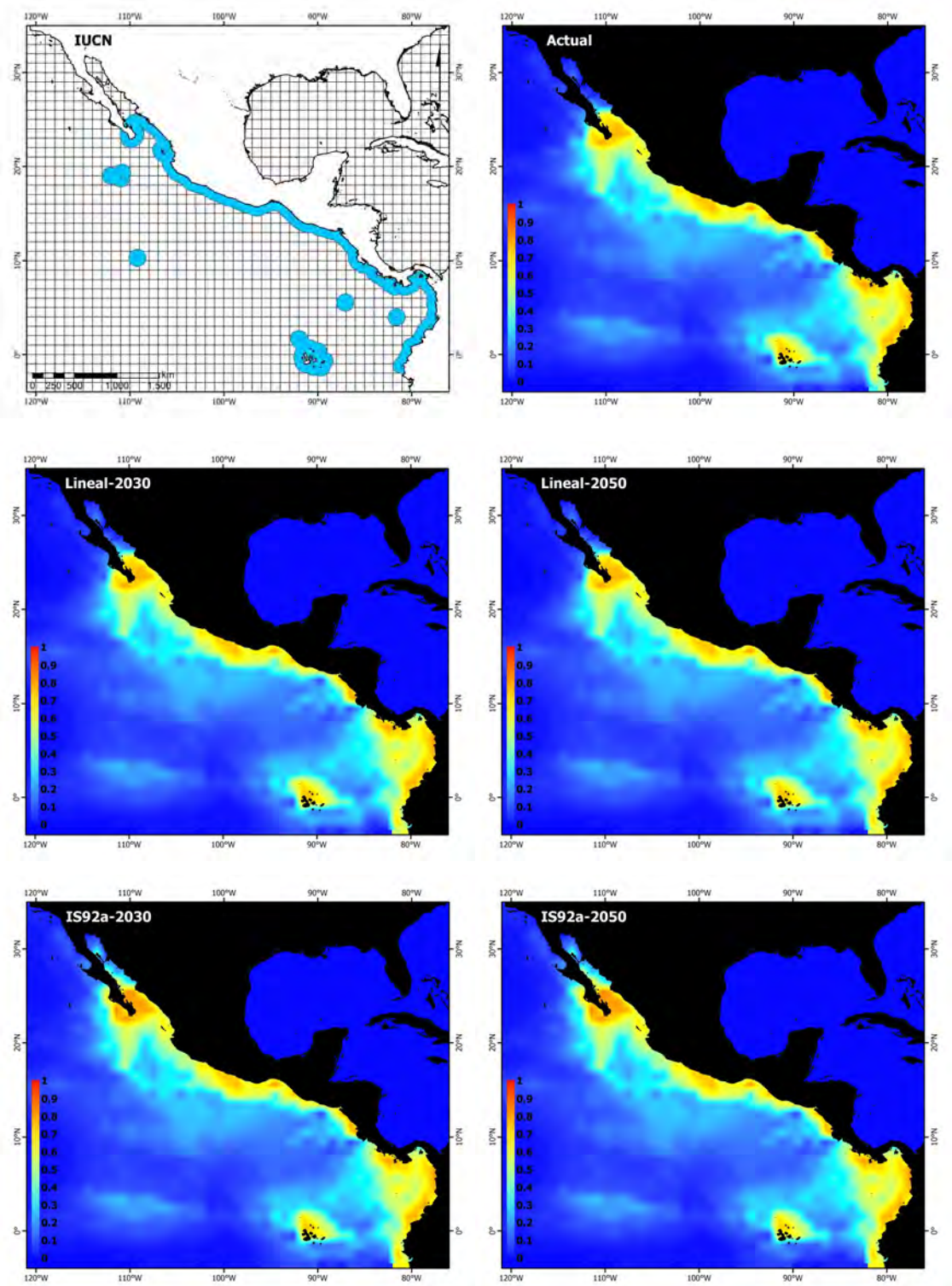
Porites sverdrupi Durham, 1947



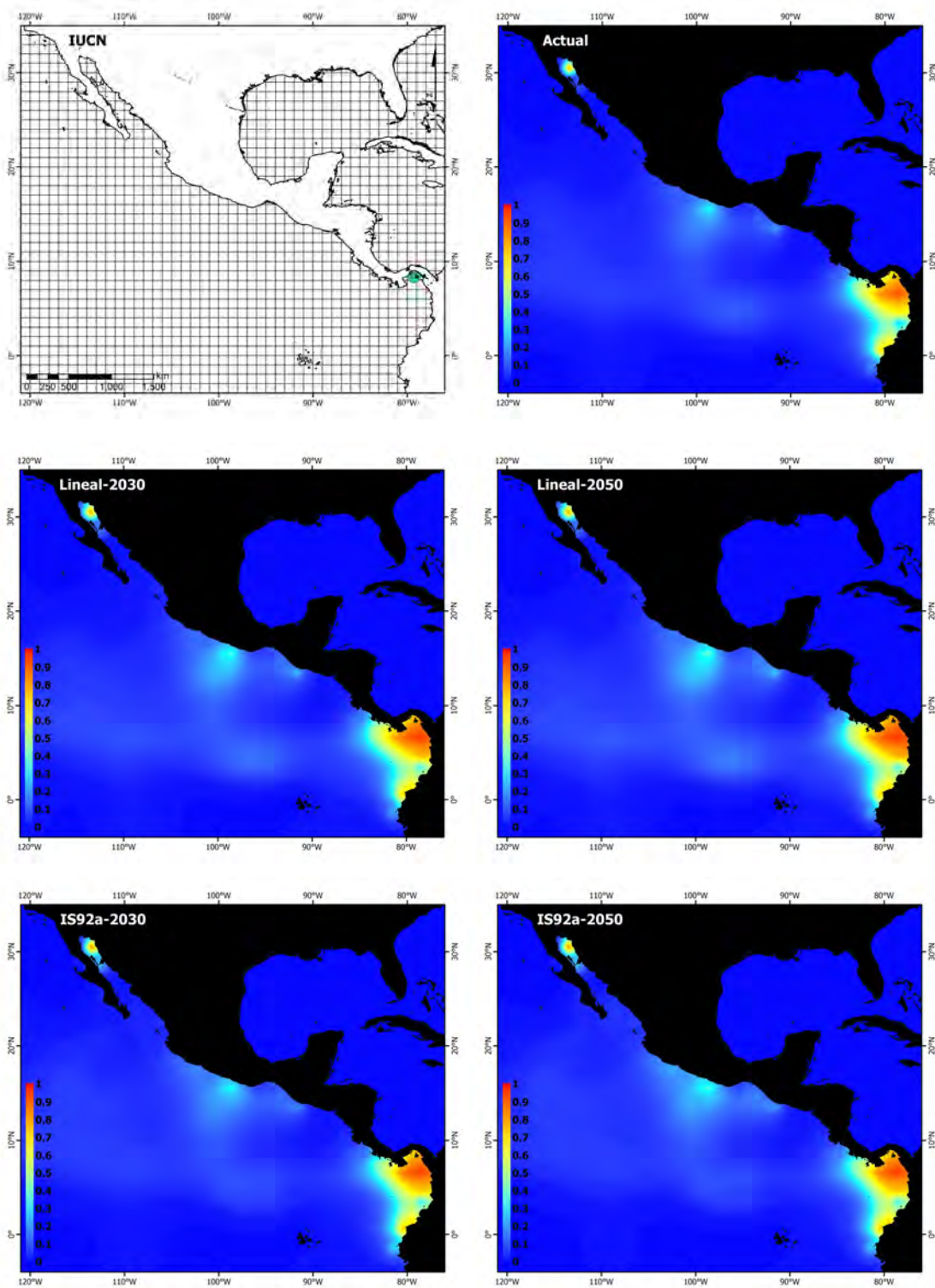
Psammocora stellata Verrill, 1868



Psammocora superficialis Gardiner, 1898

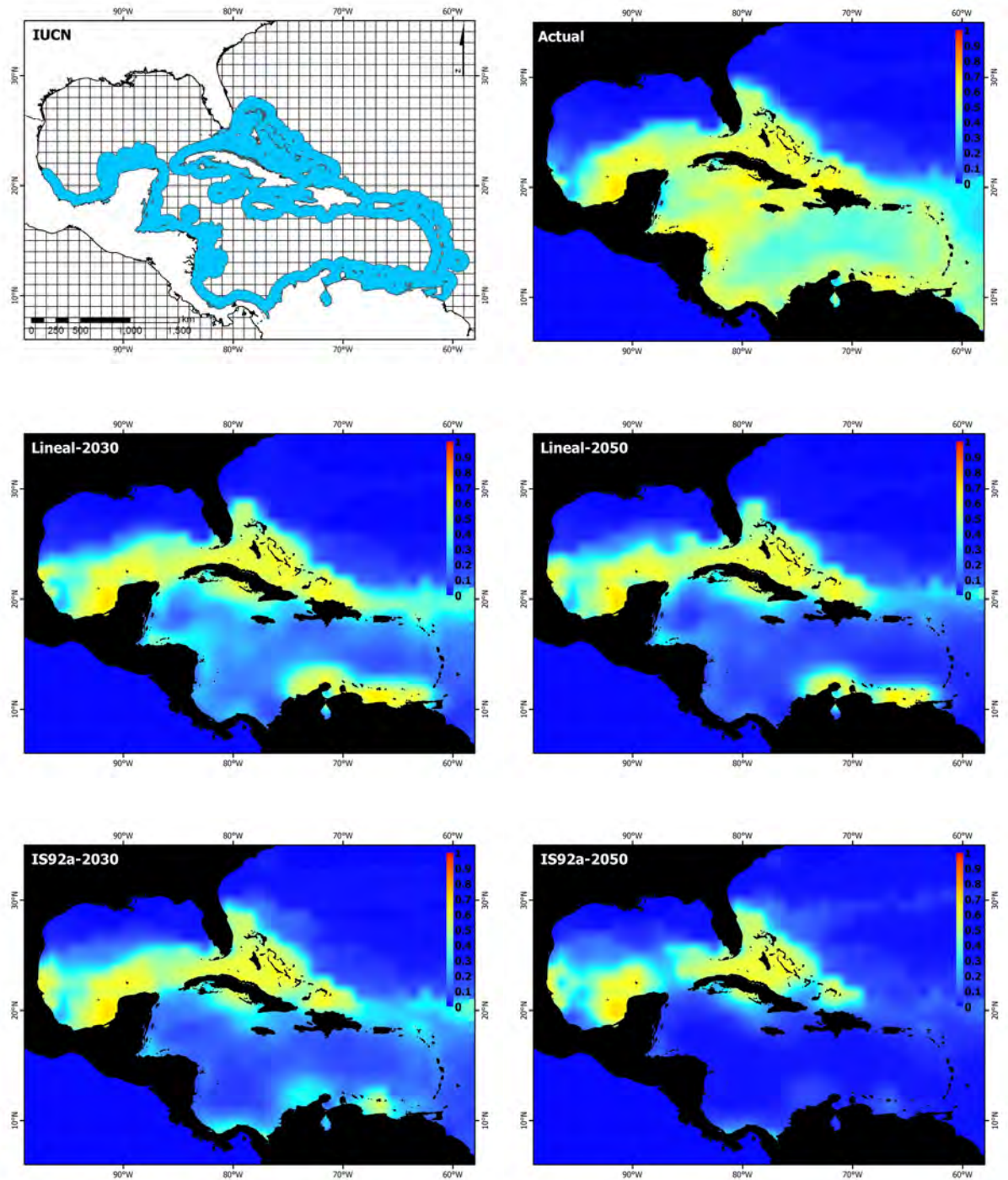


Siderastrea glynni Budd y Guzmán, 1994

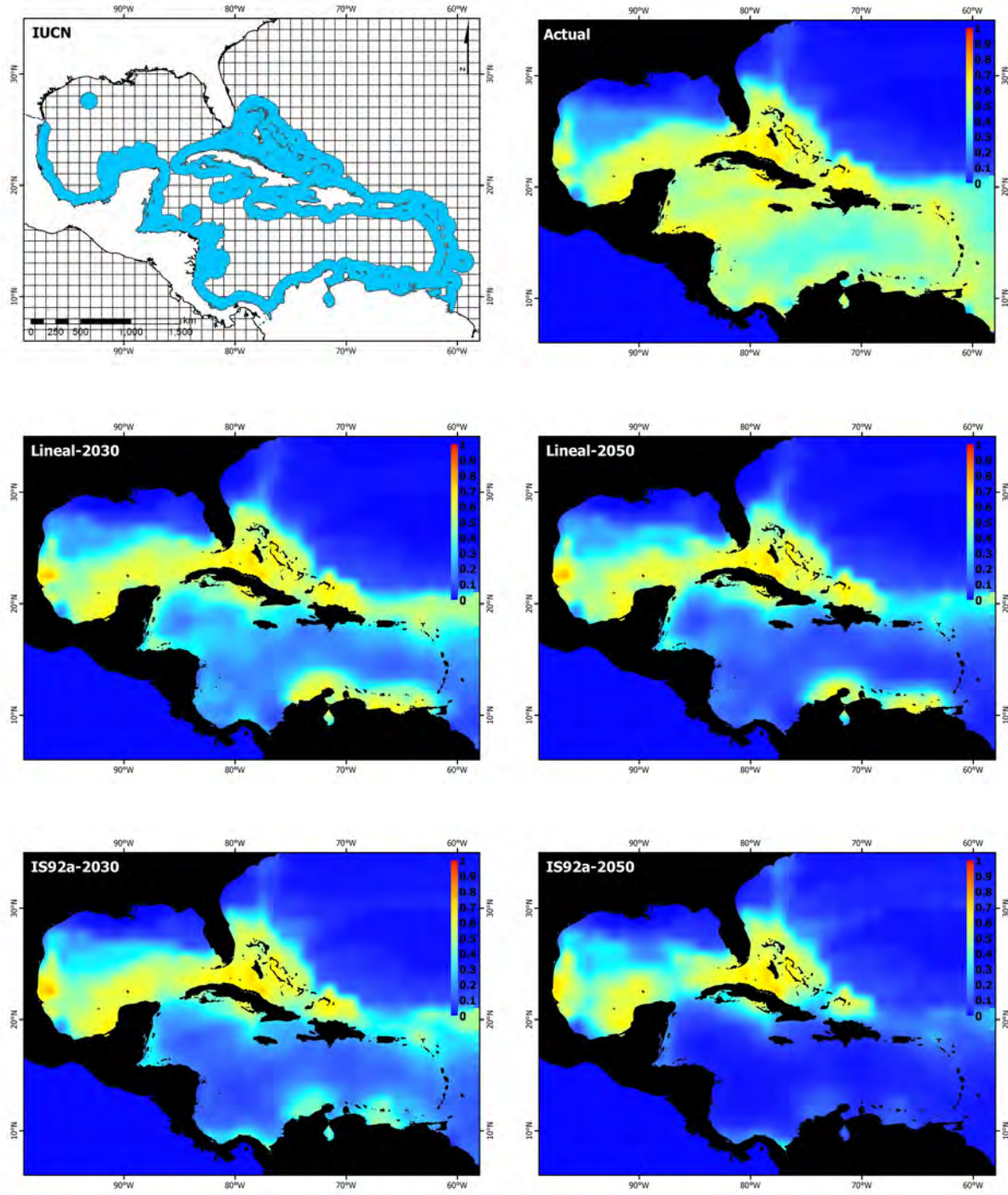


Atlántico Occidental Tropical

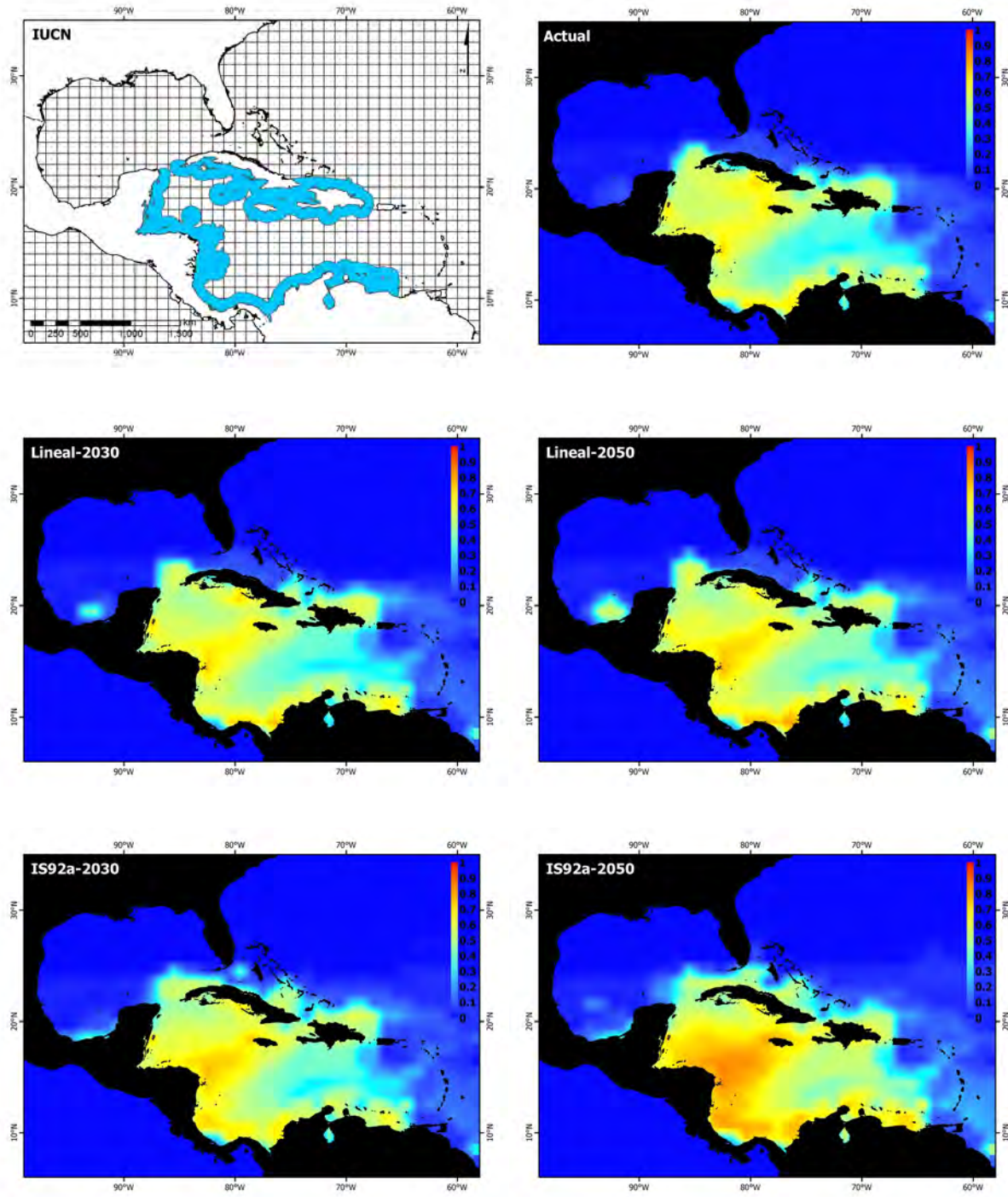
Acropora cervicornis (Lamarck, 1816)



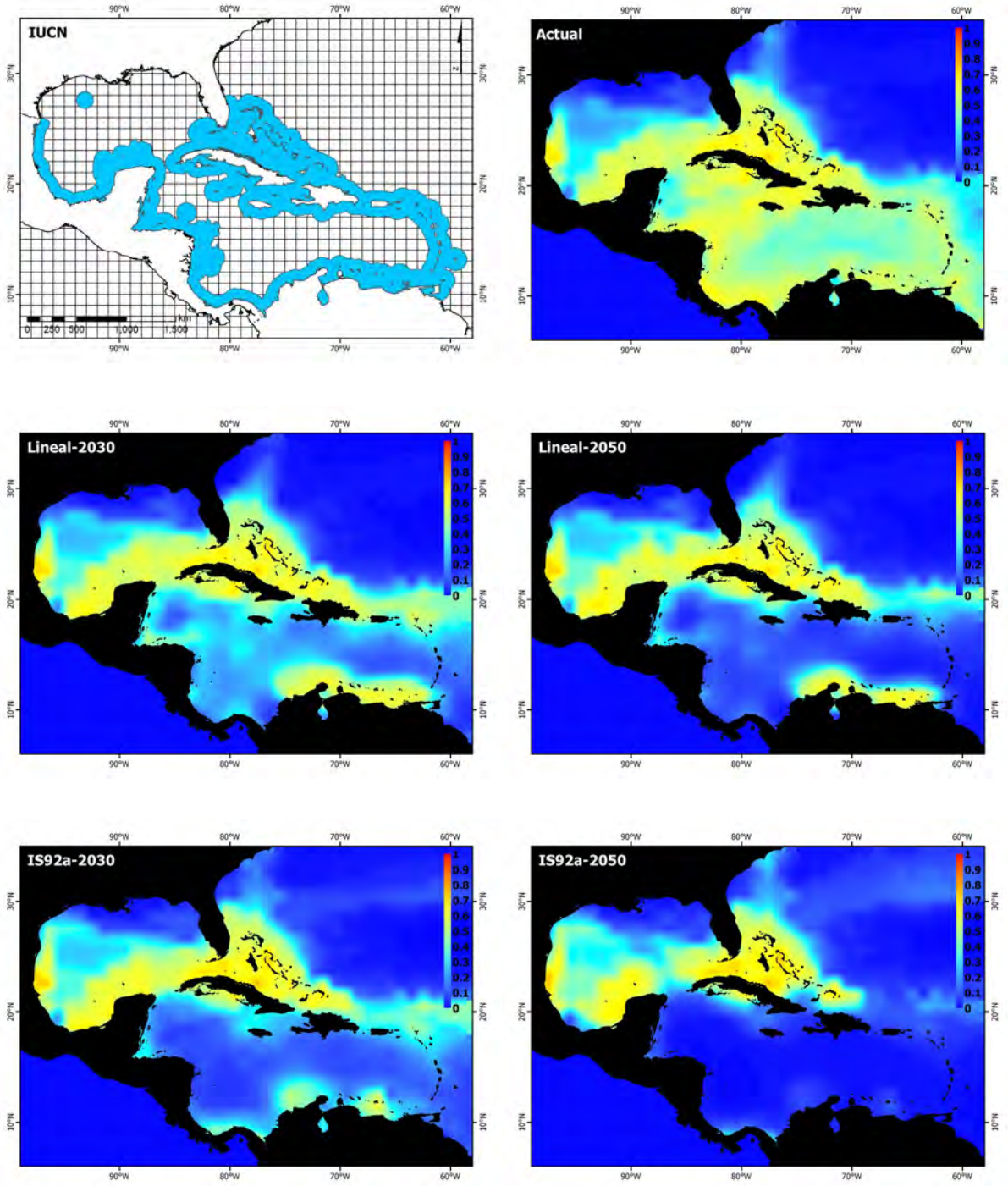
Agaricia agaricites (Linnaeus, 1758)



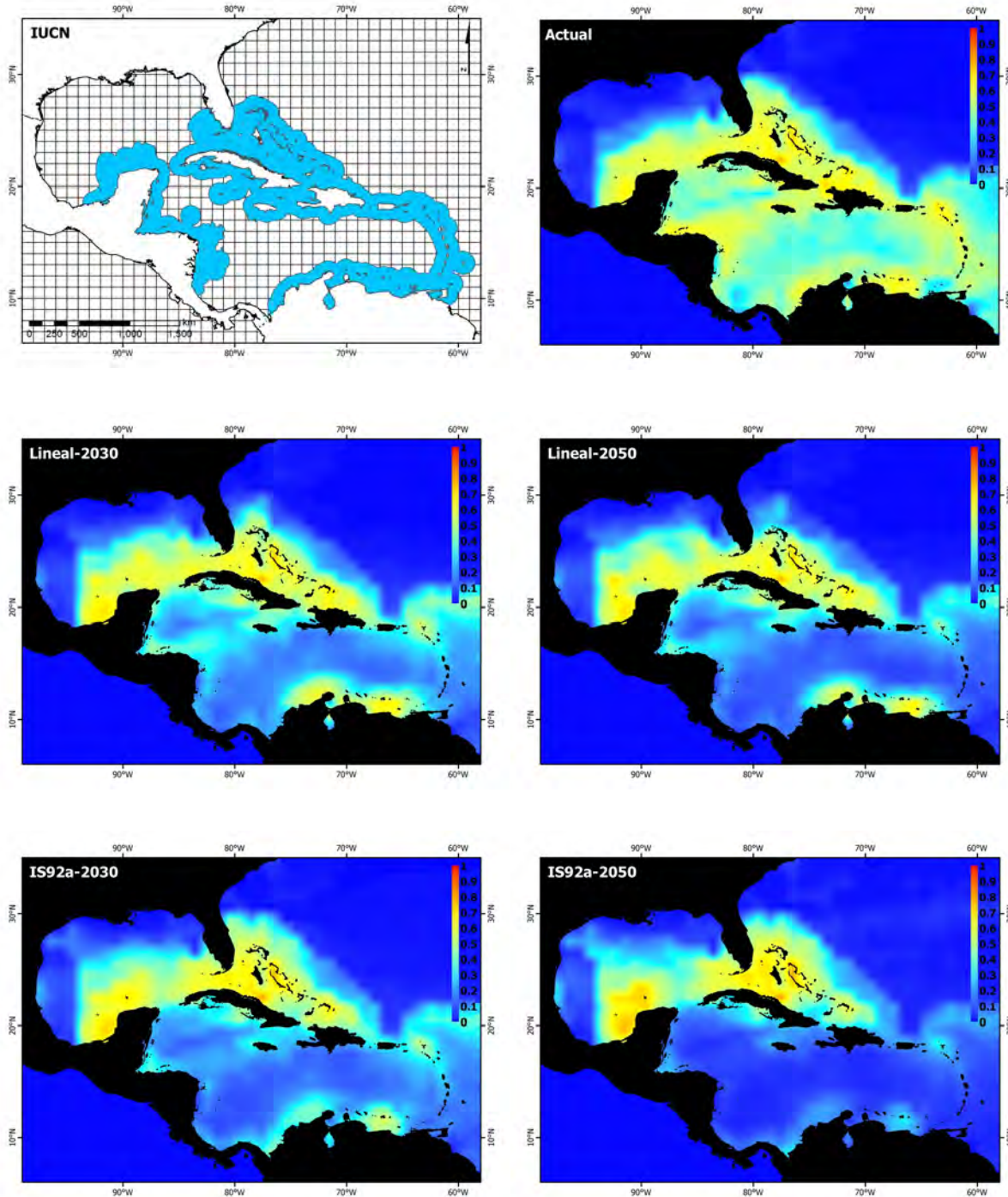
Agaricia tenuifolia Dana, 1848



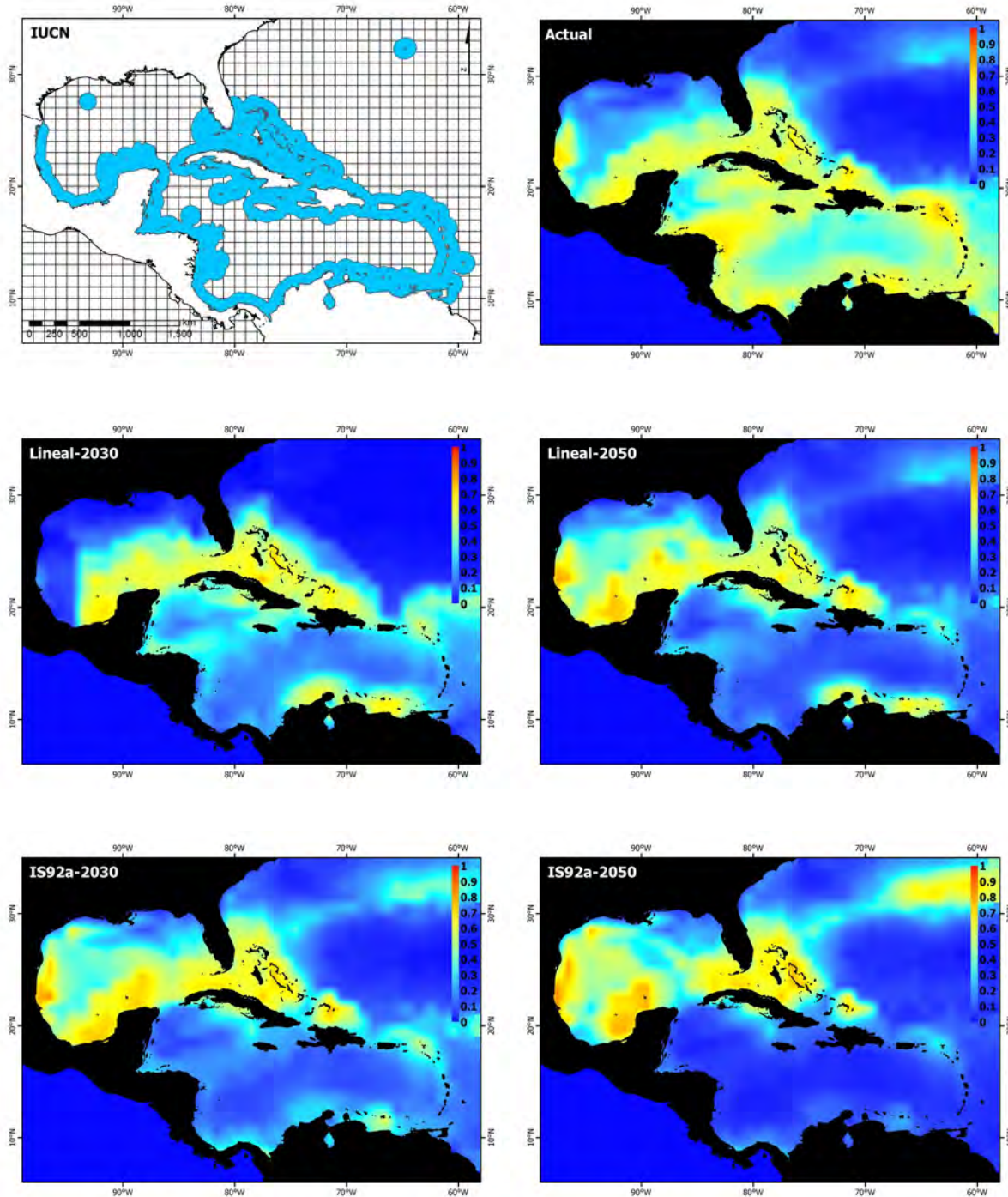
Colpophyllia natans (Houttuyn, 1772)



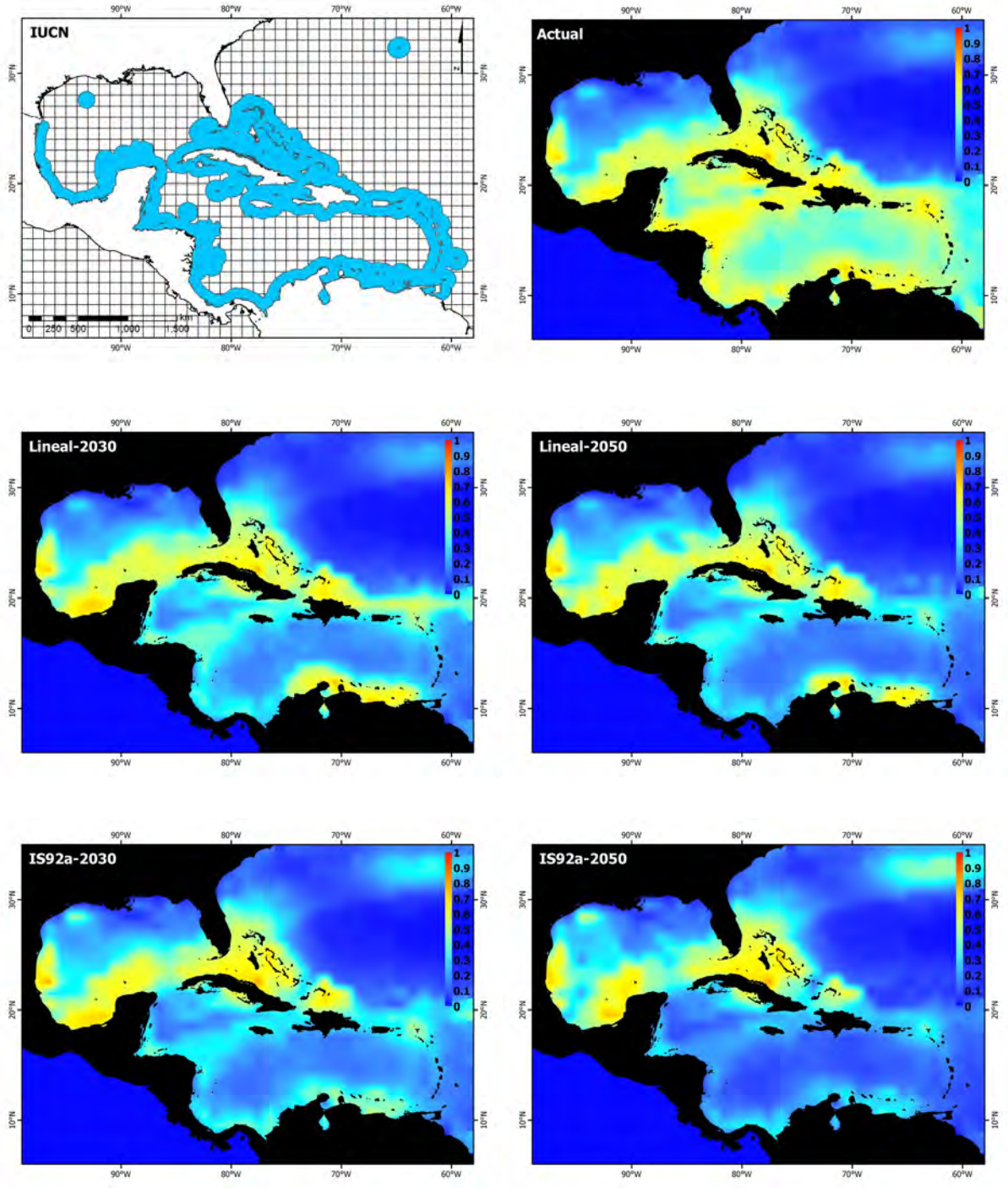
Dendrogyra cylindrus Ehrenberg, 1834



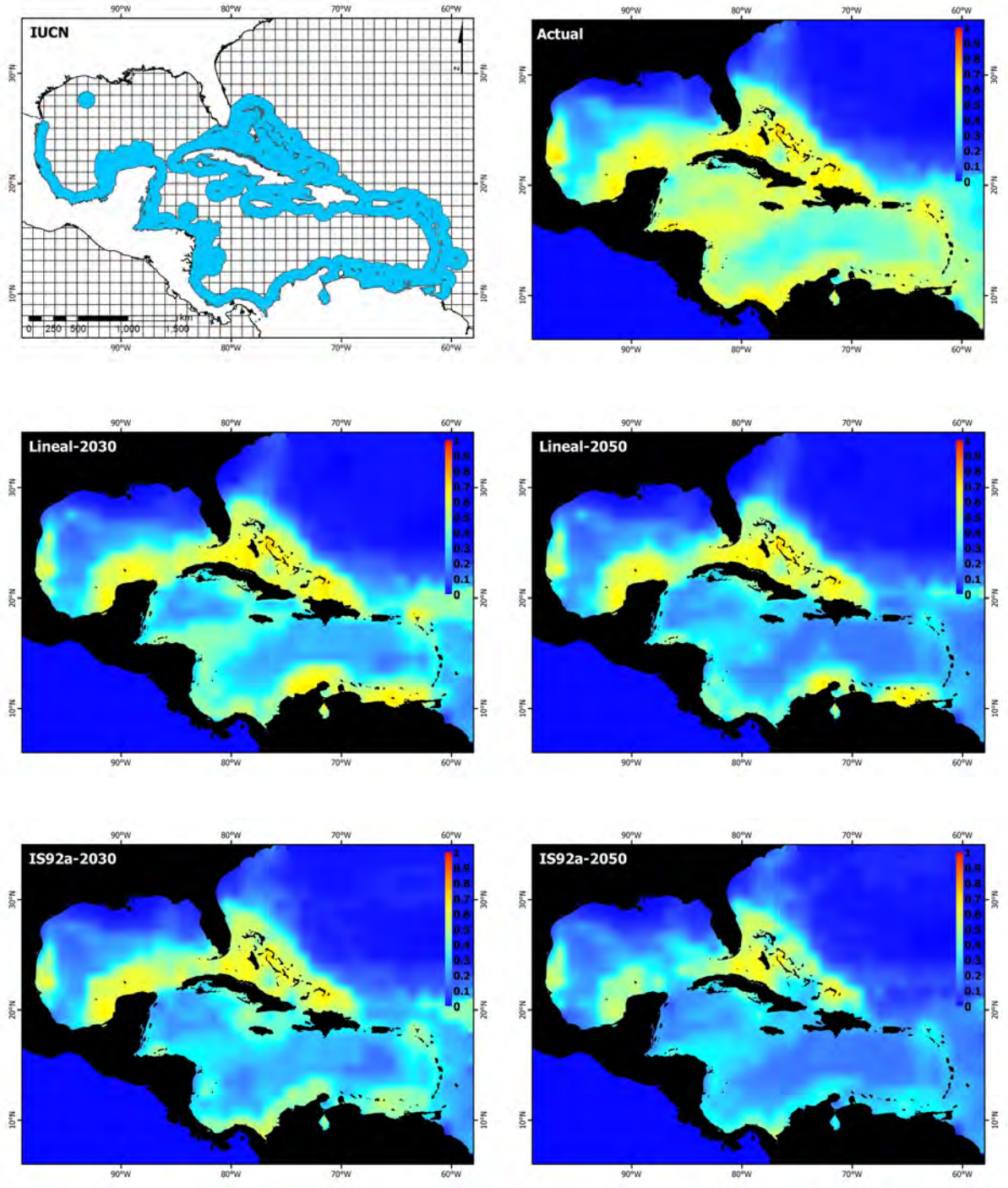
Dichocoenia stokesii Milne Edwards y Haime, 1848



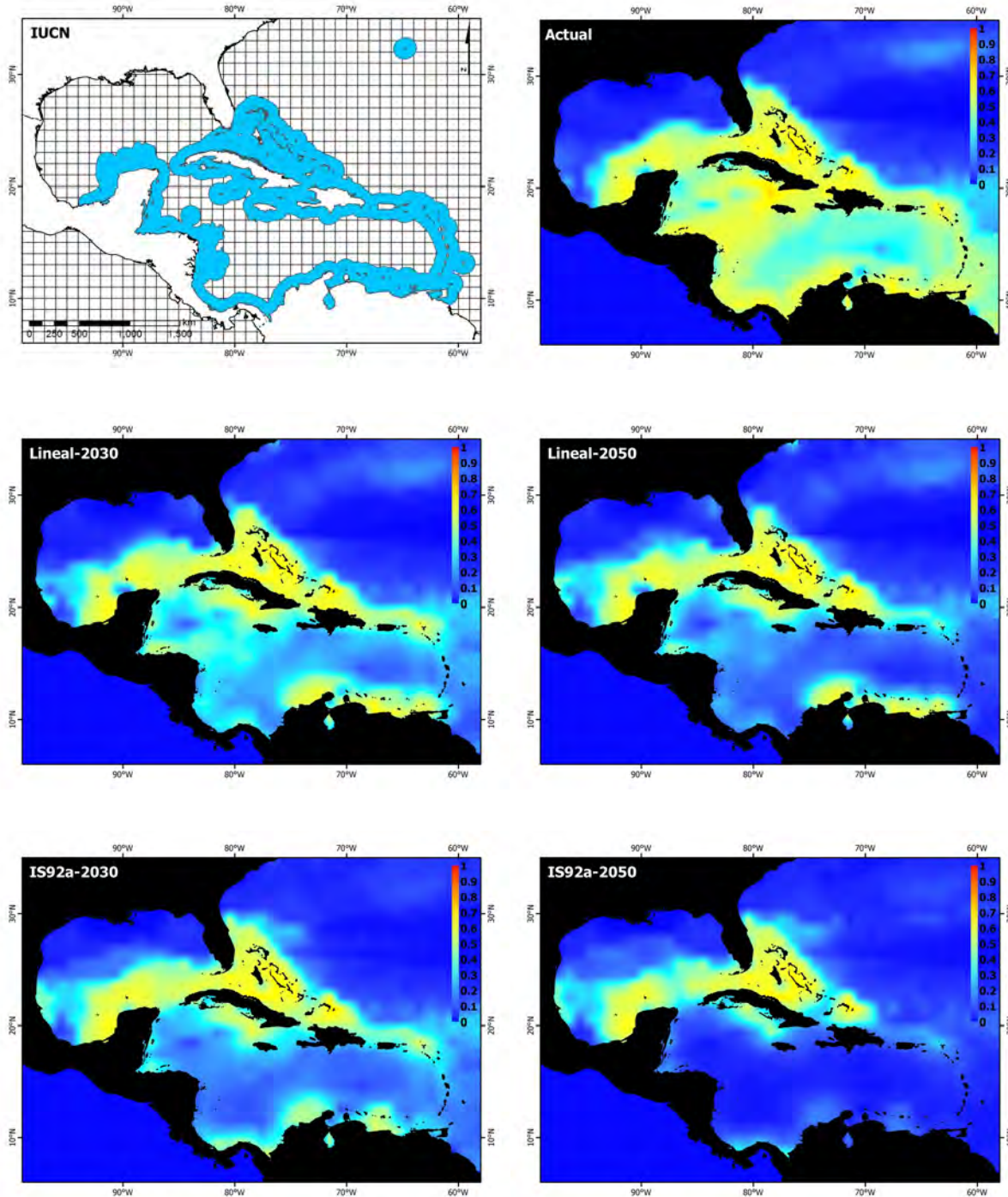
Diploria strigosa (Dana, 1848)



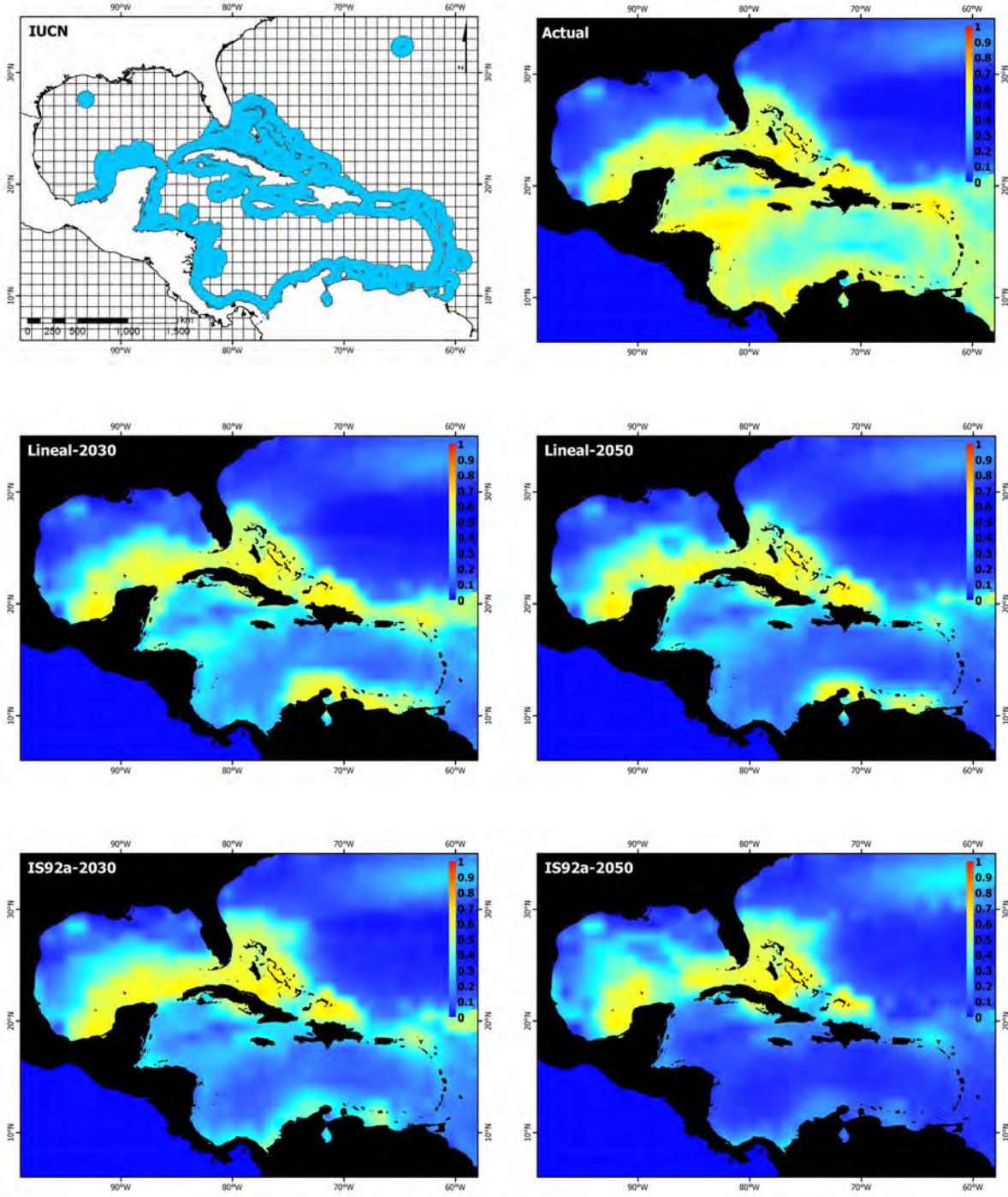
Helioseris cucullata (Ellis y Solander, 1786)



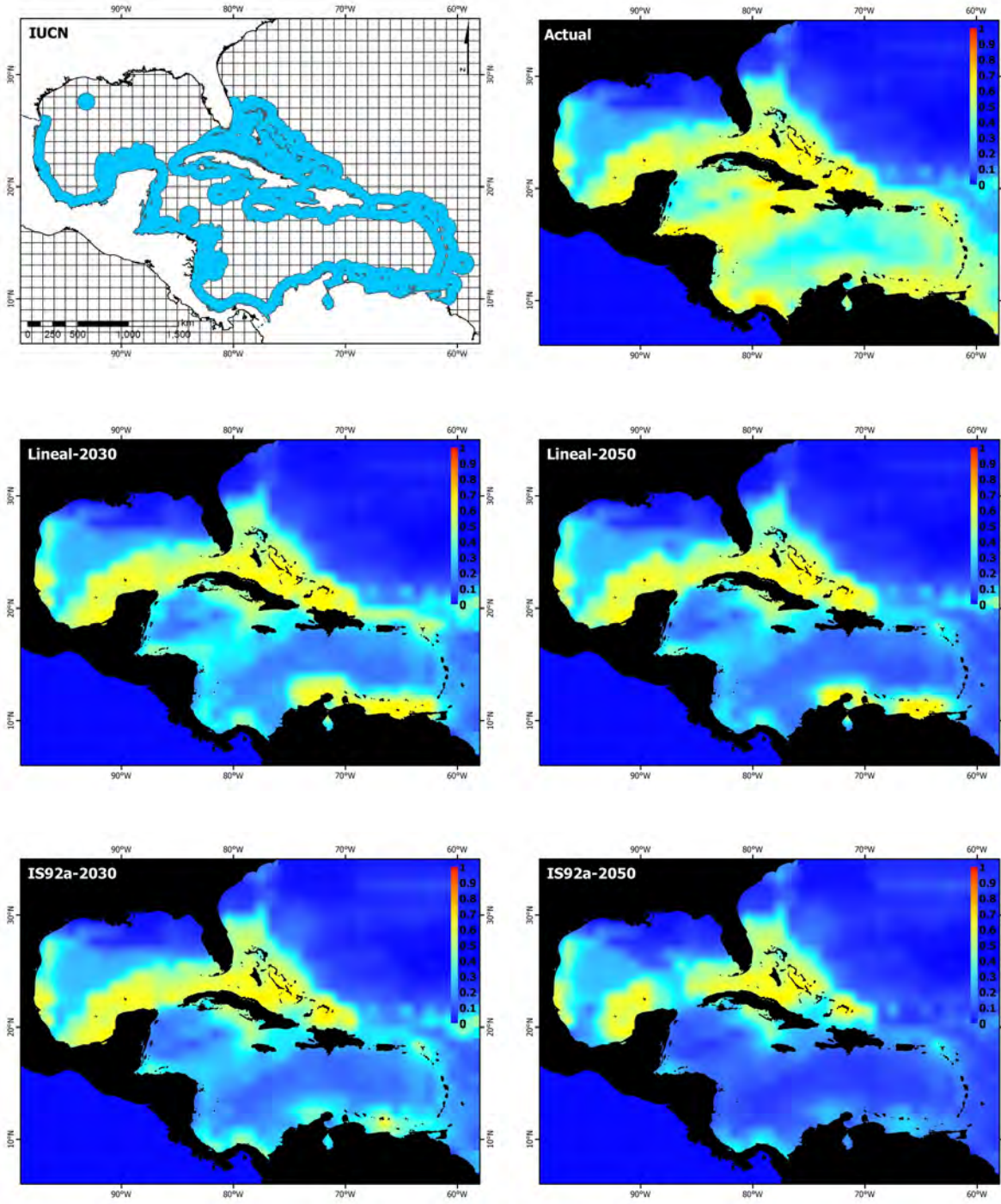
Isophyllastrea rigida (Dana, 1848)



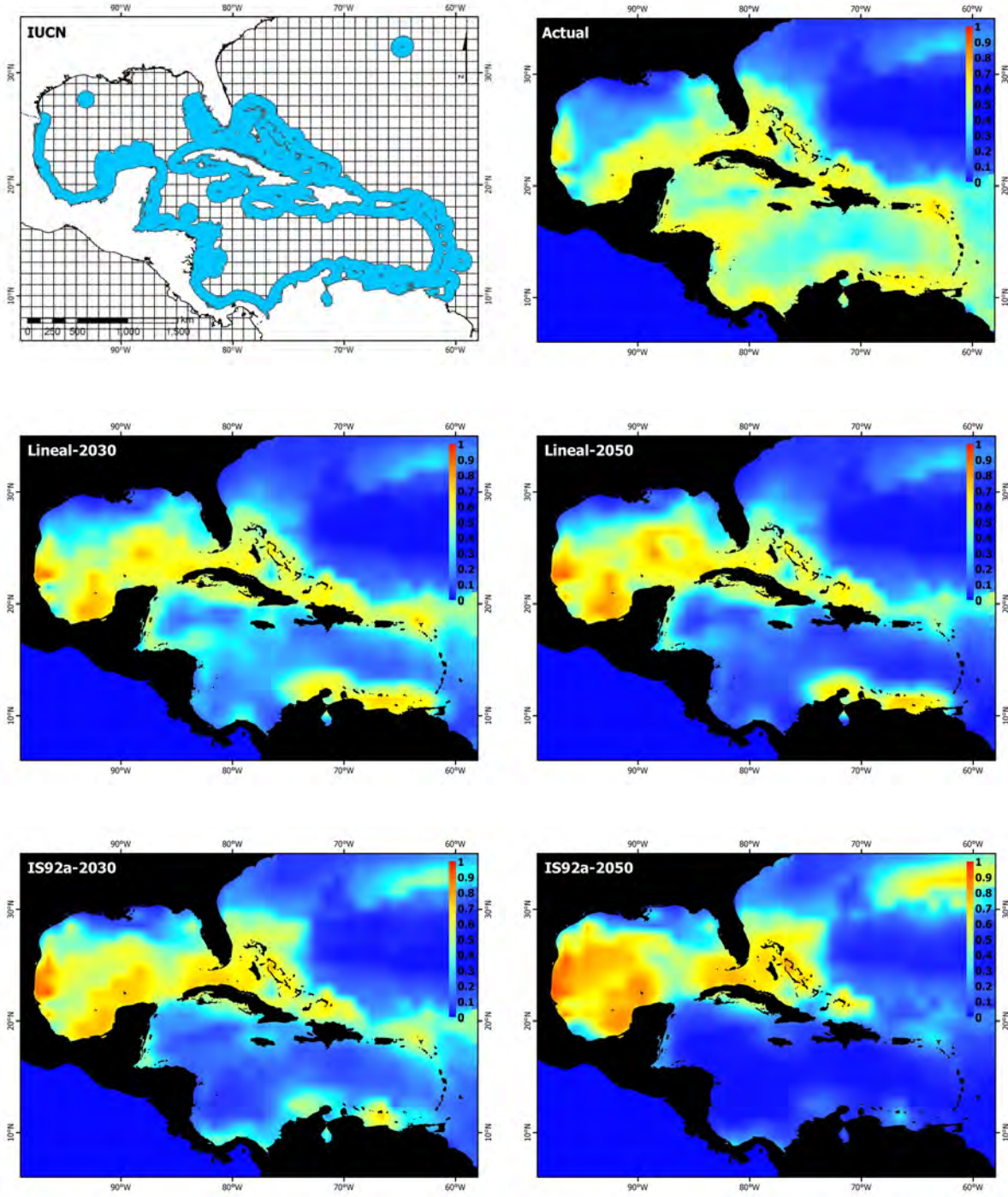
Madracis decactis (Lyman, 1859)



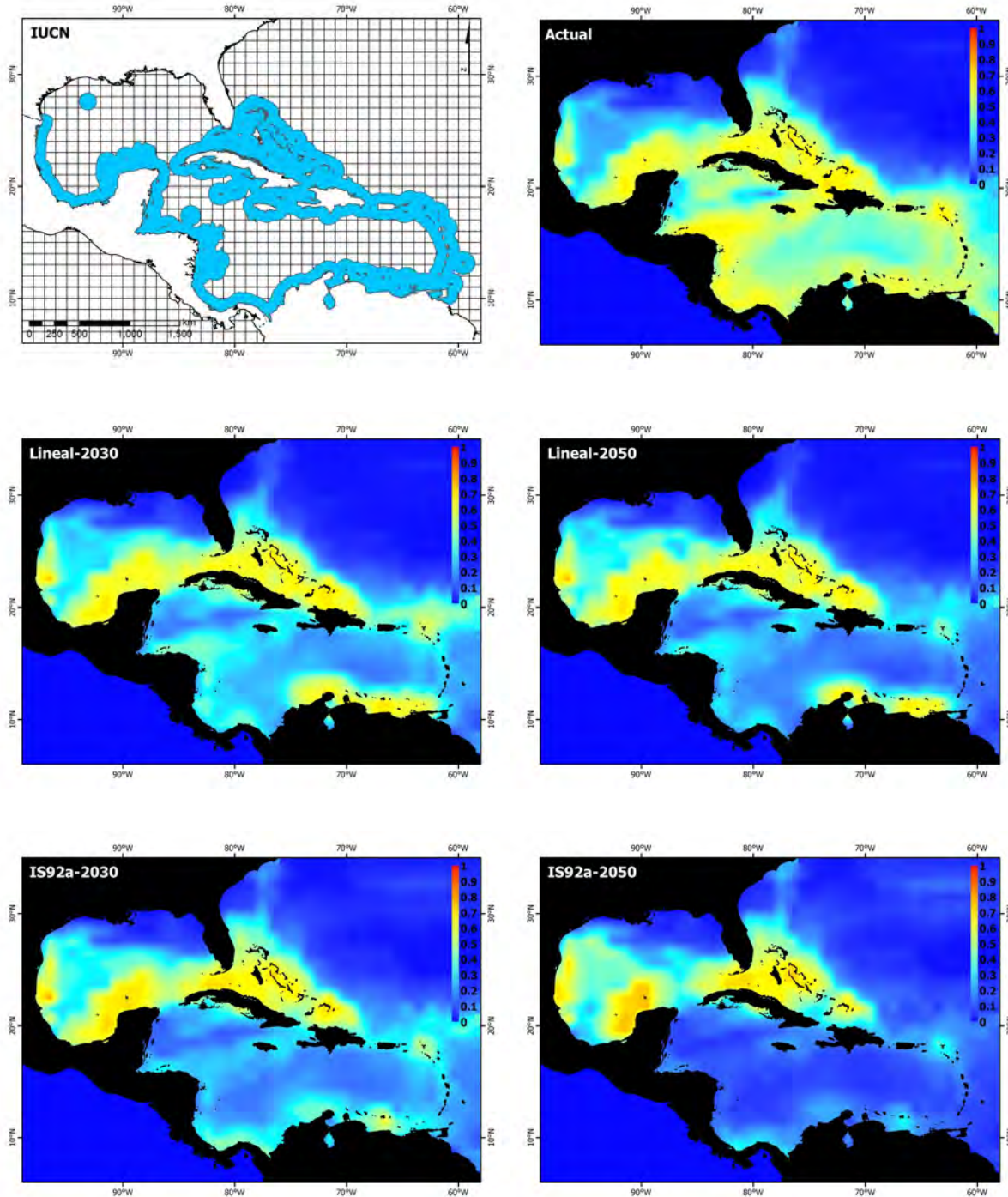
Montastraea annularis (Ellis y Solander, 1786)



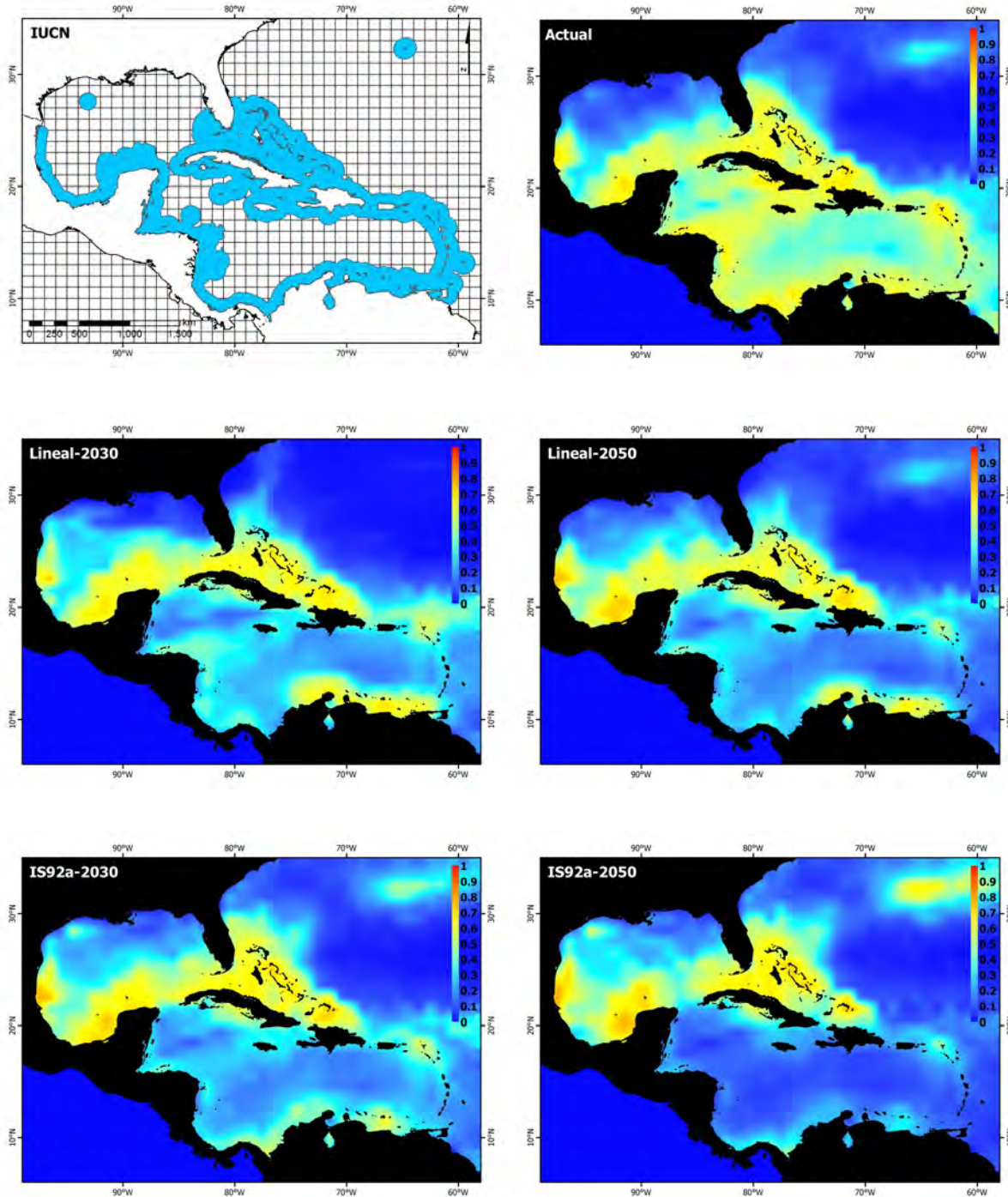
Montastraea cavernosa (Linnaeus, 1766)



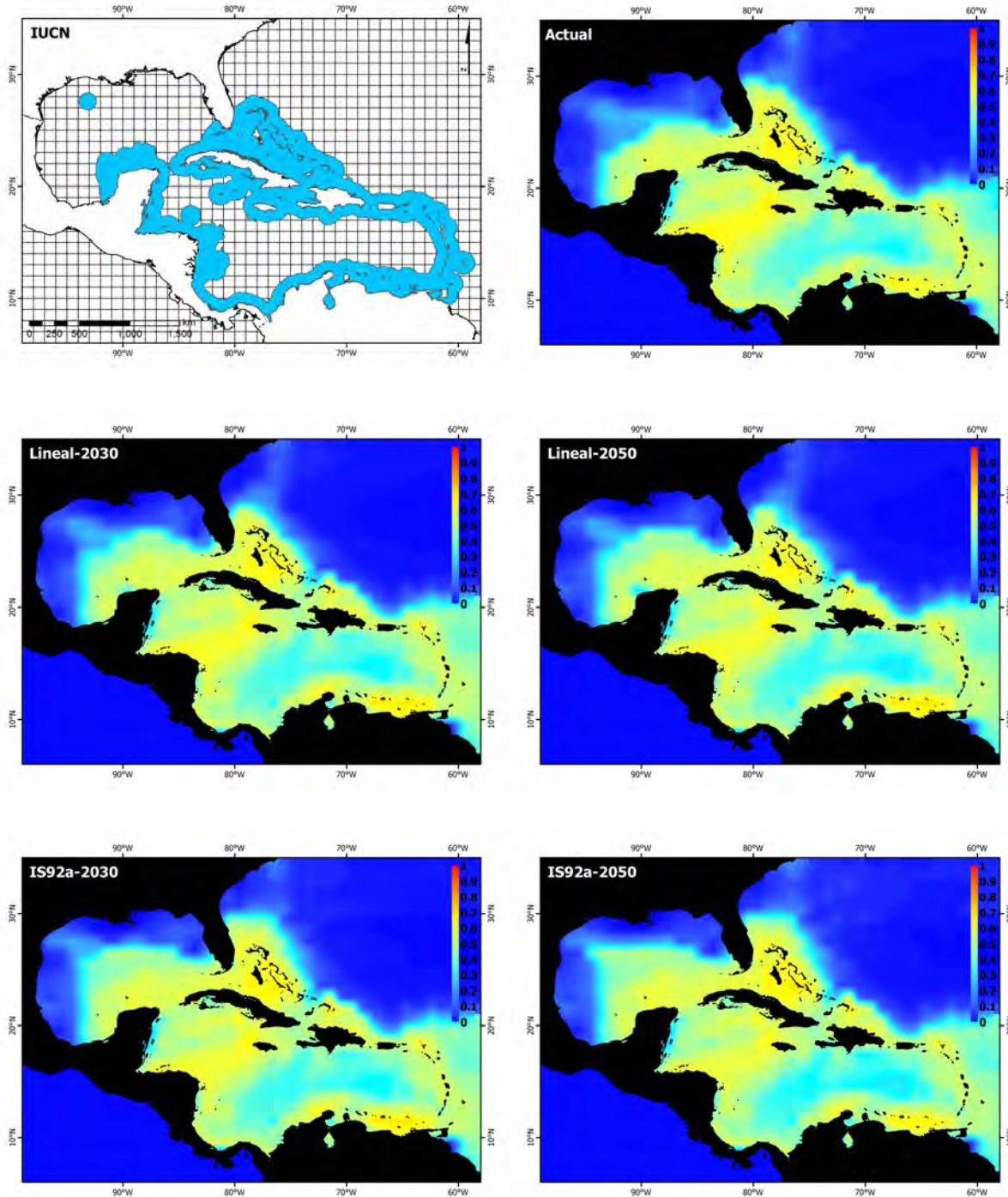
Montastraea faveolata (Ellis y Solander, 1786)



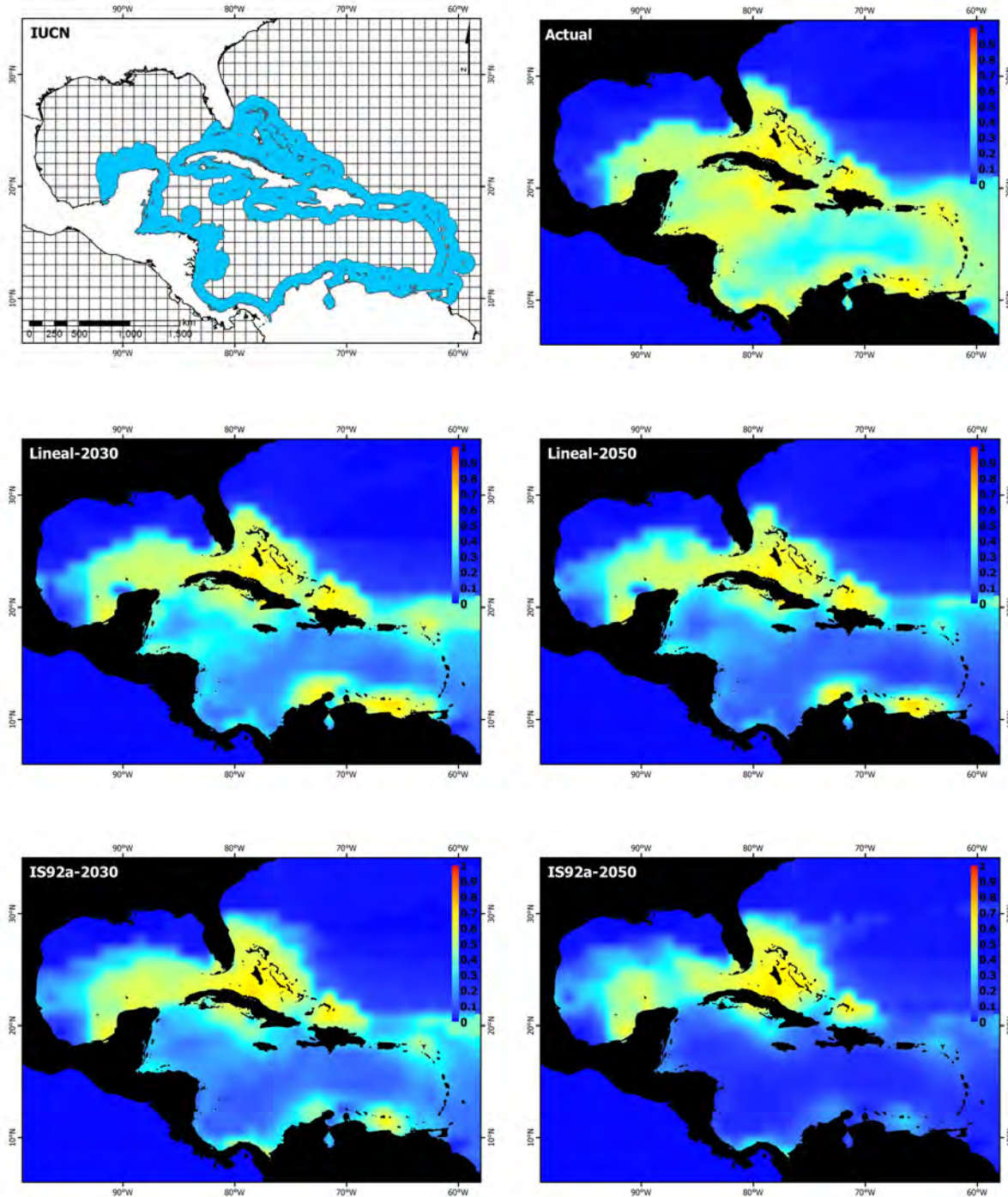
Montastraea franksi (Gregory, 1895)



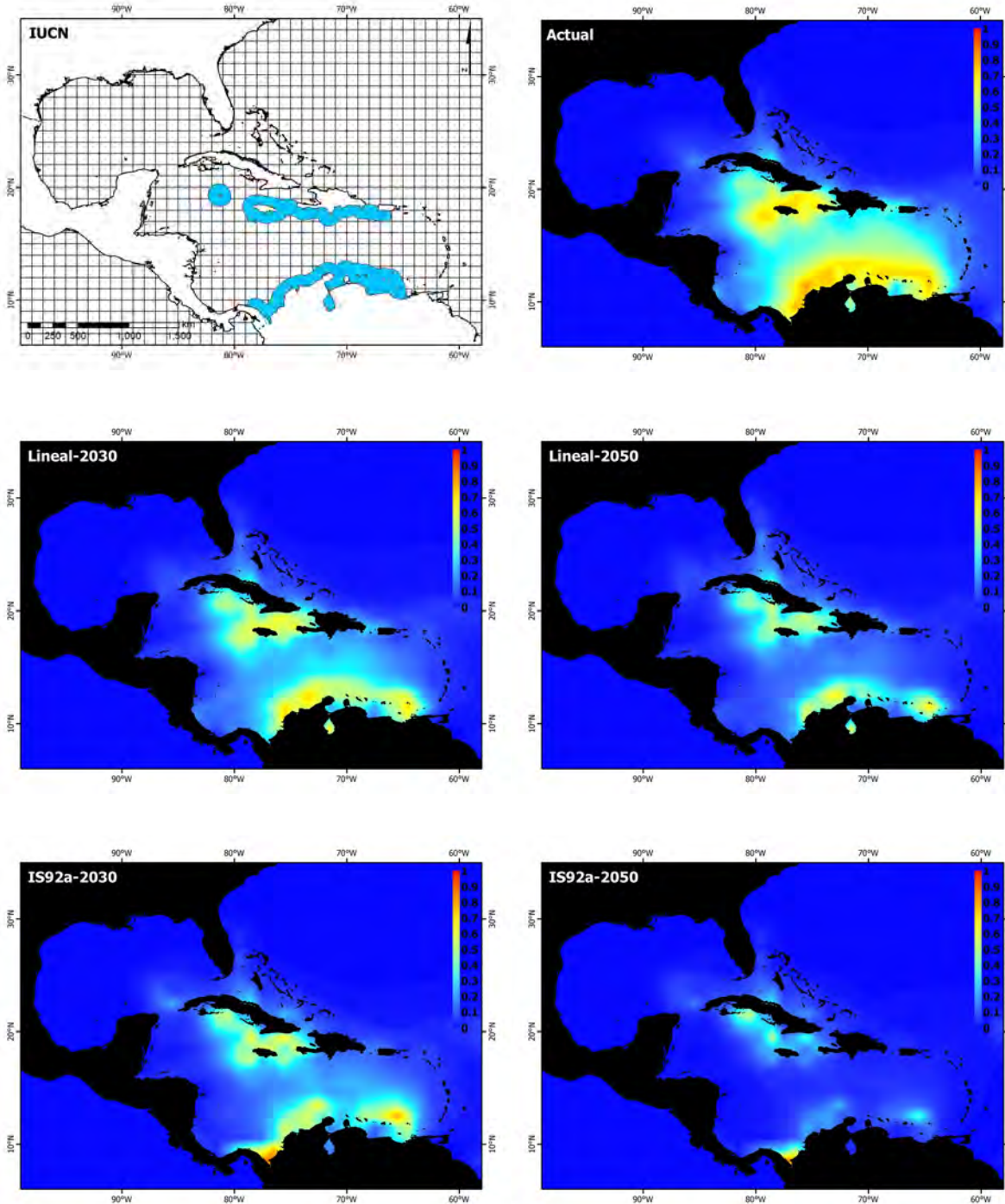
Mussa angulosa (Pallas, 1766)



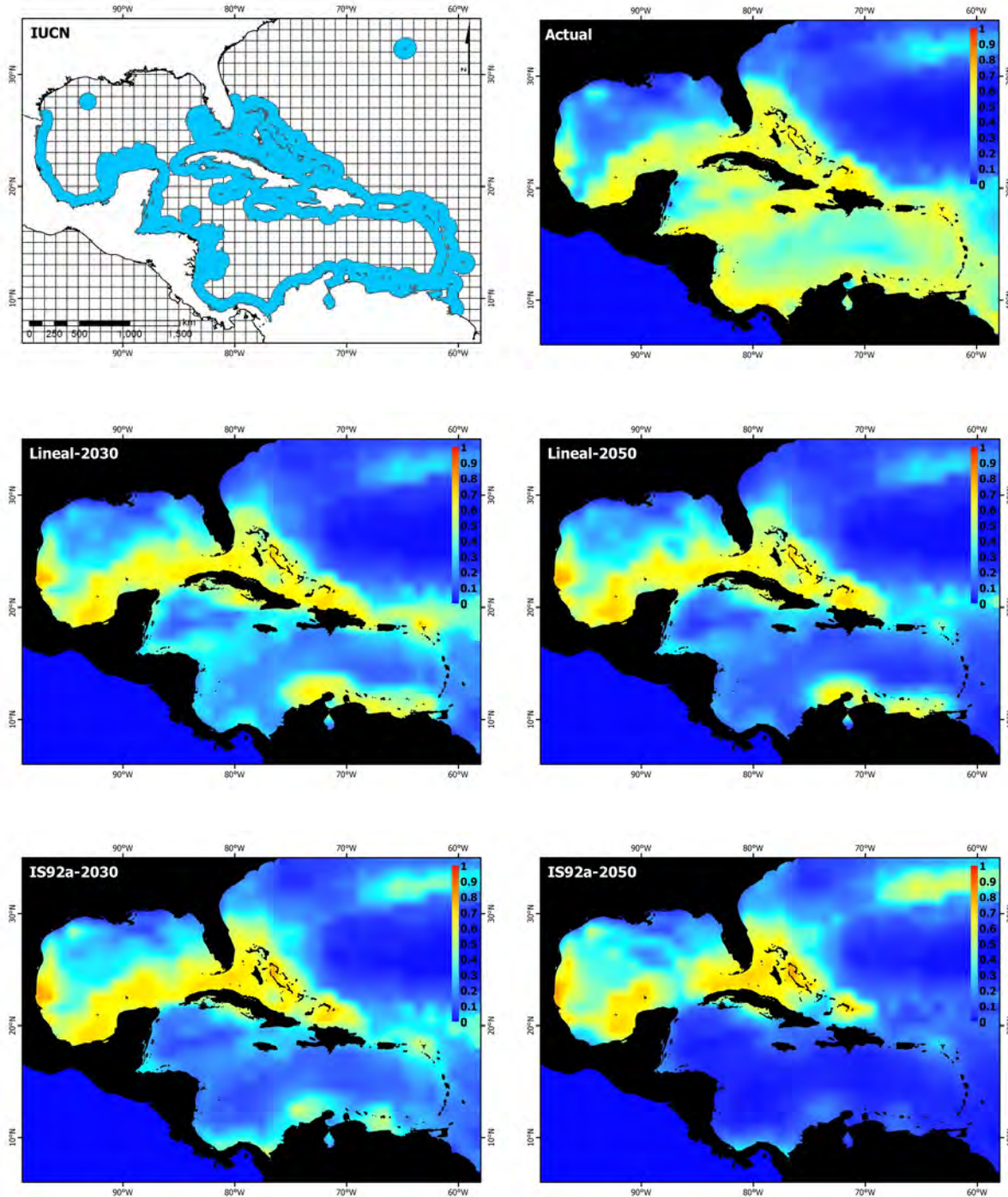
Mycetophyllia aliciae Wells, 1973



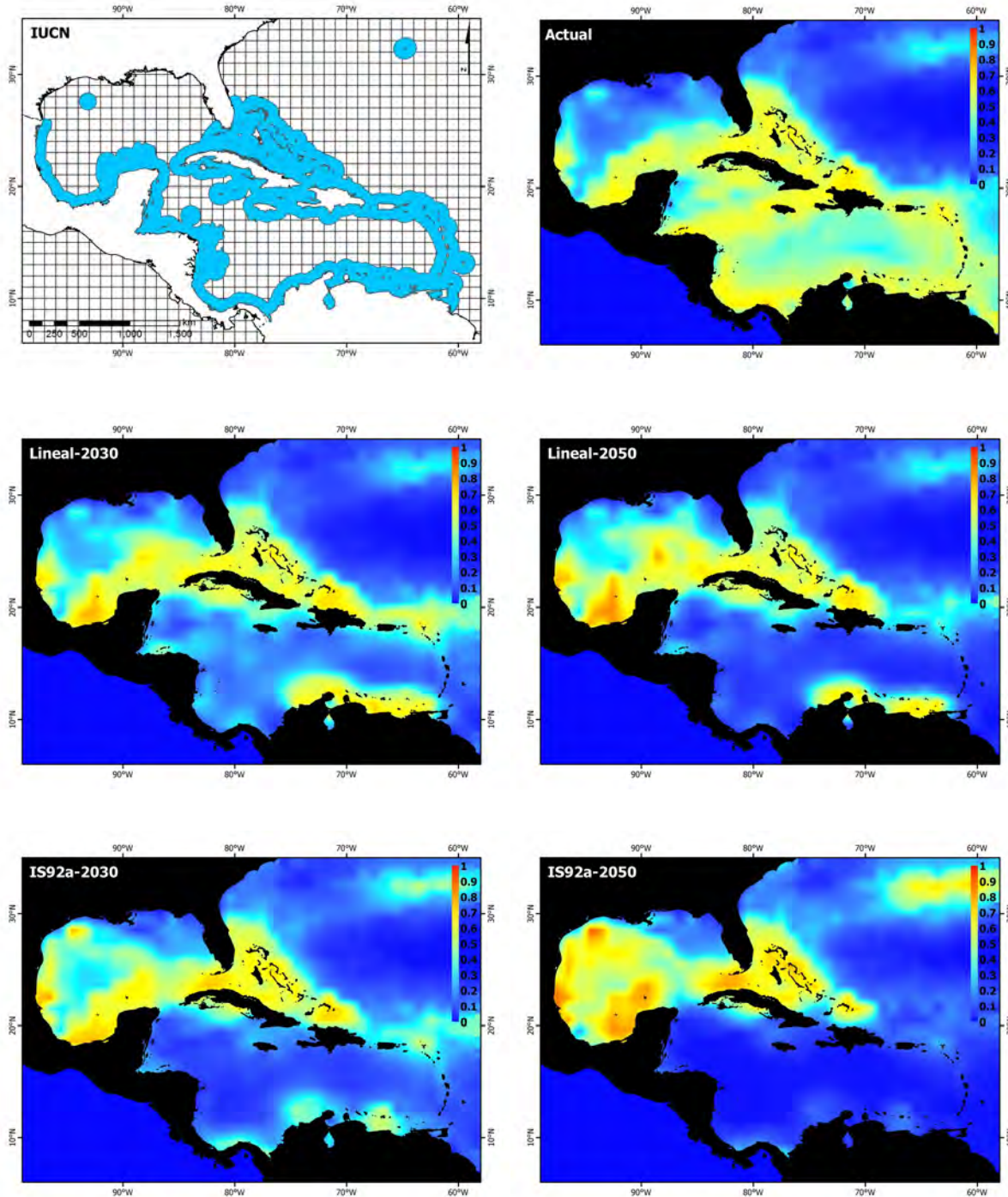
Oculina valenciennesi Milne Edwards y Haime, 1850



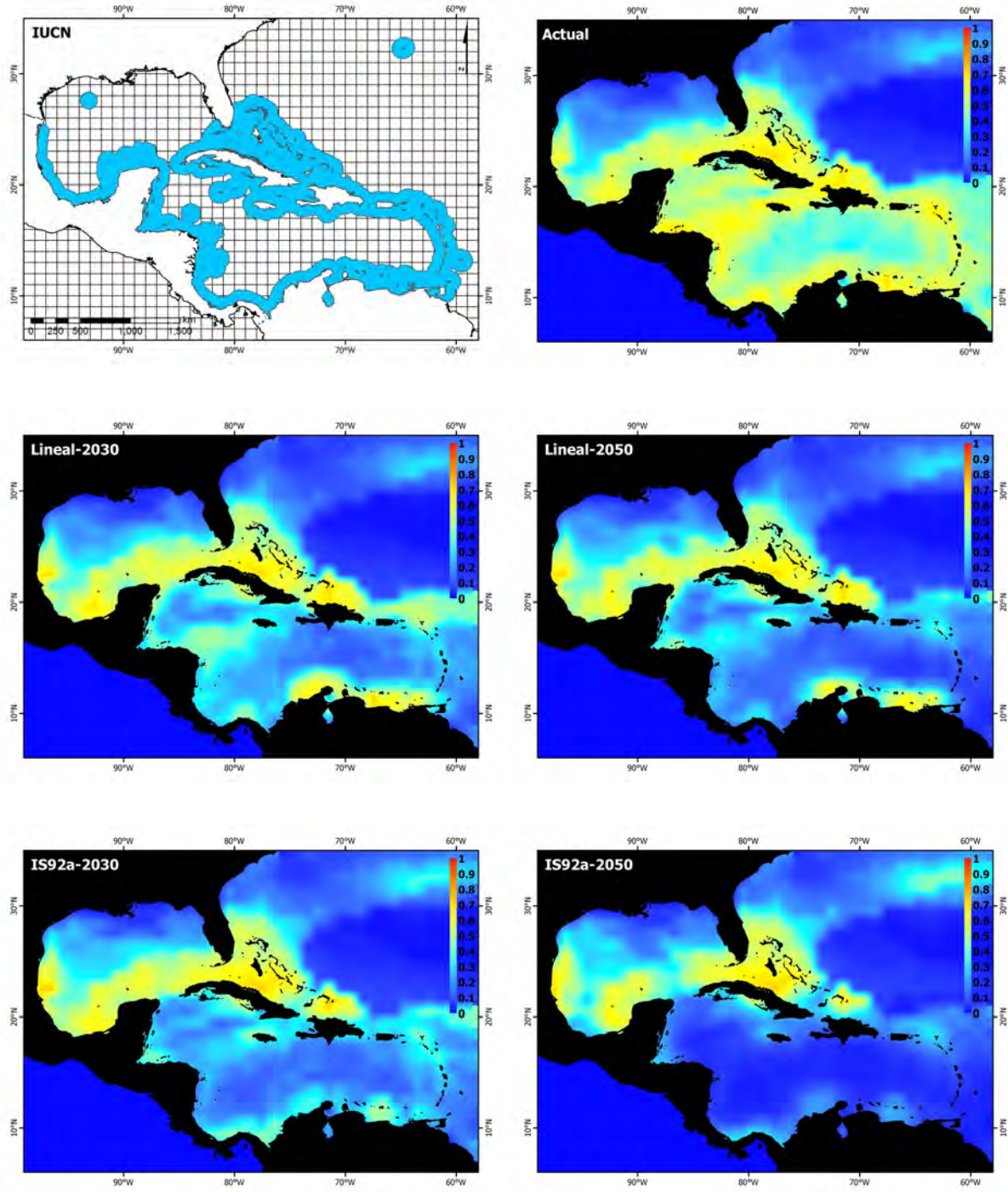
Porites astreoides Lamarck, 1816



Siderastrea siderea (Ellis y Solander, 1786)



Stephanocoenia intersepta Milne Edwards y Haime, 1848

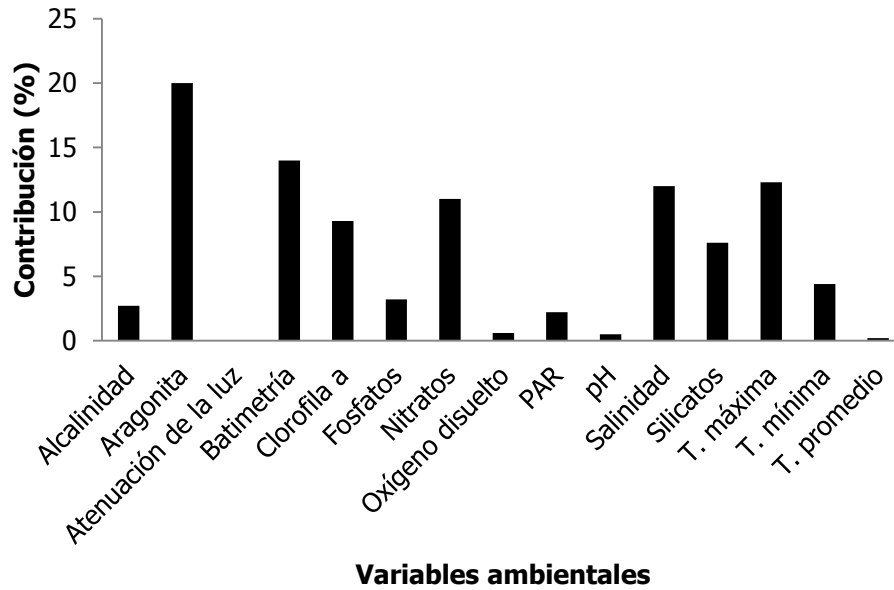


ANEXO II

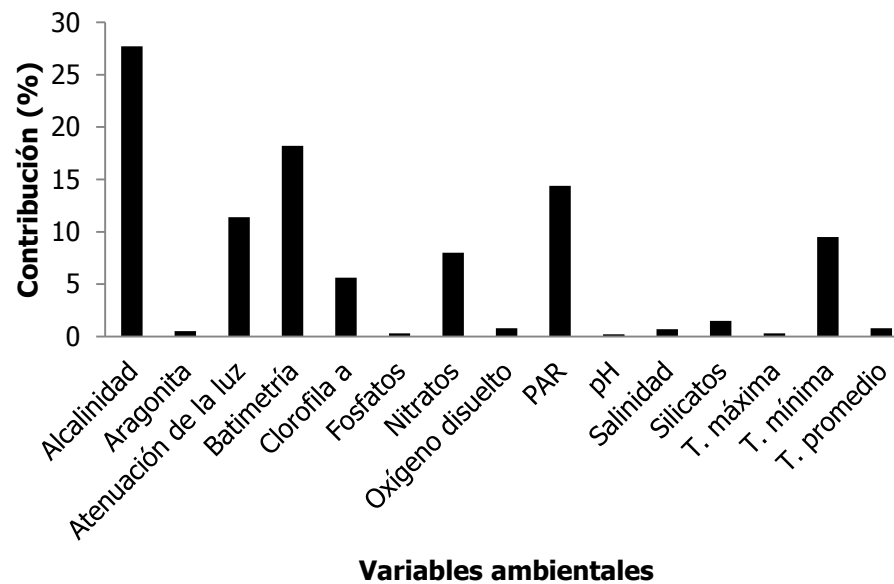
CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES EN LOS MODELOS
DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL

Pacífico Oriental Tropical

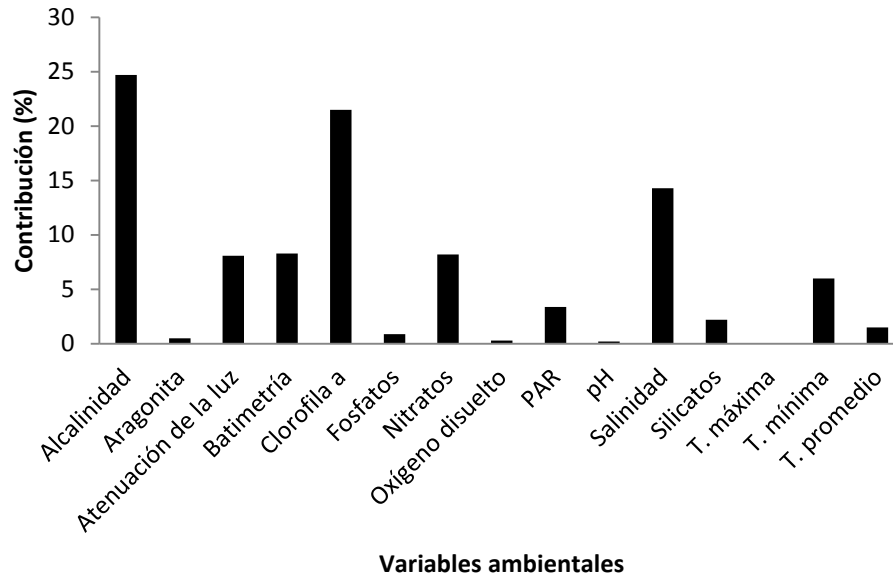
Fungia distorta



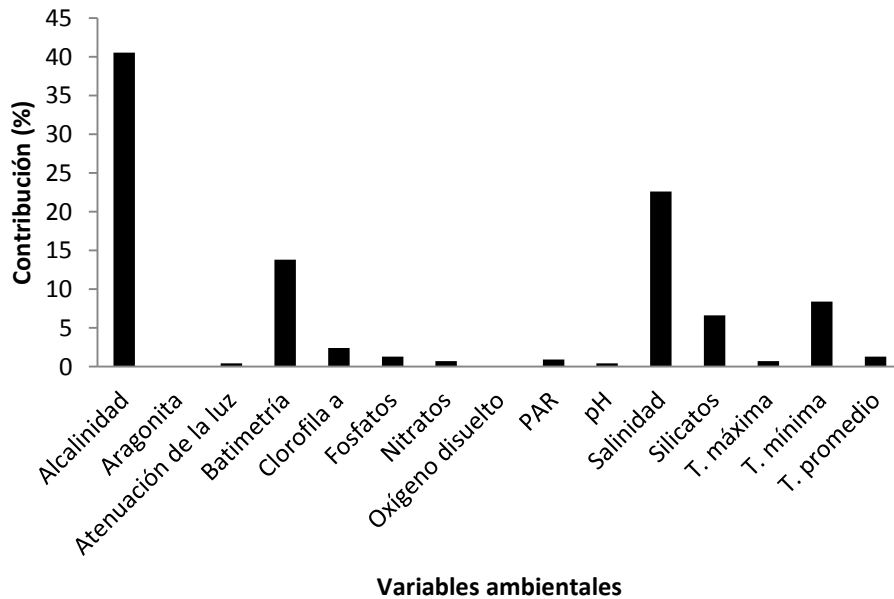
Gardineroseris planulata



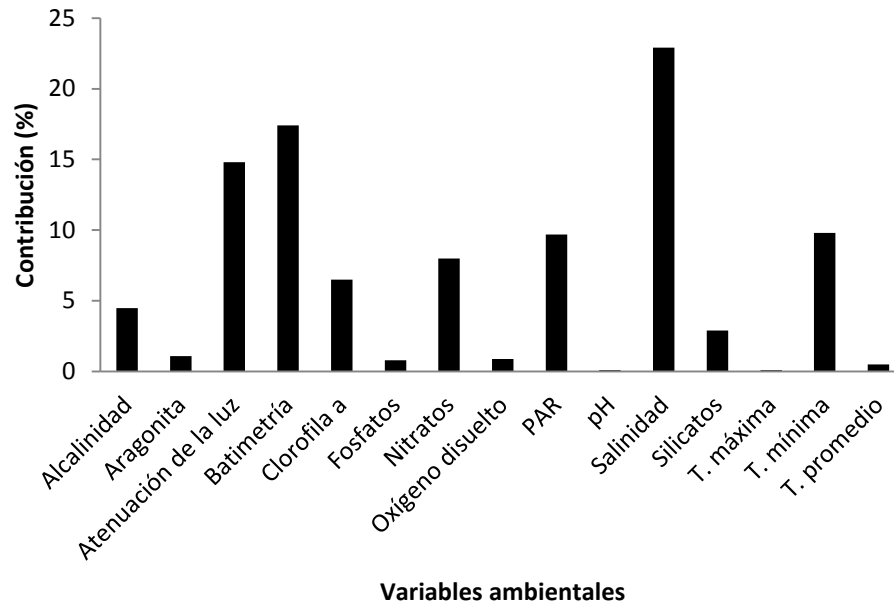
Leptoseris papyracea



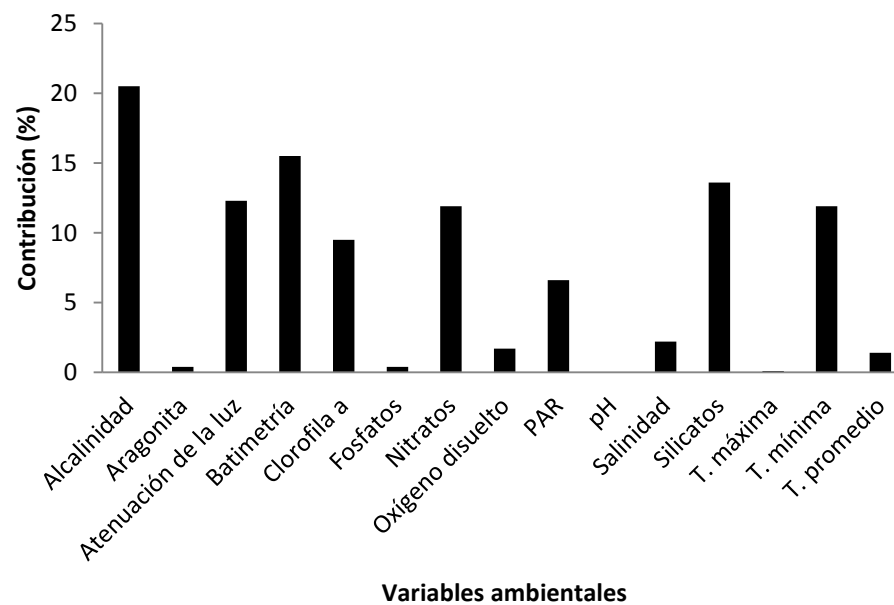
Pavona chiriquiensis



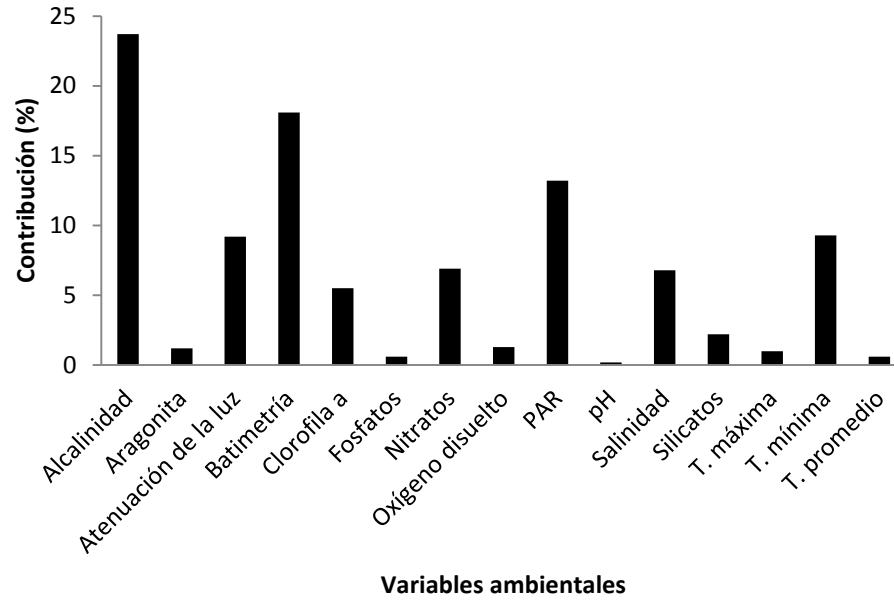
Pavona clavus



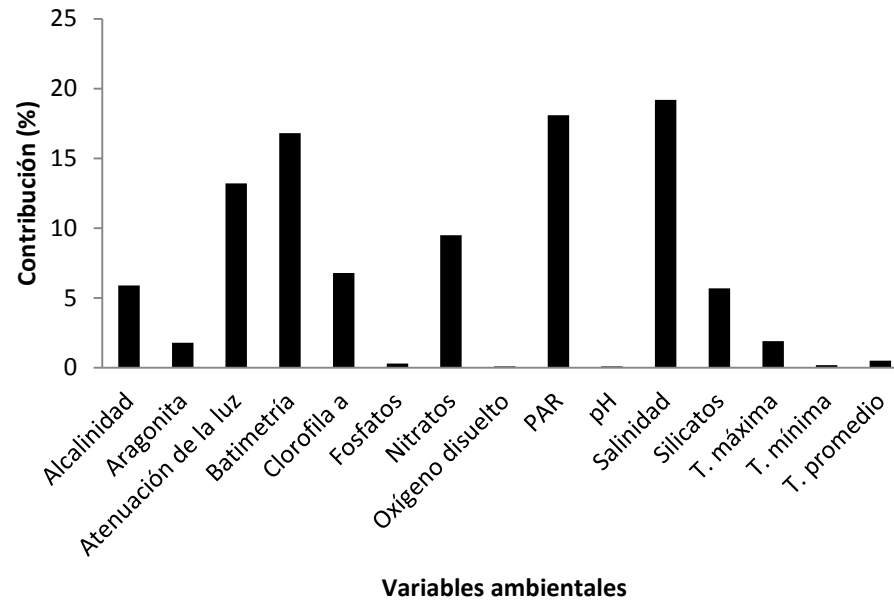
Pavona duerdeni



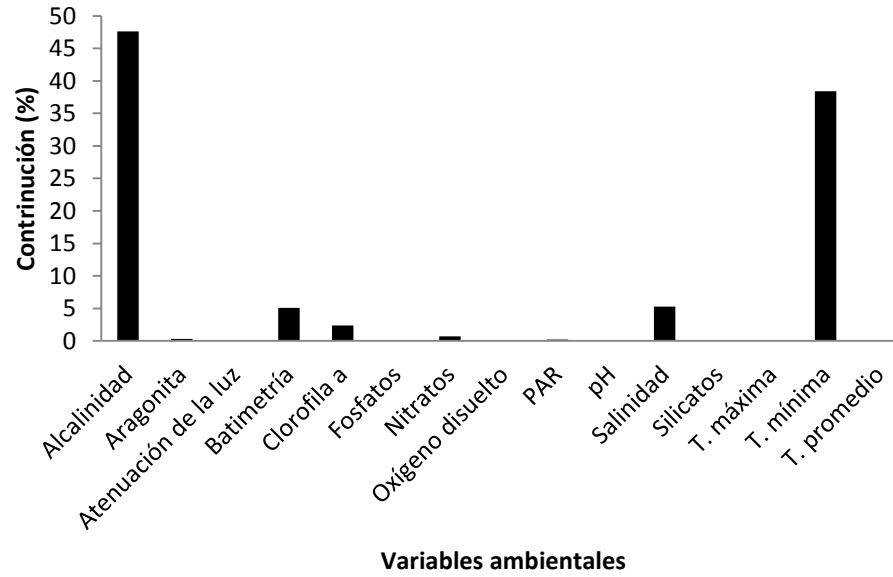
Pavona gigantea



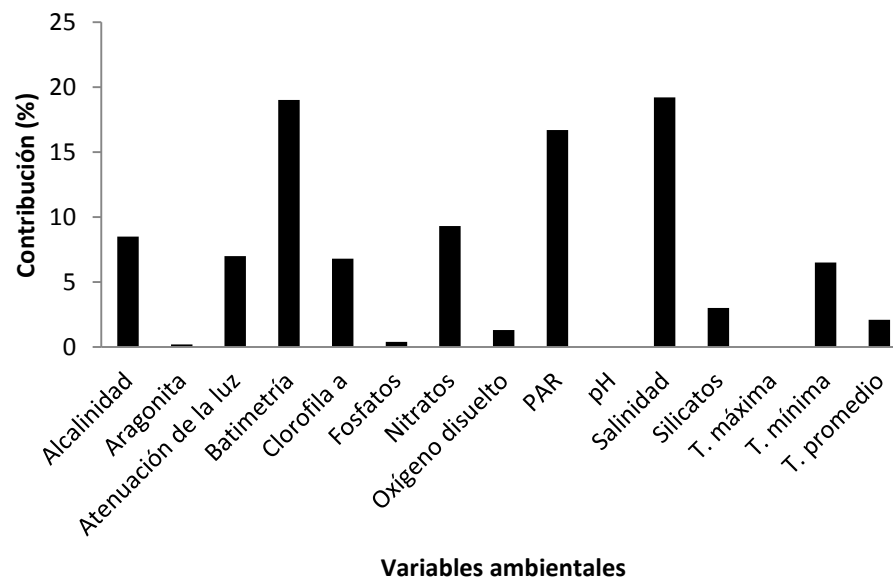
Pavona varians



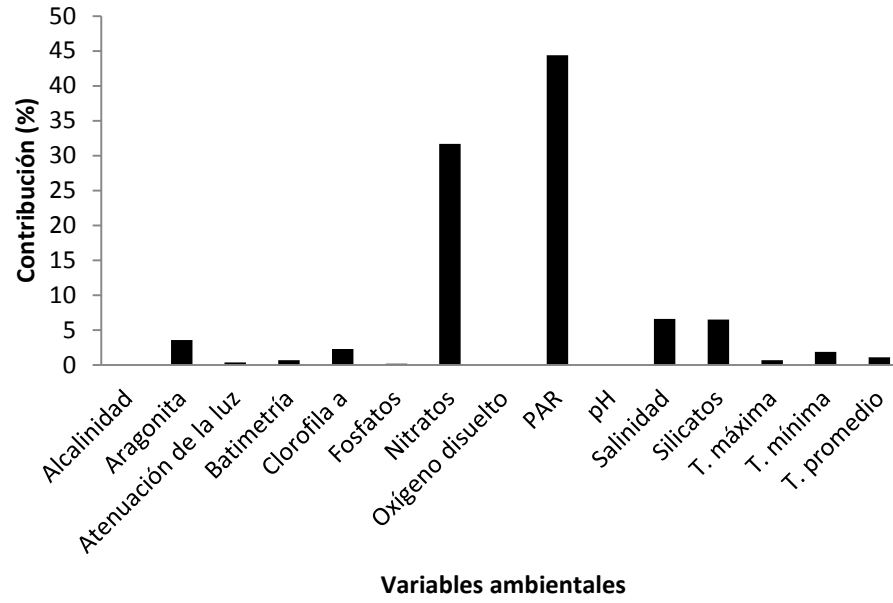
Pavona xarifae



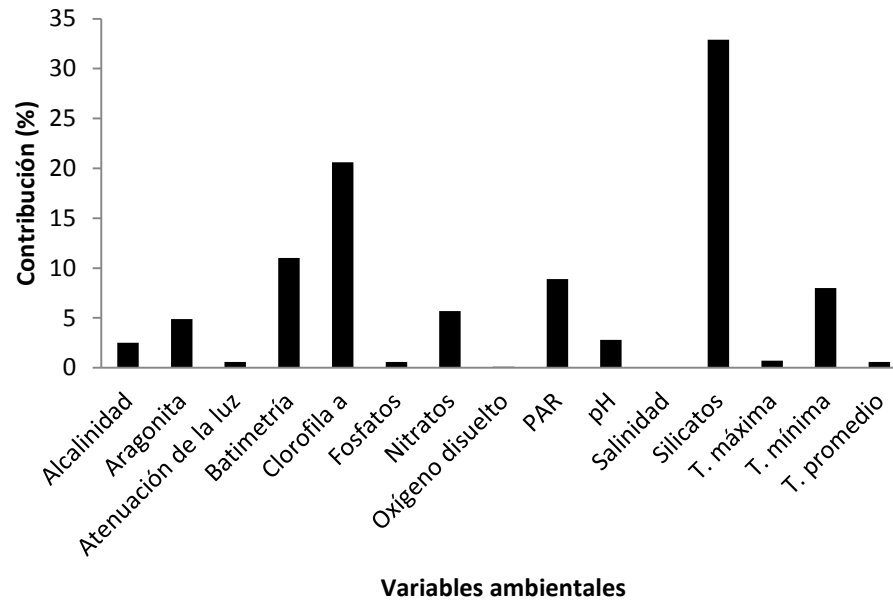
Pocillopora damicornis



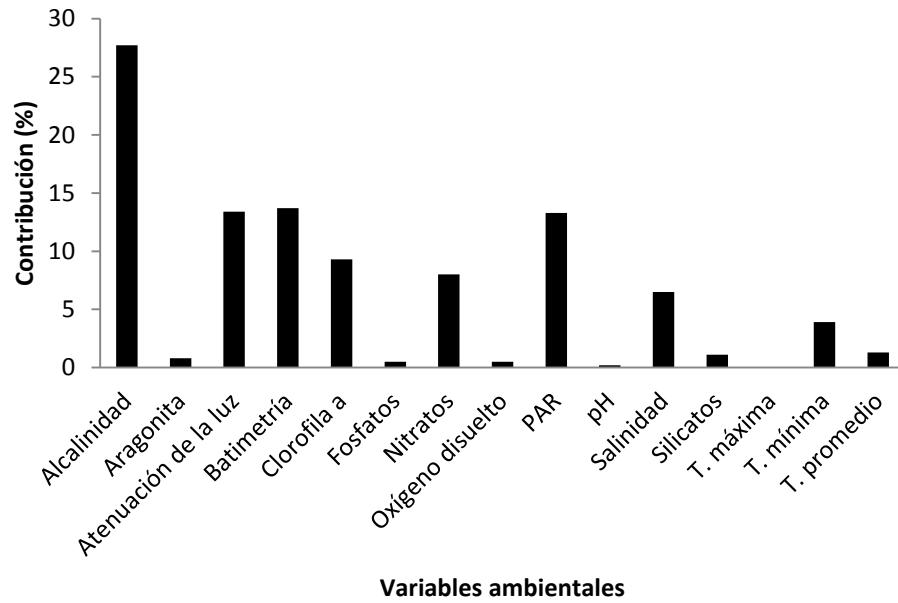
Pocillopora effusus



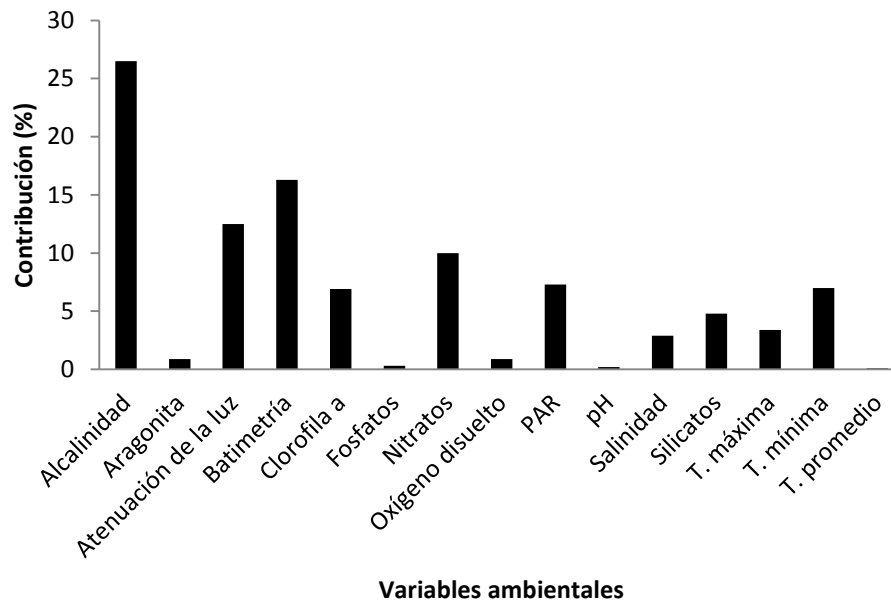
Pocillopora inflata



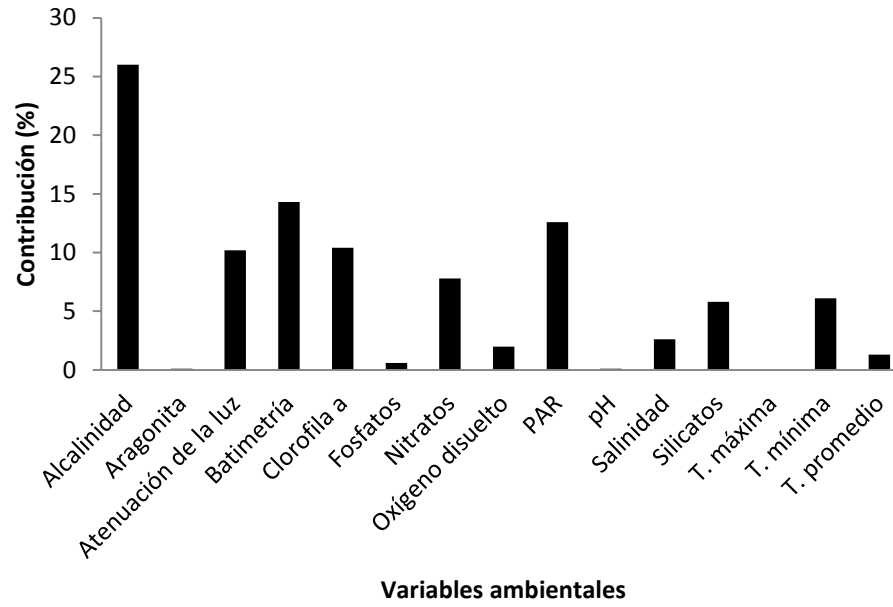
Pocillopora meandrina



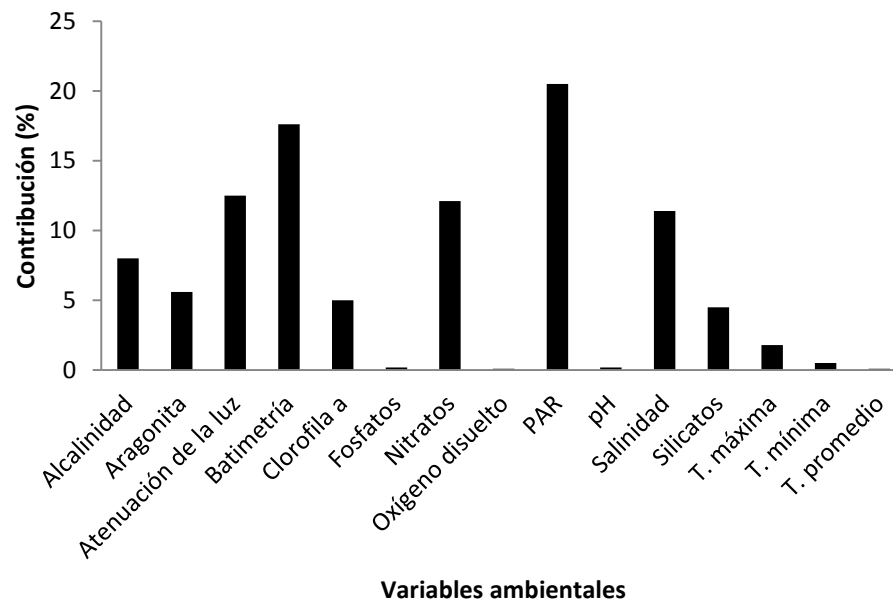
Pocillopora verrucosa



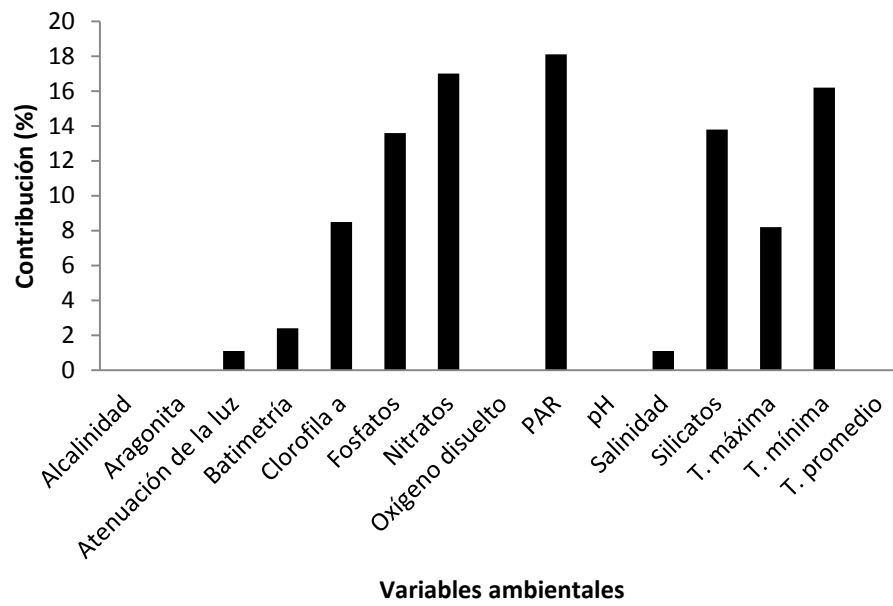
Porites lobata



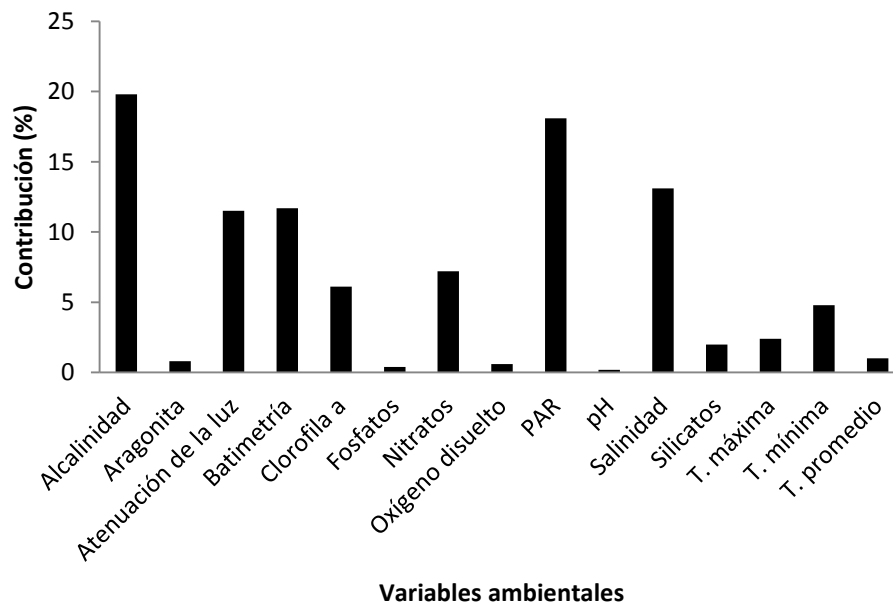
Porites panamensis



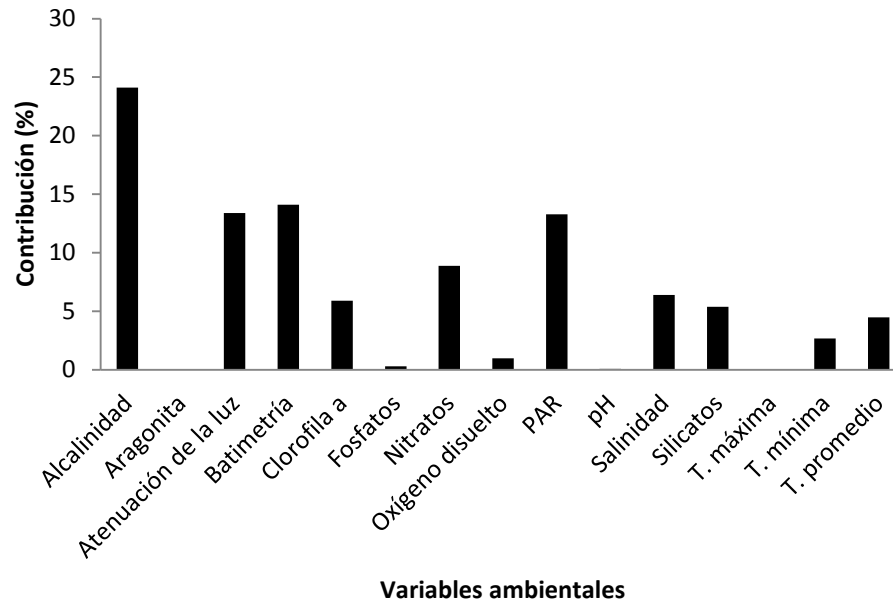
Porites sverdrupi



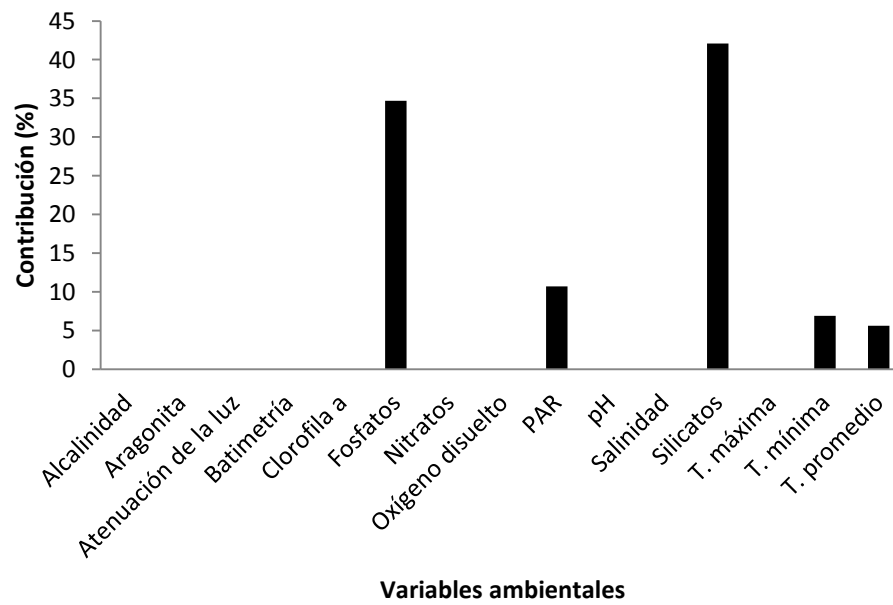
Psammocora stellata



Psamocora superficialis

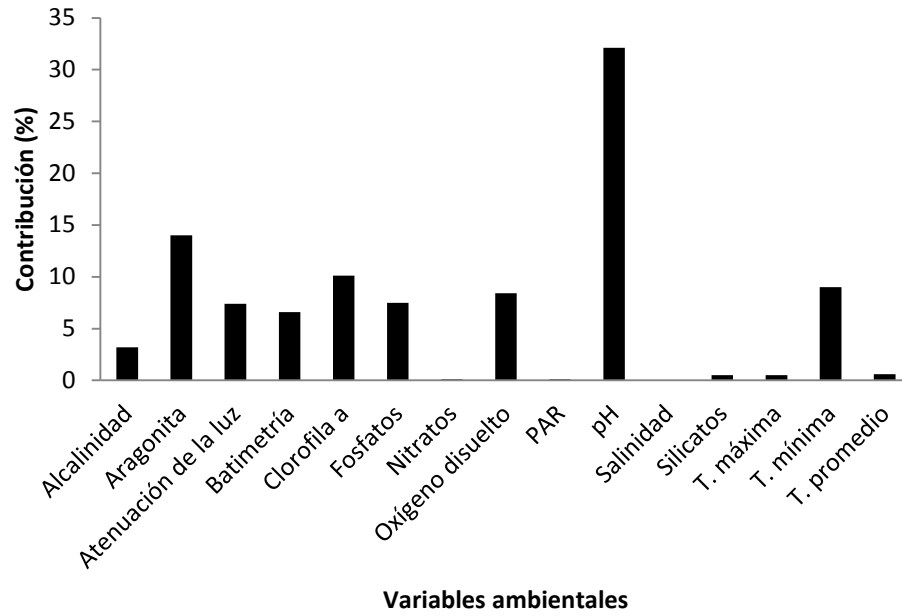


Siderastrea glynni

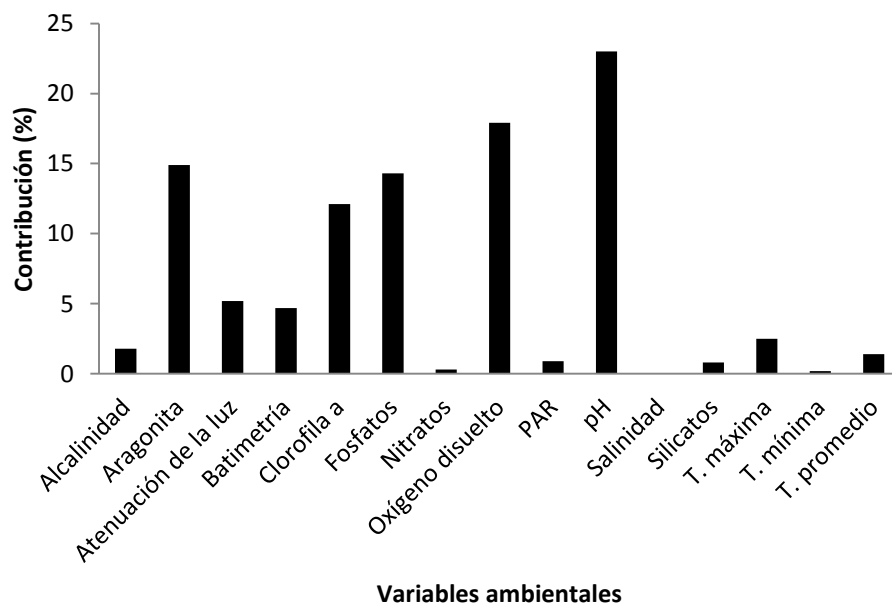


Atlántico Occidental Tropical

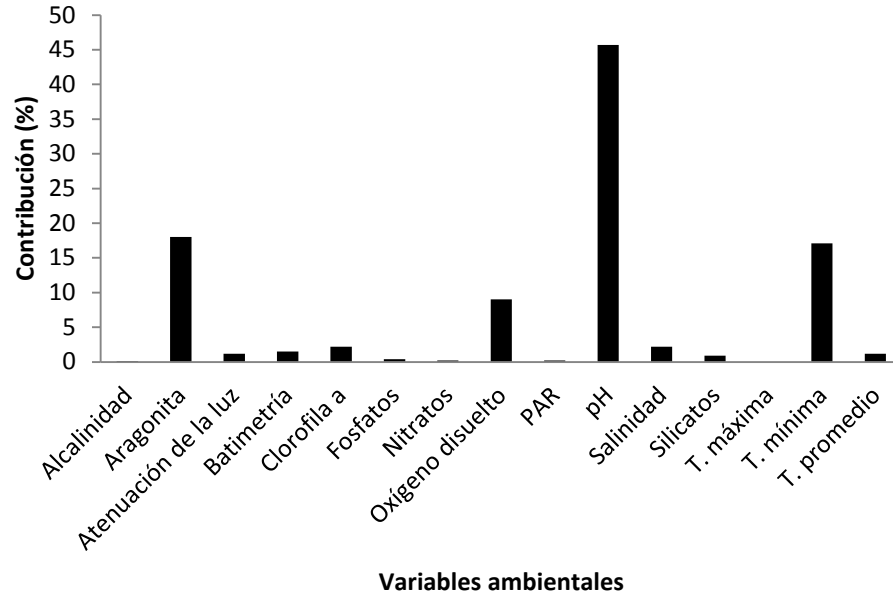
Acropora cervicornis



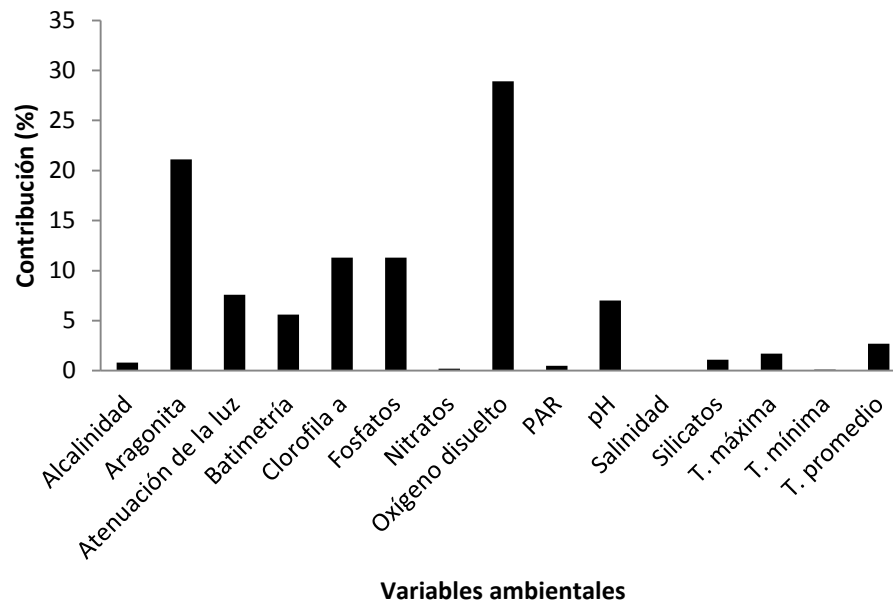
Agaricia agaricites



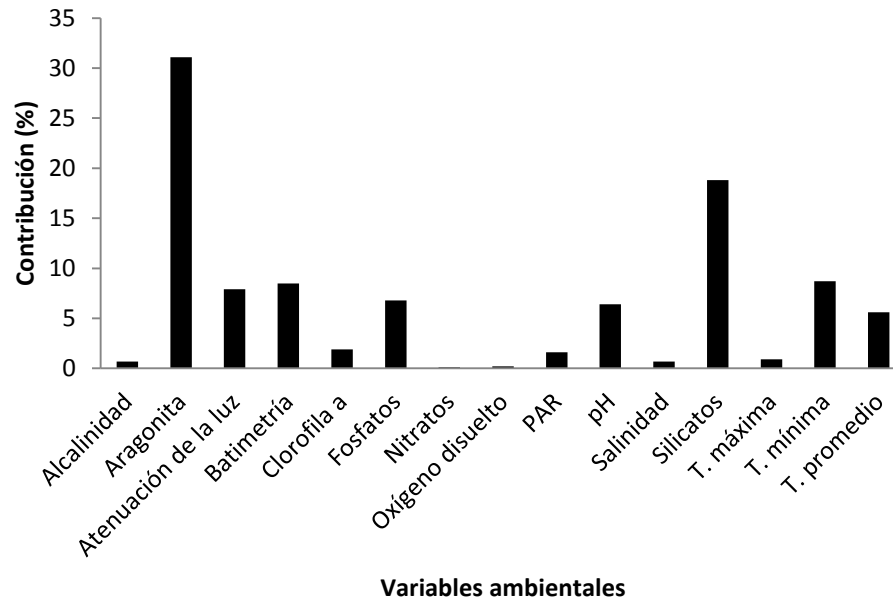
Agaricia tenuifolia



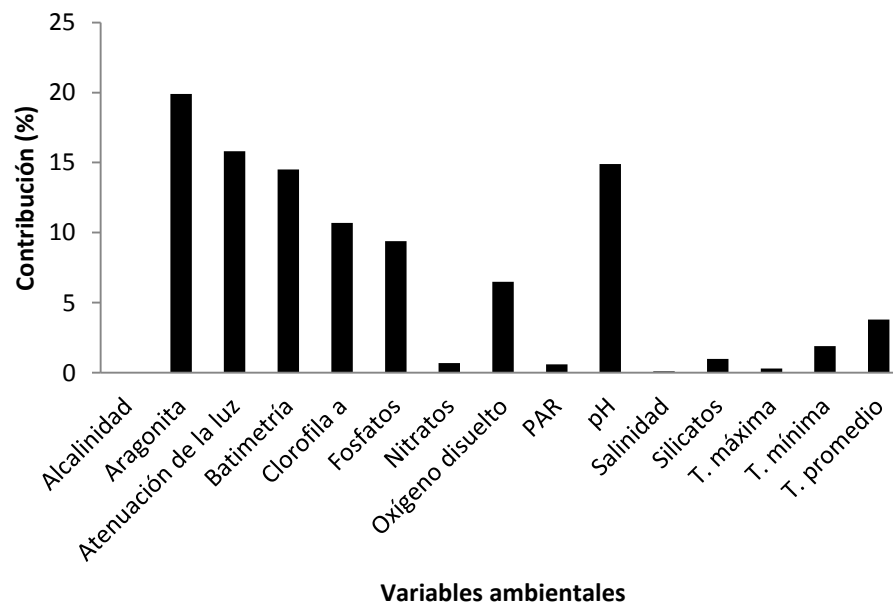
Colpophylia natans



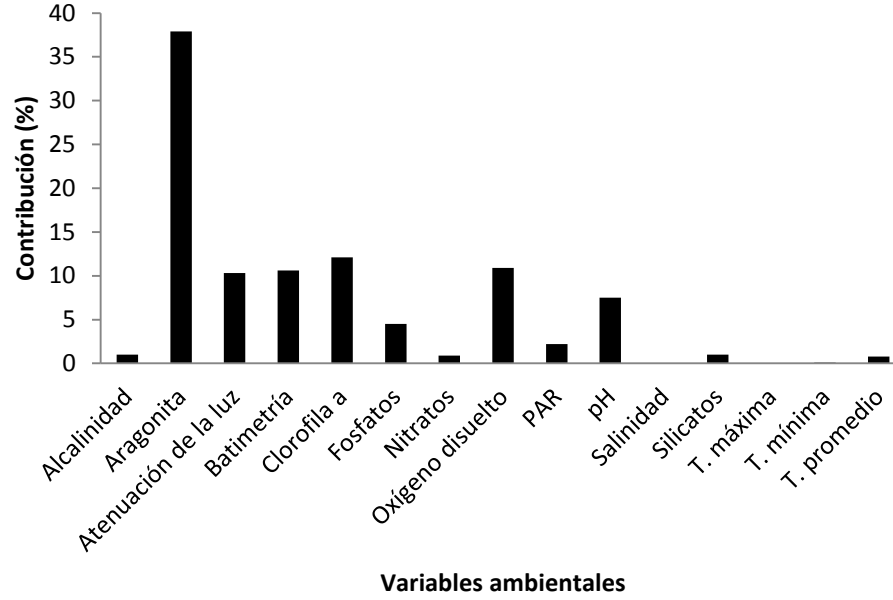
Dendrogyra cylindrus



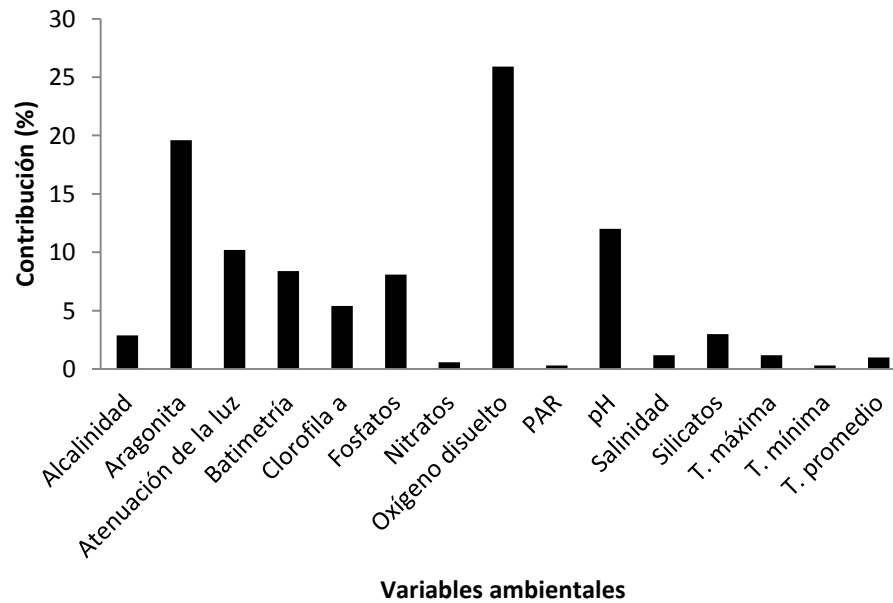
Dichocoenia stokesii



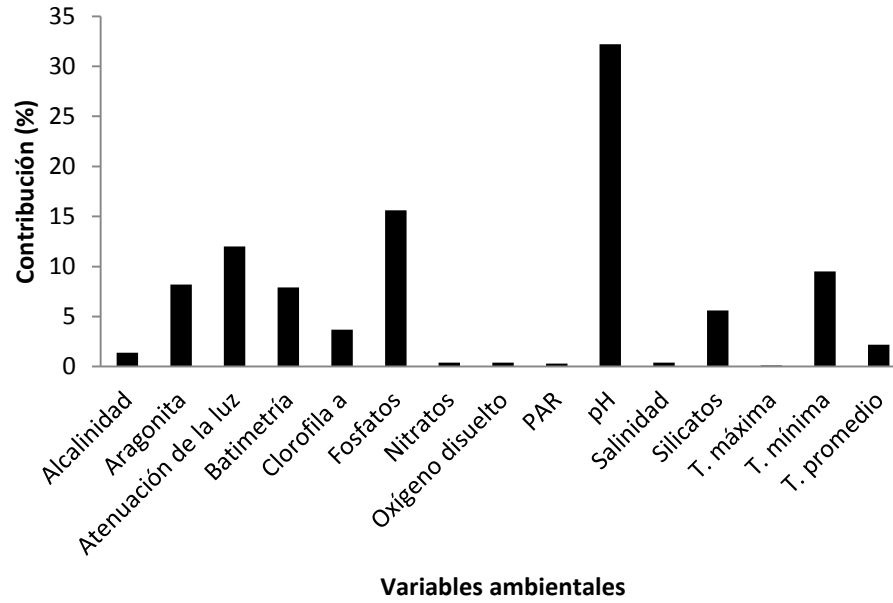
Diploria strigosa



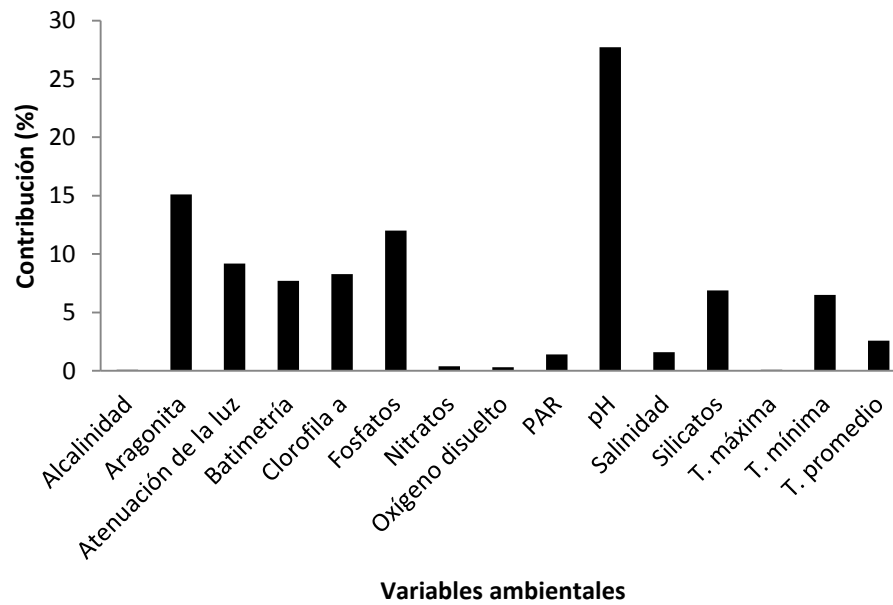
Helioseris cucullata



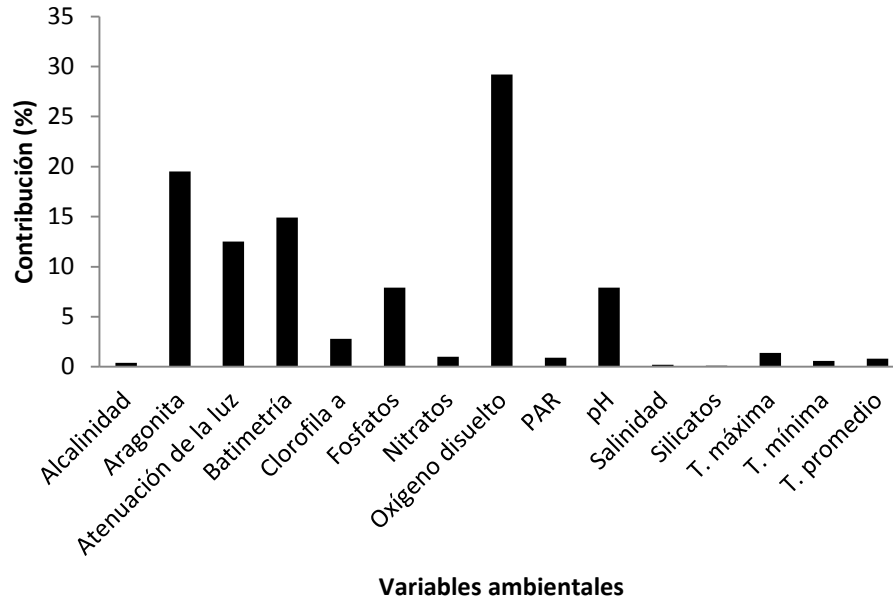
Isophyllastrea rigida



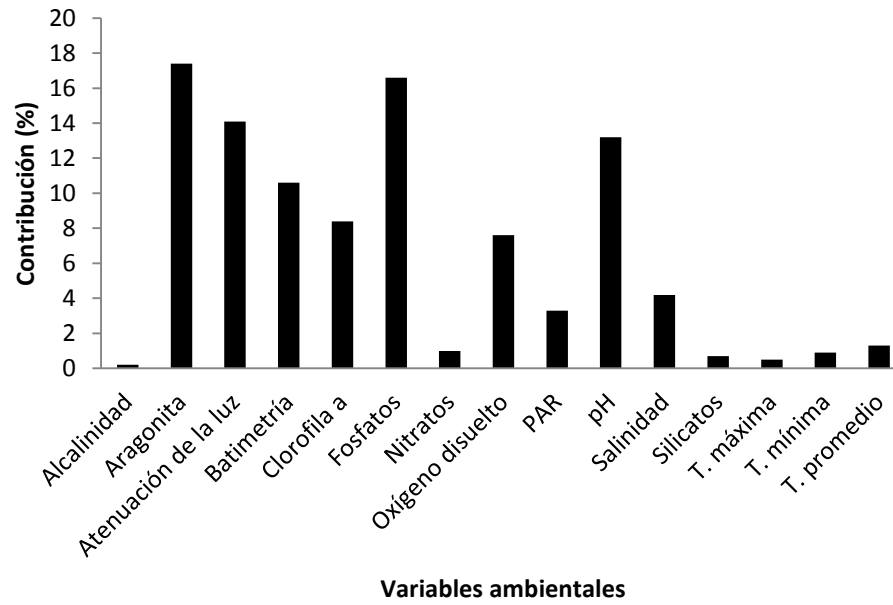
Madracis decactis



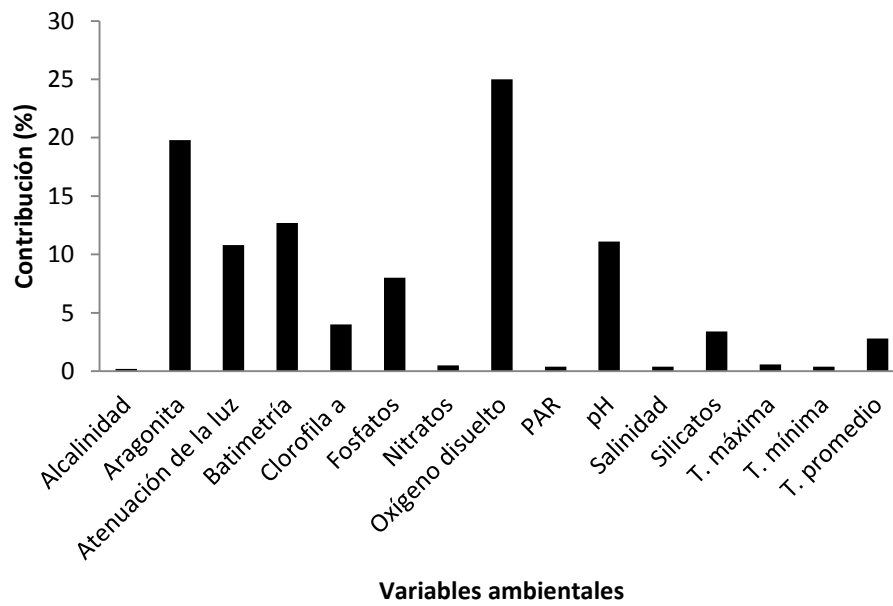
Montastraea annularis



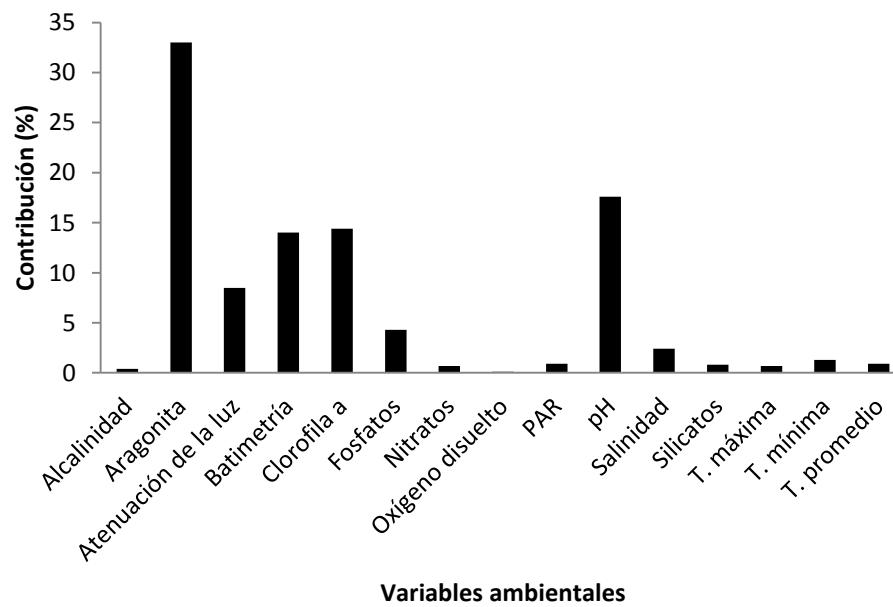
Montastraea cavernosa



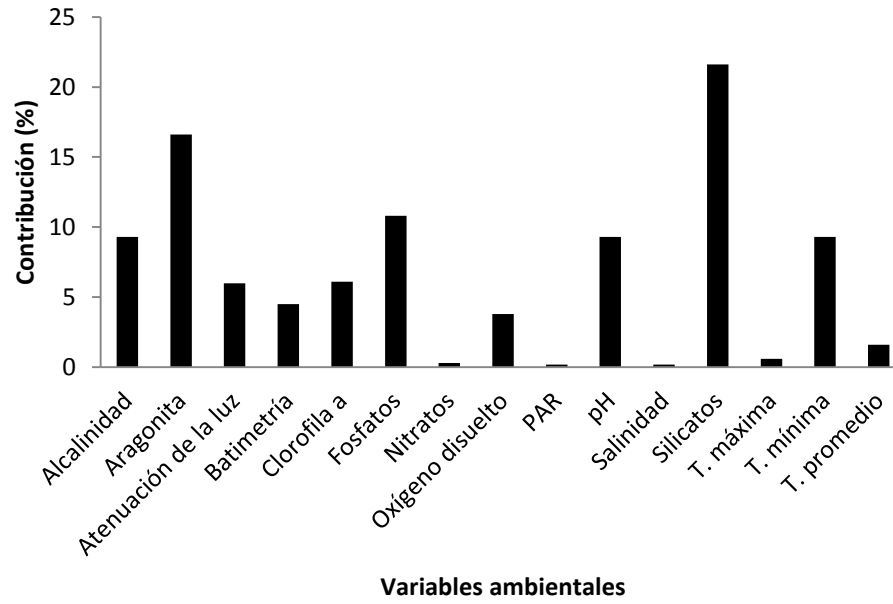
Montastraea faveolata



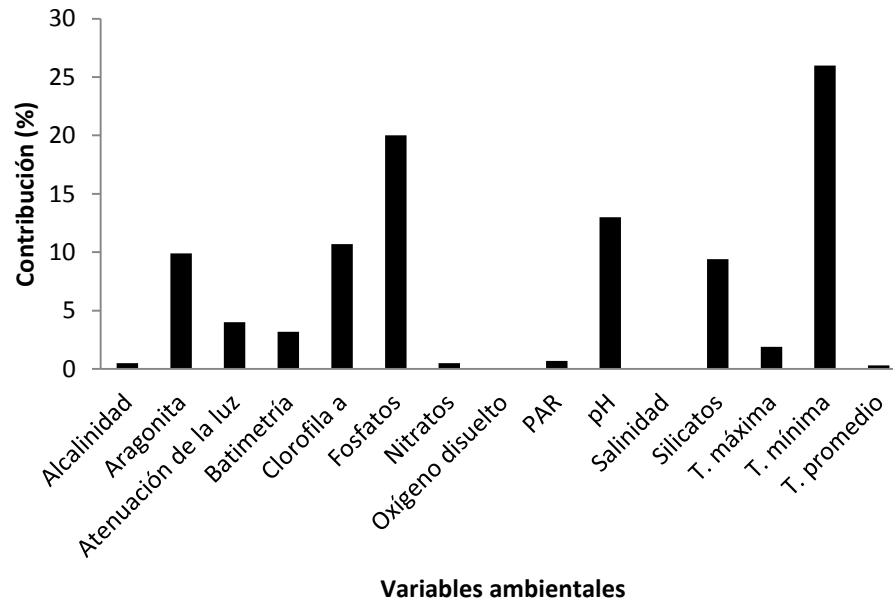
Montastraea franksi



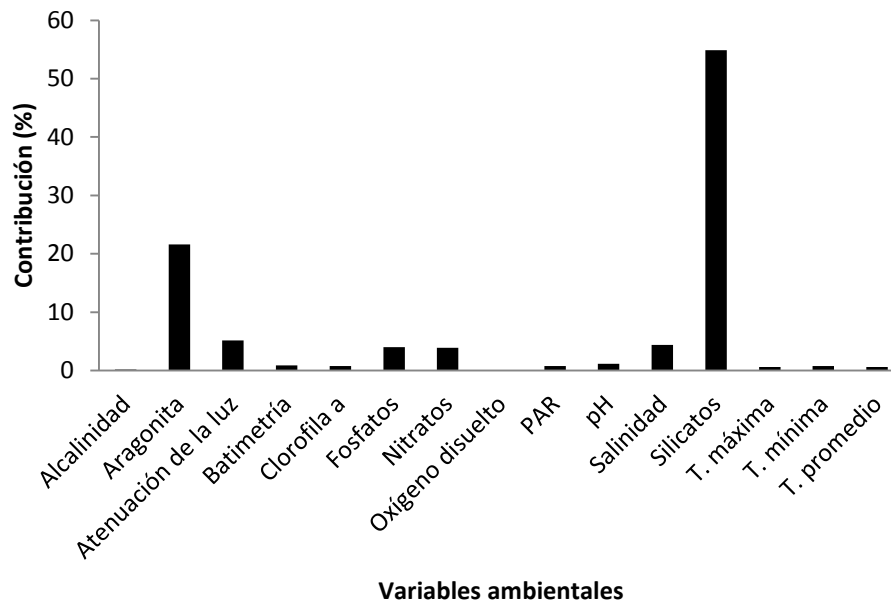
Mussa angulosa



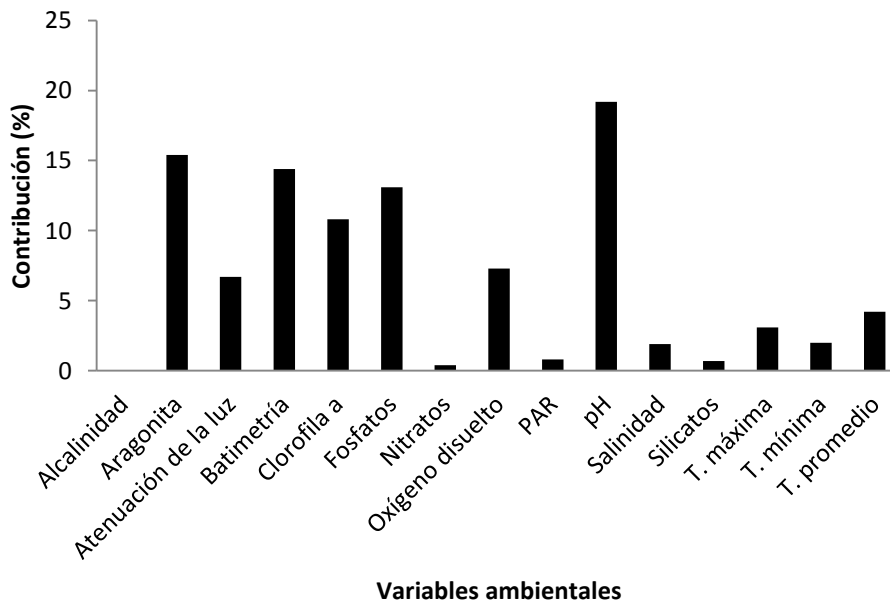
Mycetophyllia aliciae

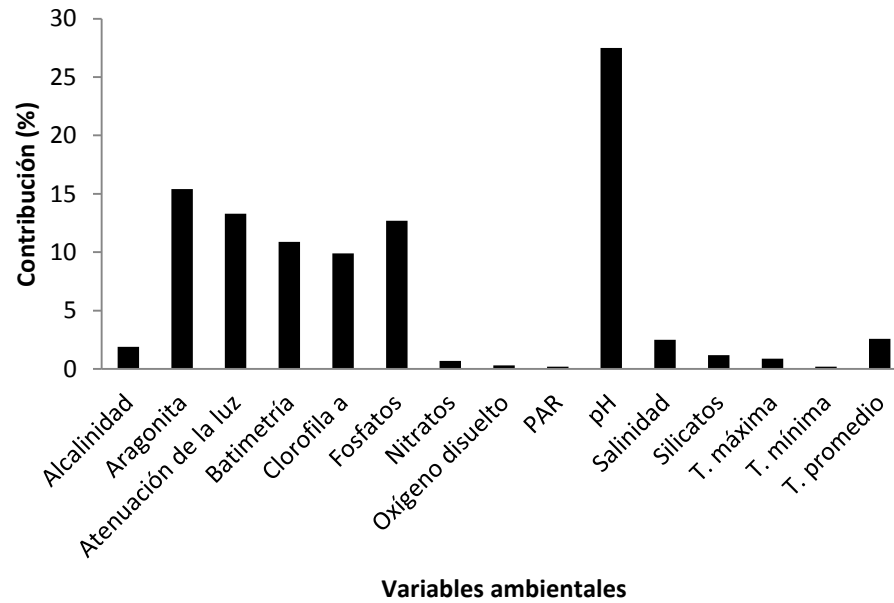
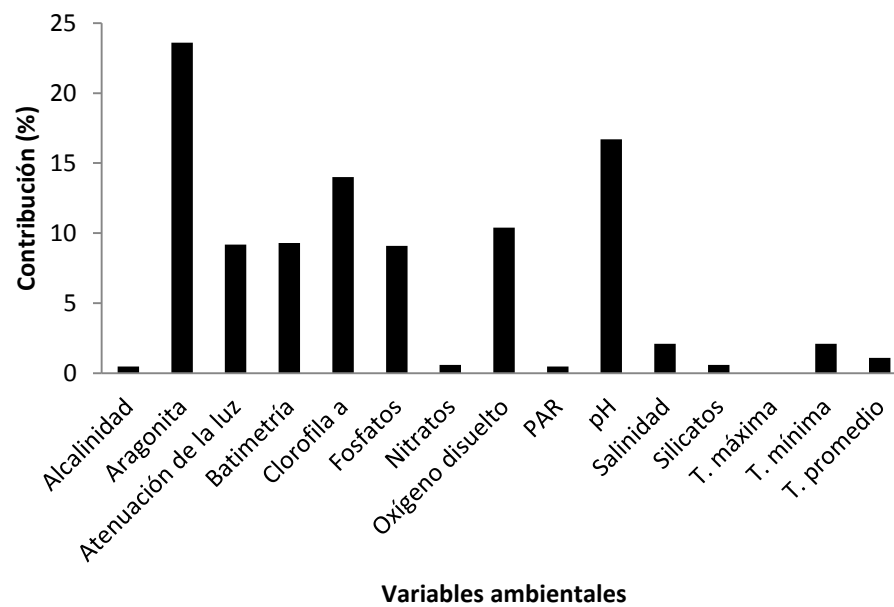


Oculina valenciennesi



Porites astreoides



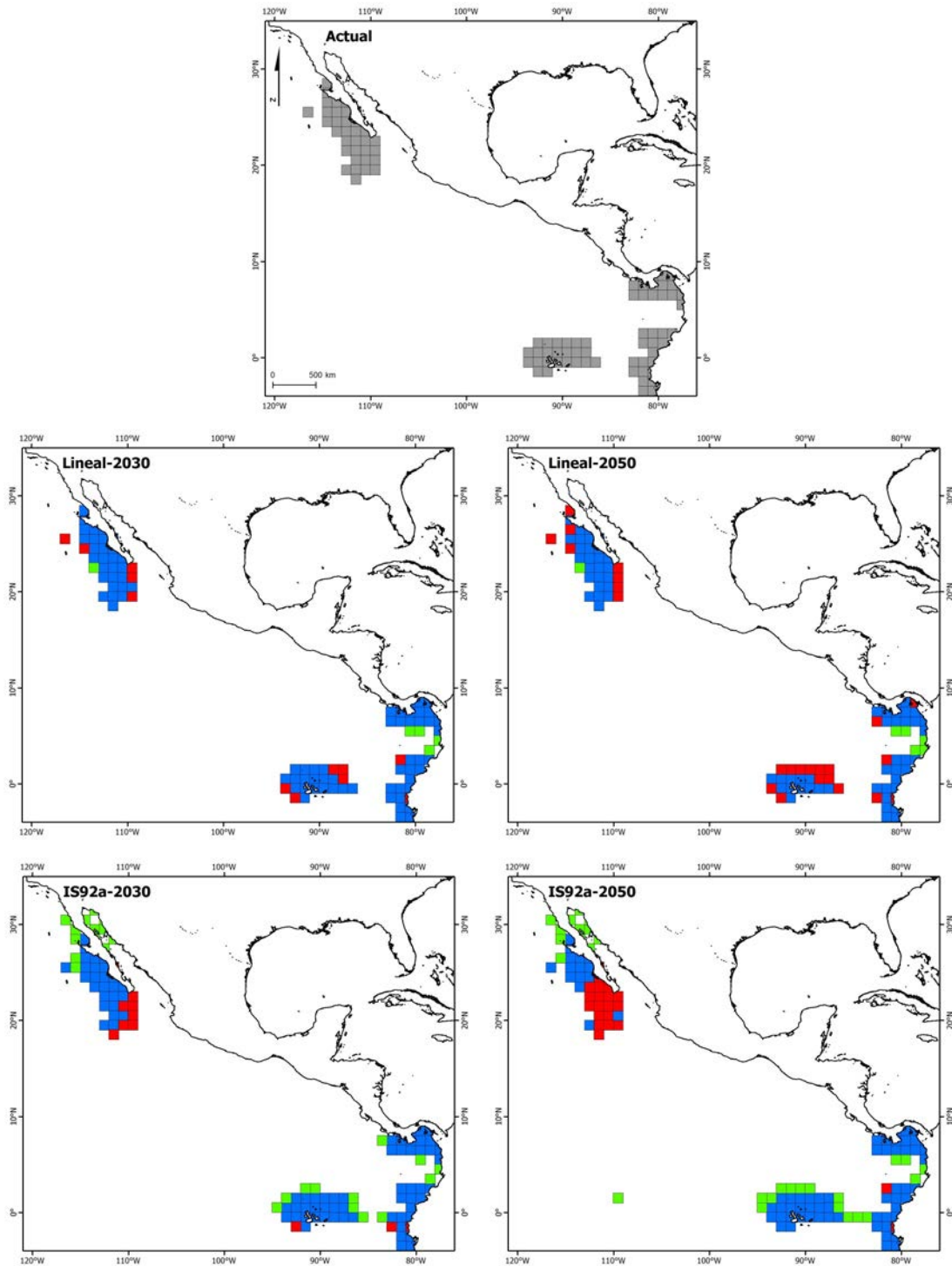
Siderastrea siderea***Stephanocoenia intercepta***

ANEXO III

MAPAS REPRESENTATIVOS DE LA PÉRDIDA O GANANCIA DE ÁREA
OCUPADA POR LAS ESPECIES EN LOS ESCENARIOS IS92a Y LINEAL Y
SUS RESPECTIVOS HORIZONTES A 2030 Y 2050

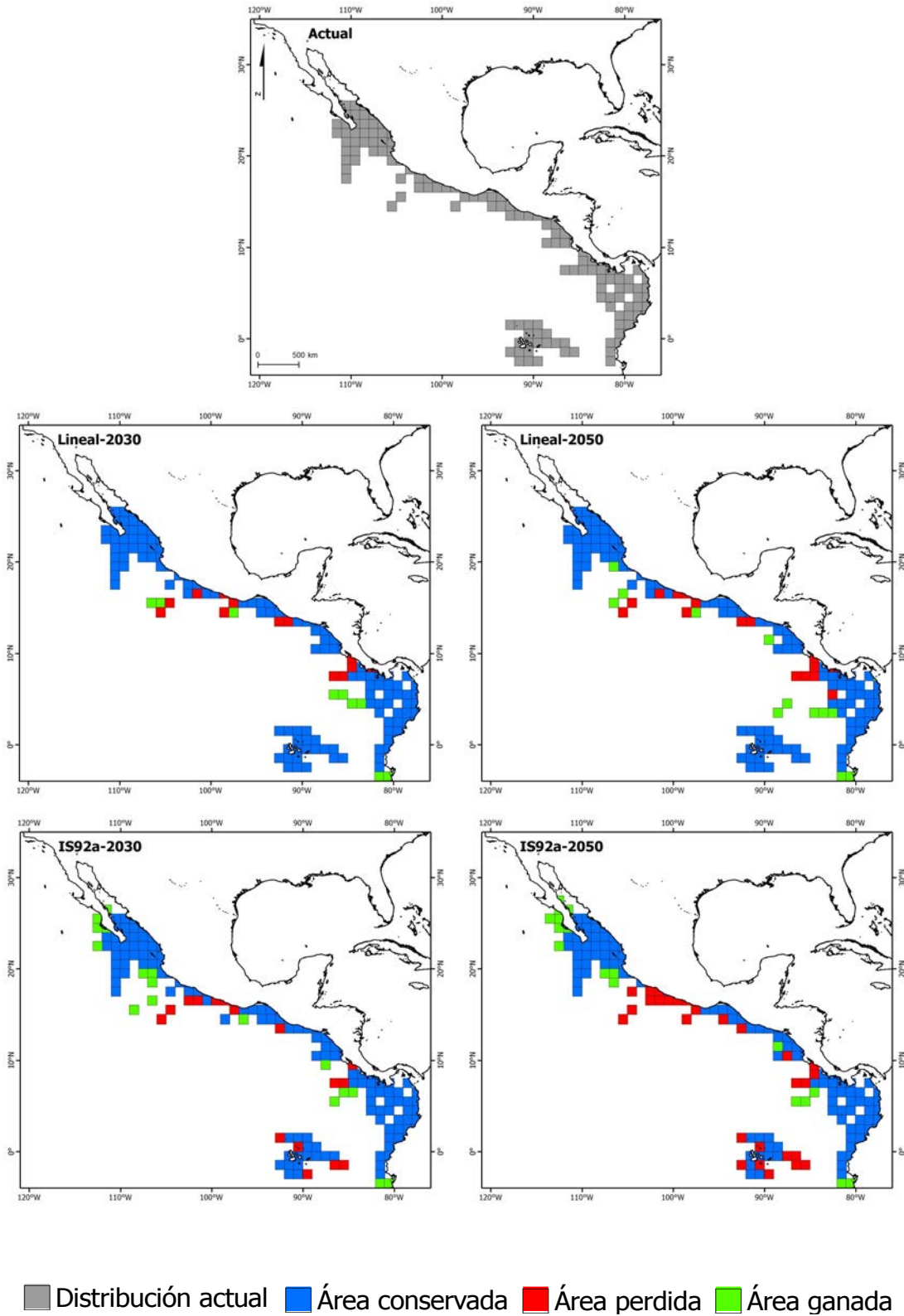
Pacífico Oriental Tropical

Fungia distorta Michelin, 1842

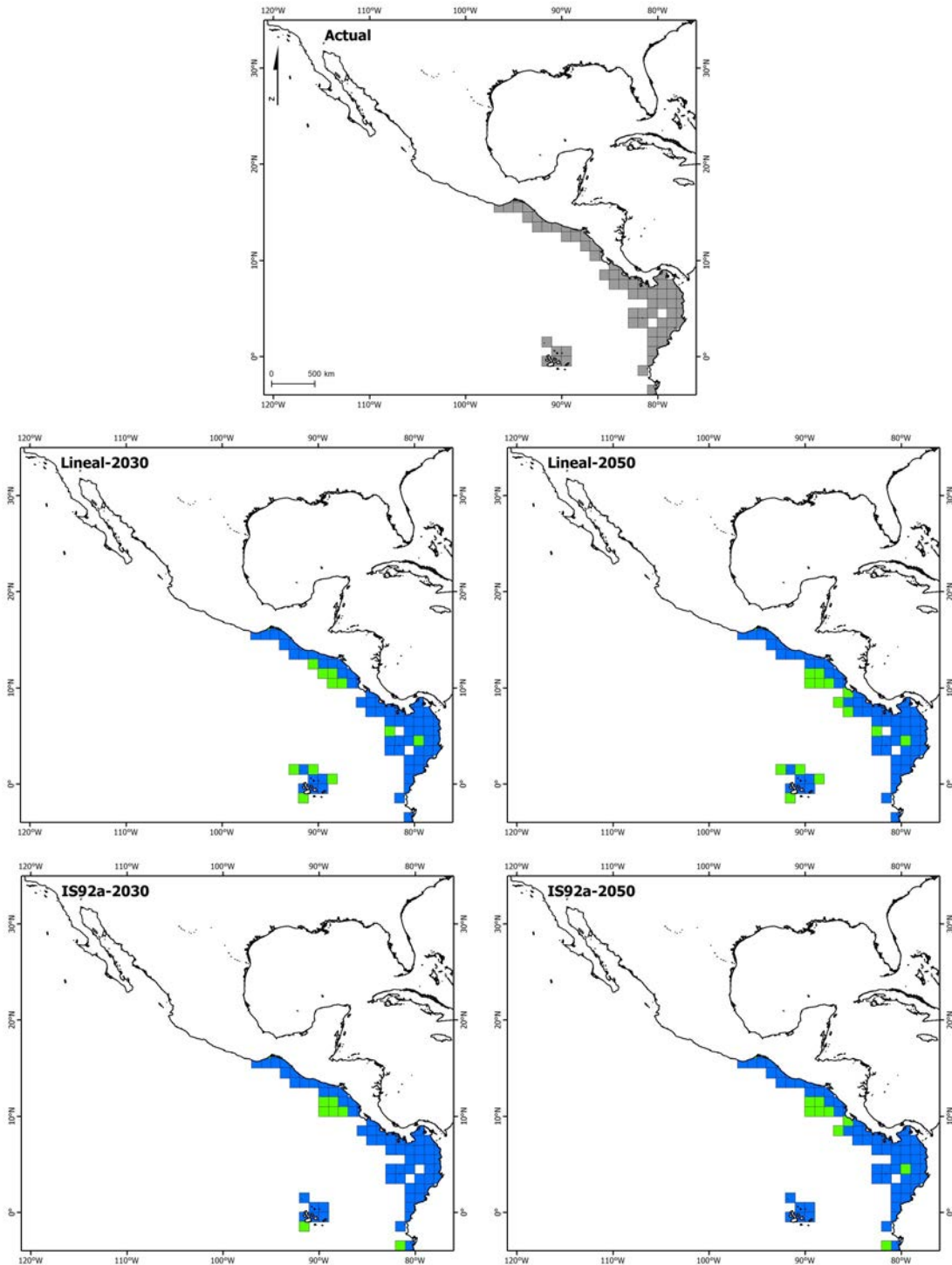


■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

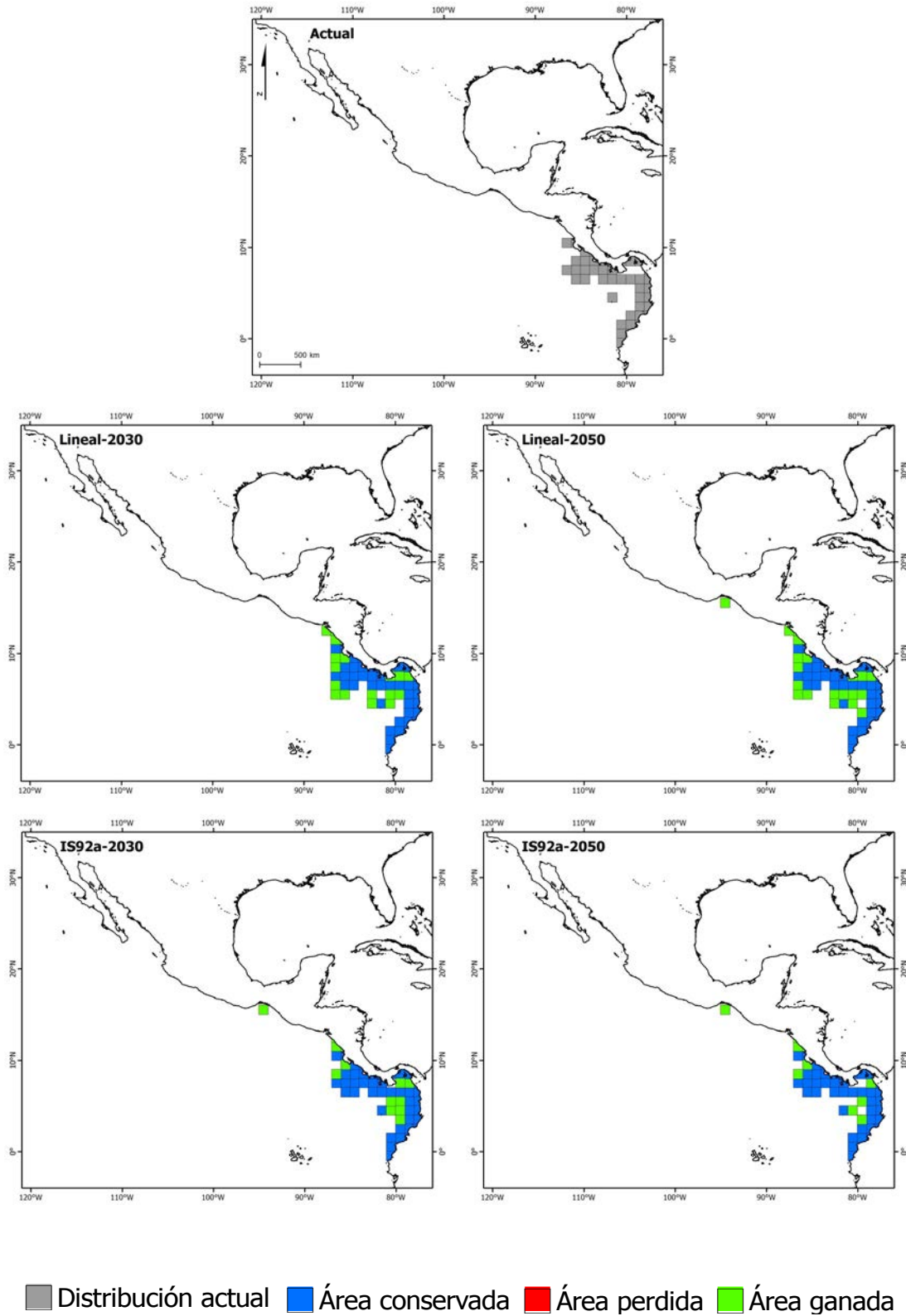
***Gardineroseris planulata* (Dana, 1846)**



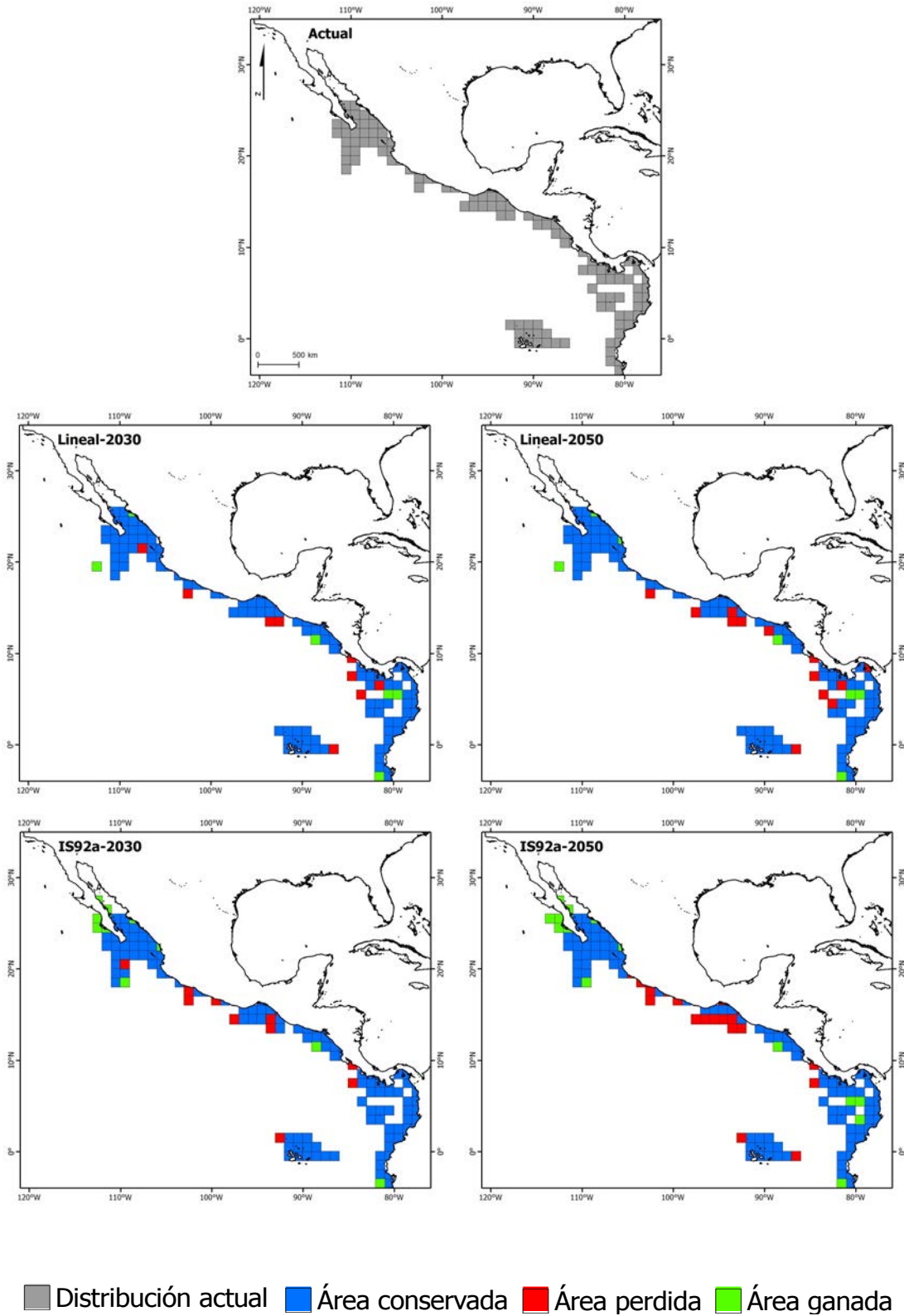
***Leptoseris papyracea* (Dana, 1846)**



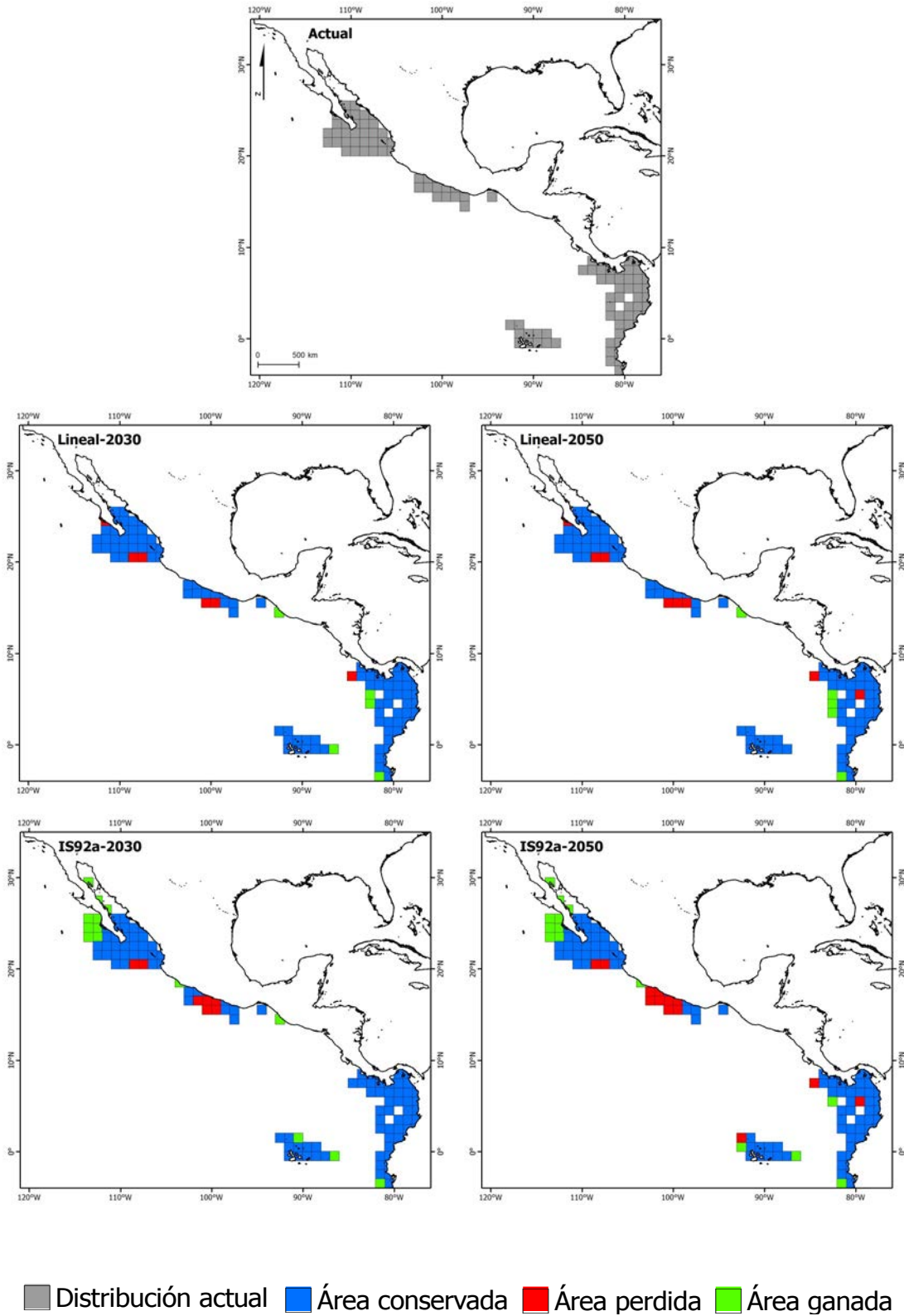
Pavona chiriquiensis Glyn, Mate y Stemann, 2001



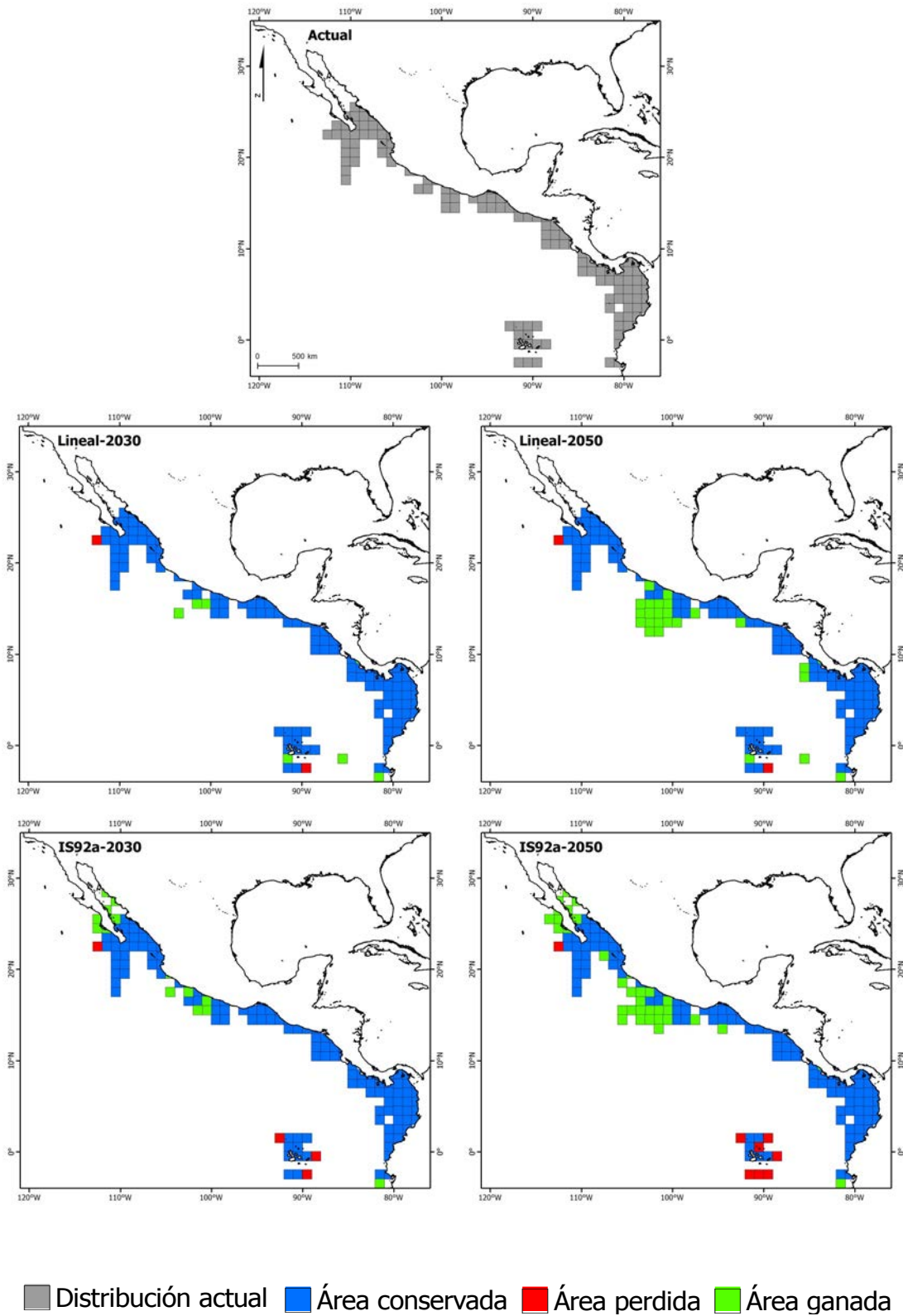
Pavona clavus (Dana, 1846)



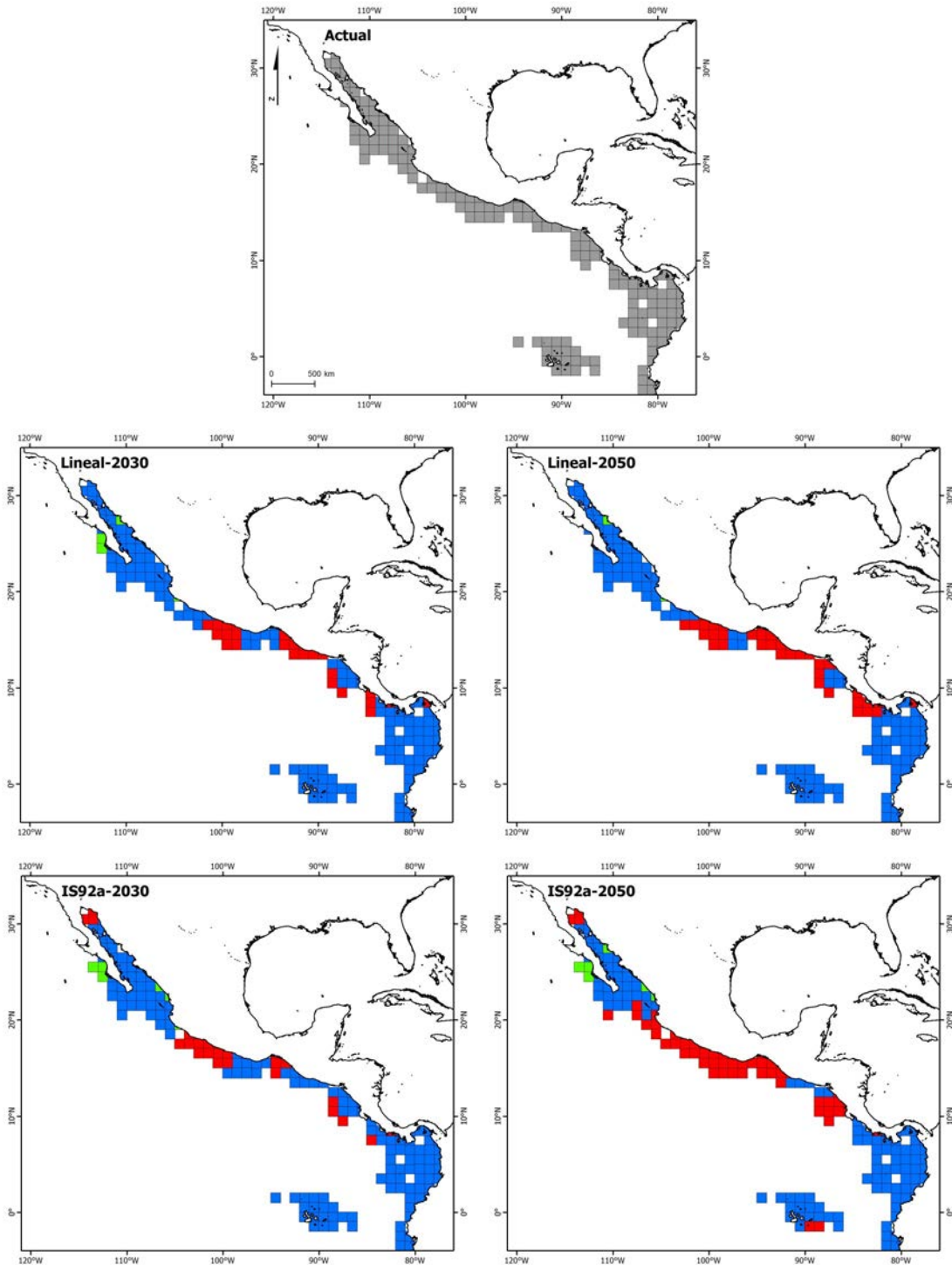
Pavona duerdeni Vaughan, 1907



Pavona gigantea Verrill, 1896

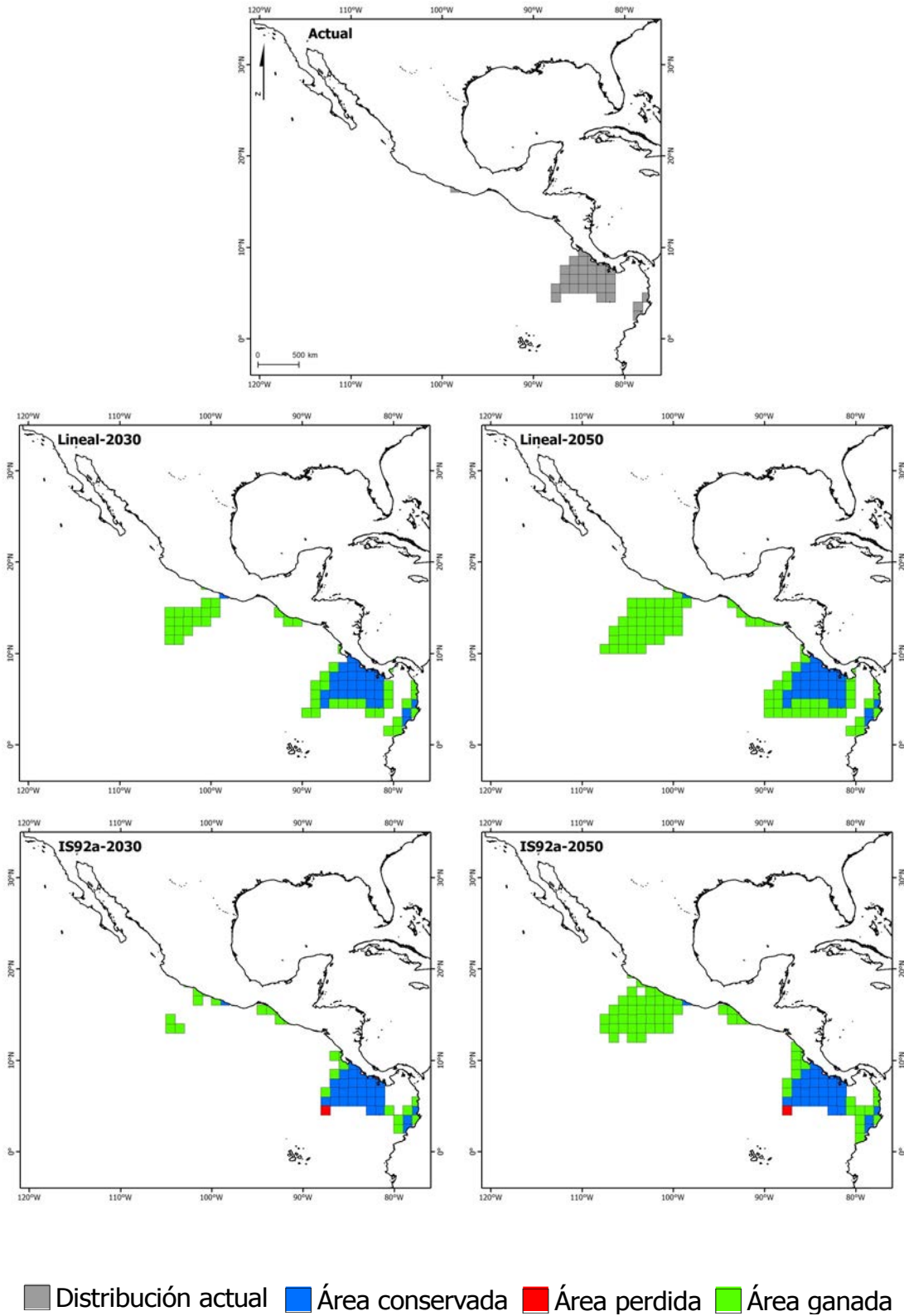


Pavona varians Verrill, 1864

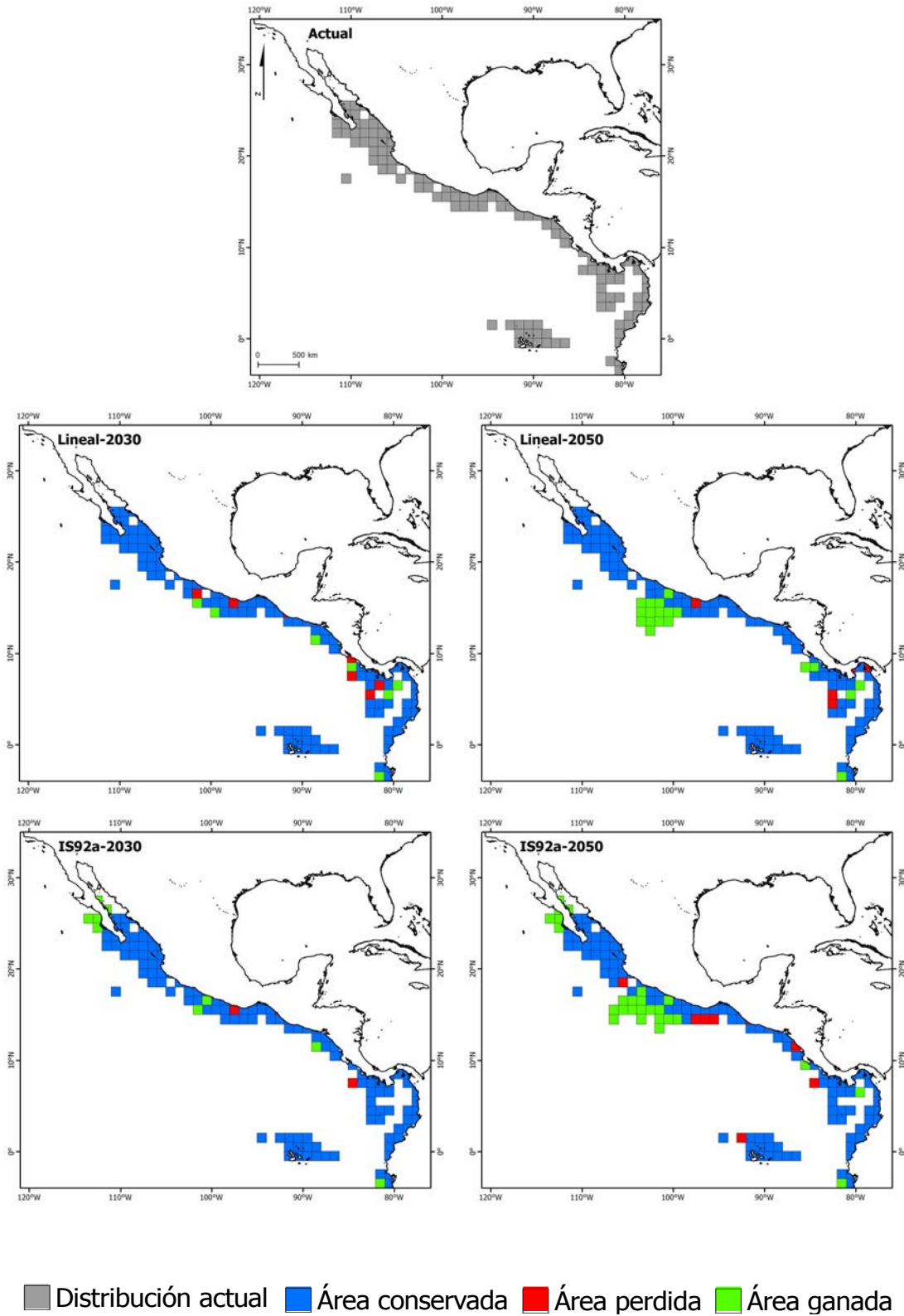


Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

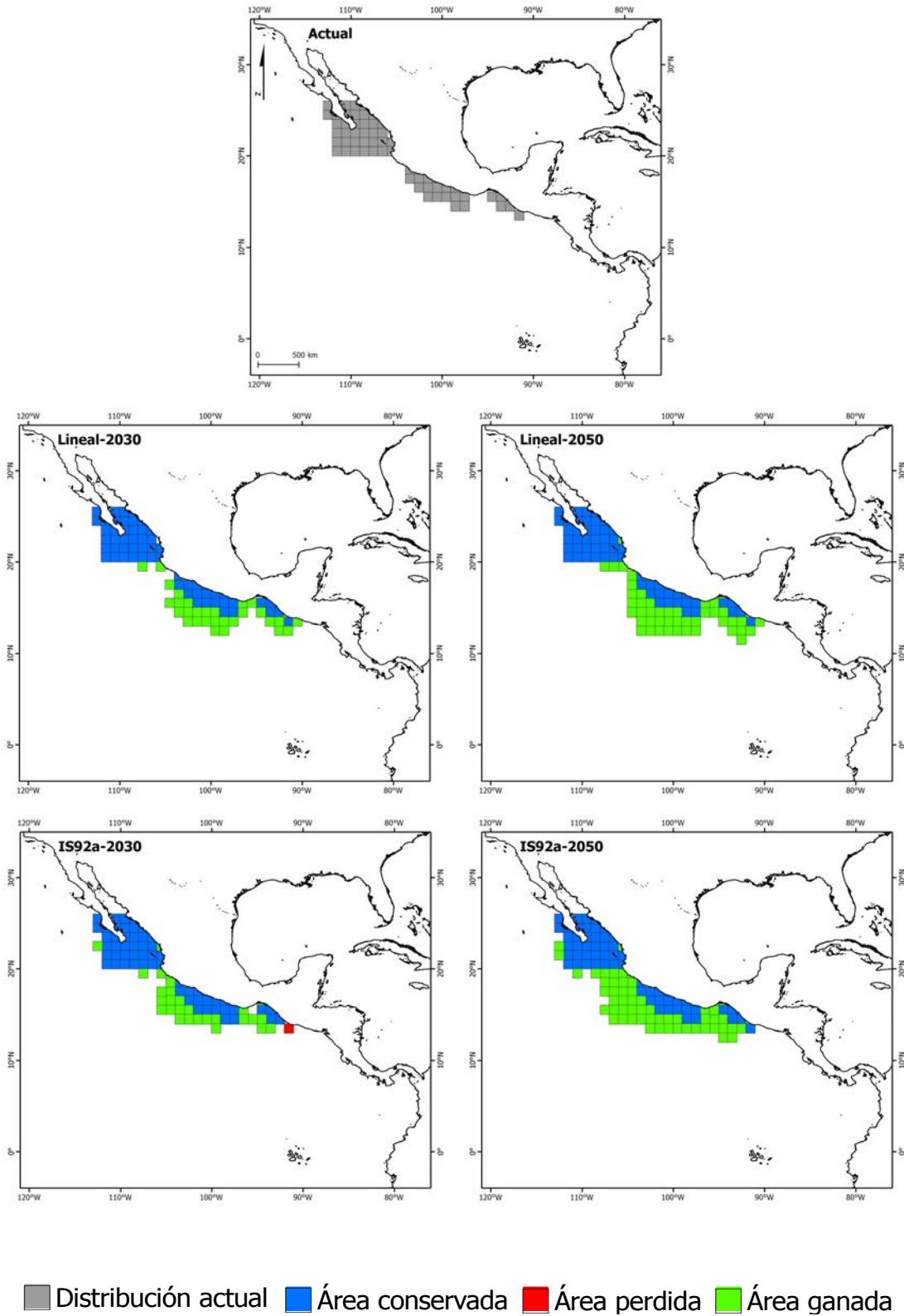
Pavona xarifae Scheer y Pillai, 1974



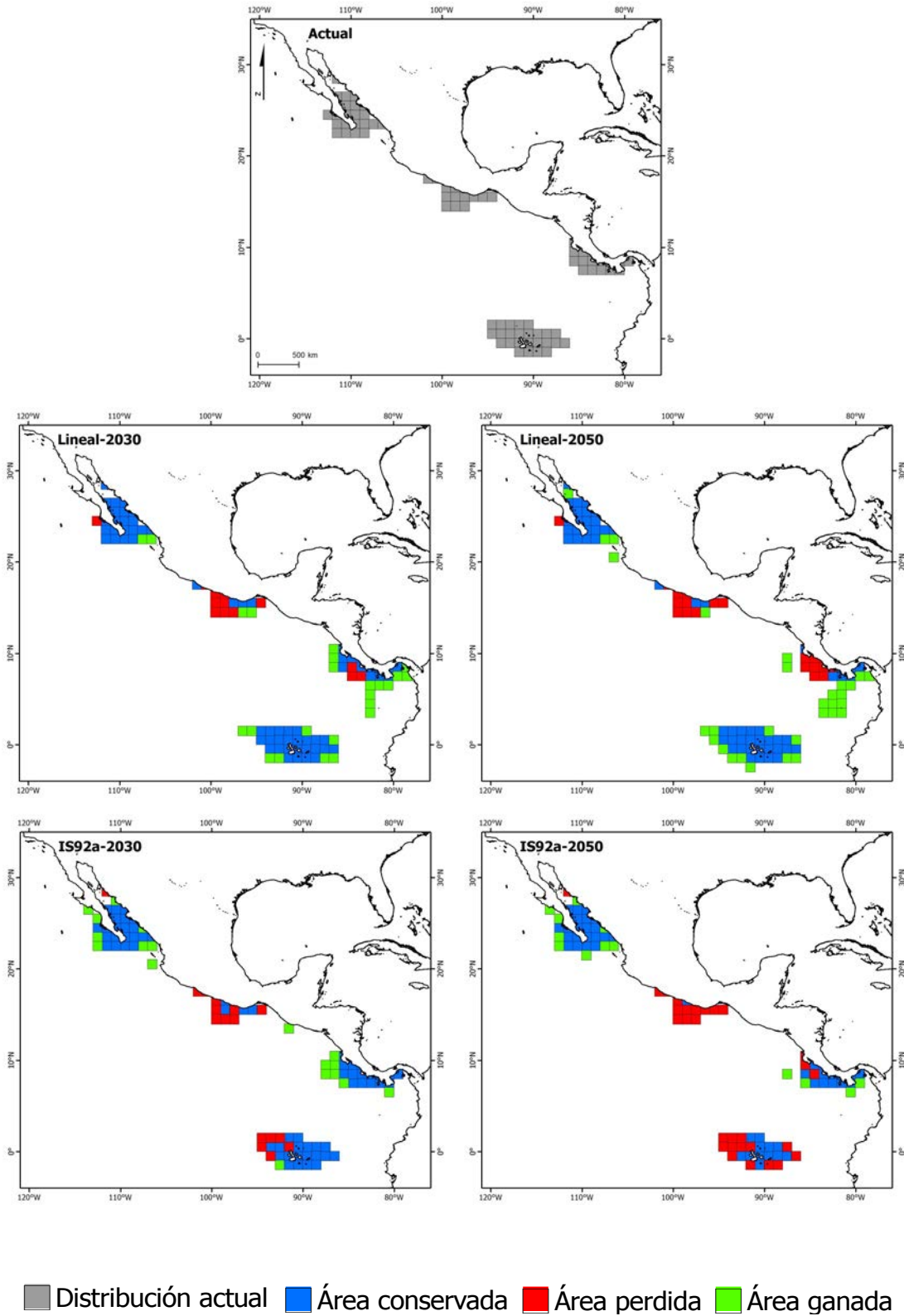
Pocillopora damicornis (Linnaeus, 1758)



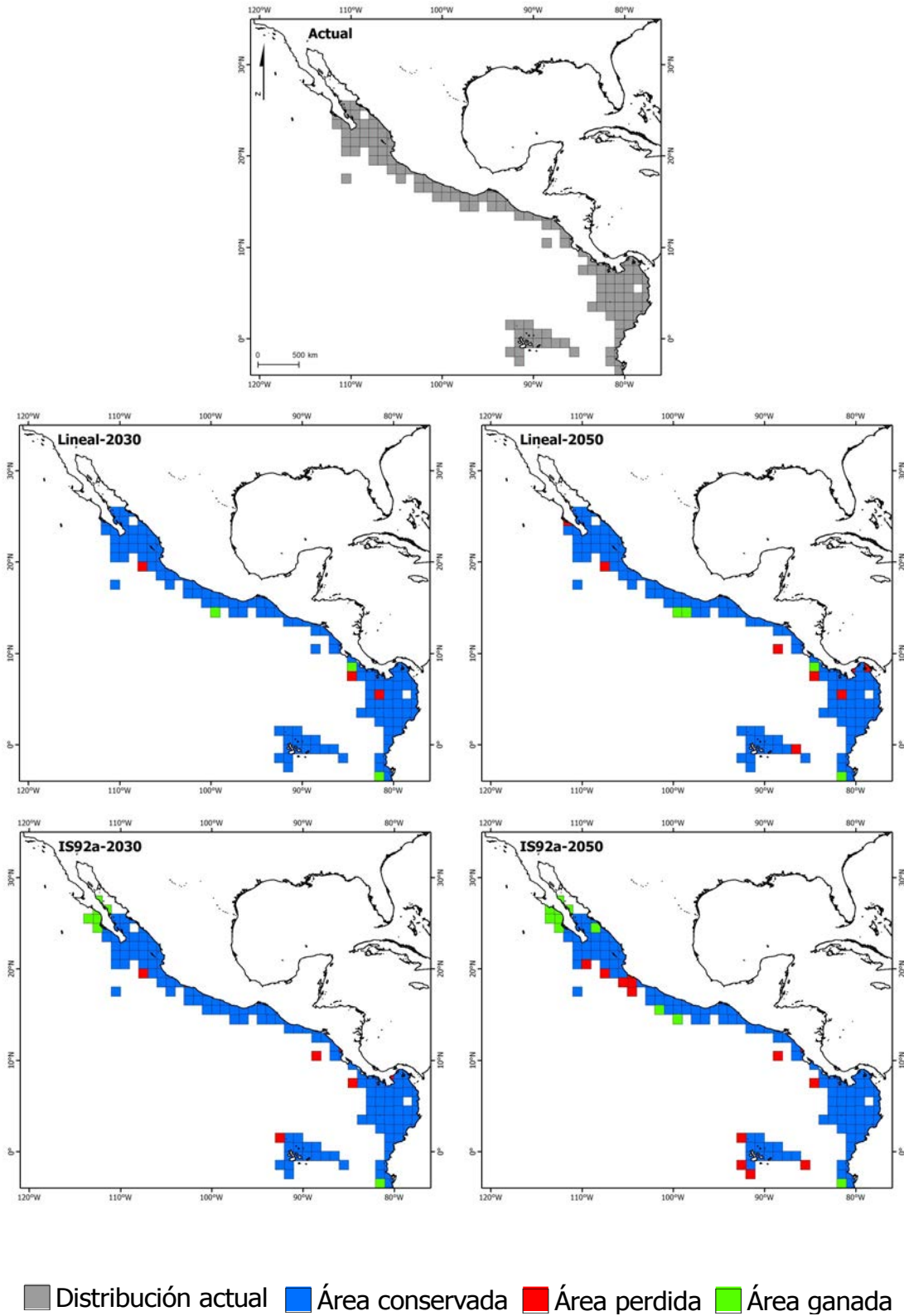
Pocillopora effusus Veron, 2000



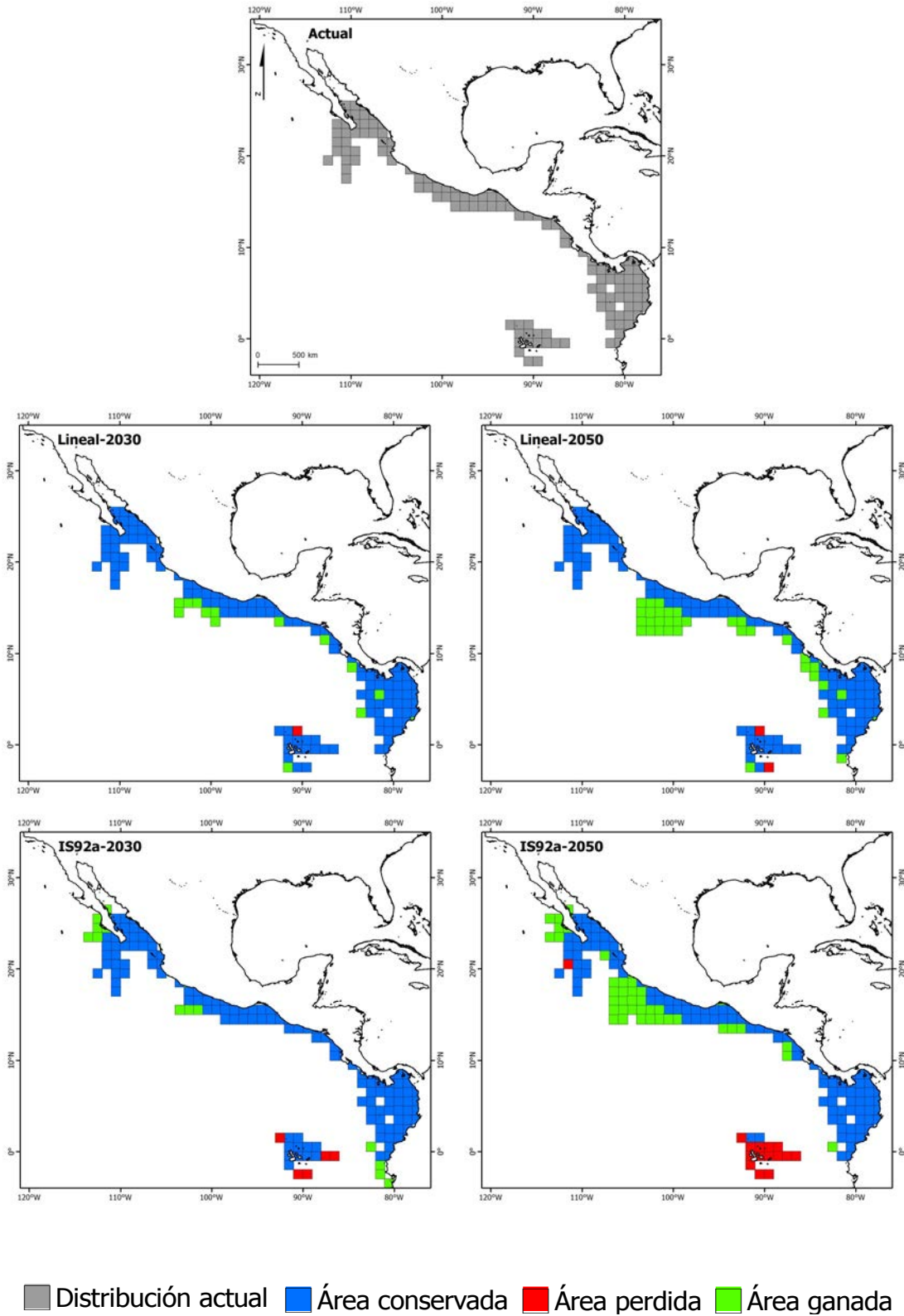
***Pocillopora inflata* Glynn, 1999**



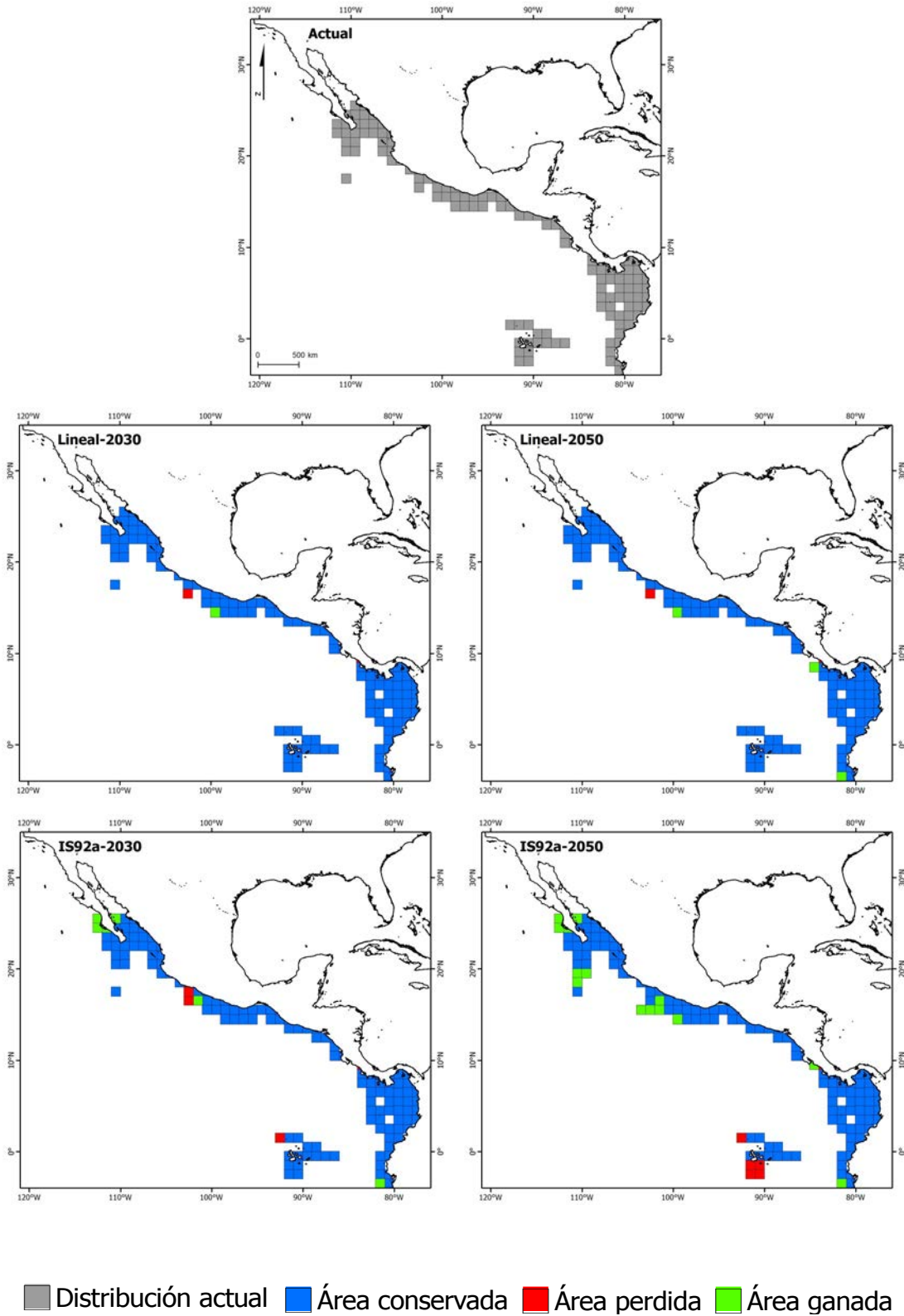
***Pocillopora meandrina* Dana, 1846**



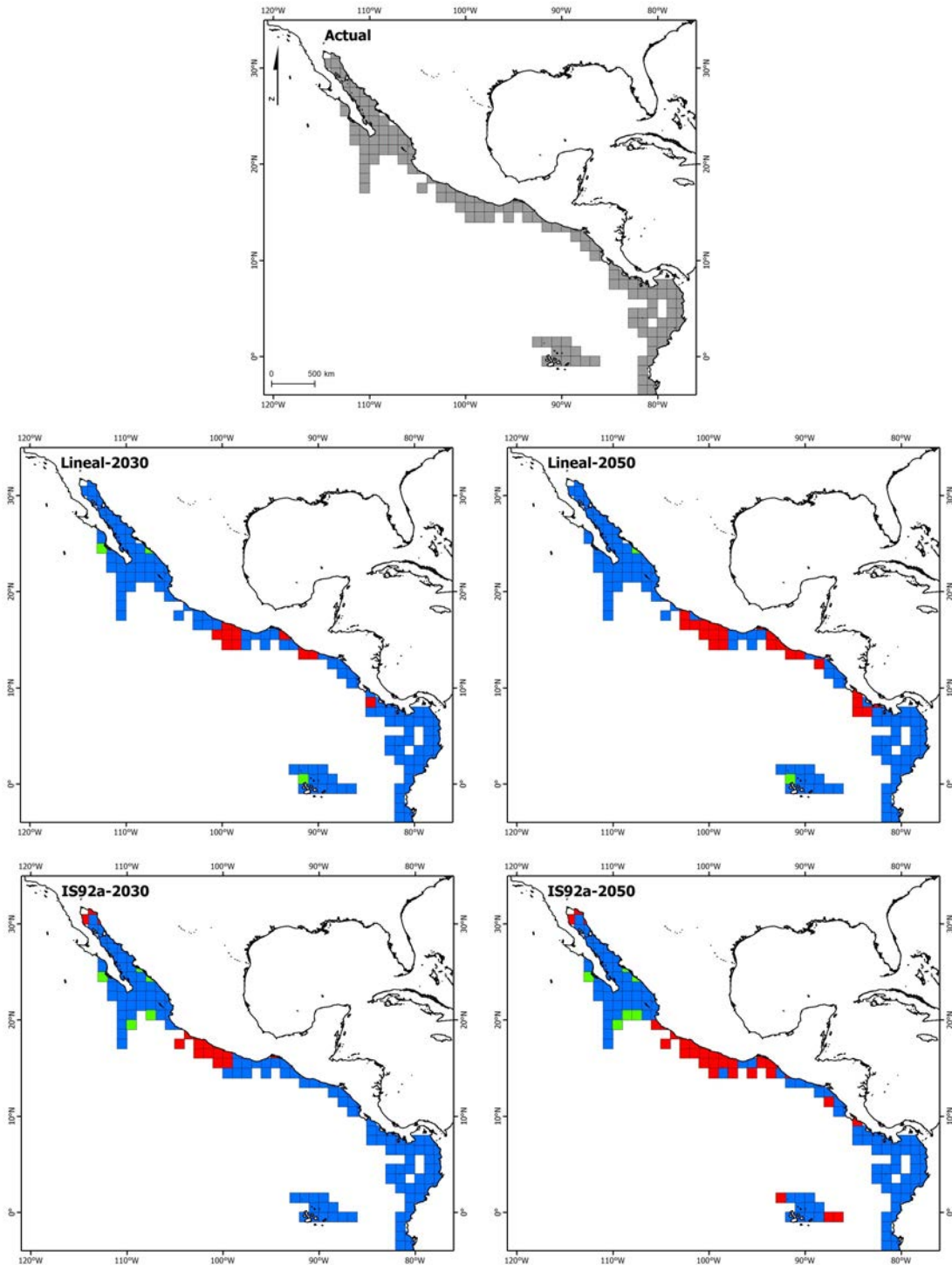
***Pocillopora verrucosa* (Ellis y Solander, 1786)**



***Porites lobata* Dana, 1846**

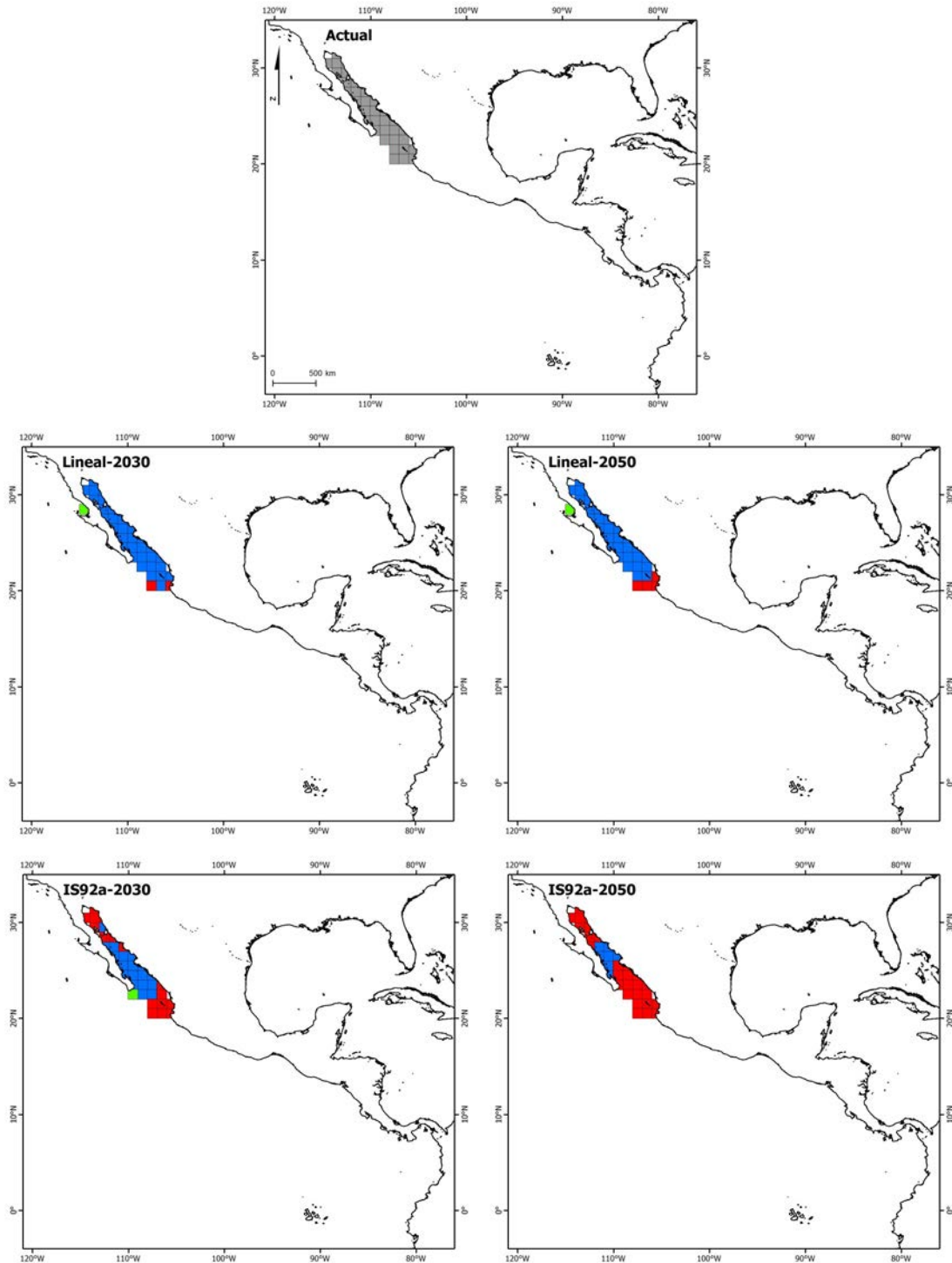


***Porites panamensis* Verrill, 1866**



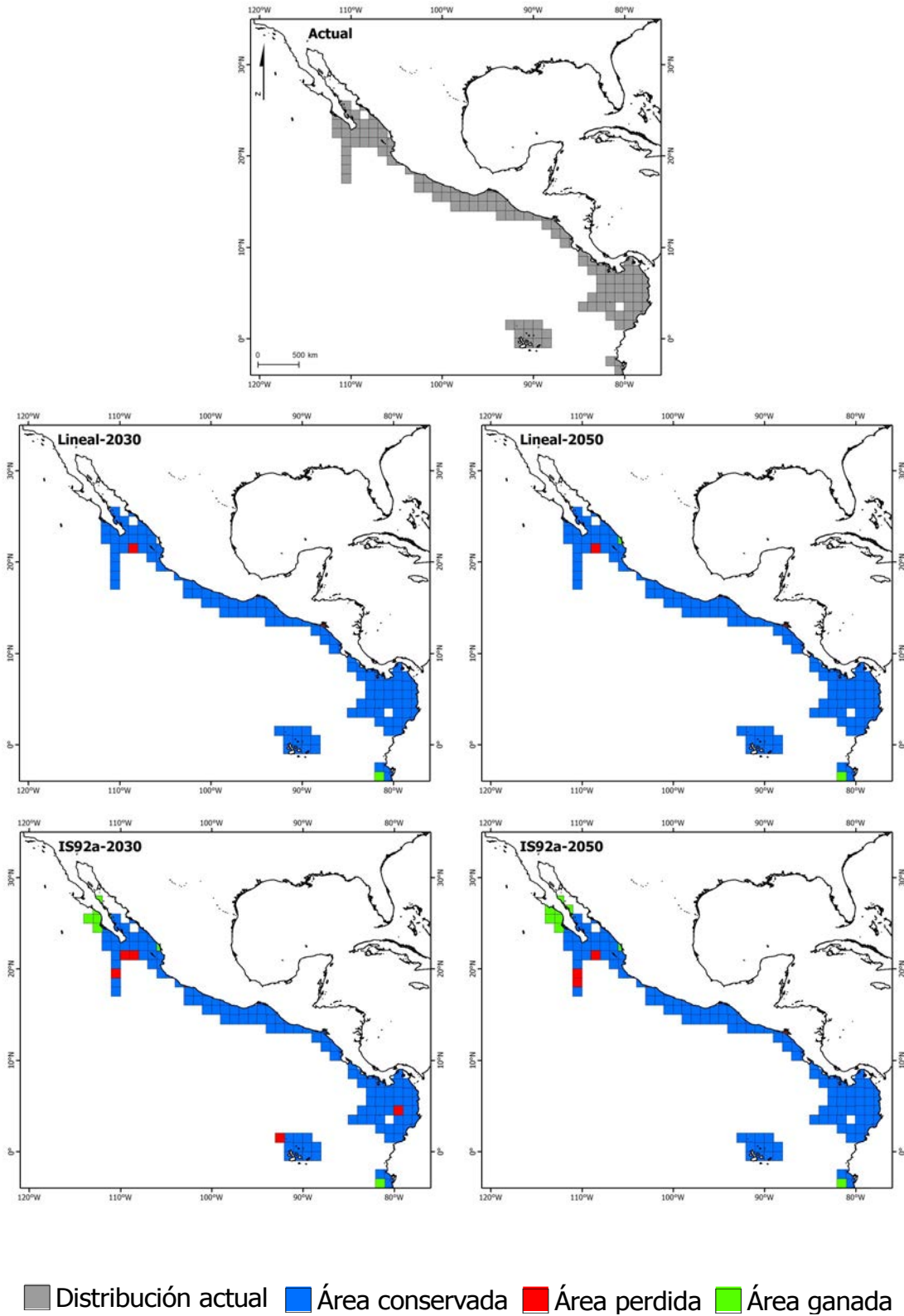
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Porites sverdrupi Durham, 1947

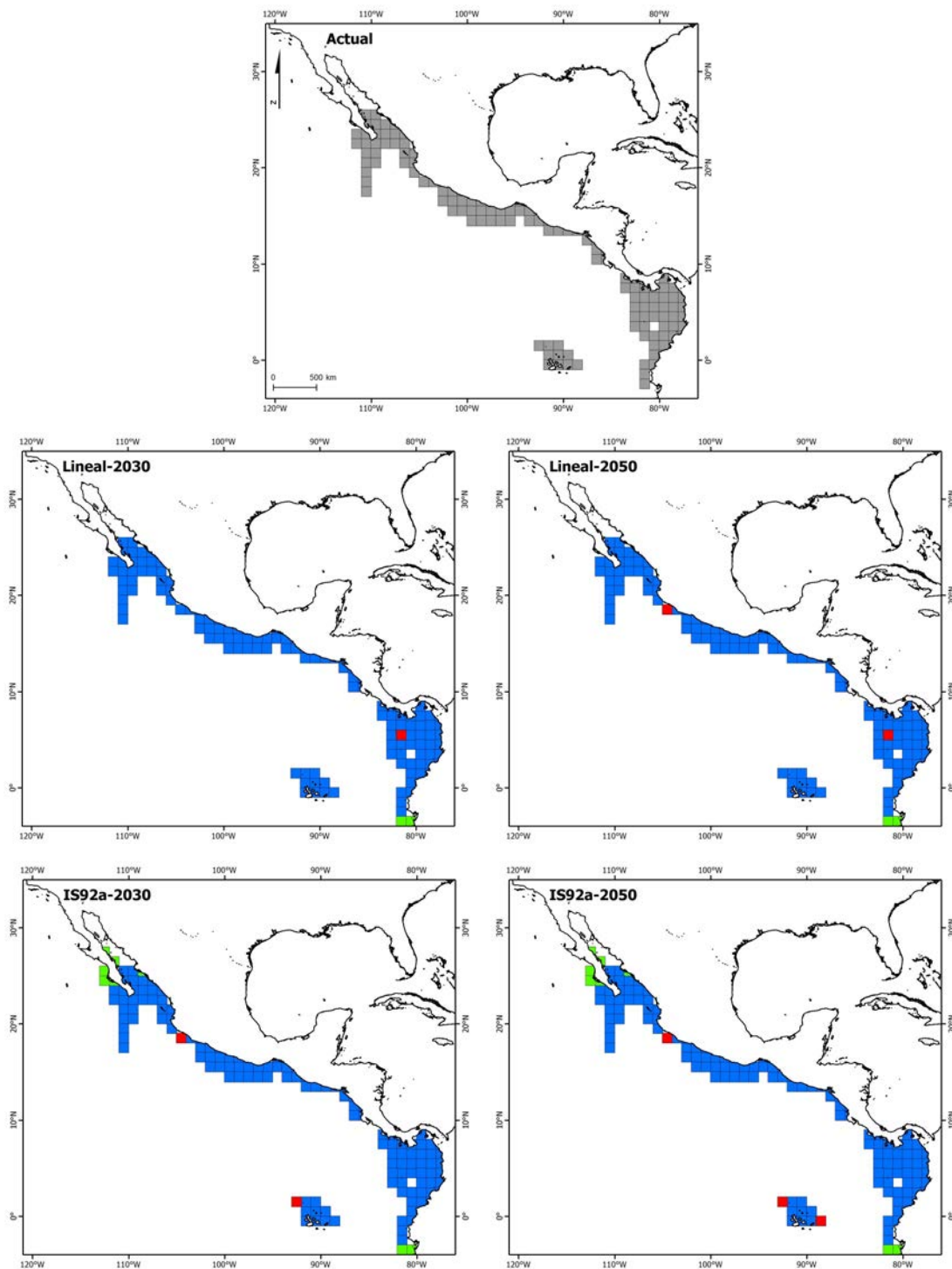


■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Psammocora stellata Verrill, 1868

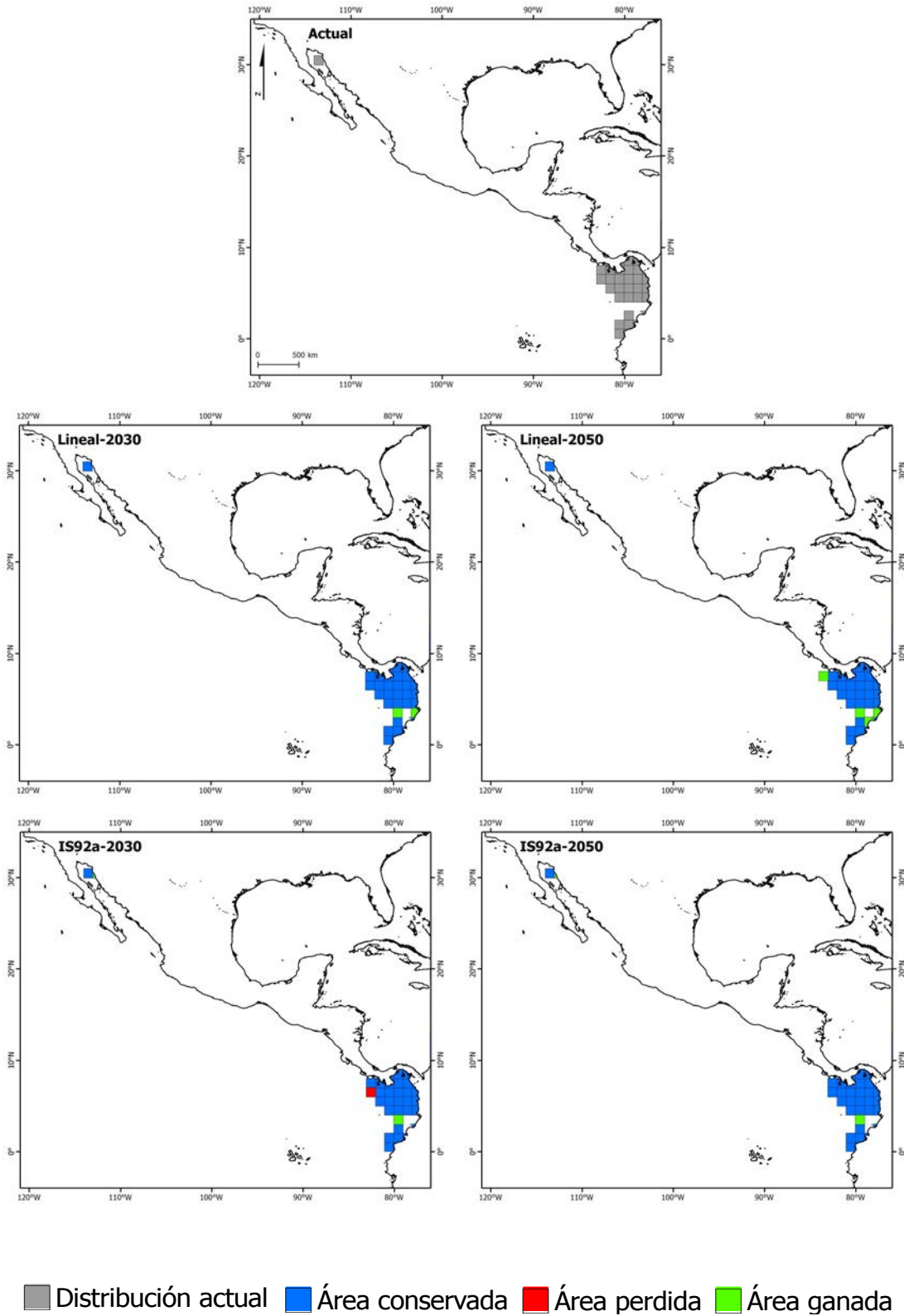


Psammocora superficialis Gardiner, 1898



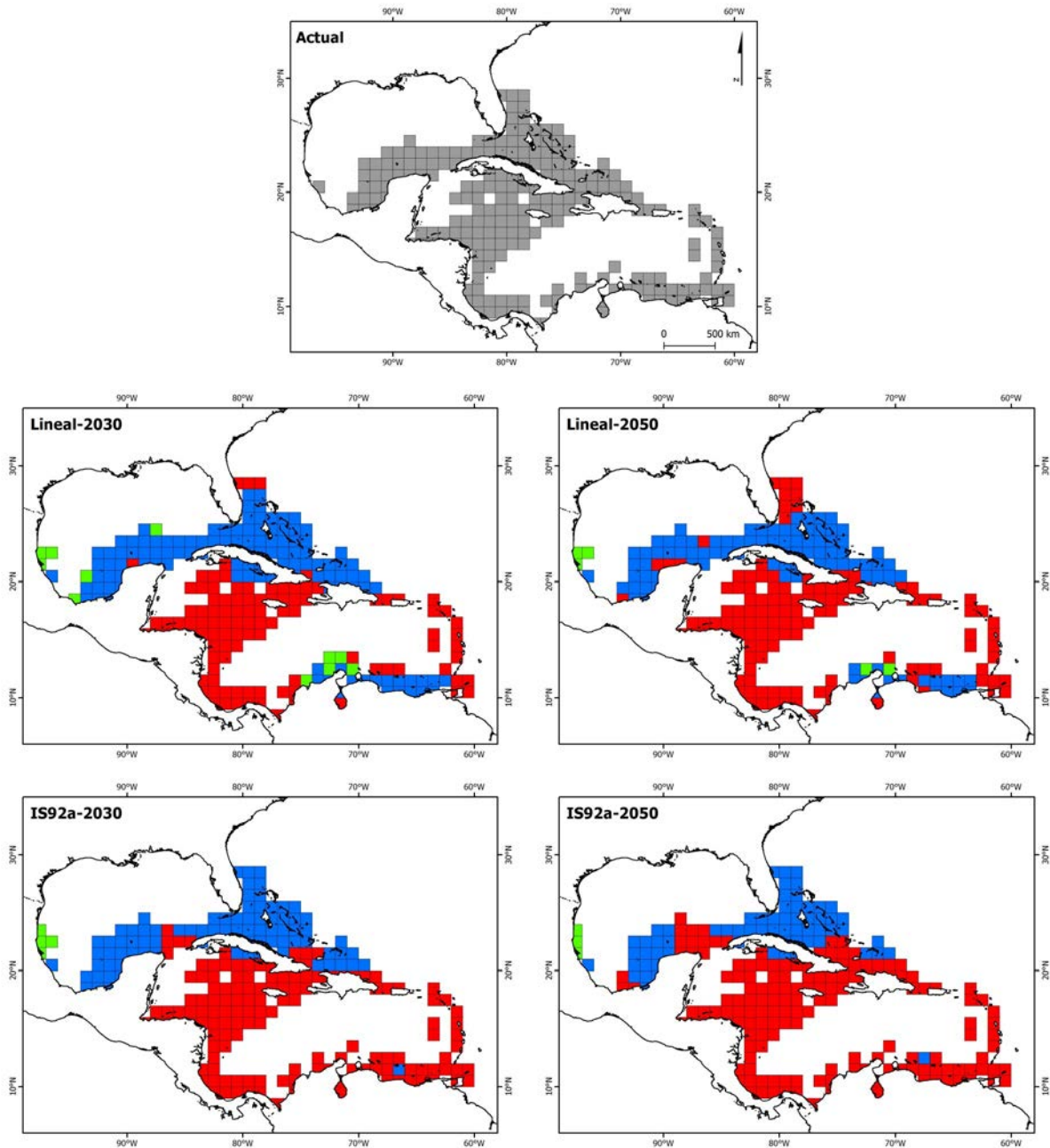
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Siderastrea glynni Budd y Guzmán, 1994



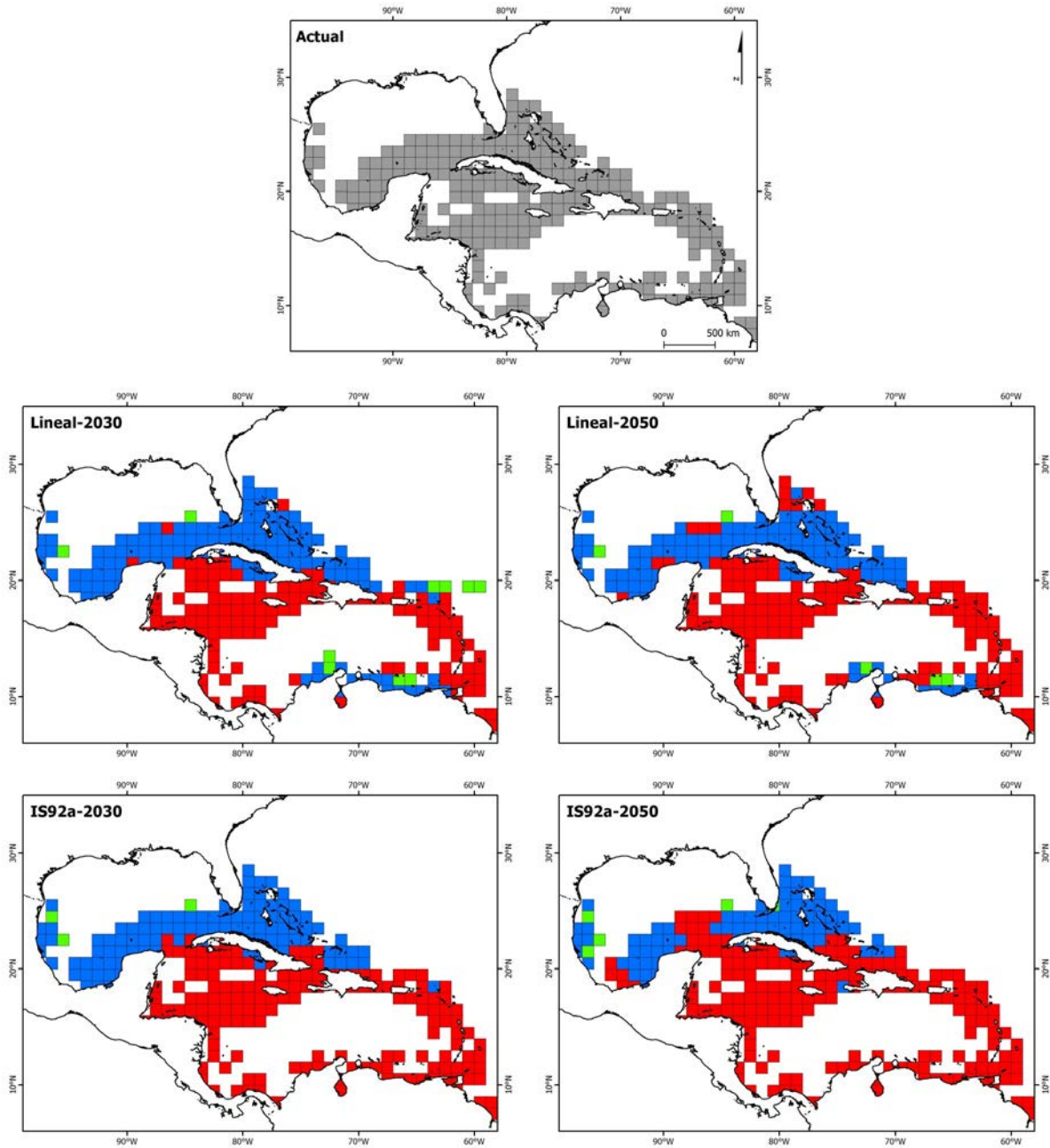
Atlántico Occidental Tropical

Acropora cervicornis (Lamarck, 1816)



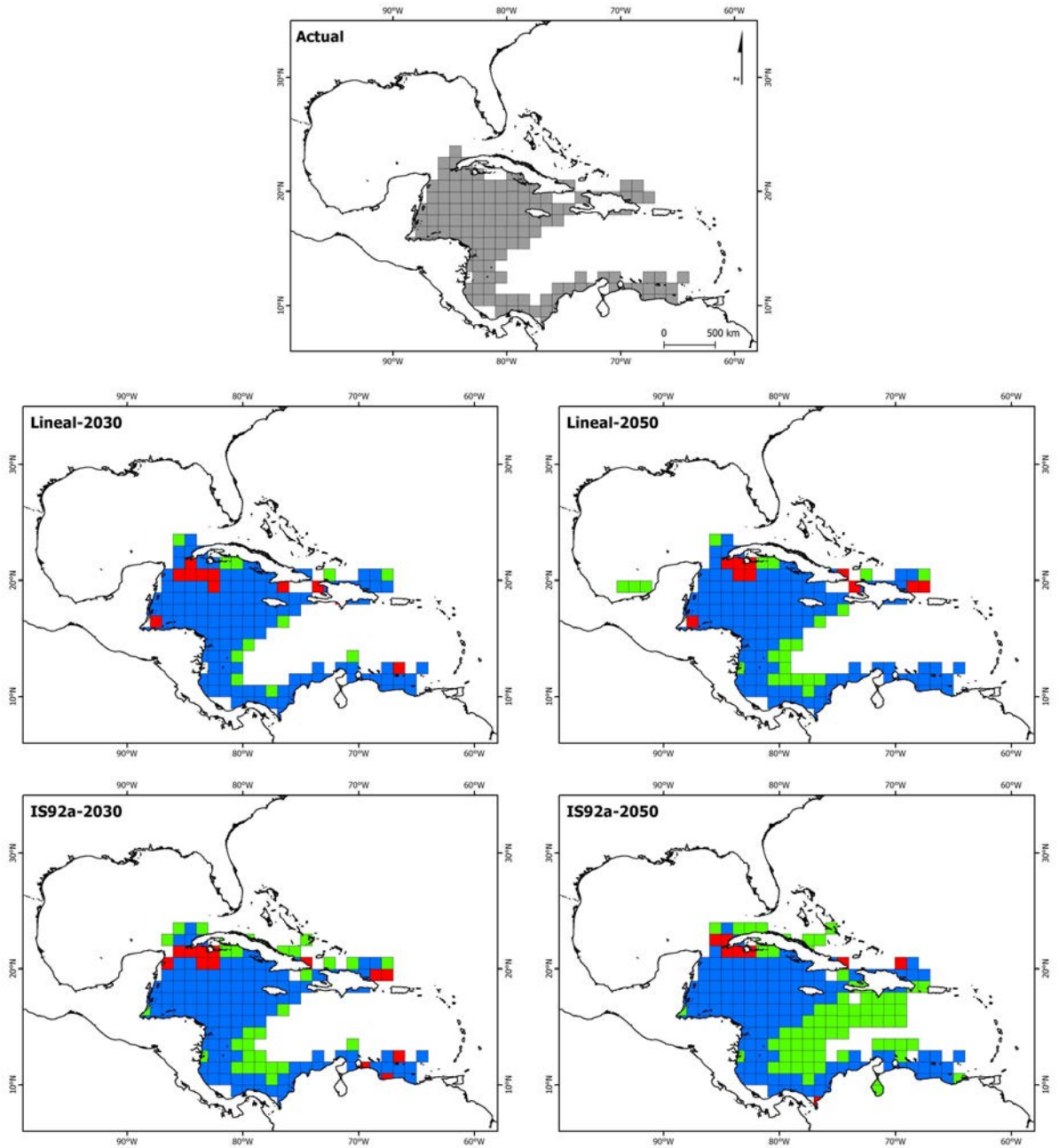
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

***Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758)**



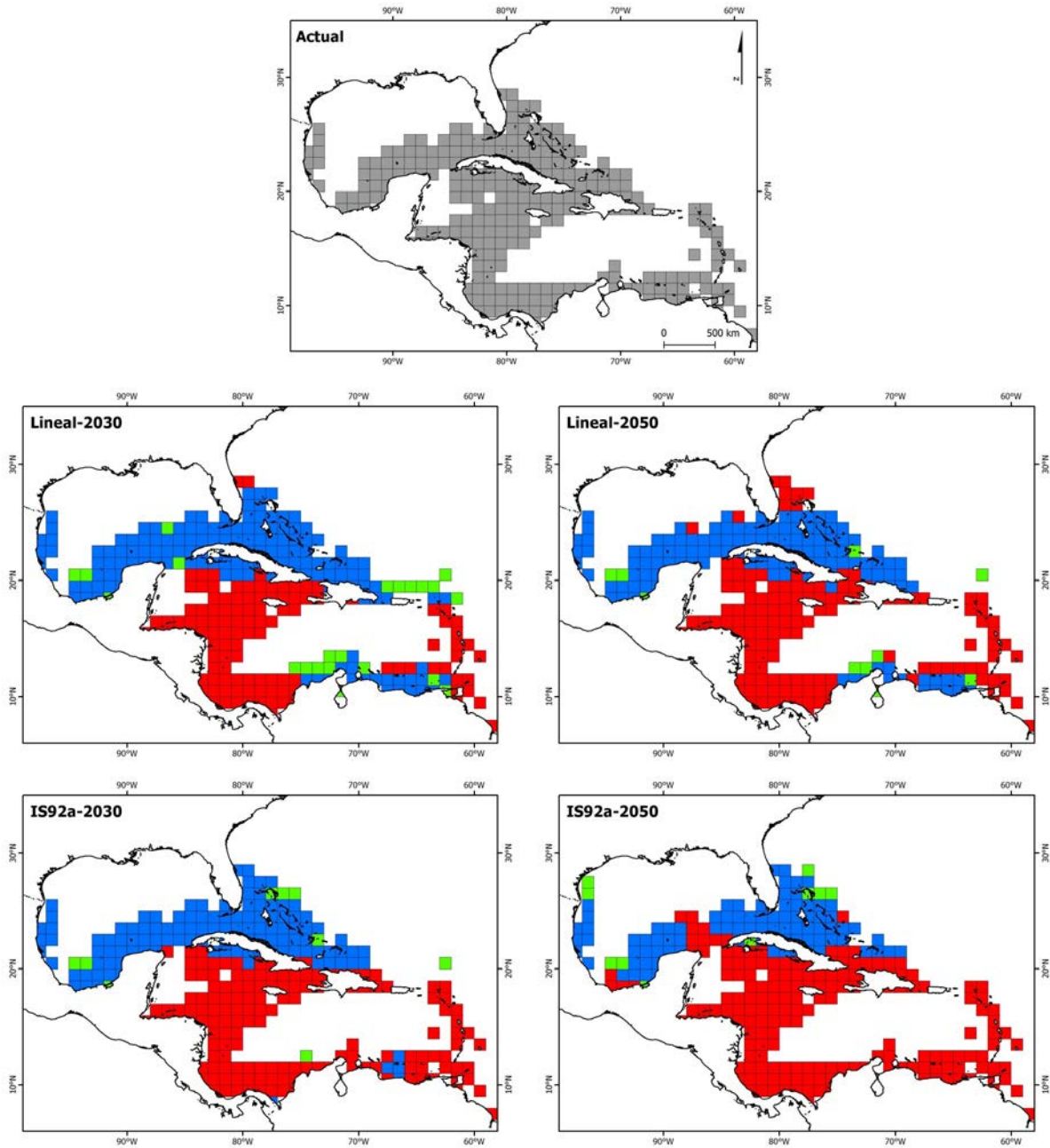
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

***Agaricia tenuifolia* Dana, 1848**



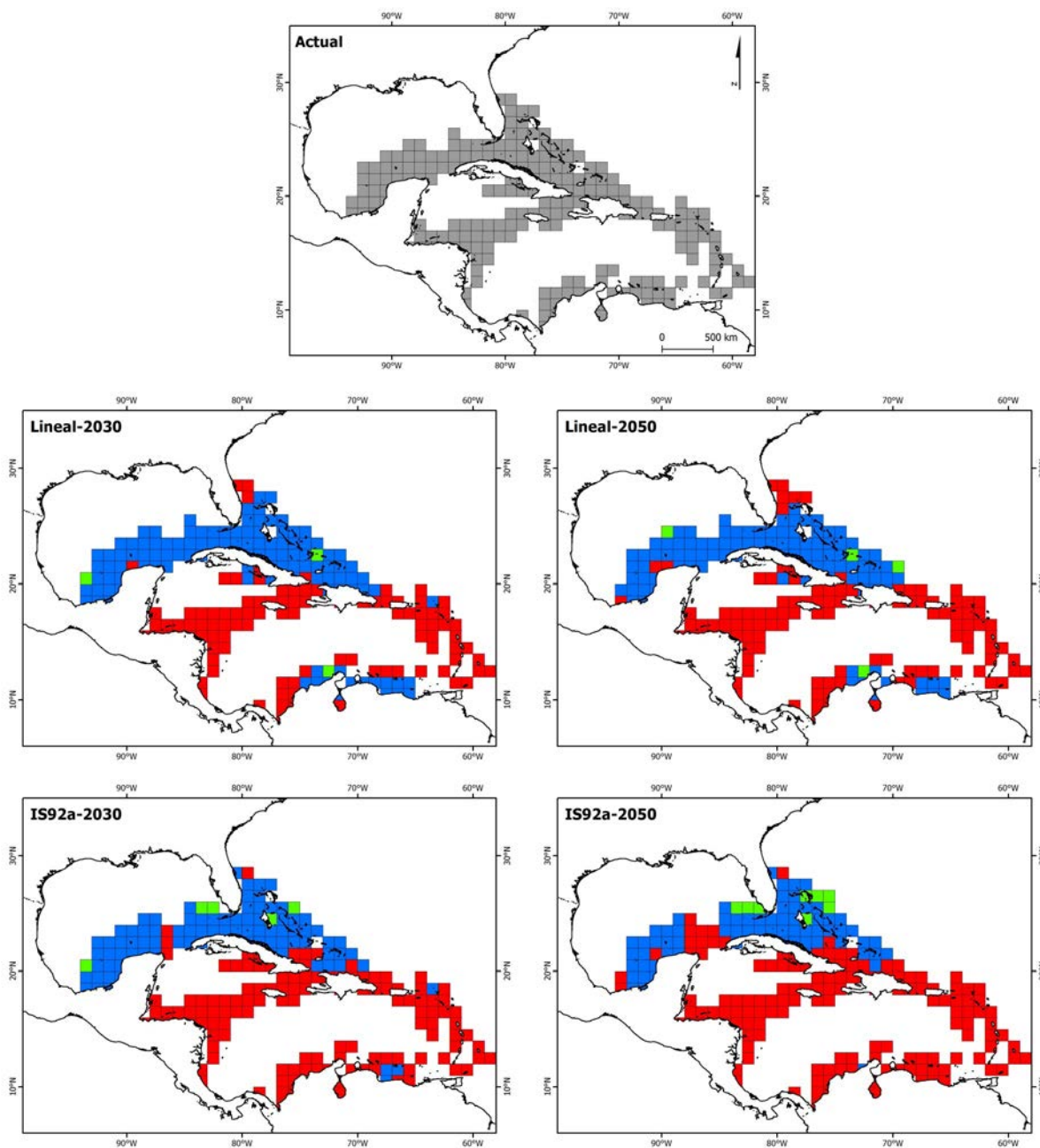
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Colpophyllia natans (Houttuyn, 1772)



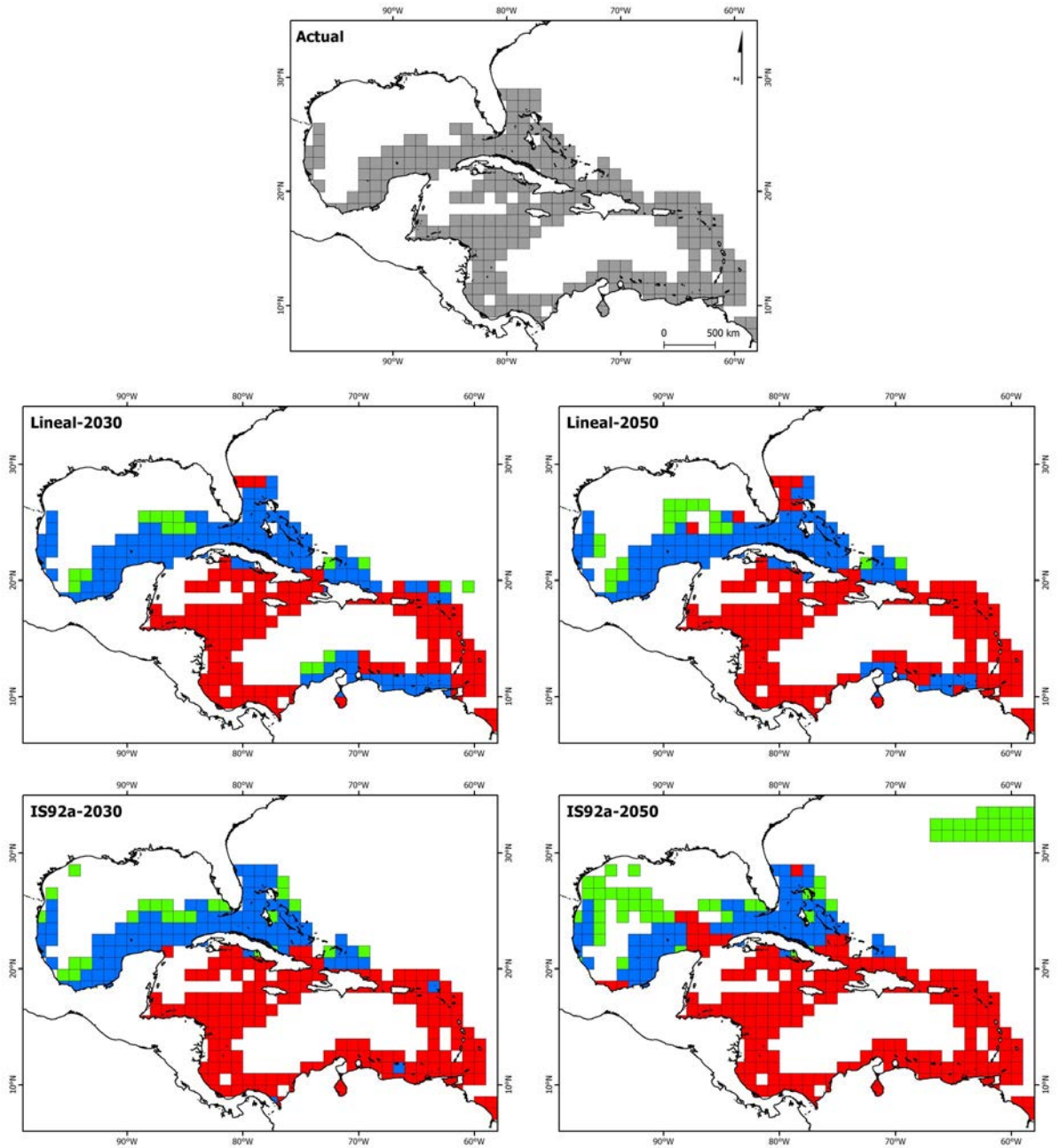
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Dendrogyra cylindrus Ehrenberg, 1834



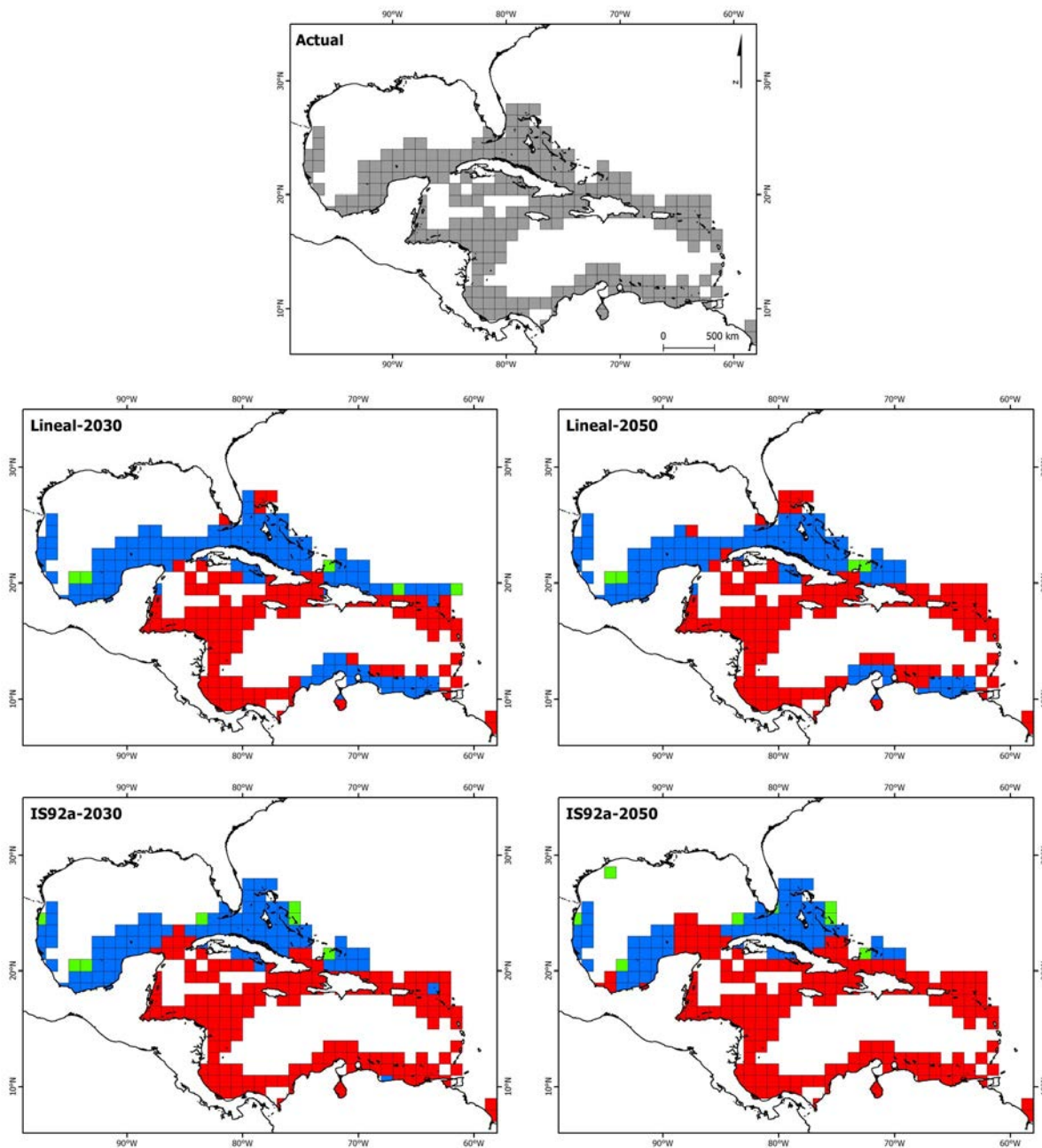
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Dichocoenia stokesii Milne Edwards y Haime, 1848

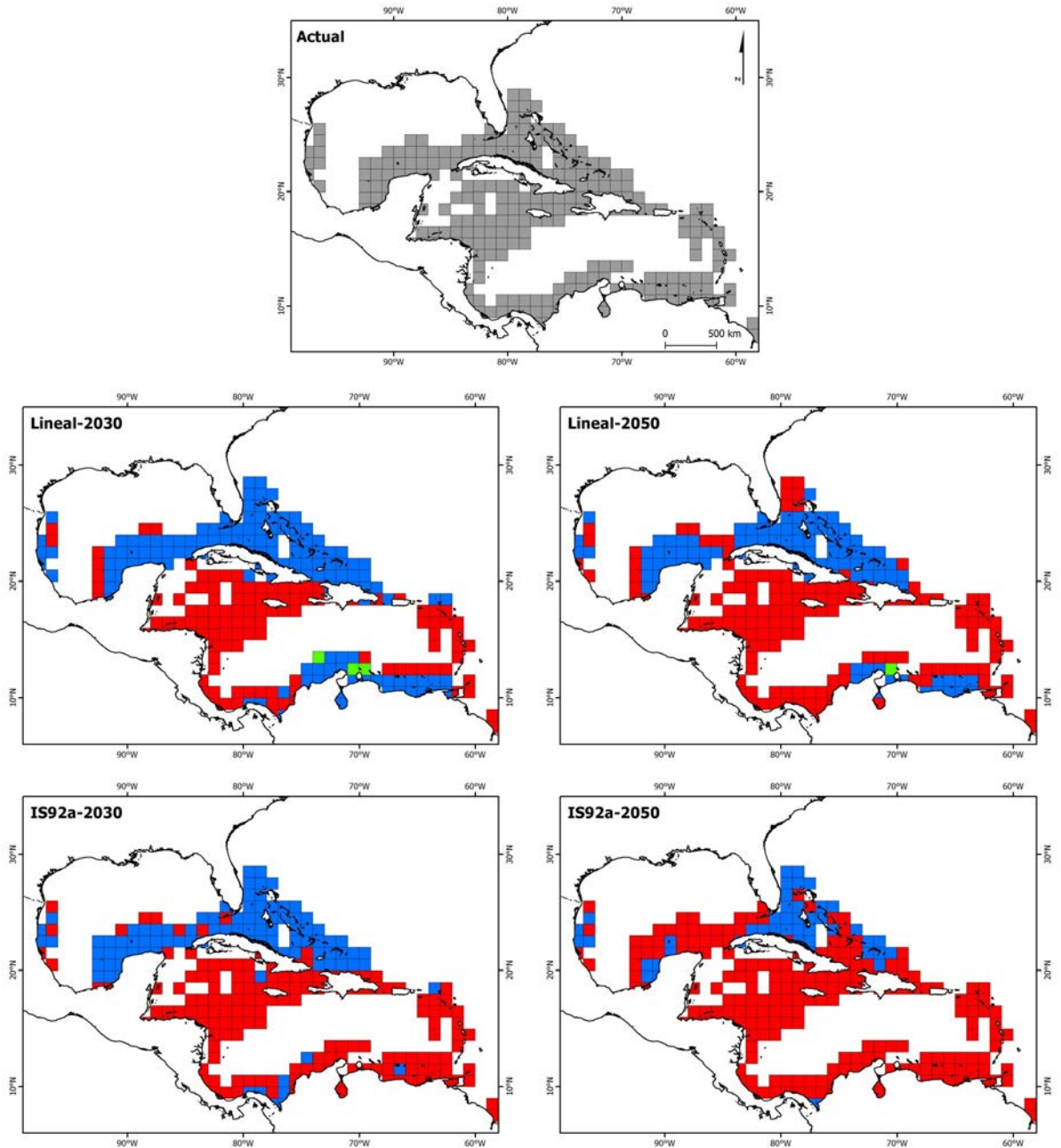


■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Diploria strigosa (Dana, 1848)

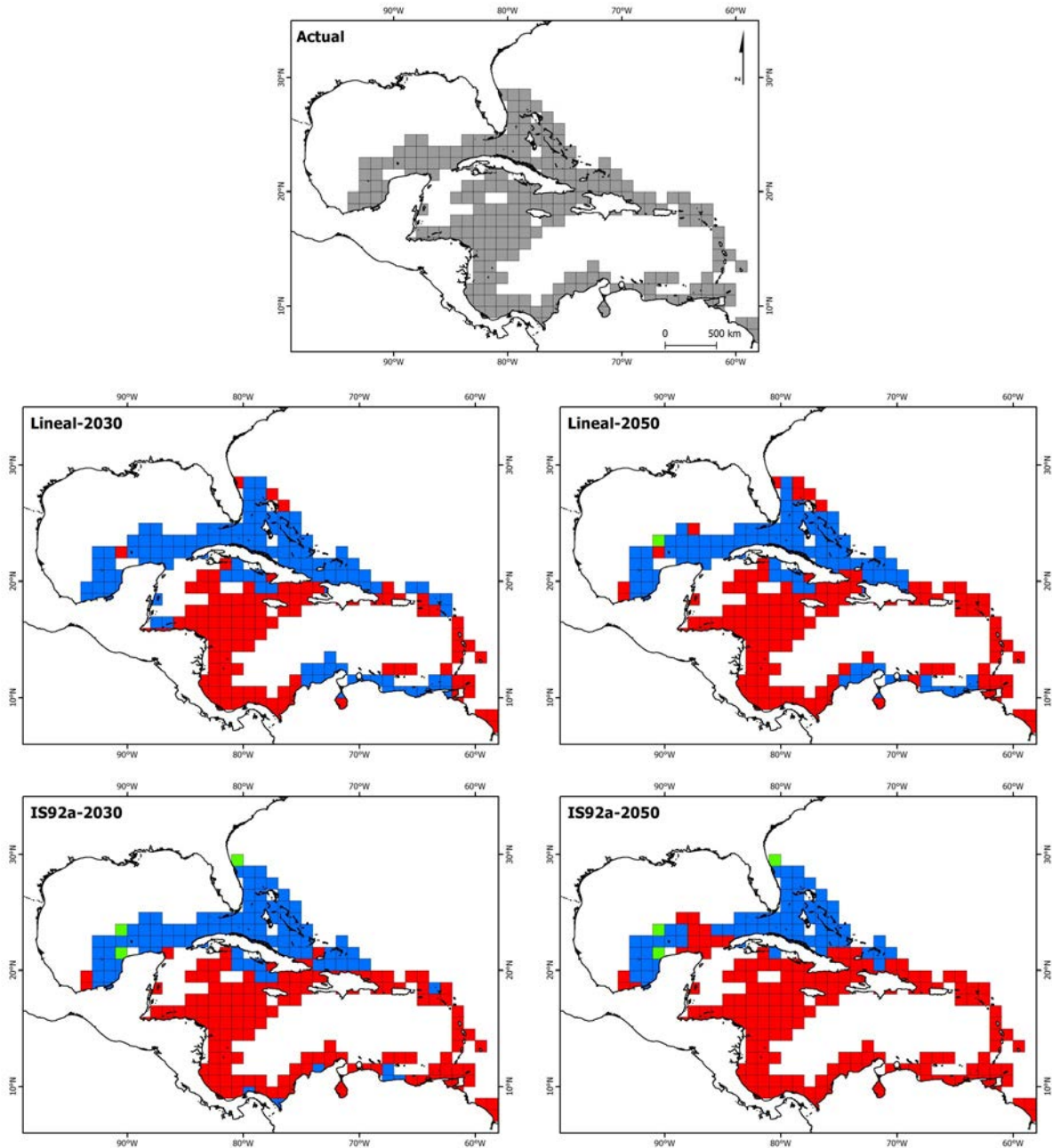


Helioseris cucullata (Ellis y Solander, 1786)



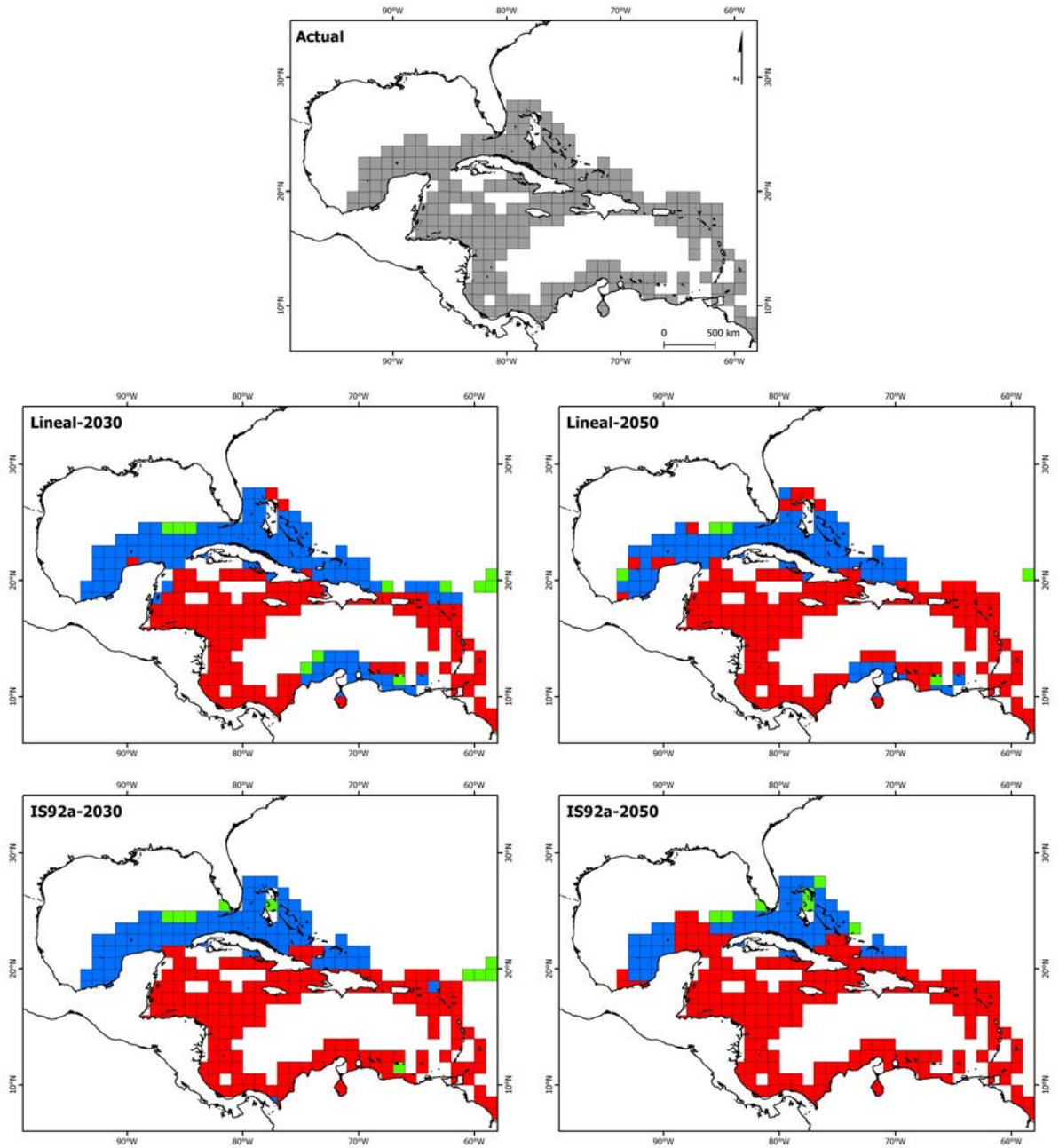
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Isophyllastrea rigida (Dana, 1848)



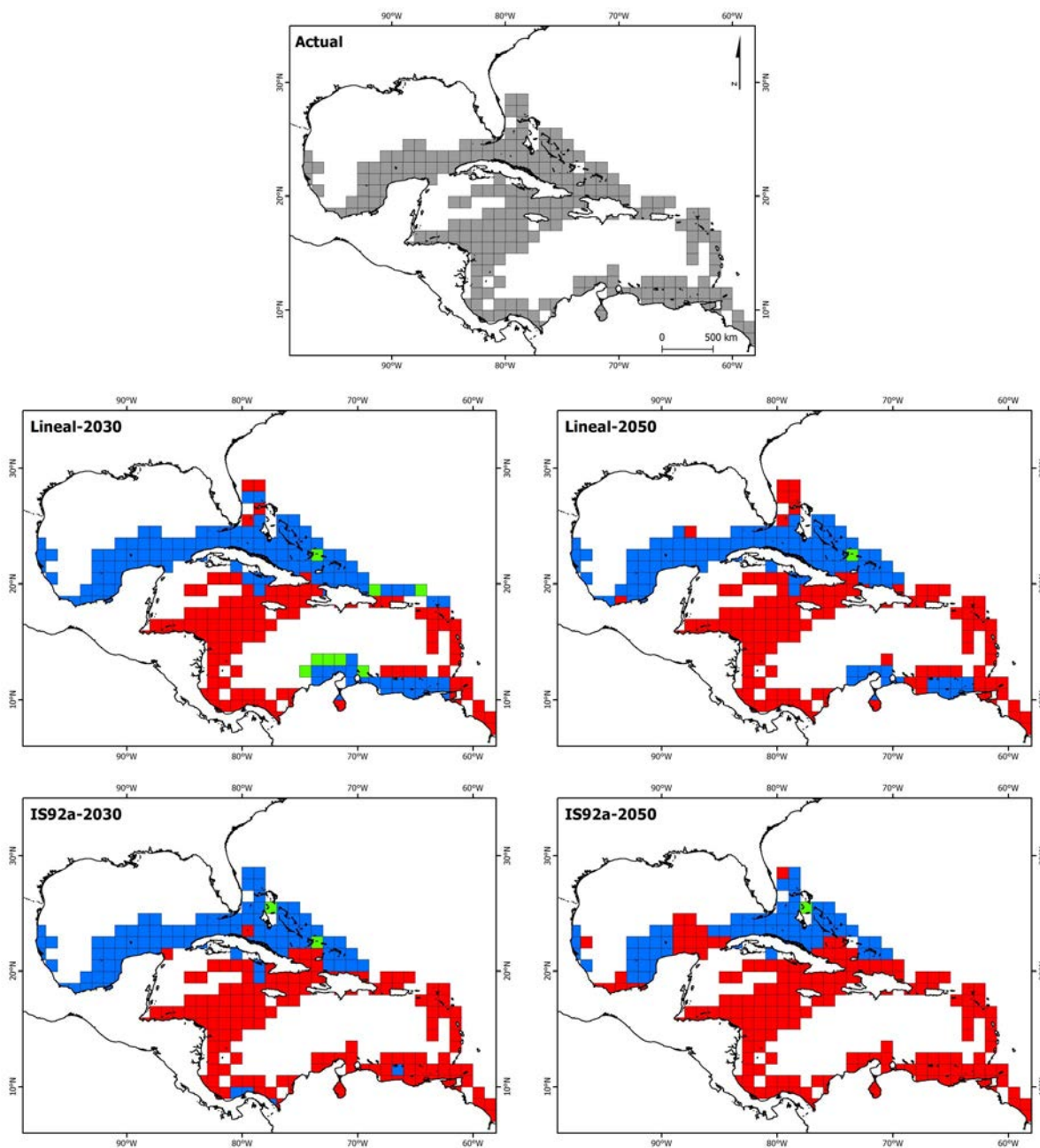
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Madracis decactis (Lyman, 1859)



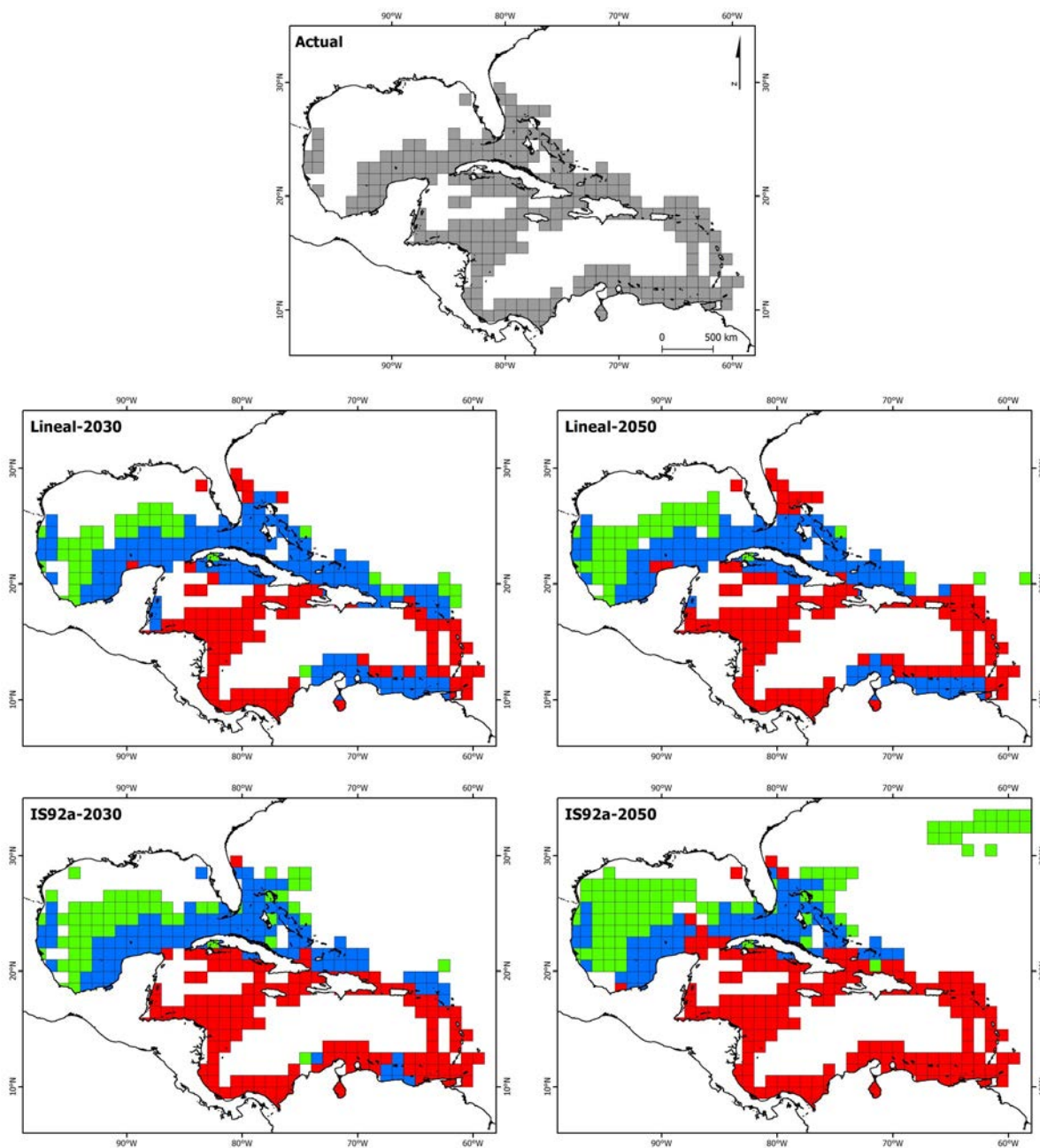
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

***Montastraea annularis* (Ellis y Solander, 1786)**

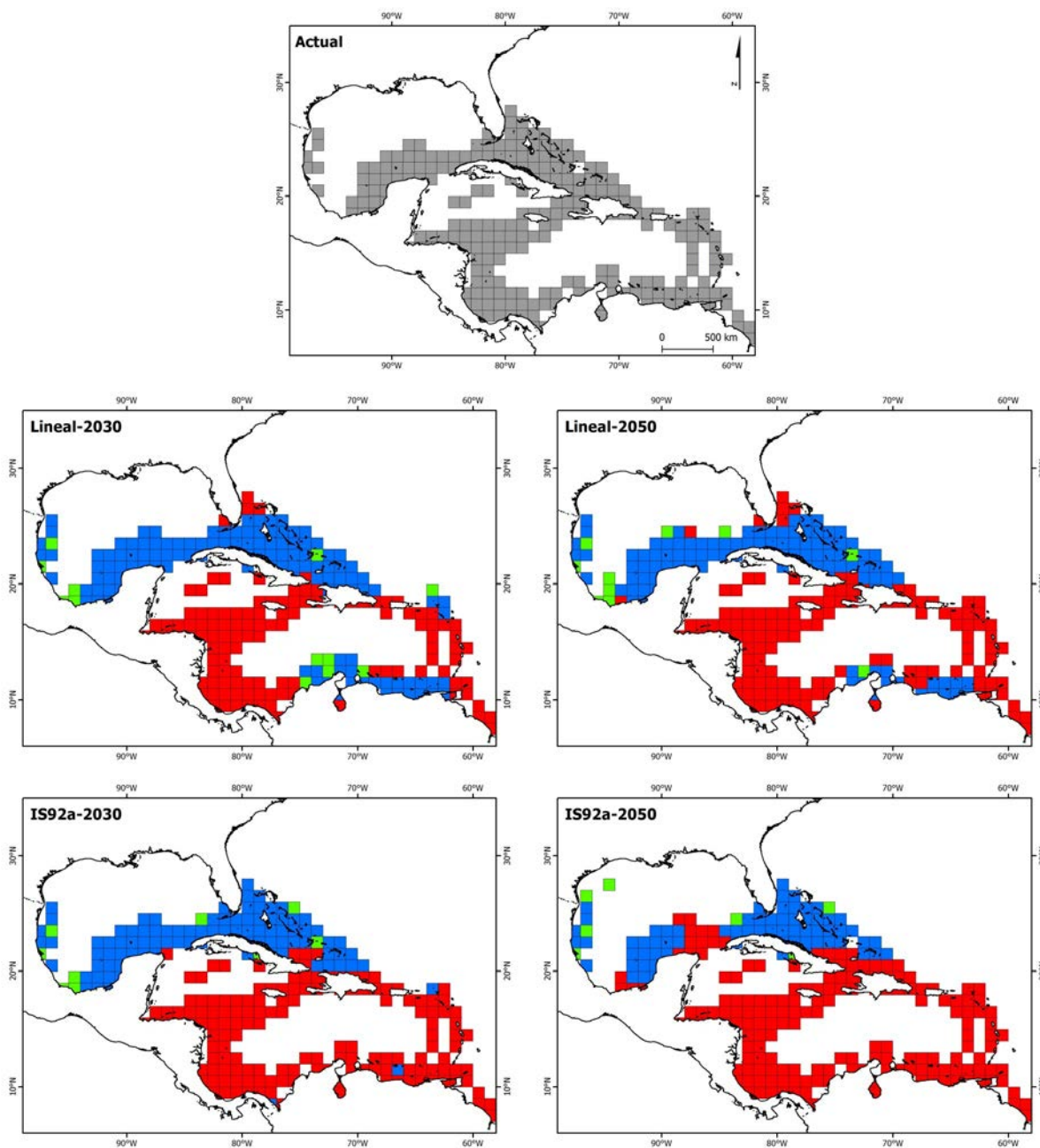


Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

***Montastraea cavernosa* (Linnaeus, 1766)**

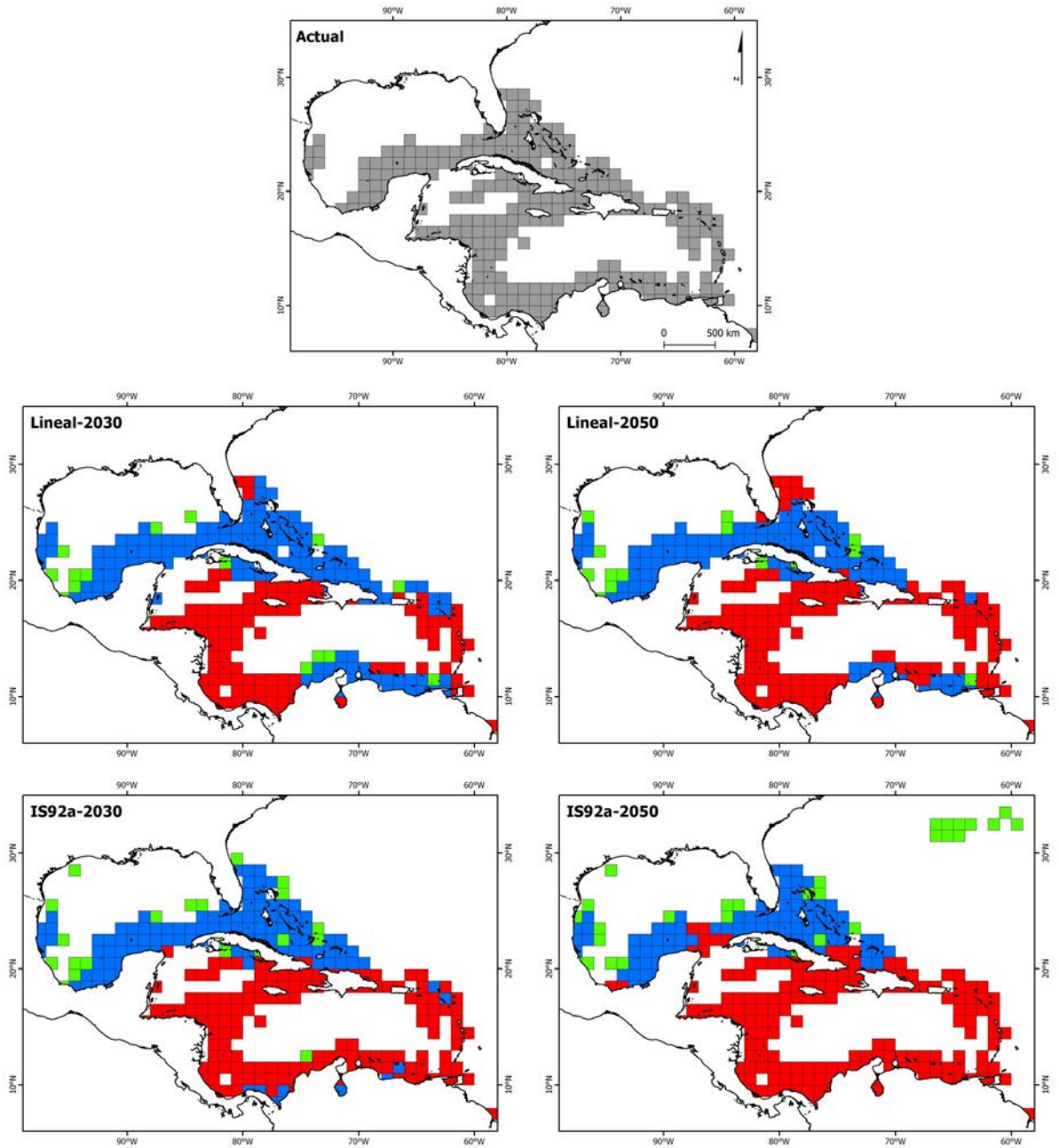


***Montastraea faveolata* (Ellis y Solander, 1786)**



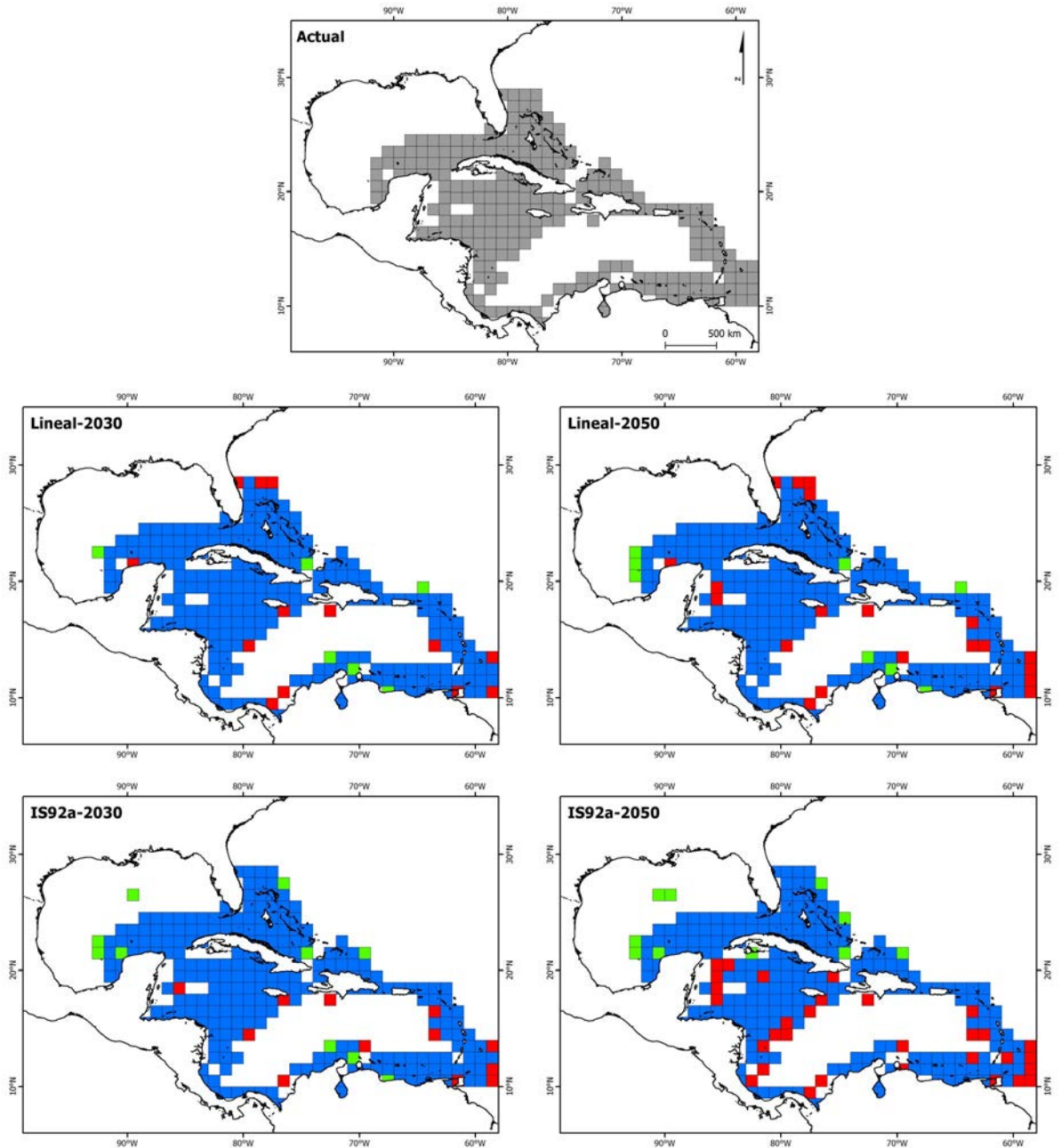
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Montastraea franksi (Gregory, 1895)



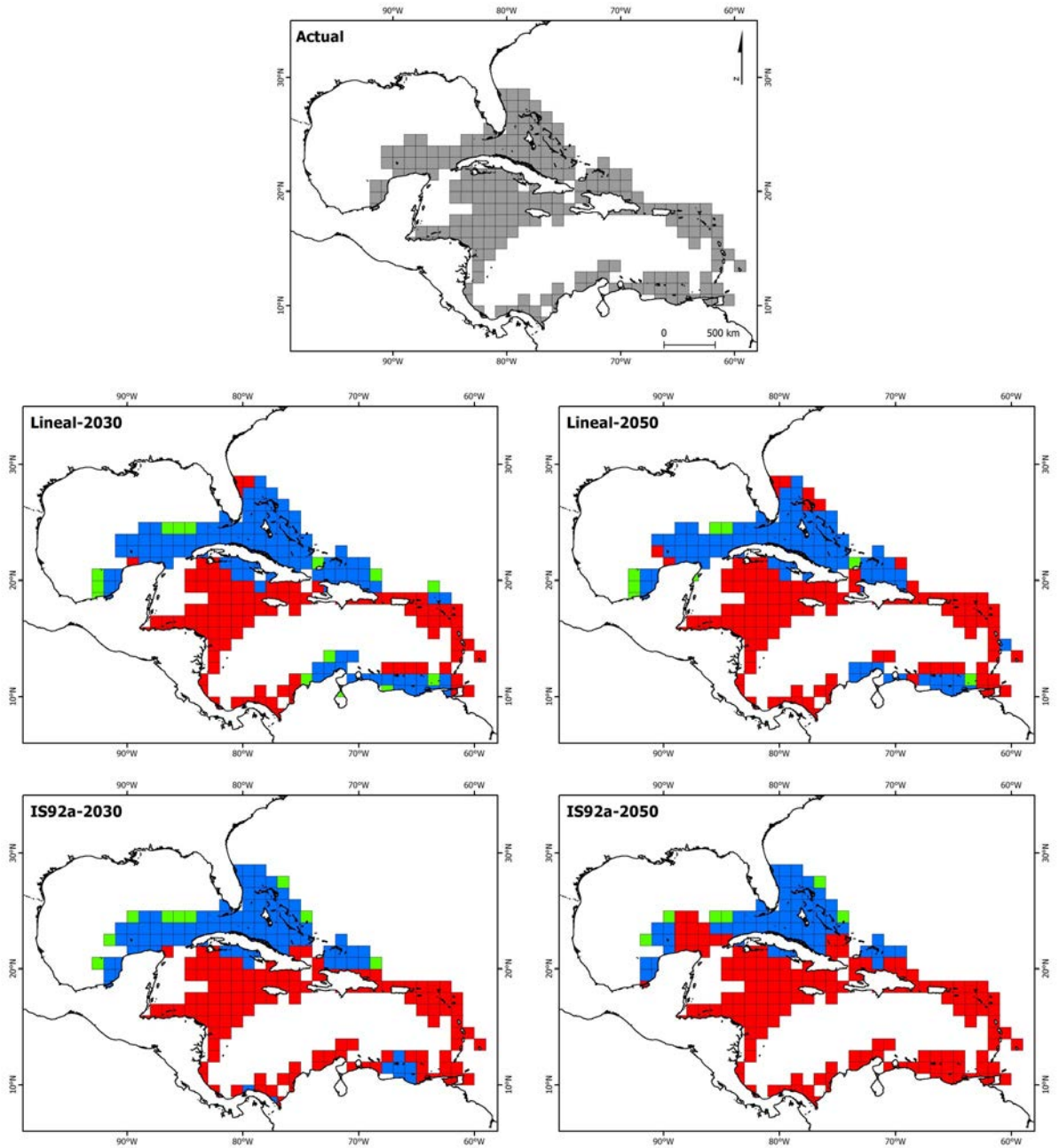
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Mussa angulosa (Pallas, 1766)



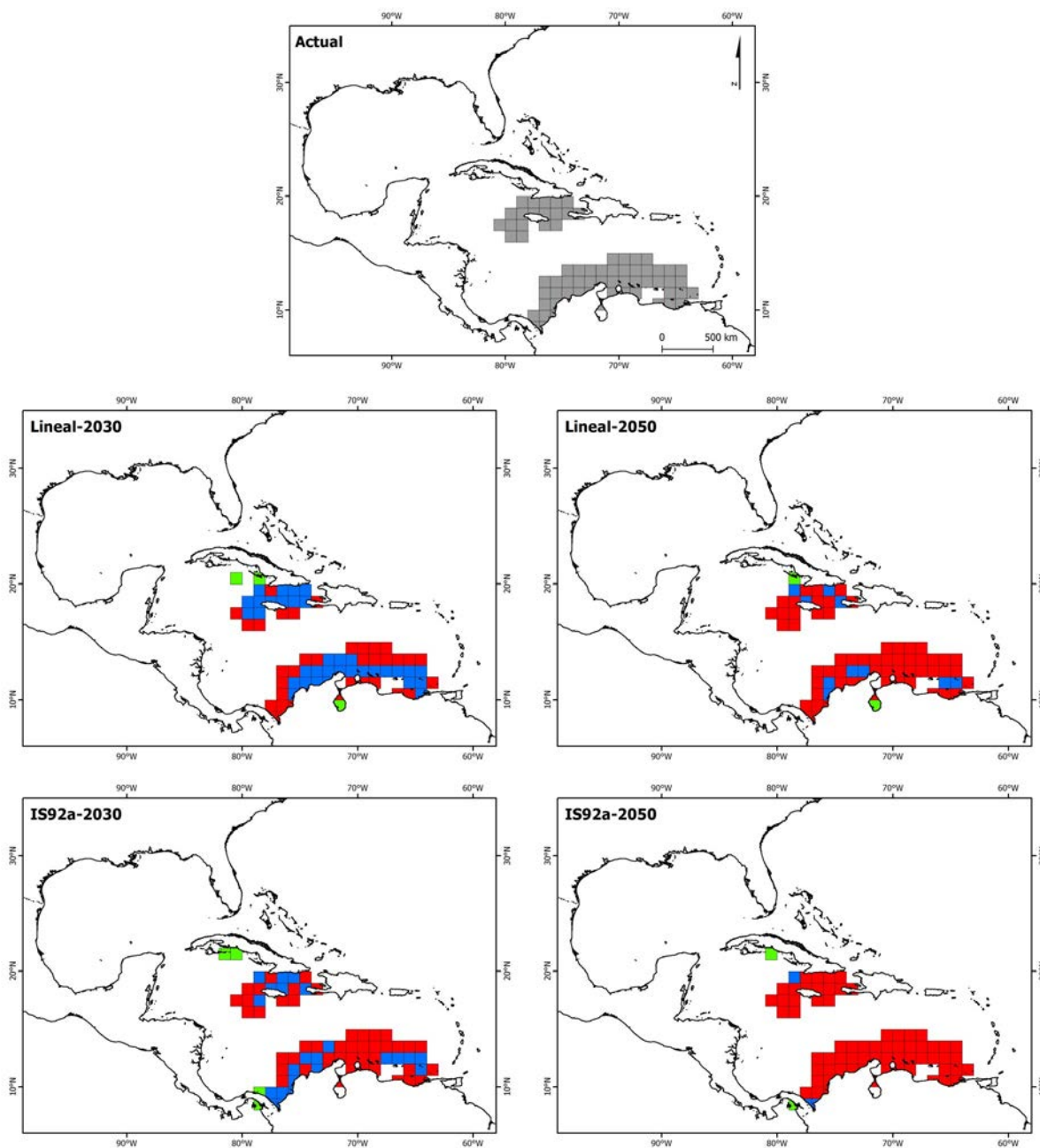
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Mycetophyllia aliciae Wells, 1973



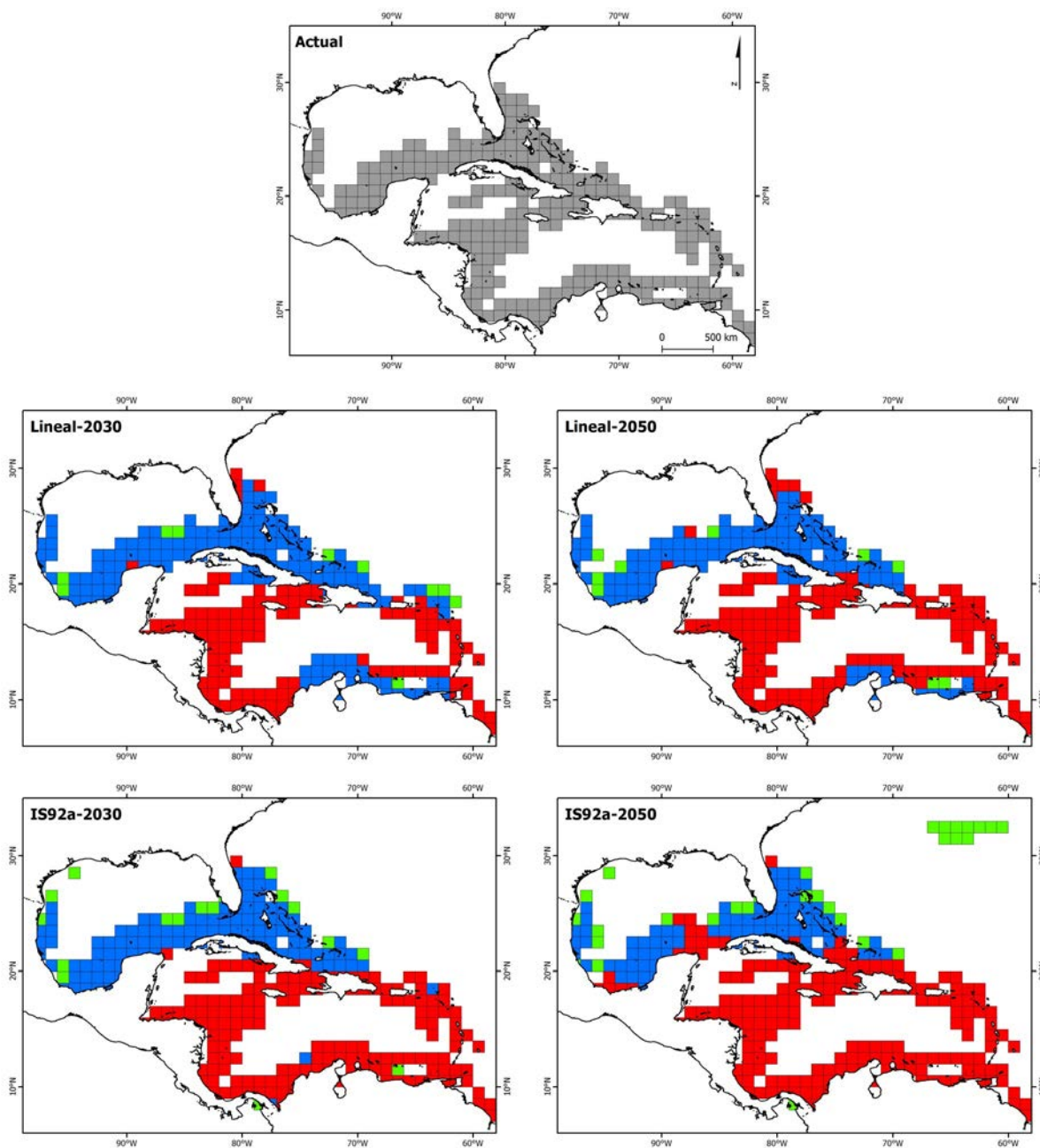
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Oculina valenciennesi Milne Edwards y Haime, 1850



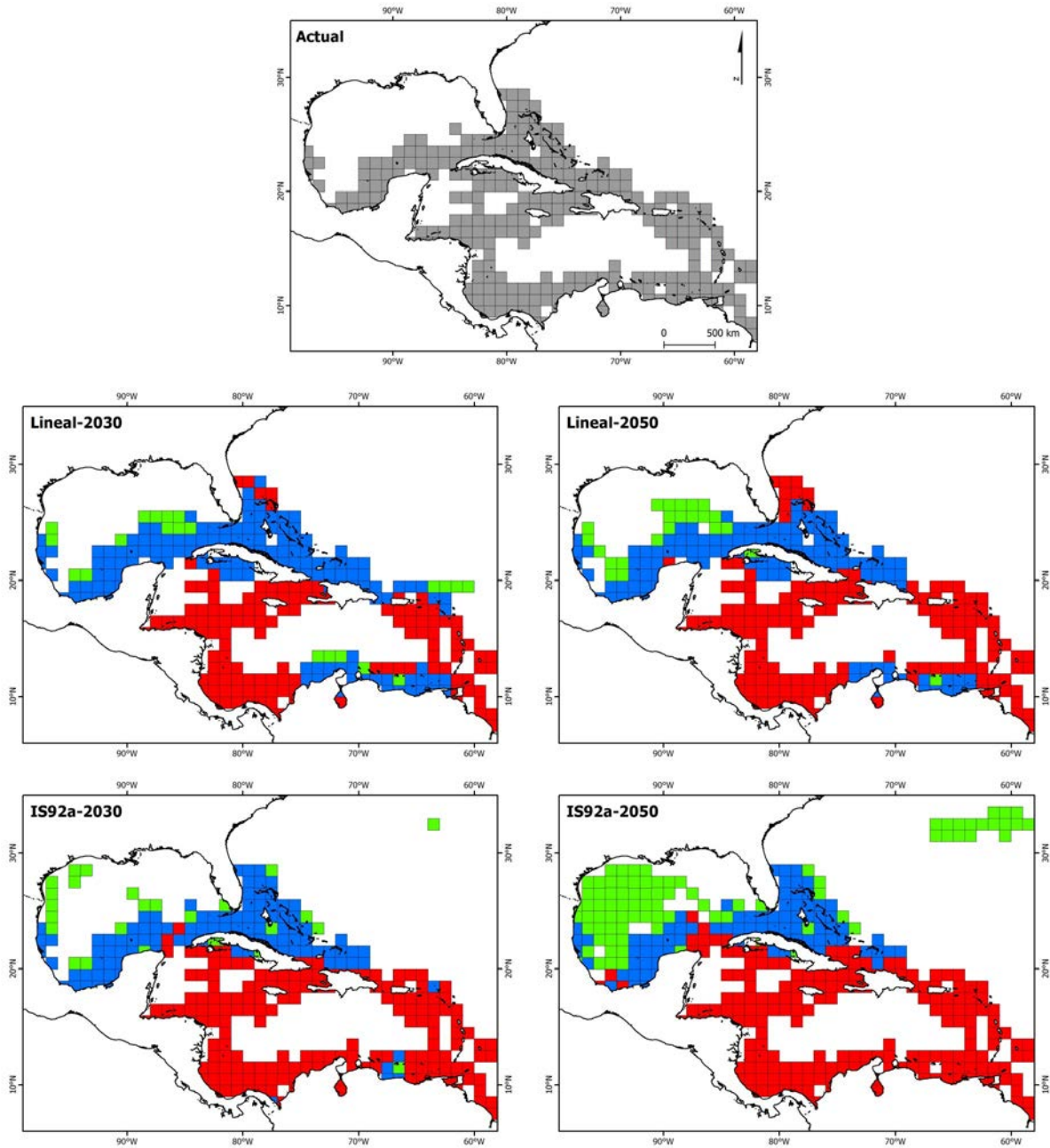
Distribución actual
 Área conservada
 Área perdida
 Área ganada

Porites astreoides Lamarck, 1816

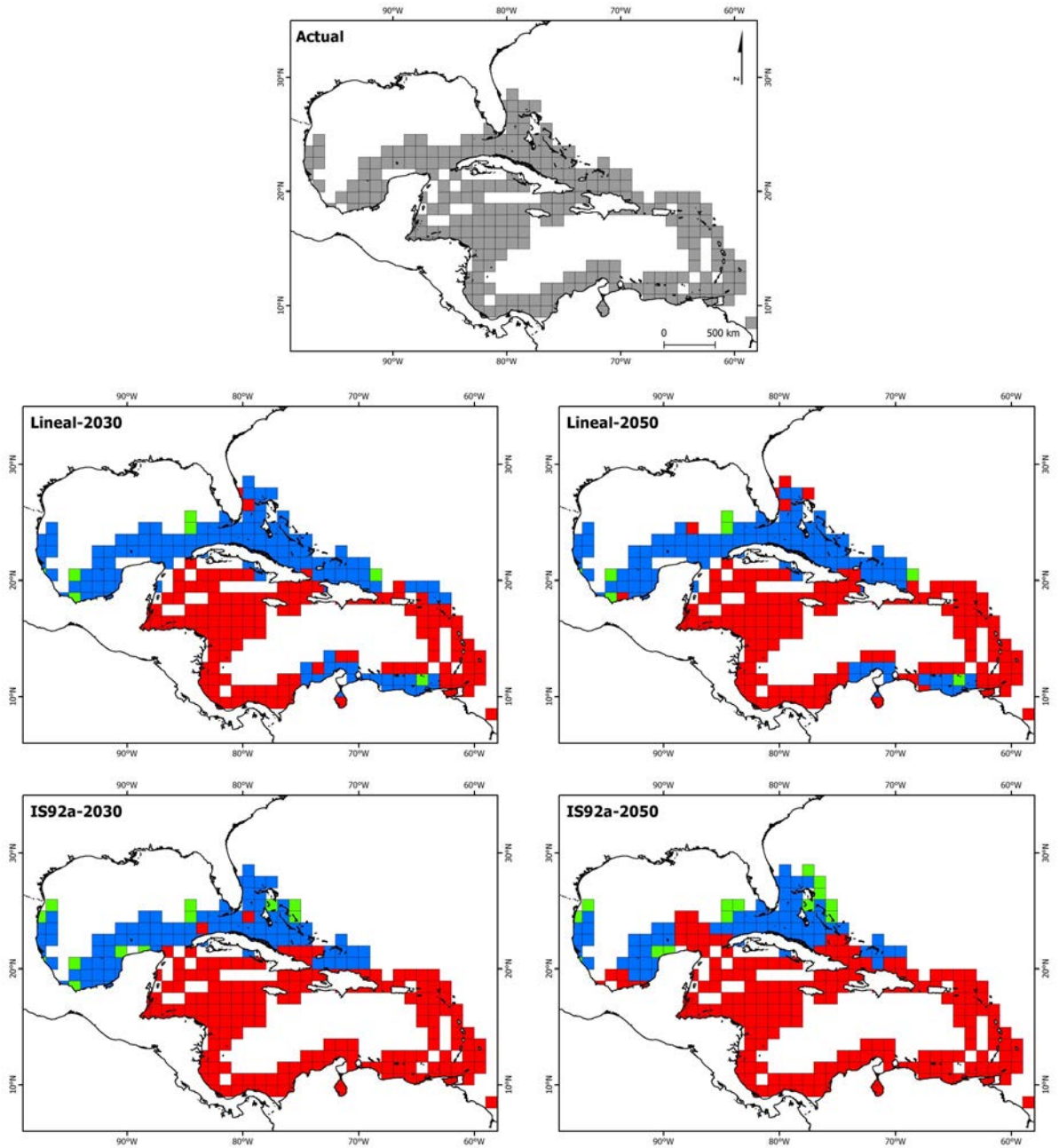


■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

Siderastrea siderea (Ellis y Solander, 1786)



Stephanocoenia intersepta Milne Edwards y Haime, 1848



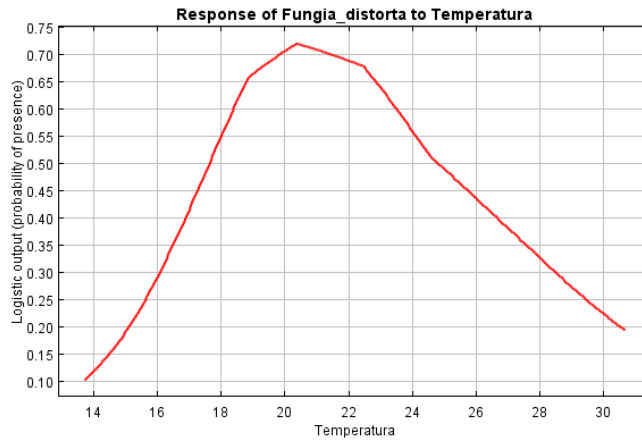
■ Distribución actual ■ Área conservada ■ Área perdida ■ Área ganada

ANEXO IV

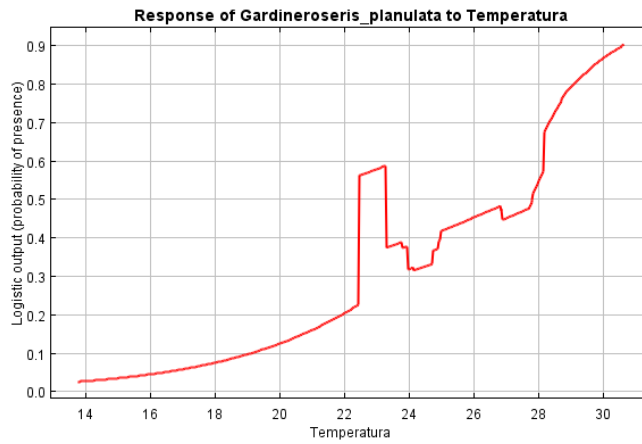
GRÁFICOS DE PROBABILIDAD DE OCURRENCIA DE LAS ESPECIES EN
RESPUESTA A LA TEMPERATURA PROMEDIO ANUAL

Pacífico Oriental Tropical

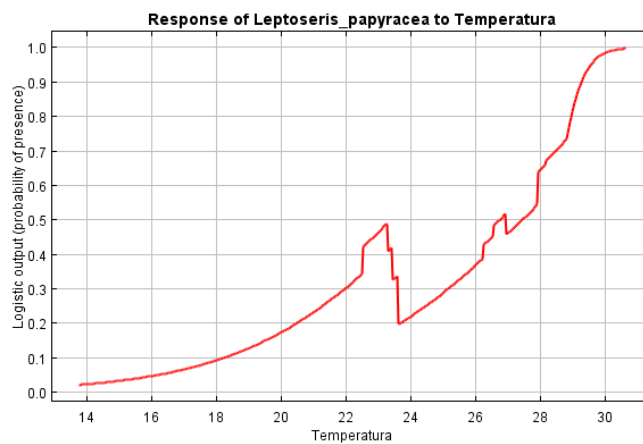
Fungia distorta



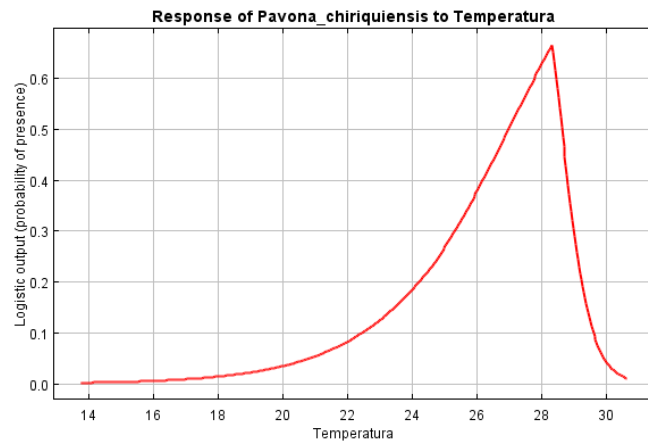
Gardineroseris planulata



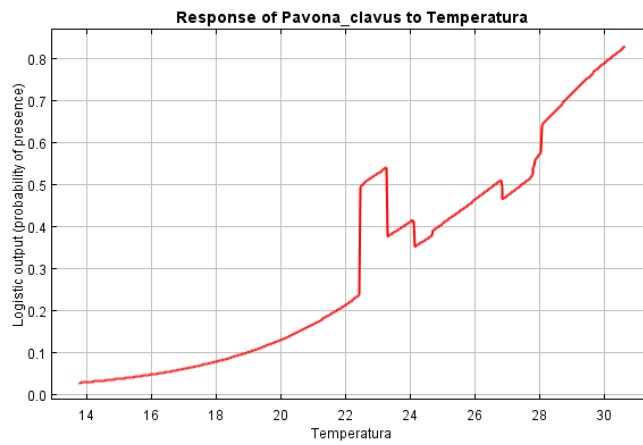
Leptoseris papyracea



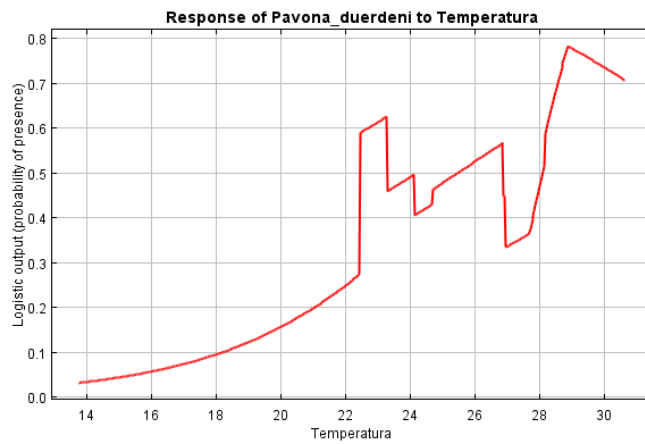
Pavona chiriquiensis



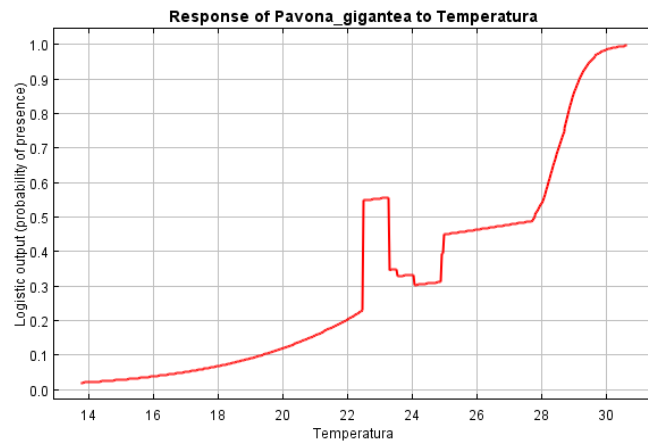
Pavona clavus



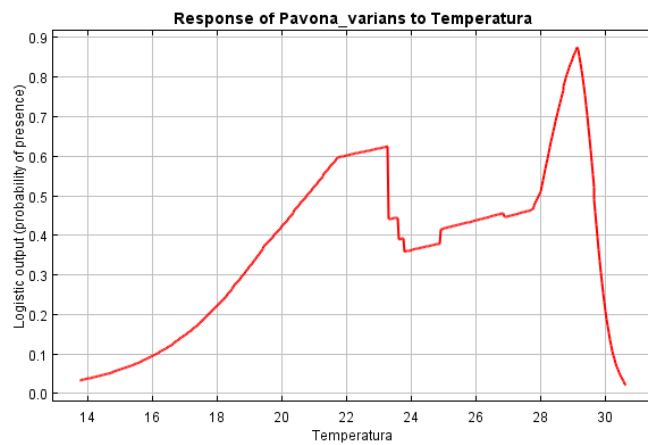
Pavona duerdeni



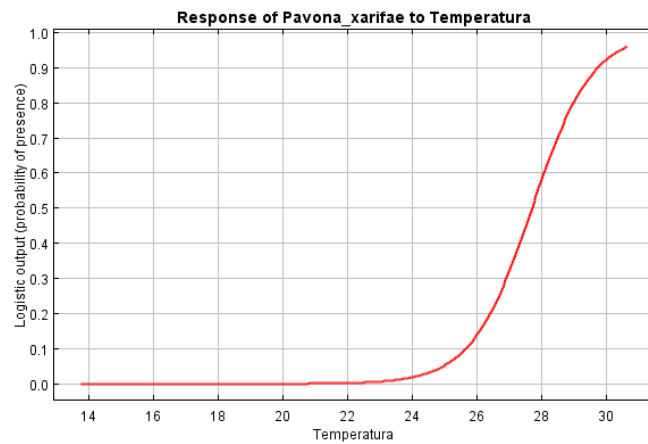
Pavona gigantea



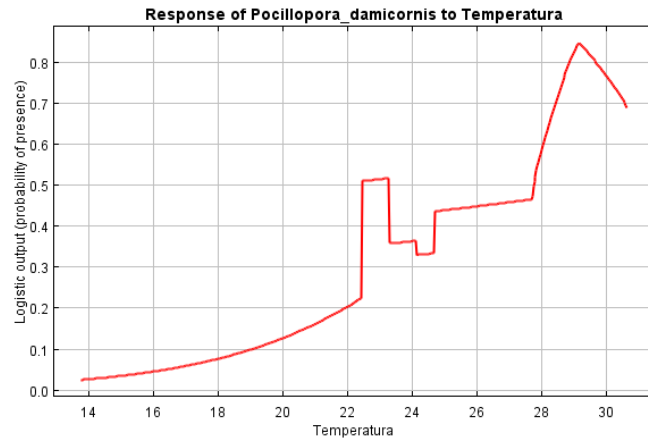
Pavona varians



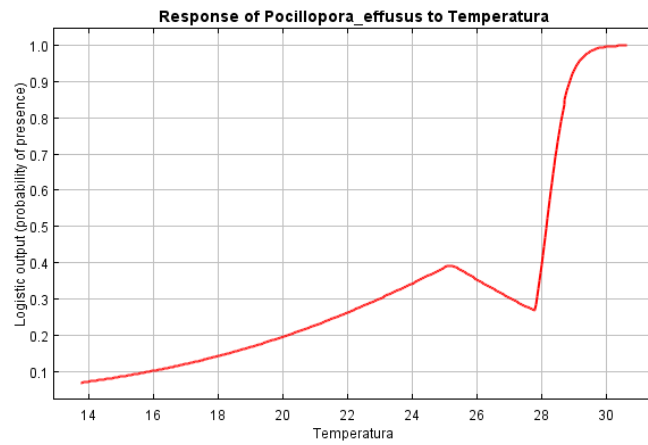
Pavona xarifae



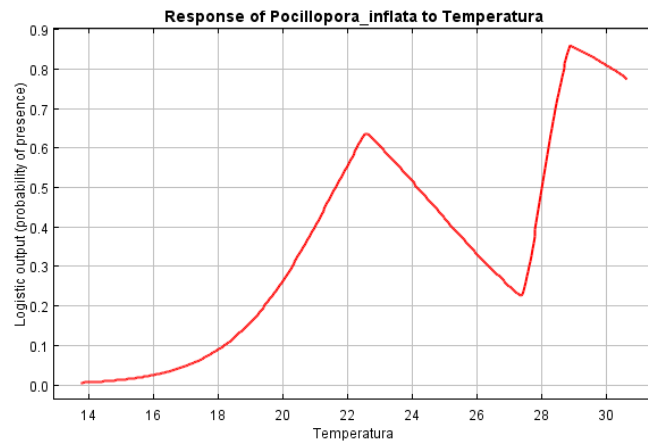
Pocillopora damicornis



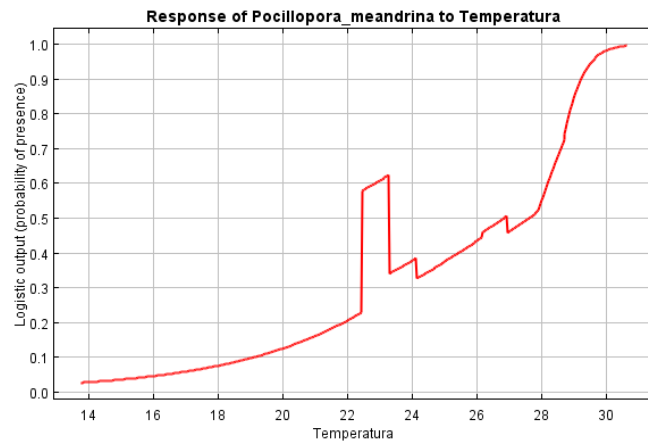
Pocillopora effusus



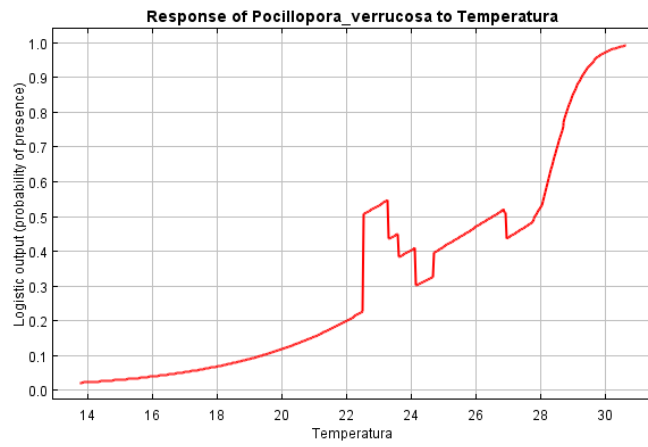
Pocillopora inflata



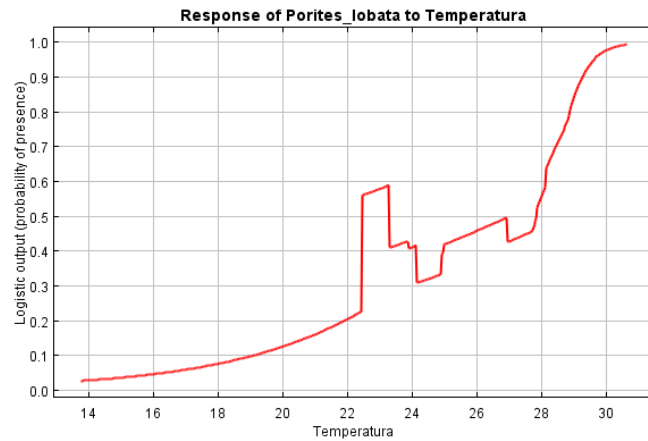
Pocillopora meandrina



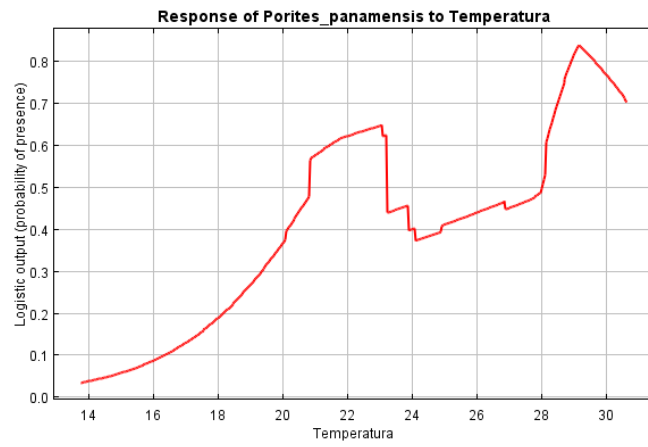
Pocillopora verrucosa



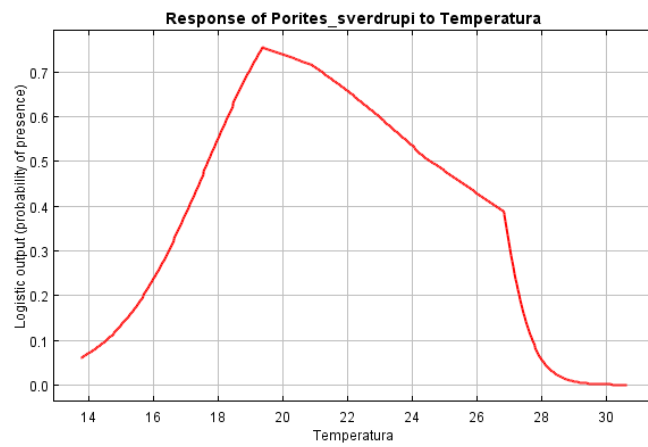
Porites lobata



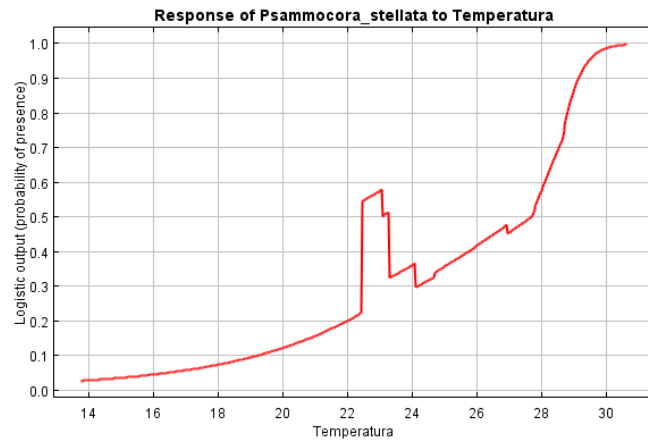
Porites panamensis



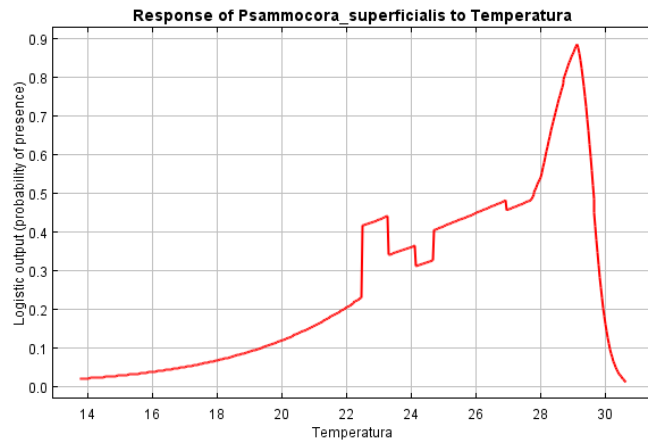
Porites sverdrupi



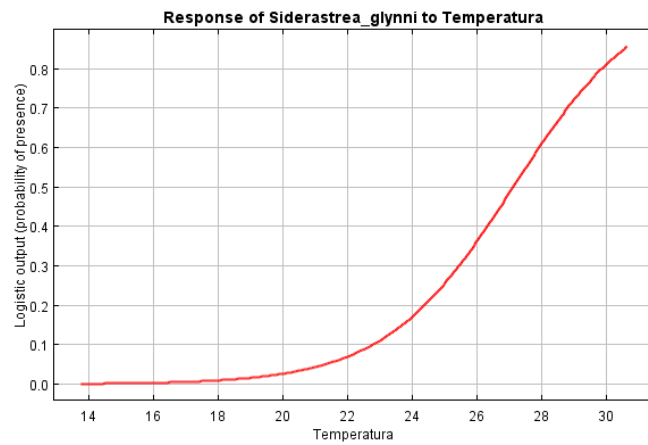
Psammocora stellata



Psammocora superficialis

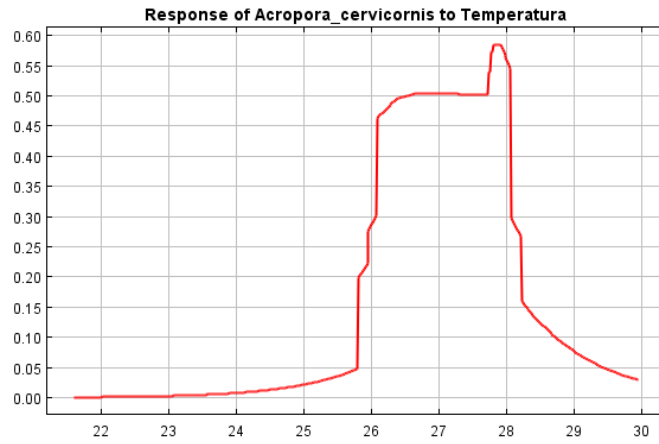


Siderastrea glynni

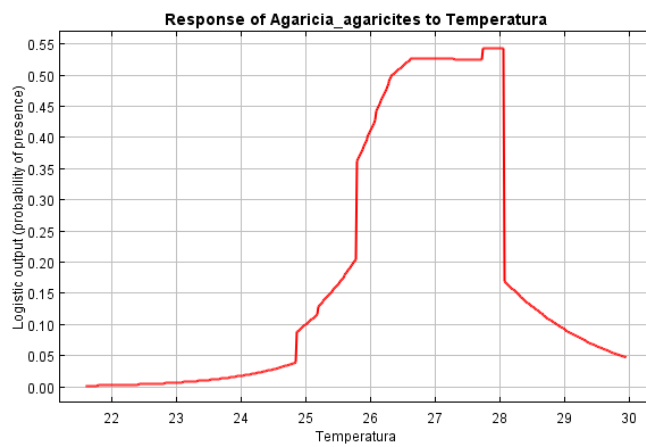


Atlántico Occidental Tropical

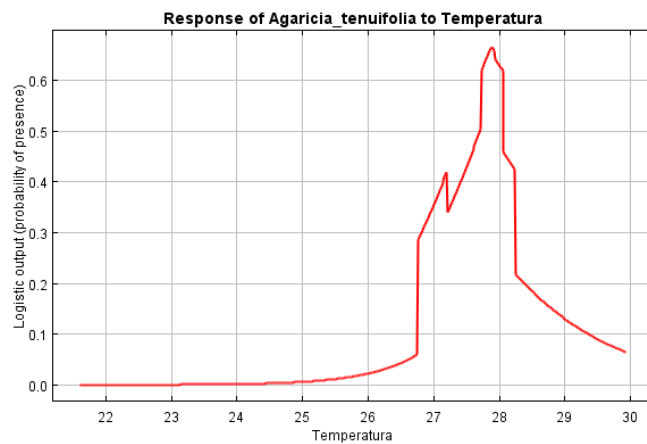
Acropora cervicornis



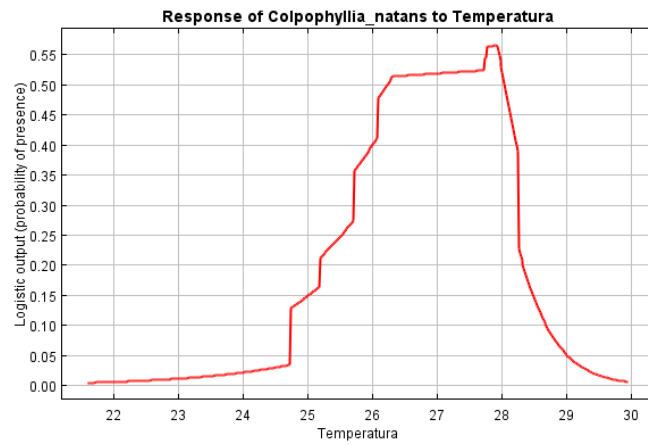
Agaricia agaricites



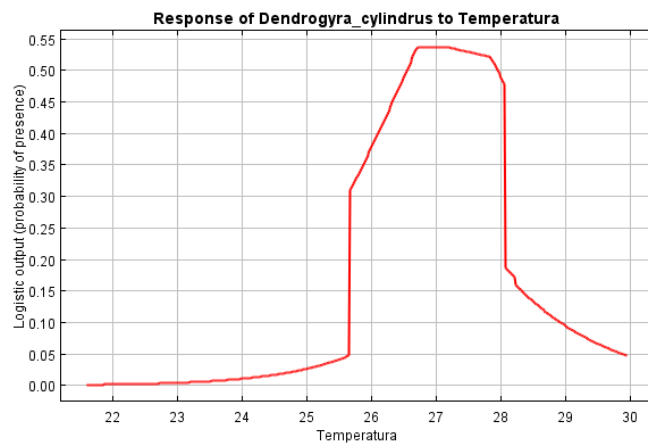
Agaricia tenuifolia



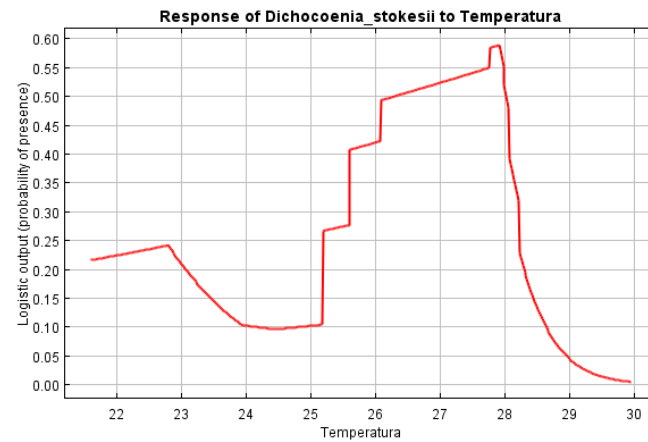
Colpophyllia natans



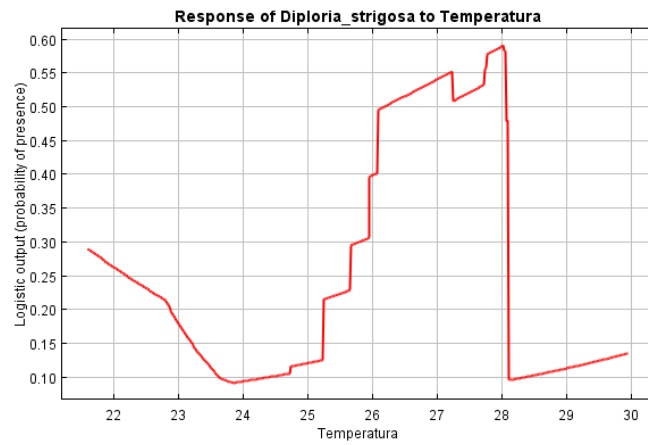
Dendrogyra cylindrus



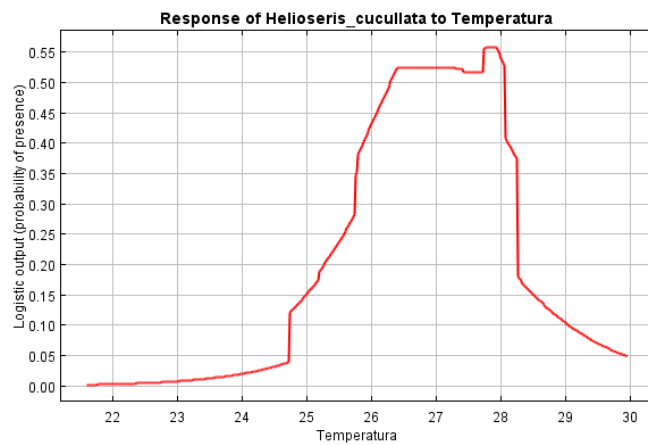
Dichocoenia stokesii



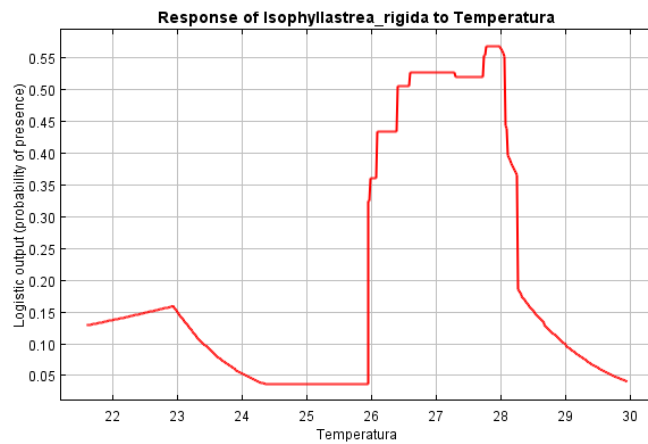
Diploria strigosa



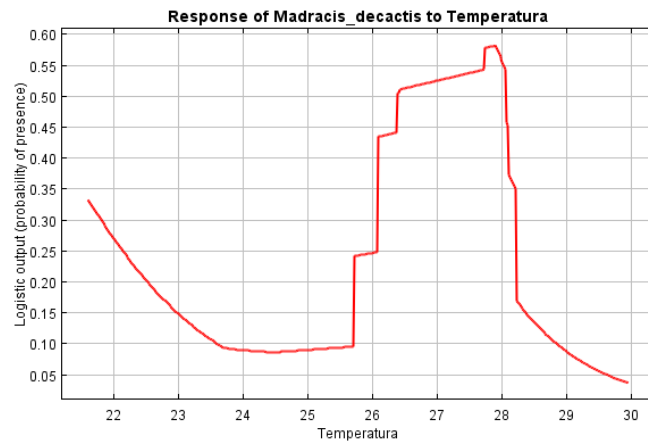
Helioseris cucullata



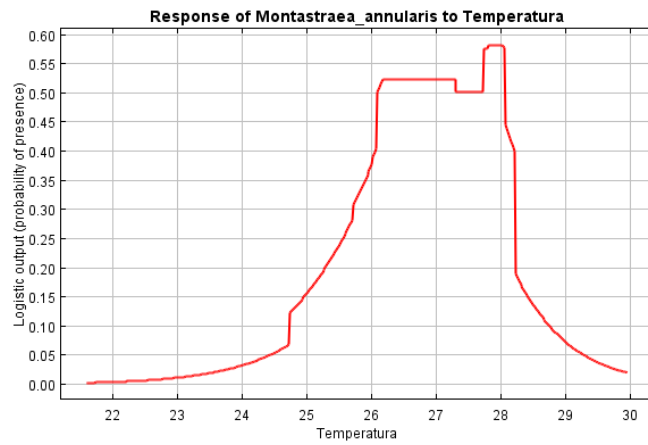
Isophyllastrea rigida



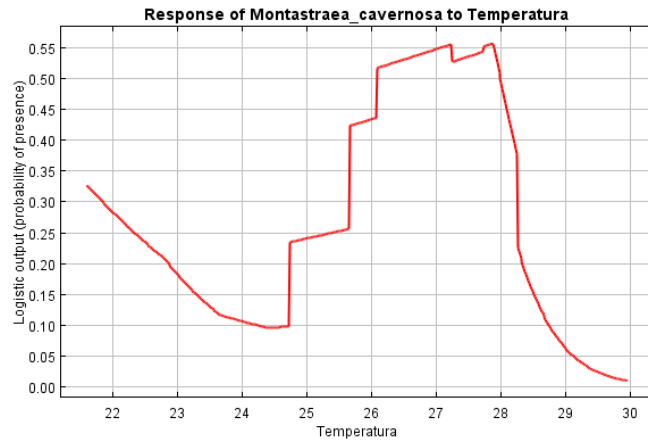
Madracis decactis



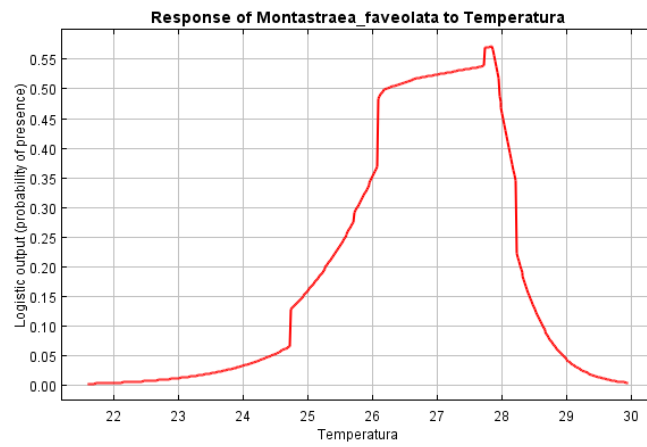
Montastraea annularis



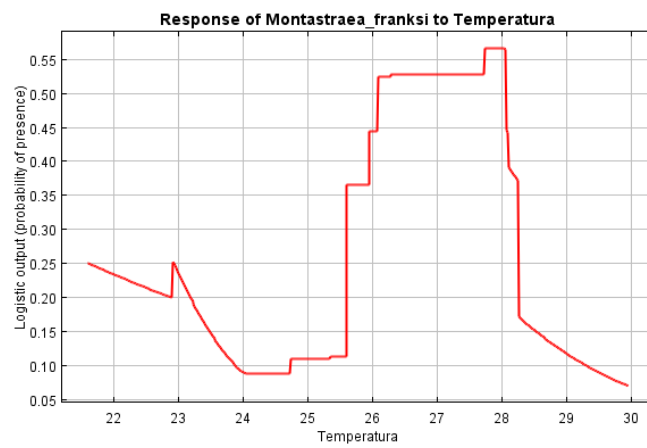
Montastraea cavernosa



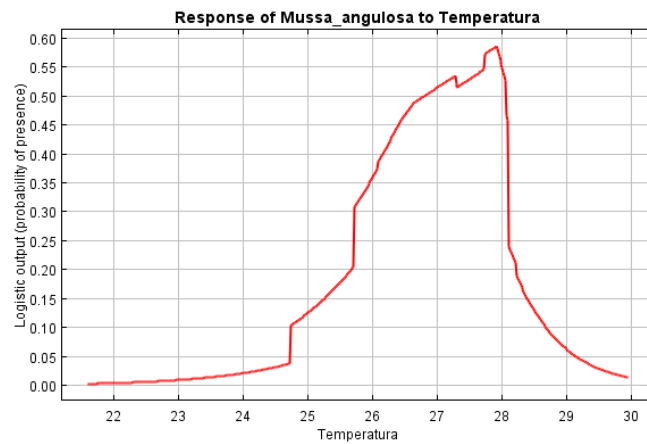
Montastraea faveolata



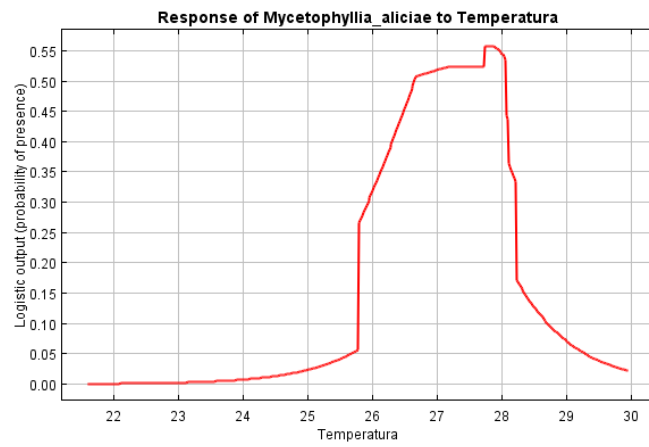
Montastraea franksi



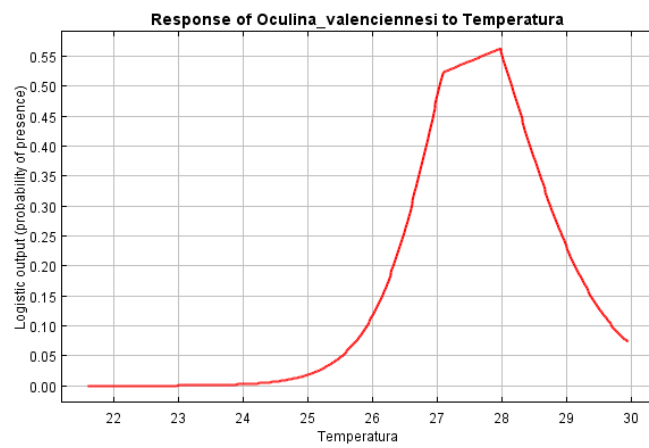
Mussa angulosa



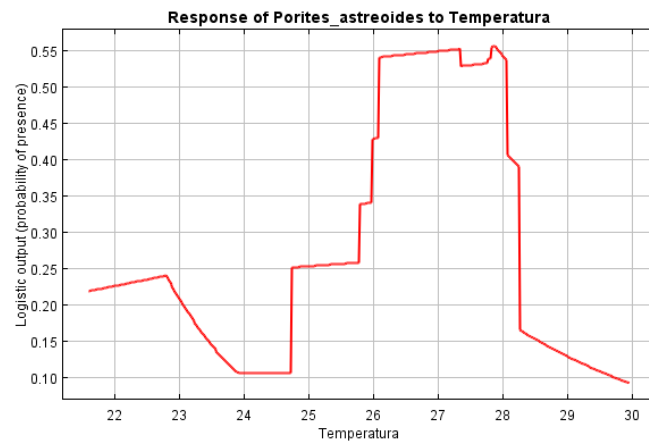
Mycetophyllia aliciae



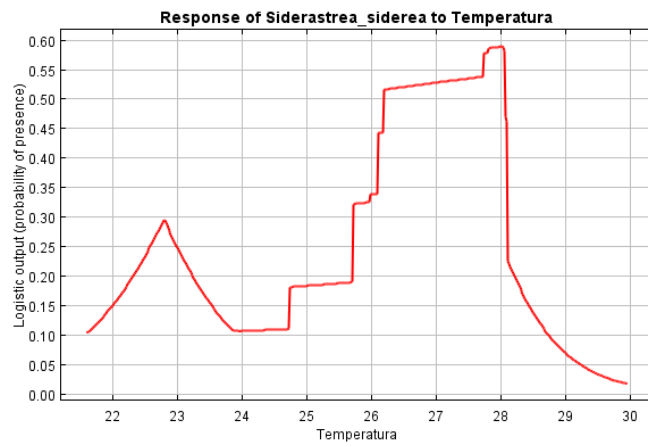
Oculina valenciennesi



Porites astreoides



Siderastrea siderea



Stephanocoenia intersepta

