



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

CAMBIOS POTENCIALES DE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS CLADOS DE
ZOOXANTELAS (*SYMBIODINIUM SP.*) EN EL PACÍFICO ORIENTAL Y EL
ATLÁNTICO OCCIDENTAL, COMO RESPUESTA AL CAMBIO CLIMÁTICO
GLOBAL.

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

PRESENTA:
DANIEL MARTÍN AULIZ ORTIZ

TUTOR PRINCIPAL
DR. HÉTOR REYES BONILLA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
COMITÉ TUTOR
DR. ROBERTO IGLEISAS PRIETO
DR. JOAQUIN RODRÍGO GARZA PÉREZ
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. GUILLERMO HORTA PUGA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
DR. SALVADOR LLUCH COTA
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. NOVIEMBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Cambios potenciales de la distribución de los clados de zooxantelas (*Symbiodinium sp.*) en el Pacífico oriental y el Atlántico occidental, como respuesta al cambio climático global.

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

Daniel Martín Auliz Ortiz

Director de tesis: Dr. Héctor Reyes Bonilla

Comité tutorial:

Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dr. Joaquín Garza Pérez

Dr. Salvador Lluch Cota

Dr. Guillermo Horta Puga

México, D.F. 2014

A ustedes, mi luz y mi fuerza:

Mamá, Papá, Jona y Ros

Agradecimientos:

A través de estas sencillas pero sinceras líneas pretendo agradecer a todas las personas que han sido parte de mi proceso de desarrollo académico, profesional y personal. A estas y otras personas que por razones de espacio o de mi falaz memoria no pueda agregar, agradezco sinceramente que hayan hecho posible la realización de este trabajo.

A Dios por estar presente en mi vida en cada etapa, por nunca abandonarme y darme luz en todos los aspectos de mi vida.

A mi familia, mis padres y mi hermano por ser un apoyo siempre constante, porque a donde vaya siempre los llevo conmigo en mis costumbres, valores y en mi toma de decisiones. Porque me motivan a ser un hombre de bien y superarme, a hacerme valer no con palabras sino con mi vida, los amo.

A Ros por acompañarme día a día, cada momento; aún en la lejanía física supiste estar cerca siempre apoyándome, siempre escuchándome. Gracias por enseñarme lo más bello de la vida. Gracias gatita, te amo.

A Héctor Reyes por darme la oportunidad de integrarme a su grupo de trabajo, por ser un líder con el ejemplo, por su ayuda en el desarrollo intelectual y técnico de este trabajo, por sus observaciones y correcciones. Gracias por permitirme observar el amplio nicho del deber científico y que también ello es diversión. Por ser un mentor, un compañero y un amigo.

Al Dr. Guillermo Horta Puga, por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo, por estar presente en mi desarrollo académico, por enseñarme que para lograr las cosas se necesita esfuerzo y rigor, y por iniciarme en el estudio de los arrecifes de coral con pasión y gusto.

Al Dr. Roberto Iglesias, Dr. Rodrigo Garza y Dr. Salvador Lluch por sus valiosos comentarios y sugerencias, por estar pendientes a lo largo del desarrollo de este trabajo, así como por su ejemplo y ayuda para desarrollarme en el ámbito de la investigación científica.

Al Dr. Townsend Peterson de la Universidad de Kansas por su valiosa ayuda en un mejor entendimiento de los modelos de nicho ecológico, por marcar las cosas que se hacen bien y las que no y enseñarme de sencillez y calidad, gracias. Al grupo de Modelado de Nicho Ecológico del Instituto de biodiversidad de la Universidad de Kansas en especial al Dr. Jorge Soberón, Carlos (Lichos) Yañez, Hanna Owens, Erin Saupe, Lindsay Campbell y Augusto Hashimoto por su ayuda y consejos que me permitieron tener mejores nociones en el uso de los modelos.

A Gaby Cruz por ayudarme desde el inicio del proyecto con el desarrollo de las ideas y el ajuste metodológico, por ayudarme con los inicios en SIG y Maxent. A Sara Melo por

enriquecer sustanciosamente con las charlas este trabajo, por ayudarme a encontrar puntos débiles y formas de mejorar, y gracias sobre todo por su amistad. A David Petatán, por ayudarme con las cuestiones técnicas en SIG y ayudarme en el desarrollo de los modelos de cambio de temperatura para años futuros, por sus comentarios, sugerencias y amistad.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Sistemas Arrecifales, a Mom, Paco “tropical” Fernández, Kocho, Triana, Diego Gijón, Viole, María, Pet, Janna, Ary, Caro, Zury, Vale, Rebe, Vlado, Chunga, y David Barba, también Jenny y Peter. Gracias por su amistad, por los momentos divertidos en el lab y en el campo, por enseñarme el trabajo en este último.

A mis amigos de la maestría Ricardo, Yoli, Edgar Gamero y Alez por esos momentos tan divertidos, por enriquecer la experiencia de estudiar el posgrado y compartir el gusto por las ciencias marinas. A mis hermanitos: Ricardo (otra vez), Adán y Laura porque a pesar de la distancia y el tiempo seguimos juntos, por estar ahí siempre, gracias.

A la Dra. Gloria Vilaclara y todo el grupo administrativo del posgrado, Diana, Chantal, Lupita y Gaby, por su valiosa ayuda a lo largo del posgrado. Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por los apoyos otorgados para tomar cursos, congresos, estancia en extranjero e impresión de tesis.

A CONACyT por la beca otorgada que permitió el desarrollo del trabajo y la obtención del grado. Por el apoyo otorgado para la realización de la estancia de investigación en el extranjero.

A la UNAM por ser mi casa durante ya 6 años y permitir realizar mi vida académica en sus aulas y forjar mi camino profesional.

A todos ellos muchas gracias:

Por mi raza hablará el espíritu

Daniel

Índice

| | |
|---|-----|
| Resumen: | 10 |
| Abstract | 10 |
| Introducción..... | 12 |
| Objetivos | 18 |
| Objetivo general..... | 18 |
| Objetivos particulares | 18 |
| Materiales y Métodos | 19 |
| Área de estudio..... | 19 |
| Variables ambientales utilizadas en la modelación..... | 21 |
| Maxent..... | 23 |
| La distribución del hospedero como variable de nicho | 23 |
| Modelación de distribución potencial de los subclados para tiempo presente... | 26 |
| Evaluación de los modelos | 27 |
| Modelos de cambio climático..... | 28 |
| Proyecciones de distribución potencial..... | 32 |
| Zonas potencialmente expuestas a estrés térmico..... | 33 |
| Análisis de sensibilidad..... | 34 |
| Resultados | 35 |
| Modelos de distribución potencial tiempo presente | 35 |
| Diferenciación ecológica Clado C y D..... | 44 |
| Proyección de la distribución potencial..... | 46 |
| Análisis de sensibilidad..... | 49 |
| Zonas potencialmente expuestas a estrés térmico..... | 63 |
| Discusión..... | 66 |
| Distribución potencial actual | 66 |
| Proyecciones de distribución potencial para el futuro | 70 |
| Conclusiones..... | 80 |
| Bibliografía | 81 |
| Anexo I:..... | 92 |
| Anexo II:..... | 101 |

| | |
|-----------------|-----|
| Anexo III:..... | 117 |
| Anexo IV:..... | 122 |
| Anexo V:..... | 138 |
| Anexo VI:..... | 145 |
| Anexo VII:..... | 154 |

Índice de figuras

Figura 1: Área de estudio. Se observan las 39 localidades donde se presentan registros publicados sobre los subtipos de zooxantelas, y el número de estos por localidad (n= 491).....19

Figura 2: Diagrama que muestra los posibles resultados de las predicciones. La curva ROC utiliza verdaderos positivos y negativos para la evaluación de los modelos.....28

Figura 3: Construcción de los modelos de cambio climático. Los datos obtenidos del AHVRR y MODIS-Aqua se muestran en puntos negros, estos fueron utilizados como base para las regresiones. Para el modelo lineal se hizo una regresión lineal (línea amarilla), se hicieron regresiones potenciales para los modelos A2 (rojo), A1b (verde) y B1 (azul) de IPCC.....31

Figura 4: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico del subclado B1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.....37

Figura 5: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico del subclado C7 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.....38

Figura 6: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico del subclado C1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta

| | |
|---|----|
| muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo..... | 40 |
| Figura 7: El número de géneros con los que se asocia cada subclado en el océano Atlántico oriental (arriba) y el Pacífico occidental (abajo)..... | 41 |
| Figura 8: Riqueza potencial de los subclados de <i>Symbiodinium</i> en el Atlántico occidental, los colores indican el número de subclados que potencialmente pueden habitar en una región..... | 42 |
| Figura 9: Riqueza potencial de los subclados de <i>Symbiodinium</i> en el Pacífico Oriental, los colores indican el número de subclados que potencialmente pueden habitar en una región..... | 43 |
| Figura 10: Comparaciones del nicho ecológico de los subclados C1 y D1 del Atlántico utilizando las variables de temperatura..... | 44 |
| Figura 11: Cambio de la temperatura para el año 2050 en el modelo A2 (arriba) del IPCC y el modelo Lineal (abajo) con respecto a la temperatura promedio presente..... | 47 |
| Figura 12: Probabilidad de ocurrencia del Subclado C3 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050..... | 48 |
| Figura 13: Probabilidad de ocurrencia del Subclado C7 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050..... | 50 |
| Figura 14: Probabilidad de ocurrencia del Subclado C1 en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050..... | 51 |
| Figura 15: Probabilidad de ocurrencia del Subclado D1 en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050..... | 52 |
| Figura 16: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 53 |

| | |
|--|----|
| Figura 17: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C7 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 55 |
| Figura 18: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado D1a en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 56 |
| Figura 19: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C11 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 57 |
| Figura 20: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C1b en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 58 |
| Figura 21: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado D1 en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050..... | 59 |
| Figura 22: Estimaciones de los subclados que perdieron condiciones para estar presentes en las regiones del océano Atlántico para los diferentes modelos en el año 2050..... | 61 |
| Figura 23: Estimaciones de los subclados que perdieron condiciones para estar presentes en las regiones del océano Pacífico para los diferentes modelos en el año 2050..... | 62 |
| Figura 24: Proyección de la distribución potencial para el subclado A3 en el AO tomando en cuenta las regiones que rebasaron el umbral de blanqueamiento... | 64 |
| Figura 25: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C3 en el AO tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios..... | 65 |

Índice de tablas

| | |
|--|----|
| Tabla 1: Número de registros de los subclados para el área de estudio que se fueron utilizados para las proyecciones de distribución potencial..... | 21 |
| Tabla 2: Variables ambientales utilizadas en la modelación..... | 22 |
| Tabla 3: Corales hospederos en los que se ha registrado a cada subclado en el área de estudio. * indica aquellos hospederos que no cuentan con polígono de distribución en La Lista Roja de especies amenazadas de IUCN..... | 24 |
| Tabla 4: Los valores de AUC del evaluador del modelo para cada subclado, se muestran los datos para el entrenamiento del modelo y para las pruebas..... | 35 |
| Tabla 5: Temperatura promedio, máxima y mínima (°C) calculadas para los modelos utilizados en el trabajo tomando en cuenta el océano Atlántico y Pacífico..... | 45 |

Resumen:

El género *Symbiodinium* es un grupo de organismos comúnmente denominados como zooxantelas que forman simbiosis con corales. Un aumento en la temperatura superficial del mar puede conllevar a la disrupción de ésta en el fenómeno conocido como blanqueamiento. Las proyecciones de cambio climático estiman un aumento de 1.8 a 4 °C en la temperatura lo cual tendría implicaciones en la relación coral-zooxantela y el ecosistema que forman. El presente trabajo tuvo como objetivo evaluar el cambio en la distribución de los clados de *Symbiodinium* en el Atlántico occidental y el Pacífico oriental tomando en cuenta el aumento de la temperatura contemplado en cuatro escenarios de cambio climático. Se estimó el nicho ecológico para 15 subclados y se hicieron estimaciones de su distribución potencial presente y para los años 2030 y 2050. Los subclados en el Atlántico resultaron ser más susceptibles al cambio de la temperatura que los del Pacífico, los más susceptibles fueron A4, B7 y C11. El cambio de la temperatura no provocó grandes reducciones del hábitat para las zooxantelas, sin embargo existieron zonas que según los modelos experimentarán estrés térmico capaz de inducir blanqueamientos intensos y frecuentes. Este tipo de trabajos permite evaluar las posibles respuestas de los organismos al cambio climático.

Abstract

Genus *Symbiodinium* is a group of organisms commonly called zooxanthellae which do symbiosis with corals. Rising sea surface temperatures may generate a disruption in symbiosis in phenomena known as bleaching. Projections of climate change contemplate an increment of 1.8 to 4 °C in temperature, which may have implications in coral-zooxanthellae relationship and the ecosystem they build. The objective of this work is to evaluate the change in potential distribution of *Symbiodinium* clades in eastern Atlantic and western Pacific as consequence of rising temperatures according to four scenarios of climate change. I estimated ecological niche of 15 subclades and their potential distribution for present and years 2030 and 2050. Atlantic subclades were more susceptible to temperature

change than Pacific. The most susceptible were A4, B7 and C11. Temperature change does not make great habitat reductions for zooxanthellae, however there were regions that will have thermic stress available to induce severe and frequent bleaching. This kind of work allows the evaluation of the potential response of organisms to climate change.

Introducción

Los dinoflagelados del género *Symbiodinium* (Freudenthal 1962), comúnmente denominados como “zooxantelas”, son microalgas que se presentan como endosimbiontes en una gran variedad de organismos tales como foraminíferos, esponjas, medusas, anémonas, almejas, caracoles y corales (Baker 2003, Fautin y Buddemeier 2004). En estos últimos, la simbiosis es de tal importancia que permite a estos organismos ser uno de los organismos más exitosos en los mares tropicales oligotróficos. Las zooxantelas translocan al hospedero hasta el 95% de sus fotosintétatos (Muscatine 1990) otorgando la energía necesaria para sus procesos fisiológicos.

Anteriormente se pensaba que el género *Symbiodinium* estaba compuesto de una sola especie distribución cosmopolita (*Symbiodinium microadriaticum*). Sin embargo, a partir de análisis morfológicos más finos, revisiones de su ecología y sobre todo a la implementación de técnicas moleculares, se ha reconocido que el género está compuesto de una gran variedad de especies o unidades taxonómicas operacionales con relaciones filogenéticas cercanas aunque con diferentes características genéticas y ecológicas (Rowan y Powers 1992, LaJeunesse 2001, 2002, Baker 2003, La Jeunesse *et al.* 2003 Fautin y Buddemeier 2004).

Técnicas moleculares que utilizan marcadores ribosomales son capaces de reconocer distintos linajes de zooxantelas denominados clados, a los cuales se le han asignado denominaciones de la A a la I (Rowan y Powers 1991, LaJeunesse 2001); cada clado tiene características e historias evolutivas distintas (Baker

2003). De manera general el más diverso en los arrecifes de coral tropicales es el clado C, que suele ser común en la mayoría de los corales en el Océano Pacífico y el Mar Caribe (LaJeunesse 2002, LaJeunesse et al. 2003). Se reconoce sin embargo que algunos miembros de este clado suelen ser sensibles al cambio en condiciones ambientales, como son la radiación solar y la temperatura (Iglesias-Prieto et al. 1992, Rowan 2004, LaJeunesse et al. 2007, 2009). Por otra parte, el clado D suele ser menos dominante en la comunidad arrecifal, sin embargo, su amplio intervalo de tolerancia a condiciones ambientales está bien documentado y algunos de los miembros de este linaje se han registrado como dominante en ambientes aguas más cálidas (<30°C) y en condiciones de turbidez (Rowan et al. 1997, Kinzie et al. 2001, Baker et al. 2004, Berkelmans y van Oppen 2006, LaJeunesse et al. 2010b).

Análisis con marcadores moleculares más finos, como lo son las secuencias del Espacio Inter Transcripcional (ITS por sus siglas en inglés) y microsátélites, ha permitido reconocer la existencia de subtipos dentro de los clados (LaJeunesse 2001, LaJeunesse et al. 2012). Con dichas herramientas, se han identificado patrones de distribución y asociaciones simbióticas de estos, así, ahora se sabe que *Symbiodinium* tiene tendencias evolutivas a una simbiosis con hospederos más específicos, en otras palabras, asociaciones de un subclado de zooxantela con unas cuantas especies de coral cercanas filogenéticamente entre sí (LaJeunesse 2005, Thornill et al. 2013). Por otra parte, se han encontrado patrones de zonación batimétricos y espaciales, diferenciación ecológica, y respuestas diferenciadas a las condiciones ambientales por parte de los subtipos

(Baker 2001, Iglesias-Prieto et al. 2004, LaJeunesse et al. 2004, Sampayo et al. 2007, Finney et al 2010, Silverstein et al. 2012).

Diversos factores pueden llevar a una interrupción de la simbiosis coral-zooxantela, de entre los cuales sobresalen la luz y la temperatura (Brown 1997, Douglas 2003). A dicho fenómeno se le denomina blanqueamiento, y su registro ha incrementado en frecuencia en las últimas décadas (Wilkinson 2004) con severas consecuencias en la pérdida de cobertura coralina, y disminución de la habilidad competitiva con otros grupos bentónicos (McManus y Polsenberg 2004). La incidencia de blanqueamiento tiene implicaciones en los servicios ambientales y las funciones ecológicas en los arrecifes, además, está relacionada de manera directa con el aumento de temperatura superficial del mar. De manera general, se reconoce que cuando ésta aumenta 1 °C o más por encima del promedio del mes más caliente del año en un sitio, se presentan episodios de blanqueamientos masivos (Goreau y Hayes 1994, Hoegh-Guldberg 1999).

En el último siglo se ha registrado un aumento en la temperatura de 0.74 ± 0.18 °C en la superficie terrestre (IPCC 2007, Post 2013), y se pronostica un aumento que va de 1.8 °C a 4 °C en los continentes y de 1 a 3 °C en la superficie marina para el 2100 (Salomon et al. 2007) Ante tal panorama, se han hecho proyecciones de las posibles consecuencias que conlleva el cambio en la temperatura del mar sobre los ecosistemas coralinos (Hoegh-Guldberg 1999, Hoegh-Guldberg et al. 2007, van Hooidonk et al. 2014), y suele pronosticarse una degradación de dichos ambientes, asumiendo que existe poca posibilidad de respuesta por parte del holobionte formado por zooxantelas y corales. Sin embargo, es reconocido que los

efectos del cambio en condiciones ambientales no afectan de la misma manera a los miembros de la comunidad arrecifal, y la capacidad de respuesta de dichos organismos ante tal condición aún no queda esclarecida (Hughes et al 2003).

Ante tal situación, tener una mayor diversidad genética y ecológica de simbiontes en los sistemas coralinos da pauta para una mayor capacidad de respuesta al cambio en las condiciones ambientales (Buddemeier y Fautin 1993, Baker 2003, LaJeunesse et al. 2003, Veron et al. 2009). Por ello, conocer la base de la distribución ecológica y biogeográfica de la diversidad de simbiontes y sus hospederos es necesario para evaluar la sensibilidad de los holobiontes al cambio en condiciones ambientales. Tal tipo de información se vuelve vital en el panorama de cambio climático global en el que nos encontramos (Finney et al 2010).

Una de las primeras respuestas por parte de los organismos ante el cambio de las condiciones ambientales es la modificación de sus intervalos de distribución. Las especies tenderán a distribuirse en las regiones donde sus requerimientos ambientales se lo permitan, de tal manera habrá zonas donde la especie pueda seguir presentándose y otras donde se den procesos de extinción local e invasión de nuevas áreas (Post 2013). Como ejemplo de ello en los sistemas marinos se tiene la modificación de los rangos de distribución de algunas especies de coral debidas al cambio de la temperatura marina durante el Holoceno, en el cual las condiciones eran más cálidas de las actuales y permitían la existencia de estos organismos al norte de la península de Florida, sin embargo la reducción de la temperatura que siguió a este periodo propició eventos de extinción local en dicha región (Precht y Aronson 2004). Por otra parte, se sabe que algunas especies de

coral han incrementado sus rangos de distribución en las últimas décadas, debido en parte presumiblemente, al incremento de la temperatura del mar (Yamano et al. 2011.)

Una manera de estudiar el posible impacto que tendría el cambio en las condiciones ambientales sobre la distribución de las especies es la aplicación los modelos de nicho ecológico. Estos identifican las condiciones ambientales de los sitios donde se presenta la especie (ocurrencia) y hacen una estimación del nicho ecológico mediante un algoritmo matemático. Con base en ello, el modelo estima el espacio geográfico que cuente con la combinación de variables incluidas dentro del nicho de la especie de interés, identificando zonas que le son potencialmente habitables. Además, este tipo de herramientas permite hacer proyecciones de la distribución potencial a futuro, tomando en cuenta los posibles cambios ambientales previstos (Phillips et al. 2006, Martínez-Meyer 2005, Soberón y Peterson 2005, Soberón 2010, Warren y Seifert 2011). Estos modelos se han aplicado con mayor frecuencia debido al avance en la tecnología y a sus buenos resultados como herramientas en la conservación, por ejemplo el encontrar poblaciones naturales en lugares poco muestreados e identificar amenazas potenciales por pérdida de hábitat (Peterson 2006).

Debido a su relativa facilidad de utilización y a que sus resultados permiten evaluar la respuesta a nivel de especie al cambio en las condiciones ambientales, los modelos de nicho ecológico han sido implementados para estudiar la distribución potencial como consecuencia al cambio climático global para una gran variedad de organismos tales como: aves (Peterson et al. 2001, Peterson 2003),

mamíferos (Peterson et al. 2002), reptiles y anfibios (Araujo et al 2006), plantas (Thuiller et al. 2005, Loarie et al. 2008), peces (Guinotte et al. 2006), insectos (Peterson et al. 2004), parásitos (González et al. 2010, Harverkost et al. 2010), peces e invertebrados marinos (Cheung et al. 2009, Reiss et al. 2011) incluyendo arrecifes (Couce et al. 2013, Freeman et al. 2013) y corales (Melo-Merino 2013). Los análisis frecuentemente predicen pérdida de hábitat y disminución del número de especies, respuestas distintas dependiendo de las características del nicho de éstas, e identifican como zonas más vulnerables a las que se encuentran cerca de los trópicos, o en el caso de ecosistemas terrestres aquellas de menor altitud. La susceptibilidad de las especies al cambio de temperatura difiere y la evaluación de su capacidad de respuesta se vuelve importante para entender parte de las posibles dinámicas de los ecosistemas en los que nos encontramos.

En el presente trabajo se pretende analizar los patrones de distribución geográfica actual para los subclados de *Symbiodinium* del continente americano, así como las posibles implicaciones del cambio de la temperatura superficial contemplada por varios escenarios de cambio climático sobre su distribución futura. Este tipo de análisis cobra relevancia en los ecosistemas coralinos de dicho continente debido a que permiten prever posibles efectos antes que sucedan.

Objetivos

Objetivo general

Emplear modelos de nicho ecológico para pronosticar la distribución actual y el cambio potencial en el intervalo de distribución de distintos subclados de zooxantelas residentes en el Pacífico oriental y el Atlántico occidental, considerando cuatro escenarios de cambio climático global.

Objetivos particulares

- ✓ Modelar el área de distribución potencial de diversos clados de zooxantelas en el Pacífico oriental y el Atlántico occidental para el presente.
- ✓ Estimar los cambios en la distribución geográfica de los clados para los años 2030 y 2050, según los escenarios A1, A1b y B1 del IPCC y un modelo de cambio mínimo, equivalente a la tasa de elevación de temperatura entre 1985 y 2012.
- ✓ Evaluar el área potencialmente ganada o perdida por los subclados de *Symbiodinium* para los años 2030 y 2050 de acuerdo a los distintos escenarios.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La región de análisis corresponde al Pacífico oriental tropical (PO) y el Atlántico occidental (AO), en un área delimitada por los 36° Latitud Norte a 6° Latitud Sur, y 125° a 59° de Longitud Oeste (Figura 1). El rectángulo abarca las principales regiones biogeográficas donde se presentan arrecifes de coral en el continente americano.

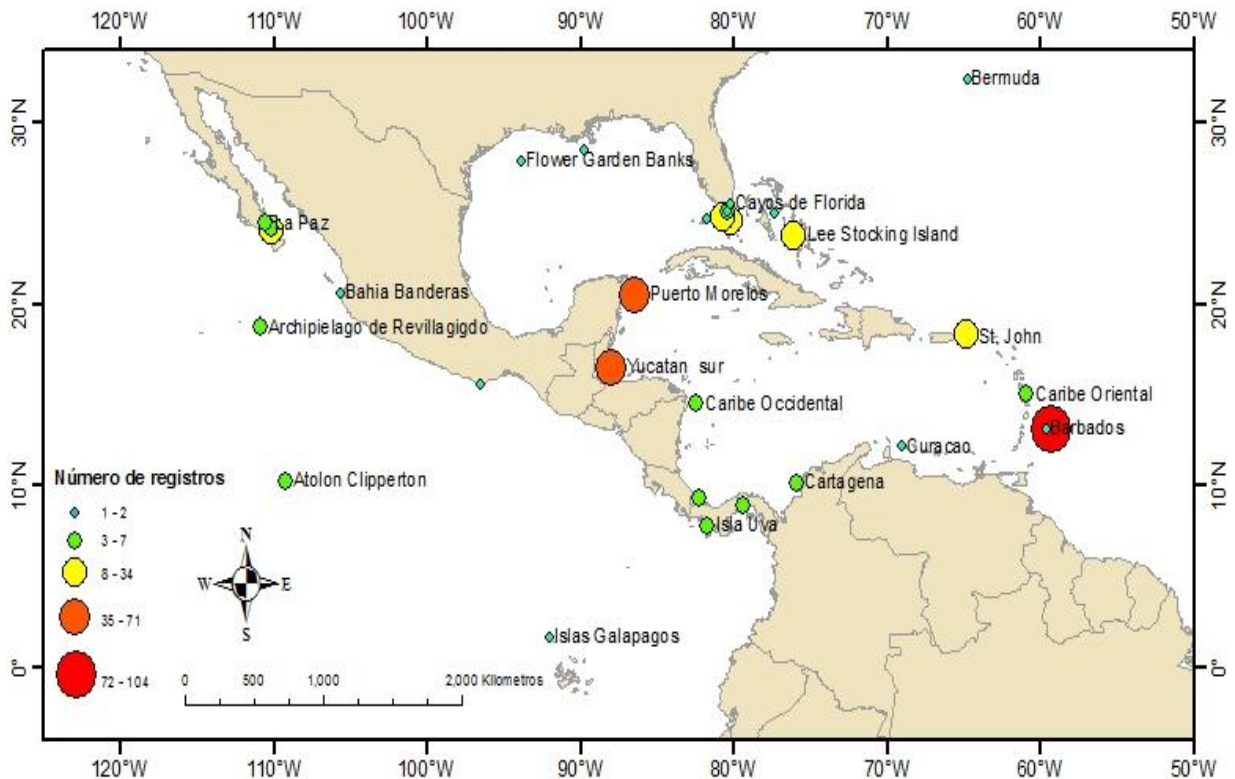


Figura 1: Área de estudio. Se observan las 39 localidades donde se presentan registros publicados sobre los subtipos de zooxantelas, y el número de estos por localidad (n= 491).

Registro de *Symbiodinium*

La ocurrencia de los “subclados” (tipos de *Symbiodinium* con base en secuencias del espacio inter transcripcional 2 [ITS2]) fueron obtenidos de la base de GeoSymbio (<http://stes.google.com/site/geosymbio/>). Aquí se pueden encontrar datos georreferenciados (registros) para todo el mundo. Se consideró como

registro a un subclado en una localización geográfica particular asociado a una especie de coral y profundidad dadas, por ello, en una misma localización geográfica se pueden tener varios registros del mismo subclado. En la Figura 1 se muestran las localidades que contaron con ocurrencia de subclados de zooxantelas. Por otra parte, dada la escasez de registros en el Golfo de México en GeoSymbio, se obtuvieron estos de la de la base de datos de Diversidad de *Symbiodinium* - Diversidad Geográfica y Ecológica (SD2-GED por sus siglas en inglés) (http://www.auburn.edu/~santosr/sd2_ged.htm). Adicionalmente se revisaron publicaciones posteriores a 2010 para obtención de nuevos registros, encontró entre otros algunos correspondientes a las Islas Galápagos de la publicación de Pinzón y LaJeunesse (2011).

Para el análisis se tomaron en cuenta solamente zooxantelas asociadas a corales escleractinios. Además, debido al tamaño de muestra, en la modelación se tomaron en cuenta solamente los subclados que tuvieran un número mínimo de 10 registros en total. En la Tabla 1 se muestran los subclados que cumplieron con los requisitos anteriores, siendo 11 para el Atlántico y 4 para el Pacífico.

Tabla 1: Número de registros de los subclados para el área de estudio que se fueron utilizados para las proyecciones de distribución potencial.

| Océano | Clado | Subclado | Número de registros |
|-----------|-------|----------|---------------------|
| Atlántico | A | A3 | 30 |
| | | A4 | 12 |
| | B | B1 | 124 |
| | | B5 | 11 |
| | | B7 | 39 |
| | C | C1 | 21 |
| | | C3 | 84 |
| | | C7 | 21 |
| | | C11 | 11 |
| | D | D1 | 41 |
| | | D1a | 41 |
| Pacífico | C | C1 | 19 |
| | | C1b | 11 |
| | | C1c | 14 |
| | D | D1 | 14 |
| Total | | 15 | 493 |

VARIABLES AMBIENTALES UTILIZADAS EN LA MODELACIÓN

Las variables utilizadas para correr el modelo fueron proporcionadas por el laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS, puesto que son las que se utilizan para los proyectos en desarrollo. Las fuentes de origen de cada una aparecen en Tabla 2; se trata datos satelitales y tomados *in situ* disponibles en línea en el Atlas Mundial de los Océanos (World Ocean Atlas 2009 http://www.nodc.noaa.gov/OC5/WOA09/pr_woa09.html) así como el sistema de datos ambientales de percepción remota en línea GIOVANNI-NASA. (http://gdata1.sci.gsfc.nasa.gov/daac-bin/G3/gui.cgi?instance_id=ocean_month).

La batimetría se obtuvo de la Carta Batimétrica General de los Océanos (GEBCO http://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/) y la

alcalinidad fue calculada a partir de las ecuaciones de Lee et al. (2006) para las zonas tropicales y para la surgencia del Pacífico (las zonas asociadas al afloramiento de agua subsuperficial en el Pacífico ecuatorial adyacente a las costas que van de México a Chile). Los valores de pH y Ω aragonita fueron calculados en el programa CO2SyS utilizando los datos de salinidad, temperatura, silicatos, y fosfatos del WOA 2009, además de la alcalinidad calculada y los niveles de CO₂ atmosférico de 391 ppm correspondientes al año 2011, obtenidos de la proyección de CO₂ de la Institución Oceanográfica de Scripps, de la Jolla, California (Keeling et al. 2001). Todas las variables ambientales se manejaron a una resolución espacial de una cuadrícula 9x9 km.

Tabla 2: Variables ambientales utilizadas en la modelación

| Variable | Fuente |
|--|-----------------|
| Alcalinidad ($\mu\text{mol/Kg}$) | Lee et al. 2006 |
| Atenuación de la luz (1/m) | Giovanni-NASA |
| Batimetría (m) | GEBCO |
| Clorofila (mg/m^3) | Giovanni-NASA |
| Fosfatos ($\mu\text{mol/L}$) | WOA 09 |
| Nitratos ($\mu\text{mol/L}$) | WOA 09 |
| Oxígeno disuelto (ml/L) | WOA 09 |
| pH | CO2SYS |
| Radiación fotosintéticamente activa ($\text{mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) | Giovanni-NASA |
| Salinidad (UPS) | WOA 09 |
| Silicatos ($\mu\text{mol/L}$) | WOA 09 |
| Temperatura máxima ($^{\circ}\text{C}$) | WOA 09 |
| Temperatura mínima ($^{\circ}\text{C}$) | WOA 09 |
| Temperatura promedio ($^{\circ}\text{C}$) | WOA 09 |
| Ω aragonita | CO2SYS |

Maxent

El modelo de nicho ecológico utilizado fue Maxent 3.3.3k (Phillips et al. 2004, disponible en: <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>), se trata de un algoritmo de máxima entropía que requiere los datos de presencia de la especie a estudiar así como las variables ambientales que caractericen su nicho ecológico. El programa identifica la combinación de estas últimas en las que se observa a la especie de interés, y con base en ello, estima su nicho ecológico asumiendo que dichas variables forman parte del mismo (nicho realizado). A través de un algoritmo matemático Maxent identifica las zonas que cuenten con una combinación de variables que se encuentran dentro del nicho y estima la probabilidad de que la especie esté presente para cada una de las celdas del espacio geográfico (raster de probabilidad) asignándole a cada una valores de 0 a 1 (Phillips et al. 2004, 2006, Warren y Seifert 2011).

La distribución del hospedero como variable de nicho

Dado que *Symbiodinium* se trata de un organismo simbiote obligado, se trató de incluir la relevancia del hospedero en los modelos incluyendo a la ocurrencia de los corales como variable en el nicho de las zooxantelas. Para ello se denotaron los hospederos que albergan a cada subclado de la base de datos de GeoSymbio (Tabla 3), que suman 57 especies de coral escleractinio.

Posteriormente, se obtuvieron los polígonos de distribución para cada coral en las regiones de estudio de las bases de datos de Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN (<http://www.iucnredlist.org/technical-documents/spatial-data#corals>). En un sistema de información geográfica (SIG) los polígonos fueron convertidos a puntos a los cuales se les asignaron coordenadas geográficas de latitud y longitud

con la misma herramienta, con ello se obtuvo la distribución geográfica de cada hospedero. Los datos fueron pasados a formato de texto delimitado por comas (csv), y posteriormente se estimó la distribución potencial de cada hospedero mediante el software Maxent utilizando a las variables de la Tabla 2 como base ambiental.

Tabla 3: Corales hospederos en los que se ha registrado a cada subclado en el área de estudio. * indica aquellos hospederos que no cuentan con polígono de distribución en La Lista Roja de especies amenazadas de IUCN

| Subclado | Número de hospederos | Especies de hospederos |
|----------|----------------------|---|
| A3 | 10 | <i>Acropora cervicornis</i> , <i>Acropora palmata</i> , <i>Orbicella faveolata</i> , <i>Orbicella franki</i> , <i>Porites astreoides</i> , <i>Porites divaricata</i> , <i>Porites porites</i> , <i>Siderastrea radians</i> , <i>Siderastrea siderea</i> , <i>Stephanocoenia intersepta</i> . |
| A4 | 3 | <i>Porites astreoides</i> , <i>Porites porites</i> , <i>Porites furcata</i> |
| B1 | 26 | <i>Acropora cervicornis</i> , <i>Agaricia fragilis</i> , <i>Cladocora arbuscula</i> , <i>Colpophyllia natans</i> , <i>Dendrogyra cylindrus</i> , <i>Dichocoenia stokesi</i> , <i>Diploria labyrinthiformis</i> , <i>Eusmilia fastigiata</i> , <i>Favia fragum</i> , <i>Isophyllastrea rigida</i> , <i>Isophyllia sinuosa</i> , <i>Madracis formosa</i> , <i>Manicina areolata</i> , <i>Meandrina meandrites</i> , <i>Orbicella annularis</i> , <i>Orbicella faveolata</i> , <i>Orbicella franki</i> , <i>Pocillopora damicornis</i> , <i>Porites astreoides</i> , <i>Porites furcata*</i> , <i>Pseudodiploria clivosa</i> , <i>Pseudodiploria strigosa</i> , <i>Siderastrea radians</i> , <i>Siderastrea siderea</i> , <i>Undaria agaricites</i> , <i>Undaria humilis</i> . |
| B5 | 2 | <i>Siderastrea siderea</i> , <i>Siderastrea radians</i> |
| B7 | 5 | <i>Madracis carmabi</i> , <i>Madracis decactis</i> , <i>Madracis mirabilis*</i> , <i>Madracis pharensis</i> <i>Madracis senaria</i> |
| C1 | 23 | <i>Colpophyllia natans</i> , <i>Diploria strigosa</i> , <i>Eusmilia fastigiata</i> , <i>Favia fragum</i> , <i>Manicina areolata</i> , <i>Orbicella annularis</i> , <i>Orbicella franki</i> , <i>Pavona clavus</i> , <i>Pavona gigantea</i> , <i>Pocillopora capitata</i> , <i>Pocillopora damicornis</i> , <i>Pocillopora meandrina</i> , <i>Pocillopora verrucosa</i> , <i>Porites astreoides</i> , <i>Porites colonensis</i> , <i>Porites divaricata</i> , <i>Porites panamensis</i> , <i>Psammocora brighami*</i> , |

| | | |
|-----|----|---|
| | | <i>Psammocora profundacella, Psammocora stellata, Psammocora superficialis, Siderastrea siderea, Undaria humilis</i> |
| C11 | 5 | <i>Mussa angulosa, Mycetophyllia ferox, Mycetophyllia lamarckiana, Scolymia cubensis, Scolymia wellsi</i> |
| C1b | 4 | <i>Pocillopora capitata, Pocillopora damicornis, Pocillopora meandrina, Pocillopora verrucosa</i> |
| C1c | 6 | <i>Pavona clavus, Pavona gigantea, Pocillopora capitata, Pocillopora damicornis, Pocillopora meandrina, Pocillopora verrucosa</i> |
| C3 | 22 | <i>Agaricia fragilis, Agaricia lamarcki, Agaricia undata, Colpophyllia natans, Diploria labyrinthiformis, Pseudodiploria strigosa, Favia fragum, Isophyllastrea rigida, Helioseris cucullata, Meandrina meandrites, Montastraea cavernosa, Orbicella annularis, Orbicella faveolata, Orbicella franksi, Mycetophyllia reesi, Porites astreoides, Siderastrea radians, Siderastrea siderea, Stephanocoenia intersepta, Undaria agaricites, Undaria humilis, Undaria tenuifolia</i> |
| C7 | 4 | <i>Mycetophyllia lamarckiana, Orbicella annularis, Orbicella faveolata, Orbicella franksi,</i> |
| D1 | 15 | <i>Acropora cervicornis, Colpophyllia natans, Diploria labyrinthiformis, Montastraea cavernosa, Orbicella annularis, Orbicella faveolata, Orbicella franksi, Pocillopora capitata, Pocillopora damicornis, Pocillopora meandrina, Pocillopora verrucosa, Pseudodiploria clivosa, Siderastrea radians, Siderastrea siderea, Undaria humilis</i> |
| D1a | 11 | <i>Acropora cervicornis, Colpophyllia natans, Diploria labyrinthiformis, Montastraea cavernosa, Orbicella annularis, Orbicella faveolata, Orbicella franksi, Pseudodiploria clivosa, Siderastrea radians, Siderastrea siderea, Undaria humilis,</i> |

Los valores de probabilidad de ocurrencia que se obtuvieron a través de la modelación en Maxent fueron promediados por pixel de 9x9km tomando en cuenta la especificidad de los subclados de *Symbiodinium* con sus hospederos corales tal como aparece en la tabla 3. De esta manera, por ejemplo, se sumaron las probabilidades de ocurrencia de los 4 corales que se presentan como hospederos

del subclado C7 y se generó un archivo raster con los promedios de la probabilidad de ocurrencia, el cual nos indica la probabilidad de que en cada pixel en el área de estudio existiera un coral capaz de albergar al subclado en cuestión.

Modelación de distribución potencial de los subclados para tiempo presente

Para determinar la distribución potencial de los subclados para la actualidad se utilizó el software de modelos de máxima entropía.

Para la implementación de los modelos se ingresaron a Maxent las variables ambientales presentes en la Tabla 2, además de la variable de ocurrencia de los hospederos propios de cada subclado y los registros geográficos de los subclados estudiados. Se corrieron los modelos de manera individual para cada océano a resolución espacial de 9x9 km. Los datos fueron ingresados a un SIG para la generación de mapas de probabilidad de ocurrencia en ambos océanos.

Se identificaron zonas de riqueza potencial de subclados para la zona de estudio, y para ello se asumieron como presencias a aquellas probabilidades mayores o iguales a 0.5. Mediante el SIG se hicieron capas binarias de datos de presencia-ausencia para cada subclado, y se sumaron todas las presencias de los subclados para cada océano por pixel.

Por otra parte se identificó para cada subclado el espacio ambiental que habitaban de acuerdo con los modelos de distribución potencial. Para ello, se tomaron los datos de las variables más importantes en la generación del modelo de acuerdo con las tablas de resultados de Maxent y se tomaron las 3 que más contribuyeron, posteriormente en el SIG se extrajeron los valores de estas variables asociados a

para las capas de presencia-ausencia previamente elaboradas. Con dicha información se hicieron gráficos del nicho ecológico estimado por el modelo.

Además, siguiendo la misma técnica, se compararon los nichos ecológicos identificados por los subclados C1 y D1 tomando en cuenta la temperatura promedio, máxima y mínima. Estos subclados en particular son reconocidos en la literatura por diferir funcional y ecológicamente con respecto a la temperatura ambiental (Baker 2003, Rowan 2004).

Evaluación de los modelos

Maxent calcula el área bajo la curva (AUC) ROC (Receiver Operator Characteristic por sus siglas en inglés) (Sweets 1988) como evaluador de las predicciones del modelo. Se basa en un sistema binario de predicción (presencia-ausencia), evalúa la proporción de presencias predichas correctamente (sensibilidad o verdaderos positivos) con respecto a la proporción de presencias predichas incorrectamente (especificidad o falsos positivos). En la figura 2 se pueden observar los posibles resultados de las predicciones y los parámetros que se toman para la evaluación. Valores de AUC cercanos a 1 indican mejores ajustes de los modelos (mayor frecuencia de verdaderos positivos), valores entre 0.7 a 0.9 son considerados buenos, mientras que valores cercanos a 0.5 son considerados malos modelos ya que tienden a predicciones azarosas.

Se dividieron el número total de registros en 2, una sección que correspondió al 75% de los datos para estimar la distribución potencial (puntos de entrenamiento) y el 25% restante para la evaluación de los modelos (puntos de prueba).

| | | Valores reales | |
|-------------------|-----------|----------------------|----------------------|
| | | Presencia | Ausencia |
| Valores predichos | Presencia | Verdaderos positivos | Falsos positivos |
| | Ausencia | Falsos negativos | Verdaderos negativos |

Figura 2: Diagrama que muestra los posibles resultados de las predicciones. La curva ROC utiliza verdaderos positivos y negativos para la evaluación de los modelos

Modelos de cambio climático

Se emplearon varios escenarios de cambio climático global, estos contemplan el cambio de la temperatura media anual, la temperatura máxima y mínima anual para los años 2030 y 2050. Son los siguientes:

- Modelo lineal: es equivalente a la tasa de cambio de temperatura de los años 1985 al 2012.
- Escenario A1B: Contempla un mundo con desarrollo económico rápido, una población humana que alcanza su máximo a mediados de siglo y que disminuye posteriormente con implementación de tecnologías nuevas y más eficientes. Se contempla una utilización equilibrada de energía fósil y otras fuentes alternas y una concentración atmosférica de CO₂ estabilizada en 720 ppm para el 2100 (IPCC 2007).
- Escenario A2: Denominado “business as usual” contempla un mundo heterogéneo con regiones que crecen a un ritmo mayor a otras, la población mundial tiene un crecimiento continuo y el cambio tecnológico es fragmentado y más lento que otros escenarios, la concentración de CO₂

atmosférico es superior a las 800 ppm, se trata de un escenario que contempla que las actuales políticas ambientales y económicas se mantienen (IPCC 2007).

- Escenario B1: Contempla un mundo convergente, donde la población mundial alcanza su máximo a mediados de siglo y desciende posteriormente, hay un cambio rápido en la estructura económica hacia una economía de servicios e información, existe una utilización menos intensiva de recursos, con tendencia a ser más eficaz y la introducción de tecnologías limpias. La concentración de CO₂ atmosférico se estabiliza en 550 ppm (IPCC 2007).

Para identificar la tendencia de la temperatura superficial del mar en las últimas décadas se utilizaron como base para las proyecciones de temperatura datos de temperatura mensual desde los años 1985 hasta el 2001 del Radiómetro Avanzado de muy Alta Resolución (AVHRR por sus siglas en inglés) de la NOAA (ftp://podaac-ftp.jpl.nasa.gov/allData/avhrr/L3/pathfinder_v5/monthly/day/04km/) y del Espectroradiómetro de Imágenes en Moderada Resolución (MODIS-Aqua por sus siglas en inglés) de la NASA (<http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/MODISA/Mapped/Monthly/9km/SST/>) para el periodo de 2002 a 2012. El AVHRR presenta datos a una resolución espacial de 4x4 km por lo que se hicieron extrapolaciones mediante la distancia inversa ponderada para ajustar a la resolución espacial en que se manejan todos los datos (9x9 km). Modis-Aqua presenta los datos en la adecuada resolución para este trabajo.

Para el modelo lineal se asumió que los datos conservaban la tendencia de cambio de temperatura que llevaban de 1985 al 2012. Mediante regresiones lineales llevadas a cabo con el software R proyect, se calculó la temperatura para cada celda en la malla para los años 2030 y 2050. Debido a que se asume una constante en la tendencia, existen lugares donde la temperatura incrementa y otros donde decrementa.

En el caso de los escenarios de emisión de gases de efecto invernadero de IPCC, se obtuvieron las proyecciones de temperatura para el año 2100 para cada uno de los escenarios del portal BIORACLE (<http://www.oracle.ugent.be/download.html>). Luego, para establecer los intervalos de temperatura para los años 2030 y 2050 que se utilizaron en la implementación de los modelos de nicho ecológico, se asumió un cambio no lineal en la temperatura, y mediante en el paquete R se hicieron regresiones potenciales con los datos de temperatura que se tienen entre los años 1985-2011 y el dato del 2100 (para detalles sobre los datos de los escenarios de cambio climático ver http://www.oracle.ugent.be/DATA/AlexJ/Future/ReadMe_Future.txt). Con las ecuaciones se calculó la temperatura promedio anual para cada celda y cada escenario para los años de interés.

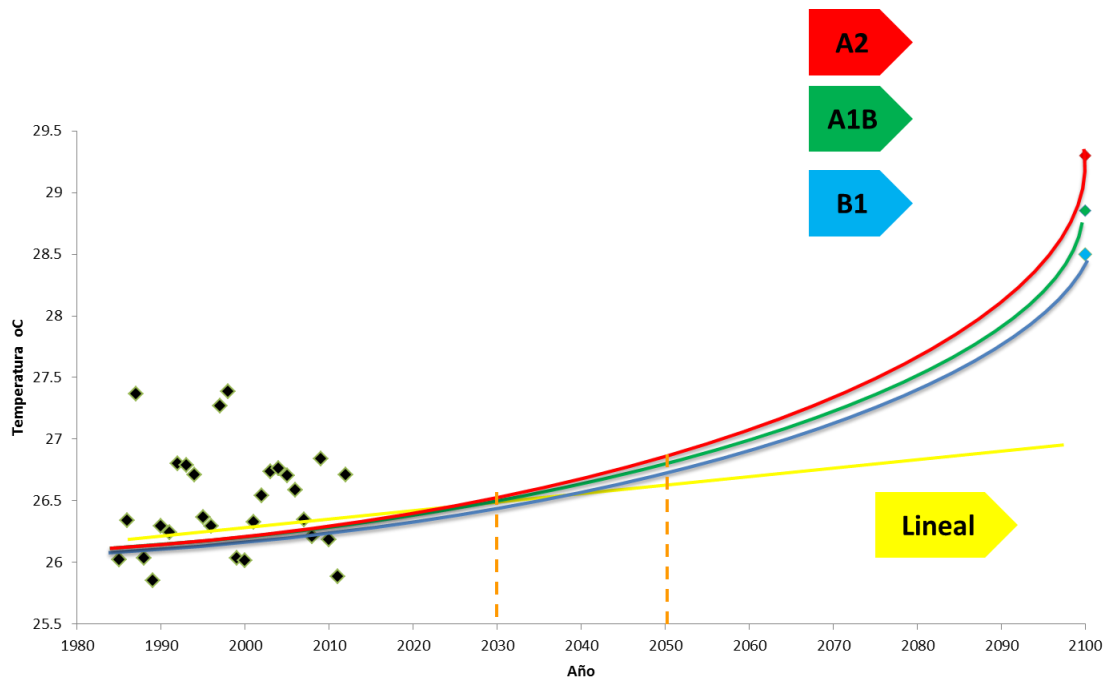


Figura 3: Construcción de los modelos de cambio climático. Los datos obtenidos del AHVRR y MODIS-Aqua se muestran en puntos negros, estos fueron utilizados como base para las regresiones. Para el modelo lineal se hizo una regresión lineal (línea amarilla), se hicieron regresiones potenciales para los modelos A2 (rojo), A1b (verde) y B1 (azul) de IPCC.

Además, se asumió que para cada celda el rango anual de variación de temperatura no cambiaría para tiempo futuro, por lo que la diferencia entre temperatura máxima y mínima con respecto a la media del tiempo presente, sería igual a la diferencia de estas temperaturas con respecto a la media en tiempo futuro. De esta manera tomando en cuenta las estimaciones de la temperatura media previamente realizadas para los escenarios futuros se calculó la temperatura máxima y mínima para cada pixel

Proyecciones de distribución potencial

En los modelos se tomaron como base las condiciones presentes con las variables de la tabla 2. Para las proyecciones, las únicas variables ambientales que se modificaron fueron la temperatura media anual, la temperatura máxima y mínima anual conforme cada uno de los escenarios antes descritos.

Debido a la relevancia del hospedero en la biología de *Symbiodinium*, se hicieron las proyecciones de la distribución potencial de los corales hospedero con cada uno de los escenarios de cambio climático. Una vez hecho esto, se realizó el mismo procedimiento descrito anteriormente para realizar la capa de hospedero pero esta vez con los rasters de los años 2030 y 2050. De esta manera, se contó con una capa para cada subclado que contemplaba la distribución potencial en el futuro de sus hospederos, esta capa fue también incluida en la modelación de las zooxantelas.

Se utilizaron las opciones que vienen por “default” en Maxent a excepción de la función de “clamping” en Maxent la cual asume que la probabilidad de ocurrencia permanece constante para los valores máximos y mínimos de cada variable de nicho, de tal manera que por ejemplo, el modelo asume probabilidades de ocurrencia iguales para valores extremos de temperatura como 32 y 40 °C, con dicha función se pueden identificar probabilidad de ocurrencia alta donde probablemente no la hay. Las proyecciones de cada modelo para cada escenario generaron rasters de probabilidad de ocurrencia con los que se hicieron mapas en un SIG.

Zonas potencialmente expuestas a estrés térmico

Se estimaron las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento para los años futuros. Se reconoce de manera general, que cuando la temperatura superficial del mar excede el promedio de temperatura del mes más cálido se presentan blanqueamientos masivos (Goreau y Hayes 1994, Hoegh-Guldberg 1999) a esto se le denomina umbral de blanqueamiento.

Para estimarlos, en cada pixel del área de estudio se obtuvo la diferencia entre la temperatura promedio de los escenarios a futuro con respecto a la temperatura máxima presente, posteriormente, se identificaron las diferencias mayores a 1°C y se transformó a una capa binaria que identificaba las regiones que no rebasaban el umbral y aquellas que sí lo hacían. En estas zonas se asumió que el estrés térmico sería permanente y que por tanto representaría un límite fisiológico en el cual la simbiosis coral-zooxantela se rompería, por tanto la presencia de *Symbiodinium* en estas zonas estaría comprometida.

De esta manera, a las proyecciones de distribución potencial se les agregó la limitante de las regiones con mayor estrés térmico. En el SIG se usó como máscara a la capa binaria antes mencionada sobre los rasters de distribución potencial para tiempo futuro, asignando valores de 0 en la probabilidad de ocurrencia dentro de las zonas donde se rebasa el umbral de blanqueamiento, así, se intenta contemplar el límite fisiológico de estas microalgas al estrés térmico.

Análisis de sensibilidad

Se hizo el cálculo del cambio en el área habitable disponible (aquella que el modelo identifica como favorable para la presencia de los subclados) comparando los años 2030 y 2050 de cada escenario con el presente. Para ello se estimaron presencias y ausencias, asumiendo como presencia a probabilidades ≥ 0.5 . Posteriormente al raster de tiempo futuro se le restó el del presente, así, se encontraron áreas con hábitat adecuado que se conservaba, otras que se perdían y zonas de expansión de la distribución. Los subclados que perdieron mayor hábitat fueron considerados como más sensibles al cambio en las condiciones ambientales.

Finalmente, se identificaron las áreas más susceptibles al cambio en condiciones, asumiendo que aquellas donde las condiciones dejaran de ser propicias para más subclados serían las zonas más susceptibles. Para ello de los datos de sensibilidad por subclado para el año 2050 se tomaron únicamente los valores de las celdas identificadas como área habitable perdida, posteriormente en el SIG se sumaron estas celdas, identificando así el número de subclados que perdían condiciones habitables por cada pixel para cada uno de los océanos. Esta operación se repitió para cada escenario.

Resultados

Modelos de distribución potencial tiempo presente

Se estimó la distribución potencial para once subclados de *Symbiodinium* en el Atlántico occidental y para cuatro subclados en el Pacífico oriental. En todos los casos se encontró alta probabilidad de ocurrencia en sitios donde no se han registrado subclados (Anexo 1).

Los valores promedio del AUC de la curva ROC que Maxent usa como evaluador del modelo, arrojan ajustes regulares para el océano Atlántico y buenos para el Pacífico (AUC = 0.869 y 0.963 respectivamente). La tabla 4 muestra los valores de AUC para cada subclado.

Tabla 4: Los valores de AUC del evaluador del modelo para cada subclado, se muestran los datos para el entrenamiento del modelo y para las pruebas.

| Océano | Subclado | Puntos de prueba | AUC | Puntos entrenamiento | AUC |
|-----------|----------|------------------|-------|----------------------|-------|
| Atlántico | A3 | 7 | 0.926 | 23 | 0.969 |
| | A4 | 3 | 0.879 | 8 | 0.704 |
| | B1 | 30 | 0.926 | 89 | 0.88 |
| | B5 | 2 | 0.931 | 8 | 0.937 |
| | B7 | 9 | 0.918 | 29 | 0.8 |
| | C1 | 5 | 0.92 | 14 | 0.999 |
| | C3 | 20 | 0.91 | 59 | 0.846 |
| | C7 | 5 | 0.989 | 16 | 0.995 |
| | C11 | 3 | 0.965 | 8 | 0.781 |
| | D1 | 10 | 0.974 | 31 | 0.77 |
| | D1a | 10 | 0.951 | 31 | 0.886 |
| Pacífico | C1 | 5 | 0.986 | 14 | 0.997 |
| | C1b | 2 | 0.985 | 8 | 0.907 |
| | C1c | 3 | 0.972 | 10 | 0.997 |
| | D1 | 3 | 0.988 | 9 | 0.951 |

Las figuras 4 y 5 muestran ejemplos de las estimaciones de la distribución potencial de dos subclados del Océano Atlántico, el B1 y C7 respectivamente. Se muestra las probabilidades de ocurrencia en el espacio geográfico, y el espacio ambiental que ocupa de acuerdo a las variables más importantes en el modelo arrojado por Maxent. Los patrones observados son contrastantes, el subclado B1 tiende a una distribución amplia ocupando desde el mar Caribe, Golfo de México y hasta las Bermudas, mientras que el subclado C7 muestra una distribución más restringida, ocupando las zonas del Caribe oriental y occidental únicamente.

Las variables de nicho que más peso tuvieron en la modelación para el Atlántico de acuerdo con Maxent fueron la batimetría, la concentración de clorofila, la ocurrencia del hospedero, el pH y la concentración de nitratos (Anexo VI). En los ejemplos de las figuras 4 y 5 podemos ver las variables que más impactaron en la modelación para los subclados B1 y C7. El subclado B1 tiene preferencia por hábitats someros con una baja concentración de nitratos ($<0.8 \mu\text{mol/L}$) y fosfatos ($<0.02 \mu\text{mol/L}$). El subclado C7 tiene preferencia por hábitats someros, con temperatura mínima entre 25 y 30 °C y una concentración de silicatos baja, inferior a los $3 \mu\text{mol/L}$.

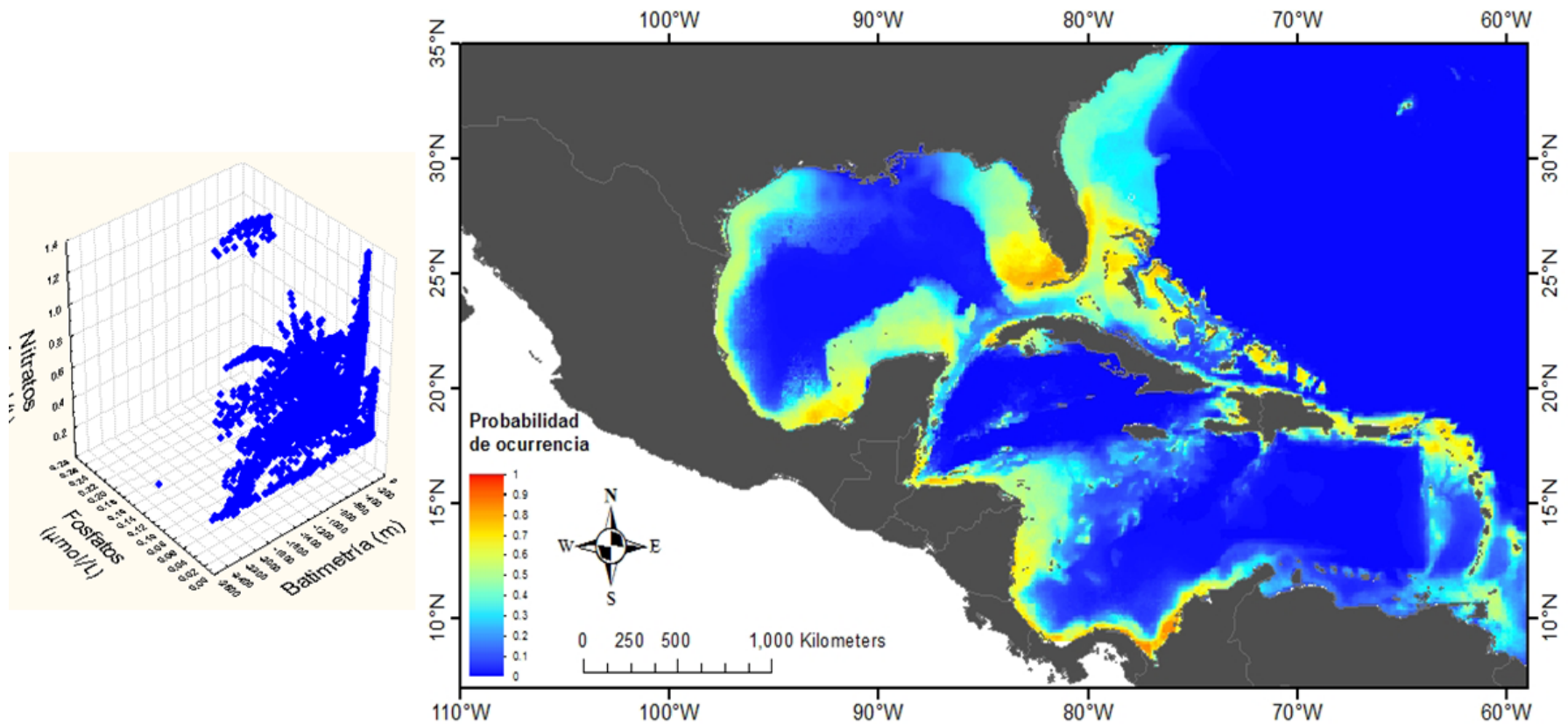


Figura 4: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico del subclado B1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.

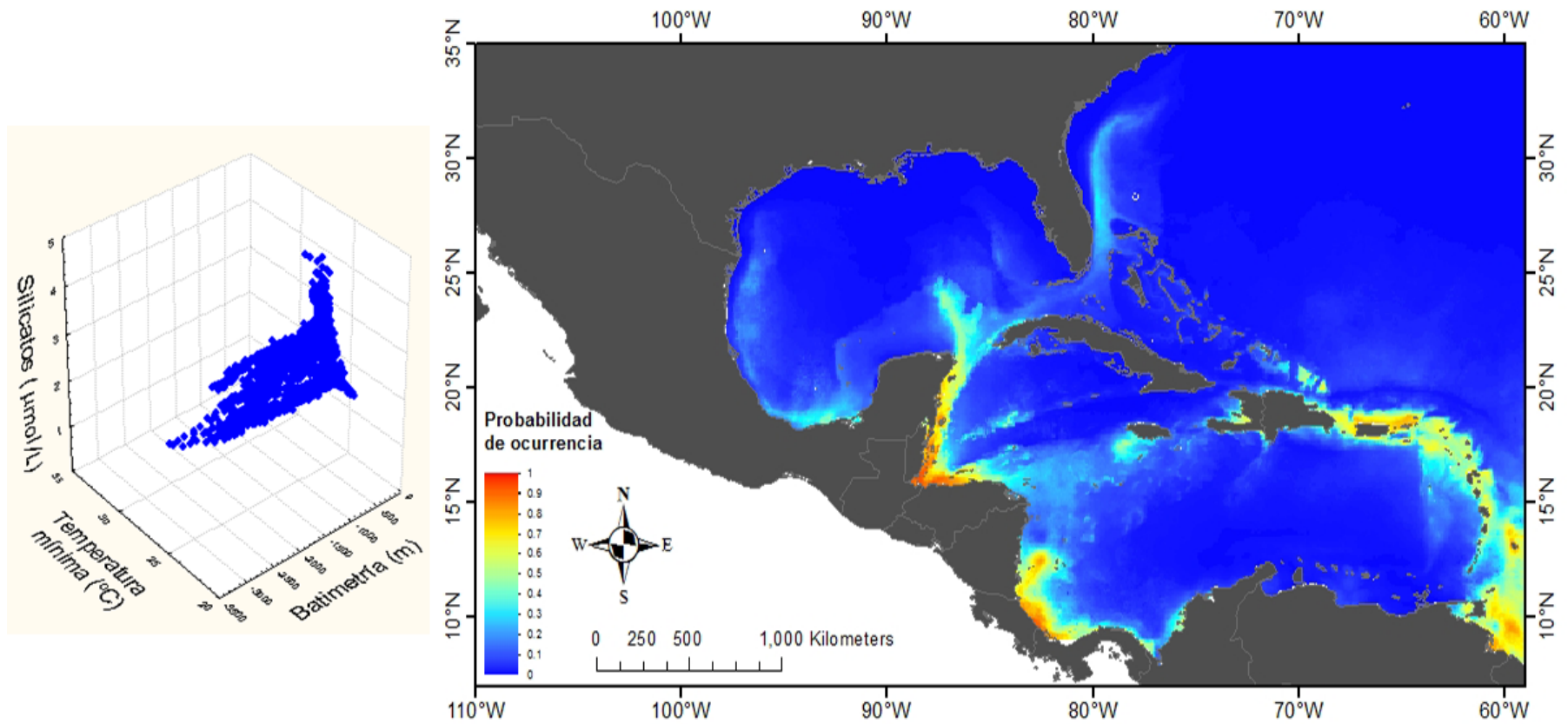


Figura 5: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico del subclado C7 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.

La figura 6 presenta la distribución potencial para el subclado C1 presente en el océano Pacífico, se observan altas probabilidades de ocurrencia desde el Golfo de California hasta las costas de Perú, incluyendo islas oceánicas como el archipiélago de Revillagigedo, Cliperton, Isla de Cocos y las Islas Galápagos. Se distribuye en hábitat somero, aguas claras con baja concentración de nitratos ($<0.6 \mu\text{mol/L}$). Todos los subclados del Pacífico presentaron una distribución extensa.

Los subclados contemplados en el presente estudio presentan distinto grado de especificidad por hospedero. En el Atlántico, los subclados B1, C3, C1, D1, D1a y A3 son generalistas. mientras que los subclados C11, C7, A4, B5 y B7 son especialistas. En el Pacífico en subclado más generalista se trató de C1, mientras que el resto tiende a ser más bien especialista (Figura 7).

Las estimaciones de riqueza potencial de subclados de *Symbiodinium* para el AO arrojaron zonas donde, de acuerdo a los modelos, se podrían encontrar hasta los 11 subclados aquí contemplados. Las zonas de mayor riqueza potencial son la península de Yucatán, los cayos de Florida, la parte exterior del Caribe central (de Bahamas a Puerto Rico) y Centroamérica. De igual manera se identificaron zonas de riqueza media y baja en localidad donde no se ha evaluado la diversidad de zooxantelas (Figura 8).

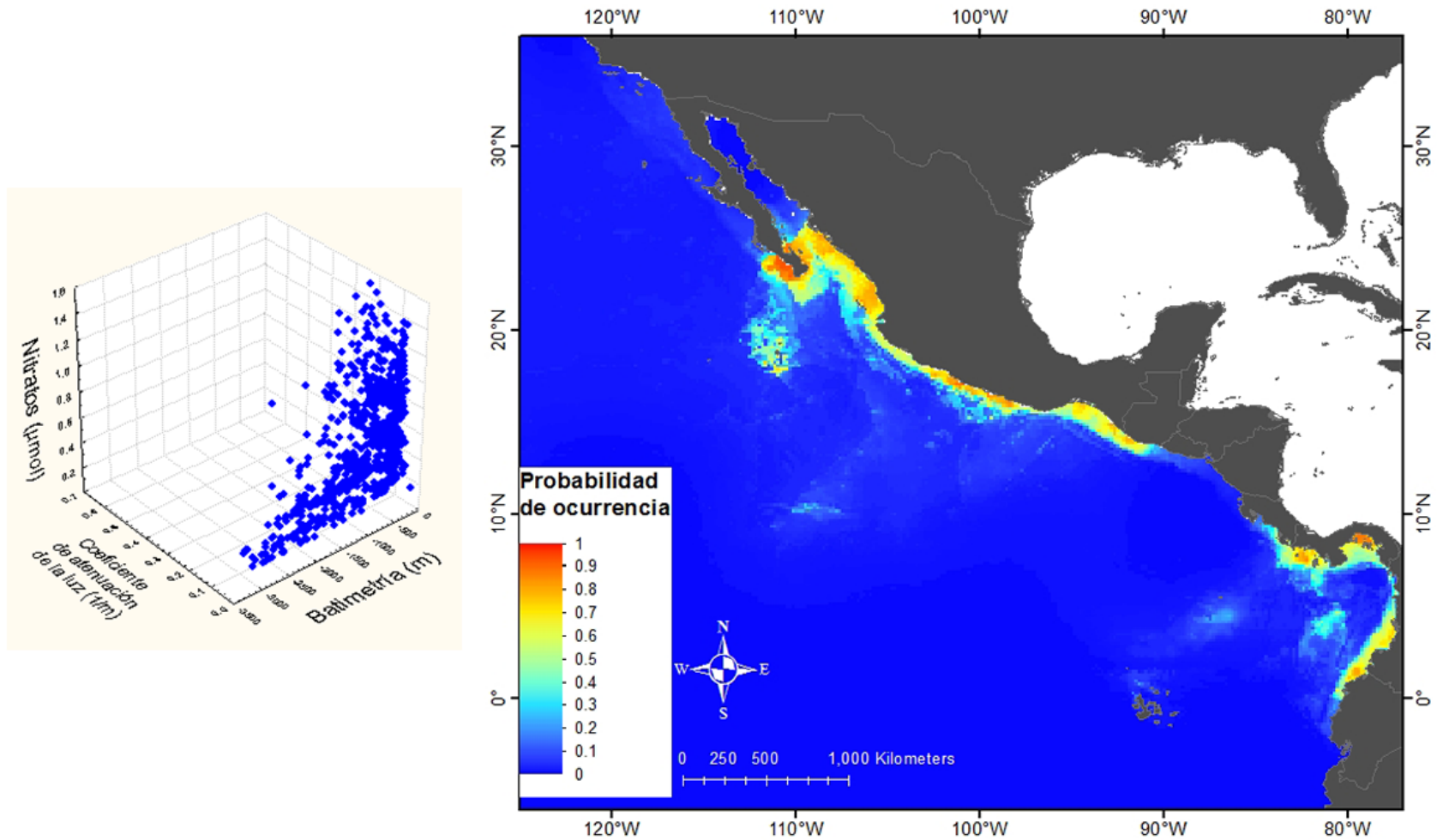


Figura 6: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico del subclado C1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

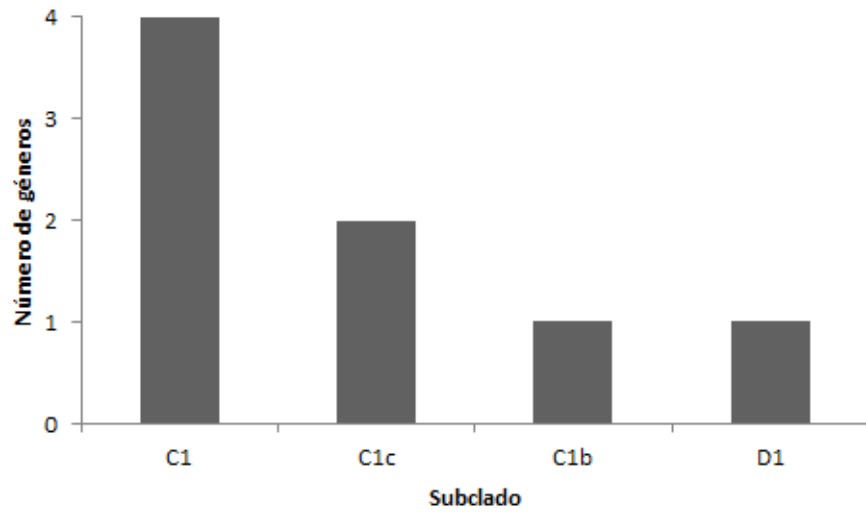
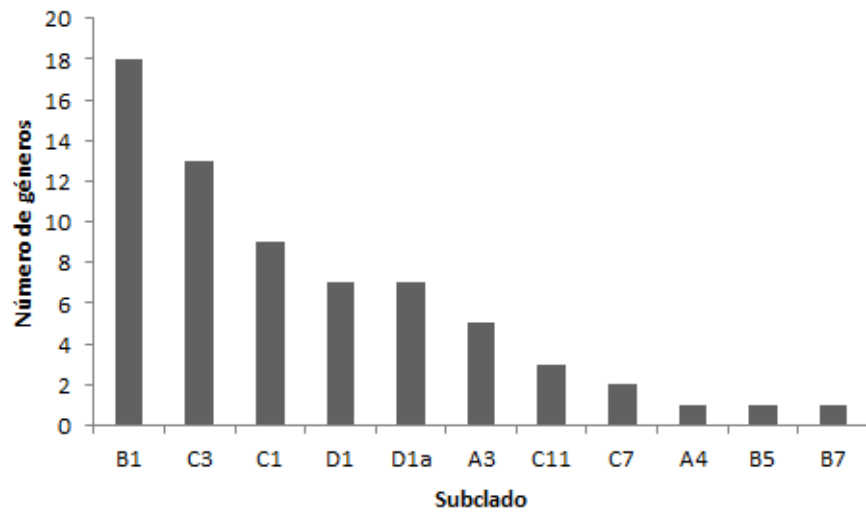


Figura 7: El número de géneros con los que se asocia cada subclado en el océano Atlántico oriental (arriba) y el Pacífico occidental (abajo).

En el PO la mayor parte de las costas de Ecuador a México son potencialmente habitables por los 4 subclados y la riqueza potencial por tanto, es alta para gran parte de dicha región (Figura 9).

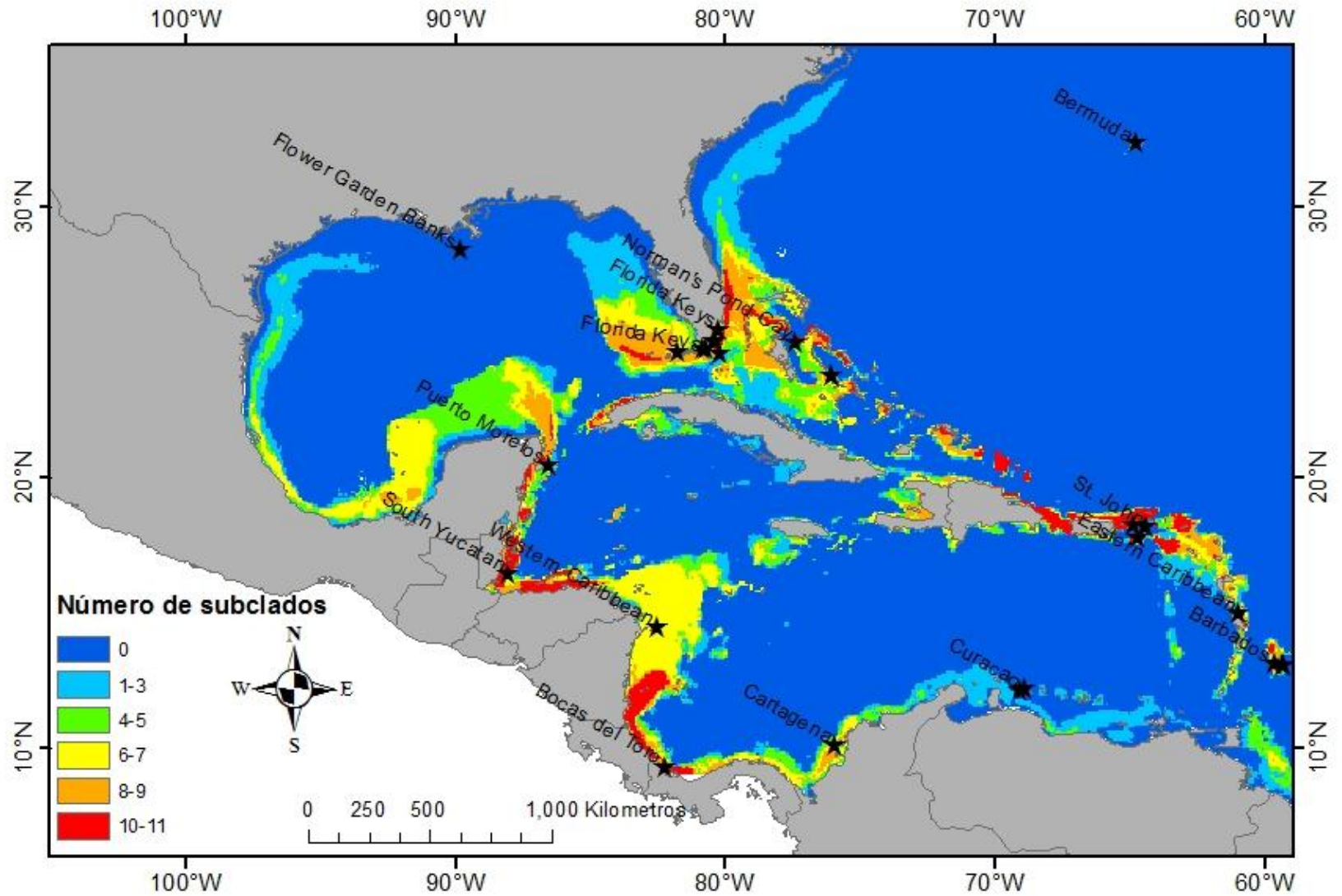


Figura 8: Riqueza potencial de los subclados de *Symbiodinium* en el Atlántico occidental, los colores indican el número de subclados que potencialmente pueden habitar en una región.

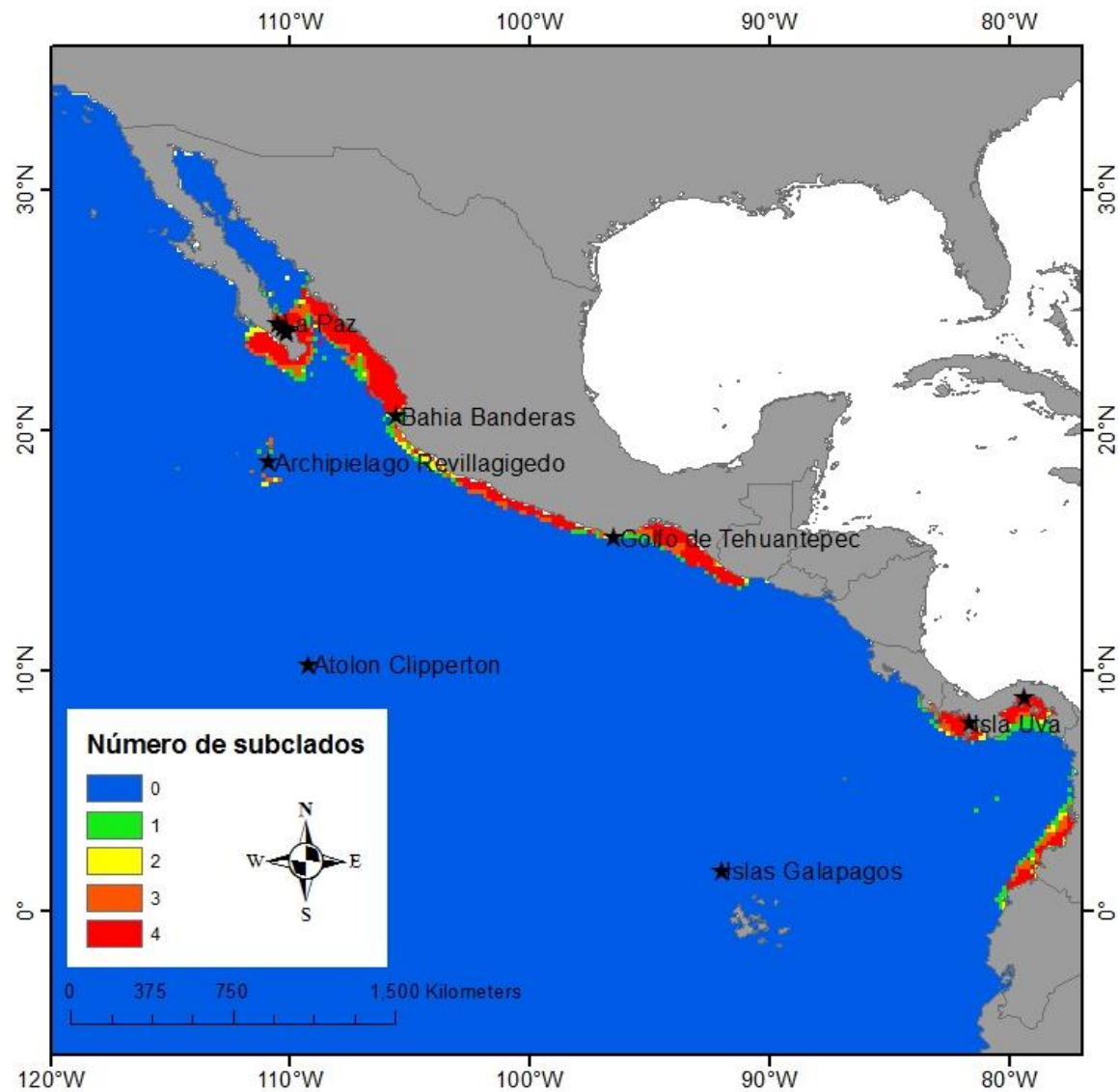


Figura 9: Riqueza potencial de los subclados de *Symbiodinium* en el Pacifico Oriental, los colores indican el número de subclados que potencialmente pueden habitar en una región.

Diferenciación ecológica Clado C y D

En la figura 10 se puede observar la comparación del “nicho térmico” (el espacio ambiental utilizado con respecto a la temperatura promedio, máxima y mínima anual) ocupado por dos subclados de acuerdo a los modelos de distribución potencial de tiempo presente. El subclado C1 se distribuye en zonas con valores de temperatura media menores, desde los 23 a los 29 °C; mientras que el subclado D1 se encuentra en sitios donde la temperatura promedio va de 25 a 32 °C. Por otra parte, el subclado C1 se presentó en zonas donde la temperatura mínima es de hasta 15 °C mientras que el subclado D1 se presentó en zonas donde la temperatura mínima es de 19 °C o mayor. Los modelos identificaron ocurrencia del subclado D1 en zonas donde la temperatura máxima iba de 30 °C a hasta 35 °C, y de 29 a 34 °C para el subclado C1.

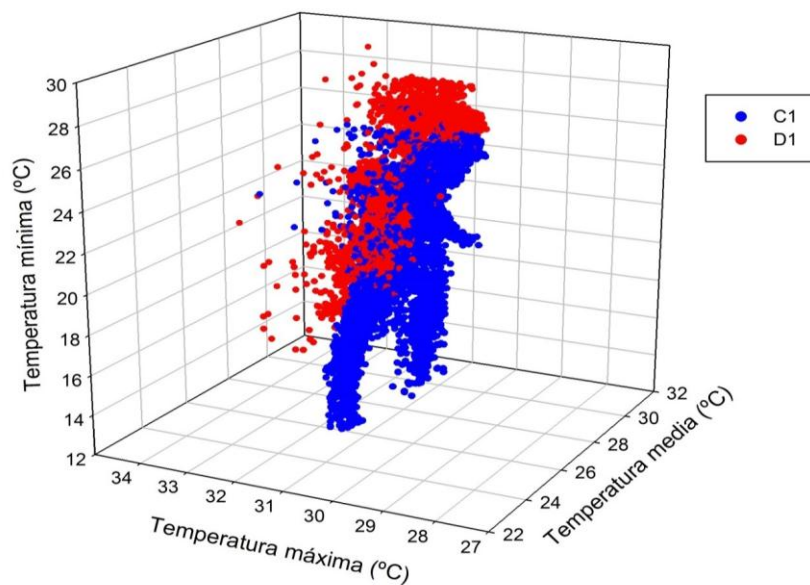


Figura 10: Comparaciones del nicho ecológico de los subclados C1 y D1 del Atlántico utilizando las variables de temperatura.

Modelos de cambio climático

Para las proyecciones de temperatura se realizaron sus estimaciones para los años 2030 y 2050 de acuerdo a 4 escenarios de cambio climático. En la tabla 4 se muestra el resumen de la información dada por los modelos.

Se puede observar que el modelo lineal, al seguir la tendencia de los datos de 1985 al 2012, tiene menor incremento en la temperatura promedio en comparación con el resto, e incluso para el año 2050 existe un decremento de ésta.

Tabla 5: Temperatura promedio, máxima y mínima (°C) calculadas para los modelos utilizados en el trabajo tomando en cuenta el océano Atlántico y Pacífico.

| Modelo | Año | MIN | MAX | Rango | Promedio | Desviación estándar |
|--------|----------|-------|-------|-------|----------|---------------------|
| | Presente | 12.83 | 31.82 | 18.99 | 25.72 | 2.86 |
| Lineal | 2030 | 10.84 | 33.09 | 22.25 | 25.77 | 3.09 |
| | 2050 | 7.96 | 35.00 | 27.05 | 25.67 | 3.62 |
| A1b | 2030 | 11.88 | 35.71 | 23.83 | 26.44 | 3.12 |
| | 2050 | 12.46 | 37.49 | 25.03 | 27.13 | 3.21 |
| A2 | 2030 | 11.83 | 35.73 | 23.90 | 26.46 | 3.12 |
| | 2050 | 12.46 | 37.56 | 25.10 | 27.19 | 3.23 |
| B1 | 2030 | 11.83 | 35.62 | 23.79 | 26.37 | 3.11 |
| | 2050 | 12.31 | 37.31 | 25.00 | 26.95 | 3.21 |

Los modelos del IPCC mostraron un cambio en la temperatura similar. Si se ordenan de acuerdo a las temperaturas más cálidas calculadas tenemos que A2>A1b>B1.

Sin embargo, de acuerdo con los modelos, la temperatura no cambiará uniformemente en el área de estudio, existen zonas donde ésta se elevará hasta aproximadamente 4 °C tanto en los modelos del IPCC como en el lineal. El cambio de la temperatura tampoco será igual entre las regiones geográficas para ambos tipos de modelo (Anexo III) dado que en el modelo lineal las zonas del Océano Atlántico que tienen las predicciones de mayor incremento de temperatura son las del extremo Norte del Golfo de México y las costas de Veracruz, mientras que para los modelos de IPCC son las de las Antillas menores y la región de Panamá y Colombia (Figura 11, Anexo III).

Proyección de la distribución potencial

Se encontraron patrones distintos en las proyecciones de la distribución potencial con base en el cambio de la temperatura. Cuando se utilizó el modelo lineal para proyectar la distribución potencial en el océano Atlántico en algunos subclados se observó un incremento en la probabilidad de ocurrencia en las regiones más al norte y una disminución hacia el sur (Figura 12, Anexo II).

Por otra parte, subclados como el C3 incrementaron su probabilidad de ocurrencia en zonas donde la temperatura superficial del mar aumentó en el océano Atlántico en todos los modelos de cambio de temperatura (figura 12).

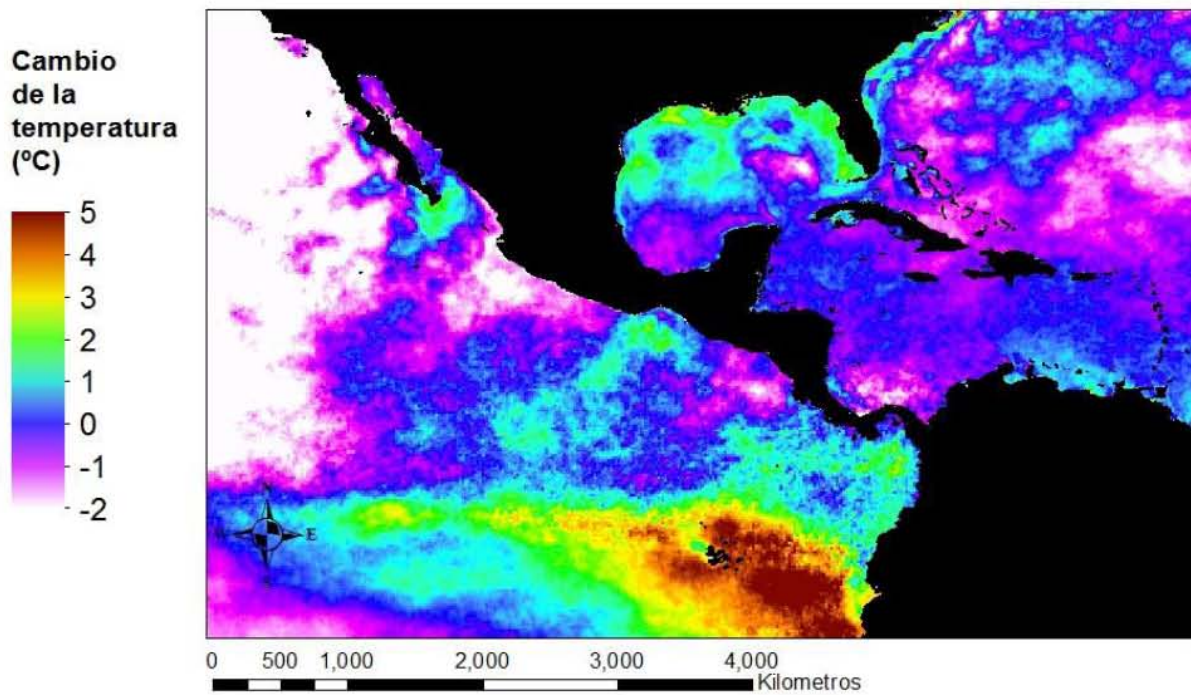
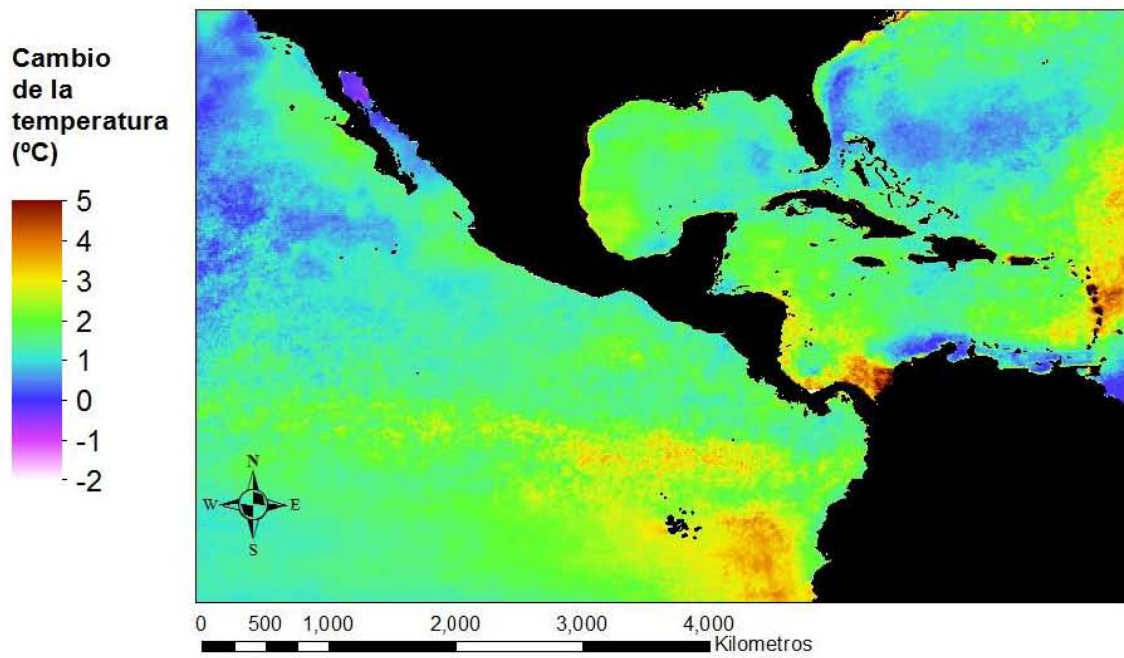


Figura 11: Cambio de la temperatura para el año 2050 en el modelo A2 (arriba) del IPCC y el modelo Lineal (abajo) con respecto a la temperatura promedio presente.

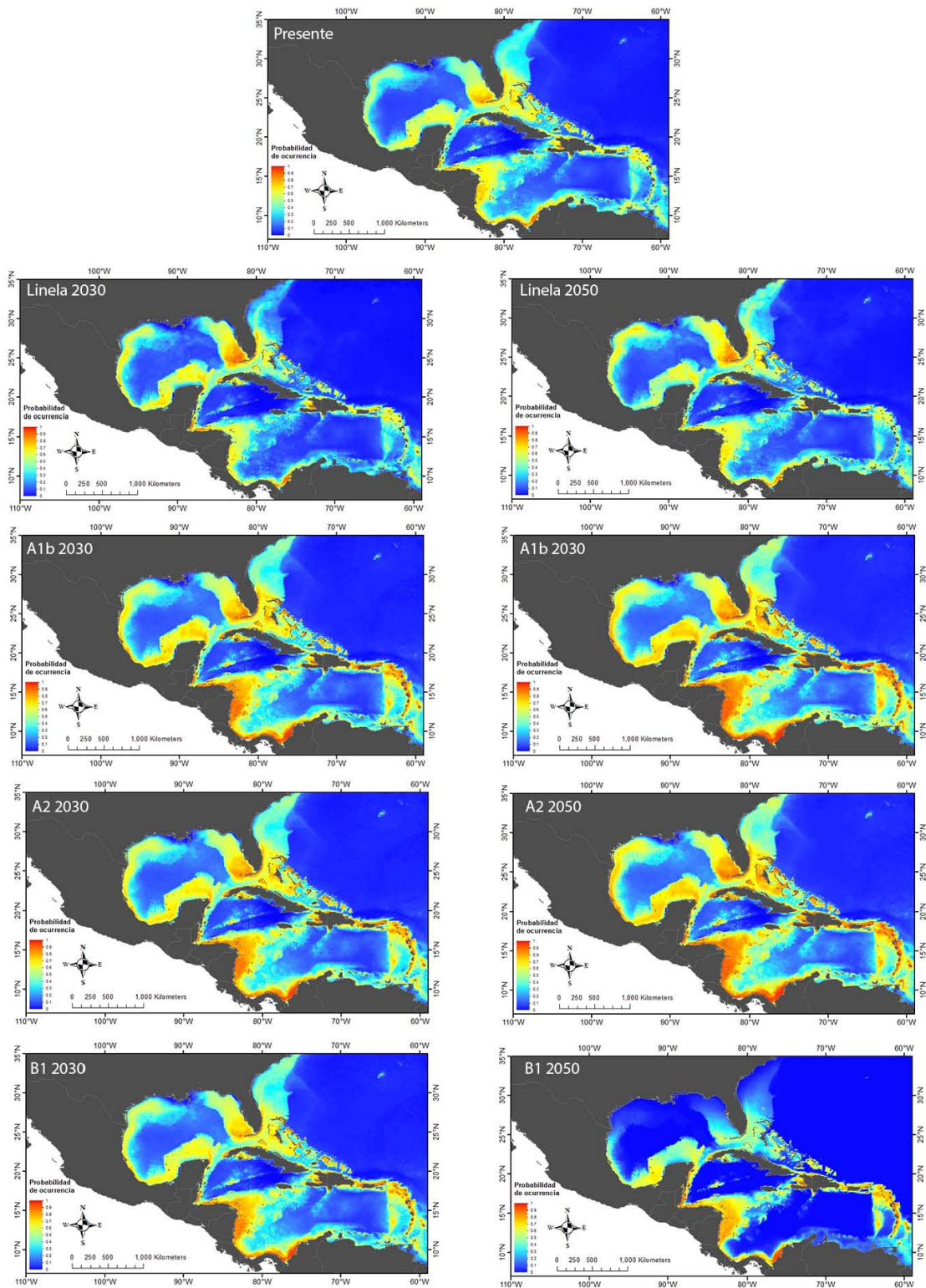


Figura 12: Probabilidad de ocurrencia del Subclado C3 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

La figura 13 presenta la comparación de la estimación de las probabilidades de ocurrencia del subclado C7 para los años 2030 y 2050 con los distintos modelos utilizados. En el caso del modelo lineal se encontró un incremento de la probabilidad de ocurrencia en el norte del Golfo de México. Cuando se utilizaron los modelos de IPCC se encontró un patrón semejante, con un incremento muy notable en la probabilidad de ocurrencia en regiones del Golfo de México, Centroamérica y las Antillas.

En las proyecciones de la distribución potencial de los subclados del océano Pacífico se observa poca variación para todos los modelos y los horizontes (figuras 14 y 15, Anexo II).

Análisis de sensibilidad

Se calculó el área con hábitat adecuado que era ganado, conservado y perdido por los subclados de *Symbiodinium* de los años futuros con respecto al presente y se observaron patrones distintos con clados más sensibles al cambio de temperatura que otros (Anexo IV).

En el océano Atlántico, se encontró que subclados como C1 fueron menos sensibles al cambio en la temperatura superficial del mar, ya que la mayor parte del área con hábitat adecuado era conservado en todos los modelos cuando la temperatura incrementaba en los años 2030 y 2050. Inclusive, se identificaron áreas donde el cambio en las condiciones ambientales las convertía en potencialmente invadibles por este subclado. (Figura 16).

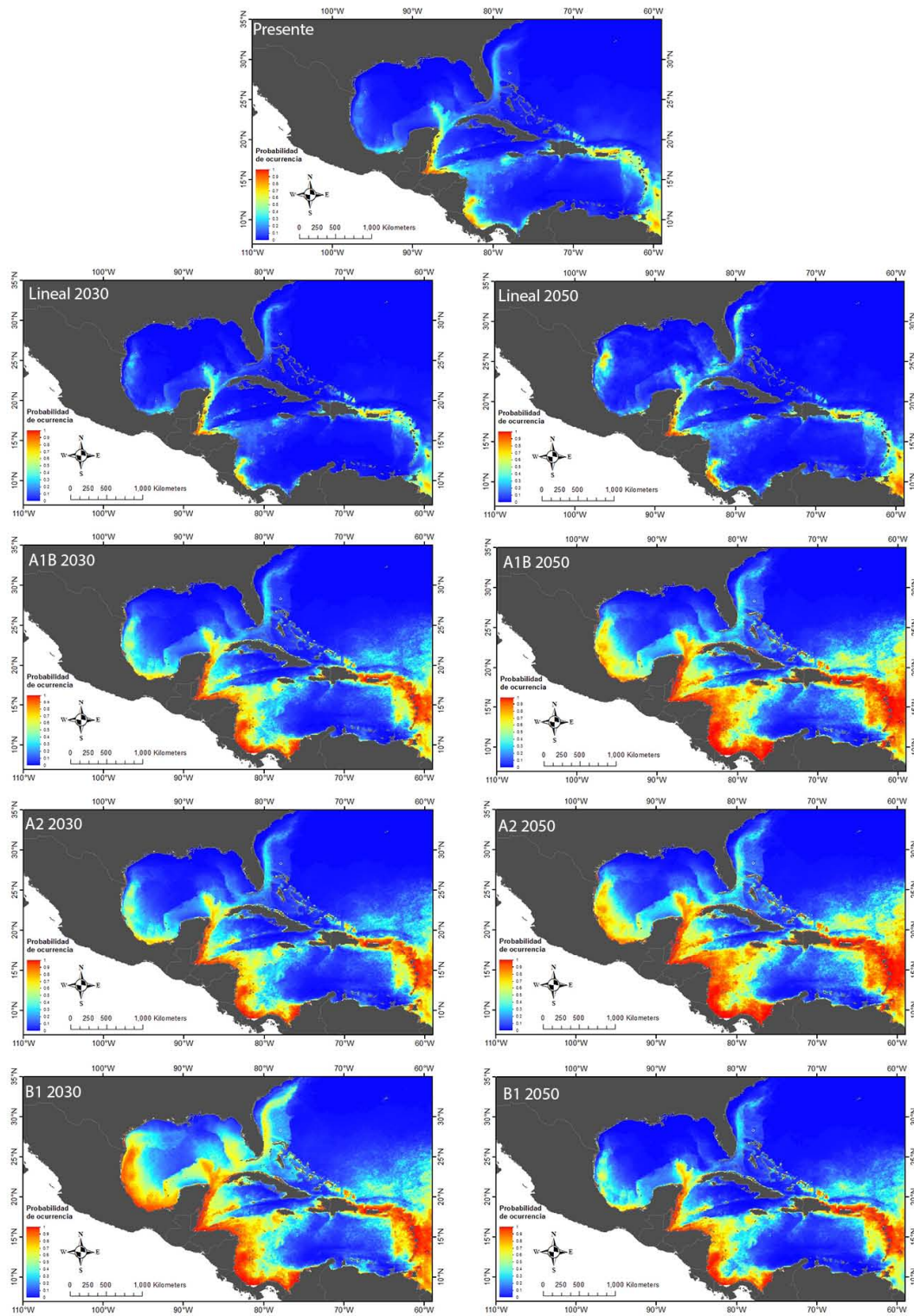


Figura 13: Probabilidad de ocurrencia del Subclado C7 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050

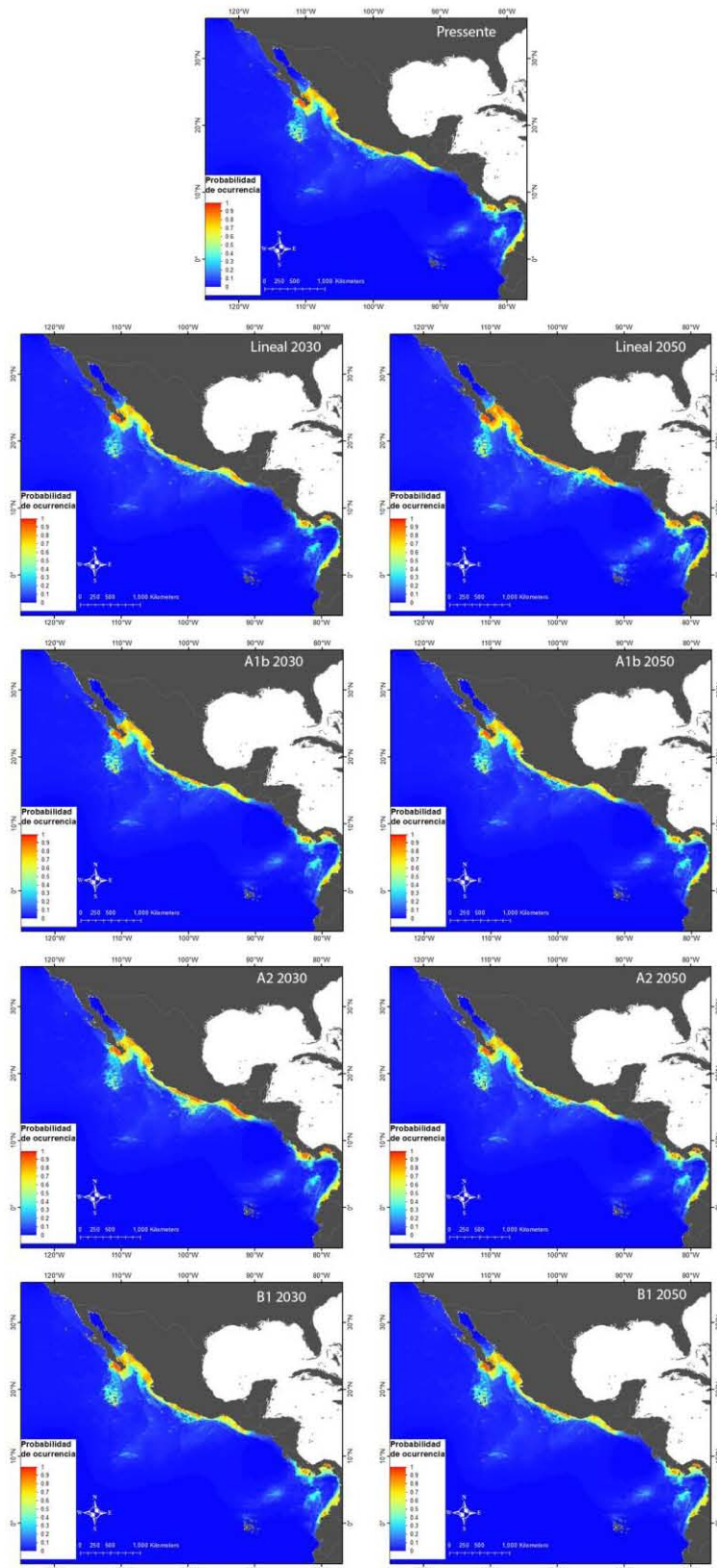


Figura 14: Probabilidad de ocurrencia del Subclase C1 en el océano Pacifico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050

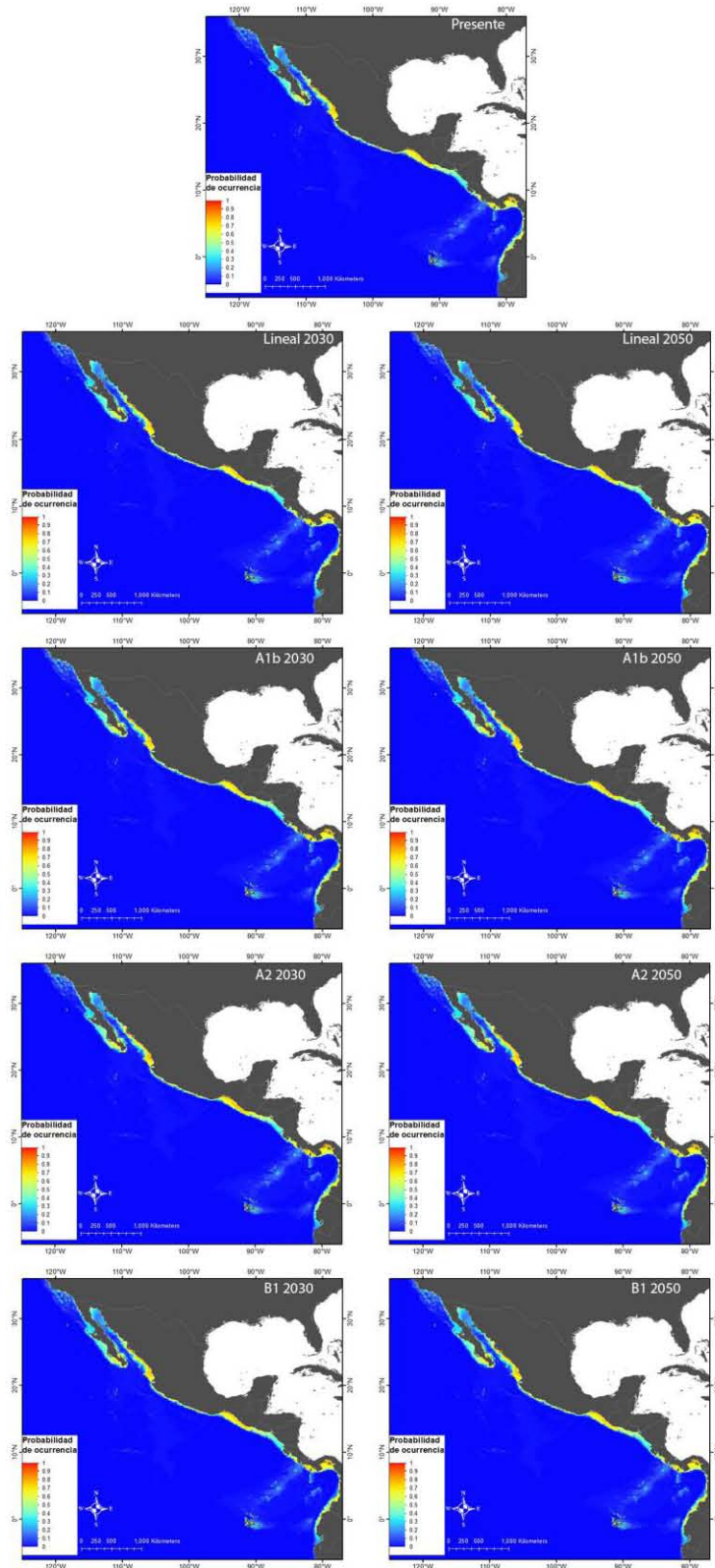


Figura 15: Probabilidad de ocurrencia del Subclase D1 en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050

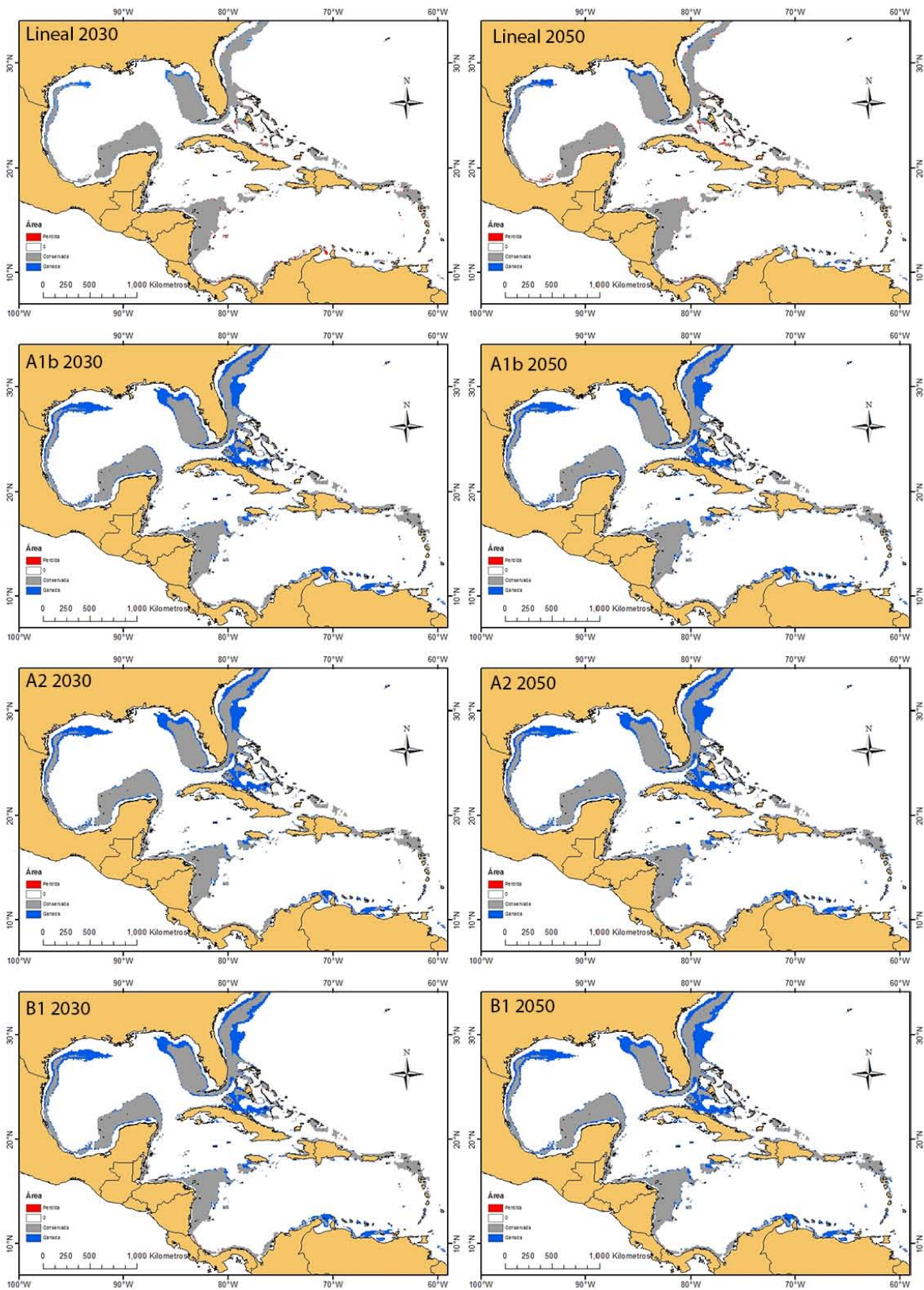


Figura 16: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

Por otra parte, se identificaron subclados a los que el cambio en las condiciones ambientales favorece una expansión de su distribución, tal es el caso del subclado C7 y D1a (figura 17 y 18). En las curvas de respuesta (ver anexo V) se encuentra que la probabilidad de ocurrencia de estos subclados es directamente proporcional a la temperatura, lo cual es congruente con los mapas de distribución potencial.

También se identificaron en los modelos subclados más sensibles a los cambios en la temperatura, caracterizados por una tendencia mayor a la pérdida de hábitat (Subclado C11, Figura 19).

Los modelos IPCC tuvieron un patrón similar donde la ganancia y pérdida de hábitat variaba entre subclados difiriendo muy poco en las estimaciones de cambio de área habitable entre los 3 escenarios. Los modelos lineales, en general muestran una tendencia a pérdida de hábitat en lugares de menor latitud y una ganancia en zonas de mayor latitud.

El análisis de sensibilidad para los subclados en el Pacífico mostraron una tendencia general a la conservación del hábitat pese al cambio en las condiciones en todos los modelos, sin embargo, algunos subclados presentan pérdida de hábitat disponible en zonas cercanas al ecuador como es el caso de las Islas Galápagos, Ecuador, Colombia, Panamá y Costa Rica. Todos los modelos para el Océano Pacífico mostraron patrones semejantes en la distribución potencial de las zooxantelas y las estimaciones en el cambio de áreas con hábitat adecuado (Figuras 20 y 21).

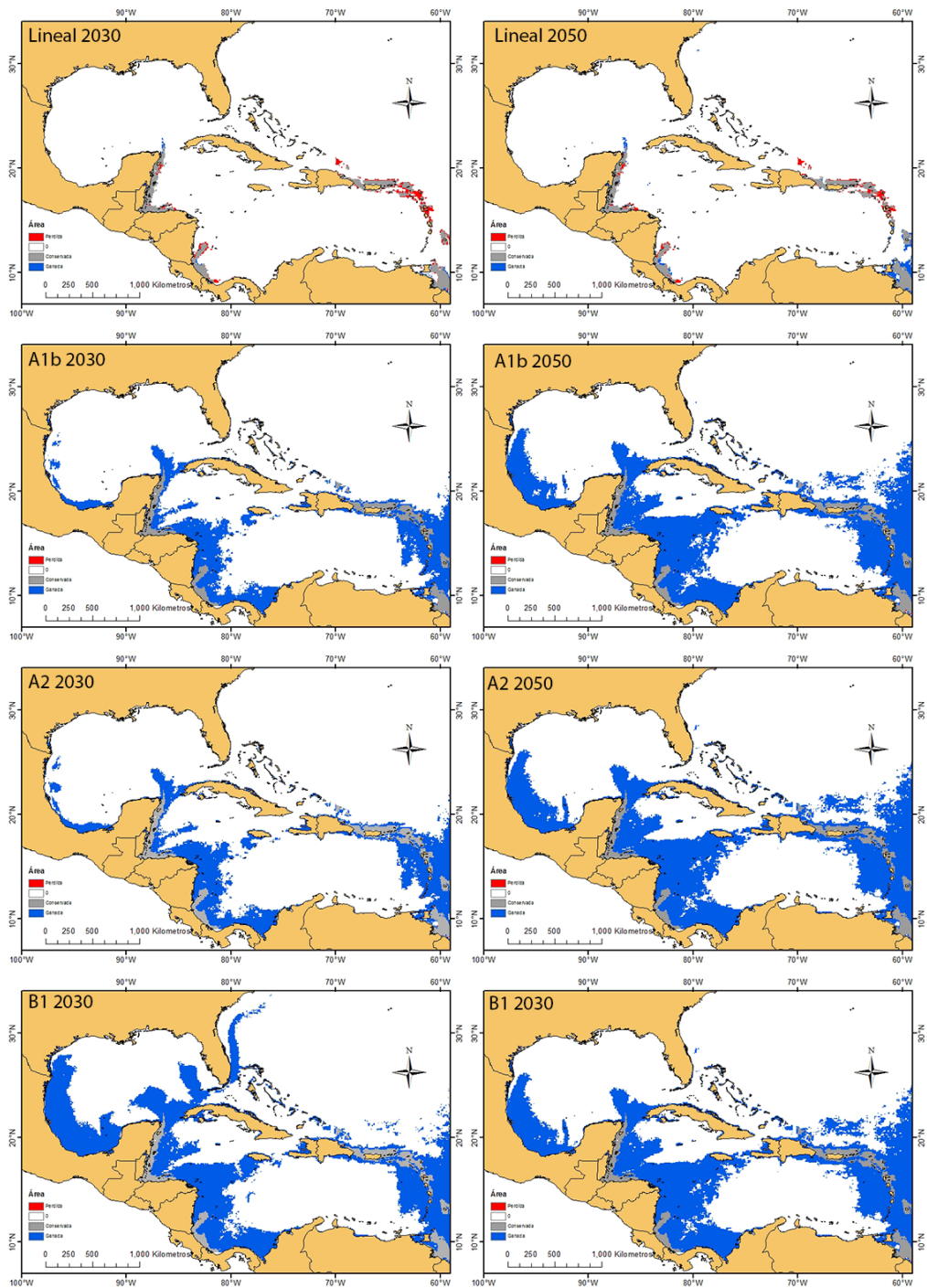


Figura 17: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C7 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

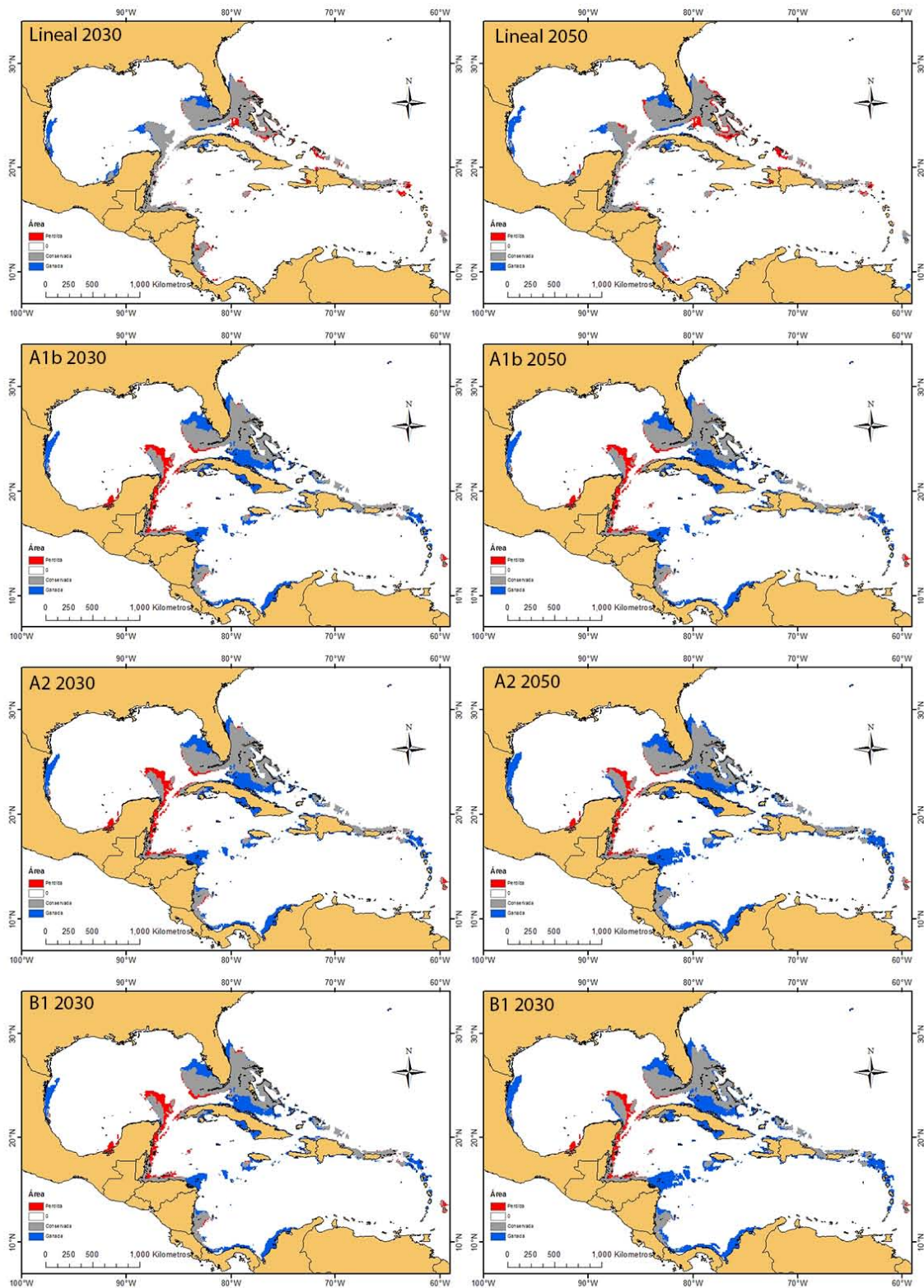


Figura 18: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado D1a en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

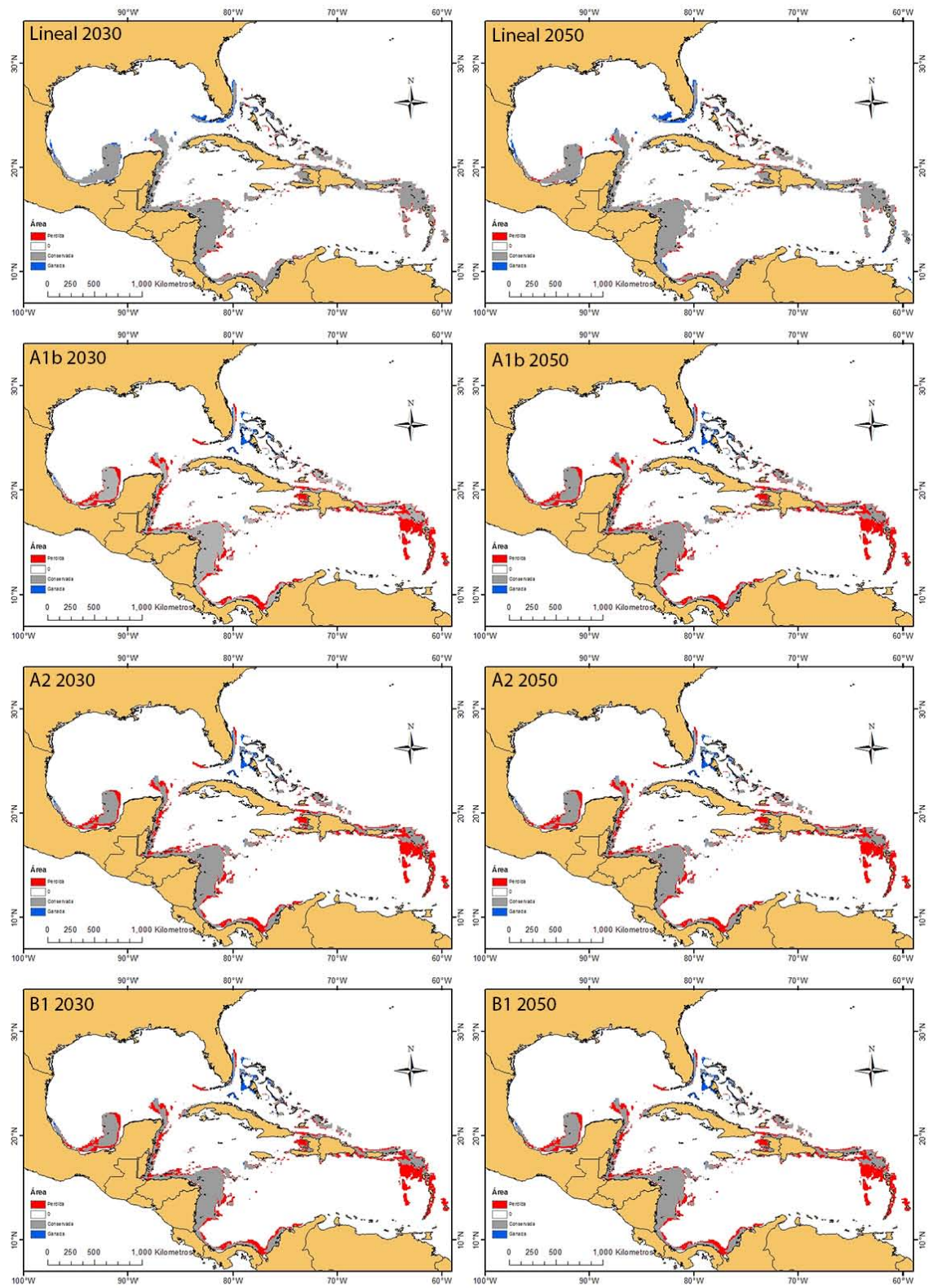


Figura 19: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C11 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

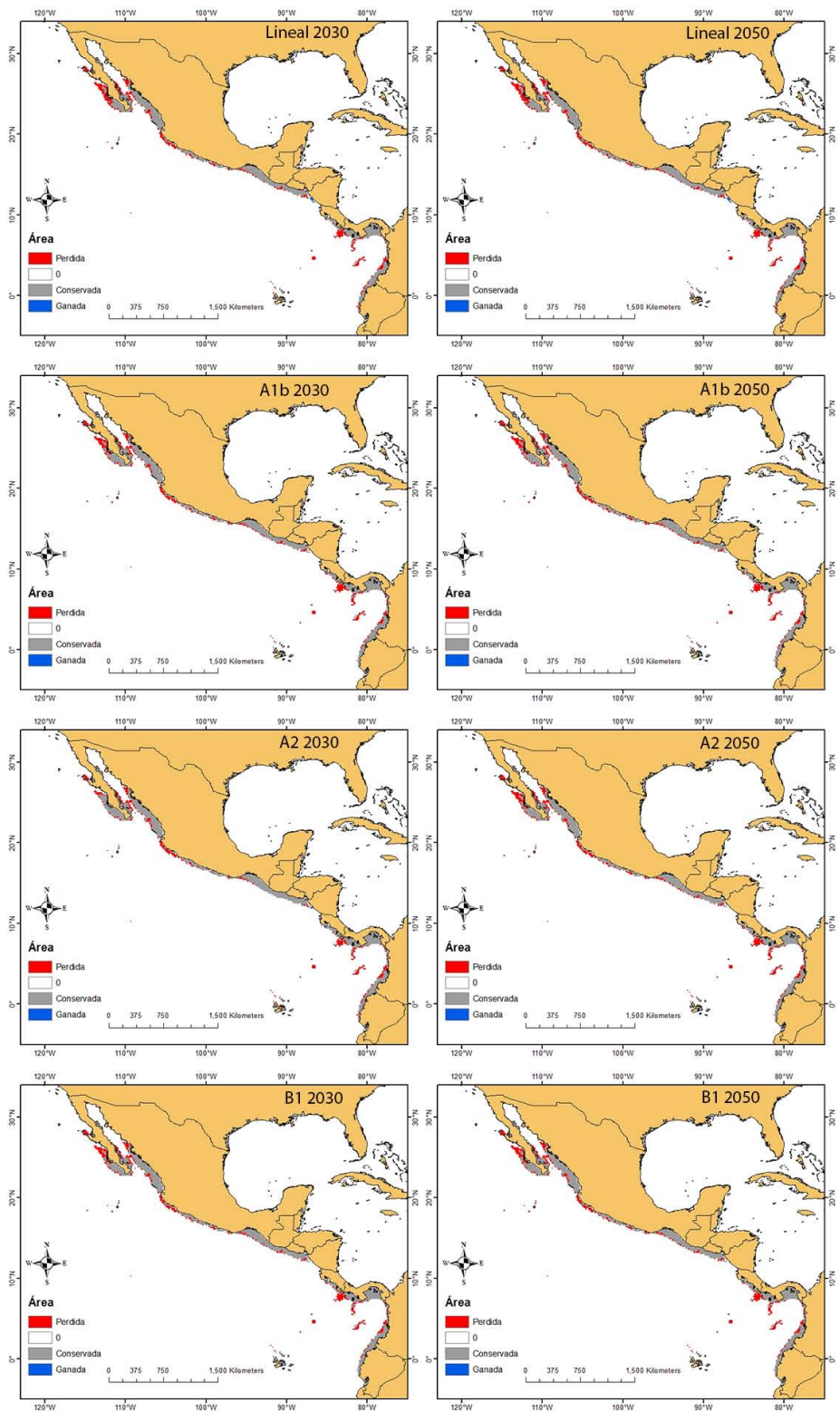


Figura 20: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C1b en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

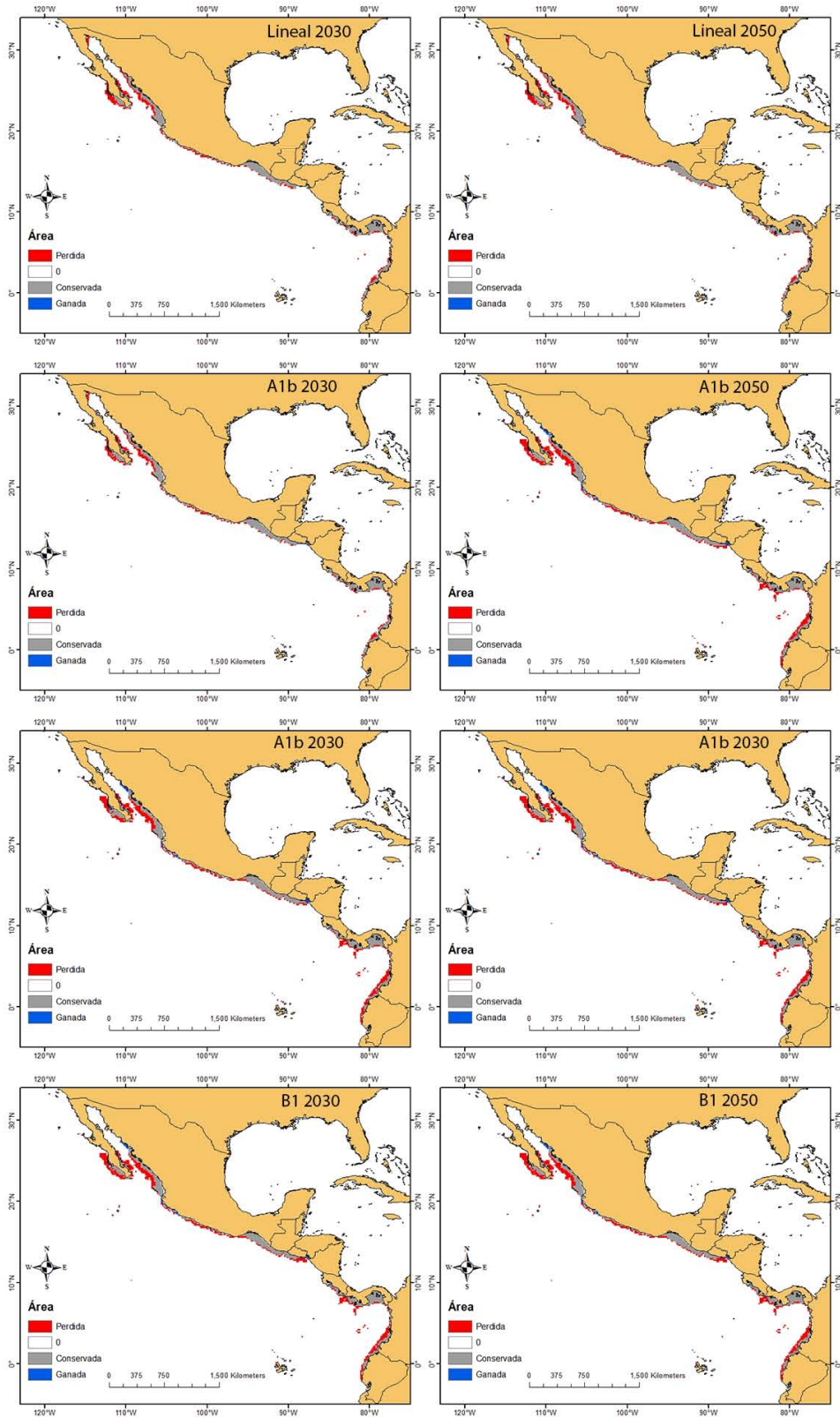


Figura 21: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado D1 en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

De acuerdo a las estimaciones de los simbioses que perdían hábitat disponible en el área de estudio se identificaron aquellas zonas que perdían condiciones para la presencia de los subclados de zooxantelas debido al cambio de la temperatura, se obtuvieron diferentes patrones dependiendo el modelo (Figura 22).

Para el Atlántico se estimó que algunas regiones perderían condiciones ambientales apropiadas para albergar hasta a 7 subclados de *Symbiodinium* para el 2050. El modelo lineal estimó que las zonas más susceptibles se presentaban en las Bahamas, las Antillas y Centro América, mientras que los modelos de IPCC estimaron un número máximo de 5 subclados sin hábitat propicio para una sola región, también identificaron a zonas como las Antillas y el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) con vulnerabilidad media al perder condiciones propicias para de 3 a 4 subclados (Figura 22).

En el caso del océano Pacífico, el número máximo de subclados que perdieron hábitat disponible para una sola región fue de 3. El modelo lineal arrojó como las zonas más susceptibles al estado de Baja California Sur y Jalisco, mientras que los modelos de IPCC identificaron como tales a los estados de Baja California Sur, Jalisco, Guerrero además de Costa Rica, Panamá y Colombia (Figura 23).

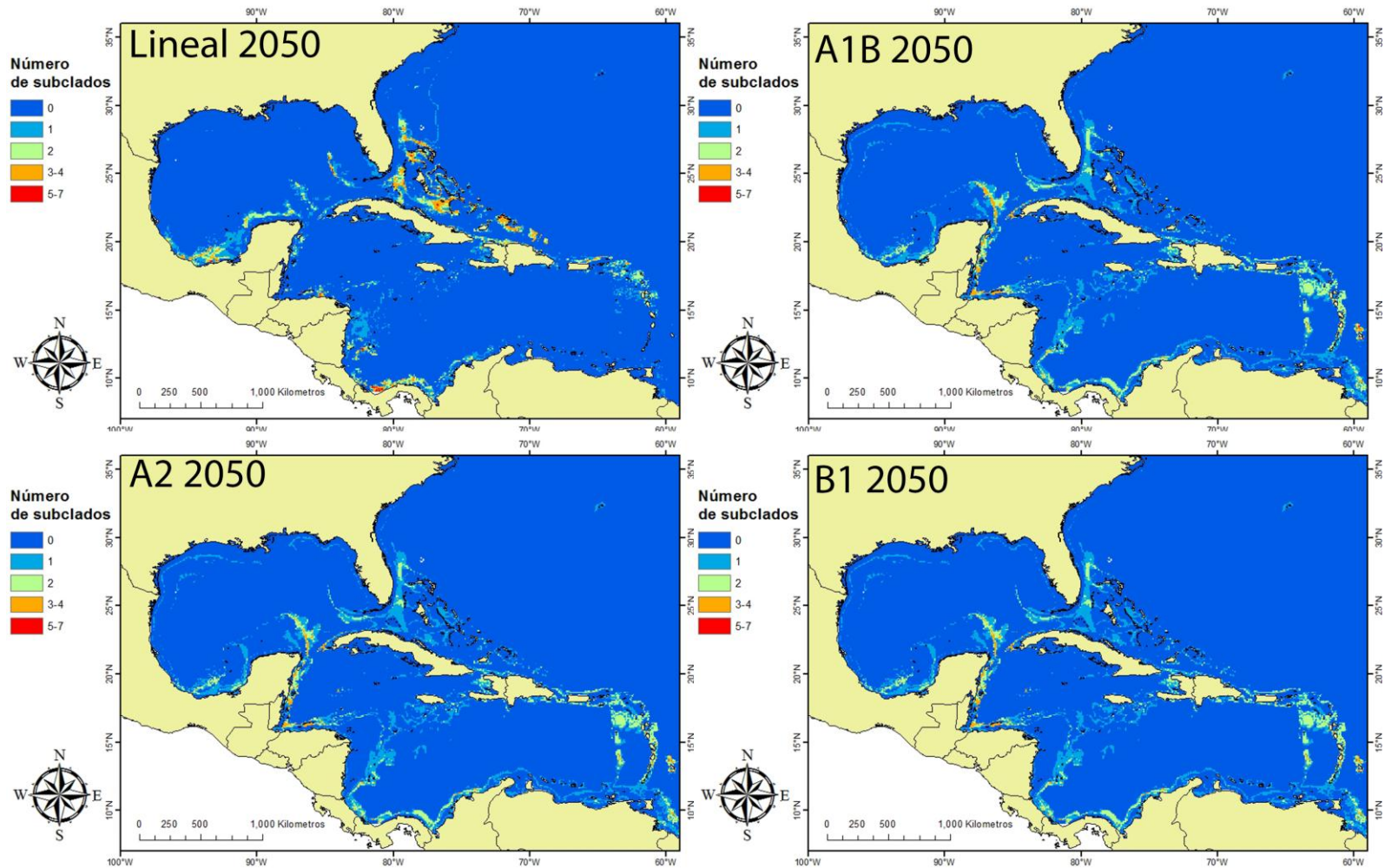


Figura 22: Estimaciones de los subclados que perdieron condiciones para estar presentes en las regiones del océano Atlántico para los diferentes modelos en el año 2050.

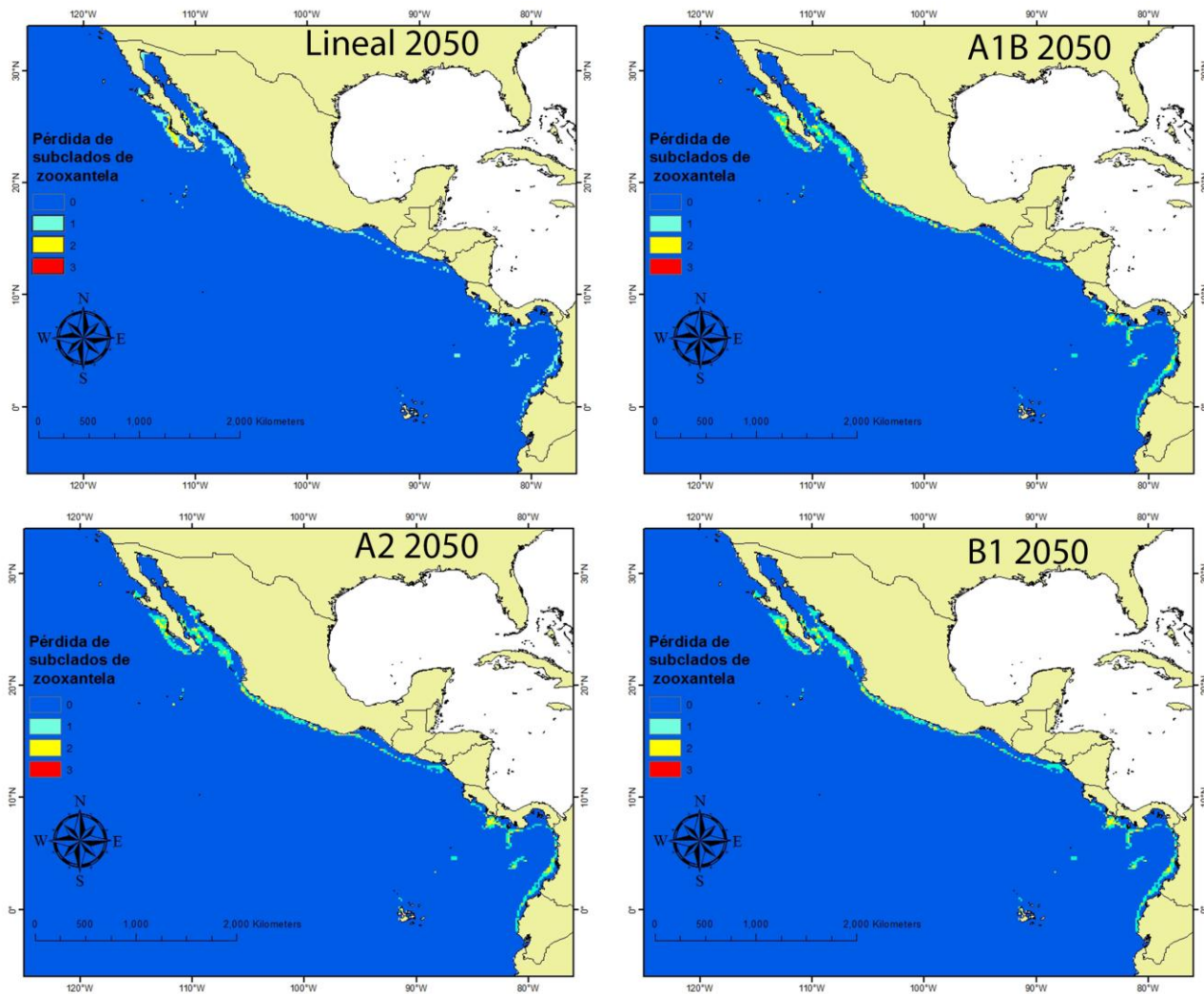


Figura 23: Estimaciones de los subclados que perdieron condiciones para estar presentes en las regiones del océano Pacífico para los diferentes modelos en el año 2050

Zonas potencialmente expuestas a estrés térmico

Se calcularon las regiones que estarían expuestas a estrés térmico permanente considerando para ello las regiones donde la temperatura rebasara el umbral de blanqueamiento de acuerdo a los modelos de cambio climático. Debido a que únicamente los modelos de IPCC para el año 2050 contaron con un promedio de temperatura superficial del mar que excede la temperatura máxima presente en 1°C o más, se presentan únicamente resultados para dichos modelos. La pérdida de hábitat por este medio fue mayor en el AO que en el PO (Anexo VII), en este último se restringió a zonas costeras cercanas al Ecuador, mientras que en el primero se extiende en las Antillas.

De esta manera las zonas que rebasan el umbral de blanqueamiento no contaron con probabilidades de ocurrencia y se registraron como pérdida de área habitable para varios subclados (Figuras 24 y 25).

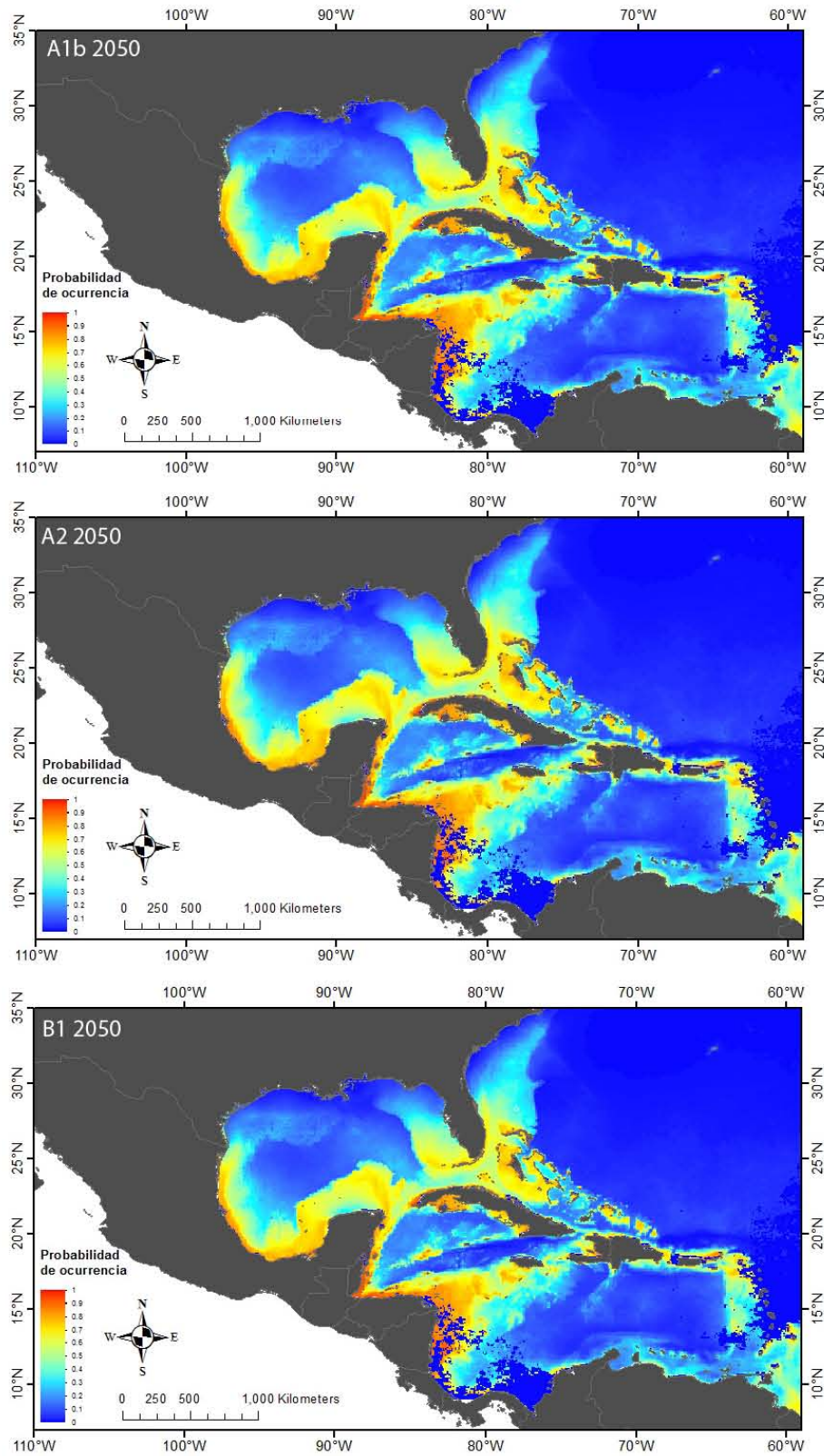


Figura 24: Proyección de la distribución potencial para el subclado A3 en el AO tomando en cuenta las regiones que rebasaron el umbral de blanqueamiento

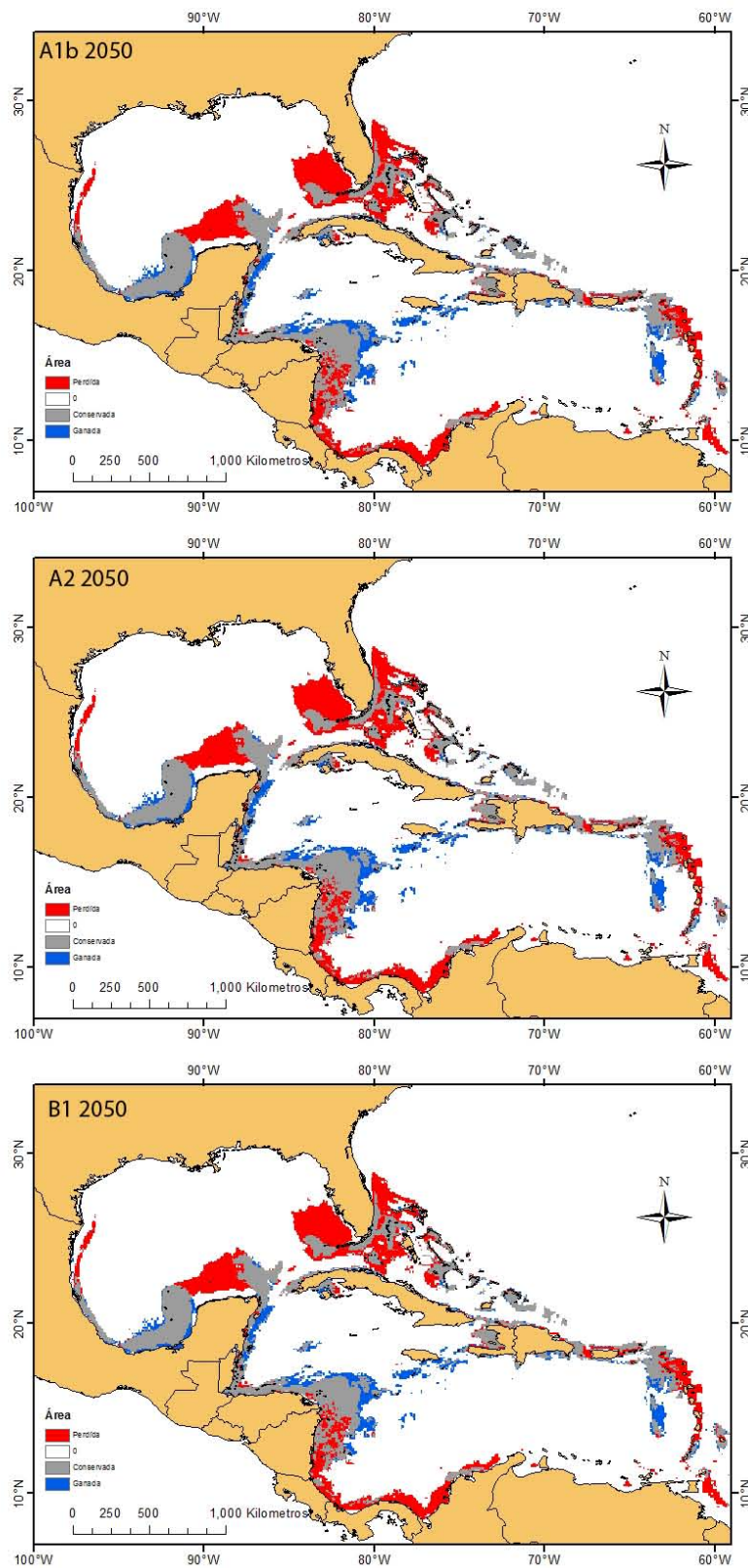


Figura 25: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por el subclado C3 en el AO tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

Discusión

Distribución potencial actual

A pesar de la importancia de reconocer la diversidad de *Symbiodinium* los trabajos que se han hecho hasta la fecha se han restringido a un número de localidades específicas como se ve en la figura 1 (Lajeunesse 2002, LaJeunesse et al 2003, 2010a, Finney et al. 2010). Sin embargo, la mayor parte de los arrecifes tanto en el Atlántico Occidental (AO) como en el Pacífico Oriental (PO) aún no son explorados al respecto.

Los modelos de nicho ecológico han sido utilizados para encontrar poblaciones de organismos en lugares no explorados (Raxworthy et al. 2003, Bourg et al. 2005, Peterson 2006, Araujo y Peterson 2012). Los resultados aquí presentados sugieren la presencia de poblaciones de *Symbiodinium* en localidades donde no se ha evaluado su diversidad, ya que los modelos implementados arrojaron altas probabilidades de ocurrencia en áreas fuera de los sitios de registro para todos los subclados, lo cual indica que dichos lugares cuentan con las condiciones propicias para la presencia de poblaciones de *Symbiodinium*. Los datos con los que se corrieron los modelos a pesar de no contar con muchos registros mostraron buenos ajustes, la evaluación para los modelos mostró mucho mejor desempeño comparado con un modelo aleatorio (tabla 4).

Analizando los patrones de la distribución potencial en el océano Atlántico se observa que en general los subclados analizados tienen una distribución extendida desde el Caribe oriental hasta el Golfo de México e incluso en zonas tan lejanas como Bahamas. Múltiples trabajos alrededor del mundo reconocen que existen

patrones de zonación por parte de “las especies” de *Symbiodinium*, encontrando que la mayor parte de los simbioses tienen una distribución restringida, con endemismos y con tendencia a especificidad por hospedero (Baker et al. 1997, LaJeunesse 2002, LaJeunesse et al. 2003, 2004b, 2007, 2010, Sampayo et al. 2007). Sin embargo, los subclados aquí contemplados para el Atlántico presentan amplios rangos de distribución (LaJeunesse 2002). Además, los análisis filogenéticos revelan que se trata de subclados de origen antiguo que pudieron haberse expandido en dicha región en el Pleistoceno (LaJeunesse 2005) y debido a que su historia evolutiva alcanzó la distribución que tienen actualmente (Stat. et al. 2006). A pesar de lo anterior, el subclado C7 mostró tener distribución potencial únicamente en el Caribe occidental y oriental. Este subtipo es un linaje más reciente en comparación de otros tales como C1 y C3 considerados antecesoros (LaJeunesse 2005), lo cual sugiere que el subclado C7 por razones históricas no fue capaz de expandirse sobre una región más amplia encontrando patrones de restricción impuestos por barreras biogeográficas que dividen al Caribe oriental y occidental (Andras et al. 2011).

Dentro de los subclados del Atlántico se cuenta con distintos comportamientos, los tipos B1, C3, C1, D1, D1a y A3 son generalistas mientras que los tipos C11, C7, A4, y B7 son especialistas (figura 9). Las probabilidades de ocurrencia estimadas en este trabajo deben ser interpretadas con cautela tomando en cuenta que a pesar que los modelos de distribución arrojen altas probabilidades de ocurrencia en un lugar determinado, las zooxantelas se asociarán de acuerdo a su grado de especificidad. El presente trabajo trata de tomar esta característica en cuenta para

dar mayor sentido biológico a los modelos. Pocos trabajos con modelos de nicho ecológico implementan una variable biológica como parte del nicho de la especie y los trabajos con simbioses son escasos (Guinotte et al. 2006, Moffet et al. 2007, González et al. 2010, Haverskost et al. 2010). Este trabajo sienta precedente como una manera de aproximarse a la modelación de organismos mutualistas. Conocer la biología de los organismos de interés es de gran relevancia para darle sentido a los modelos (Soberón y Peterson 2005, Soberón y Nakamura 2009) en otros trabajos se suelen hacer correcciones *post hoc* para tratar de dar mayor realismo a las predicciones (Martínez-Meyer 2005, Peterson et al. 2011). Sin embargo, los modelos son simplificaciones de la realidad y como tal son perfectibles.

En el caso del océano PO se encontró una distribución potencial expandida por parte de los subclados analizados (C1, C1b-c y D1). Dichos subclados son reconocidos por estar presentes desde las Islas Galápagos hasta el Golfo de California (Pinzón y LaJeunesse 2011, LaJeunesse et al. 2010a.) Por otra parte los análisis filogenéticos muestran ser linajes antiguos (LaJeunesse et al. 2008) por lo que una situación similar a lo mencionado para el Atlántico puede estar ocurriendo. En otras palabras, el espacio geográfico completo les ha sido accesible evolutivamente hablando (Soberón y Peterson 2005).

No se puede hablar que exista en el PO un subclado generalista como tal ya que la mayoría tiende a asociarse con pocas especies de coral, como ejemplo el subclado D1 que se asocia únicamente con el género *Pocillopora*. El subclado que más amplitud de nicho tiene en el aspecto de hospedero es el C1 que se asocia

con Pocillopora, Porites, Psamocora y Pavona. Las comunidades coralinas presentes en el PO están compuestas principalmente por los géneros antes citados (Cortés 2003) lo cual ayuda a entender los patrones de distribución potencial expandidos en toda el área.

Maxent también arrojó que las variables ambientales que tuvieron mayor peso en la generación de los modelos coinciden con lo reportado previamente sobre los requerimientos necesarios para el establecimiento de *Symbiodinium*: aguas someras con bajas concentraciones en nutrientes y bajas concentraciones en clorofila (Baker 2003).

Adicionalmente, los modelos de distribución potencial identificaron para cada subclado el espacio ambiental ocupado de acuerdo a las variables de mayor importancia, identificando diferencias entre estos subtipos. Esto es consistente con trabajos que estiman las diferencias ecológicas (Baker 2001, Sampayo et al. 2007, LaJeunesse et al. 2010b) y fisiológicas entre los tipos de *Symbiodinium* (Iglesias-Prieto et al. 2004, Lolram et al. 2007, Stat et al. 2008).

Particularmente se hizo la comparación de los miembros del subclado C1 vs D1 en el “nicho térmico” que ocupaban (figura 9). Los resultados aquí encontrados apoyan la noción que el subclado D1 tiene una tendencia por distribuirse en zonas donde la temperatura superficial del mar es mayor (Baker et al. 2004, Rowan 2004, Mostafavi et al. 2007, LaJeunesse et al. 2010b). Este tipo de aportes sugieren que los modelos de nicho ecológico están identificando las características ecológicas de lo subclados.

Es importante mencionar que la ocurrencia del hospedero incluida como variable de nicho ayudó a mejorar los modelos implementados. Maxent con frecuencia identificó a dicha variable como una de las que más contribuyeron a los modelos, además ajustó la distribución de los organismos (análisis no mostrado). Por otra parte el sentido biológico que da implementar este tipo de variables es de gran relevancia debido a la importancia del hospedero para este tipo de organismos (Baker 2003, Baird et al. 2009, Stat 2009, McGinley et al 2012).

La estimaciones de riqueza potencial identificó como las zonas más ricas en el AO a el caribe medio Oriental y Occidental así como una disminución de los subclados presentes conforme se alejaba de esas regiones, es decir hacia el Golfo de México, Las Bahamas y el Caribe sur. En el caso del PO dado el limitado número de subclados, se identificaron patrones de riqueza alta para la mayor parte de las costas de Ecuador a México. Hasta el momento no se tiene información de estimaciones de riqueza de zooxantelas para amplias regiones por lo que este tipo de trabajos permite avanzar más en los patrones biogeográficos de este tipo de organismos, lo cual se vuelve clave para entender la relación simbiótica con los corales y la posible respuesta al cambio en condiciones ambientales (Baker 2003, Finney et al. 2010).

Proyecciones de distribución potencial para el futuro

Atlántico Oriental

Las proyecciones de la distribución potencial estimadas con el modelos lineal mostraron un incremento en la probabilidad de ocurrencia en regiones hacia el norte del Golfo de México y una disminución en la región sur del Caribe para los

subclados A3, B1, B5, B7, C3, D1 y D1a. Este patrón es recurrente en otros organismos como se reporta en otros trabajos, donde al parecer, las regiones más cercanas a los polos suelen considerarse refugios contra el cambio en las condiciones (Peterson et al. 2002, Araujo et al. 2006, Cheung et al. 2009, Couce et al. 2013, Freeman et al. 2013).

Bajo tal cambio de condiciones los diferentes subclados responden distinto como lo muestra el análisis de sensibilidad, los tipos A3, B5 y C3 fueron los que perdieron más área habitable, mientras que los que ganaron más área habitable fueron los tipos B5, B7, C3, D1, y D1a. Sin embargo en todos los casos la mayor parte del área habitable se conservó debido a que los modelos no identificaron que en la región de estudio las condiciones ambientales cambiaran tanto como para hacerlas inhabitables para los subclados de *Symbiodinium*.

Por otra parte los modelos de IPCC mostraron un patrón distinto en las proyecciones de distribución potencial, en primera instancia debido a que identifican un patrón espacialmente distinto de cambio de temperatura al que se presenta en el modelo lineal (Anexo III) en el cual las zonas donde la temperatura aumenta más son las Antillas así como las costas de Centroamérica, y en general identifican un mayor calentamiento en toda la región (tabla 4).

Al utilizar modelos de nicho ecológico se es capaz de evaluar la respuesta a nivel taxonómico fino, lo cual es ventajoso debido a que las especies responden de manera distinta a los cambios ambientales (Peterson 2006). Dado el cambio de la temperatura contemplado por los escenarios A1b, A2, y B1 Maxent identificó un

aumento en la probabilidad de ocurrencia en las regiones que se calentaron para los subclados A3, B1, B5, B7, C3, C7, D1 y D1a. Por otra parte el análisis de sensibilidad identificó a los subtipos A4, C11 y aunque en menor medida también el B7 como los más sensibles al cambio de las condiciones ambientales debido a que perdieron más área habitable.

Subclados reconocidos como termotolerantes (D1 y D1a) fueron de los que más expandieron su área de distribución en zonas que se tornaron más calientes, aunque el C7 fue el que mayor expansión tuvo ya que en tiempo presente se encuentra únicamente en el Caribe occidental y las proyecciones futuras identifican probabilidades de ocurrencia en el Golfo de México y el caribe oriental. El presente trabajo revela que la respuesta de los *Symbiodinium* ante el cambio climático depende de las características de cada subclado.

Como se reporta para otros estudios, el cambio en las condiciones ambientales puede propiciar la invasión de hábitats nuevos para algunas especies (Peterson 2001, Araujo 2006, Cheung et al. 2009, González et al. 2010), en el caso de alguno subclados de *Symbiodinium* el aumento de la temperatura superficial del mar promueve condiciones habitables en zonas donde antes no lo eran. Maxent identifica en las curvas de respuesta (Anexo V) una relación directamente proporcional de la temperatura con la probabilidad de ocurrencia de las zooxantelas, debido a que estas se distribuyen en zonas tropicales y subtropicales donde la temperatura superficial del mar con frecuencia es superior a los 25 °C, por ello en general, el aumento de temperatura conforme a los escenarios aquí contemplados no representa una limitante para la distribución de *Symbiodinium*

en el AO. Sin embargo para poder asegurar que las nuevas áreas con condiciones adecuadas son invasibles hay que tomar en cuenta la capacidad de dispersión de las especies, así como las corrientes oceanográficas en el área de estudio, por lo que dichos resultados deben ser tomados con cautela.

Aun así, existen regiones que perdieron condiciones de habitabilidad hasta para 5 subclados en modelos del IPCC y 7 para el lineal (figura 22) lo cual sugiere procesos de extinción local. Estos procesos se presentan de acuerdo a los resultados en arrecifes en Bahamas, el Banco de Campeche, Belice, Honduras, Panamá, las Antillas y la Península de Yucatán. Esta pérdida de la riqueza puede tener implicaciones severas en las comunidades coralinas ya que es reconocido que el tener una mayor diversidad ecológica y genética de zooxantelas es clave para hacer frente al Cambio Climático (Buddemeier y Fautin 1993, Baker et al. 2008, Veron et al. 2009)

Asimismo, se han llevado a cabo trabajos estimando las implicaciones que tendría tal cambio en la temperatura sobre la simbiosis coral-zooxantela proyectándose un incremento en la severidad y frecuencia de blanqueamiento (Hoegh-Guldberg 1999, Donner 2005, Van Hooijdonk et al. 2014). Contemplando esto, las estimaciones de las regiones que sobrellevarán mayor estrés térmico revelan que existen un área amplia bajo estas condiciones (Figura 25, Anexo VII), que comprende partes de las Antillas, la península de Yucatán y Centroamérica, de esta forma, en estas regiones se esperaría tener blanqueamientos frecuentes y severos. Estos procesos conllevan una disminución de la cobertura de coral vivo (Buddemeier et al. 2011), cambios en la estructura de la comunidad (Pandolfi et al.

2011) procesos de cambios de fase (Hughes et al. 2003, McManus y Polsenberg 2004), así como una disminución en la diversidad de la biota asociada a sistemas coralinos (Baker et al. 2008). Otros trabajos identifican a la región del caribe como una de las más vulnerables debido al incremento en la frecuencia de blanqueamientos (Donner et al. 2005) y riesgo de disminución de la habitabilidad por parte de especies de coral debido al incremento de temperatura (Couce et al. 2013, Freeman et al. 2013, Melo-Merino 2013)

Pacífico Oriental

Las proyecciones de la distribución potencial para los años 2030 y 2050 en todos los escenarios arrojaron poco cambio con respecto al presente para todos los subclados contemplados en el presente estudio (Anexo II, Figura 14 y 15). El análisis de vulnerabilidad reveló que la mayor tendencia por parte de todos los subclados es a retener el hábitat de tiempo presente. Los resultados aquí presentes sugieren que el cambio de la temperatura superficial del mar no tendrá gran efecto en la distribución de las zooxantelas. Estos resultados son consistentes con lo encontrado por Couce y colaboradores (2013) quienes modelan el cambio en la disponibilidad de hábitat para arrecifes de coral a escala mundial como respuesta al cambio de la temperatura y acidificación oceánica, ellos encuentran poco efecto del cambio de las condiciones ambientales para la región del PO. Melo-Merino (2013) evalúa el cambio en la distribución potencial en especies de coral por efecto del cambio en la temperatura para dicha región encontrando que los corales tuvieron tendencia a conservar su distribución actual.

Cuando se incluyó en el análisis las regiones que estarían sometidas a estrés térmico permanente, se observó que implicaba poco efecto en la distribución de los subclados (Anexo VII) limitándose a zonas costeras cercanas al ecuador. Esto coincide con lo reportado por Donner y colaboradores (2005) quienes identifican que debido a que el PO está sometido a grandes variaciones en la temperatura a lo largo del año, su susceptibilidad al blanqueamiento debido a estrés térmico es menor. Van Hooijdonk y colaboradores (2014) identifican que dicha región sería una de las últimas en alcanzar estrés térmico severo que conllevara a blanqueamientos anuales. Por otra parte, se reconoce la influencia de modos de variación de frecuencia alta y baja como son la oscilación sureña el Niño y la Oscilación decadal del Pacífico, lo cual ha demostrado hacer que los arrecifes presenten mayor tolerancia al cambio de la temperatura (Thompson y Woessik 2009). Además es reconocido que en la región existe una zona conocida como la alberca de agua cálida del Pacífico oriental que funciona como termostato, impidiendo grandes cambios en la temperatura lo cual se ha visto reflejado en una menor incidencia de blanqueamiento (Kleypas et al. 2008).

Los mecanismos antes citados pueden explicar al menos en parte los patrones encontrados en las proyecciones de cambio climático así como la estabilidad encontrada en la presencia de los subclados de *Symbiodinium* en el PO a pesar de eventos de blanqueamiento (McGinley et al 2012).

Los resultados aquí mostrados contemplan únicamente el efecto debido al cambio de la temperatura superficial del océano y no se contemplan otras perturbaciones como lo son la acidificación oceánica, tormentas tropicales, enfermedades y efectos de origen antropogénico por lo que los resultados pueden reflejar una minúscula parte de lo que los sistemas coralinos enfrentan (Veron et al. 2009). Por otra parte, debido a tratarse de organismos fototróficos, la distribución de las zooxantelas está restringida a la zona fótica, con frecuencia a una profundidad menor a 100 m (Baker 2003), sin embargo, los modelos identifican alta probabilidad de ocurrencia en zonas donde la profundidad es de hasta 4000 m (figura 4, anexo I). Esta sobrestimación es debida a que la resolución espacial utilizada, a pesar de ser relativamente más fina en comparación con la mayoría de los trabajos realizados para ambientes marinos (Cheung et al. 2013, Couce et al. 2013, Freeman et al. 2013, Melo-Merino 2013), provoca que el modelo identifique como parte del nicho ecológico de los subclados a profundidades mayores a las que la biología de estos dinoflagelados lo permite.

Es importante mencionar que dentro de las variables de nicho utilizadas no se contempla la geomorfología de la costa, el tipo de sustrato de esta, ni sus patrones sedimentarios; estas variables juegan un rol importante debido a que los arrecifes de coral presentan una distribución más bien aislada y no continua, asociándose a zonas con sustratos rocosos que permitan el establecimiento de las plánulas y su posterior desarrollo a colonias coralinas completas (Jordán-Dahlgren y Rodríguez-Martínez 2003, Liddell y Tunnell 2007). Estos factores deben ser tomados en cuenta ya que existen zonas con alta probabilidad de ocurrencia identificadas por

los modelos en este trabajo donde los factores antes mencionados dificultan la presencia de los hospederos coralinos (por ejemplo plataforma continental en Veracruz, Tabasco y Campeche) y por tanto los resultados deben ser tomados con cautela.

De igual manera, lo referido aquí está limitado a la distribución de los organismos mas no toma en cuenta los cambios en la frecuencia de los subclados de *Symbiodinium* asociados a corales que han sido registrados posteriormente a estrés térmico (Glynn et al. 2001, Baker et al. 2004, LaJeunesse et al. 2010a).

A pesar de los inconvenientes antes referidos, los modelos aquí presentados pretenden tener una aproximación más a la distribución potencial que a la realizada de los distintos linajes de *Symbiodinium* que permita obtener los primeros patrones generales de la biogeografía de estos organismos tomando en cuenta incluso zonas aún no estudiadas. Además, es importante remarcar que un adecuado conocimiento de la biología de estos dinoflagelados es necesario para una correcta interpretación y uso adecuado de los datos generados por los modelos.

Es relevante tener en cuenta que bajo el panorama de Cambio Climático en el que nos encontramos las personas responsables del manejo de los ecosistemas deberán procurar mantener o incrementar el pool genético de los subclados de *Symbiodinium* ya que se reconoce que una parte de la posibilidad de los arrecifes de coral de sobrellevar dicho fenómeno depende de la respuesta que tengan estos endosimbiontes (Baker 2003). Genotipos reconocidos como termotolerantes han

sido sugeridos como la esperanza para estos sistemas (Berkelmans y van Oppen 2006) aunque la ventaja de esa simbiosis está puesta en duda (Ortiz et al. 2013). A pesar de ello, subclados de *Symbiodinium* que puedan hacer frente al cambio de la temperatura pueden ser capaces de mitigar el efecto deletéreo del cambio climático en arrecifes de coral tropicales (Baskett et al. 2009).

Conclusiones

- ✓ Se encontraron altas probabilidades de ocurrencia para todos los subclados analizados fuera de los sitios donde se les ha registrado.
- ✓ La respuesta al cambio de temperatura fue distinta entre los subclados. Se encontraron área habitable que era perdida, conservada y ganada de acuerdo a las proyecciones de distribución potencial.
- ✓ Los modelos de IPCC tuvieron un mayor incremento de la temperatura que el modelo lineal, también fueron los que provocaron mayor cambio en la distribución potencial y mayor pérdida de área habitable.
- ✓ Los subclados del Pacífico Oriental fueron menos susceptibles al cambio de temperatura en comparación con los del Atlántico Occidental, en este último hubo zonas donde se perdían condiciones apropiadas para habitabilidad hasta para 7 subclados.
- ✓ Los subclados más susceptibles al cambio de temperatura en el Atlántico fueron A4, B7 y C11. En el Pacífico todos los subclados tuvieron una tendencia a conservar el hábitat y por ende menor susceptibilidad.
- ✓ El cambio de la temperatura no produjo grandes reducciones de hábitat disponible para los subclados. Sin embargo cuando se tomó en cuenta las zonas donde se llevaría estrés térmico permanente el hábitat redujo considerablemente en el Atlántico y menormente en el Pacífico.
- ✓ La variable biológica de la ocurrencia del hospedero ayudó a ajustar la distribución de las zooxantelas. Este estudio es de los primeros en modelar simbiosis mutualistas.

Bibliografía

- Andras, J.P., Kirk, N.L., y Harvell, C.D. 2011. Range wide population genetic structure of *Symbiodinium* associated with Caribbean Sea fan coral, *Gorgonia ventalina*. *Molecular Ecology*. 20:2525-2542.
- Araujo, M.B., Thuiller, W., y Pearson, R.G. 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*. 33: 1712-1728.
- Araujo, M.B. y Peterson, A.T. 2011. Uses and missuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*. 93(7): 1527-1539.
- Baird, A.H., Guest, J.R. y Willis, B.L. 2009. Systematic and Biogeographical Patterns in the Reproductive Biology of Scleractinian Corals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 40:551-571.
- Baker 2001. Reef corals bleach to survive change. *Nature*. 411:765-766.
- Baker, A.C. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology and biogeography of *Symbiodinium*. *Ann. Rev. Ecol. Evol.* 34: 661-689.
- Baker, A.C., Starger, C.J., McClanahan, T.R. y Glynn, P.W. 2004. Corals' adaptive response to climate change. *Nature*. 430:741.
- Baker, A.C., Glynn, P.W. y Riegl, B. 2008. Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long terms impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 80:435-471.
- Baker, A.C. Rowan, R. y Knowlton, N. 1997. Symbiosis ecology of two Caribbean acroporid corals. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 2:1295-1300.
- Baskett, M.L., Gaines, S. y Nisbet, R.M. 2009. Symbiont diversity may help coral reefs survive moderate climate change. *Ecological Applications*. 19(1):3-17.

- Berkelmans, R. y van Oppen, M.J.H. 2006. The role of zooxanthellae in thermal tolerance of corals: a “nugget of hope” of coral reef in an era of climate change. *Proc. R. Soc. B.* 273:2305-2312.
- Bourg, N.A. McShea, W.J. y Gill, D.E. 2005. Putting a cart before the search. Successful habitat predictions for a rare forest herb. *Ecology.* 81(10)2793-2804.
- Brown, B.E. 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs.* 16 Suppl: S129-S138.
- Buddmeier, R.W., Lane, D.R., y Martinich, J.A 2011. Modeling regional coral reef response to global warming and ocean chemistry: Caribbean case study. *Climate Change.* 109:375-397.
- Buddemeier, R.W. y Fautin, D.G. 1993. Coral Bleaching as Adaptive Mechanism, A testable hypothesis. *BioScience.* 43(5):320-326.
- Cheung, W.L., Lam, V.W., Sarmiento, J.L., Kerany K., Watson, R. y Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries.* 10: 135:251.
- Cortés, J. 2003. Coral Reefs of Americas: An Introduction to Latin American Coral Reefs. En: Cortés, J. (ed.) *Latin American Coral Reefs.* Ed. Elsevier. p.1-7.
- Couce, E., Ridgwell, A. y Hendy, E.J. 2013. Future habitat suitability for coral reef ecosystem under global warming and ocean acidification. *Global Change Biology.* 19:3592-3606.
- Donner, S., Skirving, W.J., Little, C.M., Oppenheimer, M., y Hoegh-Guldberg, O. 2005. Global assessment of coral bleaching and required rates of adaptation under climate change. *Global Change Biology.* 11: 2251-2265.
- Douglas, A.E. 2003. Coral bleaching, how and why? *Marine Pollution Bulletin.* 46:385-392.

- Fautin, D.G. y Buddemeier, R.W. 2004. Adaptive bleaching: a general phenomenon. *Hidrobiologia*. 530/531:459-467.
- Finney, J.C. Pettay, D.T., Sampayo, E.M., Wrner, M.E., Oxendford, H.A., y LaJeunesse, T. 2010. The relative significance of Host-Habitat, Depth, and geography of ecology, endemism, and speciation of corals endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. *Microbial Ecology*. 60:250-263.
- Freeman, L.A., Kleypas, J.A. y Miller, A.J. 2013. Coral Reef Habitat Response to Climate Change Scenarios. *PLOS ONE*. 8(12) e82404
- Freudenthal, H.D. 1962. *Symbiodinium* gen. nov. *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov. a Zooxanthella: Taxonomy, Life Cycle and Morphology. *The Journal of Protozoology*. 9:45-52.
- Mostafavi, P.G., Fatemi, S.M.R., Shahhosseiny, M.H., Hoegh-Guldberg, O., y Loh W.K.W. 2007. Predominance of clade D *Symbiodinium* in shallow-water reef-building corals off Kish and Larak Islands (Persian Gulf, Iran) *Mar. Biol.* 153:25–34
- González, C., Wang, O., Strutz, S., González-Salazar, C., Sánchez-Cordero, V., y Sarkar, S. 2010. Climate Change and risk of Leishmaniasis in North America: prediction from ecological niche models of vector and reservoir species. *PLOS Neglected Tropical Diseases*. 4(1):e585
- Goreau, T.J. y Hayes, R.L. 1994. Coral Bleaching and Ocean Hot Spots. *Ambio* 23:176-180.
- Guinotte, J.M., Bartley, J.D., Iqbal, A., Fautin, D.G., y Buddemeier, R.W. 2006. Modeling habitat distribution from organisms occurrences and environmental data: case study using anemonesfishes and their se anemone hosts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 316:269-283.
- Glynn, P.W., Maté, J.L., Baker, A.C., y Calderón, M.O. 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 El Niño Southern

Oscillation event: spatial/temporal patterns and comparison with 1982-1983 event. *Bulletin of Marine Science*. 60(1):79-109.

Haverstoc, T. Gardner, S.L., y Peterson, T.A. 2010. Pretending the distribution of a parasite using ecological niche model, GARP. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81:895-902.

Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate Change, coral bleaching and the future of world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*. 50(8): 839-866.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R-H., Dubi, A., y Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*. 318:1737-1742.

Iglesias-Prieto, R., Beltrán, V.H., LaJeunesse, T.C, Reyes-Bonilla, H. y Thomé, P.E. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in eastern Pacific. *Proceeding of the Royal Society*. 271: 1757-1763.

Iglesias-Prieto, R., Matta, J.L., Robins, W.A., y Trench, R.K. 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc. Natl. Acad. Sci*. 89:10302-10305.

IPCC, 2007: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Zenhen, M. Marquis, K.B. Averyt, M.Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

- Jordán-Dahlgren, E. y Rodríguez-Martínez, R.E. 2003. The Atlantic Coral reefs of Mexico. En: Cortés, J. (ed.) Latin American Coral Reefs. Ed. Elsevier 131-158.
- Keeling, C.D. Piper, S.C. Bacastow, R.B., Wahlen, M., Whorf, T.P. Heimann, M. y Meijer, H.A. 2001. Exchanges of atmospheric CO₂ and ¹³CO₂ with the terrestrial biosphere and oceans from 1978 to 2000. I. Global aspects, SIO Reference Series, 01-06, Scripps Institution of Oceanography, San Diego, 88 pp.
- Kinzie, R.A., Takayama, M., Santos, S.R., y Coffroth, M.A. 2001. The Adaptive Bleaching Hypothesis: Experimental Test of Critical Assuptions. Biol. Bull. 200: 51-58.
- Kleypas, J.A., Danabasoglu, H., y Lough, J.M. 2008. Potential role of the ocean thermostat in determining regional differences in coral bleaching events. Geophysica research letters. 35:L03613
- LaJeunesse. 2005. Species radiations of Symbiotic Dinoflagellates in the Atlantic and Indo-Pacific since Miocene.Pliocene Transition. Molecular Biology and Evolution. 22(3):570-581
- LaJeunesse, T.C, Smith, R., Walther, M., Pinzón, J., Pettay, D.T., McGinley, M., Aschafferburg, M., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A.L., López-Pérez, A., Reyes-Bonilla, H. y Warner, M.E. 2010a. Host-symbiotic recombination versus natural selection in response of coral-dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. Proc. R. Soc. B. published on line doi: 10.1098/rspb.2010.0385
- LaJeunesse, T.C. 2001. Investigating the biodiversity, ecology and phylogeny of endosymbiotic dinoflagellates in the genus *Symbiodinium* using the ITS region in search of “species” level marker. J. Phycol. 37: 866-880.
- LaJeunesse, T.C. 2002. Diversity and community structure of symbiotic dinoflagellate from Caribbean coral reefs. Marine Biology. 141- 387-400.
- LaJeunesse, T.C., Bhagooli, R., Hidaka, M., de Vantier, L., Done, T., Schmidt, G.W., Fitt, W.K., y Hoegh-Guldberg, O. 2004. Closely relates *Symbiodinium* spp.

- Differ in relative dominance in coral reef host communities across , environmental , latitudinal and geographic gradients. *Marine Ecological Progress Series*, 284:147-161.
- LaJeunesse, T.C., Loh, W.K.W., van Woesik, R., Hoegh-Guldberg, O., Schmidt, G.W. y Fitt, W.K. 2003. Low symbiotic diversity in southern Great Barrier Reef corals, relative to those of the Caribbean. *Limnol. Oceanogr.* 48(5): 2046-2054.
- LaJeunesse, T.C., Reyes-Bonilla, H., y Warner, M.E. 2007. Spring bleaching among *Pocillopora* in the Sea of Cortez, Eastern Pacific. *Coral Reefs*. 26:265-270.
- Lee, K., Tong, L.T., Millero, F.J., Sabine, C.L., Dickson, A.G., Goyet, C., Park, G., Wanninkhof, R., Feely, R.A. y Key, R.M. 2006. Global relationships of total alkalinity with salinity and temperature in surface waters of the world's oceans. *Geophysical Research Letters*. 22: L19605.
- LaJeunesse, T.C., Smith, R.T., Finney, J. y Oxenford H. 2009. Outbreak and persistence opportunistic symbiotic dinoflagellates during 2005 Caribbean mass coral bleaching event. *Proceeding of the Royal Society* 276: 4139-4148.
- LaJeunesse, T.C., Pettay, D.T., Sampayo, E.M., Phongsuwan, N., Brown, B., Obura, D., Hoegh-Guldberg y Fitt, W. 2010b. Long Santing environmental conditions, geographic isolation and host-symbiont specificity influence the relative ecological dominance and genetic diversification of coral endosymbionts in the genus *Symbiodinium*. *Journal of Biogeography*. 37:785-800.
- LaJeunesse, T.C., Thornhill, D.J., Cox, E.F., Stanton, F.G., Fitt, W.K., y Schmidt, G.W. 2004b. High diversity and host specificity observed among symbiotic dinoflagellates in reef corals communities from Hawaii. *Coral Reefs*. 23:596-603.
- LaJeunesse, T.C., Reyes-Bonilla, H., Warner, M.E., Wills, M., Schmidt, G.W., y Fitt, W.K. 2008. Specificity and stability in high latitude eastern pacific coral-algal symbioses. *Limnol. Oceanogr.* 53(2):719-727.

- LaJeunesse, T.C., Parkinson, J.E., y Reimer, J.D. 2012. A genetic-based description of *Symbiodinium* minutum sp. nov. *S. psymnophilum* sp. nov. (dinophyceae), two dinoflagellates symbiotic with cnidarian. *J. Phycol.* 0, 1-12.
- Liddell, W.D. y Tunnell Jr, J.W. 2011. Mexican Coral Reefs. En: Buster, N.A. y Holmes, C.W. Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Volume 3 Geology. Vol. 341-354.
- Loarie, S.R., Carter, B.E., Hayhoe, K., McMahon, S., Moe, R., Knight, C.A., y Ackerly, D.D. 2008. Climate change and the future of California's endemic flora. *PLOSE ONE*. 3(6): e2502
- Loram, J.E., Trapido-Rosenthal, H.G., y Douglas, A.E. 2007. Functional significance of genetically different symbiotic algae *Symbiodinium* in coral reef symbiosis. *Molecular Ecology*. 16:4849-3857.
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate change and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distribution. *Biodiversity Informatics*. 2: 42-55.
- McGinley, M.P., Aschaffenburg, M.D., Pettay, D, Smith, R.T., LaJeunesse, T.C, y Warner, M.E. 2012. *Symbiodinium* spp. In colonies of eastern Pacific Pocillopora spp. Are highly stable despite the prevalence of low abundance background populations. *Marine Ecology Progress Series*. 462:1-7.
- McManus, J.W. y Polsenberg, J.F. 2004. Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* 60:263-279
- Melo-Merino, S.M. 2013. Cambios potenciales en la distribución de corales arrecifales (Scleractinia) del Pacífico Oriental y Atlántico Occidental como consecuencia del cambio climático global. Tesis de Maestría (Biología Marina), Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 208 p.
- Muscattine, L. 1990. The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Coral Reefs*. 25:75-87.

- Moffett, A. Shackelford, N., y Sarkar, S. 2007. Malaria in Africa: Species' Niche Models and Relative Risk Maps. PLOS ONE. 2(9): e824.
- Ortiz, J.C., González-Rivero, y Mumby, P. 2013. Can thermally tolerant symbiont improve the future of Caribbean coral reefs? *Global Change Biology*. 19:273-281.
- Pandolfi, J.M., Cannolly, S.R., Marshall, D.J., y Cohen, A.L. 2011. Projecting Coral Reef Futures Under Global Warming and Ocean Acidification. *Science*. 333:418-422.
- Peterson, A.T. 2001. Predicting species' geographic distribution based on ecological niche modeling. *The Condor*. 103:599-605.
- Peterson, A.T. 2003. Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity and consequences. *Global Change Biology*. 9:647-655.
- Peterson, A.T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*. 3:59-72.
- Peterson, A.T., Martinez-Meyer, E., González.Salazar, C., y Hall, P.W. 2004. Modeled climate change effects on distributions of Canadian butterfly species. *Can. J. Zool*. 82: 851-858.
- Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, C., Soberón, J., Buddemeier, R.H., y Stockwell, D.R.B. 2002. Future projections for Mexican fauna under climate change scenarios. *Nature*. 416:626-629
- Peterson, A.T., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Bartley, J., Buddemeier, R.W., y Navarro-Sigüenza, A.G. 2001. Effects of climate change on geographic distributions of mexican Cracidae. *Ecological Modelling*. 144:21-30.
- Peterson, T. A., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y Araujo, M.B. *Ecological Niches and Geographic distributions*. Princeton University Press. USA. 315 pp.

- Phillips S.J., Dudik, M. y Schapire, R.E. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. Proceeding of twenty-first international conference on Machine Learning Banff. Canada. pp. 83-90
- Phillips, S.J. Anderson, R.P. y Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modelling*. 190: 231-259.
- Pinzón, J.H.y LaJeunesse, T.C. 2011. Species delimitation of a common coral reef corals in the genus *Pocillopora* using nucleotide sequence phylogenies, population genetics and symbiosis ecology. *Molecular Ecology*. 20:311-325.
- Post, E. 2013. *Ecology Climate Change, The importance of biotic interactions*. Princeton University Press. 373pp.
- Precht, W. y Aronson, R. 2004. Climate flickers and rang shifts of reef corals. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2(6):307-314.
- Raxworthy, C.J., Martínez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R., Schneider, G.E., Ortega-Huerta, M.A., y Peterson, T.A. 2003. Predicting distribution of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*. 426. 837-841.
- Reiss, H., Cunze, S., Köing, K., Neumann, H., y Kröncke, I. 2011. Species distribution modeling of marine benthos: a North see case study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 442:71-86.
- Rowan, R. y Powers, D.A. 1992. Ribosomal RNA sequences and the diversity of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *Proc. Natl. Acad.Scie.* 89:3639-3543.
- Rowan, R. 2004. Coral bleaching: Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature* 430:742.
- Rowan, R. y Powers D.A. 1991. Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *Marine Ecology Progress Series*. 71:65-73.
- Rowan, R., Knowlton, N., Baker, A., y Jara, J. 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature*. 388: 265-269.
- Salomon, S., D. Qin, M. Manning, R.B. Alley, T. Berntsen, N.L. Bindoff, Z. Chen, A. Chidthaisong, J.M. Gregory, G.C. Hegerl, M. Heimann, B. Hewitson, B.J.

- Hoskins, F. Joos, J. Jouzel, V. Kattsov, U. Lohmann, T. Matsuno, M. Molina, N. Nicholls, J. Overpeck, G. Raga, V. Ramaswamy, J. Ren, M. Rusticucci, R. Somerville, T.F. Stocker, P. Whetton, R.A. Wood y D. Wratt, 2007: Resumen Técnico. En: Cambios Climáticos 2007: Base Física de la Ciencia. Aportes del Grupo de Trabajo I al Cuarto Informe de Evaluación del Panel Intergubernamental sobre Cambios Climáticos [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor y H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, NY, Estados Unidos
- Sampayo, E.M. Franceschinis, L., Hoegh-Guldberg, O., y Dove, S. 2007. Niche partitioning of closely related symbiotic dinoflagellates. *Molecular ecology*. 16: 3721-3733.
- Silverstein, R.N., Correa, A.M.S. y Baker, A.C. 2012. Specificity is rarely absolute in coral algal symbiosis: implications for coral response to climate change. *Proceeding of the Royal Society*. 279: 2609-2618.
- Soberón J, y Peterson T.A. 2005. Interpretation of Models of fundamental ecological niches and species distribution areas. *Biodiversity informatics*. 2:1-10
- Soberón, J. y Nakamura, M. 2009. Niche and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *PNAS*. 106(2): 19644-19650.
- Soberón, J.M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecogeography*. 33: 159-167.
- Stat, M., Loh, W.K.W, LaJeunesse, T.C., Hoegh-Guldberg, O., y Carter, D.A. Stability of coral-endosymbiont associations during and after a thermal stress event in southern Great Barrier Reef. *Coral Reef*. 28(3):709-713.
- Stat, M., Morris, E., y Gates, R.D. 2008. Functional diversity in coral dinoflagellate symbiosis. *PNAS*. 105(27):9256-9261.
- Stat, M., Carter, D., y Hoegh-Guldberg. 2006. The evolutionary history of *Symbiodinium* and scleractinian host Symbiosis, diversity and the effect of climate change. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 8:23-43.

- Swets, R. 1988. Measuring de Accuracy of Diagnostic Systems. *Science*. 240 (4857):1285-1293.
- Thompson, D.M. y van Woesik, R. 2009. Corals scape bleaching in regions that recently and historically experienced frequent thermal stress. *Proc. R. Soc. B*. 276:2893-2901.
- Thornill, D.J., Lewis, A. M., Wham, D.C., y LaJeunesse, TC. 2013. Host specialist linages dominate the adaptative radiation of reef coral endosymbionts. *Evolution*. 68(2):252-367.
- Thuiller, W., Lavoreal, S. Araújo, M, Sykes, M.T., y Prentice, I.C. 2005. Climate Change threats to plant divesity in Europe. *PNAS*. 102(23): 8245-8250.
- van Hooidek, R., Mayanard, J.A., Manzello, D., y Planes, S. 2014. Opposite latitudinal gradients in projected ocean acidification and bleaching impacts of coral reefs. *Global Change Biology*. 20:103-112.
- Veron, J.E.N., Hoegh-Guldberg, O., Lenton, T.M., Lough, J.M., Obura, D.O., Pearce-Kelly, P., Sheppard, C.R.C, Spalding, M., Stafford-Smith,M.G., y Rogers, A. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*. 58:1428-1436.
- Warren, D.L., y Seifert, S. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and performance of model selection criteria. *Ecological Applications*. 21(2): 335-342.
- Wilkinson, C., 2004. Executive summary. En: Wilkinson, C. (Ed.), *Status of Coral Reefs of the World*, Australian Institute of Marine Science, Townsville, Australia,vol. 1. pp. 7–66.
- Yamano, H., Sugihara, K., y Nomura, K. 2011. Rapid poleward expansion of tropical reef corals in response to rising sea surface temperatures. *Geophysical Research Letters*. 38: L04601

Anexo I:

Probabilidad de ocurrencia y nicho ecológico

Océano Atlántico

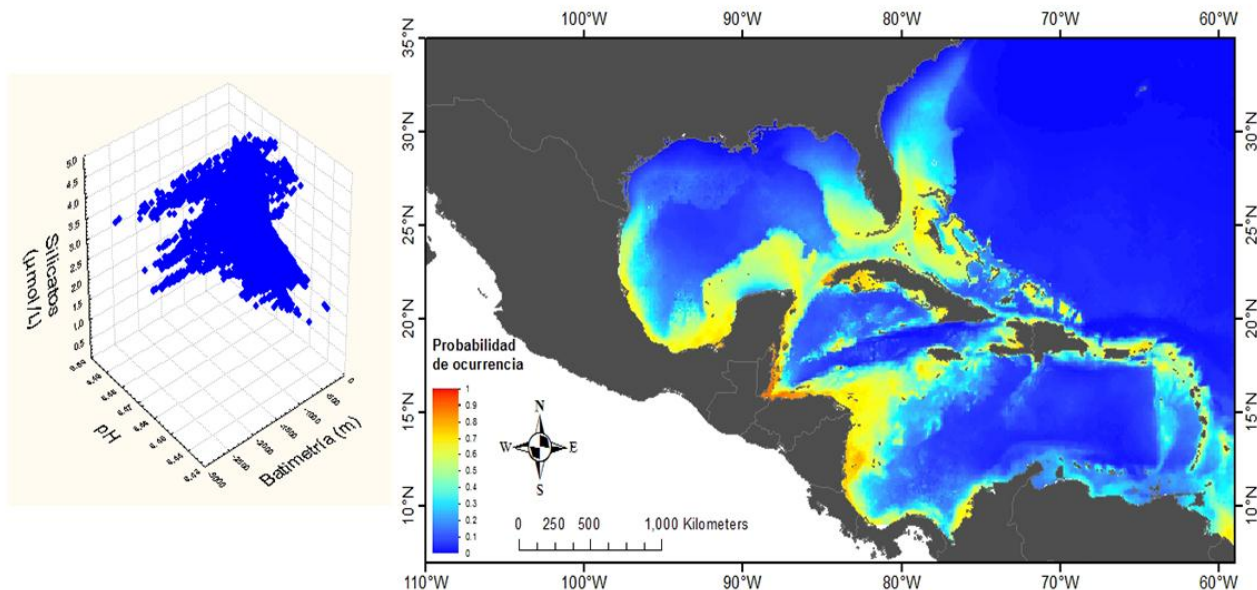


Figura 1.1: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium A3* en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

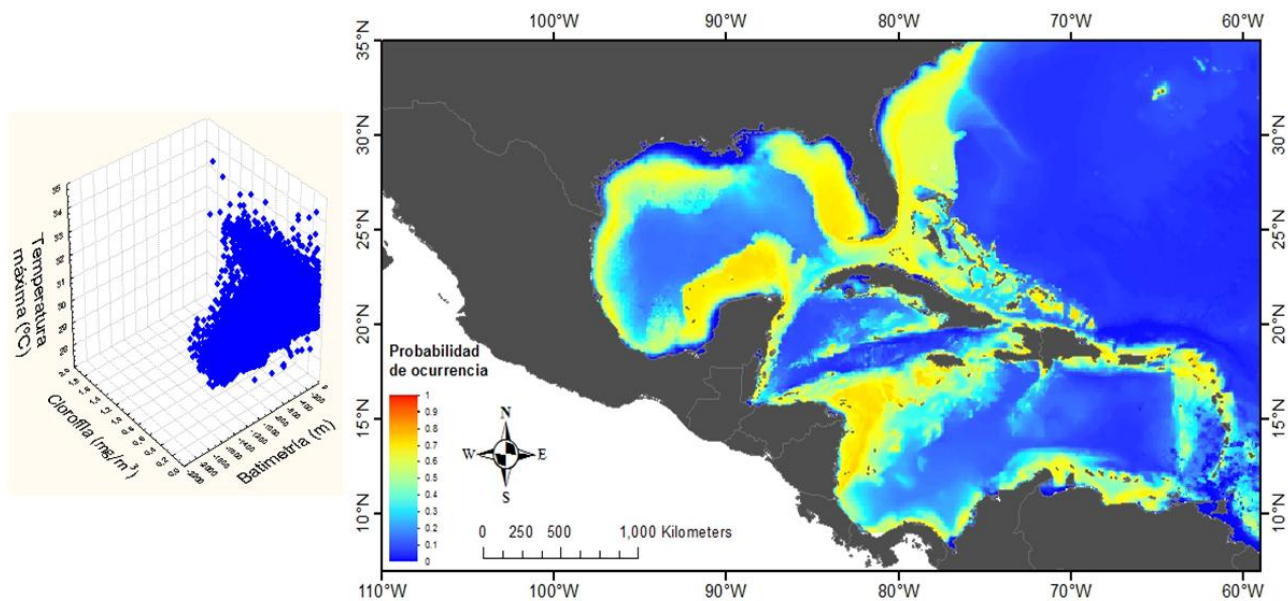


Figura 1.2: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium A4* en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

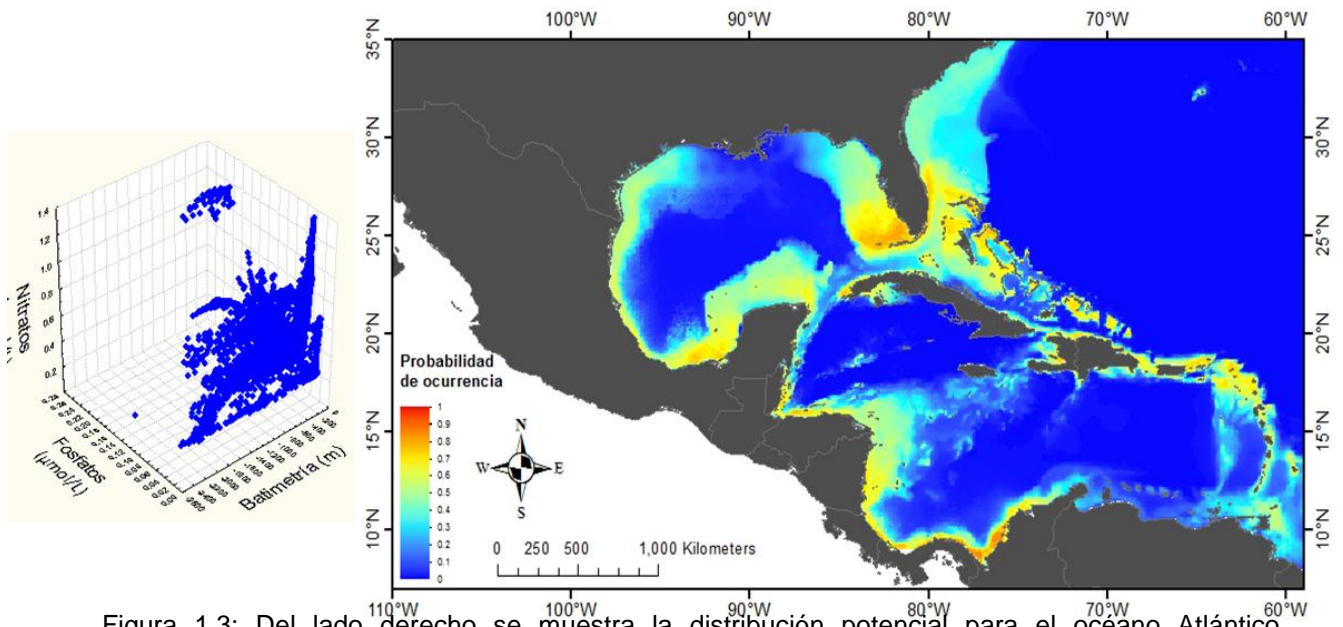


Figura 1.3: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* B1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

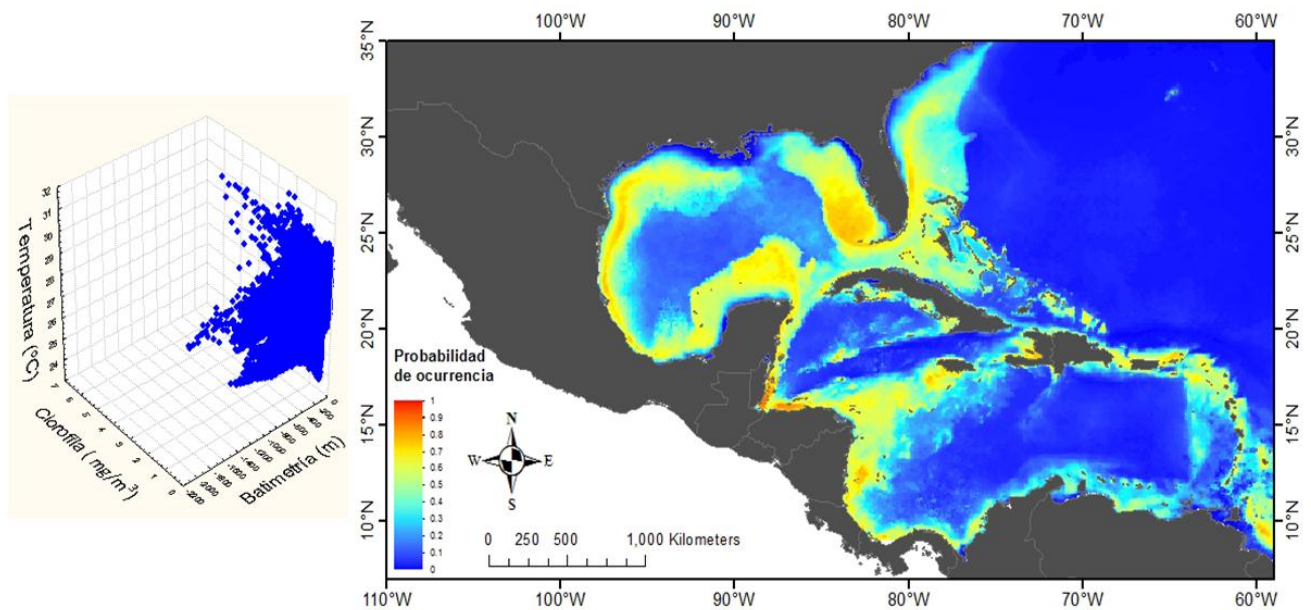


Figura 1.4: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* B5 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

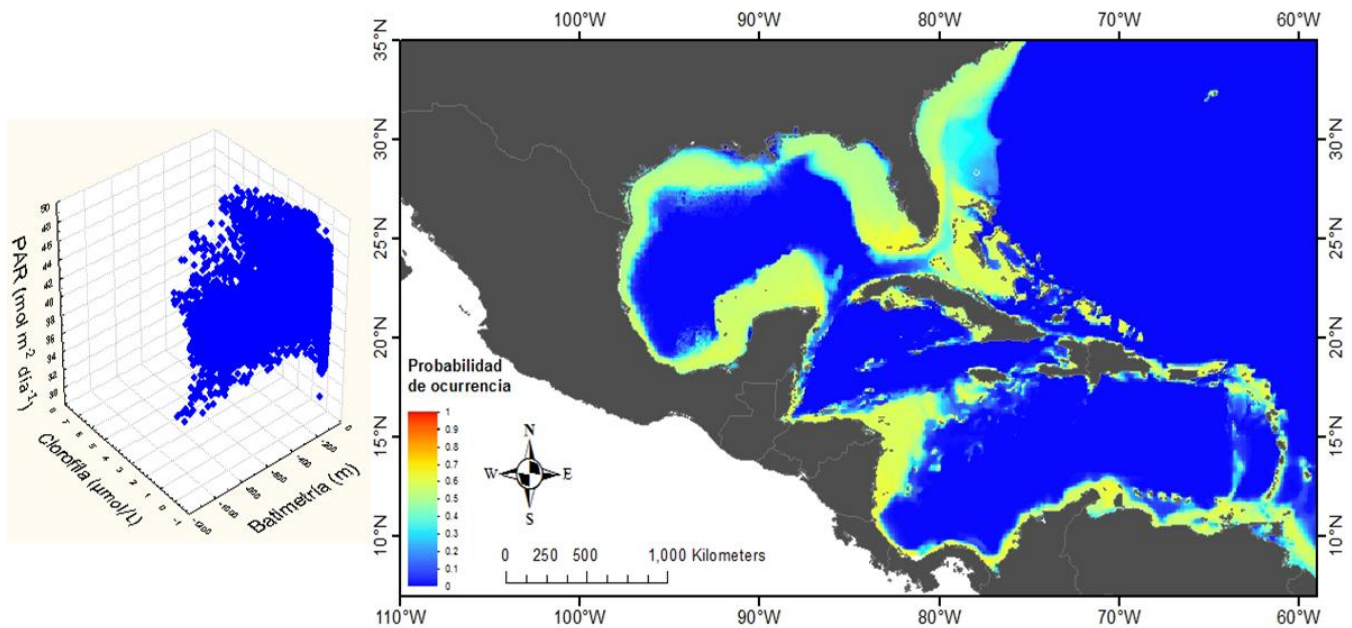


Figura 1.5: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* B7 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

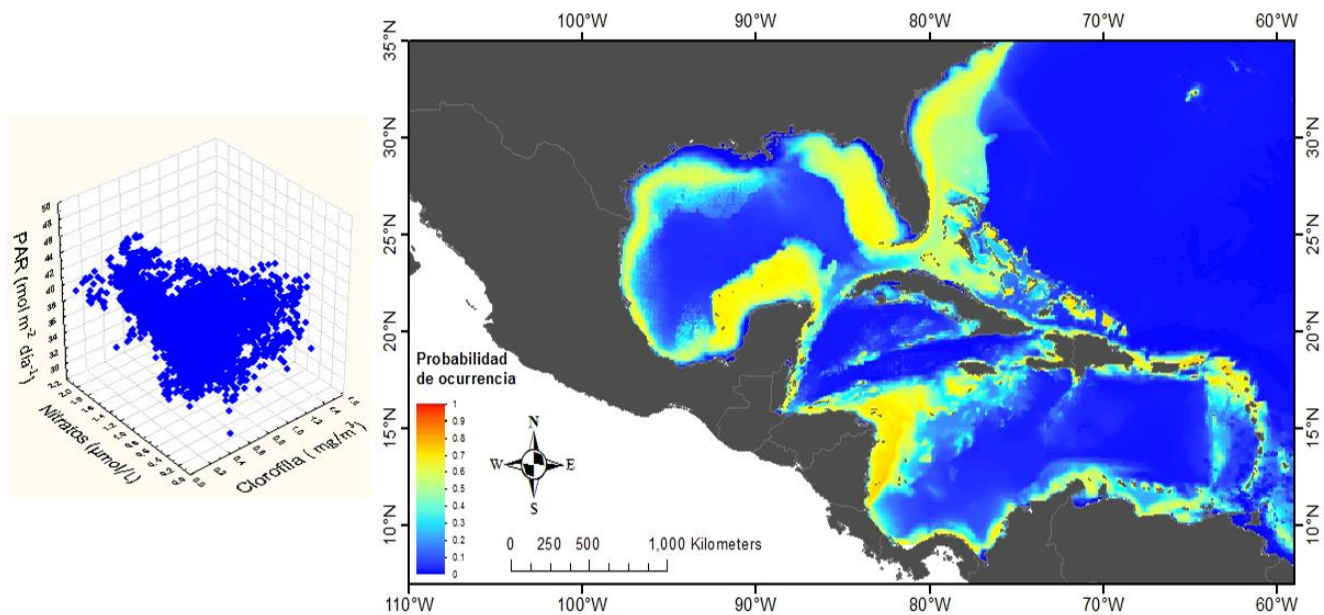


Figura 1.6: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* C1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

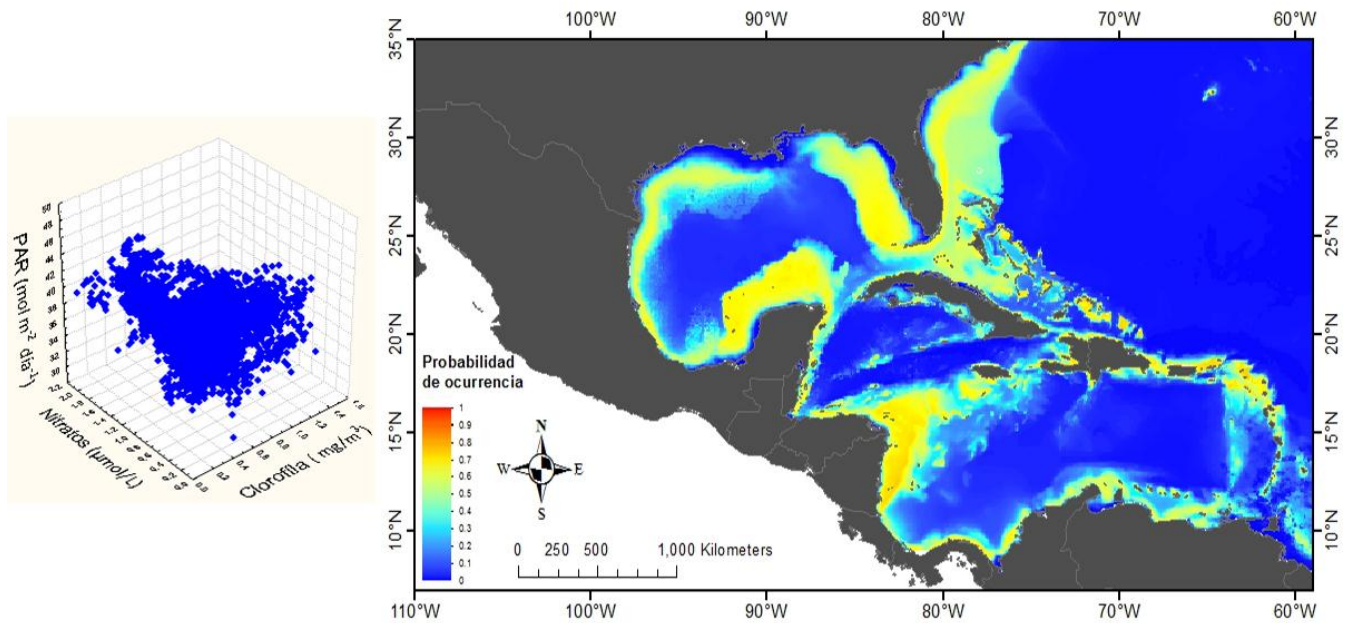


Figura 1.7: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium C3* en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

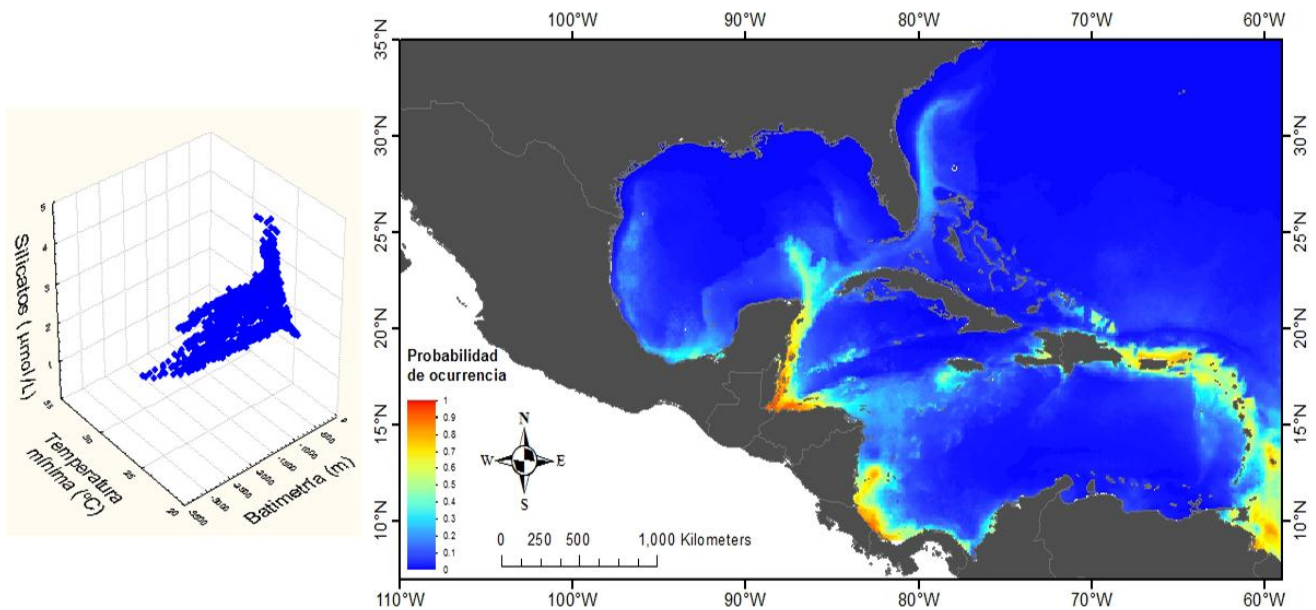


Figura 1.8: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium C7* en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.

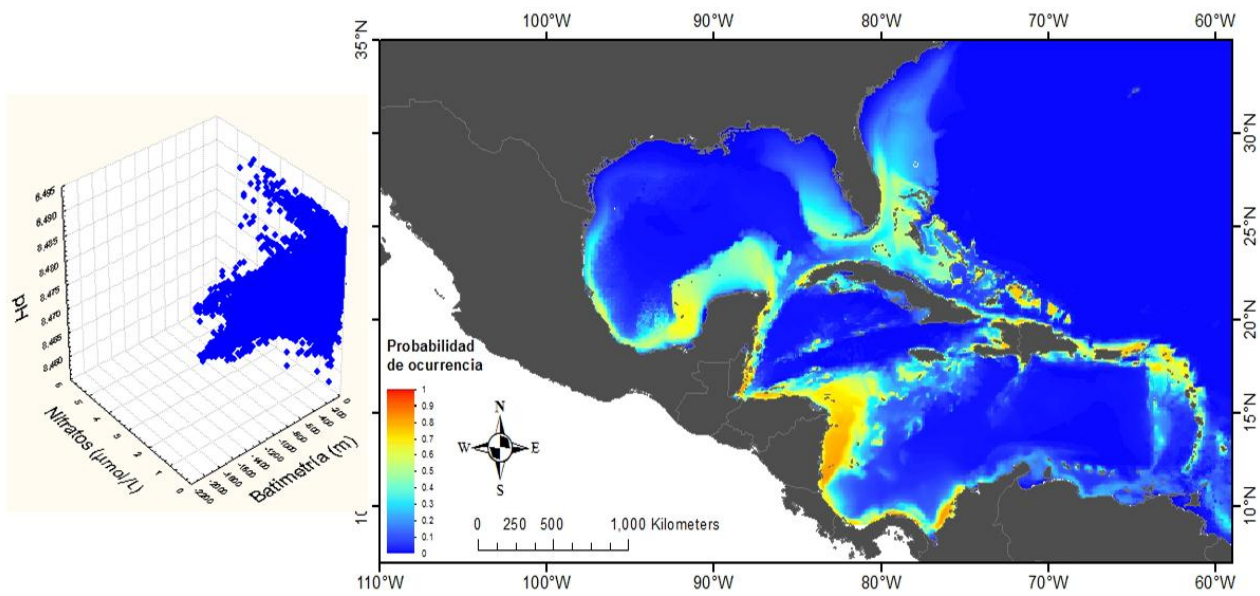


Figura 1.9: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* C11 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

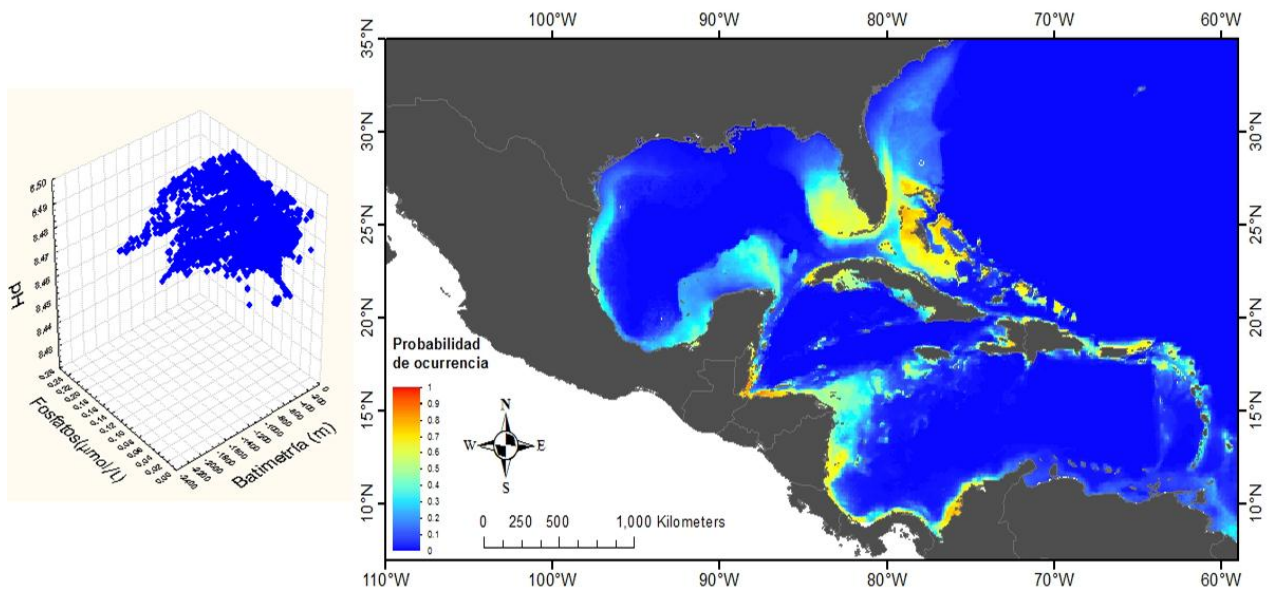


Figura 1.10: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* D1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

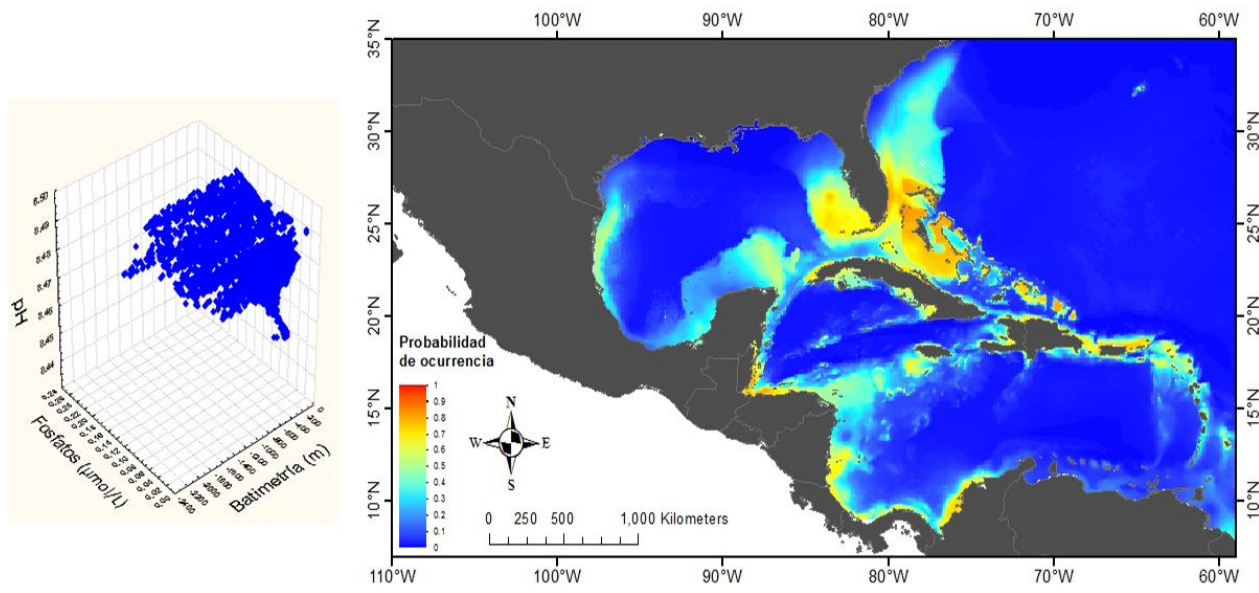


Figura 1.11: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Atlántico *Symbiodinium* D1a en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

Océano Pacífico

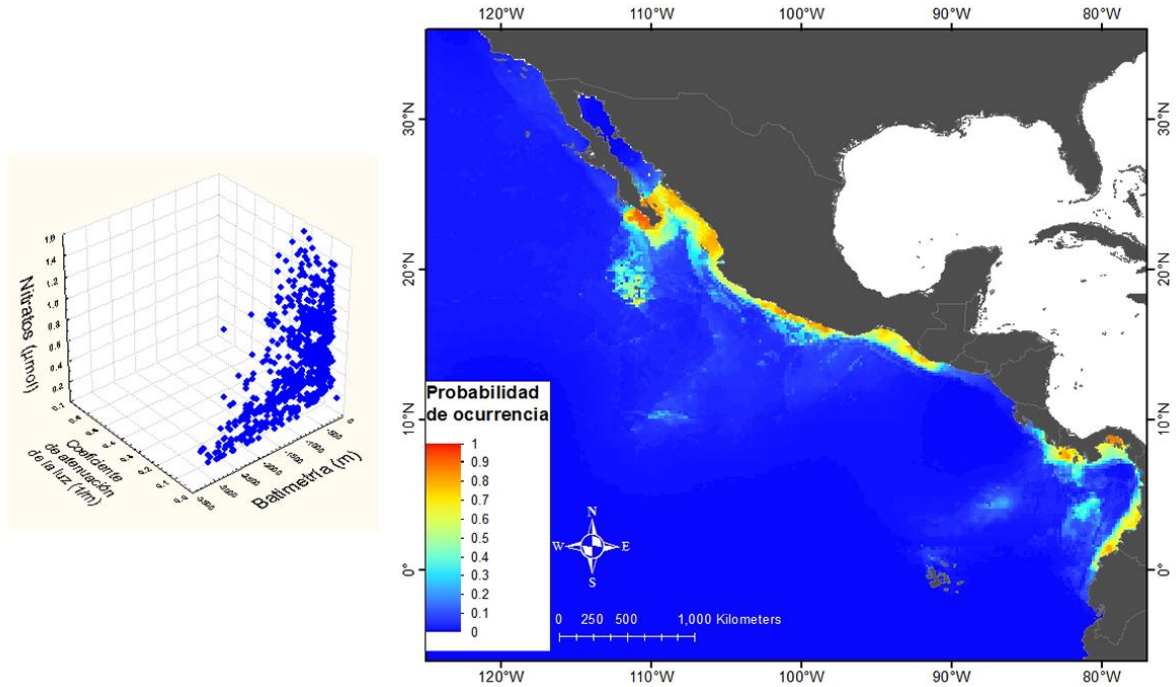


Figura 1.12: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico *Symbiodinium* C1 en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo.

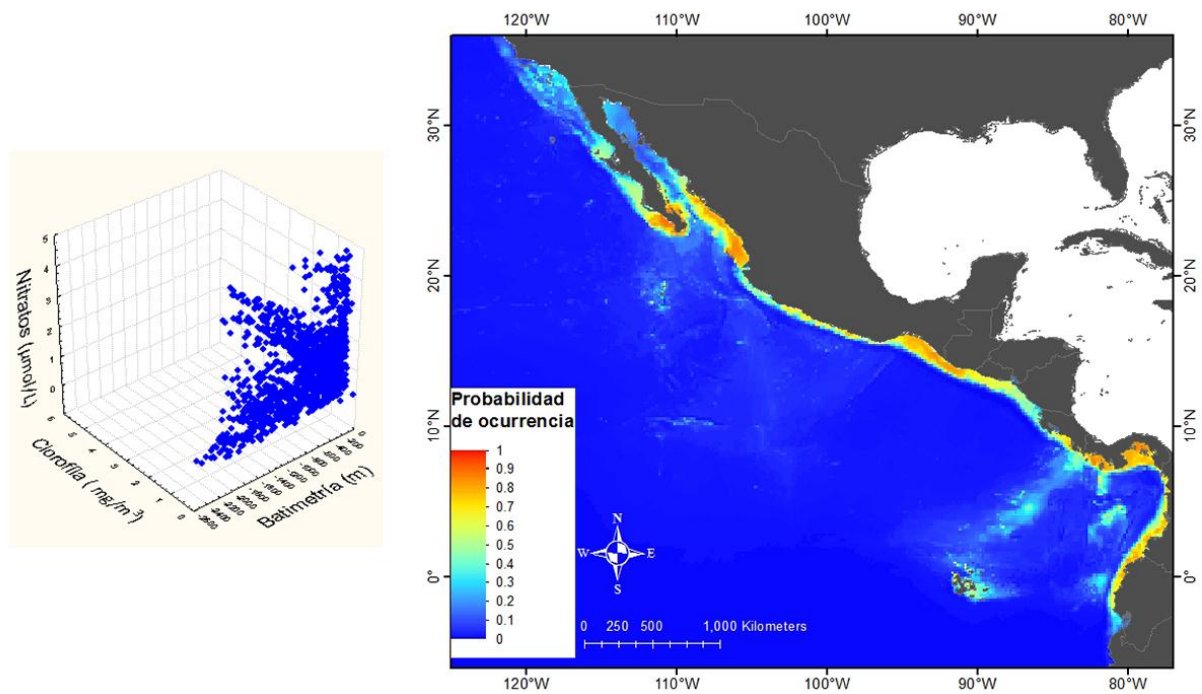


Figura 1.13: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico *Symbiodinium* C1b en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

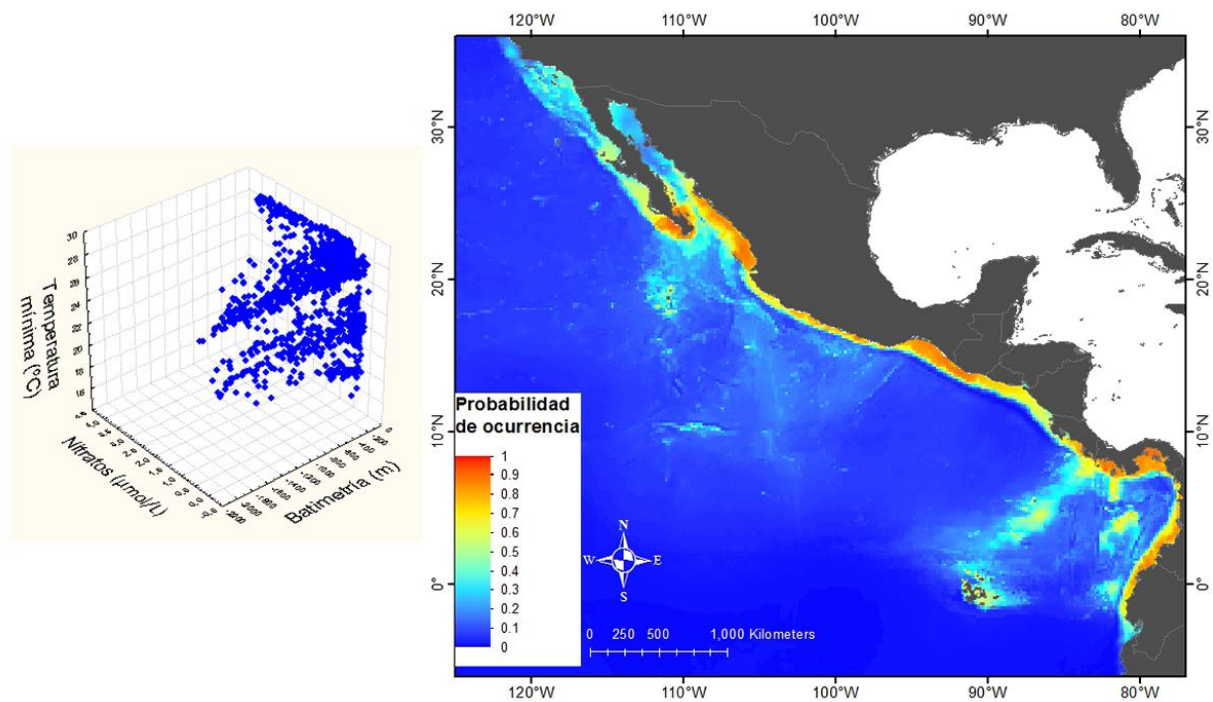


Figura 1.14: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico *Symbiodinium* C1c en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

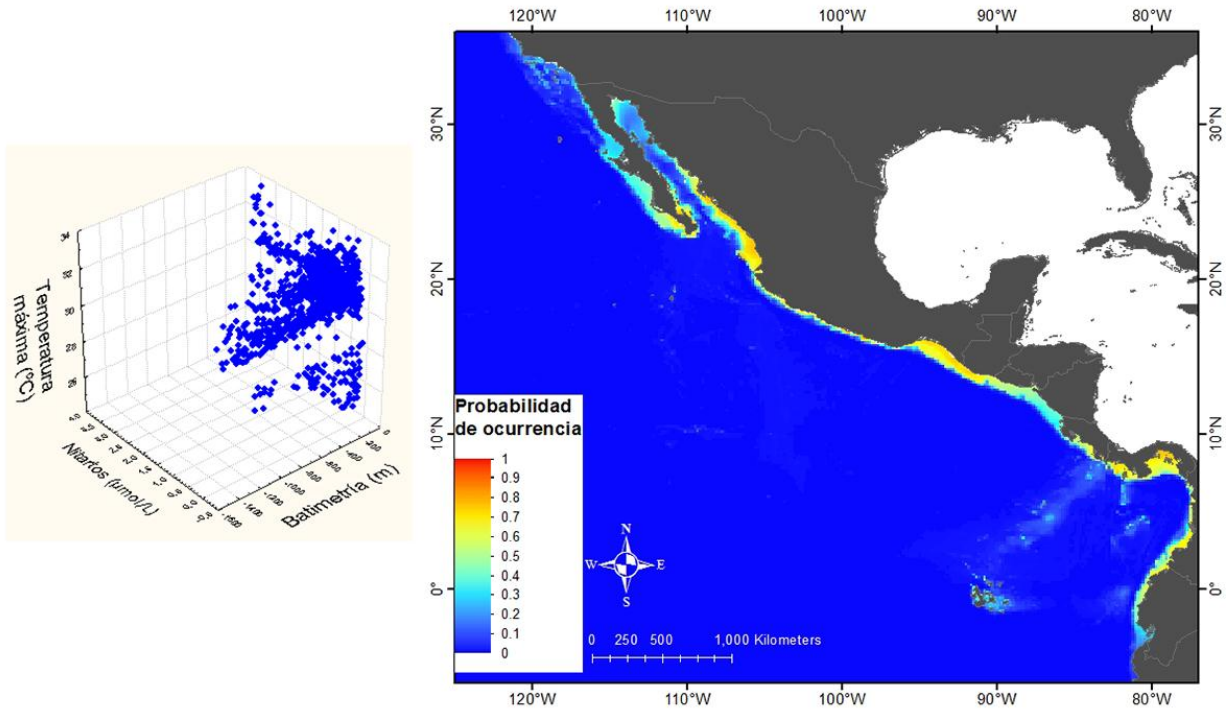


Figura 1.15: Del lado derecho se muestra la distribución potencial para el océano Pacífico *Symbiodinium D1* en el espacio geográfico. En el lado izquierdo se cuenta muestra el nicho ecológico ocupado de acuerdo a las variables que más contribuyeron al modelo

Anexo II:

Comparación de las probabilidades de ocurrencia para cada subclado para los modelos Lineal, A1b, A2 y B1 en los años 2030 y 2050.

Océano Atlántico

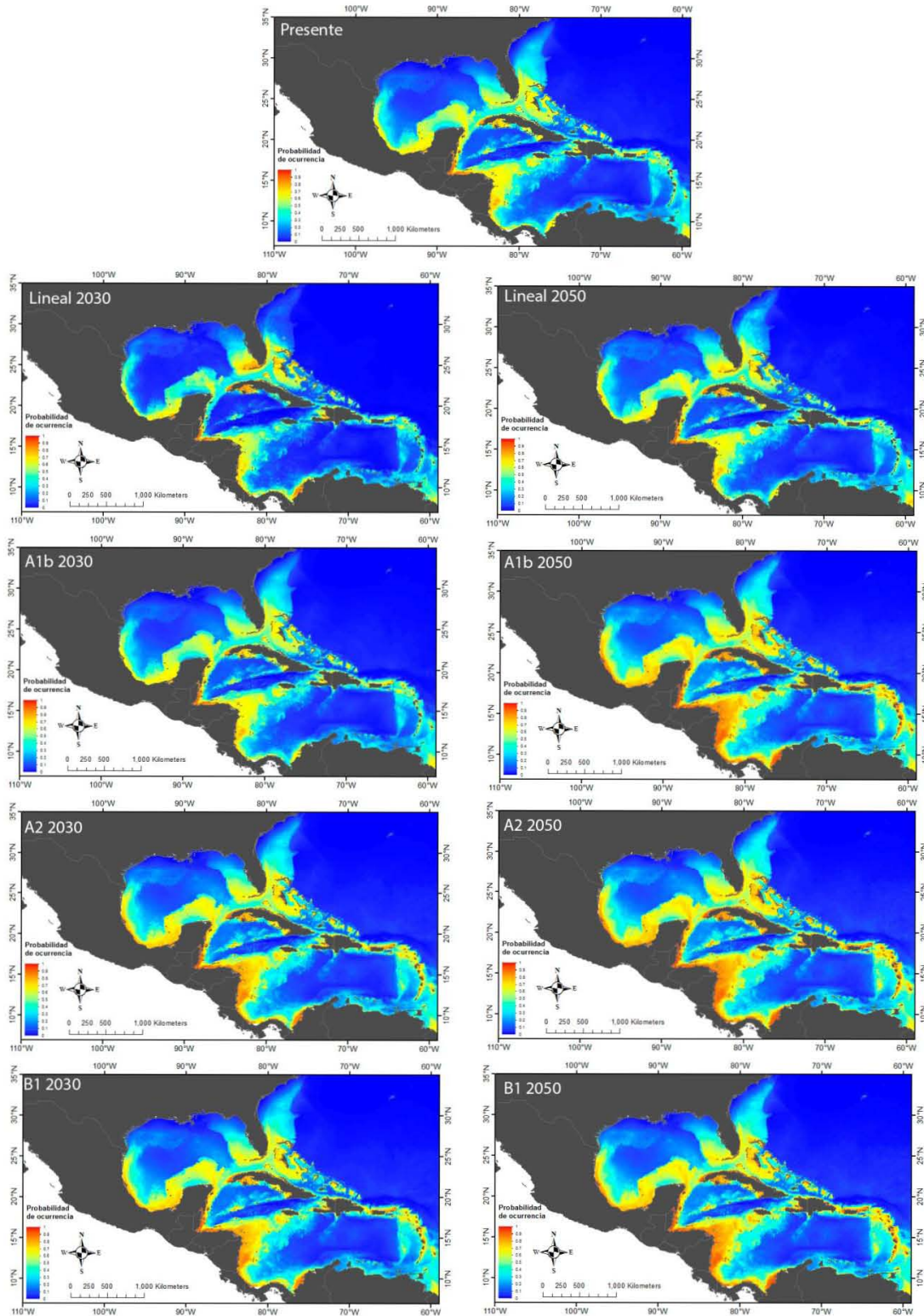


Figura 2.1: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium A3* en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

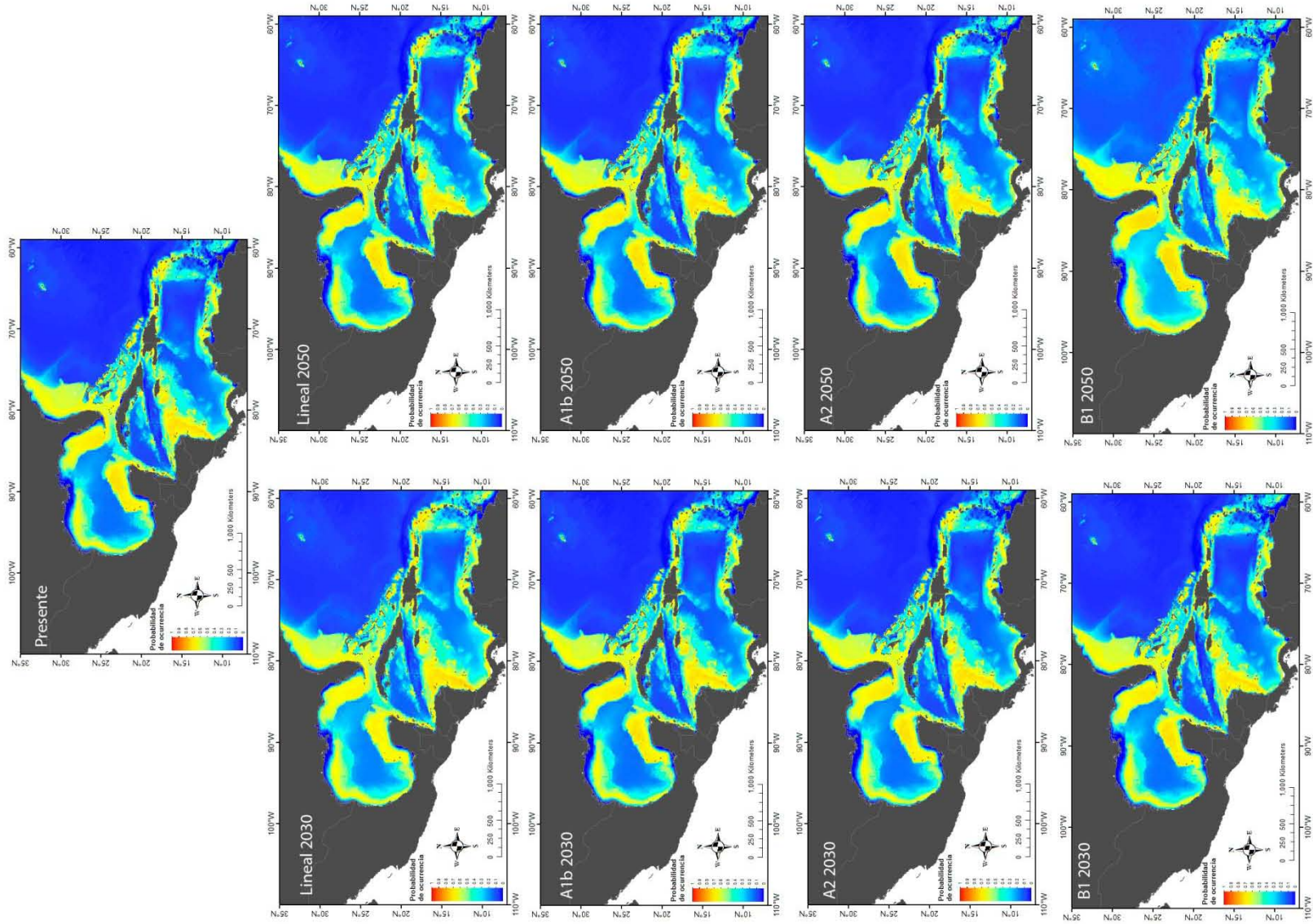


Figura 2.2: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* A4 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

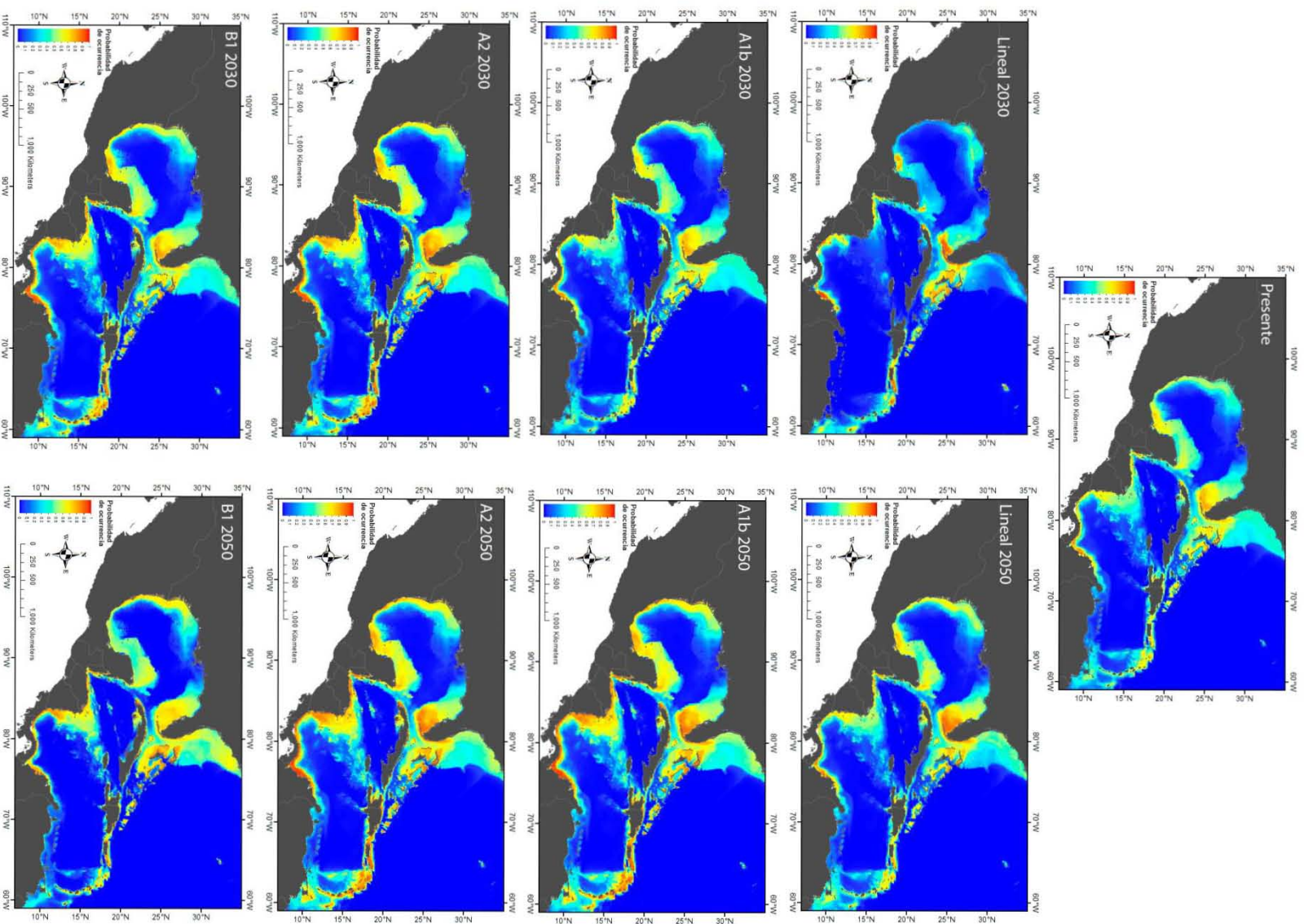


Figura 2.3: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* B1 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

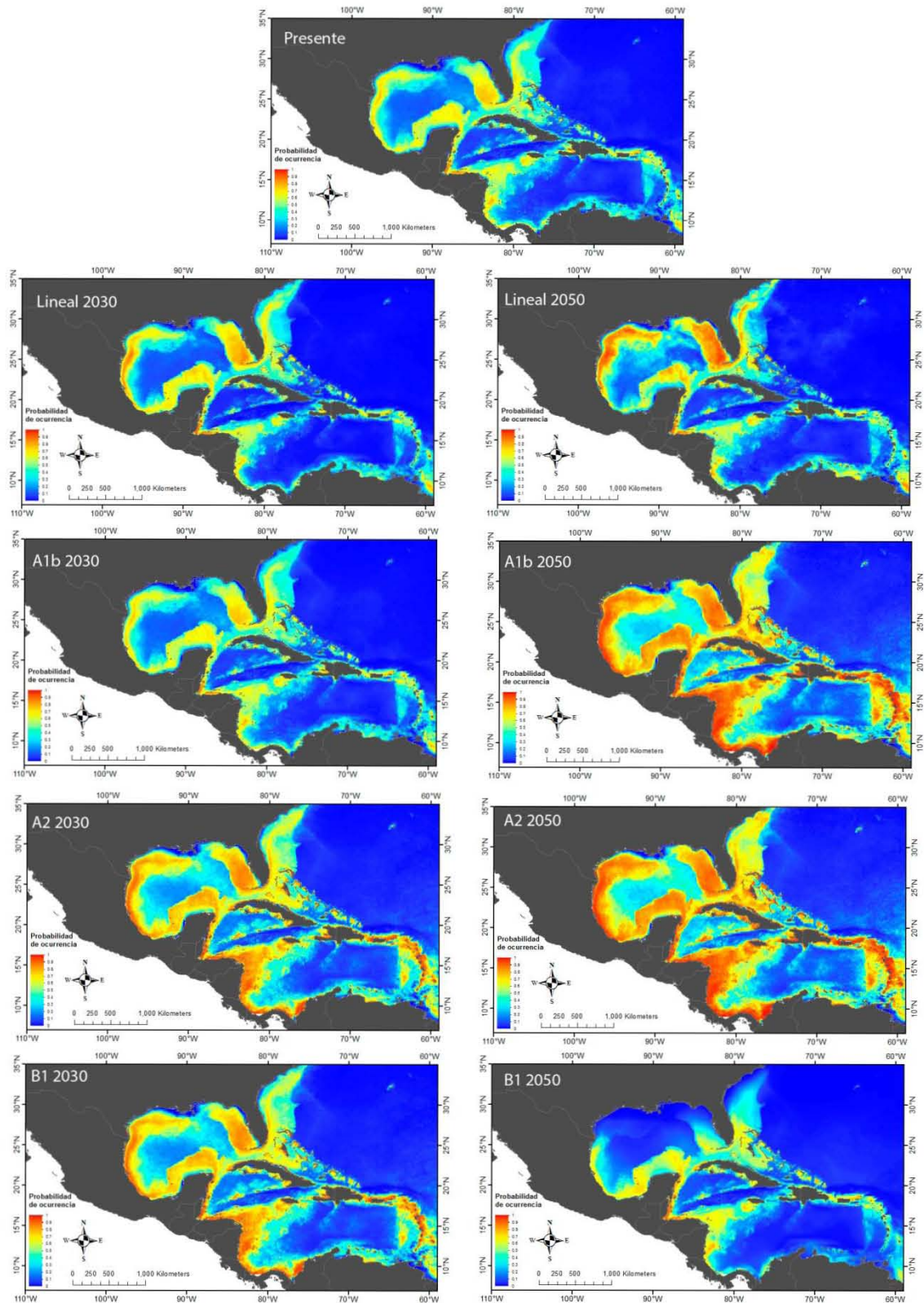


Figura 2.4: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* B5 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

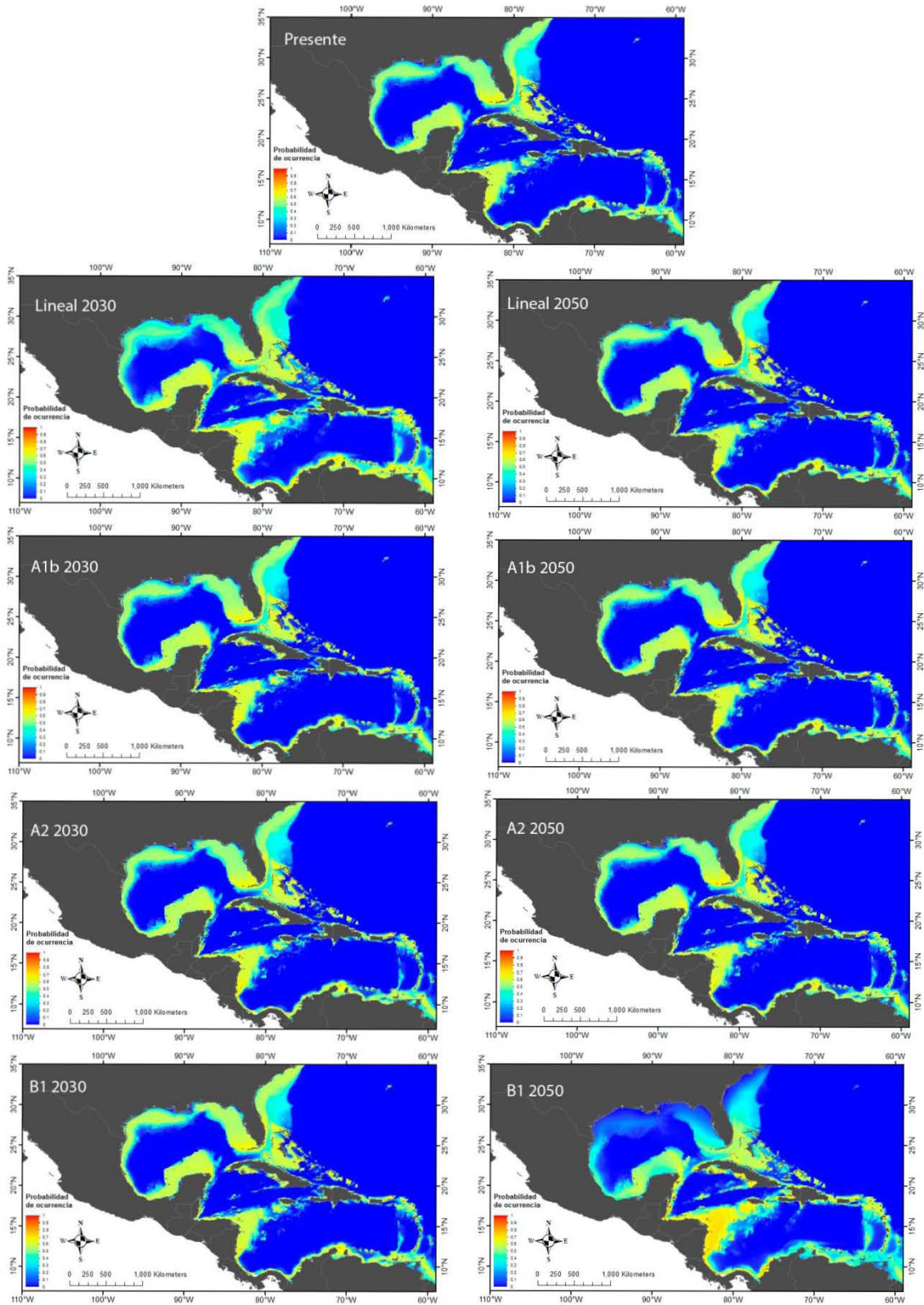


Figura 2.5: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* B7 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

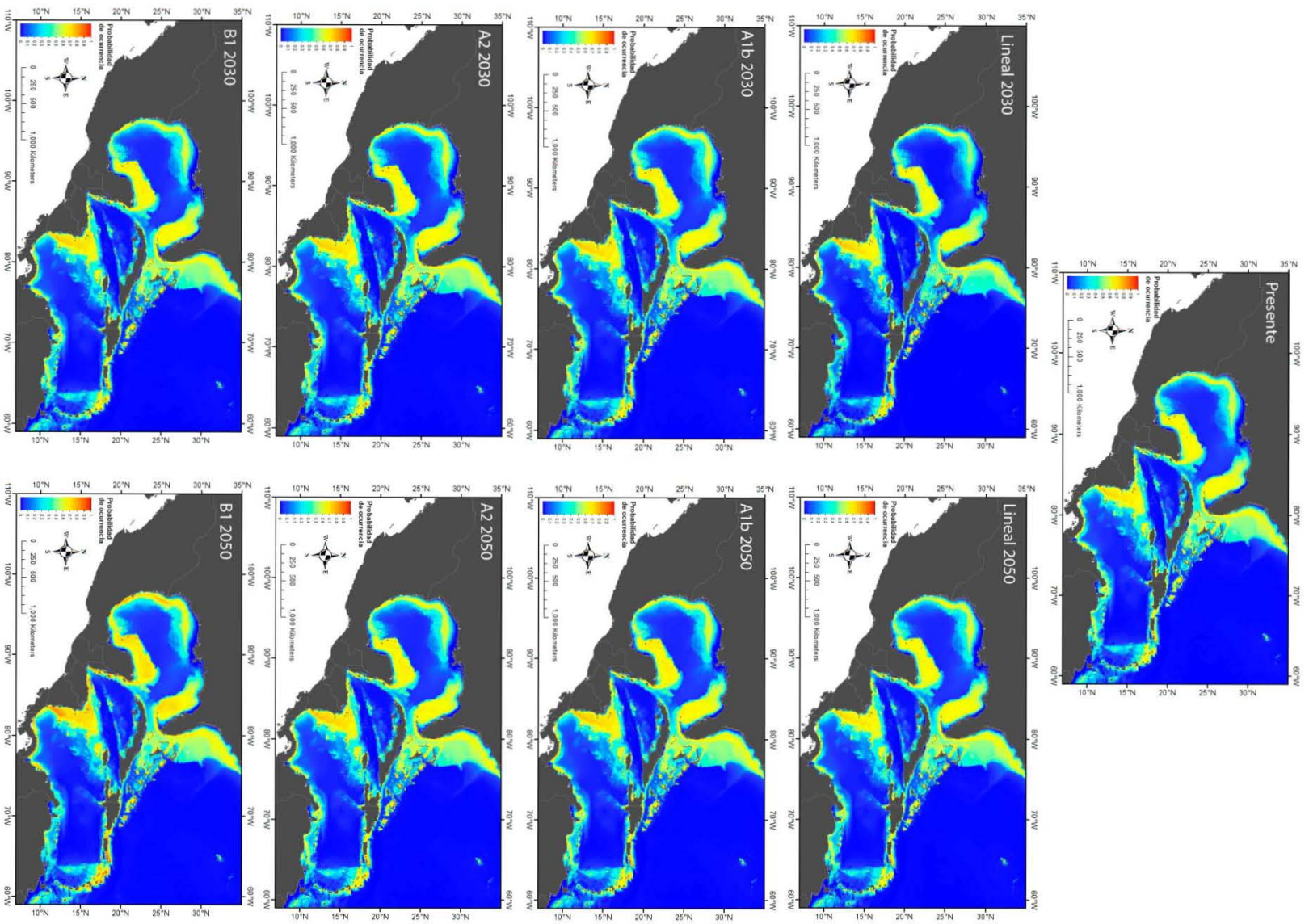


Figura 2.6: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium C1* en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

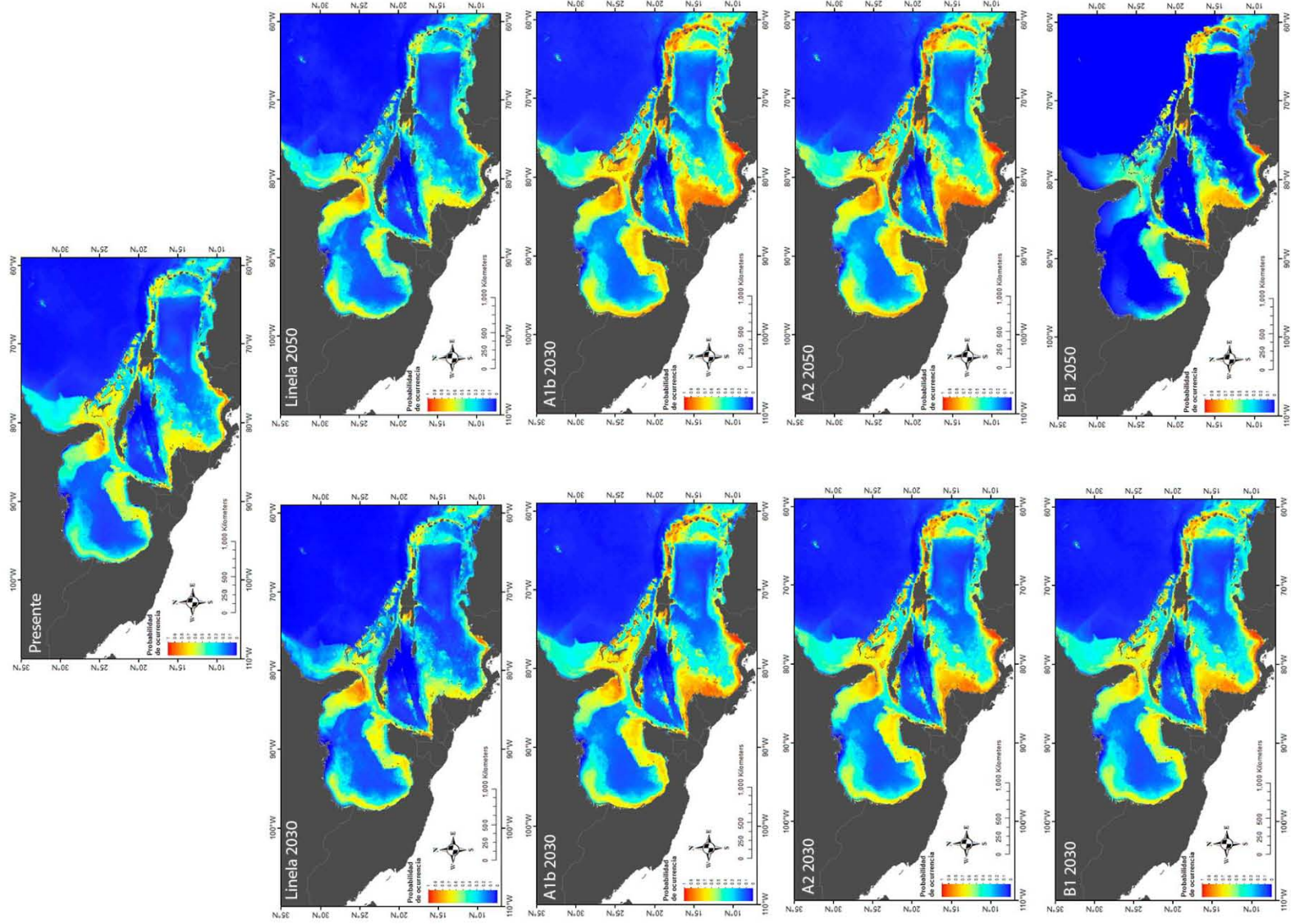


Figura 2.7: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium C3* en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

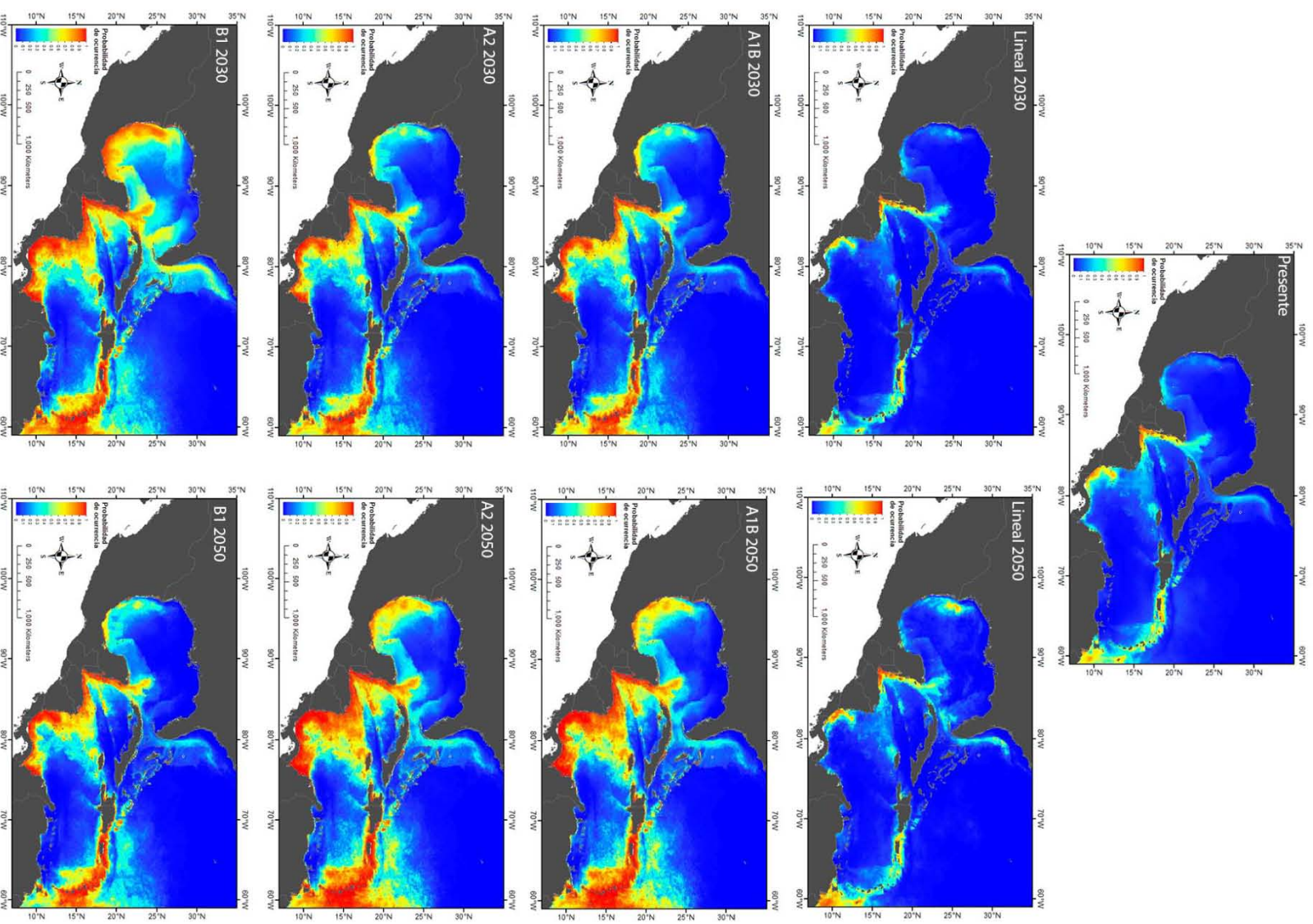


Figura 2.8: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* C7 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

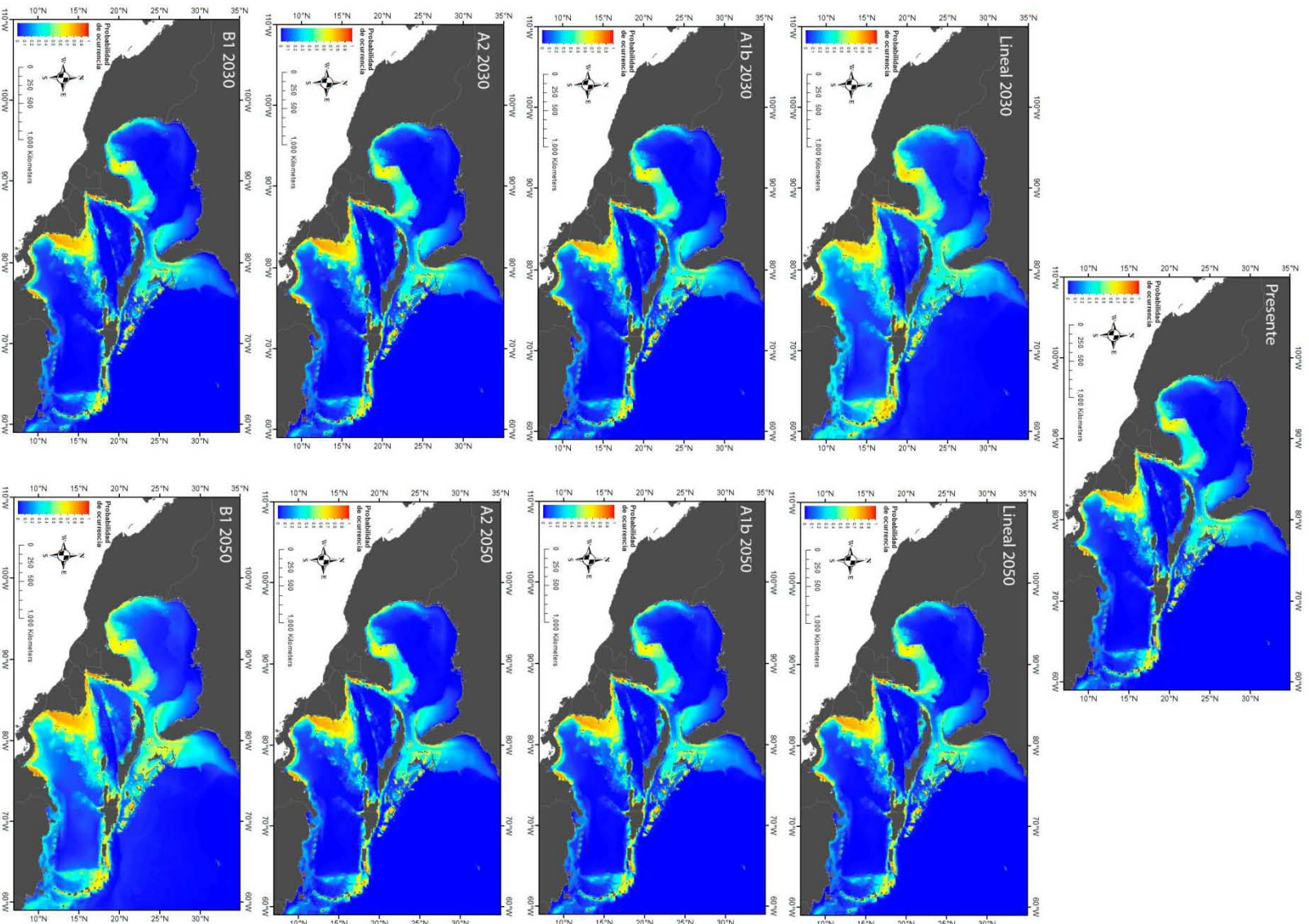


Figura 2.9: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* C11 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

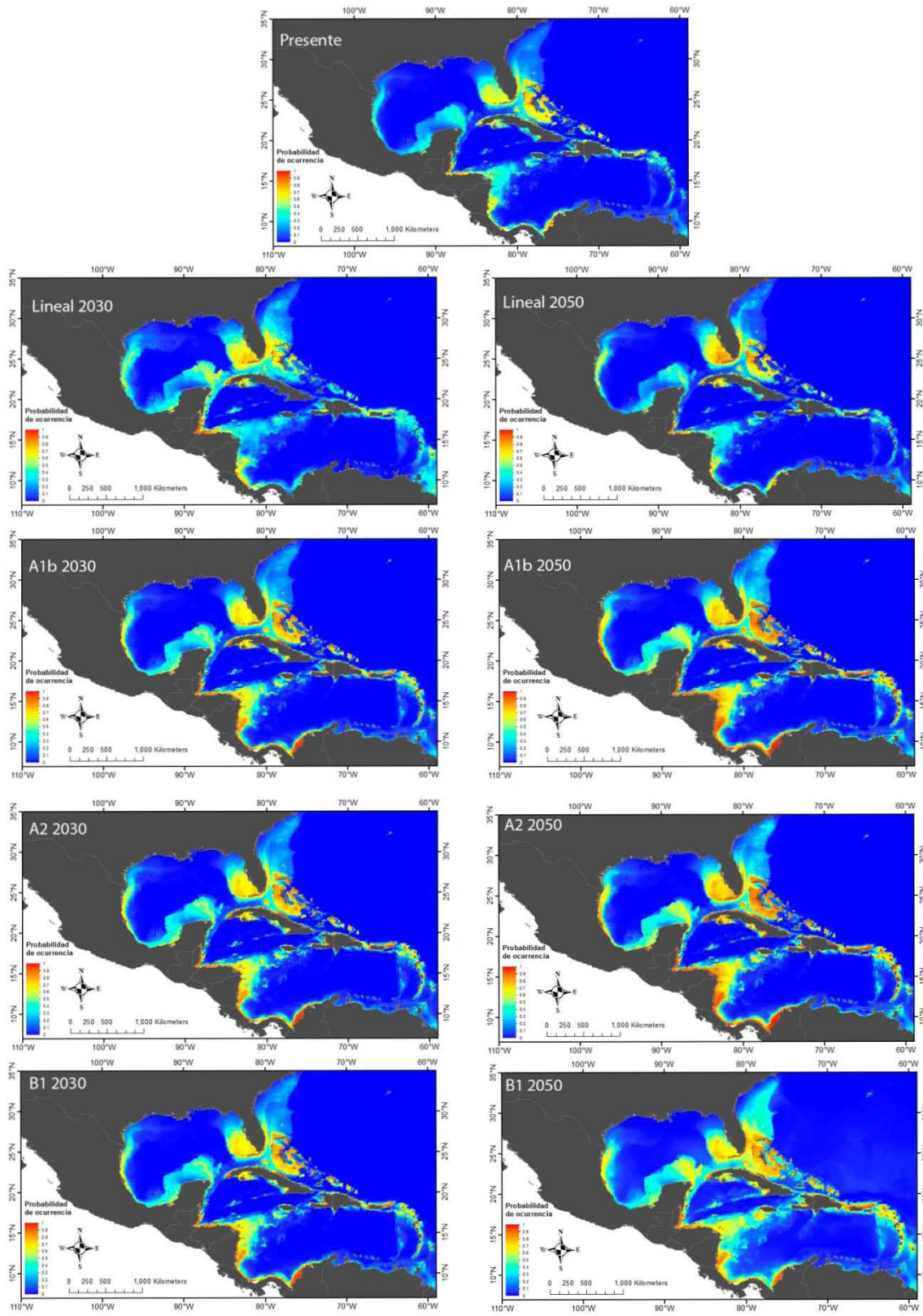


Figura 2.10: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* D1 en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

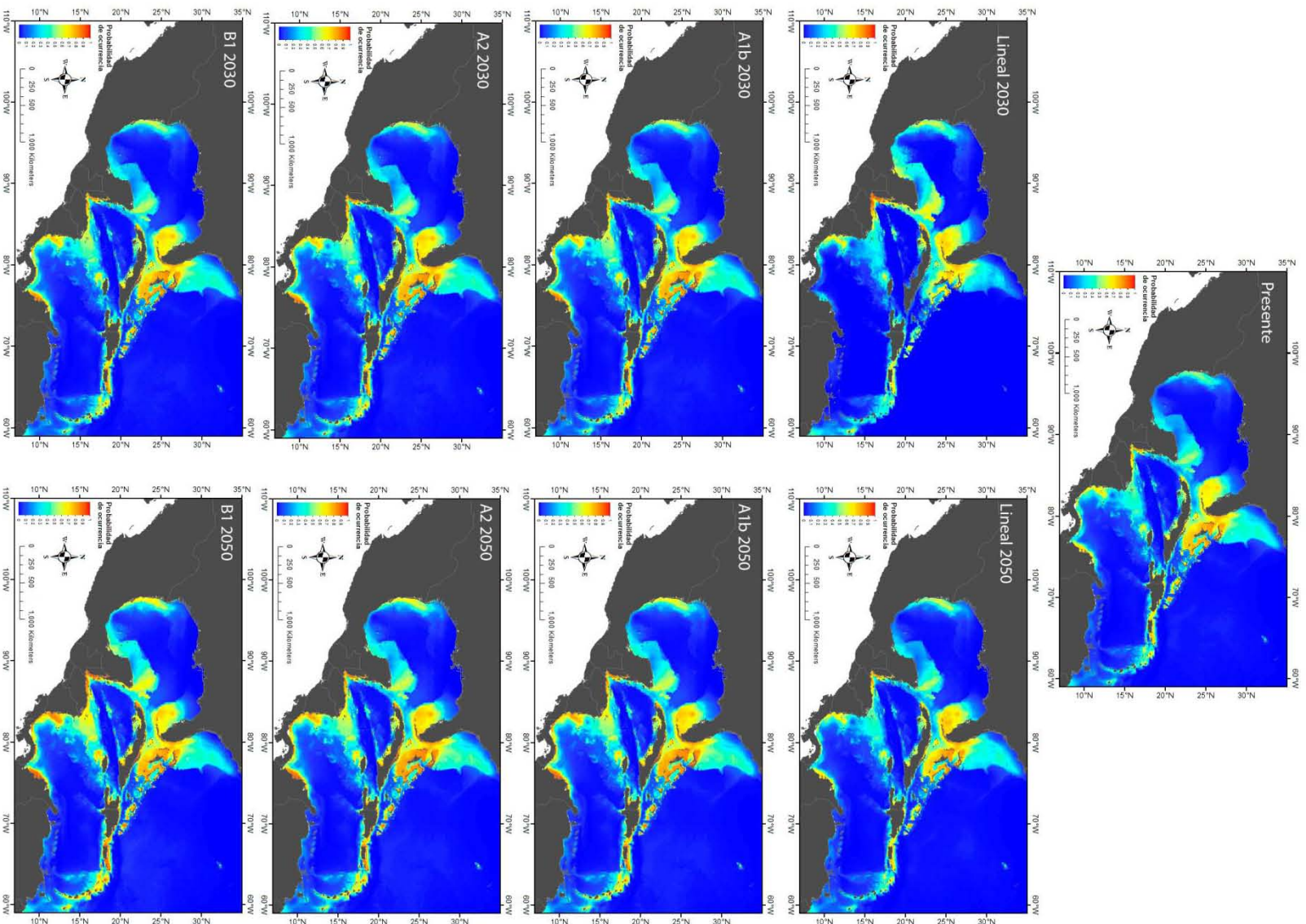


Figura 2.11: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* D1a en el océano Atlántico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

Océano Pacífico

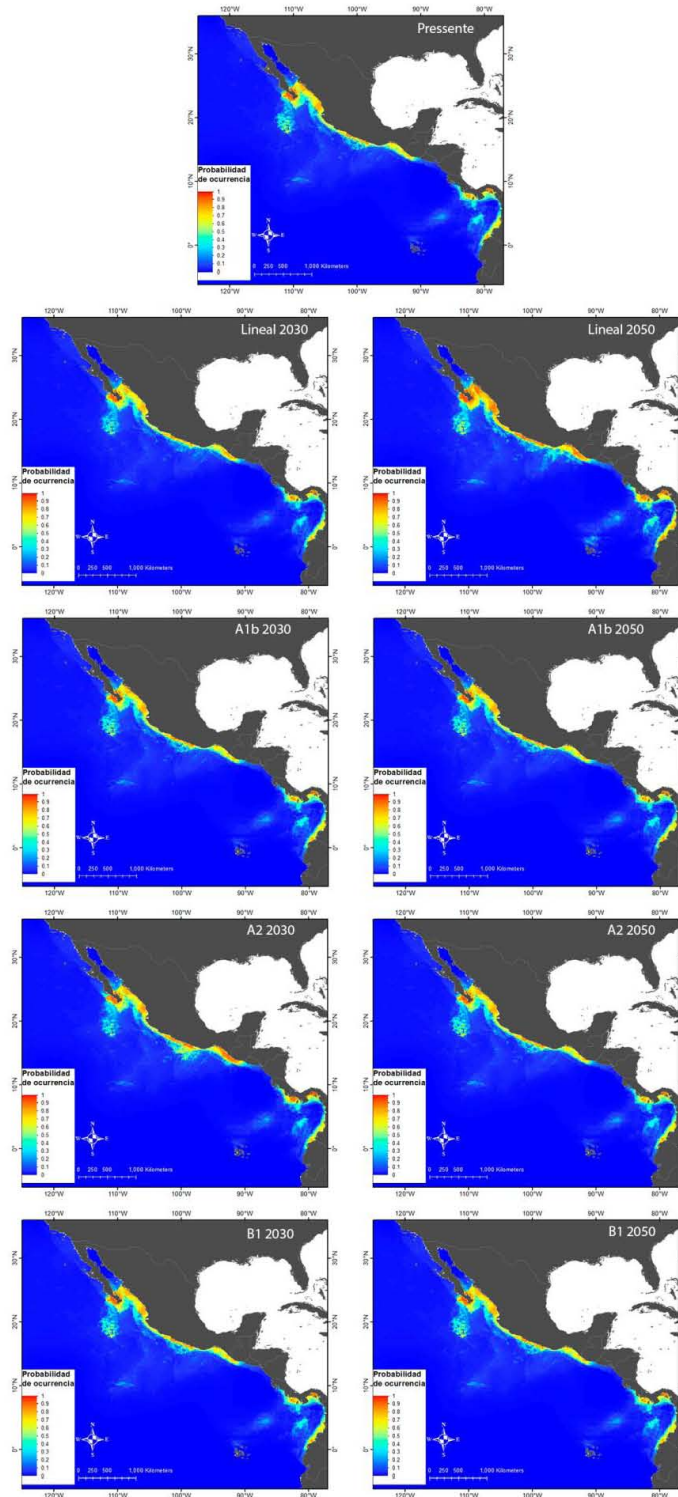


Figura 2.12: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* C1 en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

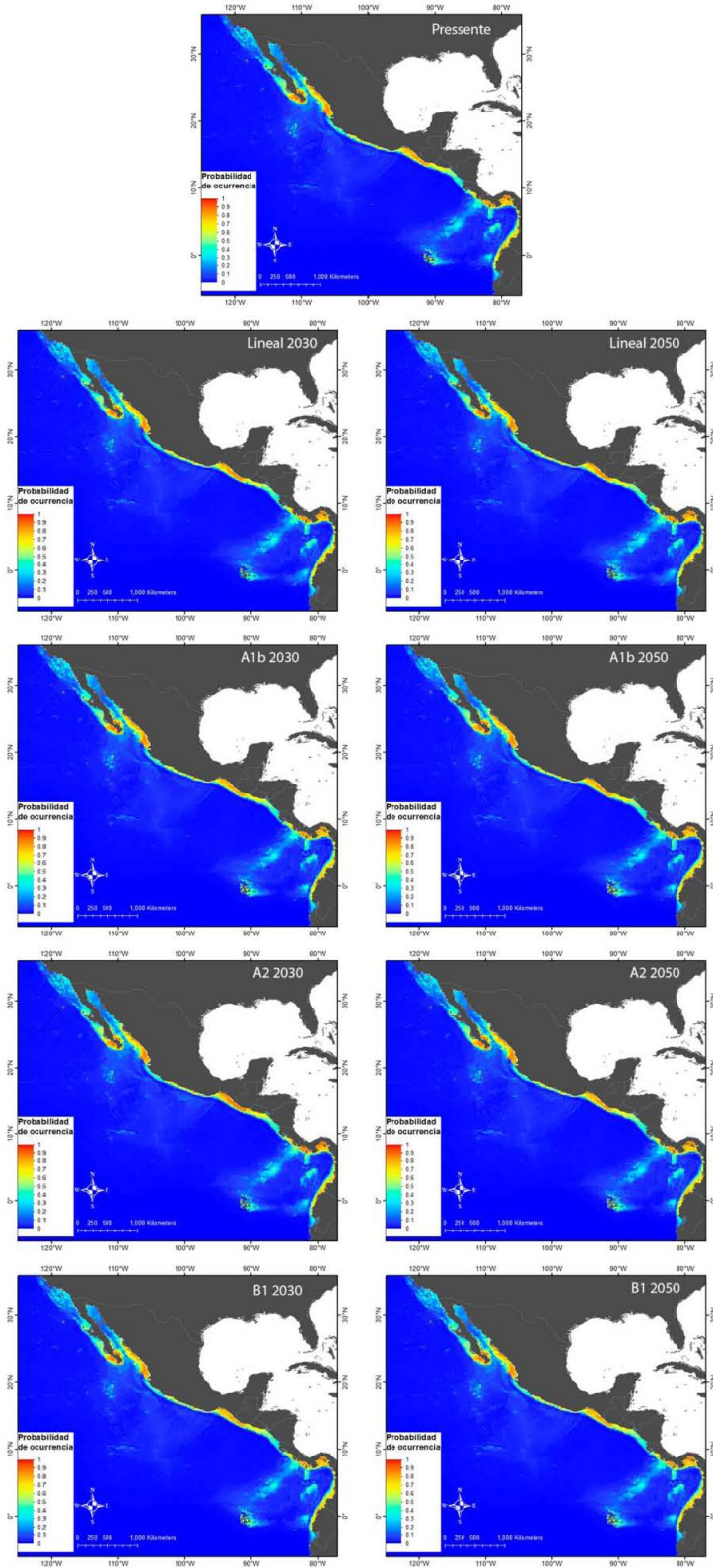


Figura 2.13: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* C1b en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

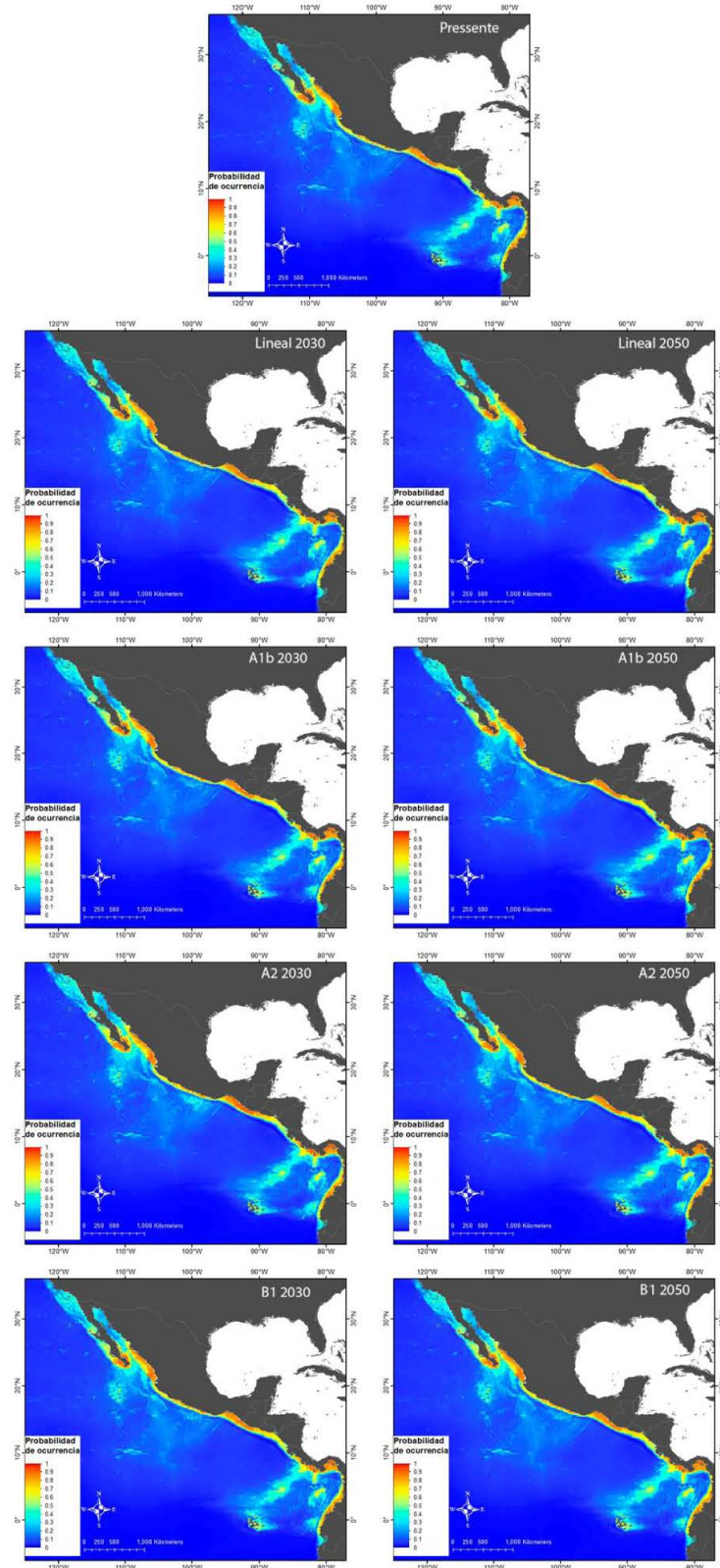


Figura 2.14: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* C1c en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

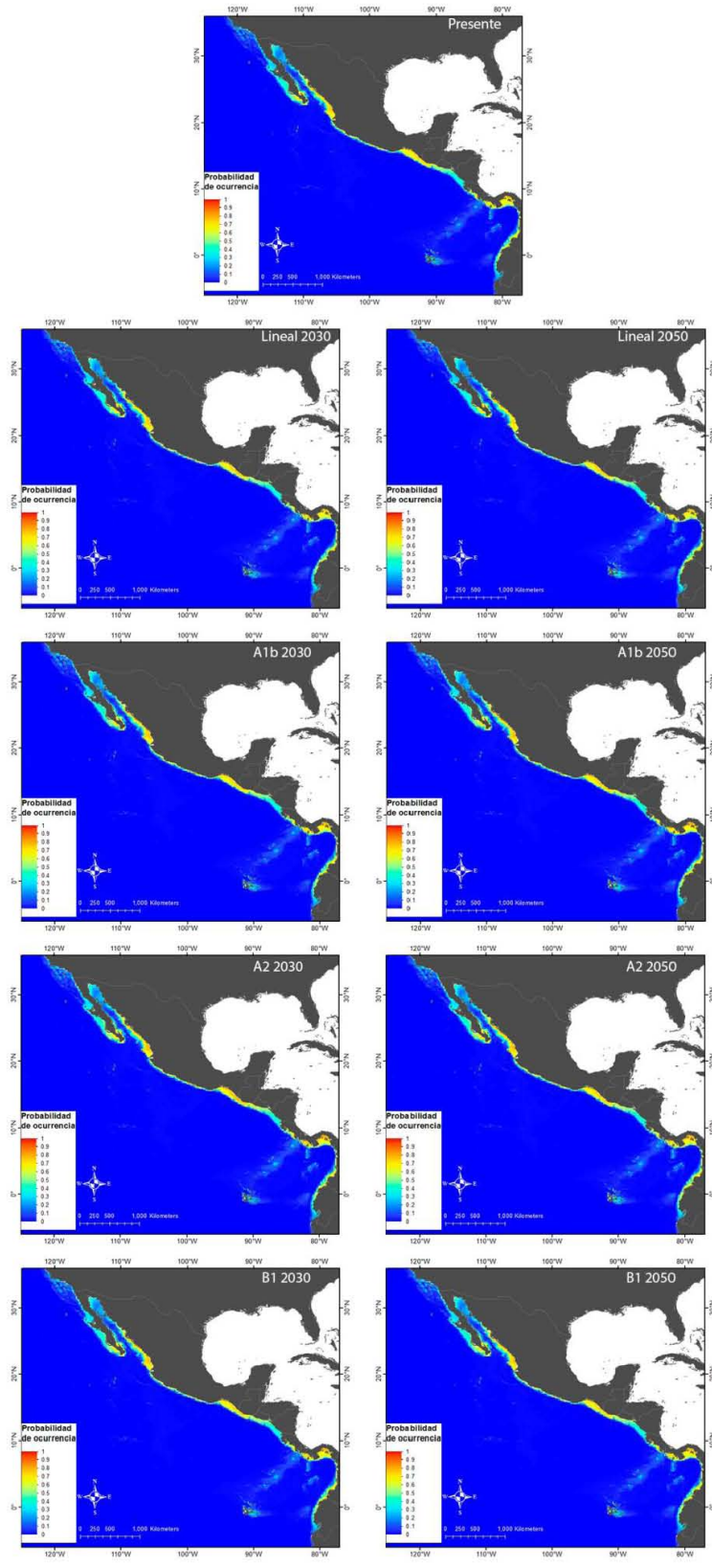


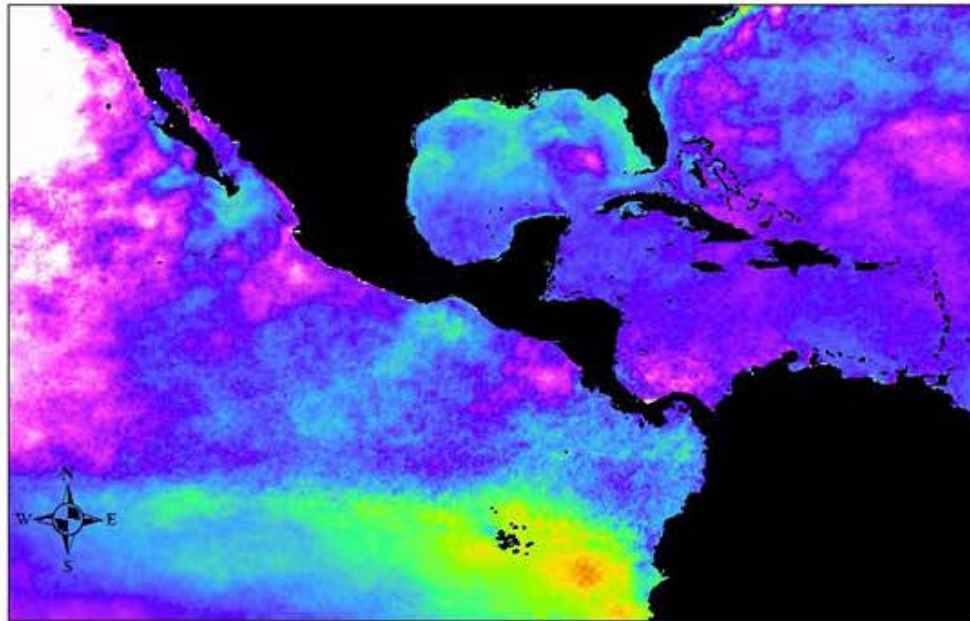
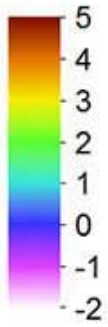
Figura 2.14: Probabilidad de ocurrencia del *Symbiodinium* D1 en el océano Pacífico para tiempo presente, y los años 2030 y 2050.

Anexo III:

Diferencia de la temperatura superficial del mar media anual de los modelos Lineal, A1, A2 y B1 en los años 2030 y 2050 con respecto al presente.

2030

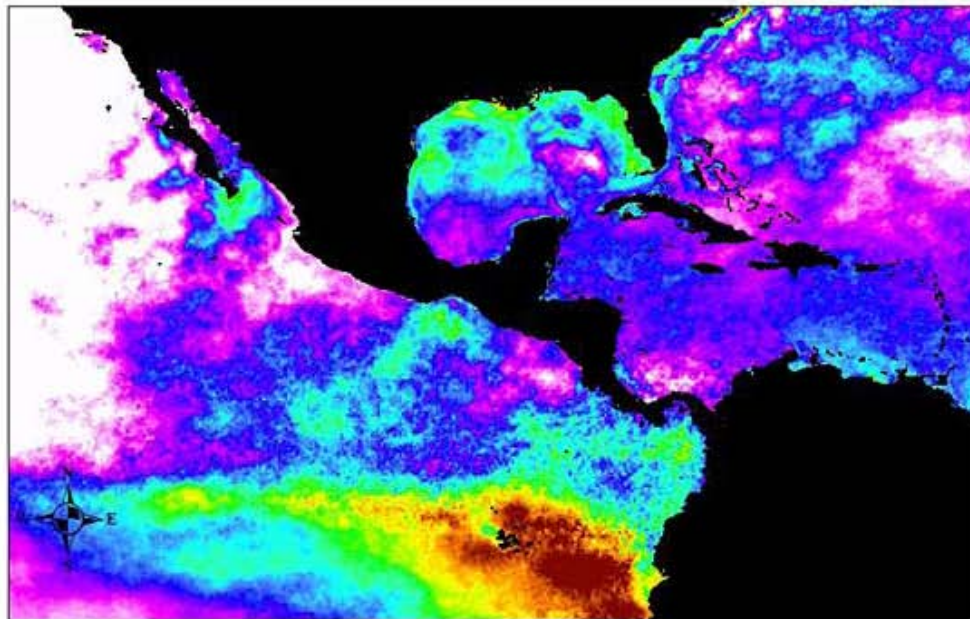
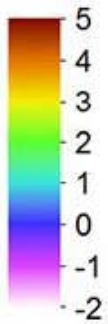
Cambio de la temperatura (°C)



0 500 1,000 2,000 3,000 4,000 Kilometros

2050

Cambio de la temperatura (°C)

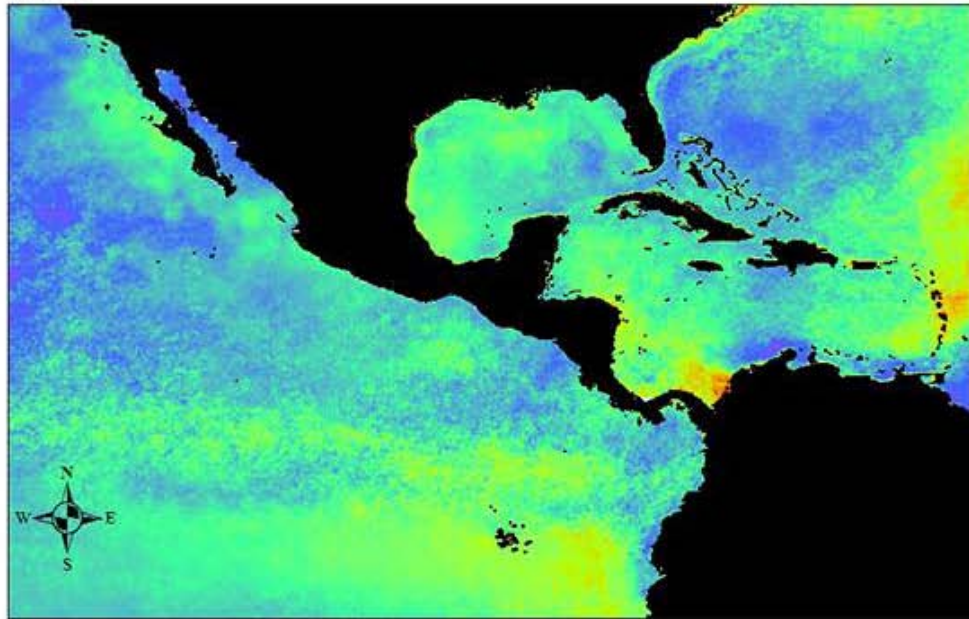
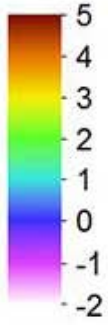


0 500 1,000 2,000 3,000 4,000 Kilometros

Figura 3.1: Diferencia de la temperatura superficial del mar media anual estimada para el modelo lineal para los años 2030 y 2050 con respecto a la presente.

2030

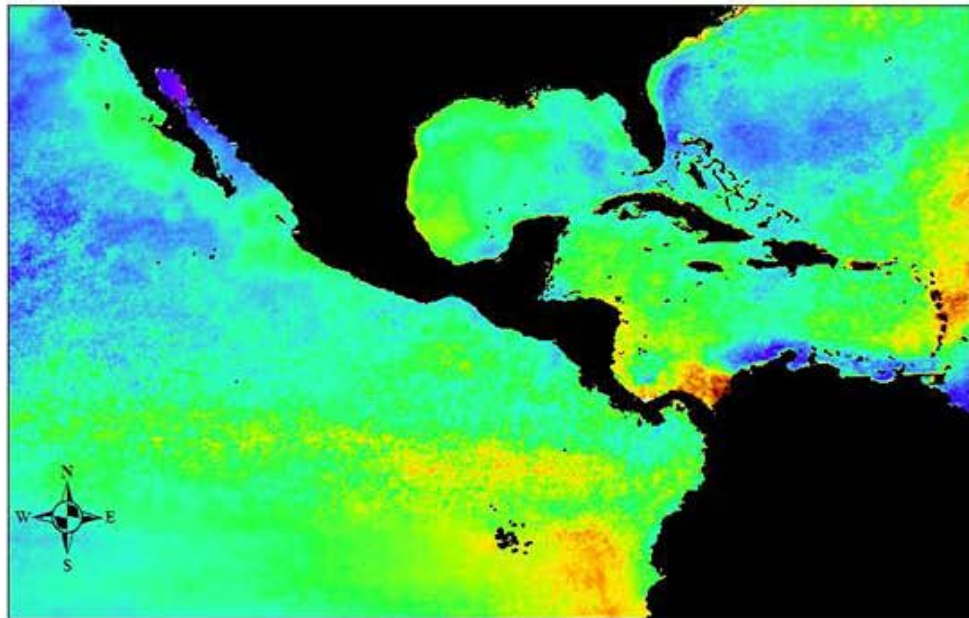
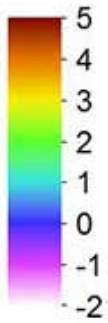
Cambio de la temperatura (°C)



0 500 1,000 2,000 3,000 4,000 Kilometros

2050

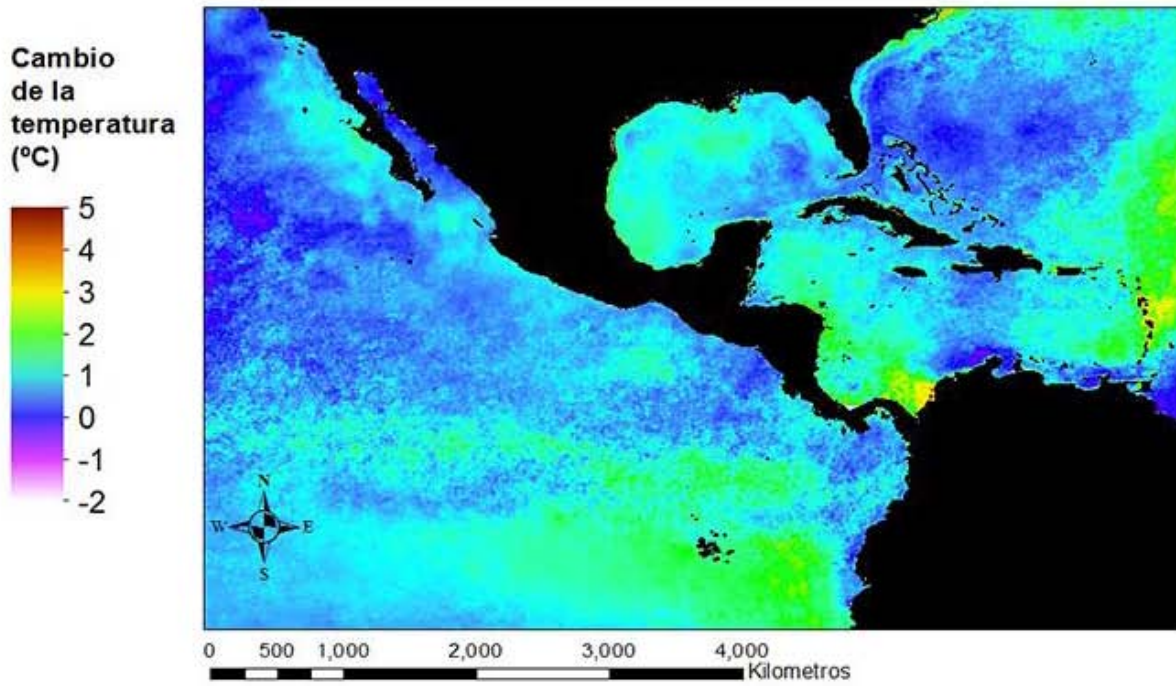
Cambio de la temperatura (°C)



0 500 1,000 2,000 3,000 4,000 Kilometros

Figura 3.2: Diferencia de la temperatura superficial del mar media anual estimada para el escenario A1B de IPCC (2007) para los años 2030 y 2050 con respecto a la presente.

2030



2050

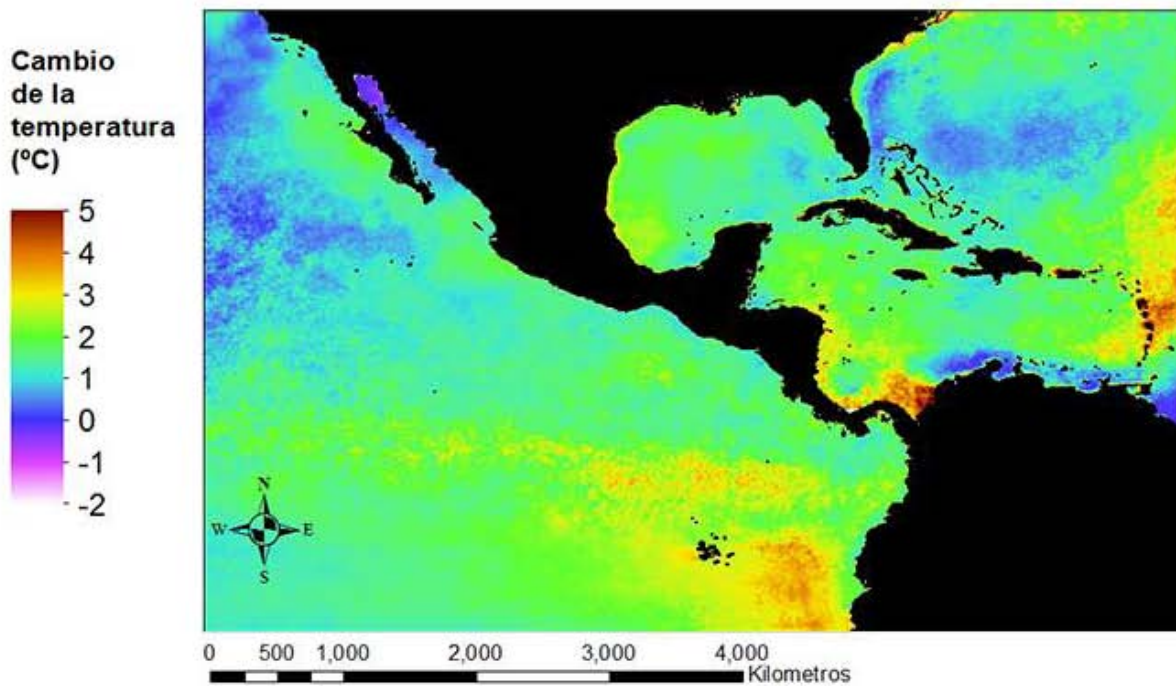
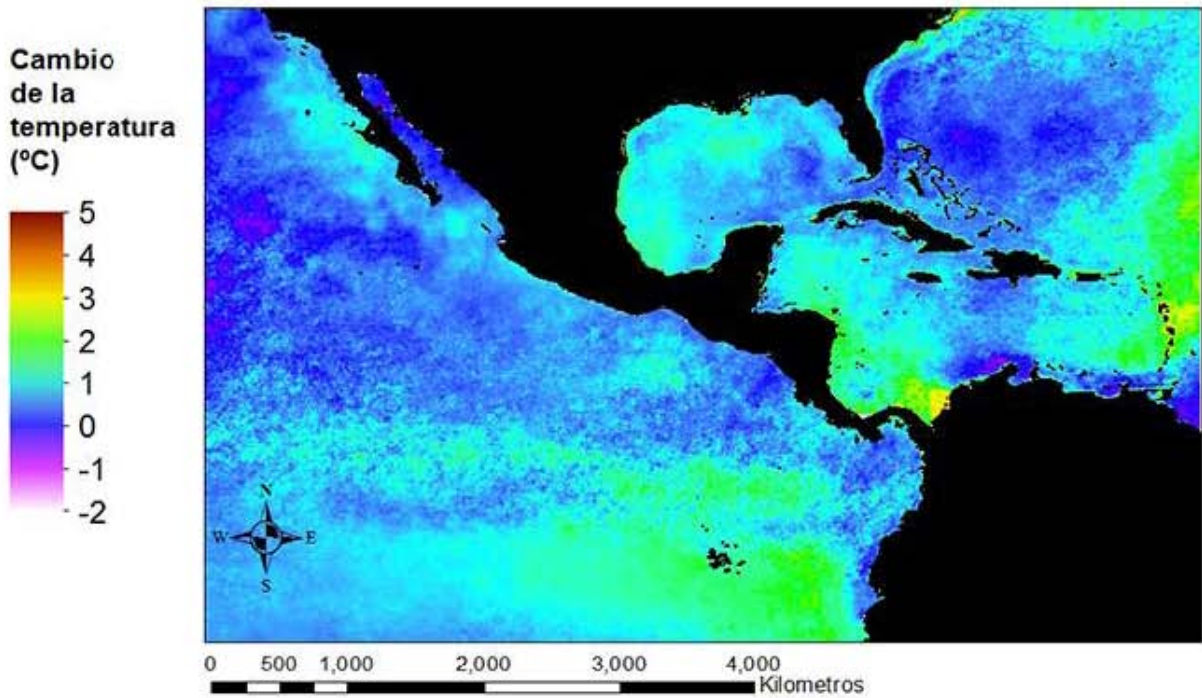


Figura 3.3: Diferencia de la temperatura superficial del mar media anual estimada para el escenario A2 de IPCC (2007) para los años 2030 y 2050 con respecto a la presente.

2030



2050

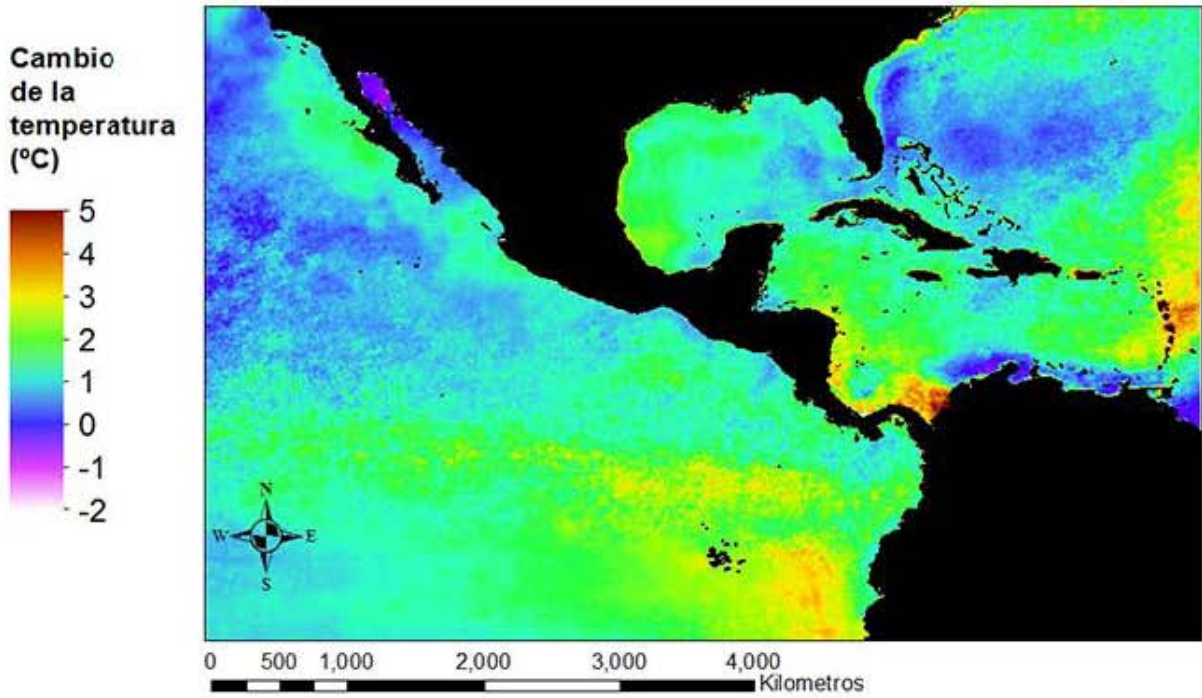


Figura 3.4: Diferencia de la temperatura superficial del mar media anual estimada para el escenario B1 de IPCC (2007) para los años 2030 y 2050 con respecto a la presente.

Anexo IV:

Estimaciones en el cambio de hábitat disponible para las proyecciones de distribución potencial.

Océano Atlántico

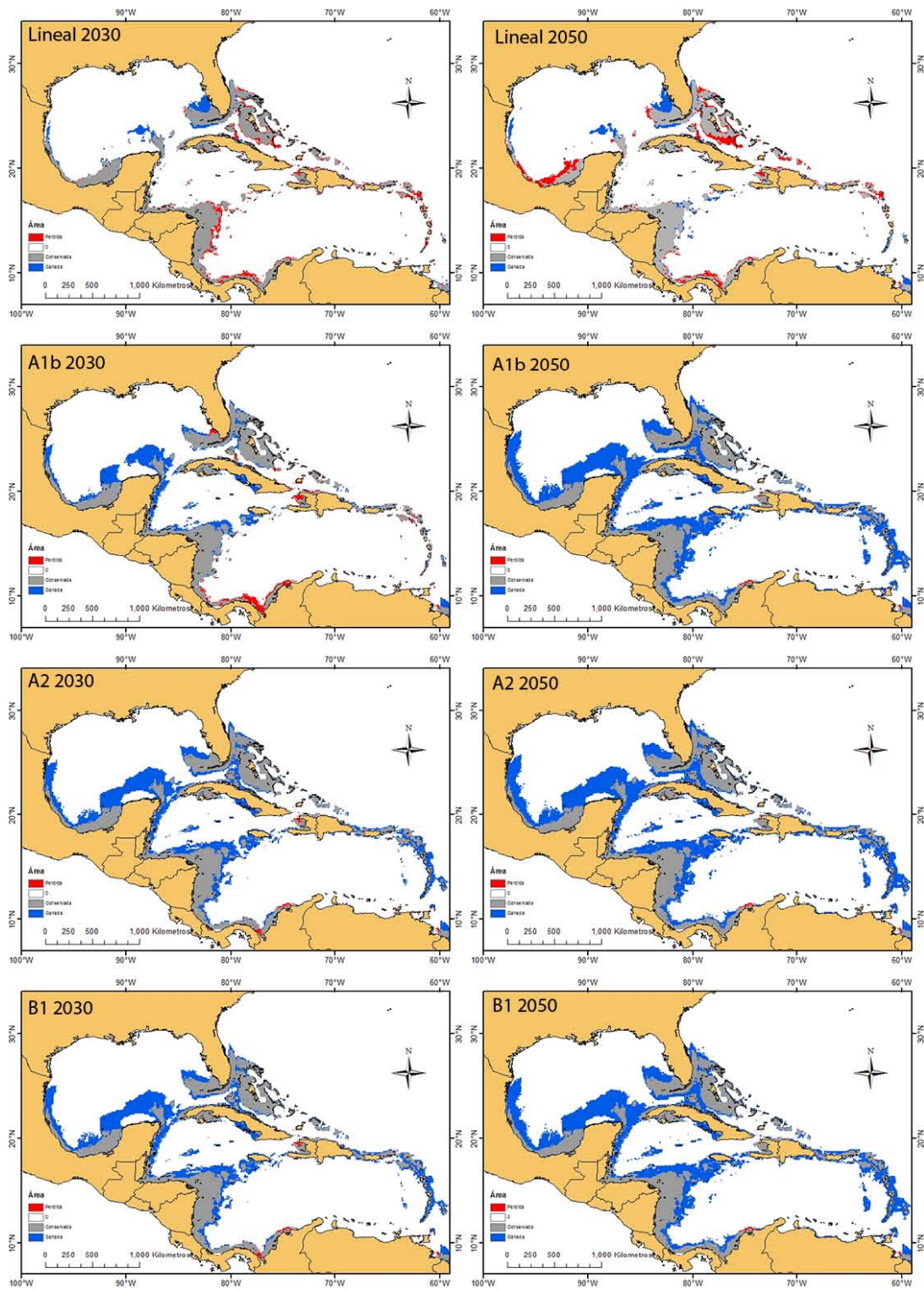


Figura 4.1: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium A3* en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

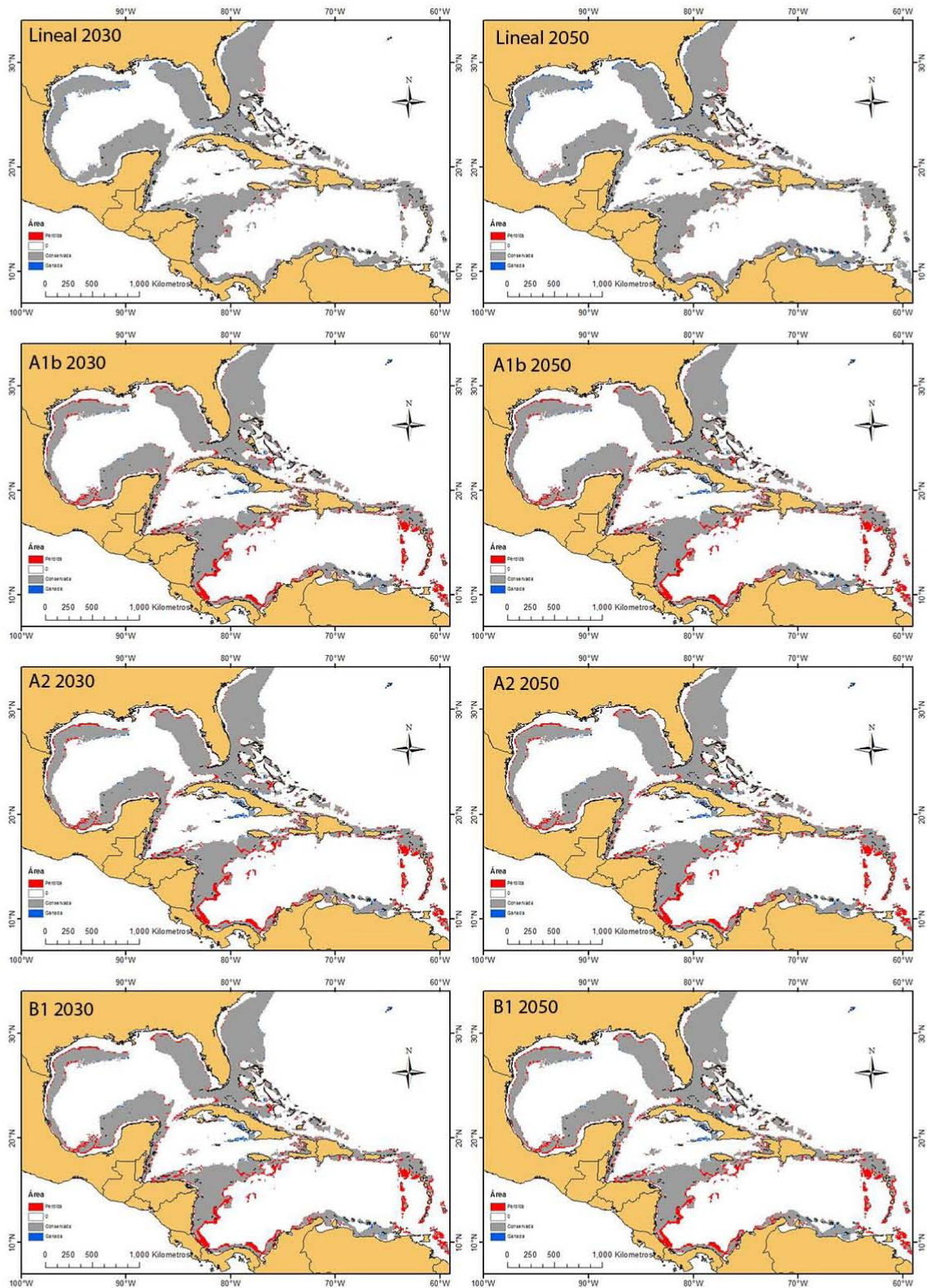


Figura 4.2: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

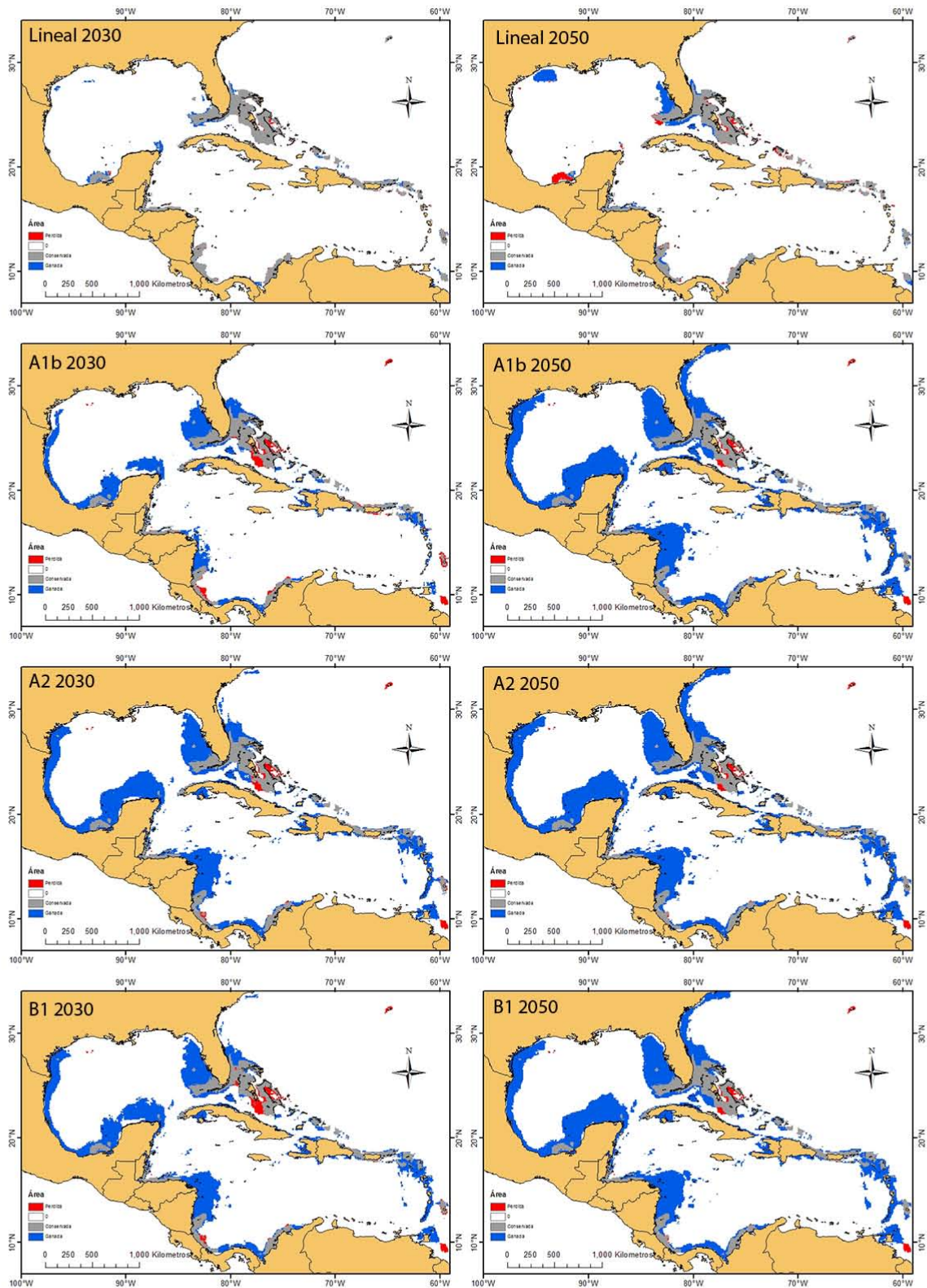


Figura 4.3: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* B1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

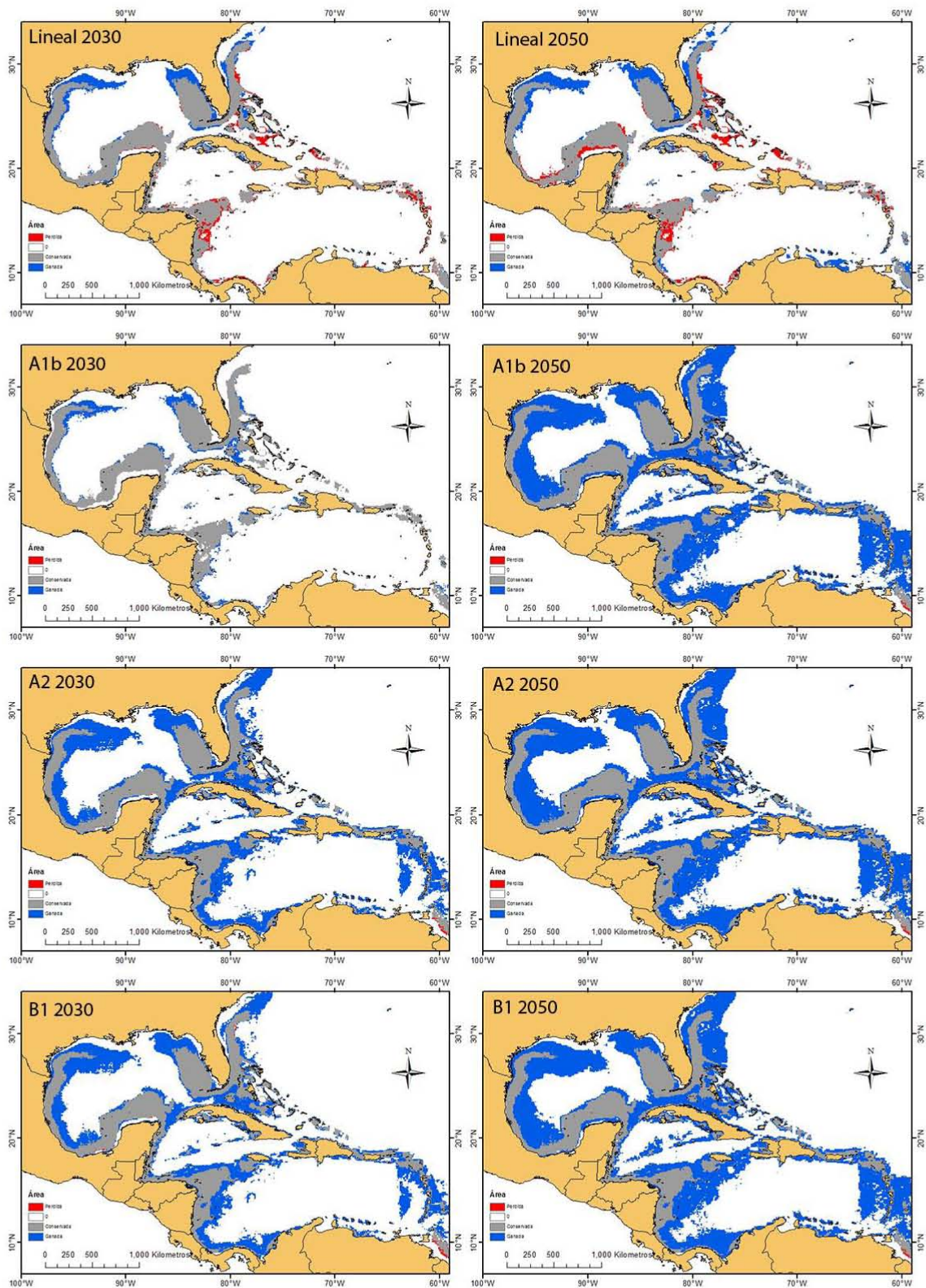


Figura 4.4: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* B5 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

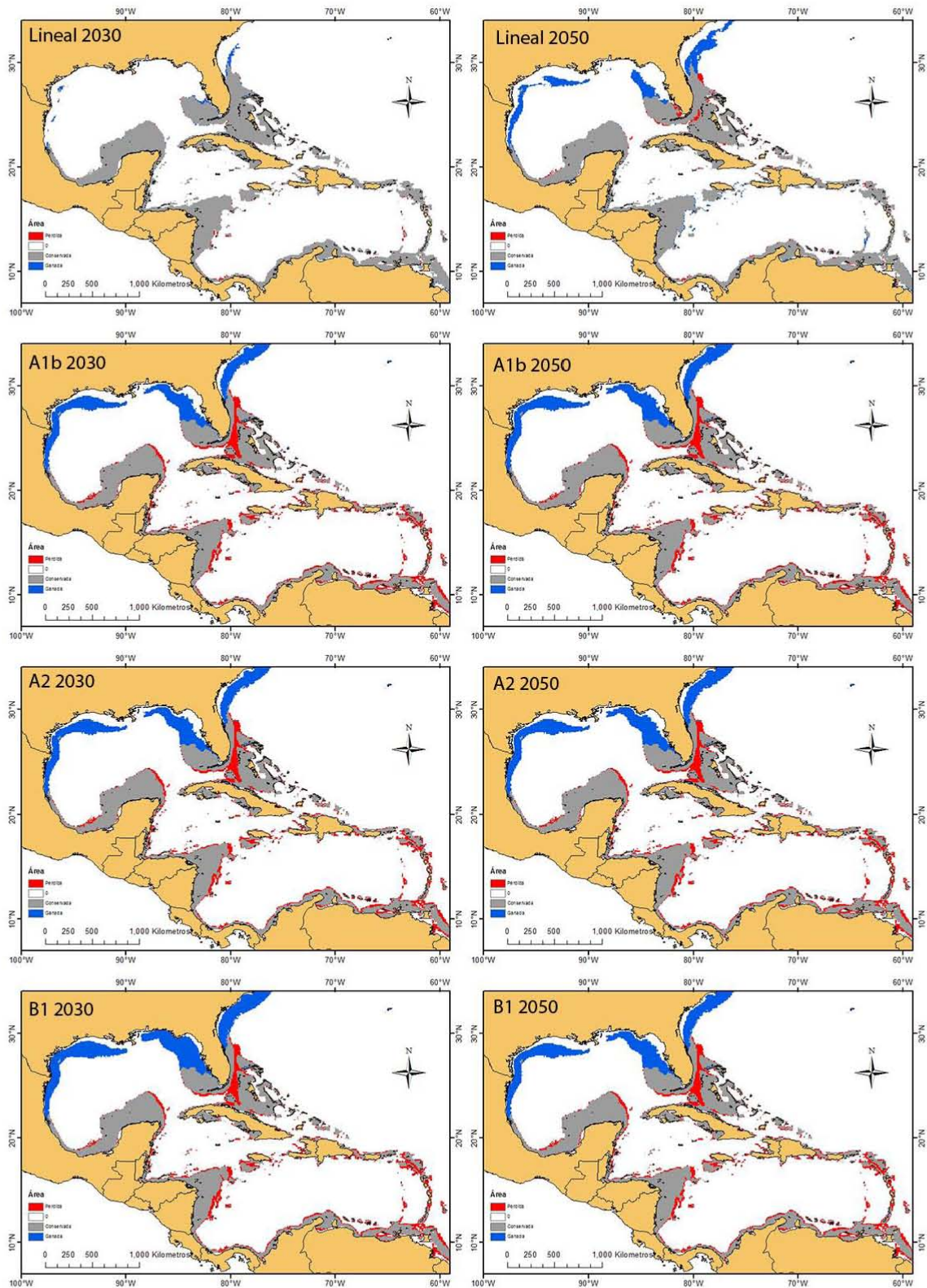


Figura 4.5: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium B7* en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

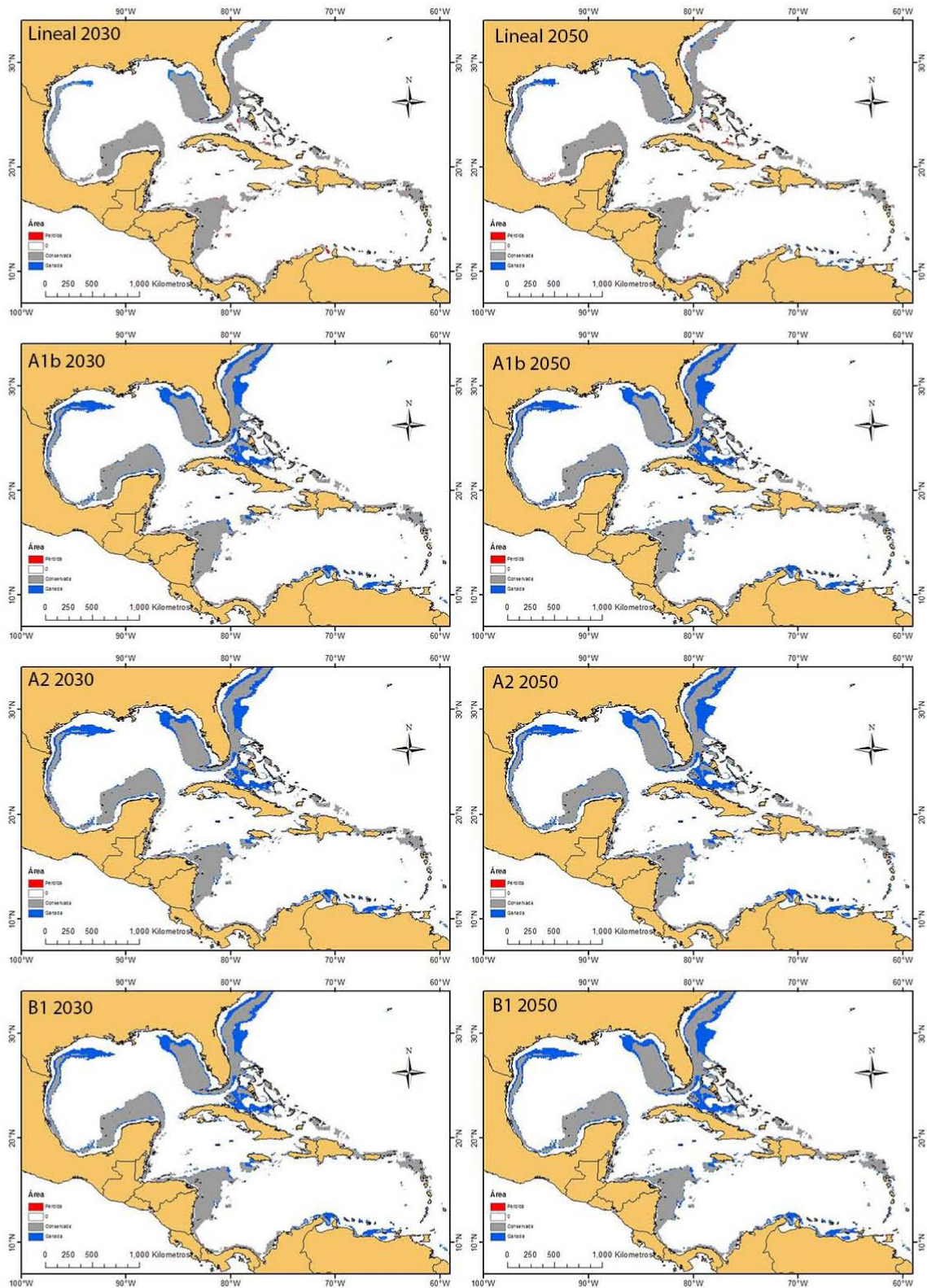


Figura 4.6: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

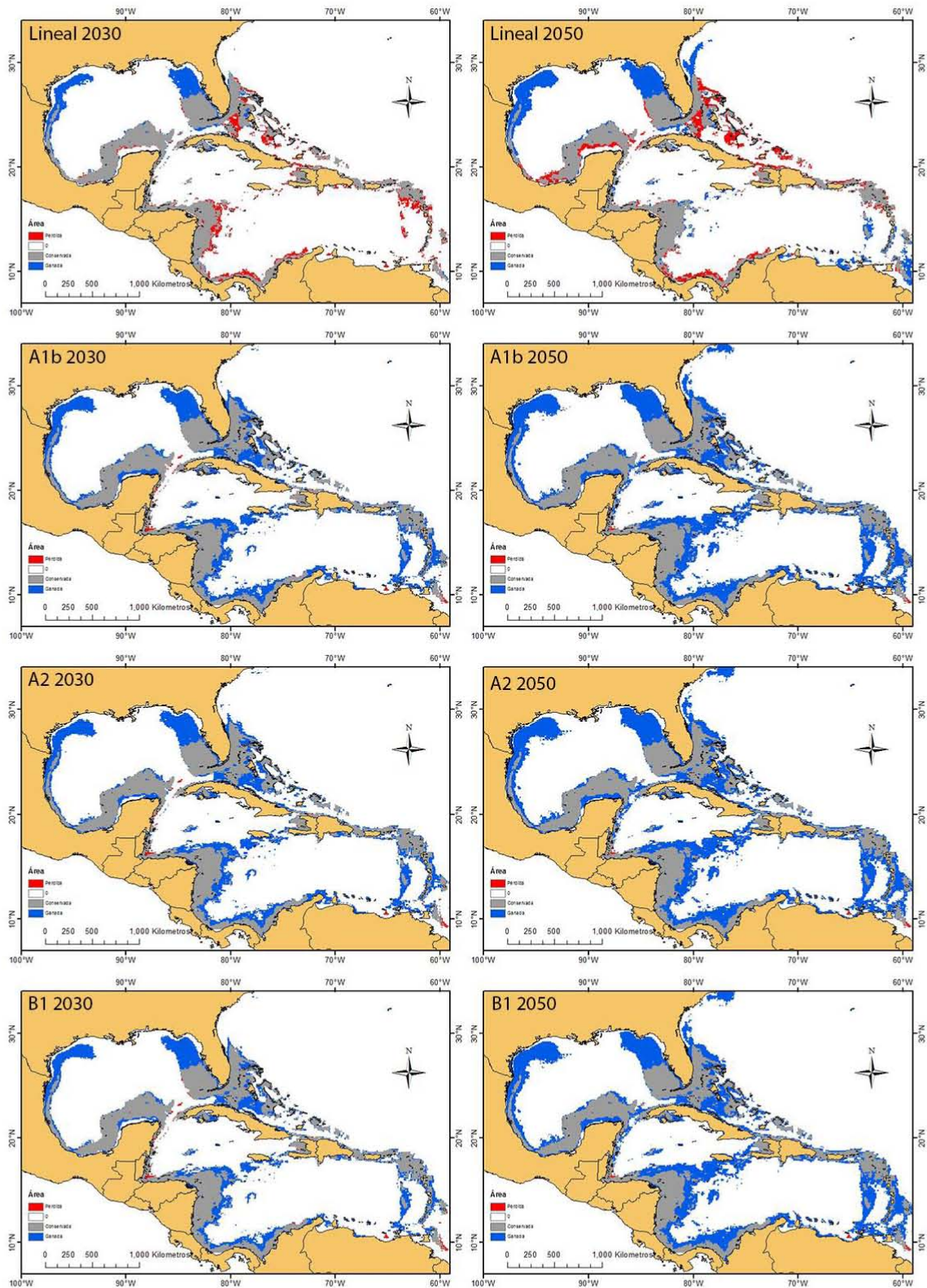


Figura 4.7: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C3 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

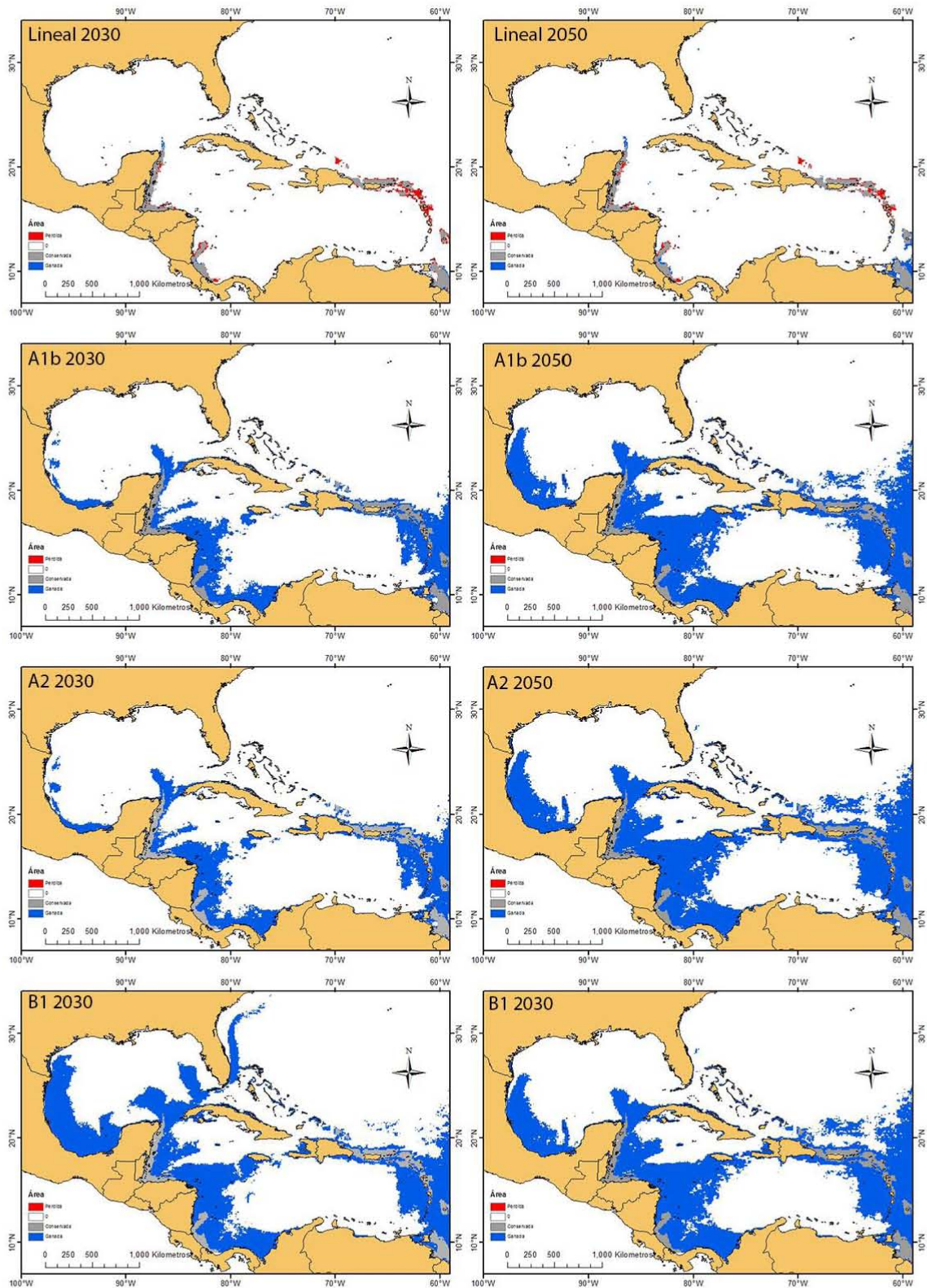


Figura 4.8: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium C7* en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

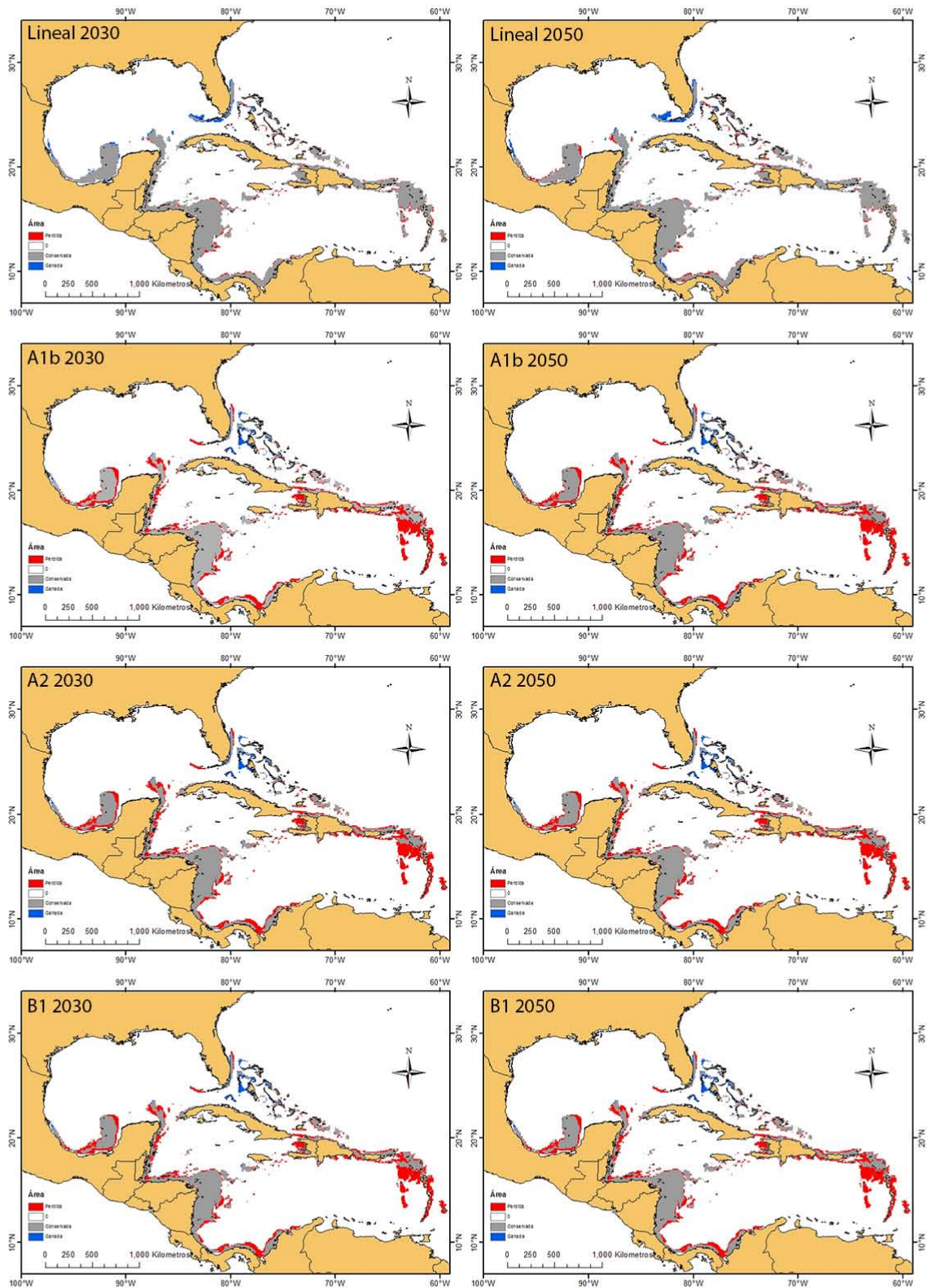


Figura 4.9: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C11 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

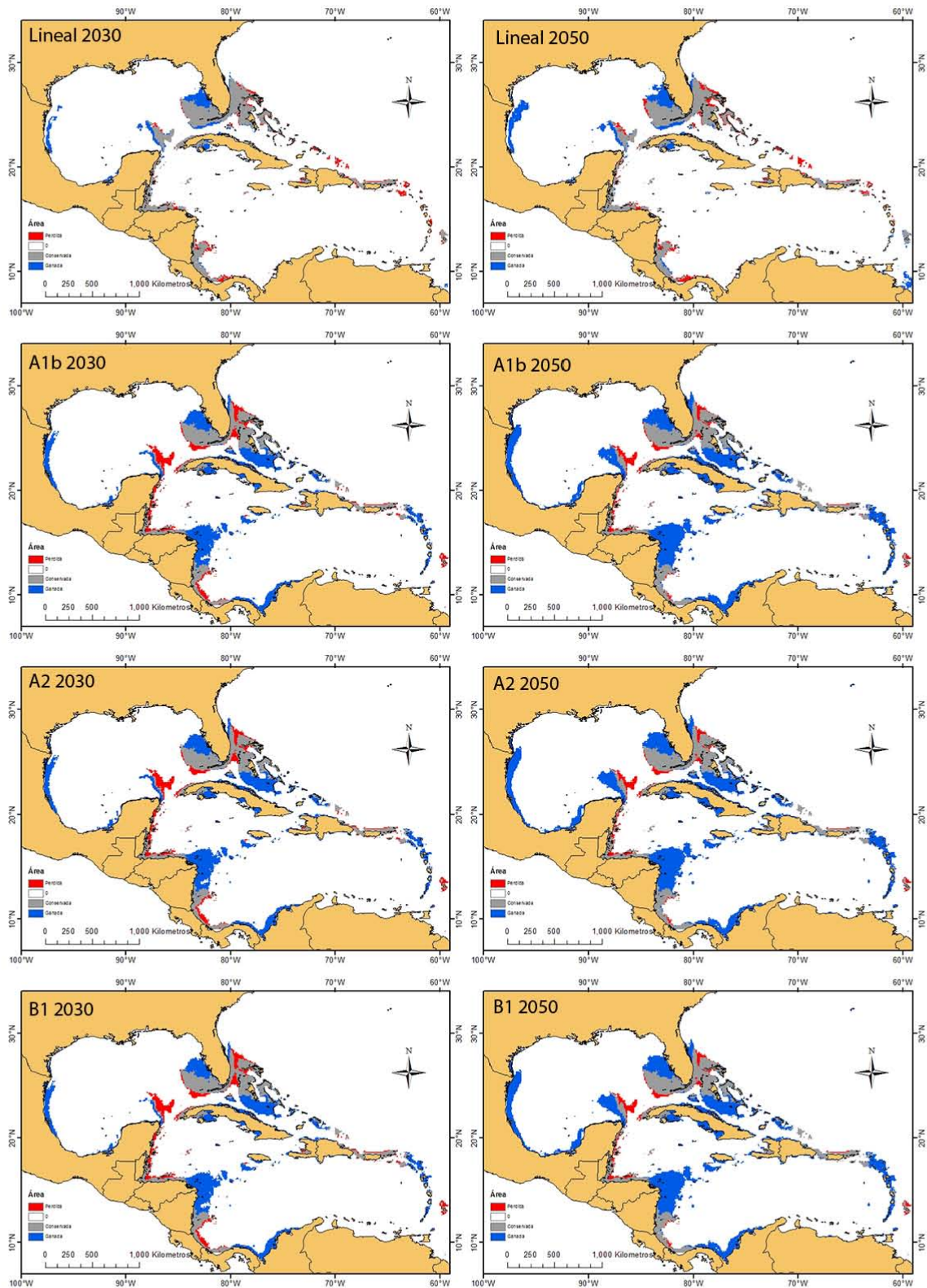


Figura 4.10: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* D1 en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

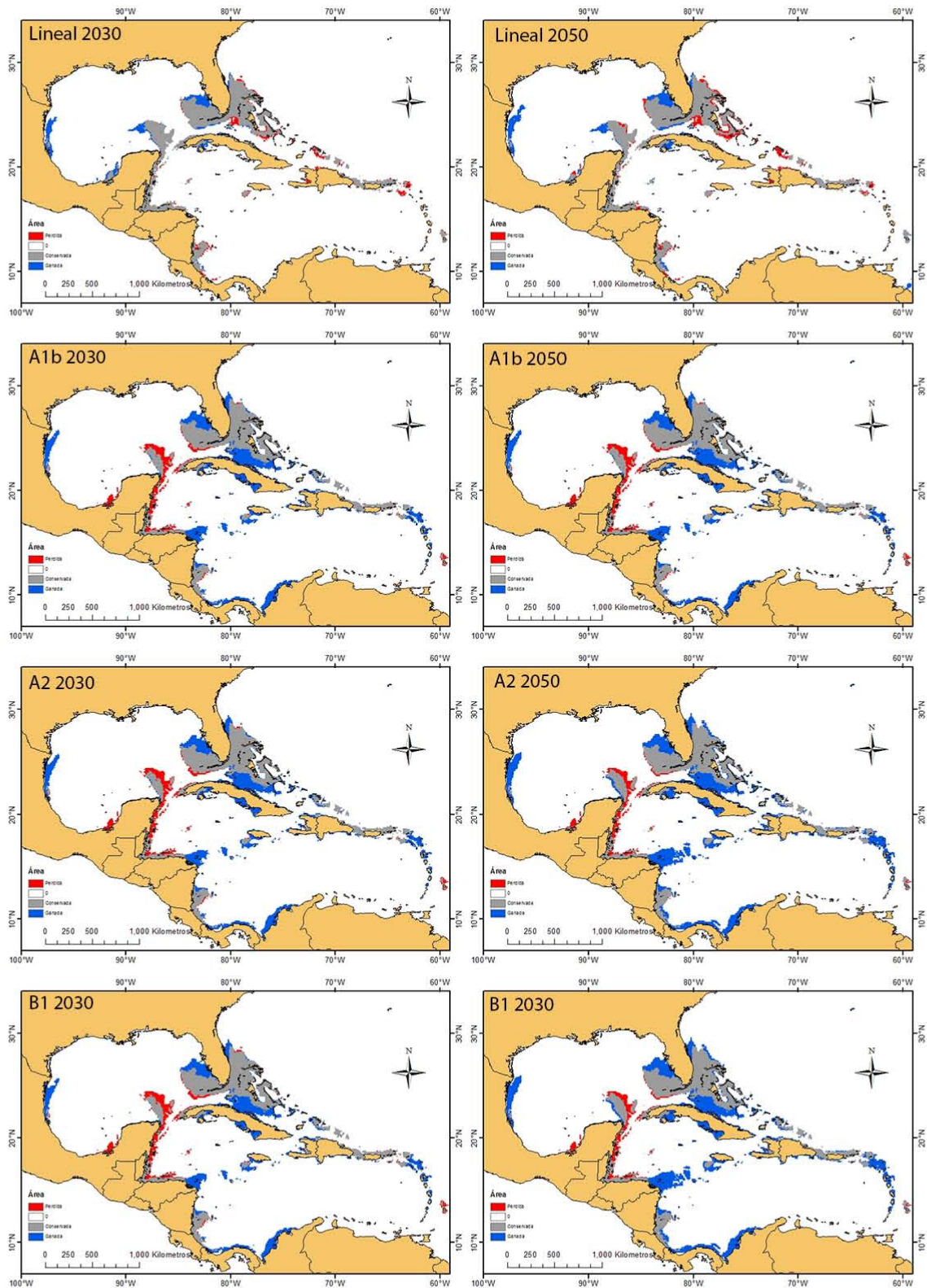


Figura 4.11: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* D1a en el Atlántico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

Océano Pacífico

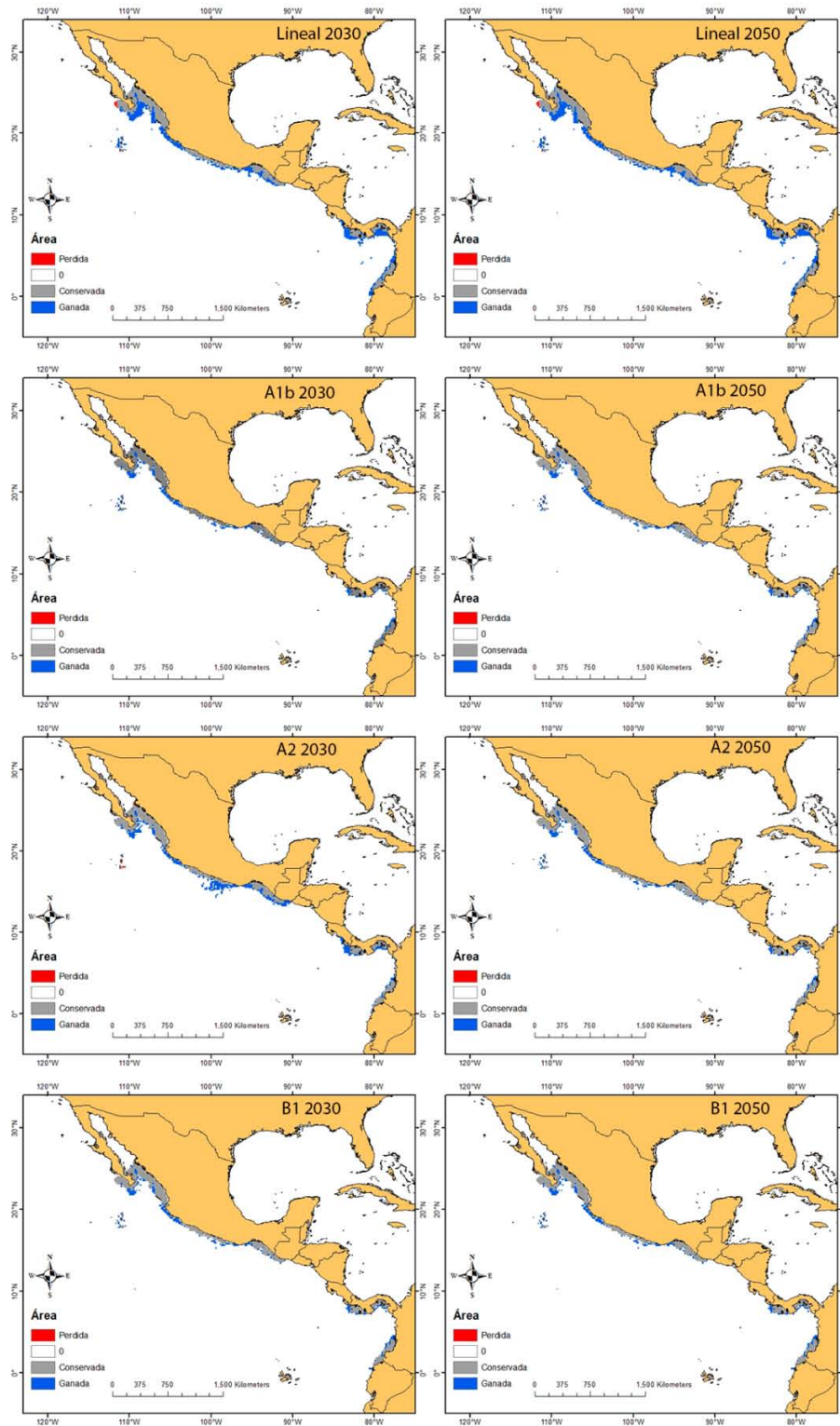


Figura 4.12: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1 en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

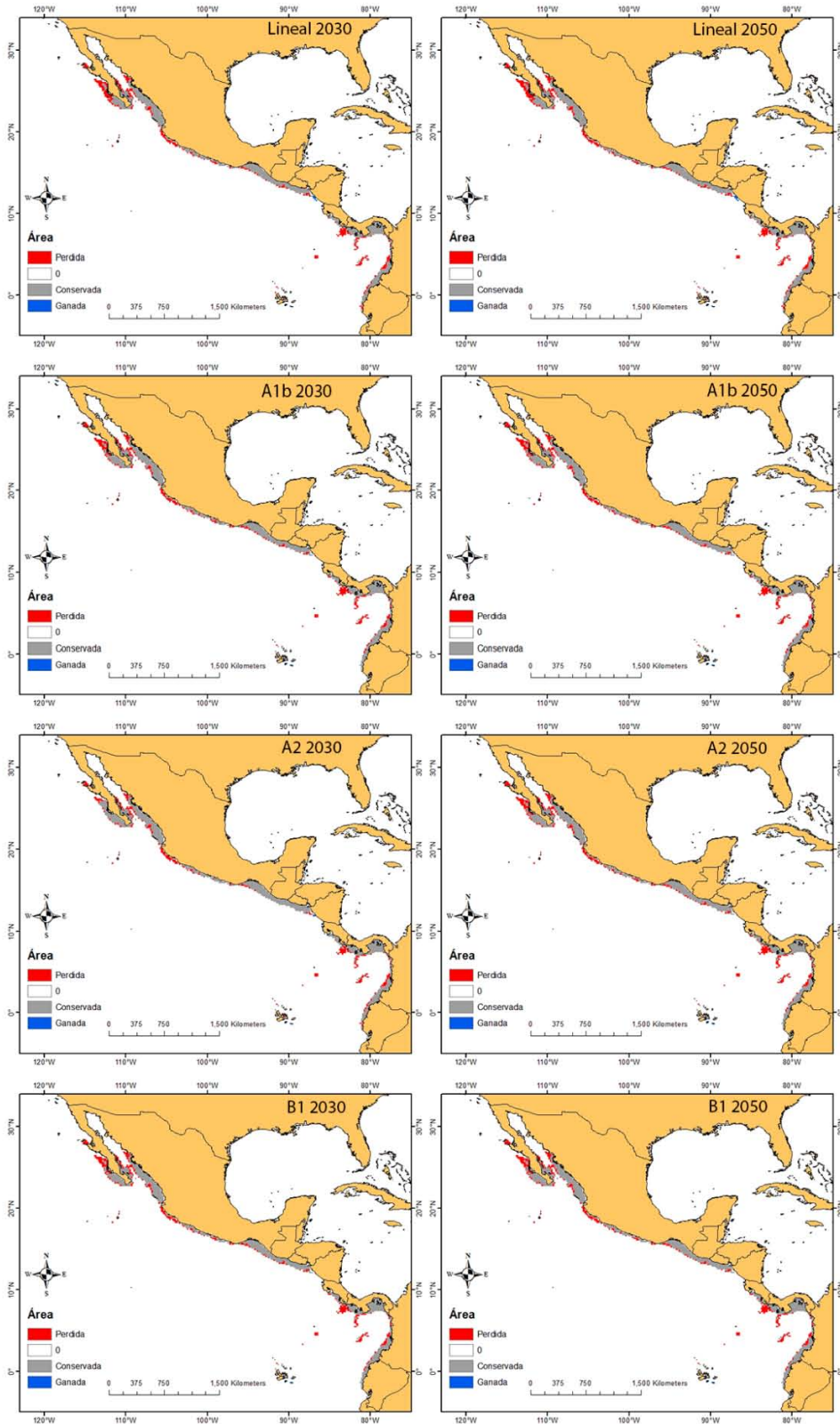


Figura 4.13: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1b en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

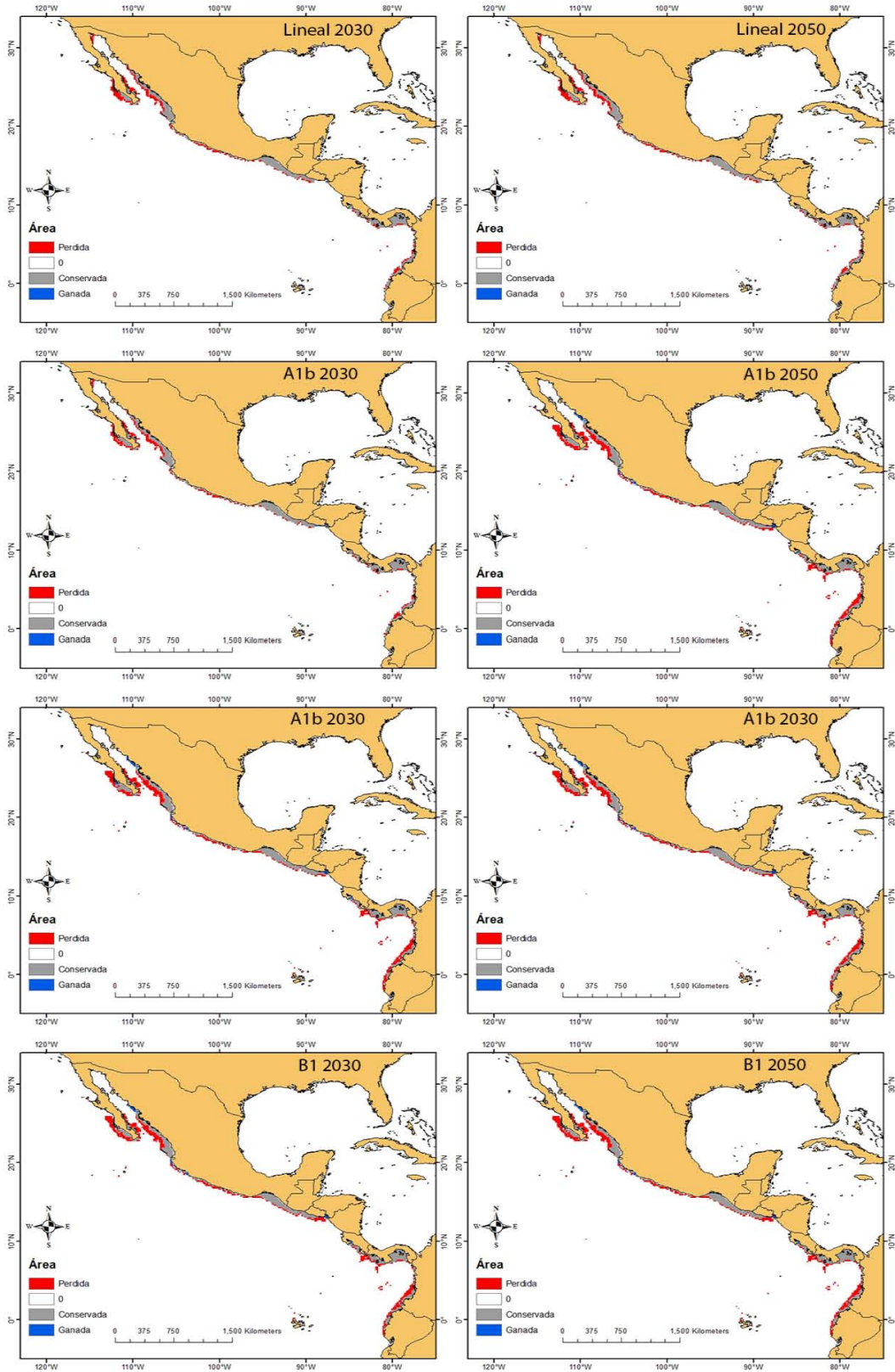


Figura 4.14: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1c en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

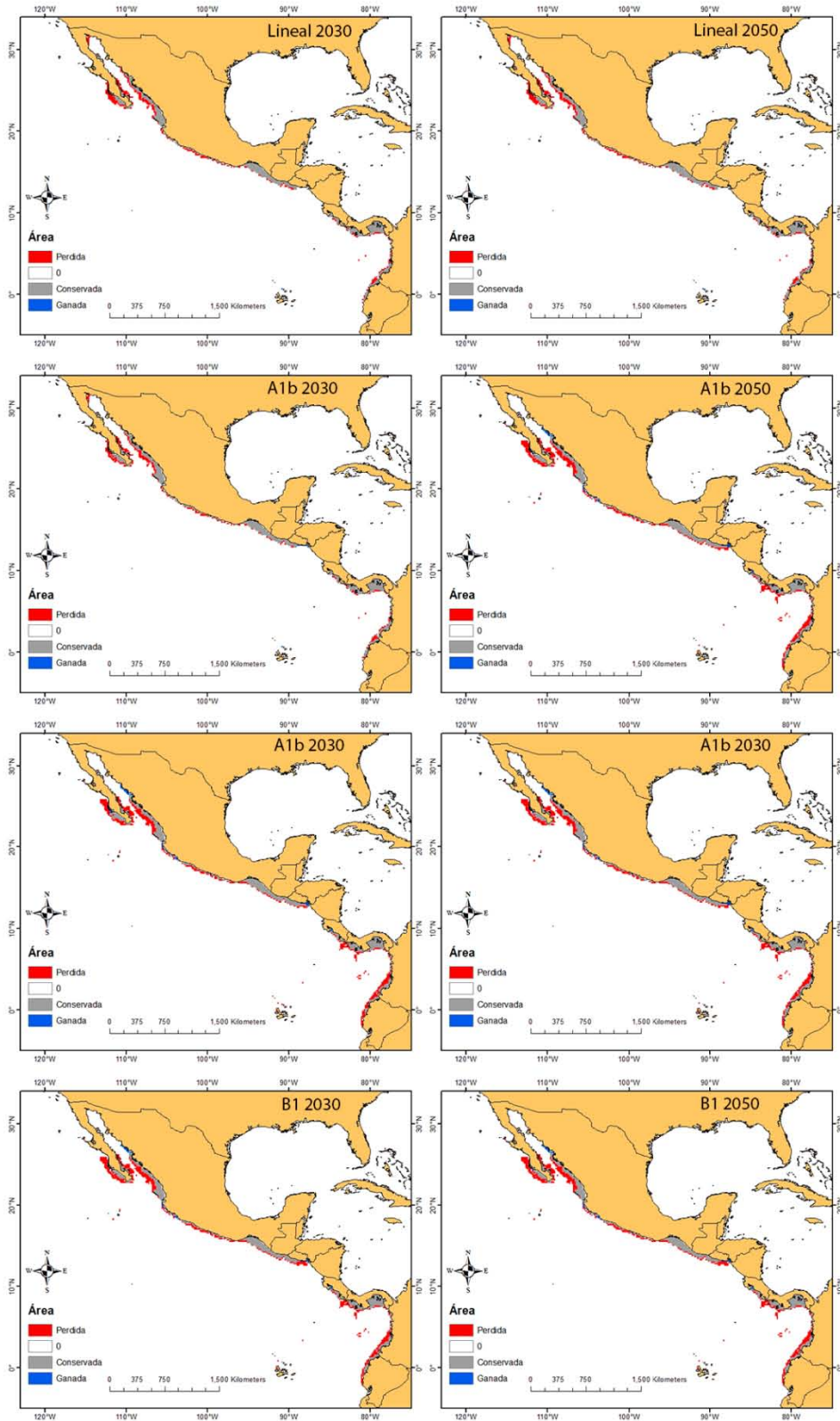


Figura 4.14: Estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1c en el Pacífico con los distintos modelos utilizados para los años 2030 y 2050.

Anexo V:

Curvas de respuesta de los subclados de *Symbiodinium* a la temperatura.

Océano Atlántico

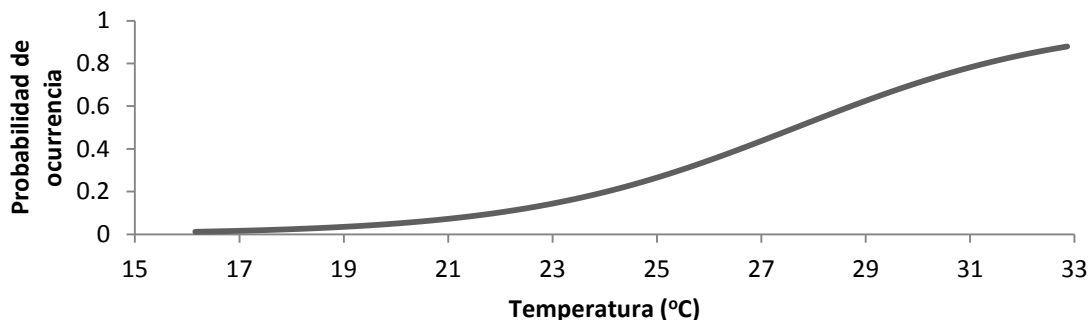


Figura 5.1: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* A3 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

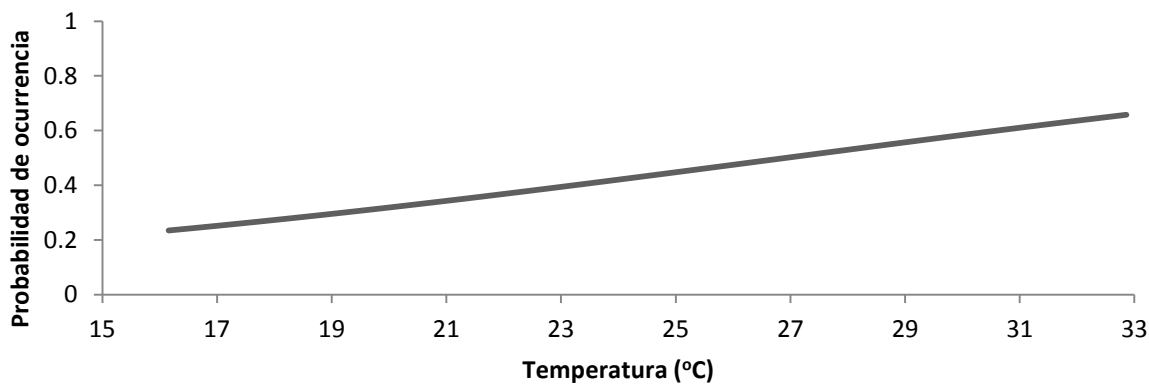


Figura 5.2: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* A4 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

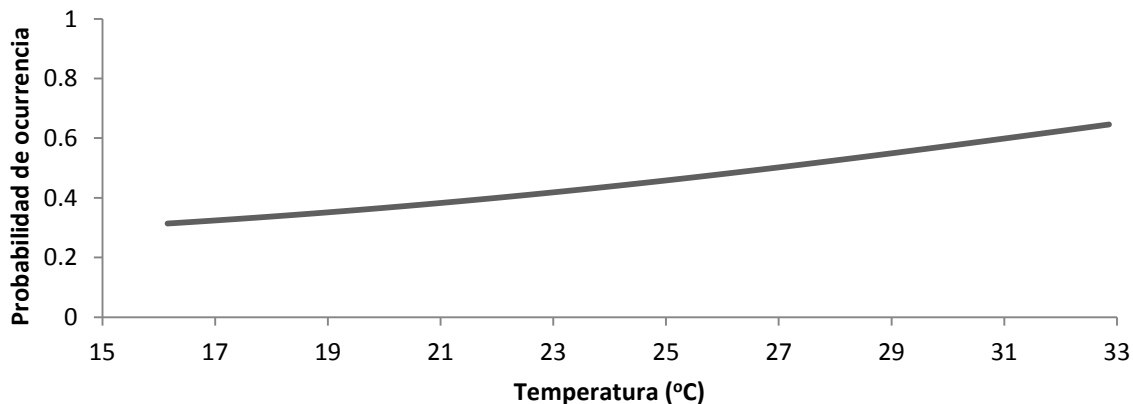


Figura 5.3: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* B1 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

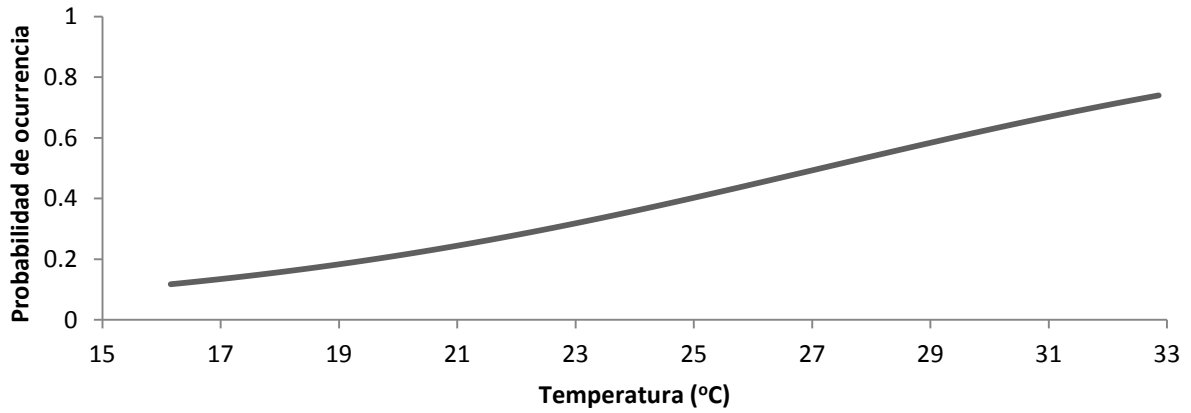


Figura 5.4: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* B5 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura.³

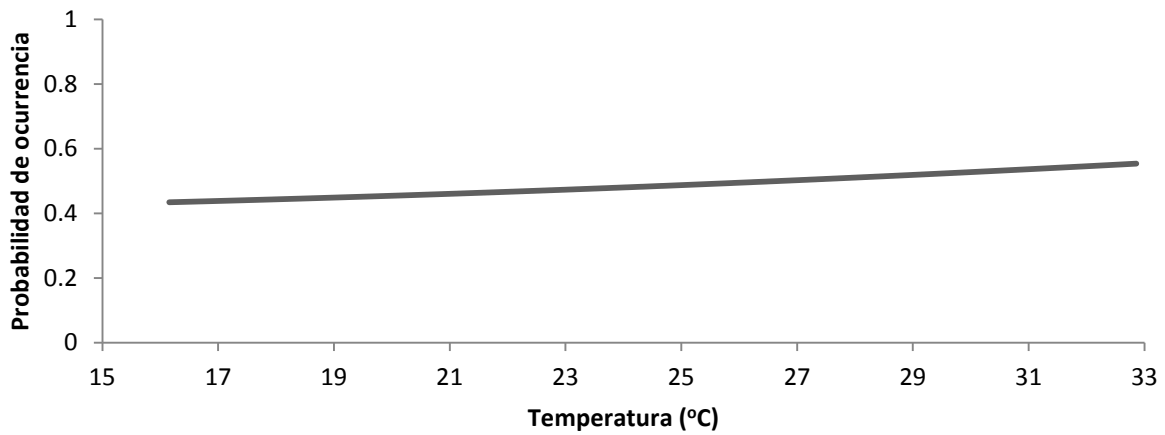


Figura 5.5: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* B7 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

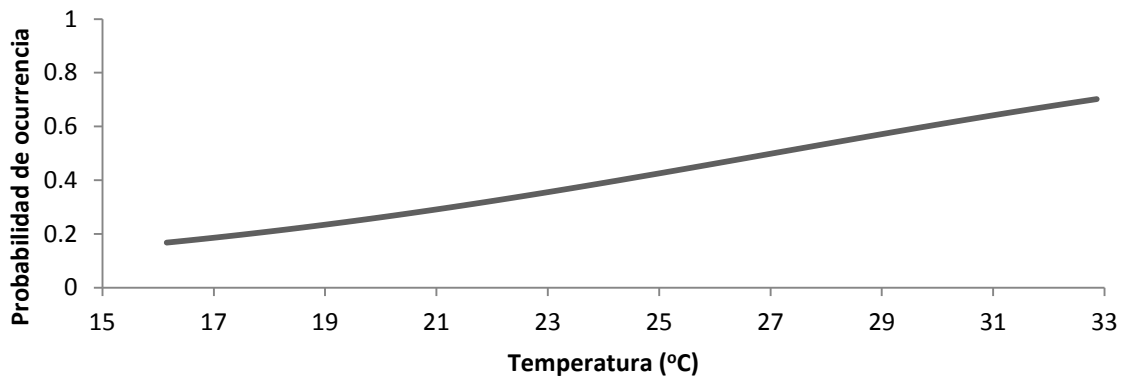


Figura 5.6: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C1 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

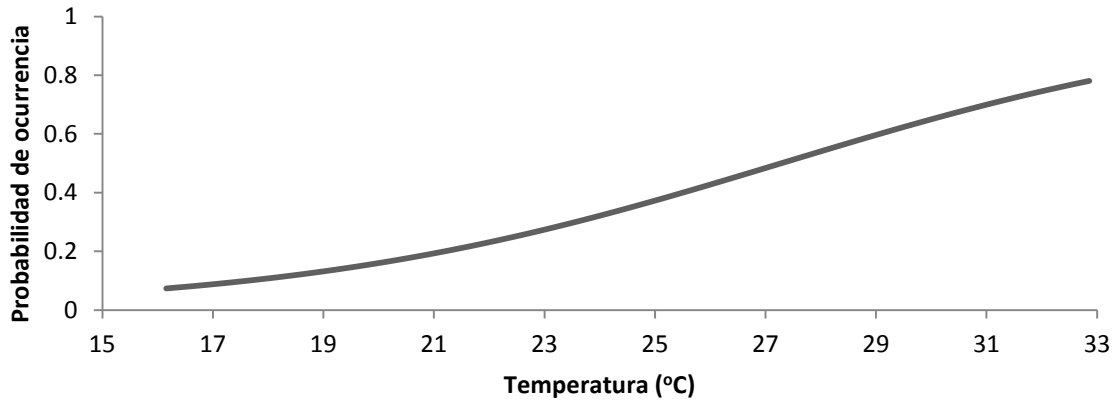


Figura 5.7: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C3 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

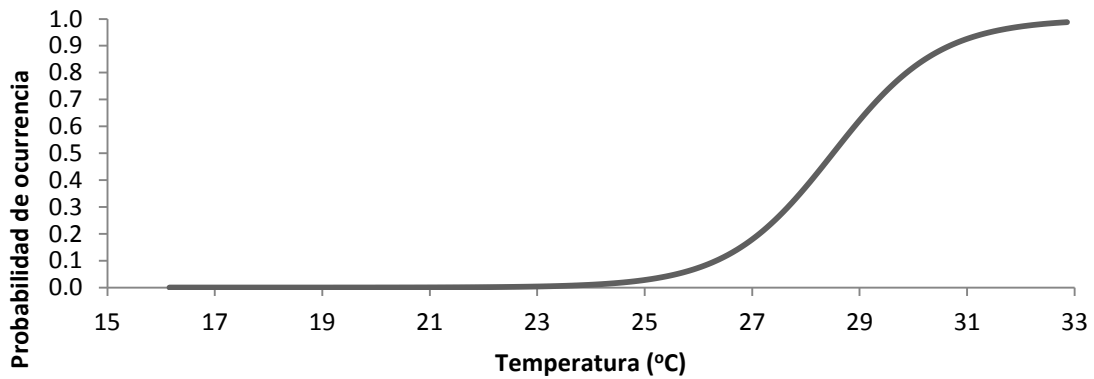


Figura 5.8: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C7 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

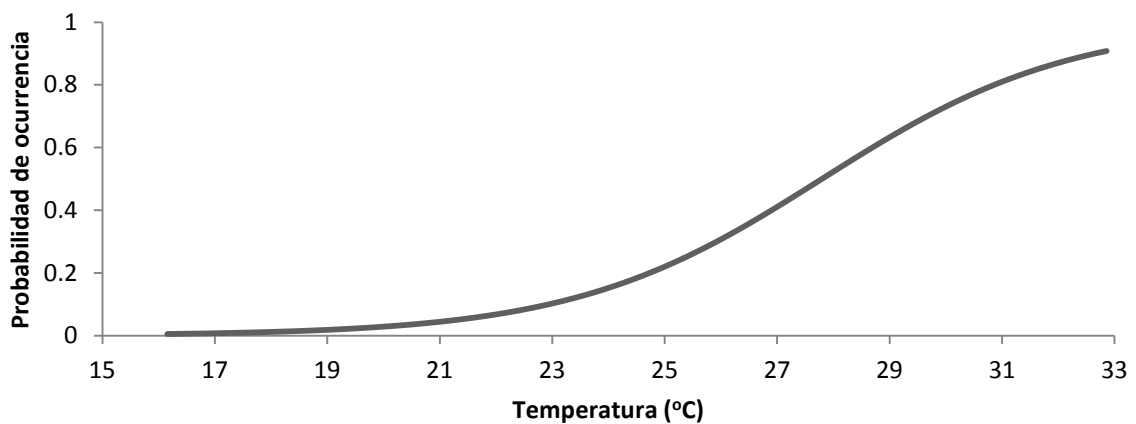


Figura 5.9: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C11 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

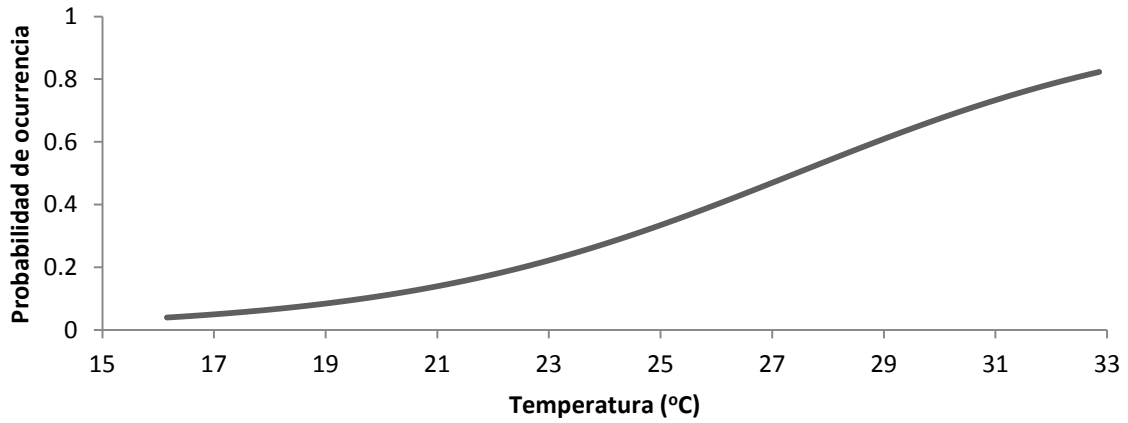


Figura 5.10: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* D1 del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura

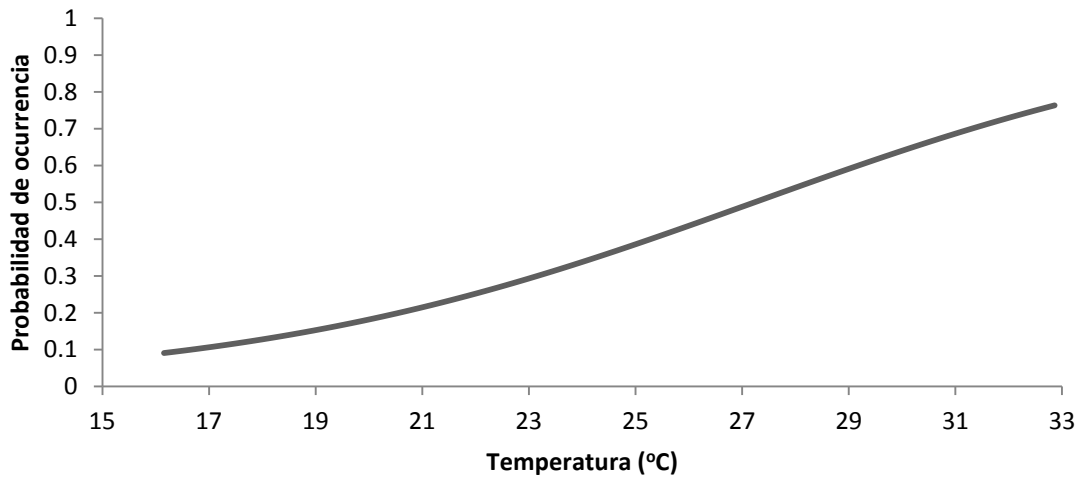


Figura 5.11: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* D1a del Atlántico estimada por Maxent al cambio de la temperatura.

Océano Pacífico

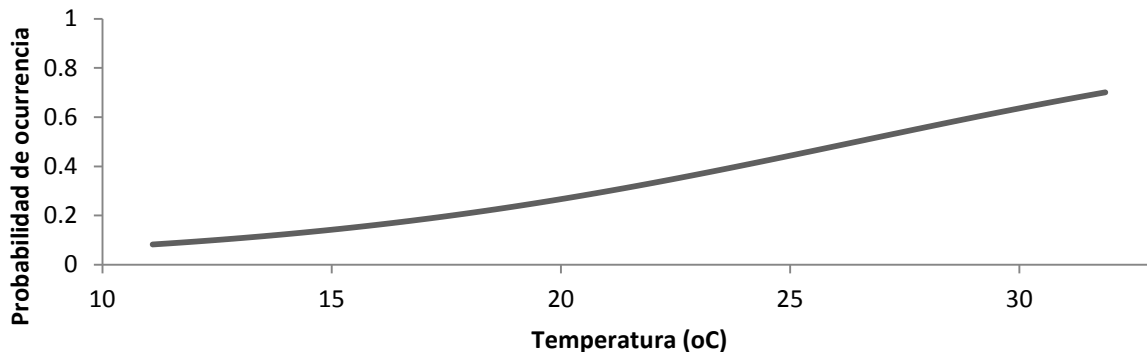


Figura 5.12: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C1 del Pacífico estimada por Maxent al cambio de la temperatura. .

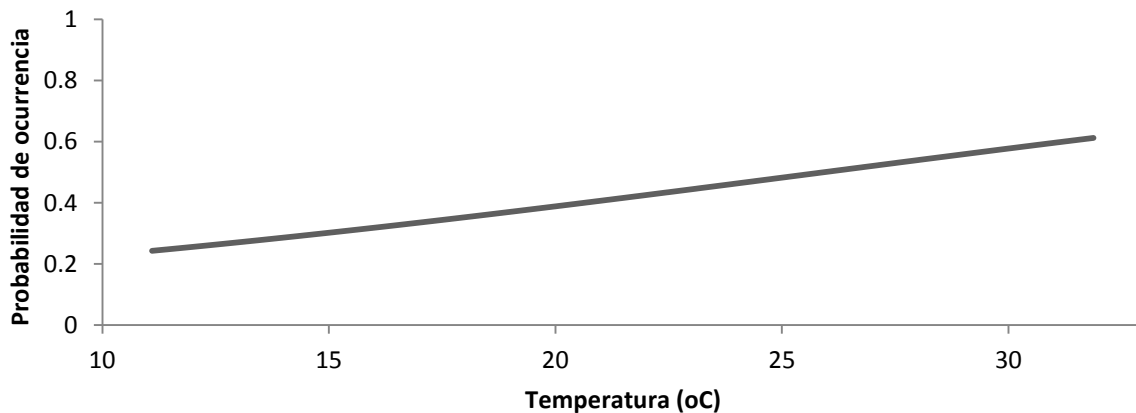


Figura 5.13: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C1b del Pacífico estimada por Maxent al cambio de la temperatura.

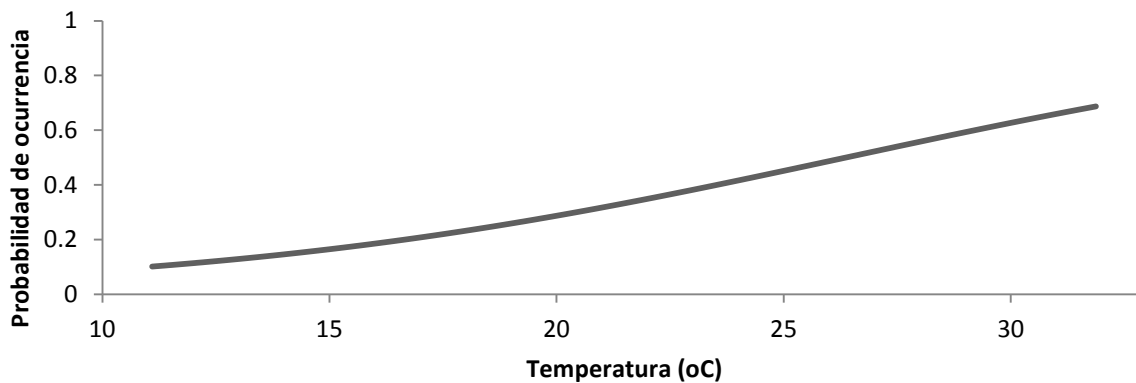


Figura 5.14: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* C1c del Pacífico estimada por Maxent al cambio de la temperatura.

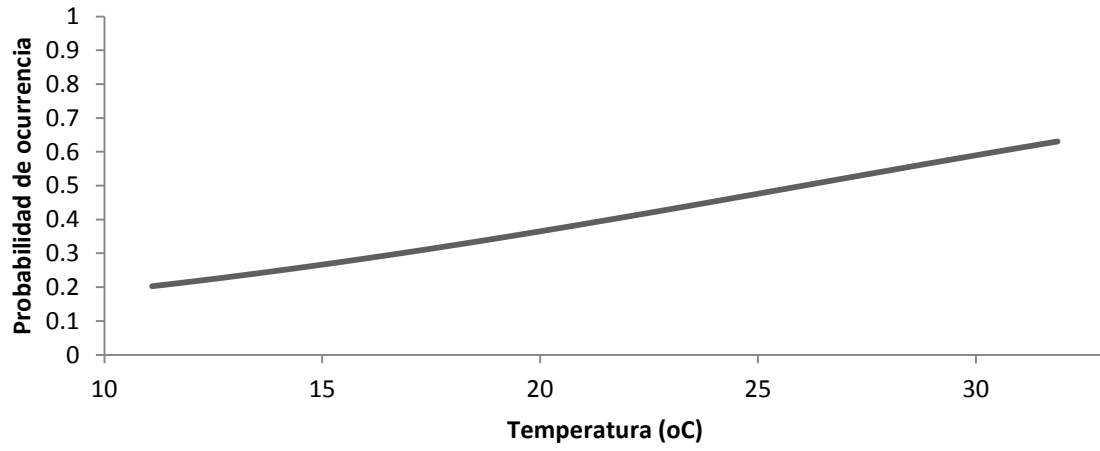


Figura 5.15: Curva de respuesta de la probabilidad de ocurrencia de *Symbiodinium* D1 del Pacífico estimada por Maxent al cambio de la temperatura.

Anexo VI:

Peso de las variables en la modelación

Océano Atlántico

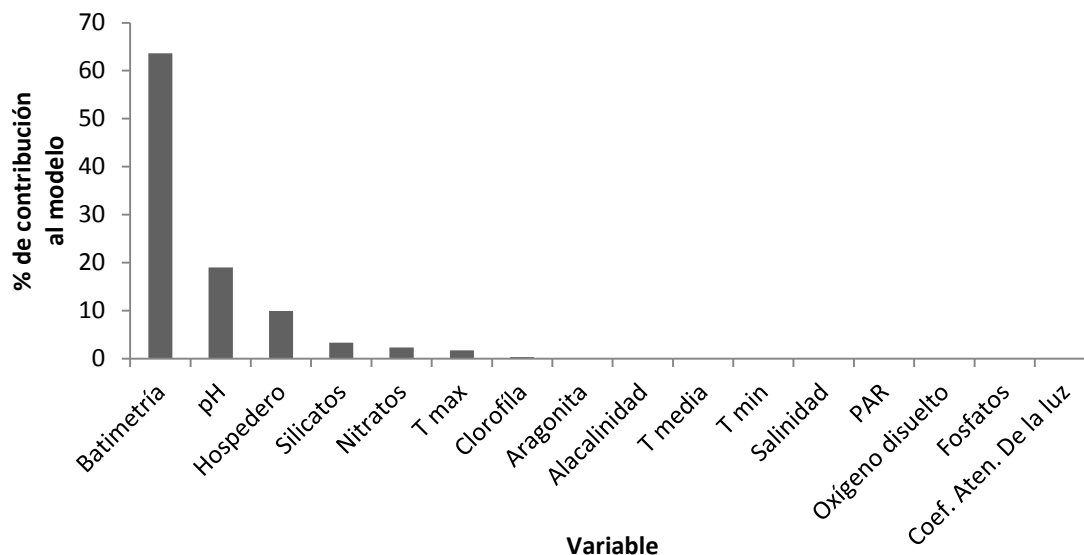


Figura 6.1: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* A3 del Atlántico

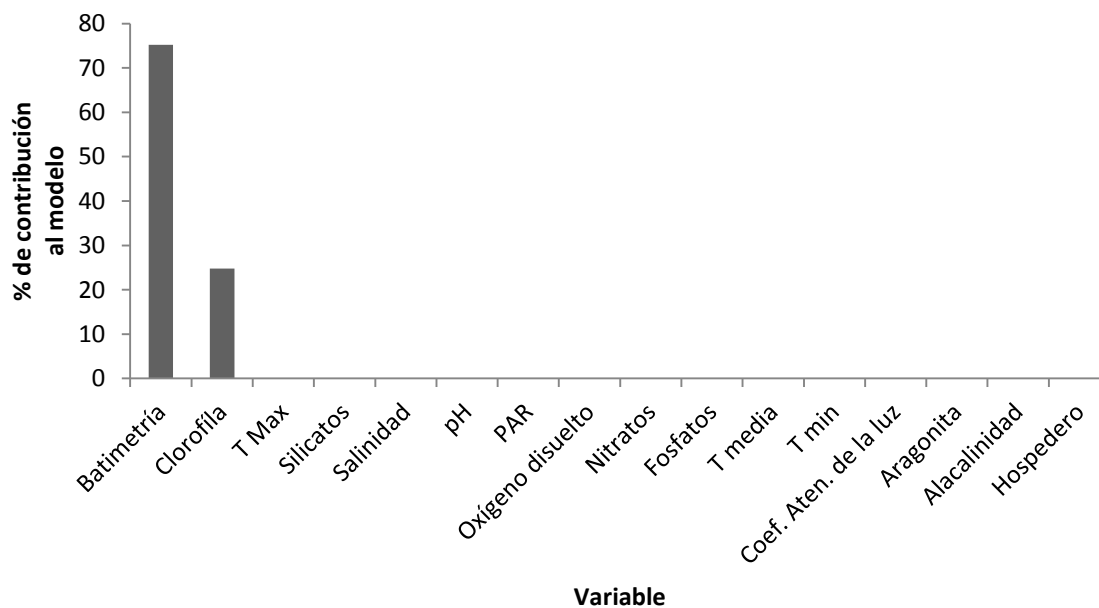


Figura 6.2: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* A3 del Atlántico

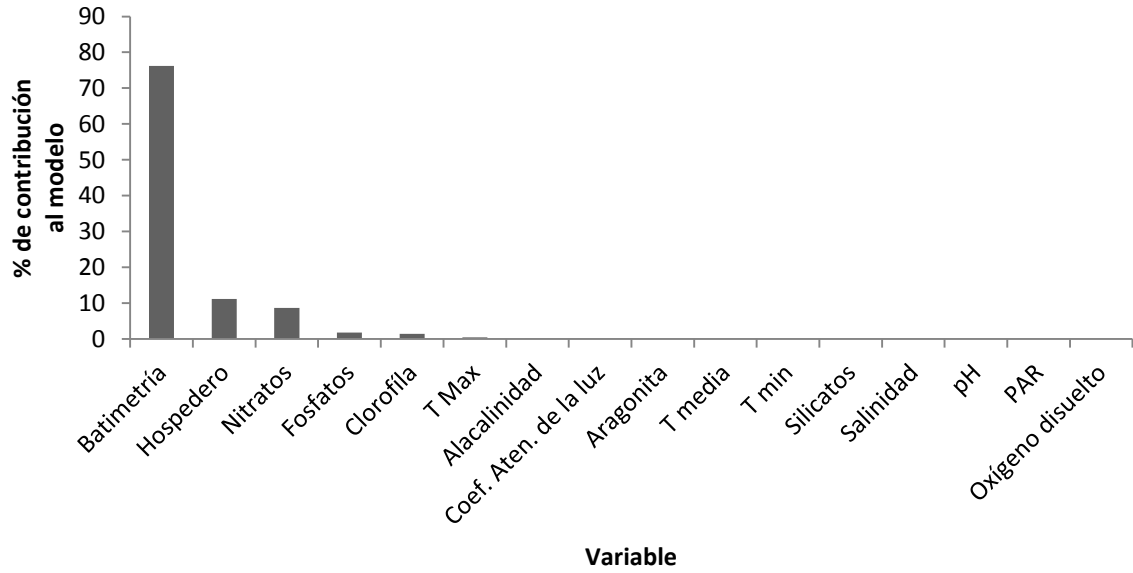


Figura 6.3: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* B1 del Atlántico

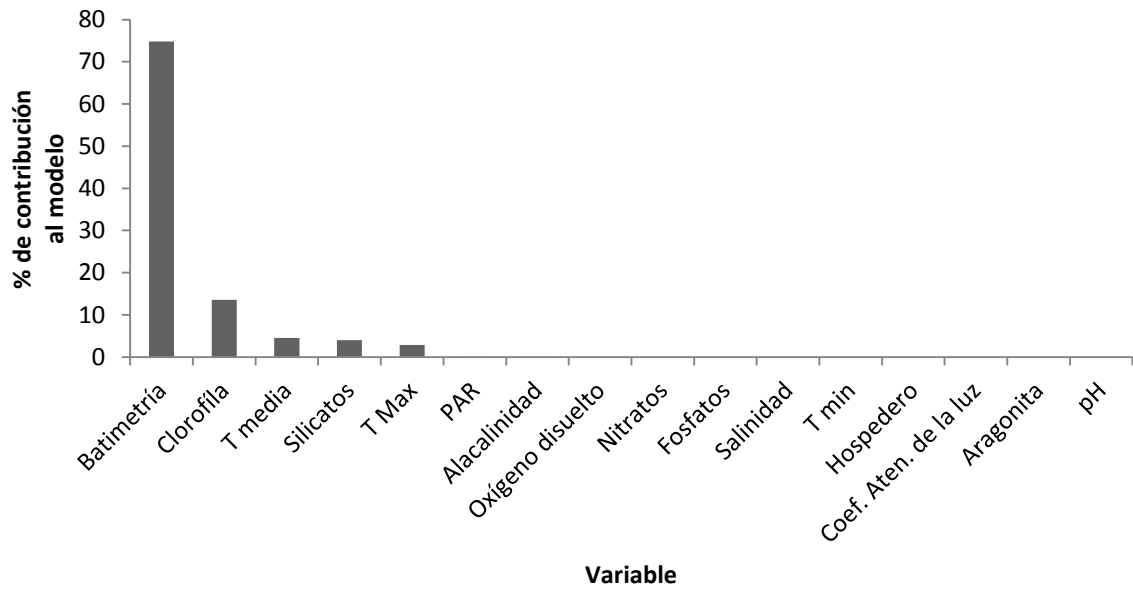


Figura 6.4: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* B5 del Atlántico

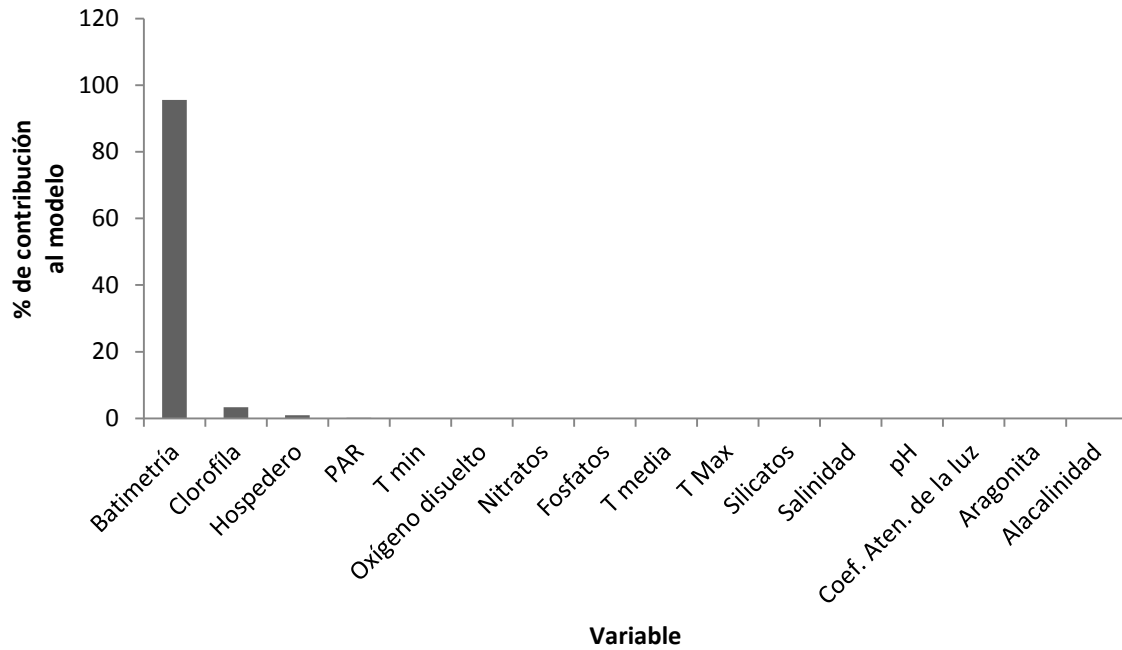


Figura 6.5: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* B7 del Atlántico

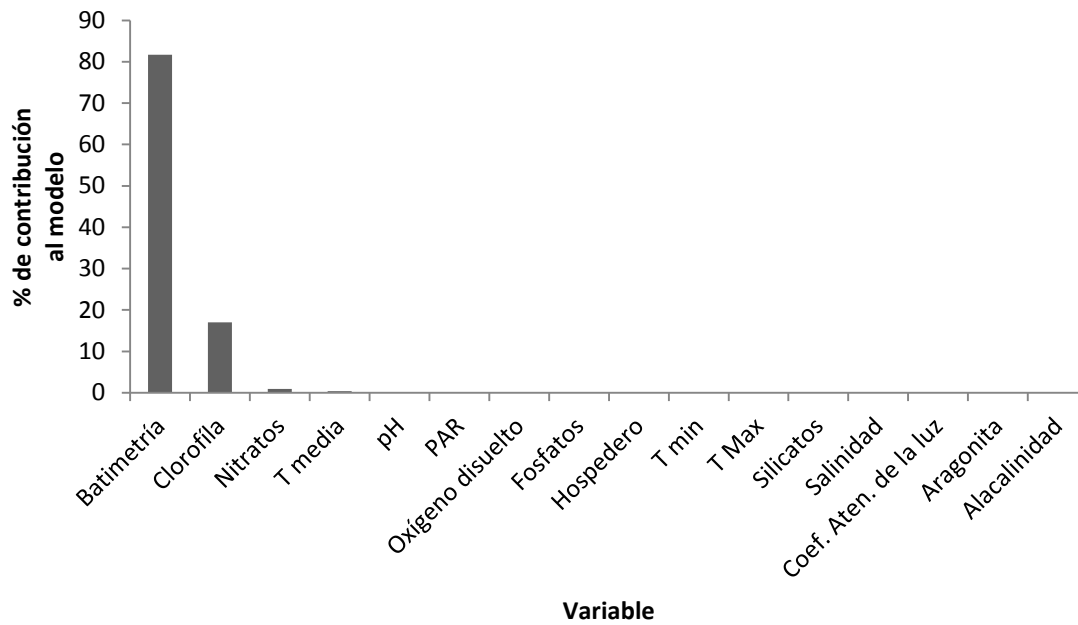


Figura 6.6: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C1 del Atlántico

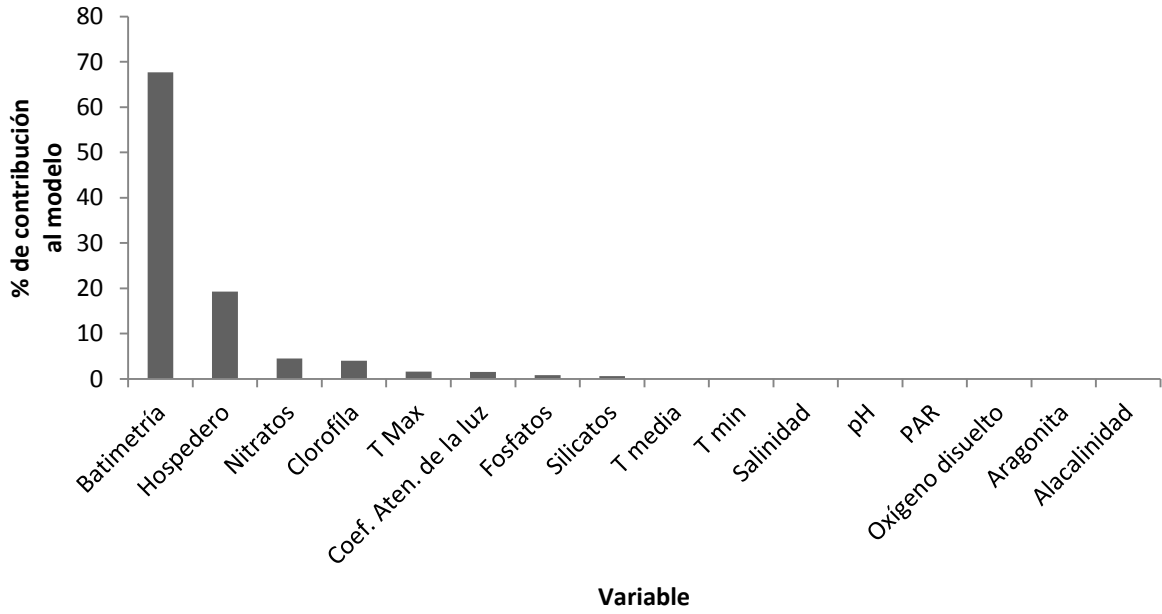


Figura 6.7: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C3 del Atlántico

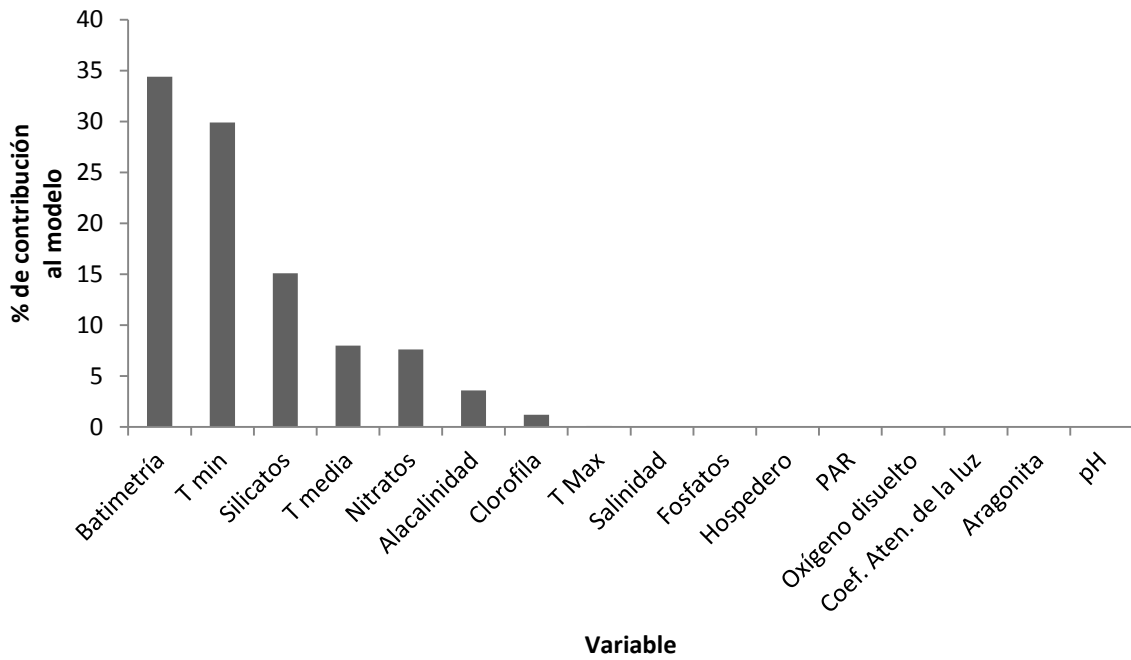


Figura 6.8: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C7 del Atlántico

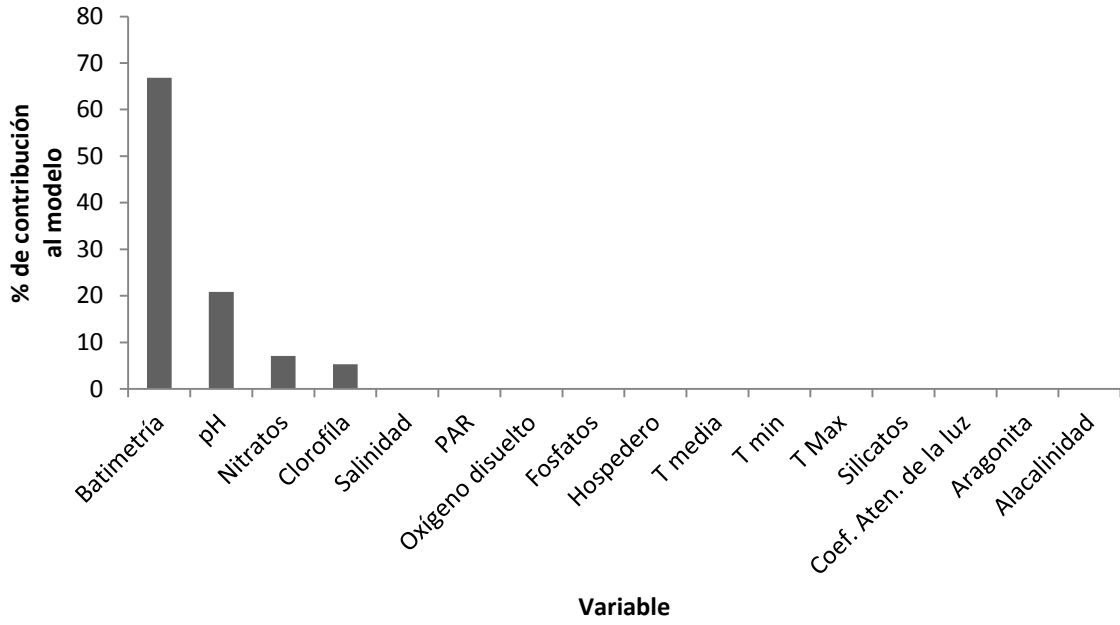


Figura 6.9: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C11 del Atlántico

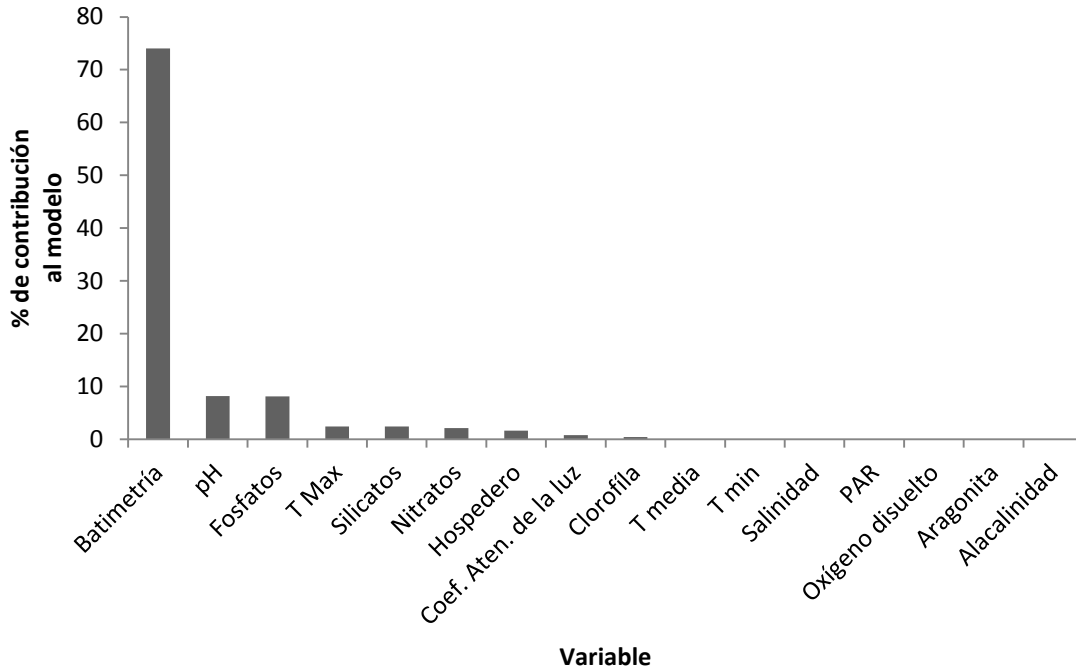


Figura 6.10: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* D1 del Atlántico

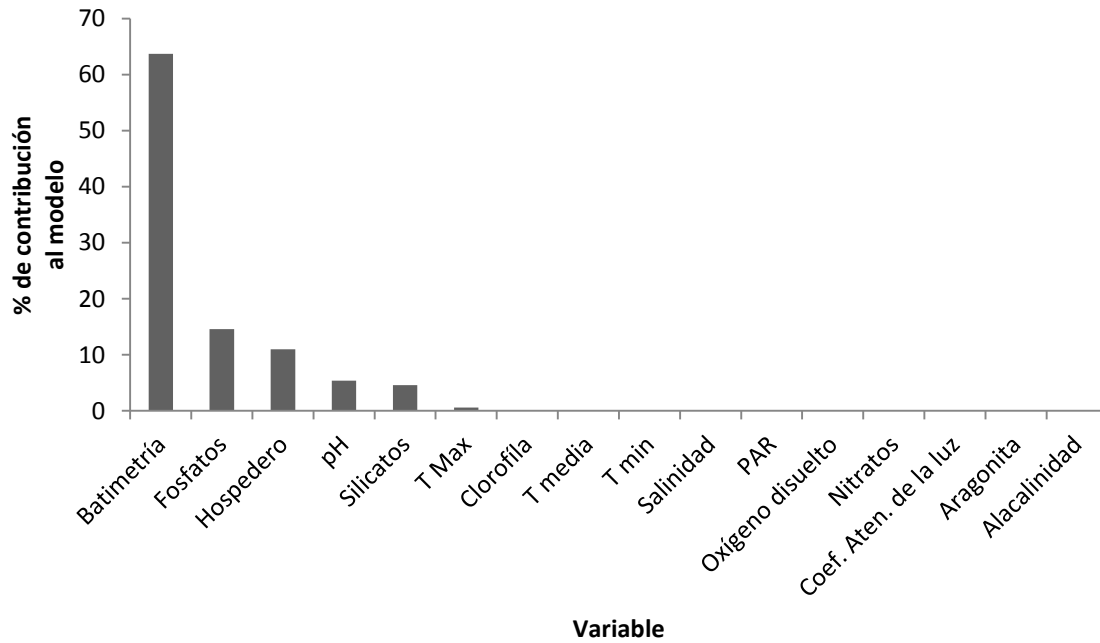


Figura 6.11: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* D1a del Atlántico

Océano Pacífico

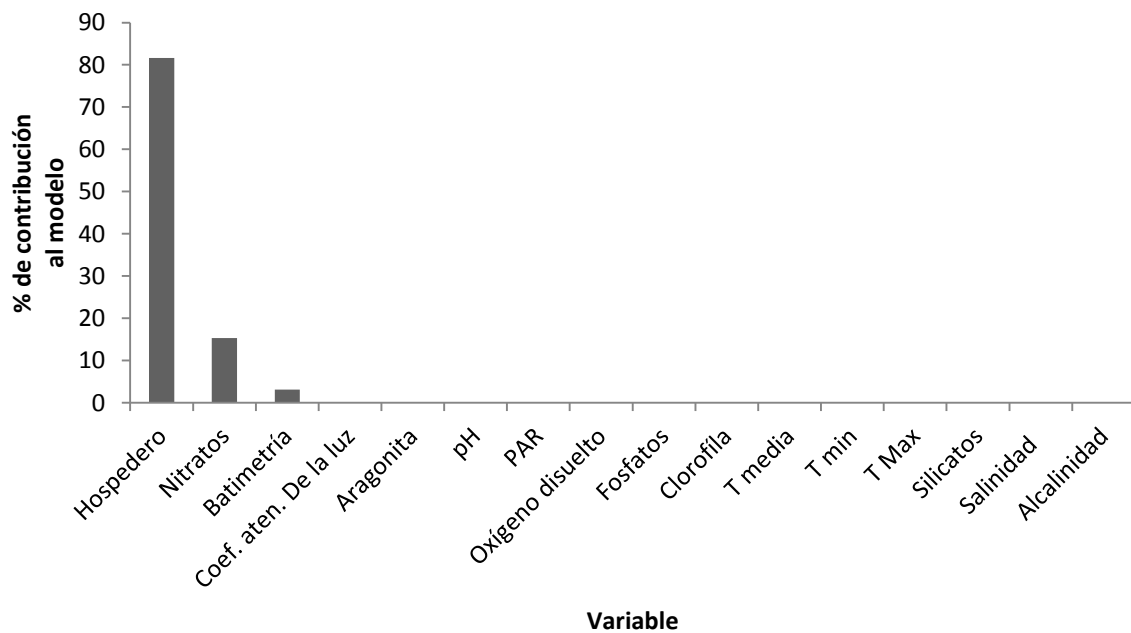


Figura 6.12: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C1 del Pacífico.

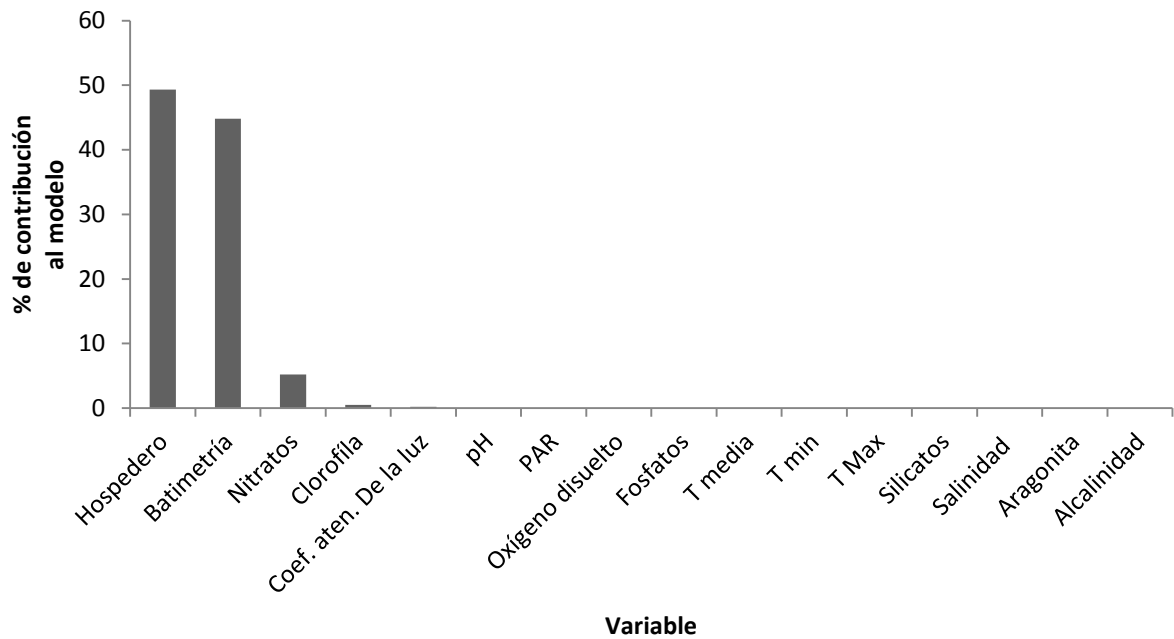


Figura 6.13: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C1b del Pacífico.

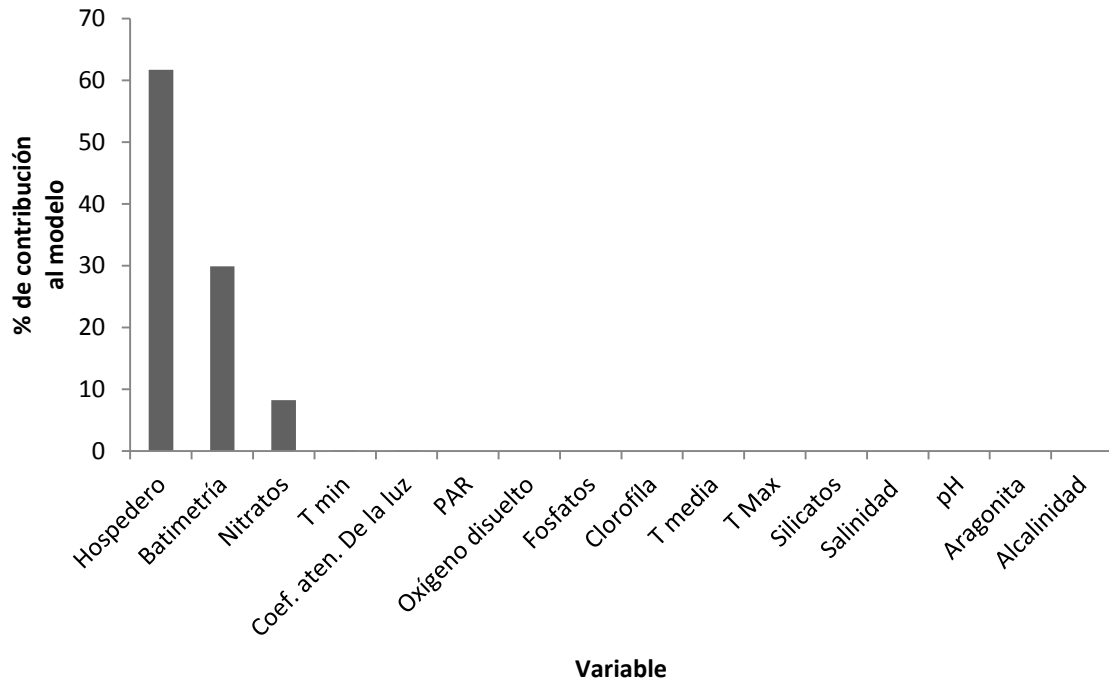


Figura 6.14: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* C1b del Pacífico.

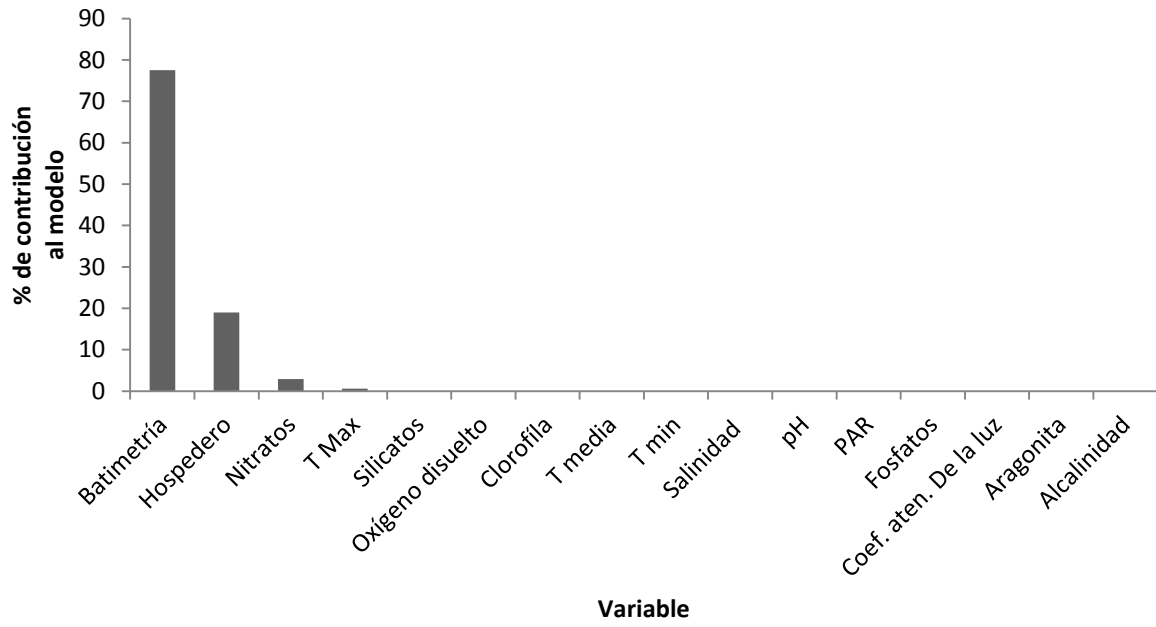


Figura 6.15: Porcentaje de contribución de cada variable utilizada en las estimaciones de la distribución potencial generadas en Maxent para *Symbiodinium* D1 del Pacífico.

Anexo VII:

Proyección de la distribución potencial
tomando en cuenta umbral de
blanqueamiento

Océano Atlántico

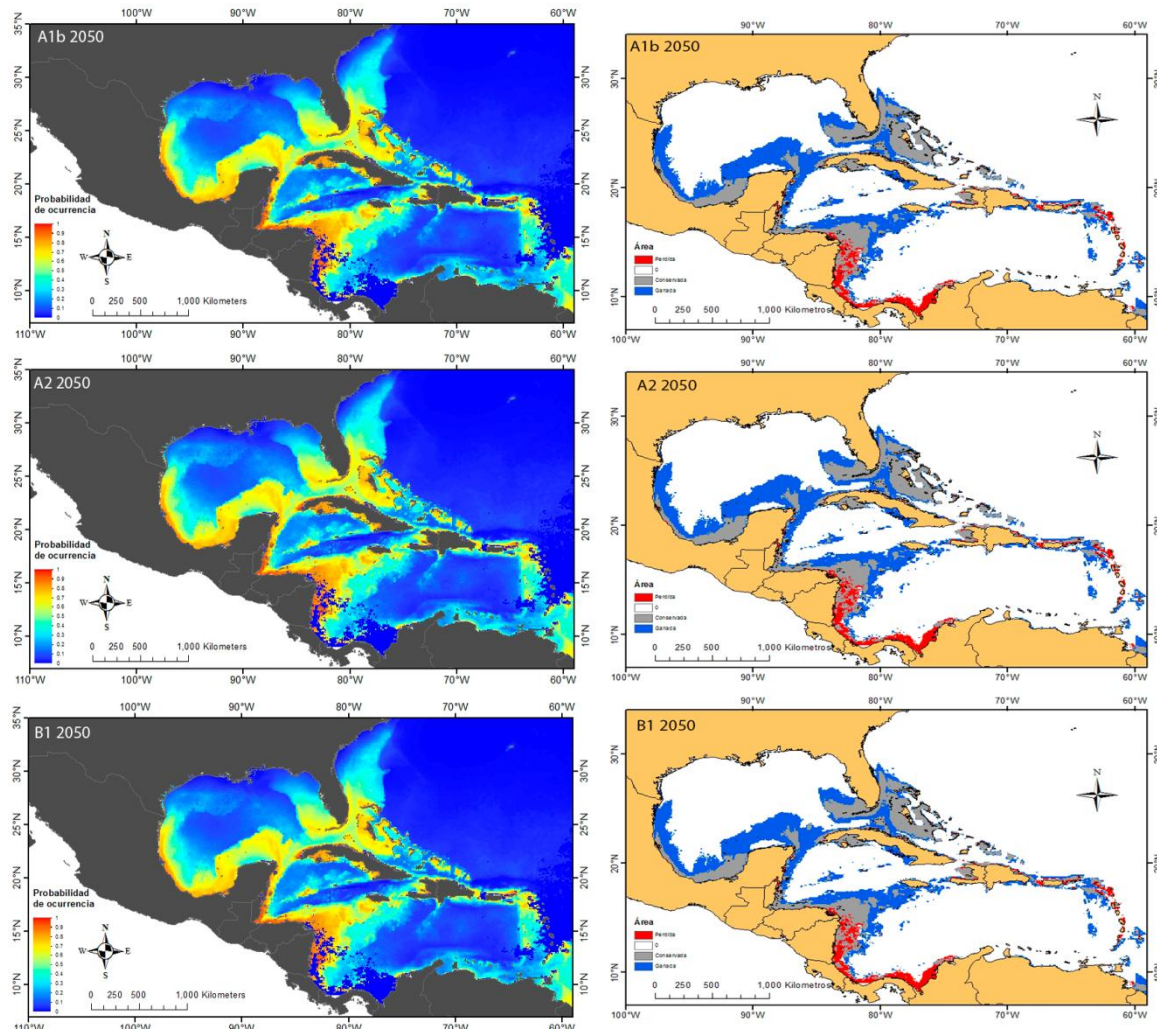


Figura 7.1: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium A3* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

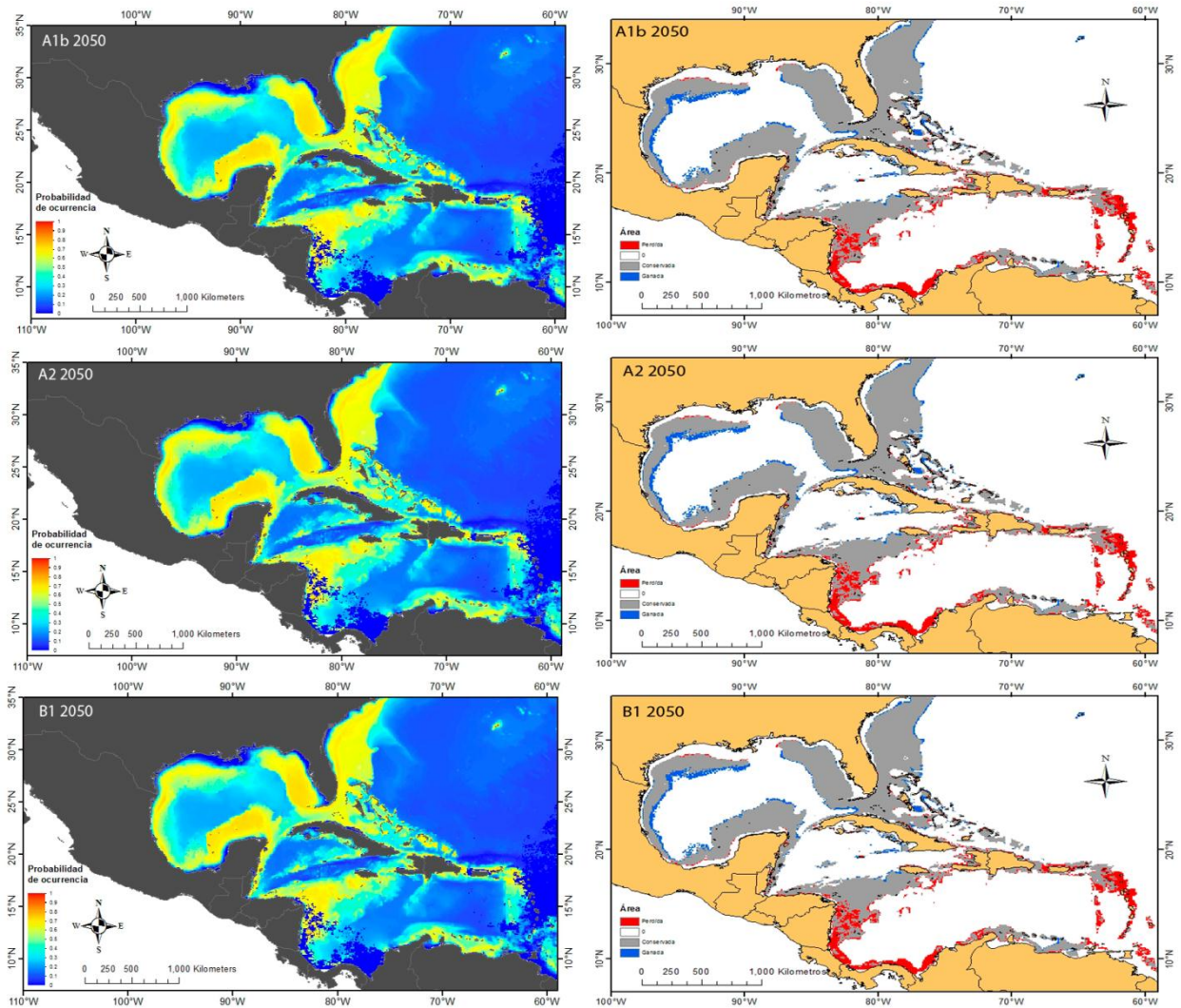


Figura 7.2: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium A4* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

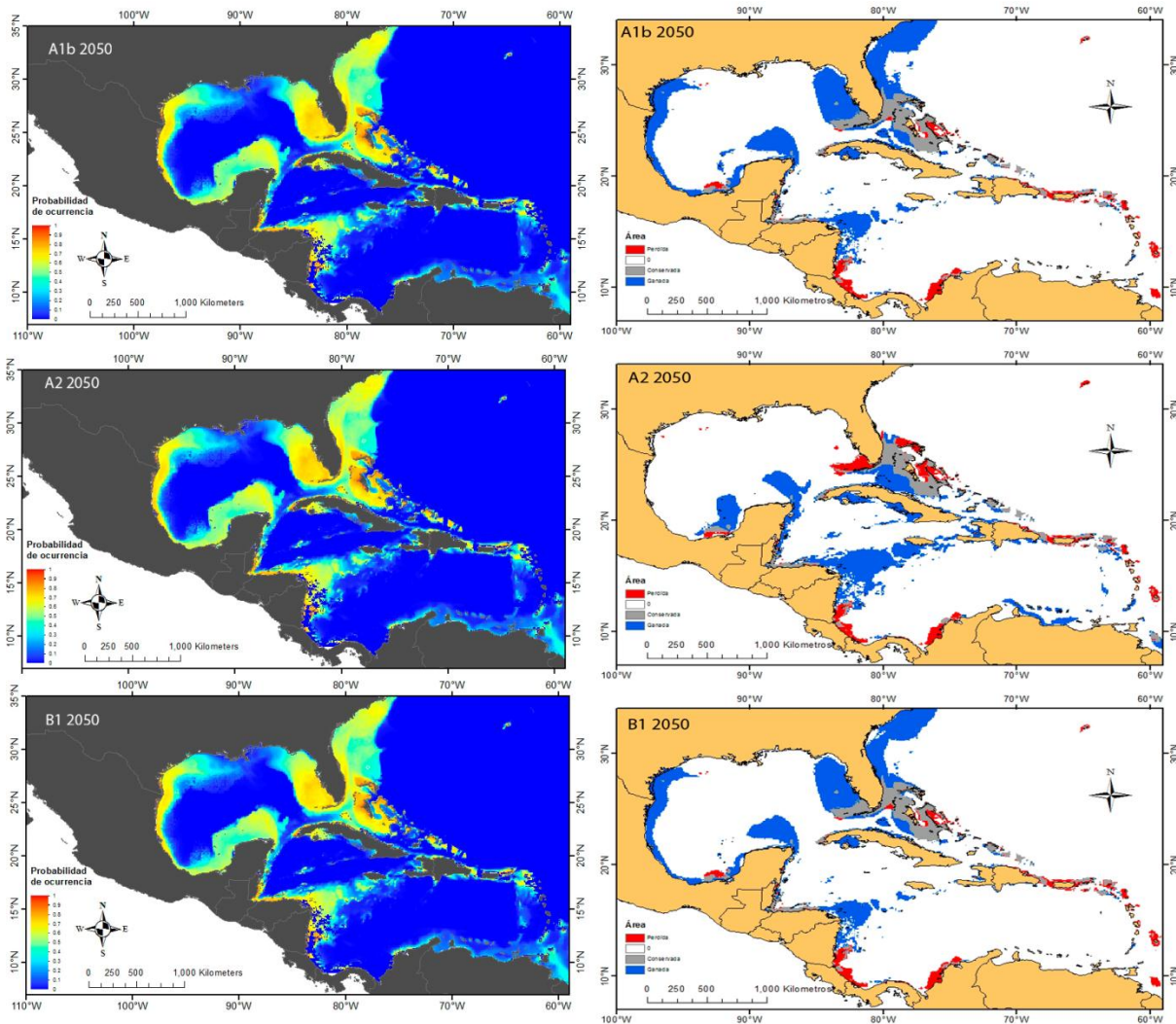


Figura 7.3: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* B1 en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

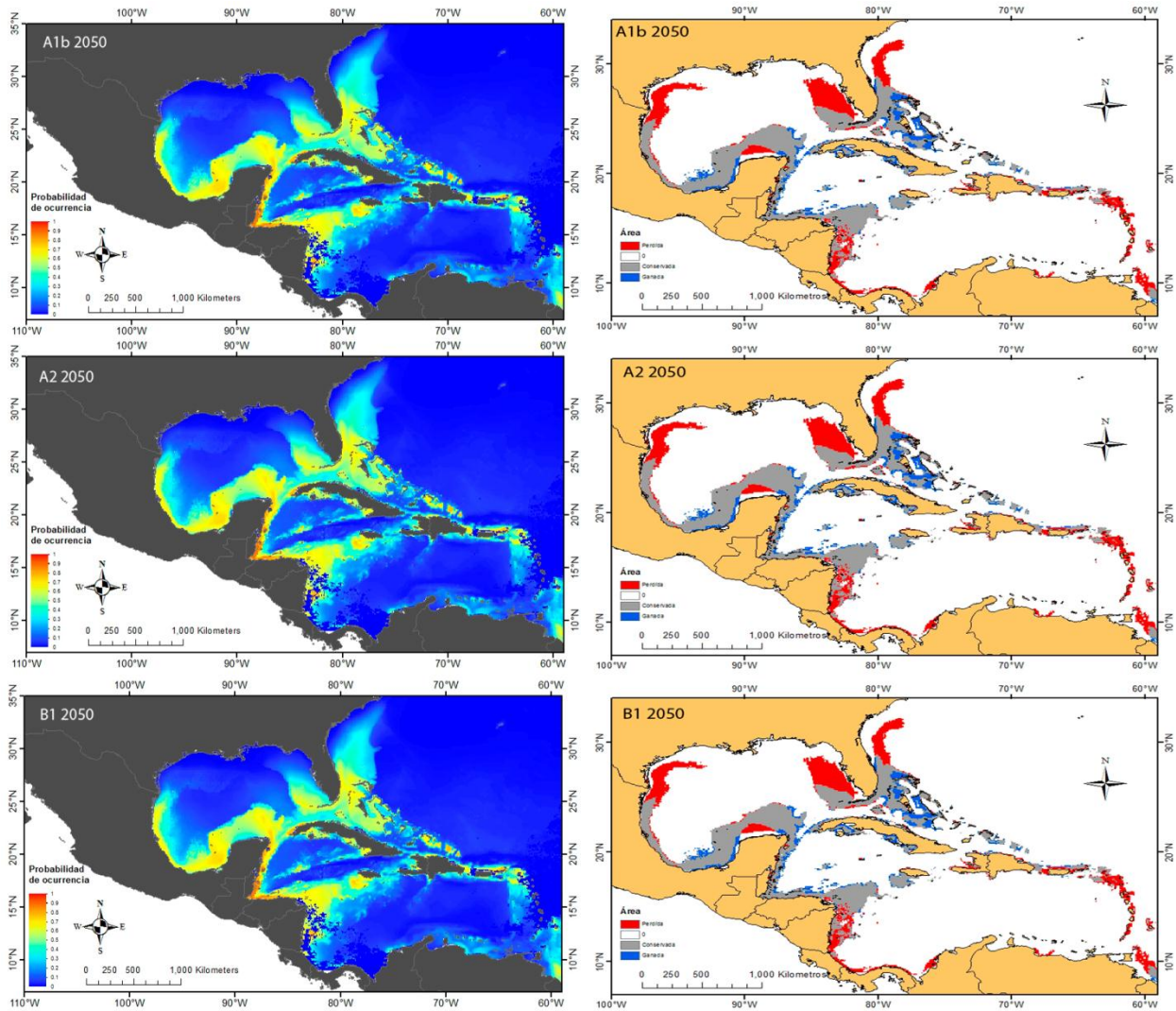


Figura 7.4: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium B5* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasaran el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

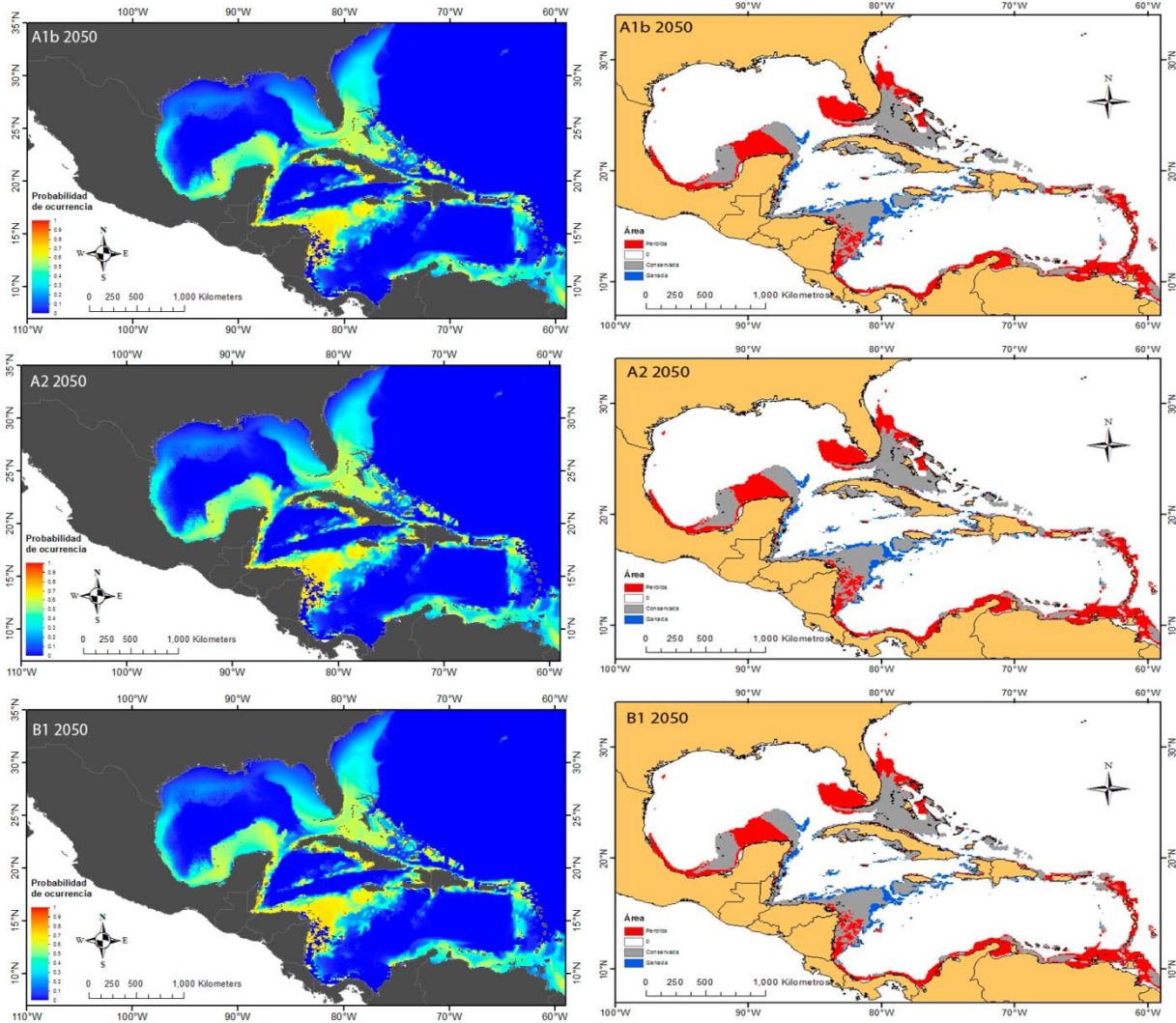


Figura 7.5: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium B5* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

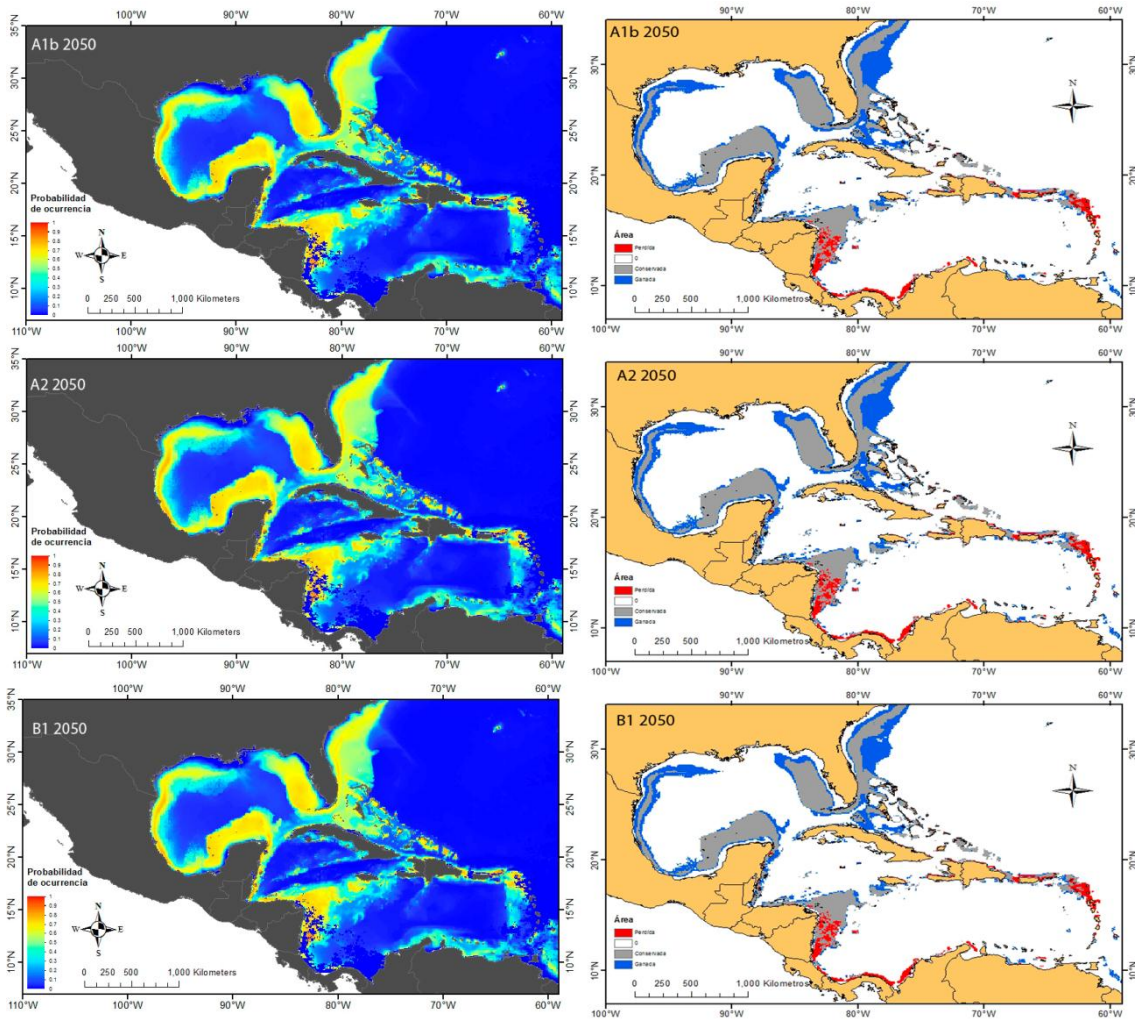


Figura 7.6: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium C1* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

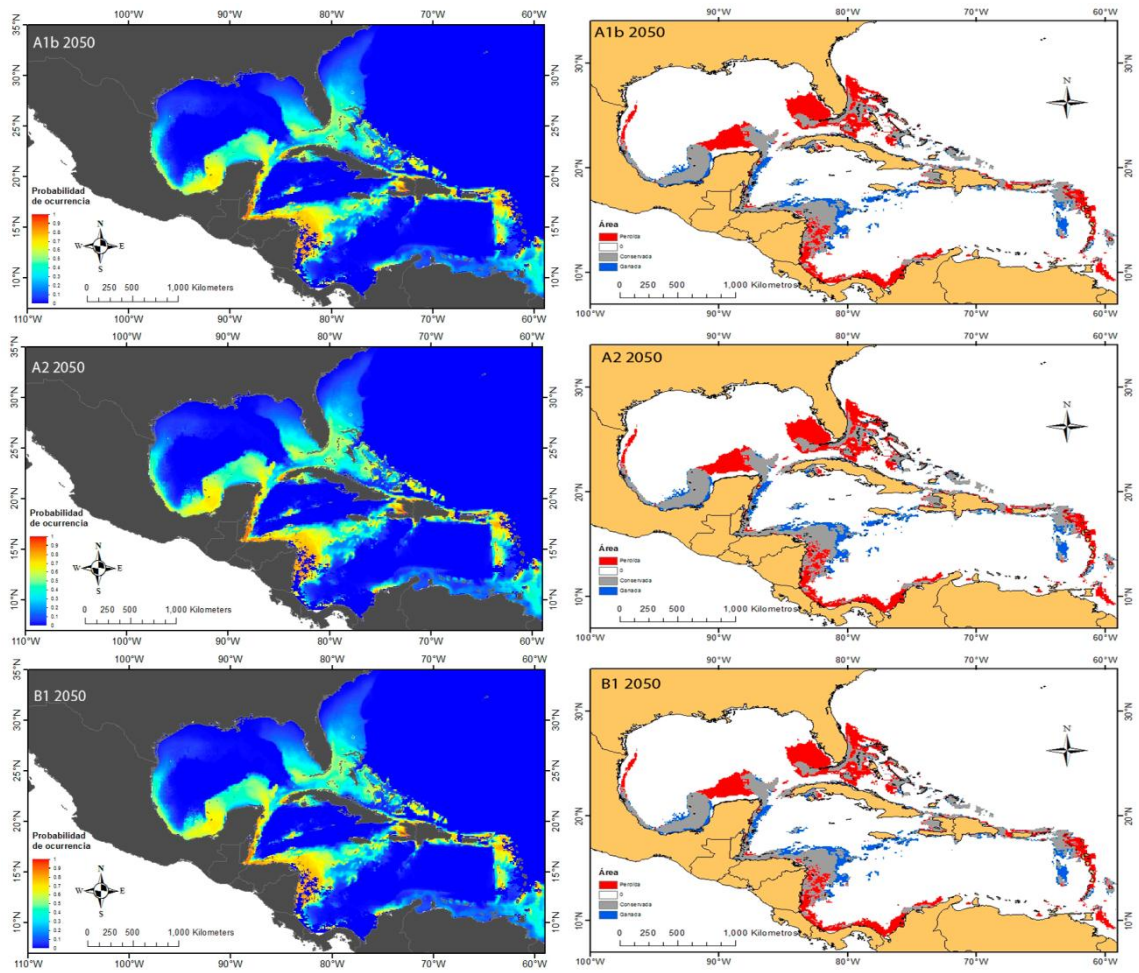


Figura 7.7: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium C3* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

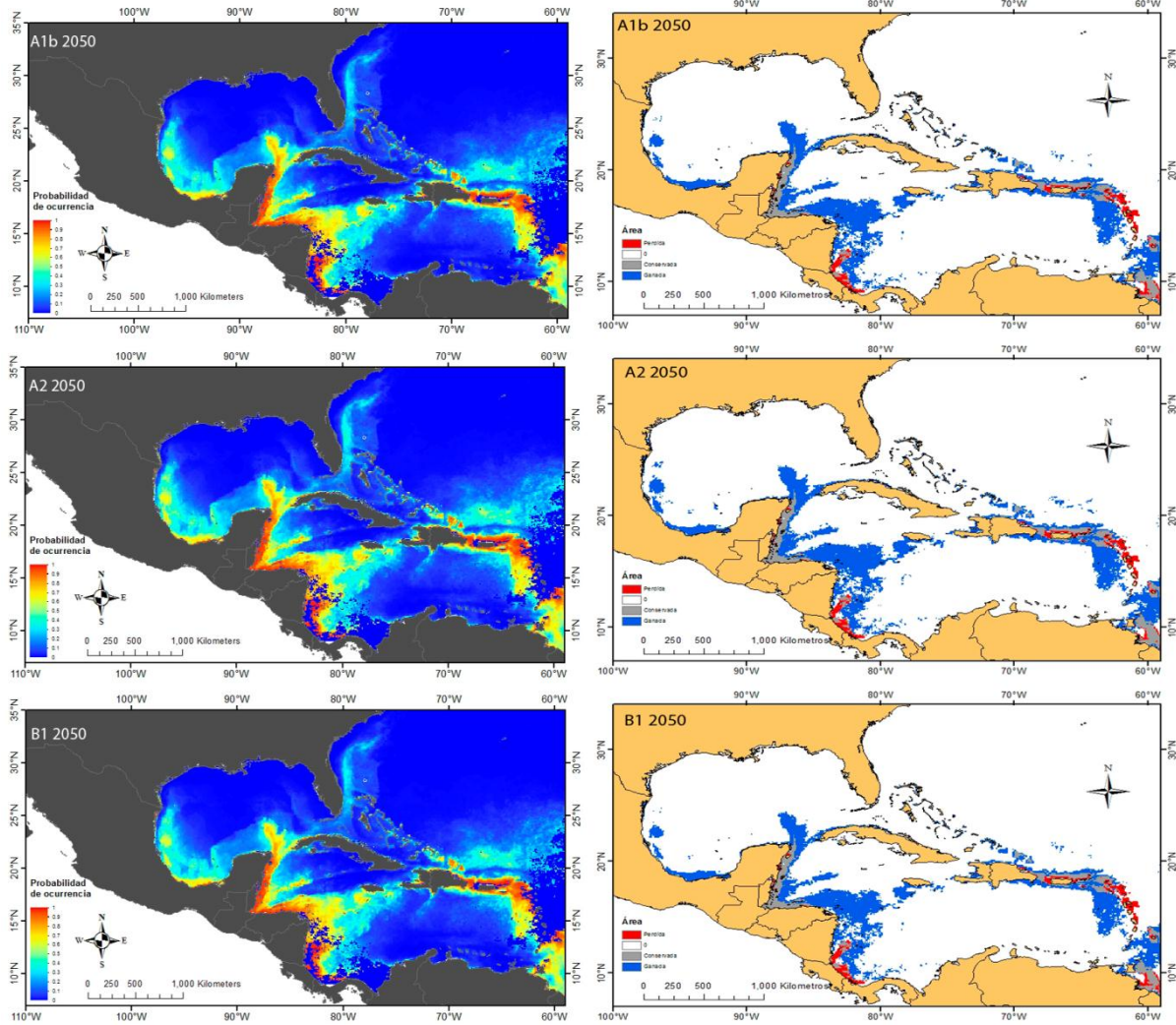


Figura 7.8: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium C7* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

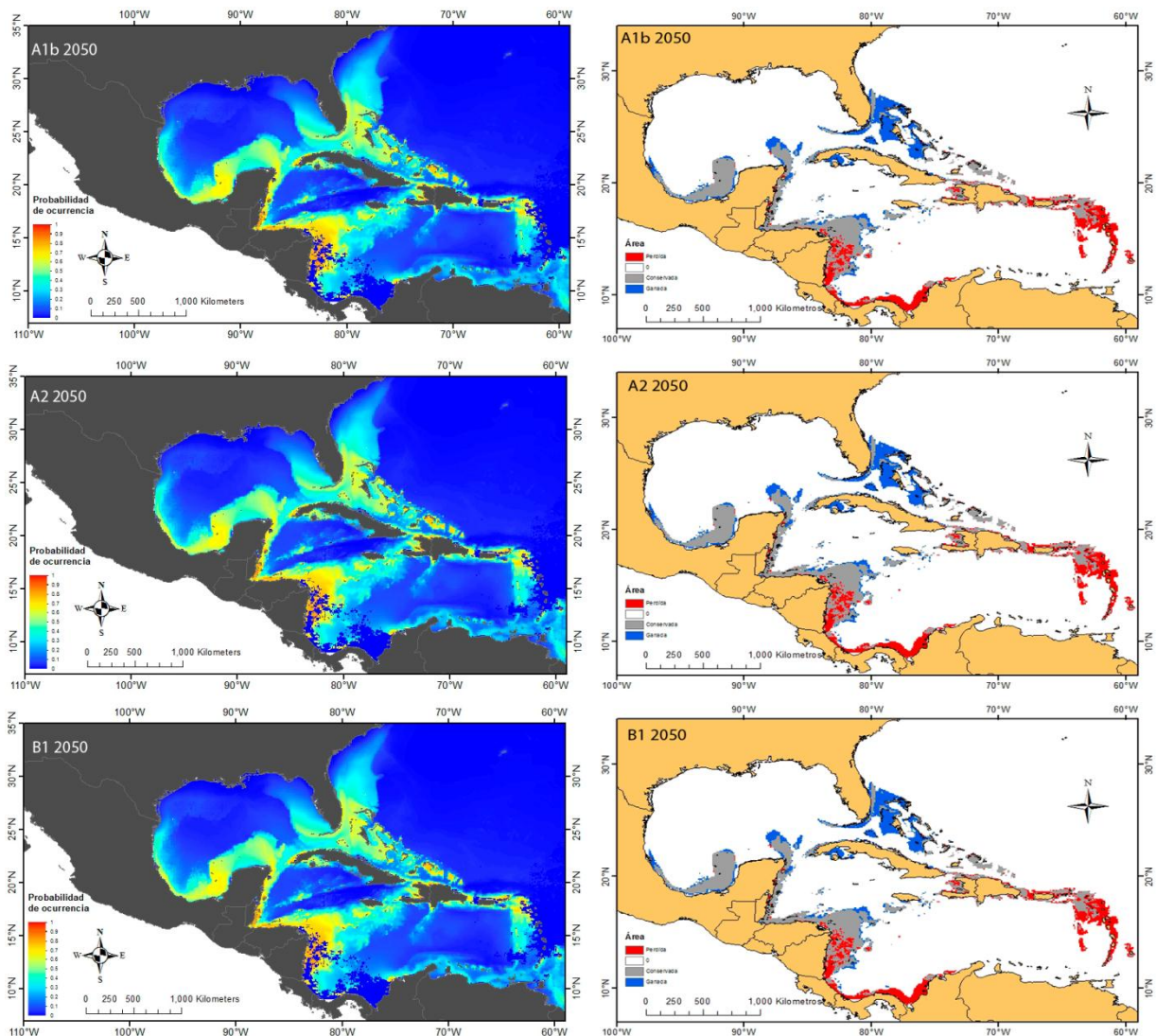


Figura 7.9: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C11 en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

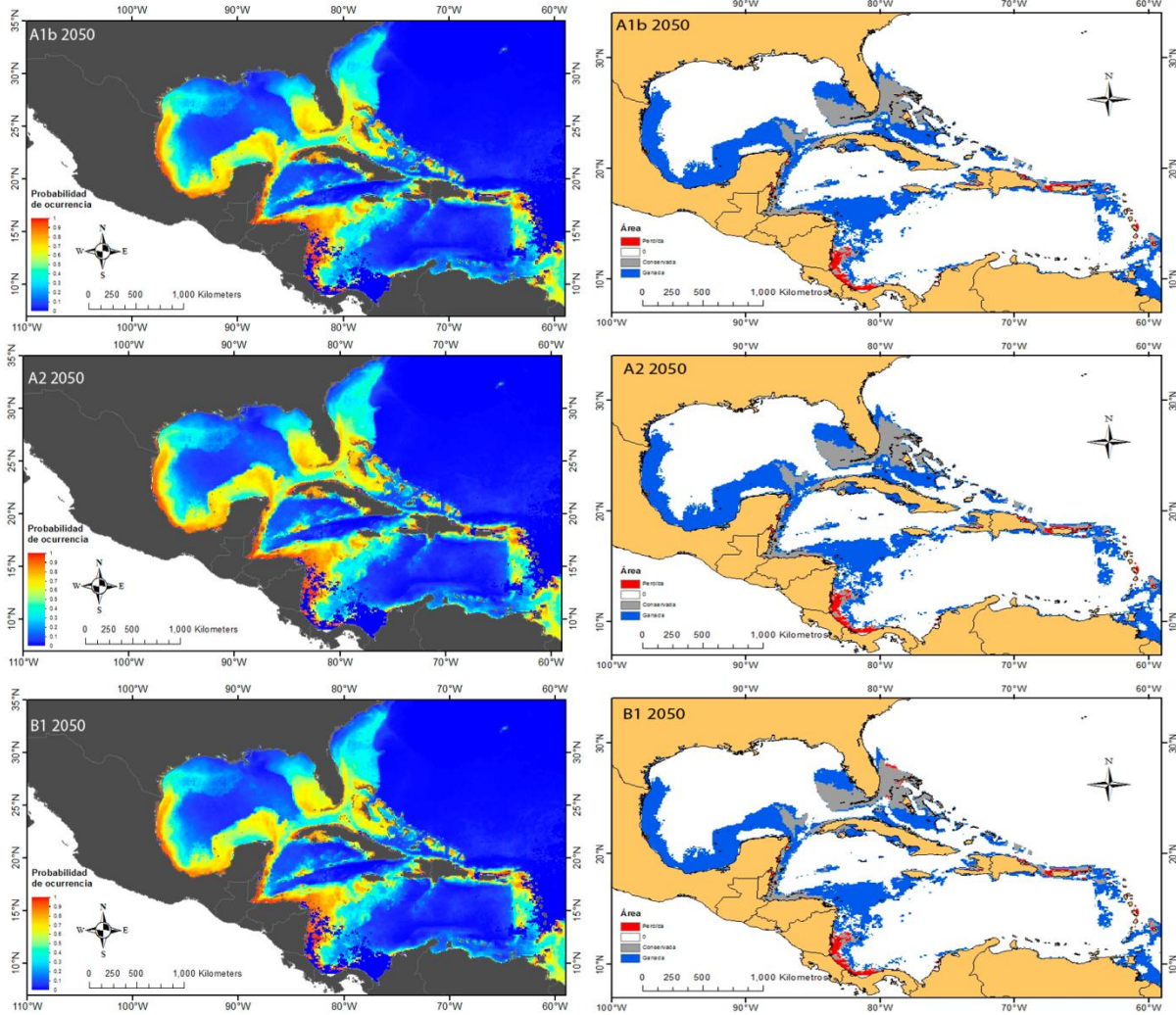


Figura 7.10: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium D1* en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

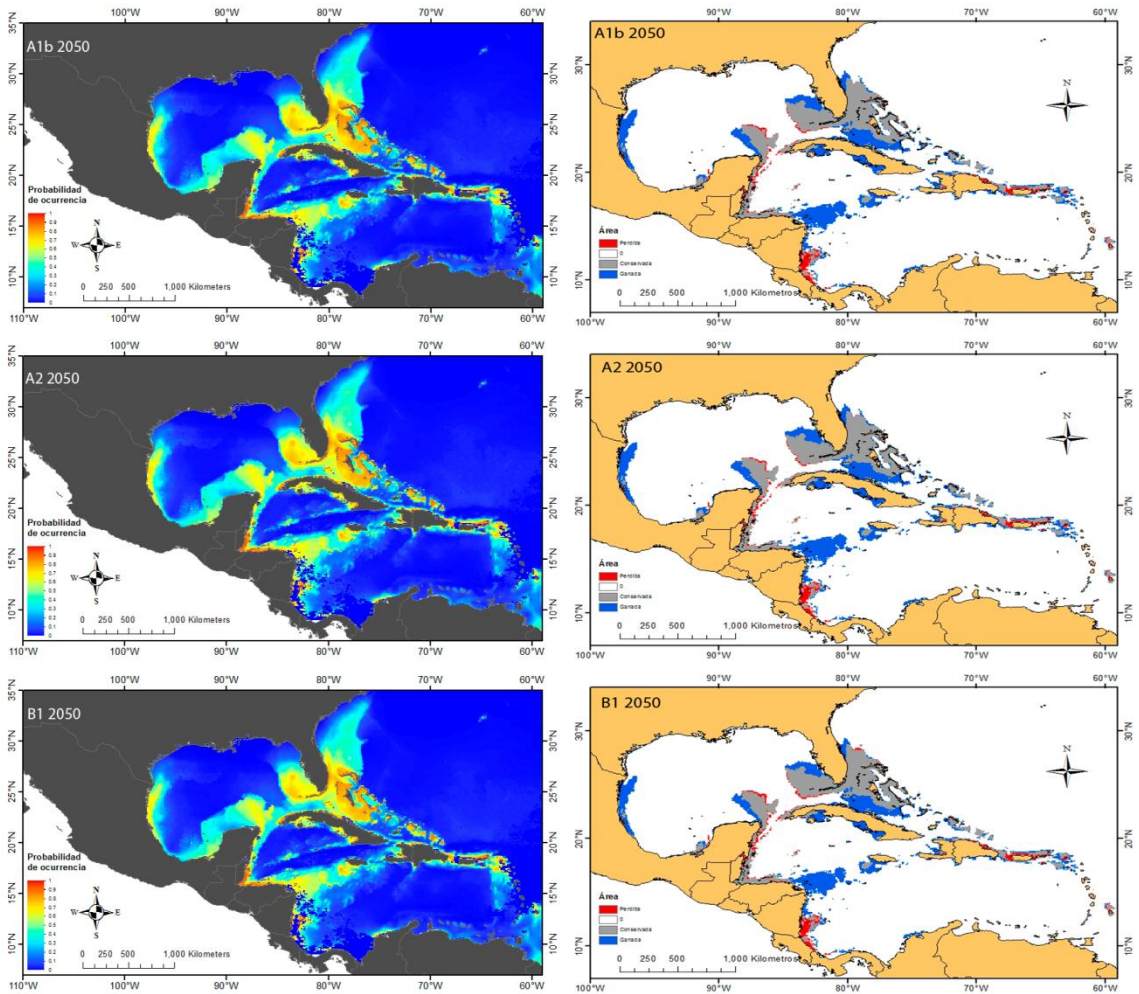


Figura 7.11: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* D1a en el Atlántico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

Océano Pacífico

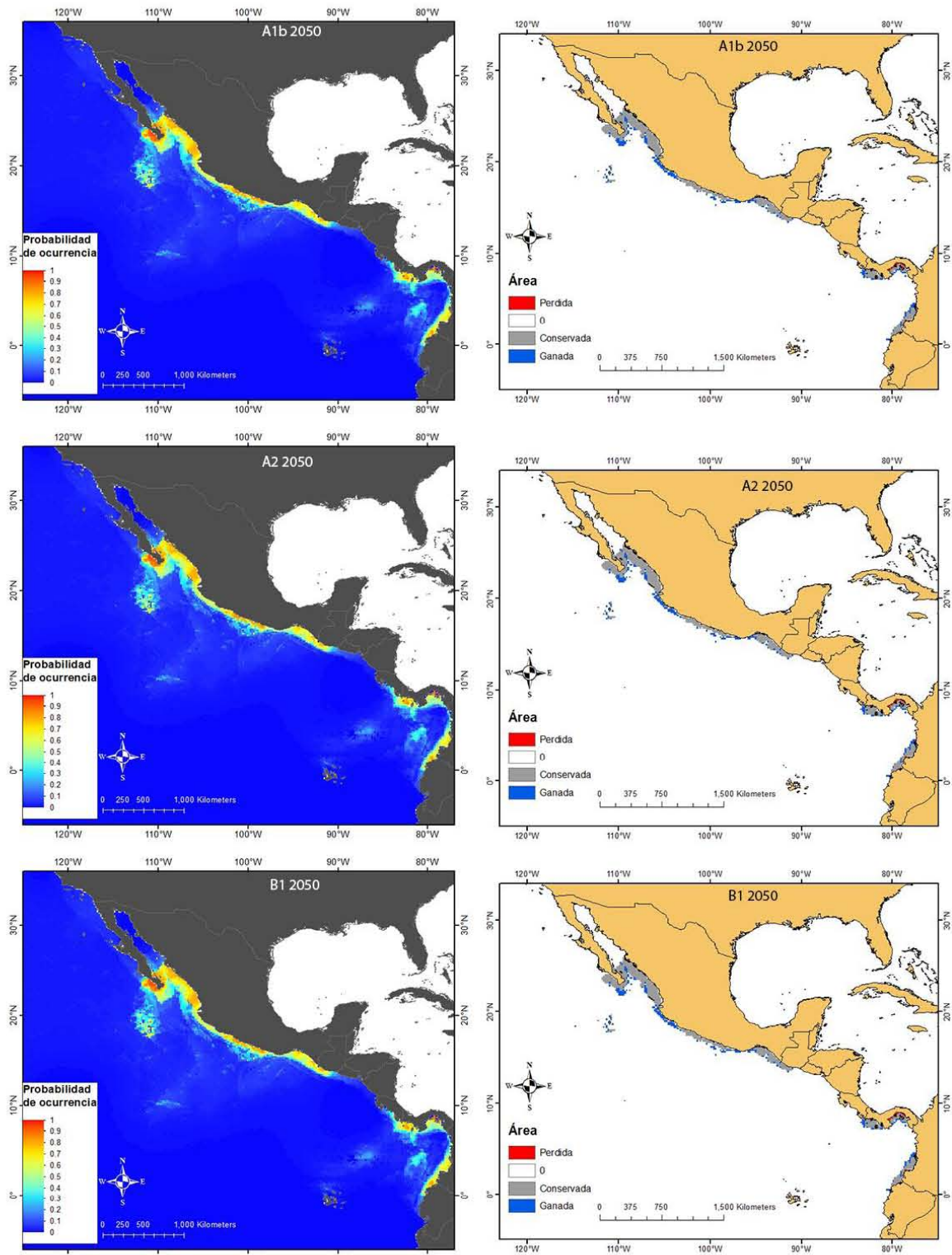


Figura 7.12: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1 en el Pacífico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

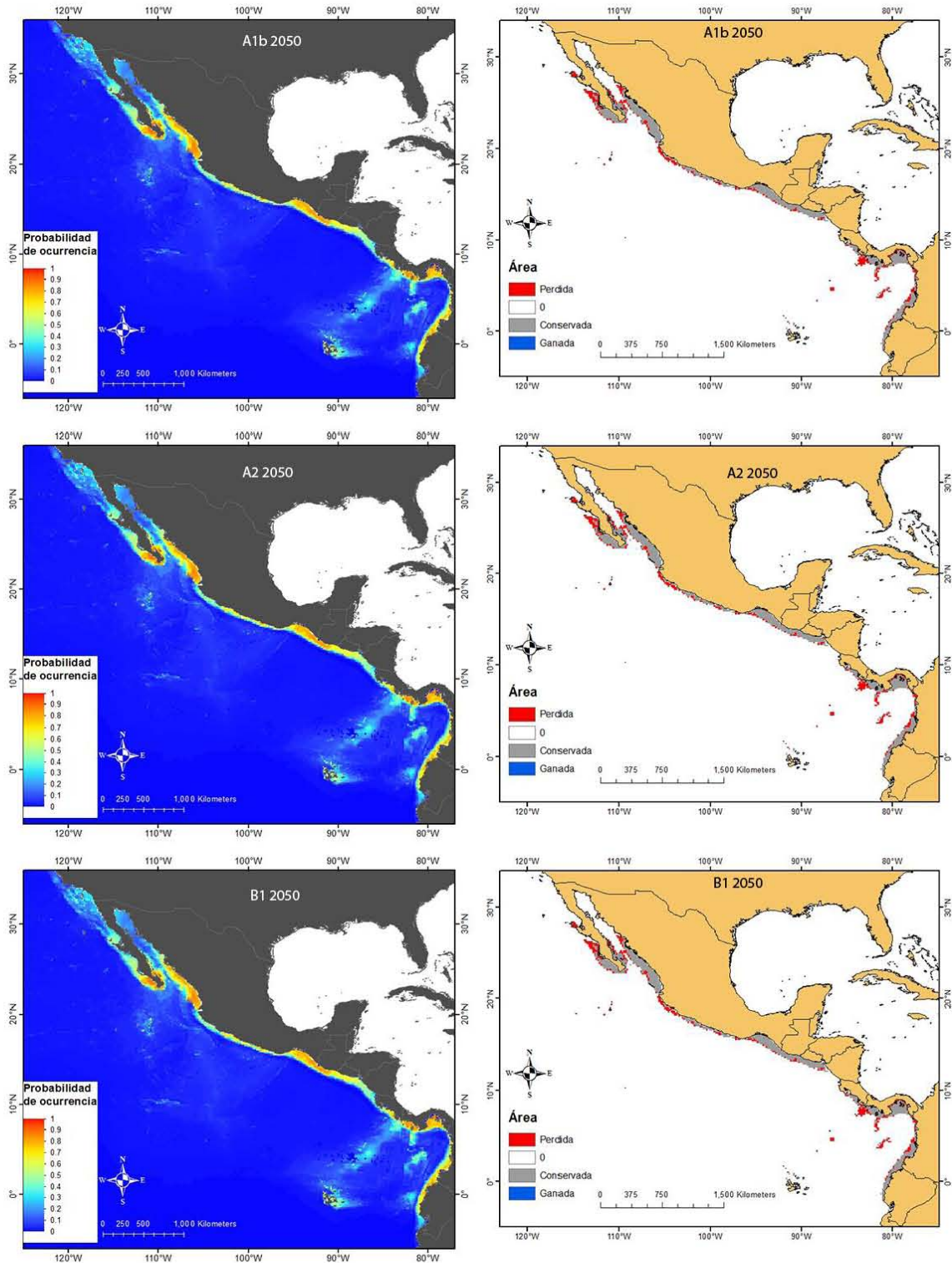


Figura 7.13: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1b en el Pacífico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

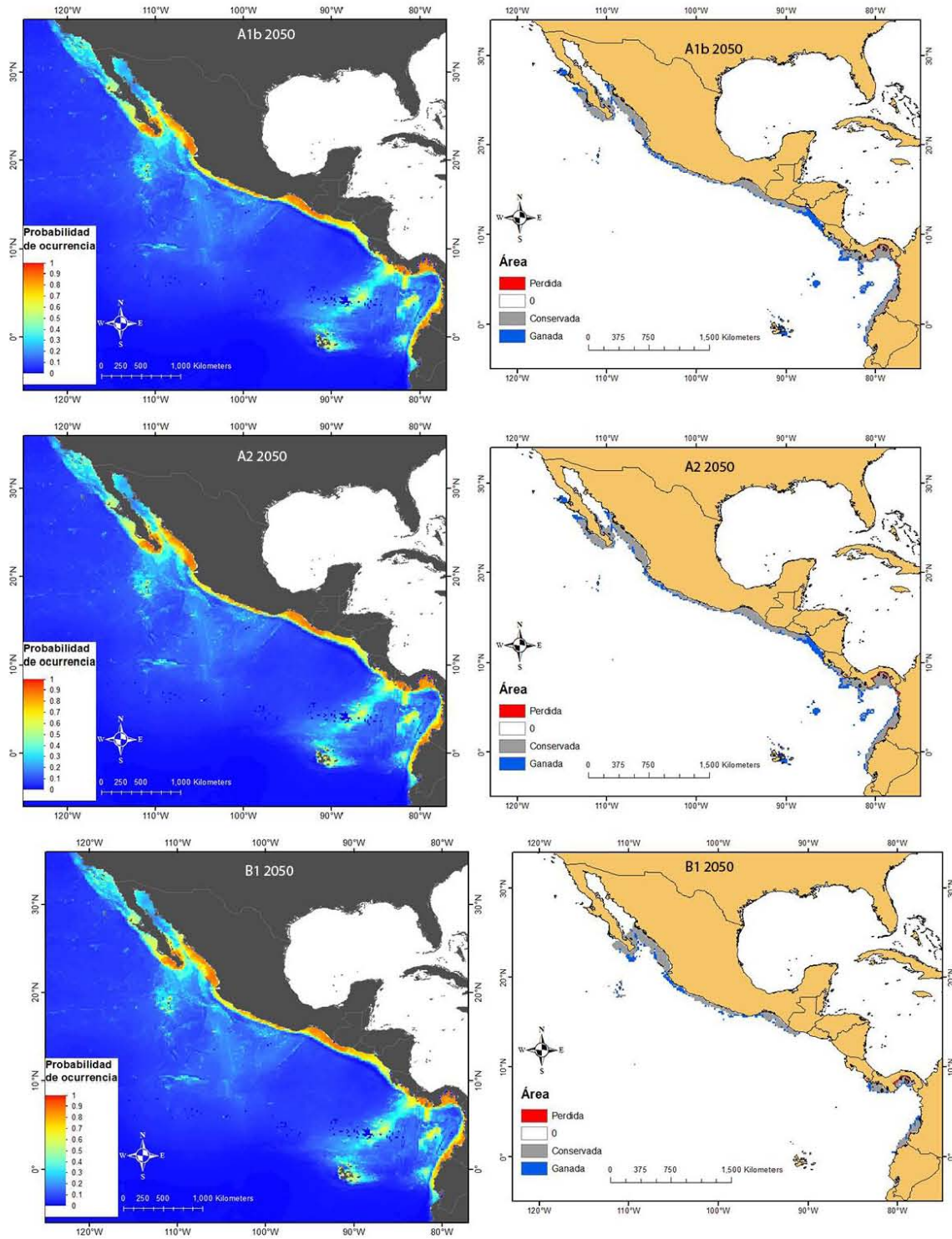


Figura 7.14: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium* C1c en el Pacífico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.

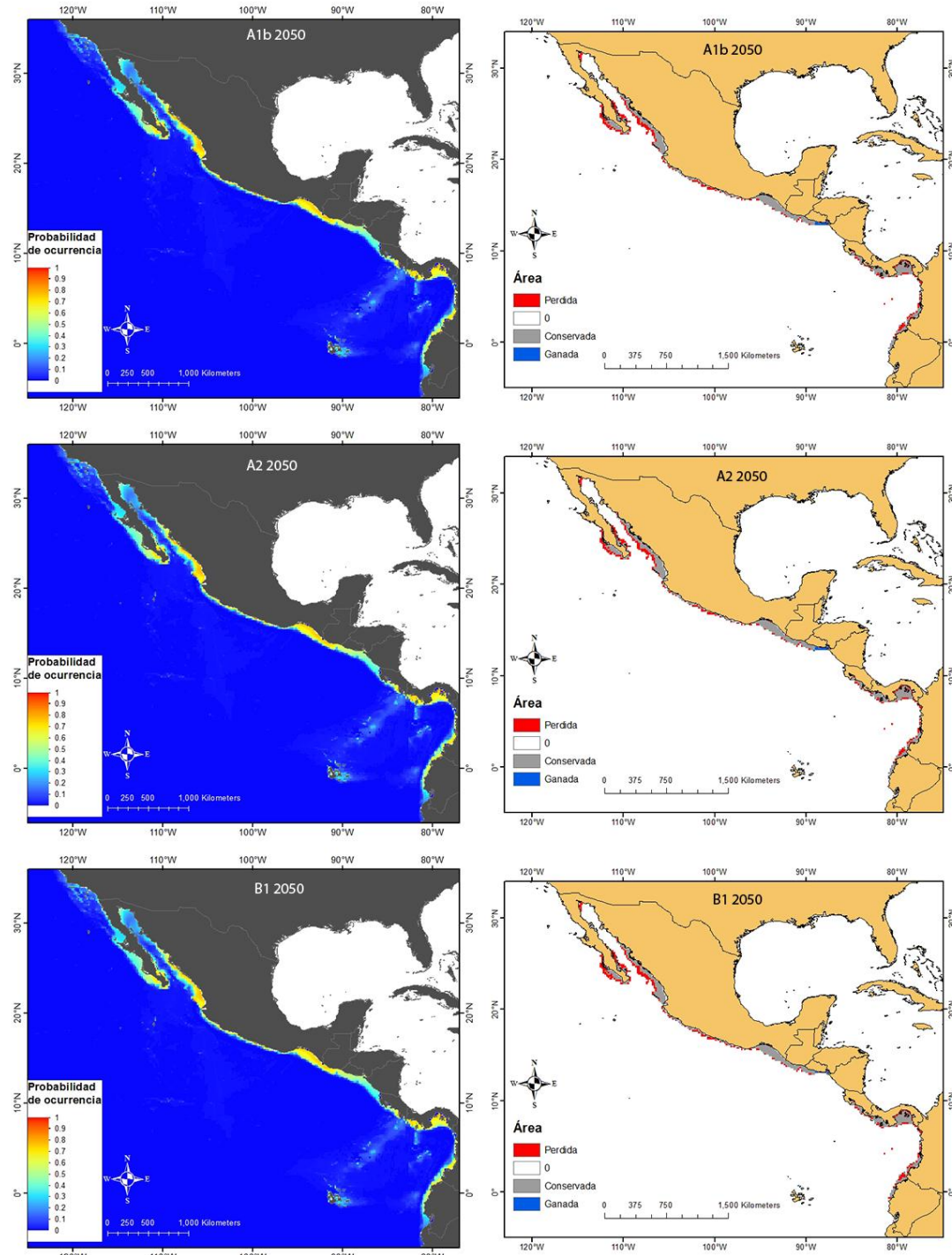


Figura 7.15: Predicción de la distribución potencial (izquierda) y (derecha) estimación del hábitat conservado (gris), ganado (azul) y perdido (rojo) por *Symbiodinium D1* en el Pacífico tomando en cuenta las zonas que rebasarán el umbral de blanqueamiento de acuerdo con distintos escenarios.