



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Modelación del nicho ecológico de las especies de *Elysia* (Heterobranchia: Sacoglossa) del Caribe, bajo escenarios de cambio climático

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LINA MARCELA JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CARLOS ALBERTO YÁÑEZ ARENAS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. EDNA NARANJO GARCÍA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES SIMÕES

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CD. MX.

NOVIEMBRE, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Modelación del nicho ecológico de las especies de *Elysia* (Heterobranchia: Sacoglossa) del Caribe, bajo escenarios de cambio climático

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LINA MARCELA JIMÉNEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. CARLOS ALBERTO YÁÑEZ ARENAS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. EDNA NARANJO GARCÍA

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES SIMÕES

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

NOVIEMBRE, 2019

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0902/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **26 de agosto de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **JIMÉNEZ LINA MARCELA** con número de cuenta **518491235** con la tesis titulada **"Modelación del nicho ecológico de las especies de *Elysia* (Heterobranchia: Sacoglossa) del Caribe, bajo escenarios de cambio climático"**, realizada bajo la dirección del **DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA**
Vocal: **DRA. JAZMÍN DENEZ ORTIGOSA GUTIÉRREZ**
Secretario: **DR. FERNANDO NUNO DIAS MÁRQUES-SIMÕES**
Suplente: **DR. RODOLFO RIOJA NIETO**
Suplente: **DR. LUIS ALFREDO OSORIO OLVERA**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 23 de octubre de 2019

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGNS/VMVA/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **UNAM** por haberme dado la oportunidad de cursar mis estudios de Maestría en esta institución.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** por otorgarme la beca de manutención que me permitió realizar los estudios de maestría.

Al **Proyecto HRI-UNAM-CONABIO**: Actualización del conocimiento de la diversidad de especies de invertebrados marinos bentónicos de aguas someras (<50m) del sur del Golfo de México, por el apoyo para la asistencia a congresos y eventos académicos.

A mi director de tesis el **Dr. Carlos Yáñez Arenas** por darme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo, por su tiempo y paciencia al explicar, por su apoyo en lo académico y lo personal. Gracias por confiar en mí para realizar este trabajo.

A los miembros de mi comité tutorial:

Dra. Edna Naranjo García por sus valiosos aportes, sugerencias y recomendaciones que ayudaron a la mejoría de este trabajo.

Dr. Nuno Simões por confiar en mí, aceptarme como estudiante y permitirme pertenecer a su equipo de trabajo, por su apoyo antes y durante el proceso, por sus múltiples preguntas y recomendaciones que permitieron mejorar este trabajo.

DEDICATORIA

Un día despiertas y el destino te muestra el camino y te das cuenta que todo tiene sentido. Decides seguir las señales y descubres que los obstáculos te ayudan a ser más fuerte, **pensaste que venías solo a estudiar y la vida te dio mucho más**. No fue difícil, siempre hay ángeles en el camino, que te recuerdan que no estás solo.... aunque a veces lo pienses.

Gracias a la vida por permitirme ser estudiante una vez más y a todos los maestros que han guiado mi camino, ya sean familiares, conocidos, profesores o amigos, todos han sido parte de este proceso y a ellos dedico esta tesis.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	4
ANTECEDENTES	6
Características del género <i>Elysia</i>	6
Modelado de nicho ecológico	8
Cambio climático y moluscos heterobranquios	11
OBJETIVOS	14
Objetivo General	14
Objetivos Específicos	14
CAPÍTULO 1. DETERMINANTES AMBIENTALES, DISTRIBUCIÓN Y RIQUEZA POTENCIAL DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>Elysia</i> DEL CARIBE	15
Resumen	15
Introducción	15
Métodos	18
Resultados	24
Discusión	34
Referencias	38
Anexos capítulo 1	47
CAPÍTULO 2. EFECTOS POTENCIALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>Elysia</i> DEL CARIBE	57
Resumen	57
Introducción	57
Métodos	60
Resultados	64
Discusión	71
Referencias	74
Anexos capítulo 2	81
DISCUSIÓN GENERAL	99
CONCLUSIONES GENERALES	100
REFERENCIAS	101

RESUMEN

Las babosas marinas del género *Elysia* son importantes controladoras de algas invasoras, han sido fuente de insumos para la industria farmacéutica, son empleadas como modelo de desarrollo larvario y ampliamente estudiadas por su capacidad de obtener cloroplastos de las algas y mantenerlos en el interior de células digestivas, donde continúan activos fotosintéticamente. Sin embargo, es poco lo que se sabe sobre los patrones de distribución y los factores que los limitan. En esta investigación se utilizó la modelación de nicho ecológico para estimar la distribución potencial actual y futura de las babosas marinas del género *Elysia* presentes en el Caribe, se identificaron las variables ambientales que mejor explican los patrones de distribución de las especies, se estimó la riqueza taxonómica potencial de las especies del Caribe y se evaluó la representatividad de la riqueza en el sistema actual de áreas marinas protegidas. Se evaluaron dos hipótesis: 1) la favorabilidad ambiental del género *Elysia* se desplazará hacia latitudes más altas, y 2) como consecuencia del cambio climático, las áreas favorables para el género se reducirán. Los modelos de nicho ecológico se obtuvieron a través del algoritmo de máxima entropía (MaxEnt). Como insumos se emplearon registros de presencia obtenidos de diferentes fuentes y variables bioclimáticas y geofísicas pre-procesadas obtenidas de Bio-Oracle y Marspec. Los modelos fueron proyectados a 2050 y 2100 usando dos escenarios de cambio climático; uno de estabilización (RCP 4.5) y otro más pesimista (RCP 8.5). Los resultados de este estudio predicen, para la mayoría de las especies, expansiones hacia latitudes más altas y reducción del área favorable en todos los escenarios de cambio climático. Aunque los resultados indican que, en general, habrá un desplazamiento de la favorabilidad en los extremos de la distribución de las especies, la pérdida de área debido al cambio climático será mayor. La distancia a la costa y la temperatura máxima anual fueron las dos variables que explicaron mejor los patrones de distribución de las especies. Se observó una mayor idoneidad ambiental en áreas cálidas cercanas a la costa. En general se estimó poca favorabilidad en las desembocaduras de los grandes ríos, zonas profundas y en los extremos norte y sur de la distribución. Los cambios en la riqueza se presentaron en diferentes áreas, sin embargo, en tres grandes regiones se predice un cambio substancial de 13 a cero especies: sureste

del Golfo de México, Gran Banco de las Bahamas y el sureste de Brasil. Del área con condiciones favorables para el género se encontró que solo el 19.5% está contenida en áreas marinas protegidas.

Palabras clave: Áreas marinas protegidas, distribución potencial, MaxEnt, riqueza potencial, Sacoglossa.

ABSTRACT

Sea slugs of the genus *Elysia* are very important as they are controllers of invasive algae, have been a source for the pharmaceutical industry, are used as a model of larval development and have scientific interest due their ability to obtain chloroplasts from algae and keep them inside digestive cells, where they continue active photosynthetically. However, little is known about distribution patterns and the factors that limit them. Here, I used ecological niche modeling to estimate current and future potential distribution of the sea slugs (*Elysia* genus) that occur in the Caribbean, identify environmental variables that best explained their distribution patterns, describe taxonomic richness, and evaluate representativeness of species communities in the actual system of marine protected areas. Two hypotheses were tested: 1) environmental suitability of the *Elysia* genus will move towards higher latitudes, and 2) as a consequence of climate change, suitable areas for the genus will be reduced. Environmental niche models were obtained through the maximum entropy algorithm (MaxEnt). As inputs, I used presence record gathered from different sources and pre-processed bioclimatic and geophysical variables downloaded from Bio-Oracle and Marspec. Models were projected to 2050 and 2100 using two climate change scenarios; one of stabilization (RCP 4.5) (stabilization) and other pessimistic (RCP 8.5). My results predict that the distribution of most species will expand towards higher latitudes, and that there will be a reduction of suitable areas under all climate change scenarios. Although results indicate that, in general, there will be an increase in suitability at the extremes of the distribution of species, the loss of area due to climate change will be greater. The distance to the coast and the maximum annual temperature were the variables

that better explained the distribution patterns of the species. Therefore, higher environmental suitability was observed in warm areas near the coast. There was low suitability in mouths of great rivers, deep zones and in the north and south ends of the distribution. Changes in richness are predicted in different areas, however, in three large regions a substantial change of 13 to zero species is forecast: Southeast of the Gulf of Mexico, Great Bank of the Bahamas and Southeast of Brazil. From the total area with suitable conditions for the genus, only 19.5% is contained in marine protected areas.

Keywords: Marine protected areas, potential distribution, MaxEnt, potential richness, Sacoglossa.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Elysia es un género de babosas marinas del orden Sacoglossa con 87 especies válidas (Jensen, 2007), de las cuales 29 son endémicas del Caribe (Krug *et al.*, 2016). Las especies de este género están distribuidas en zonas tropicales con excepción de *E. chlorotica* y *E. patagonica* que se encuentran en zonas templadas. Las especies de *Elysia* son herbívoros especializados con un papel importante en las redes tróficas (Coquillard *et al.*, 2000; Thibaut *et al.*, 2001; Mehrotra *et al.*, 2019). Son empleadas como modelo de desarrollo larvario, ya que tres especies del género presentan dos morfotipos larvales distintos (poecilogonia), fenómeno reportado en solo seis invertebrados marinos (Vendetti *et al.* 2012, Krug *et al.*, 2015). Algunas especies de *Elysia* se utilizan en la industria farmacéutica (Fontana *et al.*, 2001; Suárez *et al.*, 2003), y son ampliamente estudiadas por presentar cleptoplastía; capacidad de “robar” cloroplastos de las algas y mantenerlos funcionales en sus células digestivas lo que les permite realizar fotosíntesis (Maeda *et al.*, 2010; Christa *et al.*, 2014). A pesar de su importancia, hay pocos estudios ecológicos en este grupo (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012). La información ecológica encontrada en su mayoría se refiere a tipo de hábitat y dieta (Jensen y Clark, 1983; Clark 1994; Krug *et al.*, 2016). Existe además un vacío en el conocimiento de la distribución de estos organismos, no existen mapas detallados de distribución, mapas de riqueza, ni se conoce cuáles son los factores ambientales que determinan su presencia.

Con respecto al impacto del cambio climático, en ambientes marinos tropicales las investigaciones se han enfocado principalmente en corales y peces (Przeslawski *et al.*, 2008), por lo que se desconoce la potencial afectación de organismos menos carismáticos como las babosas marinas. El género *Elysia* presenta características que sugieren vulnerabilidad ante el cambio climático. Los adultos tienen desplazamiento lento con poca capacidad de escapar de ambientes desfavorables si el cambio es rápido. Las larvas requieren un sustrato como señal metamórfica (Krug *et al.*, 2016), cambios en la temperatura pueden cambiar el periodo de desove, evitando que coincidan con el sustrato requerido (Przeslawski *et al.*, 2008). Un cambio en la temporada de desove puede ocasionar que las especies con larva planctotrófica no encuentren el fitoplancton que requieren para

su alimentación (Edwards y Richardson, 2004; Hay *et al.*, 2005). Teniendo en cuenta la vulnerabilidad y la importancia ecológica, económica e intrínseca de estos organismos, predecir el impacto del cambio climático sobre su distribución toma relevancia.

Para conocer los potenciales efectos del cambio climático sobre la distribución de las especies, es necesario determinar la distribución geográfica actual y proyectarla a los escenarios futuros de interés. El conocimiento de la distribución geográfica permite, además, priorizar áreas de conservación, detectar cambios en los sistemas ecológicos e identificar patrones espaciales de distribución. No obstante, la identificación de la distribución geográfica por medio de trabajo de campo requiere mucho tiempo y dinero, lo cual, sumado a la dificultad del muestreo en hábitats bentónicos marinos, el pequeño tamaño y la condición críptica de las especies del género, dificulta la obtención de esta información. El modelado de nicho ecológico (ENM) es una herramienta ampliamente utilizada para conocer la distribución geográfica potencial de las especies, al correlacionar los registros de presencia con las variables ambientales asociadas a ellos y posteriormente identificar en el área de distribución, lugares donde se presente este tipo de ambientes (Soberón *et al.*, 2017).

En esta tesis se realizó la modelación de nicho ecológico para estimar la distribución potencial actual y futura de las babosas marinas del género *Elysia* presentes en el Caribe. A partir de los modelos de nicho se identificaron las variables ambientales que mejor explican los patrones de distribución de estas especies, se estimó la riqueza taxonómica potencial y se evaluó la representatividad de la riqueza en el sistema de áreas marinas protegidas. Estas temáticas fueron abordadas en dos capítulos, el primero contiene lo relacionado con la distribución actual y el segundo las proyecciones a cambio climático.

ANTECEDENTES

Características del género *Elysia*

Morfológicamente el género *Elysia* presenta una cabeza diferenciada con rinóforos dorsales generalmente enrollados, ojos posteriores a los rinóforos, cuerpo blando, parapodios bien desarrollados que varían en tamaño, ramificación de la glándula digestiva al interior de los parapodios y pericardio en la región dorsal anterior. La mayoría de las especies presentan color verde en diferentes tonalidades, algunas con márgenes parapodiales en colores vistosos y puntos en diferentes partes del cuerpo, rádula uniseriada que utilizan para perforar la pared celular de las algas y succionar el protoplasma por medio de una faringe muscular, dientes en forma de cuchilla (que pueden ser lisos o denticulados), cavidad del manto, además de concha y branquias ausentes (Jesen, 1997).

La ausencia de concha fue evolutivamente sustituida por defensas químicas obtenidas de la dieta. Esta característica hace a las especies de este género una fuente importante de insumos para la industria farmacéutica (Fontana *et al.*, 2001; Suárez *et al.*, 2003). Algunas especies presentan cleptoplastía (Tabla 1) que es la capacidad de retener los cloroplastos obtenidos de la dieta y mantenerlos funcionales al interior de las células de la glándula digestiva. Los cloroplastos incorporados continúan realizando fotosíntesis, proporcionando carbohidratos al hospedero (Händeler *et al.*, 2009). Lo anterior hace a estos organismos modelo de estudios de coevolución y endosimbiosis.

Tabla 1. Tiempo de retención de cloroplastos para las especies del género *Elysia* del Caribe con cleptoplastía.

Especie	Observación	Fuente
<i>Elysia crispata</i>	Más de un mes	Händeler <i>et al.</i> (2009)
<i>Elysia chlorotica</i>	Nueve meses	Pierce y Curtis, 2012
<i>Elysia cornigera</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014
<i>Elysia ornata</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014
<i>Elysia patina</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014

Especie	Observación	Fuente
<i>Elysia tuca</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014
<i>Elysia papillosa</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014
<i>Elysia pratensis</i>	Hasta dos semanas	Christa <i>et al.</i> , 2014

Las especies de *Elysia* se alimentan principalmente de algas de los phyla Chlorophyta, Rhodophyta, Heterokontophyta y de angiospermas como es el caso de los pastos marinos (Krug *et al.*, 2016). La mayoría son especialistas, consumiendo sólo uno o dos géneros de algas, por lo que el alimento podría ser usado como carácter taxonómico en algunas especies (Jensen, 1980).

Con respecto a la reproducción, son organismos hermafroditas simultáneos con fertilización interna, cruzada, que depositan las masas de huevos en algas hospedadoras. El tamaño, forma y color de las masas de huevos son usados como caracteres taxonómicos (Krug *et al.*, 2016). Una vez que eclosiona el huevo se genera una larva velígera, que dependiendo de la especie puede ser planctotrófica o lecitotrófica y algunas especies presentan poecilogonia (Tabla 2). Las larvas planctotróficas deben alimentarse en el plancton hasta completar su metamorfosis, durante este tiempo pueden ser transportadas largas distancias por las corrientes oceánicas. Las larvas lecitotróficas tienen recursos suficientes para completar su desarrollo sin alimentarse, su periodo larvario es más corto por lo que se supone tienen menos capacidad de dispersión. La poecilogonia se refiere a la variación de las larvas dependiendo del estímulo ambiental, en el caso de algunas especies del género *Elysia*, pueden presentar tanto larvas lecitotróficas como planctotróficas. Para la metamorfosis requieren de una señal metamórfica, como la presencia de las algas de las que se alimentan (Dionísio *et al.*, 2013).

Tabla 2. Desarrollo larvario de las especies incluidas en este estudio

Especie	Planctotrófica	Lecitotrófica
<i>Elysia buonoi</i>		Sin información
<i>Elysia canguzua</i>	X	

Especie	Planctotrófica	Lecitotrófica
<i>Elysia chlorotica</i>	X	X
<i>Elysia christinae</i>	Sin información	
<i>Elysia cornígera</i>		X
<i>Elysia crispata</i>		X
<i>Elysia ellenae</i>	Sin información	
<i>Elysia evelinae</i>		X
<i>Elysia flava</i>	Sin información	
<i>Elysia marcusii</i>		X
<i>Elysia ornata</i>	X	
<i>Elysia papillosa</i>	X	
<i>Elysia patina</i>		X
<i>Elysia pawliki</i>		X
<i>Elysia pratensis</i>		X
<i>Elysia serca</i>	X	
<i>Elysia subornata</i>		X
<i>Elysia taino</i>	X	
<i>Elysia tuca</i>		X
<i>Elysia zuleicae</i>	X	X

Fuente: Krug, 2009; Krug *et al.* (2016)

Modelado de nicho ecológico

En esta sección se habla de taxón, para hacer referencia a la entidad de modelado. Aunque en la mayoría de las investigaciones se modelan especies, la entidad de modelado debe ser definida por cada investigador teniendo en cuenta su objeto de estudio, considerando solo entidades naturales, evitando así modelar grupos artificiales (Mota-Vargas y Rojas-Soto, 2016).

El concepto de nicho fue propuesto por Grinnell (1924) como “la unidad de distribución más pequeña, dentro de la cual, cada taxón se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales”. Grinnell proponía al nicho como una propiedad del ambiente, no de los taxones. Más tarde Elton (1927) definió el nicho como la función de un organismo en su comunidad, con un enfoque hacia las relaciones de alimentación. Esta

definición al igual que la de Grinnell presentaba al nicho como una característica del ambiente. Otro aporte de gran relevancia en teoría ecológica fue el concepto del nicho multidimensional de George E. Hutchinson. De acuerdo con éste, el nicho de un taxón podía ser definido como un hipervolumen de un espacio n -dimensional cuyas dimensiones son todos los factores que actúan sobre éste (Hutchinson, 1957). Resulta importante resaltar que para Hutchinson el nicho era una característica de los taxones, no del ambiente. Aunque el concepto de nicho de Elton ha sido ampliamente utilizado en la ecología, las interacciones bióticas generalmente son relevantes a escalas pequeñas en extensión ($0.001 - 1 \text{ km}^2$), ya que a escalas geográficas mayores ($>10^4 \text{ km}^2$) la distribución de los taxones está principalmente determinada por las condiciones climáticas (Whittaker *et al.*, 2001; Gaston, 2003; Pearson y Dawson, 2003), salvo por algunas excepciones (Wiszniewski *et al.* 2013; Araújo y Rozenfeld, 2014). Por lo anterior, usualmente se reconoce que el concepto útil para la modelación de nicho es el de Grinnell *sensu* Soberón (2007). En la modelación de nichos Grinnellianos existen tres ideas importantes que desarrolló Hutchinson y que nos permiten clarificar y entender mejor éste proceso:

- El uso de variables scenopoéticas: éstas son variables que no se modifican por la presencia o ausencia de un taxón (Soberón y Peterson, 2005).
- La correspondencia entre el espacio geográfico y el espacio ambiental: a esto se le conoce como la dualidad de Hutchinson. A cada punto geográfico le corresponde una combinación de valores ambientales (Colwell y Rangel, 2009).
- La existencia de tres nichos: fundamental, fundamental existente y realizado. El nicho fundamental son los requerimientos fisiológicos de los taxones. El nicho fundamental existente es la disponibilidad de esos requerimientos en el planeta. El nicho realizado es la parte del nicho fundamental existente que ha sido accesible para el taxón y donde existen condiciones bióticas (interacciones con otros taxones) positivas para sus poblaciones (Soberón, 2007).

Tomando como base las definiciones anteriores, Soberón y Peterson (2005) realizaron una representación gráfica de los factores que determinan el área de distribución de los taxones a la que llamaron diagrama de BAM. En ésta representación la región del

mundo donde se presentan las condiciones scenopoéticas que le permiten al taxón sobrevivir y reproducirse se representa con la letra “A” (del inglés ‘abiotic’), la región del mundo con las condiciones bióticas favorables para el taxón se denota con la letra “B” (del inglés ‘biotic’) y el área accesible para los taxones se denota con la letra “M” (del inglés ‘movility’). La intersección de estas tres áreas da como resultado el área ocupada (G_0). El área con las condiciones bióticas y abióticas adecuadas para el taxón, pero que no ha sido accesible es el área invadible (G_i) (Figura 1). El modelado de nicho ecológico es la caracterización de los requerimientos ambientales de los taxones, asociando la distribución geográfica conocida de ellos a datos ambientales (de esta manera se obtiene los requerimientos ambientales “A”), y por medio de un algoritmo matemático se determina que combinaciones del espacio ambiental cumplen con estos requerimientos, asignándoles un valor de favorabilidad (Soberon *et al.*, 2017). Teniendo en cuenta la dualidad de Hutchinson se llevan al espacio geográfico las condiciones de idoneidad encontradas en el espacio ambiental.

Existen diferentes algoritmos que estiman la distribución geográfica potencial de las especies con base en teoría de nicho, uno de ellos es MaxEnt. Este algoritmo estima la distribución más uniforme posible (máxima entropía) de los registros de presencia de la especie, mediante un conjunto de restricciones (variables ambientales) que determinan la elección de un evento. Como resultado se obtiene para cada pixel del área de estudio, un valor de probabilidad entre 0-1, donde los valores más altos indican mayor favorabilidad ambiental (Phillips *et al.*, 2017). Este algoritmo ofrece una serie de ventajas, por lo que su uso se ha popularizado mucho: 1) una interfaz amigable para el usuario, 2) rapidez para obtener los resultados, 3) resultados con valores continuos, 4) cálculo de la importancia de cada variable ambiental, 5) opción de validar el modelo dentro del mismo programa y 6) buen desempeño con pocos registros (Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008; Elith *et al.*, 2011).

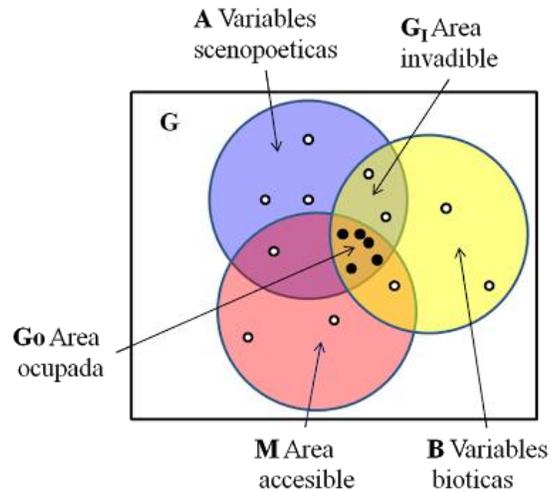


Figura 1. Diagrama BAM

Fuente: Soberón y Peterson (2005)

Cambio climático y moluscos heterobranquios

El cambio climático es la variación en el sistema climático producto del aumento de la temperatura del planeta provocado por las emisiones a la atmósfera de los gases de efecto invernadero. Este fenómeno está forzando cambios en los sistemas biológicos; como respuesta al calentamiento se ha encontrado desplazamiento de las especies hacia los polos, laderas de las montañas y profundidades oceánicas (Parmesan y Yohe 2003, Perry *et al.*, 2005; Harley *et al.*, 2012). A futuro el efecto del cambio climático sobre el planeta dependerá de las tasas de emisión y la concentración en la atmósfera de los gases de efecto invernadero, partículas y otras sustancias químicas, además de cambios en las coberturas del suelo. Para las predicciones futuras, el panel intergubernamental de cambio climático adoptó unas trayectorias de concentración de gases de efecto invernadero (expresados en W/m^2), conocidas como RCP por sus siglas en inglés. Estos representan los escenarios, producto de múltiples combinaciones de factores que podrían generar determinado grado de calentamiento. Existen cuatro escenarios: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 y RCP 8.5. El RCP 2.6 es un escenario optimista donde las emisiones disminuyen. En los RCP 4.5 y 6.0 los gases de efecto invernadero se estabilizan. El RCP 8.5 es un escenario pesimista, con incremento en

las emisiones llevando a niveles altos de concentración de gases de efecto invernadero (IPCC, 2013).

Aunque el cambio climático afecta todos los organismos, a la fecha se han generado más estudios con organismos terrestres (Saupe *et al.*, 2014) y las investigaciones realizadas con especies marinas se han enfocado en su mayoría en corales y peces (Przeslawski *et al.*, 2008). Respecto a los moluscos heterobranquios, objeto de este estudio, es muy poco lo que se conoce sobre las afectaciones reales o potenciales del cambio climático. Estudios a escala local han documentado efectos en algunas especies: por ejemplo en *Cadlina luteomarginata* se observó que temperaturas superiores a 20°C inhibieron el desarrollo embrionario (Dehnel y Kong, 1979), en la especie *Doris montereyensis* se demostró que el aumento de la radiación solar en la zona intermareal mataba a los embriones (Biermann *et al.*, 1992) y en un estudio con *Tritonia diomedea* se observó que temperaturas elevadas dieron como resultado bajos niveles de oxígeno dentro de las masas de sus huevos (Moran y Woods, 2007). Por otro lado, a escala más gruesa Goddard *et al.*, (2011) describieron un desplazamiento latitudinal hacia el norte en la distribución de *Phidiana hiltoni*, probablemente consecuencia de un incremento en la temperatura del mar. Específicamente para el género *Elysia* solo se ha evaluado el efecto de la acidificación del océano ($\Delta\text{pH} = 0.4$) y el calentamiento (+4°C) sobre las diferentes etapas del desarrollo de la especie *E. crispata*, mediante experimentos en laboratorio; como resultado se observó una disminución del 68% en el número de masas de huevos con la acidificación, mas no se vieron afectadas significativamente por el aumento en la temperatura; aunque el volumen de embriones aumentó con un pH decreciente y un aumento en la temperatura; a temperaturas más altas, la duración del desarrollo intracapsular disminuyó ligeramente entre 11 y 12 días; la supervivencia de las veligeras disminuyó en un 85% con la acidificación y un 19% con aumento de temperatura; la incidencia de deformidades afectó a más del 60% de las veligeras y fue 40 veces mayor que en las condiciones de control; en todos los tratamientos experimentales se presentó cleptoplastía y los cloroplastos se mantuvieron hasta el final del experimento (durante al menos 15 días) (Dionísio *et al.* 2017).

A la fecha no existen estudios que hayan usado la modelación correlativa de nichos ecológicos y de distribución de especies como herramienta para estudiar la ecología distribucional ni los efectos potenciales del cambio climático en el género *Elysia*. De hecho, al momento de la redacción de este documento sólo se encontró un trabajo de moluscos en donde se usó este tipo de modelación. Saupe *et al.* (2014) modelaron la distribución potencial de 14 especies de moluscos marinos y las proyectaron a tres escenarios futuros de cambio climáticos; las predicciones de esta investigación mostraron que más especies presentarán desplazamiento de los extremos de idoneidad hacia el sur que al norte; y que el 50% de las especies del estudio tendrán una pérdida significativa (> 20%) del área favorable, incluso en el escenario climático de emisiones más bajas. También observaron que la respuesta al cambio climático fue especie específica.

Ecorregiones Marinas

Spalding *et al.* (2007) desarrollaron un sistema jerárquico para la clasificación biogeográfica de las áreas costeras y de plataforma a nivel mundial. El sistema consta de reinos, provincias y ecorregiones. Los reinos son regiones muy grandes del área oceánica costera, bentónica o pelágica que se relacionan a niveles taxonómicos superiores. Los reinos presentan altos niveles de endemismos a nivel de género y familia, para algunos grupos. Estas biotas han surgido por factores como temperatura del agua, aislamiento histórico y la proximidad de los bentos. Las provincias hacen parte de los reinos, son áreas que se caracterizan por cierto nivel de endemismo a nivel de especie, estas biotas son el resultado de las características geomorfológicas, hidrográficas y geoquímicas. Las provincias están conformadas por ecorregiones las cuáles se diferencian claramente de las áreas adyacentes por su composición de especies. Los mecanismos biogeográficos que definen las ecorregiones son el aislamiento, aportes de agua dulce, nutrientes, afloramientos, regímenes de temperatura, sedimentos y corrientes, entre otros.

OBJETIVOS

Objetivo General

Modelar el nicho ecológico de las especies de *Elysia* del Caribe para estimar su distribución potencial actual y futura.

Objetivos Específicos

- Modelar el nicho de las especies de *Elysia* del Caribe para identificar que variables explican mejor su distribución.
- Proyectar los nichos de las especies de *Elysia* del Caribe a escenarios de cambio climático para evaluar cambios potenciales en su distribución.
- Mapear la diversidad taxonómica de las especies de *Elysia* del Caribe, en el presente y los diferentes escenarios de cambio climático, para evaluar cambios en la riqueza e identificar su representación en las áreas marinas protegidas.

CAPÍTULO 1. DETERMINANTES AMBIENTALES, DISTRIBUCIÓN Y RIQUEZA POTENCIAL DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Elysia* DEL CARIBE

Resumen

El Caribe es uno de los centros de mayor riqueza para las babosas marinas del género *Elysia* (29 de las 87 especies actualmente conocidas han sido reportadas en esta región). Sin embargo, muchas especies son poco conocidas, lo que limita las estimaciones de la riqueza regional y la identificación de los factores que afectan su distribución. Con el fin de obtener una aproximación a la distribución potencial del género e identificar los sitios de mayor riqueza, se obtuvieron los modelos de nicho ecológico para catorce especies de *Elysia* del Caribe a través del algoritmo de máxima entropía (Maxent). Como insumos se emplearon registros de presencia obtenidos de diferentes fuentes (bases de datos, colecciones científicas, artículos científicos, entre otros) y variables bioclimáticas y geofísicas provenientes de las plataformas Bio-Oracle y Marspec. Las especies con menos de siete registros fueron incluidas en el cálculo de la riqueza más no en la modelación. Los resultados muestran poca favorabilidad en las desembocaduras de los ríos, zonas de hipoxia y áreas con temperaturas bajas. La distancia a la costa y la temperatura máxima son las dos variables que explicaron mejor los patrones de distribución de las especies. Del área total con condiciones ambientales adecuadas para el género, únicamente 19.54% se encuentra representado en áreas marinas con alguna categoría de protección.

Introducción

Elysia es un género de babosas marinas del orden Sacoglossa que comprende 87 especies válidas (Jensen, 2007; Krug *et al.*, 2016), de las cuáles 29 presentan distribución en el Caribe (Krug *et al.*, 2016). La mayoría de las especies de este género habitan exclusivamente mares tropicales. La excepción son dos especies, *E. chlorotica* y *E. patagonica*, que se distribuyen en regiones templadas. Las especies de *Elysia* son herbívoros de gran importancia ecológica ya que son un elemento importante en las redes tróficas y debido a que se ha observado que controlan poblaciones de algas invasoras (Coquillard *et al.*, 2000; Thibaut *et al.*, 2001).

Algunas especies presentan poecilogonia (*i.e.*, dos morfotipos larvarios distintos), fenómeno reportado en solo seis invertebrados marinos (tres de ellos del género *Elysia*), por lo que estos organismos son empleados como modelo de desarrollo larvario (Vendetti *et al.*, 2012, Krug *et al.*, 2015). Poseen también importancia en la industria farmacéutica (Fontana *et al.*, 2001; Suárez *et al.*, 2003) y son ampliamente estudiados por presentar cleptoplastía; capacidad de absorber cloroplastos de las algas y mantenerlos activos en sus células digestivas, lo que les permite realizar fotosíntesis y sobrevivir a períodos de escasez de alimentos (Maeda *et al.*, 2010; Christa *et al.*, 2015).

En el Atlántico occidental y el Caribe, las investigaciones del género se han centrado principalmente en taxonomía e inventarios puntuales de fauna (Ardila *et al.*, 2007; Zamora-Silva y Naranjo-García, 2008; Ortea *et al.*, 2012; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2012a; Zamora-Silva y Ortigosa, 2012; Camacho-García *et al.*, 2014; Galvão Filho *et al.*, 2015; Caballer-Gutiérrez *et al.*, 2015; Goodheart *et al.*, 2016), guías de campo (Valdés *et al.*, 2006; García *et al.*, 2008), descripción de nuevos registros (García *et al.*, 2002; Padula *et al.* 2012; Malaquias, 2014; Ferreira-Jr *et al.*, 2015; Ortigosa *et al.*, 2015) y estudios filogenéticos, como el estudio realizado por Krug *et al.* (2016), en donde se reconstruyeron las relaciones para *Elysia* en el Caribe, siendo este el trabajo más completo para el género en la región. Con respecto a la ecología, es poco lo que se conoce de este género; existen descripciones de su hábitat y dieta (Jensen y Clark, 1983; Clark 1994; Krug *et al.*, 2016) y a nivel local, Sanvicente-Añorve *et al.* (2012b) publicaron un estudio de la influencia del tipo de hábitat y la disponibilidad de alimentos en la distribución de las babosas marinas del Parque Nacional Arrecife Alacranes en México, en el cual se incluyen cinco especies del género. Sobre patrones geográficos de riqueza, existe información en escala gruesa de regiones oceanográficas (*e.g.* Caribe) en estudios biogeográficos (Jensen, 2007; García *et al.*, 2007; García y Bertsch, 2009). Sin embargo, es poco lo que sabe sobre los factores ambientales que determinan su presencia, no existen estudios detallados sobre los ámbitos de distribución, no hay información de patrones de riqueza a escala fina y se desconocen los alcances que tienen las áreas naturales protegidas para su conservación.

A pesar de la importancia que poseen las especies del género *Elysia*, ninguna se encuentra categorizada como amenazada. Tampoco han sido tomadas en cuenta en programas de conservación o en la priorización de áreas marinas protegidas; posiblemente por la escasa información ecológica, la falta de datos de abundancia y la dificultad de su muestreo. Para una efectiva conservación se debe tener como base las áreas de distribución geográfica de las especies (Drew *et al.*, 2010). Sin embargo, la determinación de estas áreas por medio de información de campo requiere mucho tiempo y dinero, lo cual sumado a la condición críptica de estas especies, dificulta la obtención de datos en el campo. Actualmente existen herramientas que permiten predecir la distribución geográfica potencial de las especies, una de ellas es el modelado de nicho ecológico (ENM) (Peterson *et al.*, 2011). Estos modelos correlacionan los registros de presencia de las especies con las condiciones ambientales asociadas a ellos y por medio de algoritmos determinan qué otros lugares en el área de estudio cumplen con las condiciones ambientales encontradas (Soberón *et al.*, 2017). De esta manera es posible utilizar información proveniente de investigaciones locales para realizar un estudio a gran escala, lo cual implica poca inversión económica y un menor tiempo para la obtención de resultados, comparado con la investigación tradicional.

En este trabajo se modelaron los nichos ecológicos de las babosas marinas del género *Elysia* presentes en el Caribe, con el objetivo de aportar información básica sobre su ecología y patrones de distribución. A partir de los modelos de nicho se identificaron las variables ambientales más importantes y se generaron modelos de distribución potencial con un buen nivel de detalle para cada especie. Adicionalmente se estimó la riqueza taxonómica potencial en el Atlántico y se evaluó la representatividad de la riqueza en el sistema de áreas marinas protegidas. Los mapas de riqueza generados podrán ser útiles para futuros estudios ecológicos del género, permitiendo detectar cambios en los sistemas ecológicos, entender el funcionamiento de los ecosistemas e incluir el género en estrategias de conservación de la región.

Métodos

Consideraciones taxonómicas

La selección de las especies se basó en el estudio de sistemática molecular y morfológica realizado por Krug *et al.* (2016) para las especies del género *Elysia* distribuidas en el Caribe. Ellos reportaron un total de 29 especies en esta región, de las cuales tres son *nomen dubium*, seis no cuentan con coordenadas geográficas en ninguna de las fuentes consultadas y seis cuentan con menos de siete registros. Estas últimas no se incluyeron en la modelación para evitar una mala caracterización de sus requerimientos ambientales, sin embargo, sí fueron tomadas en cuenta para construir el modelo de riqueza taxonómica.

Cuando se hace referencia al Mar Caribe en esta investigación se refiere a Las Bermudas y el Atlántico tropical noroeste (desde Florida y las Bahamas), el Mar Caribe hasta el norte de América del Sur (Delta del río Orinoco) y el Golfo de México.

Datos biológicos

Los registros de presencia fueron obtenidos de las fuentes Ocean Biogeographic Information System (OBIS, <http://iobis.org>), Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org/>), Naturalista (<https://www.naturalista.mx/>), Colección Nacional de Moluscos UNAM (CNMO), Colección de moluscos del grupo de Biodiversidad Marina de Yucatán (BDMY), Smithsonian National Museum of Natural History (<https://collections.nmnh.si.edu/search/iz/>), Florida Museum of Natural History (<http://specifyportal.flmnh.ufl.edu/iz/>), The Academy of Natural Science (<http://clade.ansp.org/malacology/collections/>), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras de Colombia (INVEMAR, <http://siam.invemar.org.co/>), artículos científicos y muestreos realizados en Isla Fuerte (Caribe colombiano). Las bases de datos fueron depuradas, eliminando información duplicada y registros con errores de georreferenciación (*e.g.* puntos de presencia en el continente o en regiones por fuera de los ámbitos geográficos conocidos para las especies). Además, en *E. crispata* se filtraron especialmente los registros de presencia para disminuir la autocorrelación espacial y los agrupamientos de ocurrencias en áreas más intensamente muestreadas. Para esto se usó la herramienta

“Spatially Rarefy Occurrence Data” de “SDMtoolbox” (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (ESRI). Se probaron tres buffers (10 km, 20 km y 65 km) para el filtrado, dando como resultado tres bases de registros además de la original (no filtrada). De estas cuatro bases se seleccionó la que generó modelos de nicho con un mayor AUC_{ratio} (area under the curve) del análisis de ROC parcial (receiver operating characteristic) y una menor la tasa de omisión (TO), en ese orden de importancia. Para la ROC parcial se utilizó una proporción de puntos para bootstrap del 50%, 100 repeticiones y un error de omisión del 5%. El resultado del AUC_{ratio} varía entre 1 y 2, los modelos con valor mayor a 1 indican que el modelo es mejor que un modelo al azar (Peterson *et al.*, 2008). Este procedimiento no se llevó a cabo en las otras especies debido a que presentaron muy pocos registros y si las bases se filtraban espacialmente el número de datos remanentes hubieran sido excesivamente bajo para modelar.

Determinación del área accesible (M)

Se determinó el área hipotética de accesibilidad histórica para cada especie (área **M**; *sensu* Soberón y Peterson, 2005) mediante la superposición de los registros de las especies con los polígonos de las provincias marinas costeras del mundo (las cuales fueron obtenidas de Spalding *et al.*, 2007). Además de las ecorregiones que intersectaron con los puntos de presencia se incorporaron en la delimitación de las **M**'s las ecorregiones marinas que se extendieron hasta las corrientes del Atlántico occidental, del Golfo de México al norte y al extremo sur la corriente de Brasil. Teniendo en cuenta que las especies son del mismo género, con requerimientos alimenticios y hábitats similares, se utilizó la misma **M** para la mayoría de ellas. Esto bajo el supuesto de que su capacidad de dispersión se ve afectada por las mismas barreras físicas. Los registros de presencia de *E. chlorotica* abarcan una extensión menos amplia que las demás especies por lo que para esta especie se delimitó una **M** diferente; limitando esta al sur en la ecorregión Caroliniana (región central de Florida). Suponiendo que la direccionalidad de la corriente del Golfo de México (Sur-Norte) es una potencial barrera a la dispersión para esta especie.

Predictores ambientales

Se descargaron las variables ambientales bentónicas de Bio-Oracle (Tyberghein *et al.*, 2012) y las variables geofísicas de Marspec (Sbrocco y Barber, 2013). Las variables se obtuvieron en formato ASCII raster con una resolución de cinco arcos de minuto ($\sim 9.2 \text{ km}^2$) y fueron cortadas usando como máscara la **M** de cada especie. Esta reducción permite incluir solo áreas accesibles para la especie dada su capacidad de dispersión y barreras físicas, evitando que el modelo estime condiciones ambientales favorables en lugares inaccesibles para las especies (Soberón y Peterson, 2005). Con el fin de evitar un sobreajuste en los modelos al utilizar muchas capas bioclimáticas (Peterson y Nakazawa, 2008), se realizó un análisis de correlación de Pearson para cuatro conjuntos de variables: Bio-Oracle 'set 1', Marspec 'set 2', Bio-Oracle más Marspec 'set 3' y Bio-Oracle más dos variables de Marspec; batimetría y distancia a la costa 'set 4'. Por cada conjunto de variables se conservó sólo una (la que tuviera más significado biológico) de las que estuvieron altamente correlacionadas (correlación ≥ 0.8). Para este análisis se utilizó la herramienta "Remove Highly Correlated Variables" de "SDMtoolbox" (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (cESRI). El conjunto de predictores usado para construir el modelo final en cada especie se seleccionó teniendo en cuenta la TO, el AUC y el AICc, estas métricas se describen en el siguiente apartado. Para determinar si existían diferencias significativas en los resultados obtenidos con los cuatro sets se empleó la prueba de kruskal-wallis, posteriormente se aplicó una prueba de suma de rangos de Wilcoxon para ver si había diferencias por pares de sets. Los valores de $p < 0.05$ se consideraron significativos.

Modelado de la distribución potencial

La estimación de la favorabilidad ambiental y distribución potencial de las especies se realizó en MaxEnt 3.4 (Phillips *et al.*, 2017). Se seleccionó este algoritmo por considerarse uno de los métodos más precisos para la modelación con solo registros de presencias ya que se ve menos afectado por errores de ubicación en los registros de presencia y tiene un mejor desempeño cuando se tienen pocos datos (Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Graham *et al.*, 2008; Wisz *et al.*, 2008). Para maximizar la capacidad de predicción del

modelo y evitar el sobreajuste, para cada especie se probaron diferentes combinaciones de ajustes (variando el 'regularization multiplier' y las 'features') en el paquete de R ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). Las 'features' son las transformaciones matemáticas de las variables ambientales usadas en el modelo para poder modelar relaciones complejas, las opciones de 'features' disponibles en MaxEnt son: L: lineal, Q: cuadrática, P: producto, T: umbral, H: Bisagra. Es posible seleccionar una sola o combinaciones de ellas. El 'regularization multiplier' es una penalización impuesta al modelo para evitar la complejidad excesiva y / o el sobreajuste controlando la intensidad de las 'features' elegidas utilizadas para construir el modelo (Merow *et al.*, 2013). Se eligieron las combinaciones de ajustes que generaron modelos de nicho con una menor TO, un mayor AUC y un menor AICc (Akaike corregido), en ese orden de importancia. Valores de AUC mayores a 0.5 indican que el modelo es mejor que un modelo al azar. Una menor TO indica que el modelo logró una predicción de la mayoría de los registros (Jiménez-Valverde, 2012). El AICc refleja tanto la bondad de ajuste como la complejidad del modelo. El modelo con un valor AICc más bajo es considerado el mejor dentro de los modelos evaluados; el AICc se evaluó de manera conjunta con $\Delta AICc$ (Diferencia del AICc entre el "mejor" modelo y el propuesto), generalmente se considera que todos los modelos con $\Delta AICc < 2$ tienen un soporte sustancial (Burham y Anderson, 2002). Una vez definidos los mejores ajustes se construyeron modelos con cinco repeticiones en la modalidad 'bootstrap', 20% de los registros de presencia aleatorios como datos de evaluación y formato de salida 'logistic'. Asimismo, se seleccionó la opción jackknife para medir la contribución de cada predictor en el modelo y se construyeron para cada especie curvas de respuesta con las variables ambientales. La capacidad predictiva de los modelos se evaluó por medio de la tasa de omisión y el rendimiento con el AUC, calculados en el paquete de R ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). Para la obtención de los registros de evaluación se usó una partición "block" de los datos para las especies con más de 20 registros y "jackknife" para las especies con menos de 20 registros (Pearson *et al.*, 2007; Shcheglovitova y Anderson, 2013).

Los modelos continuos de favorabilidad ambiental generados en MaxEnt se convirtieron en mapas binarios de distribución potencial aplicando un umbral del 5% de

omisión permitida (Cooper y Soberón, 2018). Es decir, se consideró como no favorable todos los valores por debajo del 5% de las idoneidades más bajas. Se asignó cero a todos los píxeles con valores menores o iguales al umbral seleccionado y uno a los demás píxeles. Se aplicó este umbral con el fin de evitar la inclusión de poblaciones sumideros o errores en los registros no identificados en la fase de depuración de las bases.

Mapas de riqueza

La construcción de los modelos de distribución potencial en las especies con menos de siete registros se llevó a cabo mediante un procedimiento de reclasificación de píxeles para cada predictor ambiental, el cual se describe a continuación: para cada especie se seleccionaron las ecorregiones que coincidían con los registros de presencia y con esta área se cortaron todas las capas ambientales. Para las especies con un solo registro de presencia, se asignó un valor de uno a todos los píxeles que coincidieran con el valor de cada predictor en ese registro y cero a los demás píxeles. En las especies con registros entre dos y siete, se determinó el rango de valores de cada predictor, asignando uno a los píxeles con valores en el rango y cero a los demás píxeles. Después se sumaron los predictores reclasificados y se identificó visualmente el valor del píxel por debajo del cual se seleccionaron zonas con evidente sobrepredicción. Por último, la riqueza taxonómica fue estimada por medio de un 'stacking' de todos los modelos binarios (los generados con Maxent y los descritos en esta sección). El término riqueza en esta investigación hace referencia al número de especies en un espacio determinado (Magurran, 2004), en este caso se calculó la riqueza potencial de especies por píxel. Todos los análisis y procedimientos de SIG fueron llevados a cabo en en ArcGis 10.2 (ESRI). En la figura 1.1 se detalla el procedimiento realizado para la obtención de los modelos de nicho ecológico y los modelos binarios.

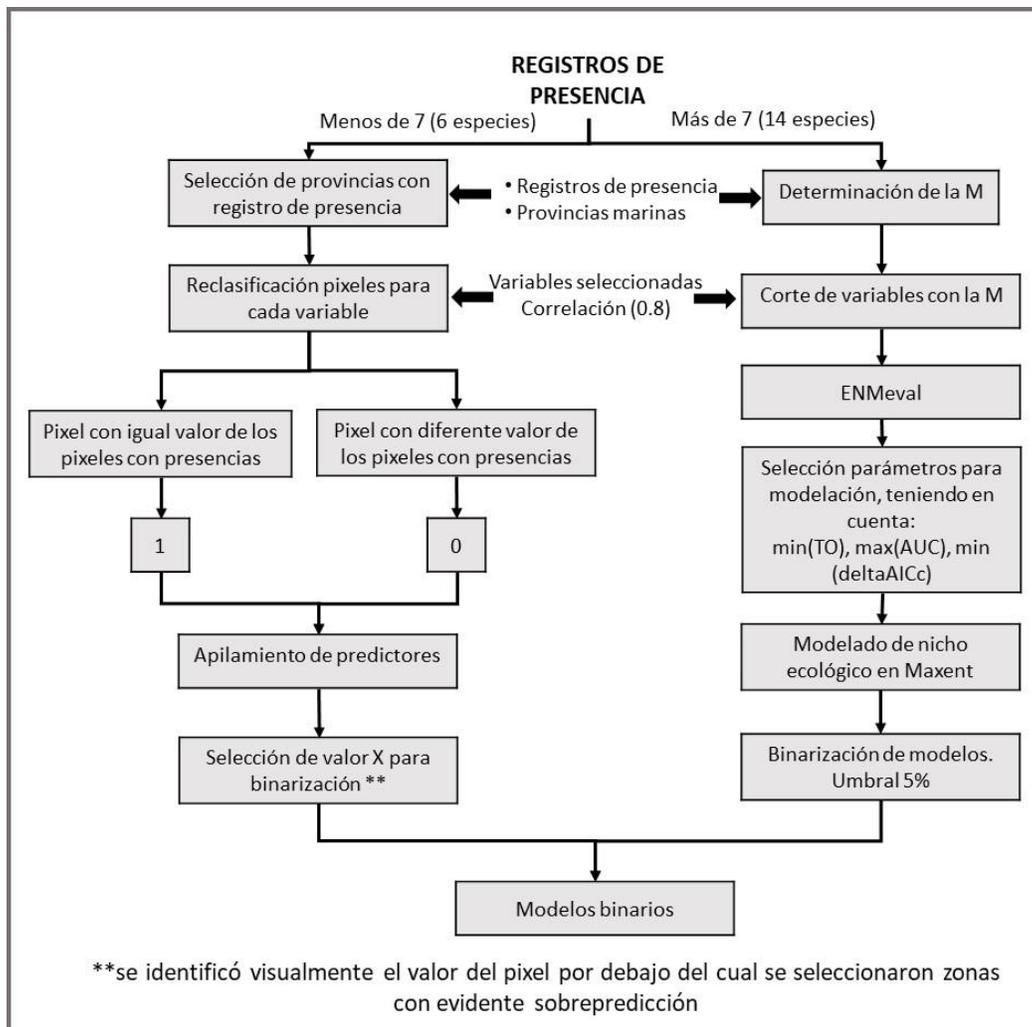


Figura 1.1 Procedimientos realizados en el presente trabajo para la obtención de los modelos binarios.

Representatividad del género *Elysia* en Áreas Marinas Protegidas (AMP)

Para determinar la representatividad de la riqueza de especies en las AMPs se calculó la cantidad de pixeles en cada uno de los valores de riqueza. Posteriormente se realizó la superposición del mapa de riqueza con el mapa de AMPs y se calculó para cada uno de los valores de riqueza la cantidad de pixeles contenidos en dichas áreas. La información de las AMPs fue descargada de la base de datos mundial de áreas protegidas de la *World Commission on Protected Areas* (UNEP-WCMC y IUCN, 2019). Esta base de datos está compuesta por archivos de polígonos y puntos que incluyen áreas protegidas nacionales con reconocimiento gubernamental, áreas designadas bajo convenios regionales e

internacionales, áreas protegidas a nivel privado y por pueblos autóctonos, además de territorios y áreas conservadas por la comunidad. Solo se trabajó con el archivo de polígonos por lo que se obtuvo un total de 2159 AMPs en el área de estudio. Teniendo en cuenta que existen AMPs que se superponen, al existir en un mismo espacio áreas con diferentes categorías de la UICN, estas se unieron para evitar un doble conteo, dando un total de 1485 AMPs en el área de estudio. Para determinar los estadísticos de la riqueza en las áreas marinas protegidas se usó la herramienta “Zonal Statistics as Table” de “SDMtoolbox” (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (ESRI).

Resultados

Distribución potencial

Se obtuvieron 312 registros de presencia únicos para el género *Elysia* los cuáles representaron a 20 de las 29 especies reportadas para el Caribe (Fig. 1.2). No obstante, sólo se generaron modelos de nicho para 14 (aquellas con más de siete registros), lo que representa aproximadamente el 50% de las especies de *Elysia* del Caribe. Las especies con menos de siete registros fueron: *E. christinae*, *E. pawliki*, *E. buonoi*, *E. flava*, *E. serca*, *E. ellenae* y *E. taino*. Para la especie *E. crispata* el modelo final fue construido con la base filtrada con un buffer de 20 km pues este tuvo un mayor AUCratio (Tabla 1.1).

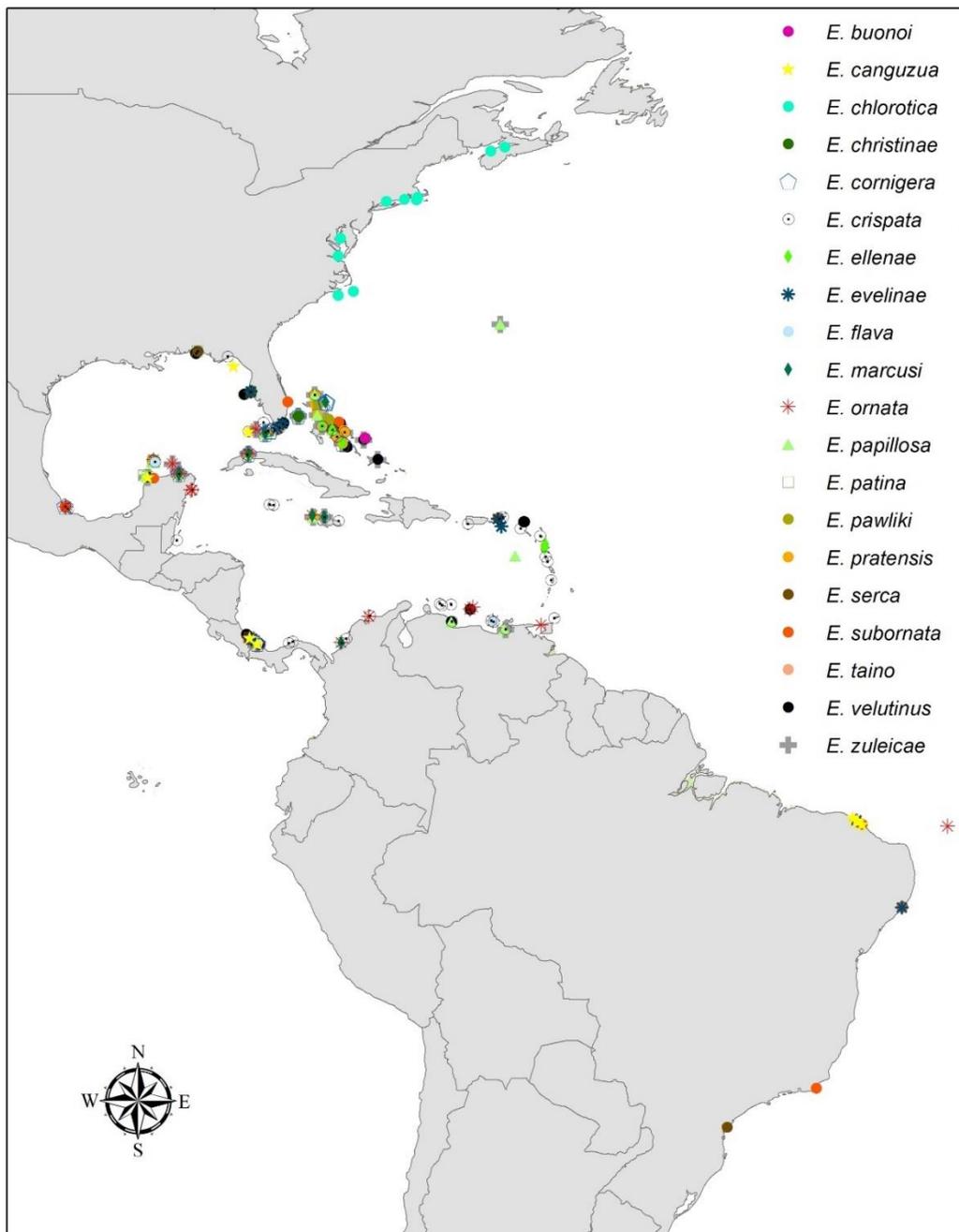


Figura 1.2. Datos de presencia de las 20 especies de *Elysia* en el Atlántico occidental.

Tabla 1.1. Criterio de selección del buffer para el filtrado espacial de los registros de presencia para *Elysia crispata*. La distancia 0 corresponde a la base de datos no filtrada.

Distancia (km)	AUC _{ratio}	TO
0	1.28	0.00
10	1.30	0.02
20	1.36	0.02
65	1.10	0.00

Respecto a los predictores, los resultados de la prueba de kruskal-wallis no mostraron diferencias significativas en los sets evaluados con respecto al TO ($p = 0.3287$) y AICc ($p = 0.929$), pero si se encontraron diferencias en los resultados del AUC ($p = 0.01839$). En la prueba de suma de rangos de Wilcoxon para los valores de AUC solo se encontraron diferencias significativas entre el 'set 1' y el 'set 2' ($p = 0.043$) y el 'set 1' y 'set 4' ($p = 0.023$). Se descarta el 'set 1' por no presentar un buen desempeño con respecto al AUC (Fig. 1.3). Aunque los 'set 2', 'set 3' y 'set 4' no presentaron diferencias significativas con respecto a este parámetro, se selecciona el 'set 4' por tener valores de AUC mayores a 0.93. De las 74 variables ambientales representadas en este conjunto se seleccionaron 21 para la fase de modelación después de evaluar la colinealidad por pares (Tabla 1.2). Todos los modelos evaluados tuvieron un buen rendimiento, con un AUC mayor a 0.9 y tasas de omisión inferiores al 10%, con excepción de *E. subornata*. En relación al Δ AICc en el 50% de las especies coincidió que los modelos con mejor rendimiento también fueron los menos complejos. Sin embargo, en el resto de las especies los modelos con mayor AUC y menor TO no tuvieron el menor Δ AICc, o este último no se pudo calcular ya que se tuvo muy pocos registros de presencia (Tabla 1.3).

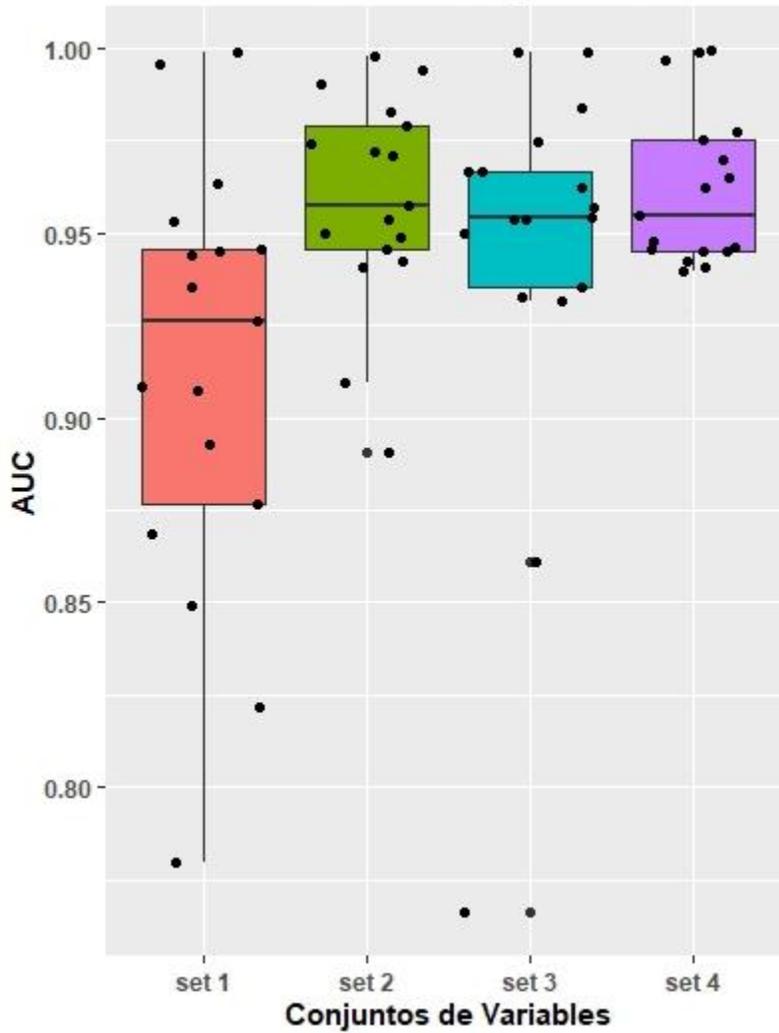


Figura 1.3. AUC para los diferentes conjuntos de variables.

Tabla 1.2. Variables usadas en el modelado de nicho ecológico.

Variable	Unidades	Fuente
Clorofila máxima	mg/m ³	Bio - ORACLE
Clorofila mínima	mg/m ³	Bio - ORACLE
Distancia a la costa	Km	MARSPEC
Fosfato rango	μmol/m ³	Bio - ORACLE
Hierro mínimo	μmol/m ³	Bio - ORACLE
Hierro rango	μmol/m ³	Bio - ORACLE
Luz de fondo máxima	E/m ² /año	Bio - ORACLE
Luz de fondo mínima	E/m ² /año	Bio - ORACLE

Variable	Unidades	Fuente
Nitrato rango	$\mu\text{mol}/\text{m}^3$	Bio - ORACLE
Oxígeno disuelto mínimo	$\mu\text{mol}/\text{m}^3$	Bio - ORACLE
Oxígeno disuelto rango	$\mu\text{mol}/\text{m}^3$	Bio - ORACLE
Productividad primaria mínima	$\text{g}/\text{m}^3/\text{day}$	Bio - ORACLE
Profundidad del lecho marino	m	MARSPEC
Salinidad máxima	PSS	Bio - ORACLE
Salinidad mínima	PSS	Bio - ORACLE
Silicato mínimo	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$	Bio - ORACLE
Silicato rango	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$	Bio - ORACLE
Temperatura máxima	$^{\circ}\text{C}$	Bio - ORACLE
Velocidad de las corrientes máxima	m/s	Bio - ORACLE
Velocidad de las corrientes mínima	m/s	Bio - ORACLE
Velocidad de las corrientes rango	m/s	Bio - ORACLE

Tabla 1.3. Resumen de los datos obtenidos para cada especie del género *Elysia* del Caribe y de las métricas de evaluación para las especies en las que se hicieron modelos de nicho. TR: total registros, RD: registros depurados, TO: Tasa de omisión, AUC: Área bajo la curva, ΔAICc : Delta de akaike corregido (NA: Cuando el número de parámetros es mayor que el número de registros), F: features, RM: factor de regularizaciones. Las especies que no presentan valores en los parámetros no fueron modeladas.

Especie	TR	RD	TO	AUC	ΔAICc	F	RM
<i>Elysia buonomi</i>	2	2	-	-	-	-	-
<i>Elysia canguzua</i>	16	9	0.06	0.92	NA	L	1.5
<i>Elysia chitwa (Nomen dubium)</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia chlorotica</i>	48	17	0.01	0.92	8.07	L	3.5
<i>Elysia christinae</i>	1	1	-	-	-	-	-
<i>Elysia cornigera</i>	19	14	0.02	0.95	NA	H	4
<i>Elysia crispata</i>	262	57	0.04	0.97	0.00	LQ	2
<i>Elysia deborahae</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia ellenae</i>	9	6	-	-	-	-	-
<i>Elysia evelinae</i>	16	14	0.02	0.99	0.00	L	3

Especie	TR	RD	TO	AUC	$\Delta AICc$	F	RM
<i>Elysia flava</i>	5	4	-	-	-	-	-
<i>Elysia hamanni</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia jibacoaensis</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia marcusii</i>	17	12	0.03	0.94	50.05	LQH	4
<i>Elysia nisbeti</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia orientalis</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia ornata</i>	34	21	0.00	0.95	17.20	L	1.5
<i>Elysia papillosa</i>	19	18	0.01	0.95	0.00	L	2.5
<i>Elysia patina</i>	16	16	0.01	0.98	395.51	LQHP	4
<i>Elysia pawliki</i>	2	2	-	-	-	-	-
<i>Elysia pratensis</i>	19	16	0.07	0.98	0.00	L	4
<i>Elysia sarasuae</i> (Nomen dubium)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia scops</i> (Nomen dubium)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elysia serca</i>	5	5	-	-	-	-	-
<i>Elysia subornata</i>	34	26	0.17	0.98	40.81	LQ	1.5
<i>Elysia taino</i>	11	7	0.06	0.95	0.00	L	4
<i>Elysia velutinus</i>	63	42	0.02	0.97	0.00	L	4
<i>Elysia zuleicae</i>	27	23	0.00	0.95	0.00	L	3.5
<i>Elysia zemi</i>	-	-	-	-	-	-	-

La mayoría de las especies modeladas presentaron una distribución potencial restringida al Caribe y Brasil (del estado de Maranhão a Rio de Janeiro); exceptuando *E. chlorotica* que tiene una distribución potencial en la región comprendida entre Carolina del Norte (EE.UU.) y la Isla de Terranova y Labrador (Canadá). De acuerdo con los modelos, las especies presentaron una distribución potencial que abarcó las siguientes ecorregiones: Atlántico noroccidental cálido templado, Atlántico tropical, Atlántico suroccidental tropical y Atlántico suroccidental cálido templado, con excepción de *E. chlorotica*. Esta última, se distribuye potencialmente en la región Atlántico noroccidental frío templado y una parte de la región ártica. Las zonas costeras fueron consistentemente las que albergan una mayor favorabilidad ambiental para todas las especies. No obstante, la desembocadura del río

Amazonas y el norte del Golfo de México (específicamente en la zona costera de los estados de Texas, Luisiana y Misisipi) generalmente presentan zonas de baja favorabilidad ambiental para el género; exceptuando *E. patina* en la primera región y *E. cornígera* y *E. patina* en la segunda. Se seleccionó el mapa de distribución potencial de *E. crispata* como ejemplo (Fig. 1.4), los modelos para las demás especies se presentan en el anexo 1.1 y anexo 1.2.

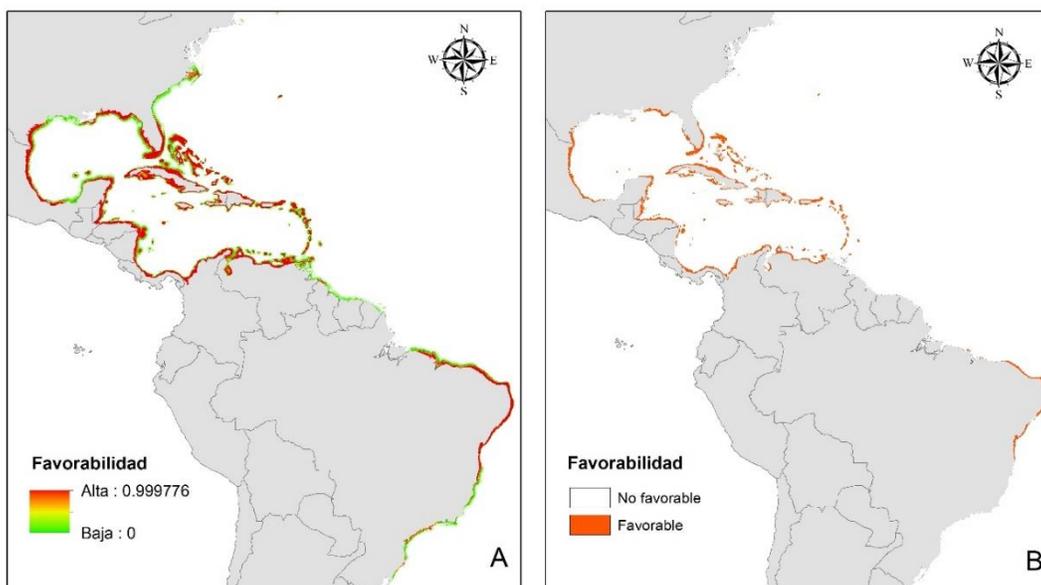


Figura 1.4. Modelos de nichos ecológico para *Elysia crispata*. **A.** Predicción continua. **B.** Predicción binaria.

La prueba de jackknife para evaluar la importancia de los predictores ambientales dio como resultado que la distancia a la costa es el predictor que aporta mayor ganancia cuando se usa aisladamente, además de que al omitirlo la ganancia del modelo disminuye considerablemente. La temperatura máxima es la segunda variable que aporta una mayor ganancia al modelo. La mayoría de los registros se encontraron en temperaturas entre 25 y 32°C y a distancias menores a 20 m de la costa (Fig. 1.5).

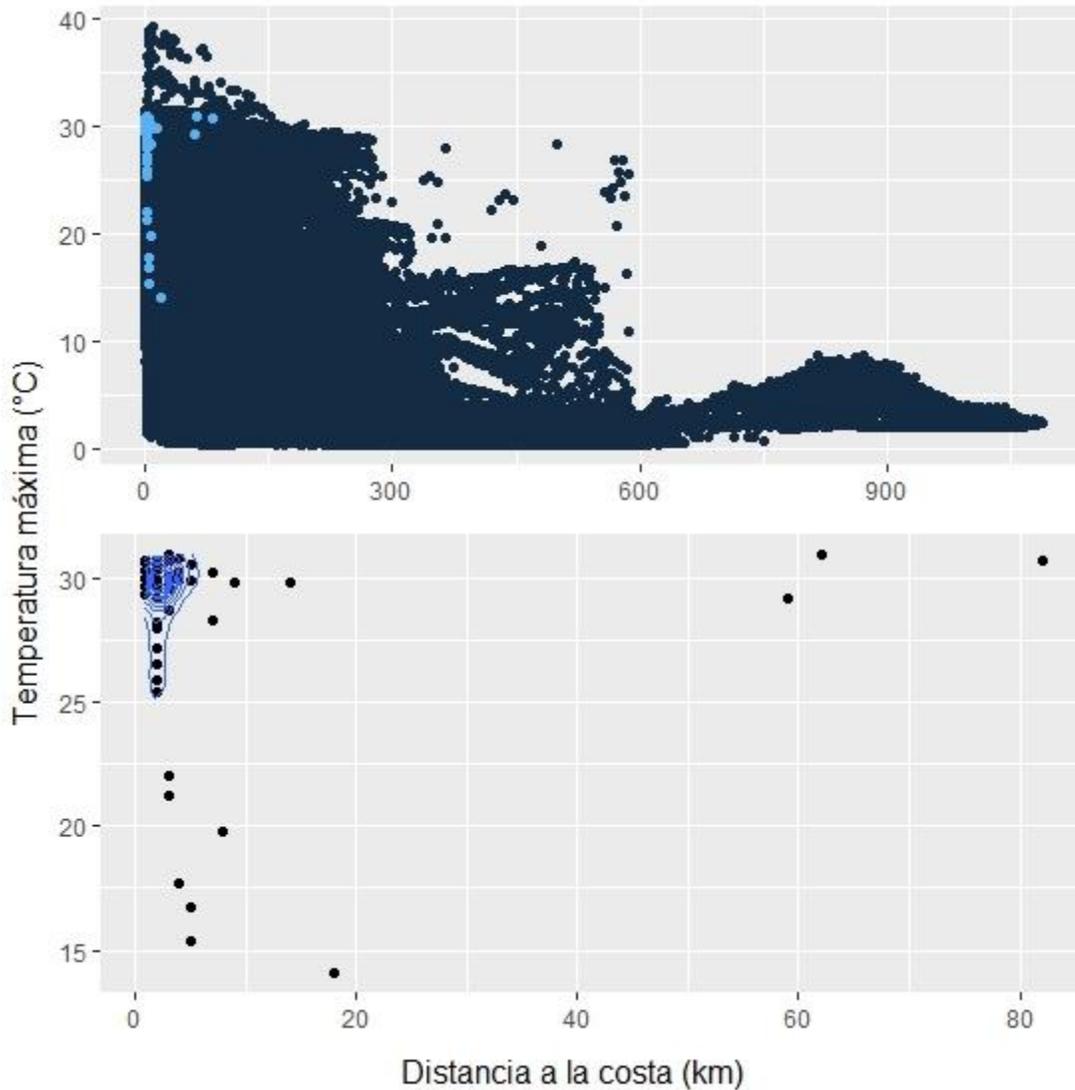


Figura 1.5. **Panel superior:** diagrama de dispersión de las dos variables con mayor contribución en el modelo de nicho ecológico de *Elysia crispata* (las combinaciones de estas dos variables disponibles en el Atlántico occidental se presentan en azul oscuro. En azul claro se muestran las combinaciones asociadas a las localidades donde se ha observado la especie). **Panel inferior:** densidad de puntos para identificar las combinaciones de las dos variables con mayor representatividad en los registros de la especie.

Riqueza taxonómica

Los valores más altos de riqueza potencial se obtuvieron para las Bahamas (entre 14 y 17 especies), seguida de varias zonas costeras de Brasil (entre Ceara y Belmonte) y en general

en el Caribe (con excepción de la zona norte del Golfo de México), con valores de riqueza entre 10 y 13 especies. Las zonas de menor riqueza potencial (1 especie) se observaron entre Canadá y Florida, norte del Golfo de México y entre Trinidad y Tobago y en el delta del Amazonas. Las zonas con riqueza igual a cero se encontraron en regiones de mayor profundidad en toda el área de distribución y en los deltas del río Amazonas y el río Misisipi (Fig. 1.6).

Representatividad de *Elysia* en Áreas Marinas Protegidas (AMP)

Del área total que posee condiciones ambientales adecuadas para el género, 19.54% se encuentra comprendido en áreas marinas con alguna categoría de protección. Tres parques nacionales ubicados en Las Bahamas (Graham's Harbour, Westside y Bight of Acklins) comprenden el 31.75% del área total de máxima riqueza modelada. Por otro lado, en la región comprendida entre Florida y Canadá, se encuentran las AMPs de mayor tamaño, sin embargo, en ellas solo está representada una especie del género (*E. chlorotica*). Las zonas costeras entre el Condado de Cameron (Texas, EE.UU.) y Ciudad del Carmen (México), la comprendida entre Nicaragua y Venezuela y la parte media de Brasil, presentan altos valores de riqueza potencial, sin embargo, las áreas de protección marina en estas regiones son escasas y con poca superficie (Fig. 1.6).

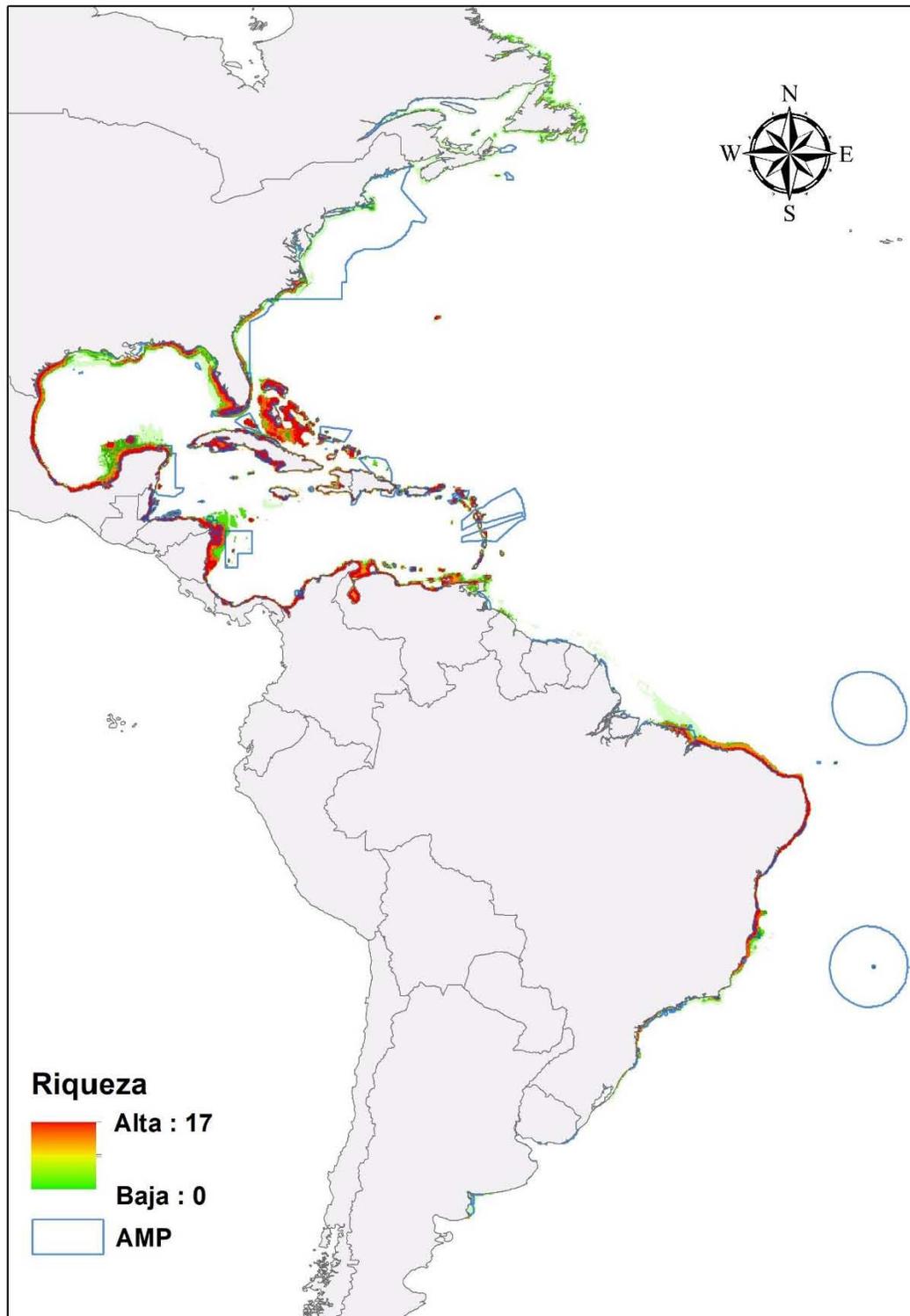


Figura 1.6. Representación de la riqueza potencial del género *Elysia* en las áreas marinas protegidas del Atlántico occidental.

Discusión

Este estudio es el primero en modelar la distribución potencial para las especies del género *Elysia* del Caribe, presentando además la primera aproximación de la riqueza taxonómica potencial del género y la representación de esta en las AMPs de la región. A pesar de contar con pocos registros de presencia para la mayoría de las especies, la implementación de un protocolo (mediante ENMeval) para la selección de los mejores predictores y parámetros en Maxent permitió obtener modelos robustos equilibrando rendimiento, capacidad predictiva y complejidad. Los parámetros que generaron mejores métricas difirieron de los establecidos por defecto en Maxent, variando por especie, lo cual coincide con otras investigaciones donde se ha demostrado que ajustes especie específicos aumentan la robustez de los modelos (Shcheglovitova y Anderson, 2013; Radosavljevic y Anderson, 2014). Especialmente en especies con pocos registros definir menos parámetros de los que por defecto usa Maxent, generalmente resulta en modelos con mejor capacidad de generalización (Anderson y González, 2011; Warren y Seifert, 2011; Warren *et al.*, 2014).

De los predictores ambientales empleados, la distancia a la costa fue el predictor con mayor contribución en los modelos de nicho en 13 de las 14 especies modeladas. En todos los modelos la idoneidad ambiental de las especies aumentó a medida que disminuyó la distancia a la costa. Aunque la distancia a la costa no presenta un efecto directo sobre la fisiología de los organismos (es un predictor distal *sensu* Austin, 2002), esta variable posiblemente está describiendo otros factores que sí afectan la supervivencia de estos. Las áreas cercanas a la costa por lo general presentan poca profundidad, temperaturas cálidas, mayor productividad y disponibilidad de luz (Kleypas *et al.*, 1999; Davies *et al.*, 2008; Costa *et al.*, 2015); todos estos factores óptimos para la presencia de especies del género *Elysia* (Krug, 2009; Krug *et al.*, 2016). Esto concuerda con trabajos previos en los cuales para otros organismos marinos esta variable también fue la que más contribuyó para explicar su distribución (Lirman *et al.*, 2008; Friedlaender *et al.*, 2011; Gowan y Ortega-Ortiz, 2014; Costa *et al.*, 2015; Roos *et al.*, 2015). Aunque la distancia a la costa fue el predictor más importante en esta investigación, no se recomienda su inclusión en transferencias

temporales al pasado y/o al futuro ya que no es posible garantizar que su relación con las variables directas se mantenga en el tiempo (Anderson, 2013).

La temperatura máxima fue la segunda variable con mayor aporte a la ganancia de los modelos lo cual tiene sentido biológico ya que ésta si tiene relación directa con la fisiología de los organismos. Se han reportado los efectos de la temperatura para la subclase Heterobranchia, principalmente en las primeras etapas del desarrollo (Schultz *et al.*, 2011, Dehnel y Kong, 1979, Biermann *et al.*, 1992, Moran y Woods, 2007). Para las especies que presentan cleptoplastía (*E. crispata*, *E. chlorotica*, *E. cornigera*, *E. ornata*, *E. patina*, *E. velutinus*, *E. papillosa*, *E. pratensis*), la temperatura es un factor importante, Waugh y Clark (1986) reportaron para *E. velutinus* un óptimo fisiológico para la partición de fotosintatos en macromoléculas a 30°C.

Teniendo en cuenta los registros de presencia del género y los modelos de nicho, la mayor riqueza en el Atlántico occidental se observa en el Caribe, lo cual coincide con lo reportado por Jensen (2007) quien sugiere que esta región fue un centro de diversificación para el grupo. En la filogenia presentada por Krug *et al.* (2016) se puede observar que el subclado que derivó hace más tiempo, complejo *E. papillosa*, tiene todos sus representantes en el Caribe, los demás complejos presentan algunas especies con distribución solo en el Caribe o en el Caribe y Brasil, lo que puede indicar que han ocurrido varios eventos de dispersión. La conectividad del género entre el Caribe y Brasil se reduce, debido al cambio generado en las propiedades físicas y químicas de las aguas costeras, por la pluma Amazonía – Orinoco (AOP). Aunque la AOP es una barrera fuerte para los organismos (Jensen, 2007) seis de las especies estudiadas (*E. canguzua*, *E. evelinae*, *E. ornata*, *E. serca*, *E. subornata* y *E. velutinus*) presentan distribución al norte y al sur de la AOP. Cuando el nivel del mar se incrementa, se disminuye la sedimentación y se tiene una salinidad normal en la plataforma exterior de la AOP generándose un corredor entre el Caribe y Brasil (Rocha, 2003), lo que puede permitir la dispersión larvaria. La permeabilidad de la AOP fue corroborada por el análisis genético de poblaciones establecidas de ambos lados de las barreras (Rocha, 2003). Al ser organismos bentónicos con poco desplazamiento la dispersión del género ocurre durante el período de larva planctónica (Krug, 2009). La

distancia recorrida depende de factores externos como las corrientes marinas, efectos maternos (tamaño del huevo y propiedades internas de la masa del huevo) y características larvarias (tipo de larva, tasa de desarrollo, elección de hábitat) (Briggs, 1974; Krug, 2009; Luiz *et al.*, 2012; Krug *et al.*, 2015). Teniendo en cuenta el tipo de larva, organismos con larvas planctotróficas pueden ser transportados largas distancias ya que pueden alimentarse mientras completan su desarrollo (Hedgecock 1986; Krug *et al.*, 2015). Por el contrario, las larvas lecitotróficas dependen de la energía nutricional suministrada por vía materna para completar su desarrollo (Krug, 1998). Para este tipo de larvas una mayor capacidad de dispersión depende del tamaño de la larva y la energía invertida por la madre (Marshall y Keough, 2003). Sin embargo, de las seis especies que se encuentran en el Brasil, tres presentan larva lecitotrófica (*E. evelinae*, *E. subornata* y *E. velutinus*) y tres larva planctotrófica (*E. canguzua*, *E. ornata* y *E. serca*), por lo que el tipo de larva no fue un impedimento para la dispersión a través de la AOP, Lo que coincide con la investigación de Luiz *et al.* (2012) donde se reporta que a pesar de que el modo de desarrollo larvario fue un predictor significativo para explicar la expansión del rango de distribución a través de la AOP, no se encontraron diferencias significativas entre los modos de desarrollo. Teniendo en cuenta lo anterior, la expansión del rango geográfico de estas especies puede estar siendo afectada por los efectos maternos y/o su capacidad para establecer una población en el nuevo hábitat luego de la dispersión a través de la barrera, que depende de la tolerancia a las condiciones ambientales novedosas y la presencia de la señal metamórfica (para algunas especies).

Por otro lado, la costa entre Canadá y Florida, el norte del Golfo de México y la AOP, presentan de manera general los valores más bajos de riqueza taxonómica. La primera alberga condiciones demasiado frías para el género; con excepción de *E. chlorotica* especie que soporta disminución de salinidad y está adaptada a temperaturas bajas (Krug *et al.*, 2016). En la segunda región se encuentra una de las zonas de hipoxia costera más grandes del mundo (niveles de oxígeno disuelto por debajo de 2 mg/l), con un área aproximada de 21,000 km², en la plataforma continental de Luisiana y Texas (Rabalais *et al.*, 2002). Además se encuentran las descargas de los ríos Mississippi y Atchafalaya. En la tercera están las

descargas de los ríos Orinoco y Amazonas. En las descargas de los ríos se generan condiciones no adecuadas para las babosas marinas como turbidez, baja salinidad y exceso de sedimentos (Rocha, 2003; Luiz *et al.*, 2012).

Finalmente es importante recordar que el 'stacking' es un método que tiende a sobreestimar la riqueza taxonómica local de las especies (Guisan y Rahbek, 2011; Calabrese *et al.*, 2014). Guisan y Rahbek (2011) propusieron el marco integrado SESAM (modelado de ensamblaje de especies espacialmente explícito), que busca solucionar los problemas de la sobrepredicción. Este marco no fue empleado para la determinación de la riqueza, debido a que no se encontraron inventarios robustos que permitieran corregir la riqueza obtenida con el 'stacking' con un modelo macroecológico. Teniendo en cuenta la potencial sobreestimación de la riqueza taxonómica, la representación de esta en las AMPs puede ser aún menor de lo calculado, lo que resalta la importancia de conocer la ecología y evaluar el estado de conservación de estas especies. A pesar de las limitantes por falta de información, en este estudio se construyeron modelos robustos que pueden ser la base de futuros estudios ecológicos y por medio de ellos probar hipótesis relacionadas con patrones espaciales específicos de la biodiversidad bentónica; además, de permitir la realización de predicciones relacionadas con el cambio climático. Los mapas de distribución potencial proporcionan la base para la inclusión de estas especies en la determinación o actualización de áreas marinas protegidas. La riqueza calculada incluyó especies que por la poca cantidad de datos hubieran sido excluidas en otras modelaciones, posibilitando su inclusión en estrategias de conservación. A futuro la realización de inventarios independientes, permitiría probar la hipótesis de riqueza y validar los modelos presentados.

Referencias

- Anderson, R. P. (2013). A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297(1), 8-28.
- Anderson, R. P., y González, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222, 2796–2811.
- Ardila, N. E., Báez, D. P., y Valdés, Á. (2007). Babosas y liebres de mar (Mollusca: Gastropoda: Opisthobranchia) de Colombia. *Biota Colombiana*, 8(2).
- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2-3), 101-118.
- Biermann, C. H., Schinner, G. O., y Strathmann, R. R. (1992). Influence of solar-radiation, microalgal fouling, and current on deposition site and survival of embryos of a dorid nudibranch gastropod. *Marine Ecology Progress Series*, 86, 205–215.
- Briggs, J. C. (1974). Operation of zoogeographic barriers. *Systematic Zoology*, 23, 248-256.
- Brown, J. L. (2014). SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 694–700.
- Caballer - Gutiérrez, M., Ortea, J., Rivero, N., Carias, G., Malaquias, M. A., y Narciso, S. (2015). The opisthobranch gastropods (Mollusca: Heterobranchia) from Venezuela: an annotated and illustrated inventory of species. *Zootaxa*, 4034(2), 201-256.
- Calabrese, J. M., Certain, G., Kraan, C., y Dormann, C. F. (2014). Stacking species distribution models and adjusting bias by linking them to macroecological models. *Global Ecology and Biogeography*, 23(1), 99-112.
- Camacho-García, Y., Pola, M., Carmona, L., Padula, V., Villani, G., y Cervera, L. (2014). Diversity and distribution of the heterobranch sea slug fauna on the Caribbean of Costa Rica. *Cahiers de Biologie Marine*, 55(1), 109-127.
- Christa, G., Händeler, K., Kück, P., Vleugels, M., Franken, J., Karmeinski, D., y Wägele, H. (2015). Phylogenetic evidence for multiple independent origins of functional

- kleptoplasty in Sacoglossa (Heterobranchia, Gastropoda). *Organisms Diversity & Evolution*, 15(1), 23-36.
- Clark, K. B. (1994). Ascoglossan (= Sacoglossa) molluscs in the Florida Keys: rare marine invertebrates at special risk. *Bulletin of Marine Science*, 54(3), 900-916.
- Cooper, J. C., y Soberón, J. (2018). Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution model performance. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 156-165.
- Coquillard, P., Thibaut, T., Hill, D. R. C., Gueugnot, J., Mazel, C., y Coquillard, Y. (2000). Simulation of the mollusc Ascoglossa *Elysia subornata* population dynamics: application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecological Modelling*, 135(1), 1–16.
- Costa, B., Kendall, M. S., Parrish, F. A., Rooney, J., Boland, R. C., Chow, M., Lecky, J., Montgomery, A., y Spalding, H. (2015). Identifying suitable locations for mesophotic hard corals offshore of Maui, Hawai ‘i. *PLoS One*, 10(7), e0130285.
- Davies, A. J., Wisshak, M., Orr, J. C., y Roberts, J. M. (2008). Predicting suitable habitat for the cold-water coral *Lophelia pertusa* (Scleractinia). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 55(8), 1048-1062.
- Dehnel, P. A., y Kong, D. C. (1979). Effect of temperature on developmental rates in the nudibranch *Cadlina luteomarginata*. *Canadian Journal of Zoology*, 57, 1835 – 1844.
- Drew, C. A., Wiersma, Y. F., y Huettmann, F. (Eds.). (2010). *Predictive species and habitat modeling in landscape ecology: concepts and applications*. New York, Estados Unidos: Springer Science & Business Media, 313 pp.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M. S., y Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species’ distribution from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151.

- Ferreira-Jr, A., Wambier, S., Carvalho, I., y Absher, T. (2015). New records of marine “sea slugs” (Mollusca: Gastropoda: Heterobranchia) in the outlets of the estuary systems in Paraná, southern Brazil. *Check List*, 11(1).
- Fontana, A., Ciavatta, M. L., Desouza, L., Mollo, E., Naik, C. G., Parameswaran, P. S., Wahidullah, S., y Cimino, G. (2001). Selected chemoecological studies of marine opisthobranchs from Indian coasts. *Journal of Indian Institute Science*, 81, 403–415.
- Friedlaender, A. S., Johnston, D. W., Fraser, W. R., Burns, J., y Costa, D. P. (2011). Ecological niche modeling of sympatric krill predators around Marguerite Bay, Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(13-16), 1729-1740.
- Galvão Filho, H. C., Araújo, A. K., Silva, F. V., Azevedo, V. M., Meirelles, C. A., y Matthews-Cascon, H. (2015). Sea slugs (Gastropoda: Heterobranchia) from a poorly known area in North-east Brazil: filling gaps in Atlantic distributions. *Marine Biodiversity Records*, 8.
- García, F. J., y Bertsch, H. (2009). Diversity and distribution of the Gastropoda Opisthobranchia from the Atlantic Ocean: a global biogeographic approach. *Scientia Marina*, 73, 153–160.
- García, F. J., Domínguez, M., y Troncoso, J. S. (2007). Biogeographic considerations of the Opisthobranchia (Mollusca: Gastropoda) fauna from the Brazilian littoral and nearby areas. *Bonner Zoologische Beiträge*, 55, 203–222.
- García, F.J., Domínguez, M. y Troncoso, J. S. (2008). *Opistobranquios de Brasil. Descripción y Distribución de Opistobranquios del Litoral de Brasil y del Archipiélago Fernando de Noronha*. Vigo, España: Feito, S.L., 215 pp.
- García, F. J., Troncoso, J. S., y Domínguez, M. (2002). New data on the benthic Opisthobranch Molluscs from the Archipelago of Fernando de Noronha (Brazil), with description of a new species of Aegires Lovén. *Iberus*, 20(2), 45-56.
- Goodheart, J. A., Ellingson, R. A., Vital, X. G., Galvão Filho, H. C., McCarthy, J. B., Medrano, S. M., Bhave, V., García-Méndez, K., Jiménez, L. M., López, G., Hoover, C. A., Awbrey, J. D., De Jesus, J., Gowacki, W., Krug, P., y Valdés, A. (2016). Identification guide to

- the heterobranch sea slugs (Mollusca: Gastropoda) from Bocas del Toro, Panama. *Marine Biodiversity Records*, 9(1), 56.
- Gowan, T. A., y Ortega-Ortiz, J. G. (2014). Wintering habitat model for the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) in the southeastern United States. *PLoS one*, 9(4), e95126.
- Graham, C. H., Elith, J., Hijmans, R., Guisan, A., Peterson, A. T., Loiselle, B. A., y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45, 239-247.
- Guisan, A., y Rahbek, C. (2011). SESAM—a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatiotemporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography*, 38, 1433–1444.
- Hedgecock, D. (1986). Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates?. *Bulletin of Marine Science*, 39 (2), 550-564.
- Jensen, K. R. (2007). Biogeography of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia). *Bonner Zoologische Beiträge*, 55(3/4), 255-281.
- Jensen, K., y Clark, K. B. (1983). Annotated checklist of Florida Ascoglossan-Opisthobranchia. *Nautilus*, 97(1), 1-13.
- Jiménez-Valverde, A. (2012). Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 498-507.
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., y Menez, L. A. (1999). Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line? *American Zoologist*, 39(1), 146-159.
- Krug, P. J. (1998). Poecilogony in an estuarine opisthobranch: planktotrophy, lecithotrophy, and mixed clutches in a population of the ascoglossan *Alderia modesta*. *Marine Biology*, 132(3), 483-494.
- Krug, P. J. (2009). Not my “type”: Larval dispersal dimorphisms and bet-hedging in opisthobranch life histories. *The Biological Bulletin*, 216(3), 355-372.

- Krug, P. J., Vendetti, J. E., Ellingson, R. A., Trowbridge, C. D., Hirano, Y. M., Trathen, D. Y., Rodríguez, A., Swennen, C., Wilson, N., y Valdés, A. (2015). Species selection favors dispersive life histories in sea slugs, but higher per-offspring investment drives shifts to short-lived larvae. *Systematic Biology*, *64*(6), 983-999.
- Krug, P. J., Vendetti, J. E., y Valdés, Á. (2016). Molecular and morphological systematics of *Elysia* Risso, 1818 (Heterobranchia: Sacoglossa) from the Caribbean region. *Zootaxa*, *4148*(1), 1-137.
- Lirman, D., Deangelo, G., Serafy, J., Hazra, A., Smith, H. D., Herlan, J., Luo, J., Bellmund, S., Wang, J., y Clausen, R. (2008). Seasonal changes in the abundance and distribution of submerged aquatic vegetation in a highly managed coastal lagoon. *Hydrobiologia*, *596*(1), 105.
- Luiz, O. J., Madin, J. S., Robertson, D. R., Rocha, L. A., Wirtz, P., y Floeter, S. R. (2012). Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*, 1033-1040.
- Maeda, T., Kajita, T., Maruyama, T., y Hirano, Y. (2010). Molecular phylogeny of the Sacoglossa, with a discussion of gain and loss of kleptoplasty in the evolution of the group. *The Biological Bulletin*, *219*(1), 17–26.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing, 264 pp.
- Malaquias, M. A. E. (2014). New data on the heterobranch gastropods ('opisthobranchs') for the Bahamas (tropical western Atlantic Ocean). *Marine Biodiversity Records*, *7*.
- Marshall, D. J., y Keough, M. J. (2003). Variation in the dispersal potential of non-feeding invertebrate larvae: the desperate larva hypothesis and larval size. *Marine Ecology Progress Series*, *255*, 145-153.
- Moran, A. L., y Woods, H. A. (2007). Oxygen in egg masses: Interactive effects of temperature, age, and egg-mass morphology on oxygen supply to embryos. *Journal of Experimental Biology*, *210*, 722–731.

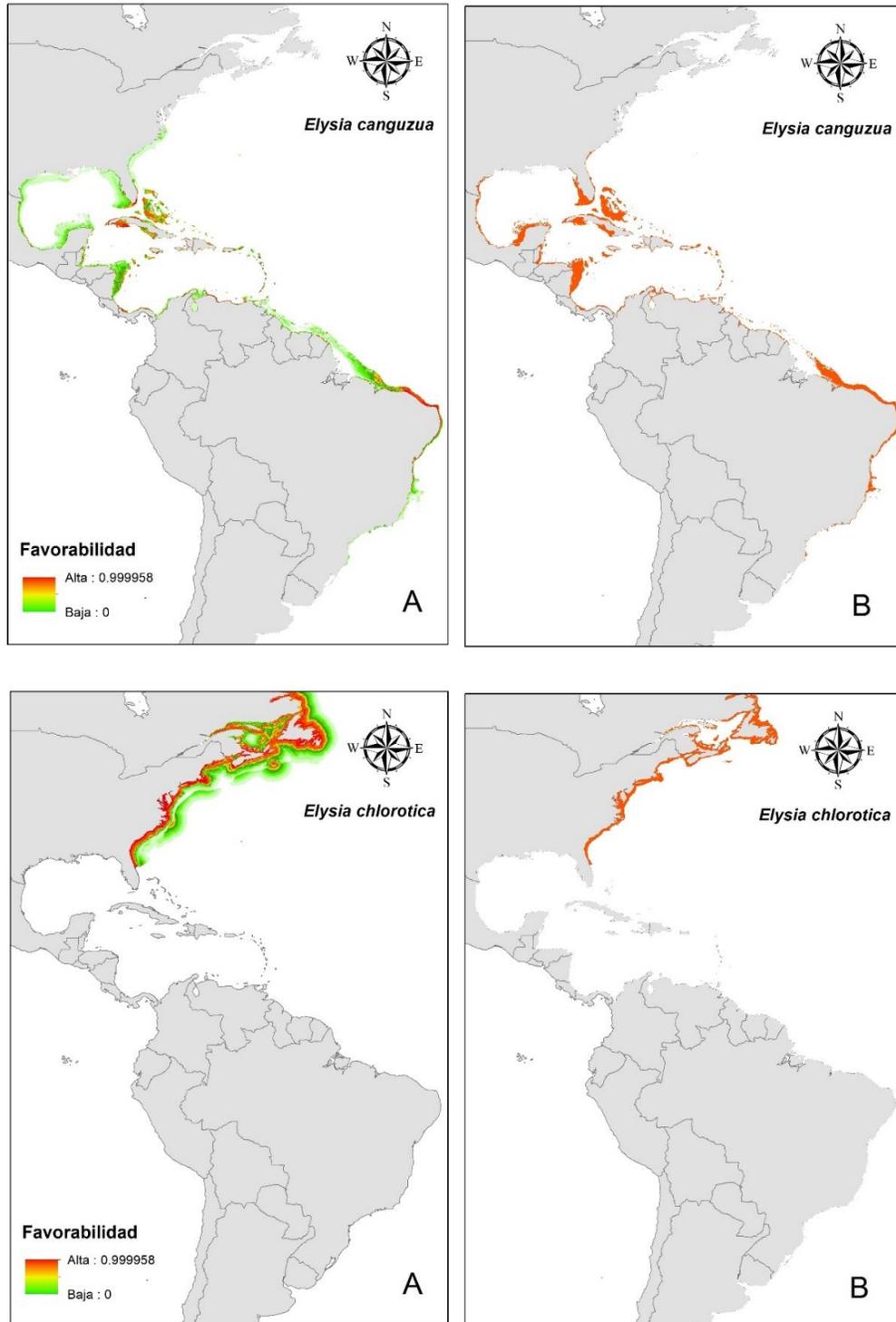
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., y Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205.
- Ortea, J., Espinosa, J., Caballer, M., y Buske, Y. (2012). Initial inventory of the sea slugs (Opisthobranchia and Sacoglossa) from the expedition karubenthos, held in May 2012 in Guadeloupe (Lesser Antilles, Caribbean Sea). *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 24(3), 153-182.
- Ortigosa, D., Lemus-Santana, E., y Simões, N. (2015). New records of 'opisthobranchs' (Gastropoda: Heterobranchia) from Arrecife Alacranes National Park, Yucatan, Mexico. *Marine Biodiversity Records*, 8.
- Padula, V., Bahia, J., Correia, M. D., y Sovierzoski, H. H. (2012). New records of opisthobranchs (Mollusca: Gastropoda) from Alagoas, northeastern Brazil. *Marine Biodiversity Records*, 5.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102-117.
- Peterson, A. T., y Nakazawa, Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 135 – 144.
- Peterson, A. T., Papeş, M., y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63–72.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., y Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton, Estados Unidos: Princeton University Press, 328 pp.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887-893.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., y Wiseman Jr, W. J. (2002). Gulf of Mexico hypoxia, aka "The dead zone". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 235-263.

- Radosavljevic, A., y Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 629-643.
- Rocha, L. A. (2003). Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography*, 30(8), 1161-1171.
- Roos, N. C., Carvalho, A. R., Lopes, P. F., y Pennino, M. G. (2015). Modeling sensitive parrotfish (Labridae: Scarini) habitats along the Brazilian coast. *Marine Environmental Research*, 110, 92-100.
- Sanvicente-Añorve, L., Solís-Weiss, V., Ortigosa, J., Hermoso-Salazar, M., y Lemus-Santana, E. (2012a). Opisthobranch fauna from the National Park Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. *Cahiers de Biologie Marine*, 53(4), 447-460.
- Sanvicente-Añorve, L., Hermoso-Salazar, M., Ortigosa, J., Solís-Weiss, V., y Lemus-Santana, E. (2012b). Opisthobranch assemblages from a coral reef system: The role of habitat type and food availability. *Bulletin of Marine Science*, 88(4), 1061-1074.
- Sbrocco, E. J., y Barber, P. H. (2013). MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology*, 94(4), 979p.
- Schultz, S. T., Goddard, J. H., Gosliner, T. M., Mason, D. E., Pence, W. E., McDonald, G. R., Pearse, V. B., y Pearse, J. S. (2011). Climate-index response profiling indicates larval transport is driving population fluctuations in nudibranch gastropods from the northeast Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 56(2), 749-763.
- Shcheglovitova, M., y Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9-17.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology letters*, 10(12), 1115-1123.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., y Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 437-441.

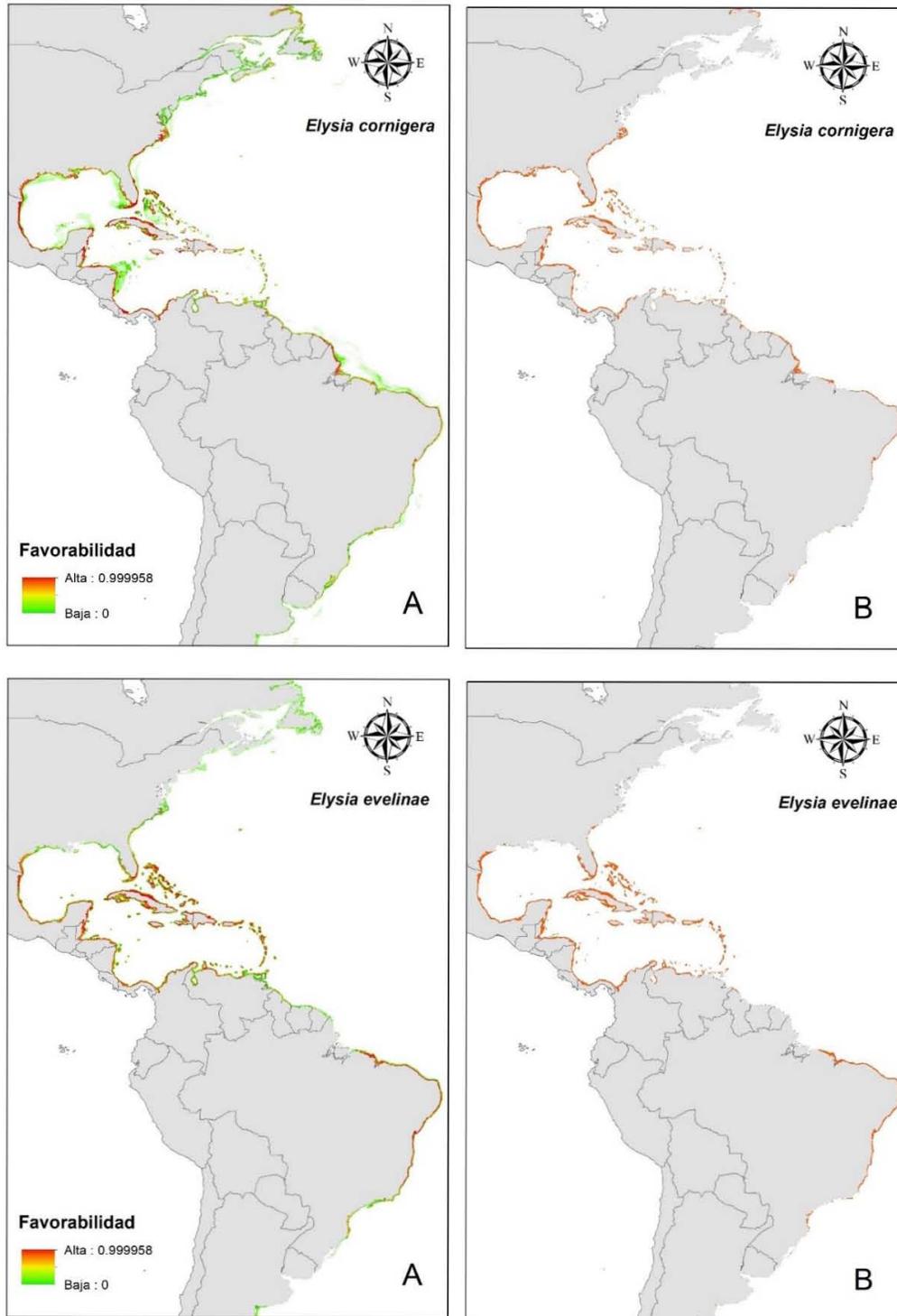
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B., Jorge, M., Lombana, A., Lourie S., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583.
- Suárez, Y., González, L., Cuadrado, A., Berciano, M., Lafarga, M., y Muñoz, A. (2003). Kahalalide F, a new marine-derived compound, induces oncosis in human prostate and breast cancer cells. *Molecular Cancer Therapeutics*, 2, 863–872.
- Thibaut, T., Meinesz, A., Amade, P., Charrier, S., De Angelis, K., Ierardi, S., Mangialajo, L., Melnick, J., y Vidal, V. (2001). *Elysia subornata* (Mollusca) a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 81, 497–504.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., y De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 272–281.
- UNEP-WCMC, y IUCN. (2019). *Marine Protected Planet*. Cambridge, Reino Unido: UNEP-WCMC and IUCN. Recuperado de www.protectedplanet.net.
- Valdés, A., Hamann, J., Behrens, D. W., y DuPont, A. (2006). *Caribbean Sea Slugs. A field guide to the opisthobranch mollusks from the tropical northwestern Atlantic*. Gig Harbor, Estados Unidos: Sea Challengers Natural History Books, 289 pp.
- Vendetti, J. E., Trowbridge, C. D., y Krug, P. J. (2012). Poecilogony and population genetic structure in *Elysia pusilla* (Heterobranchia: Sacoglossa), and reproductive data for five sacoglossans that express dimorphisms in larval development. *Integrative and Comparative Biology*, 52(1), 138–150.
- Warren, D. L., y Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342.

- Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N., y Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions*, 20(3), 334–343.
- Waugh, G. R., y Clark, K. B. (1986). Seasonal and geographic variation in chlorophyll level of *Elysia tuca* (Ascoglossa: Opisthobranchia). *Marine Biology*, 92(4), 483-487.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Zamora-Silva, A., y Naranjo-García, E. (2008). Los opistobranquios de la Colección Nacional de Moluscos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(2), 333-342.
- Zamora-Silva, A., y Ortigosa, D. (2012). Nuevos registros de opistobranquios en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2), 359-369.

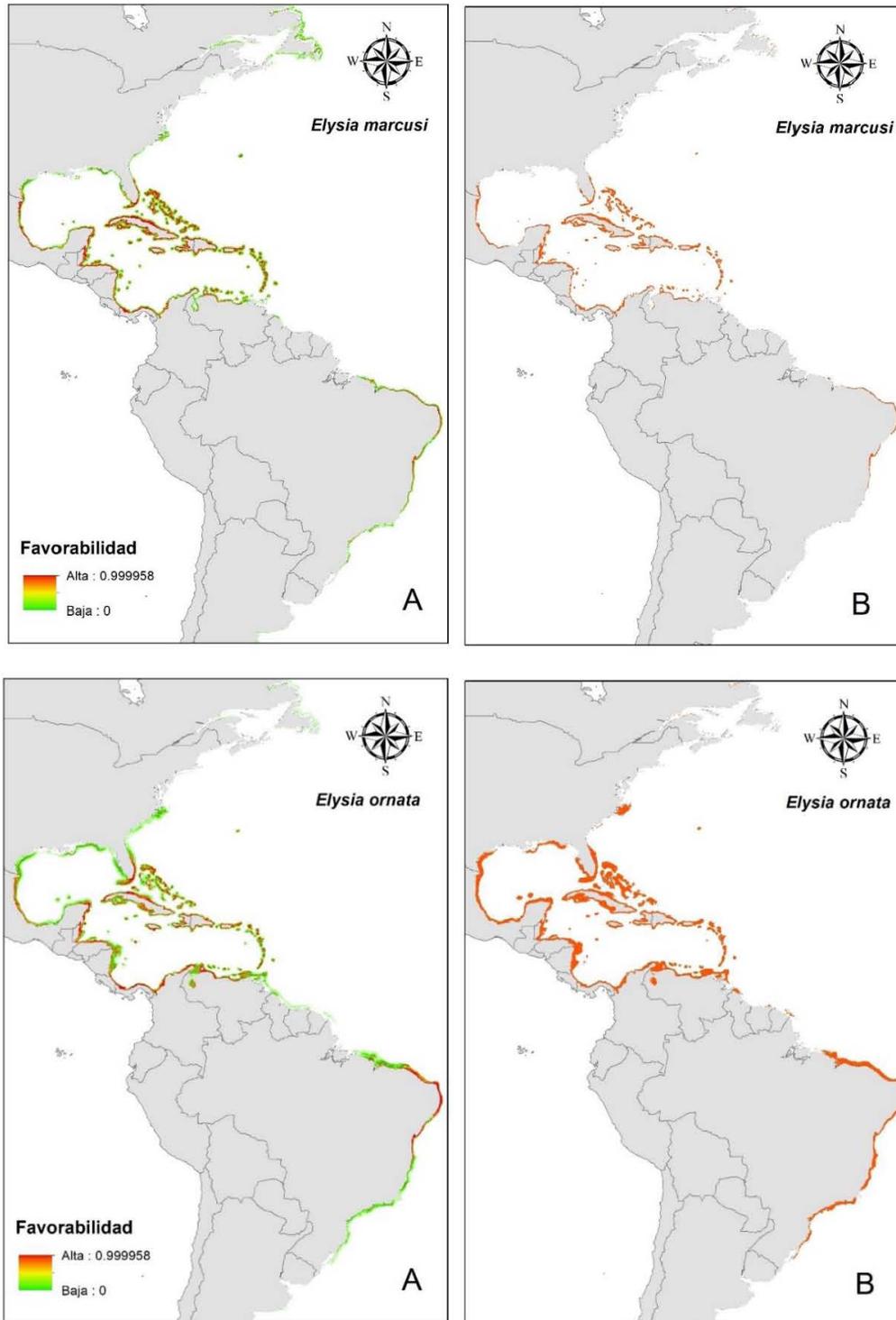
Anexos capítulo 1



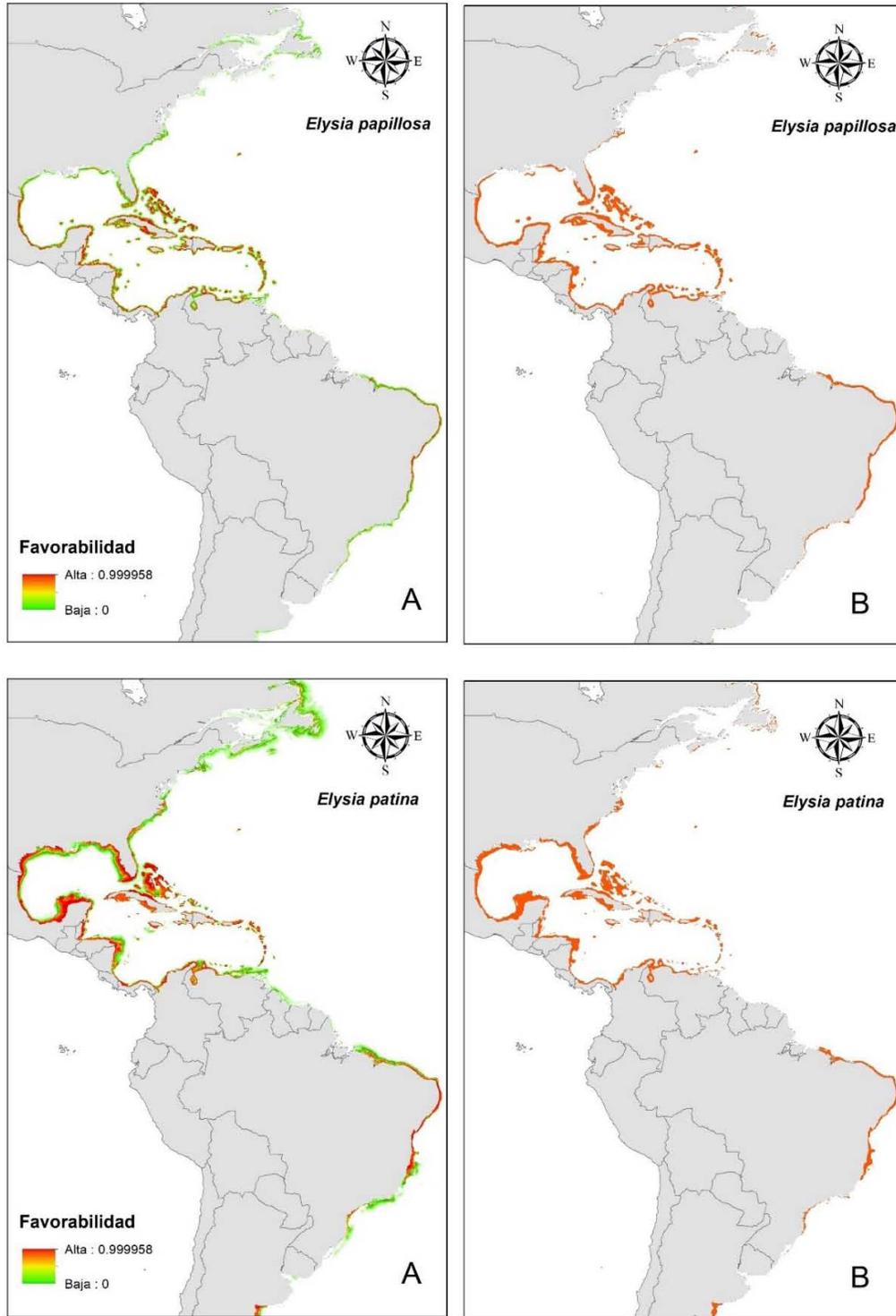
Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable.



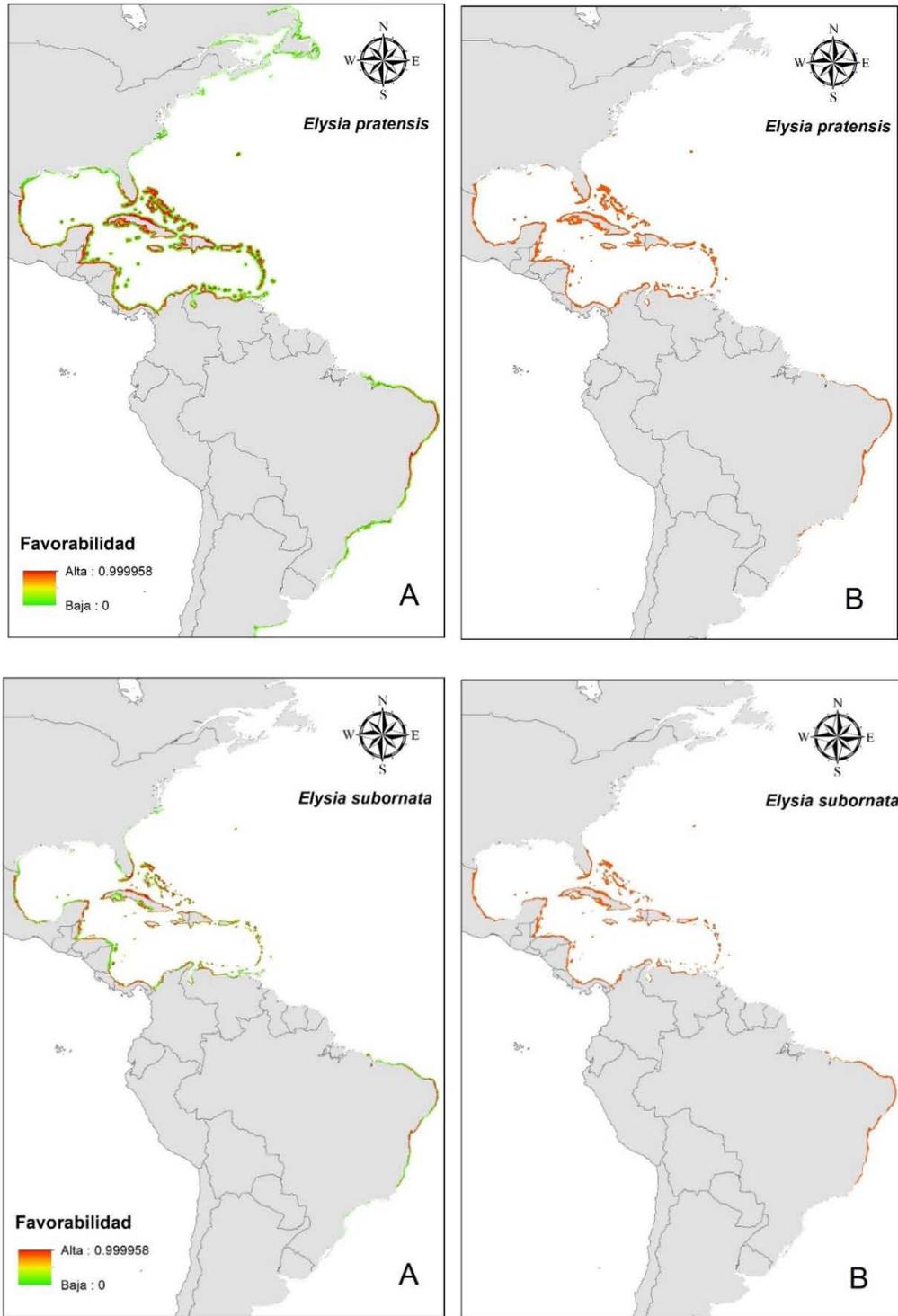
Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



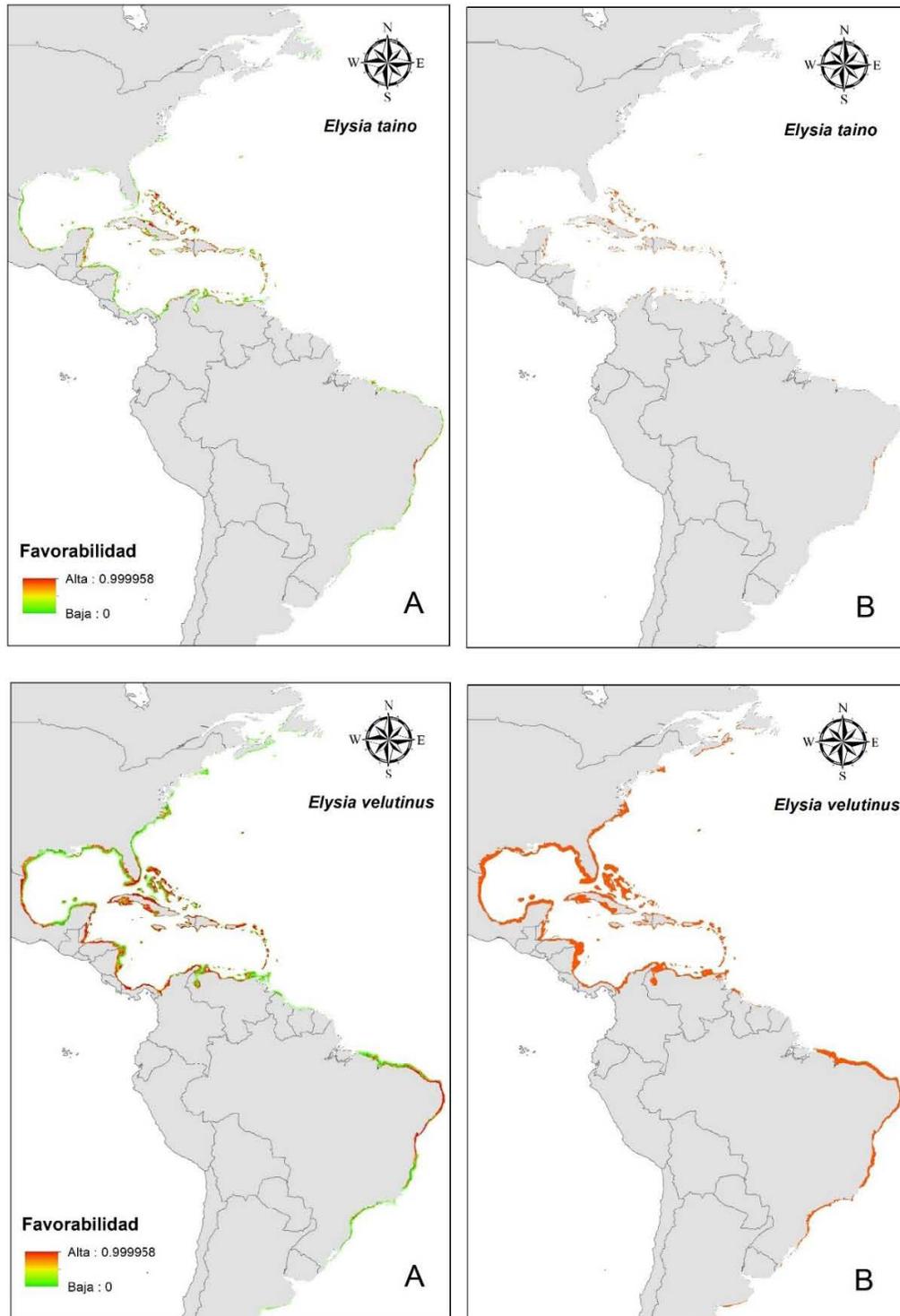
Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



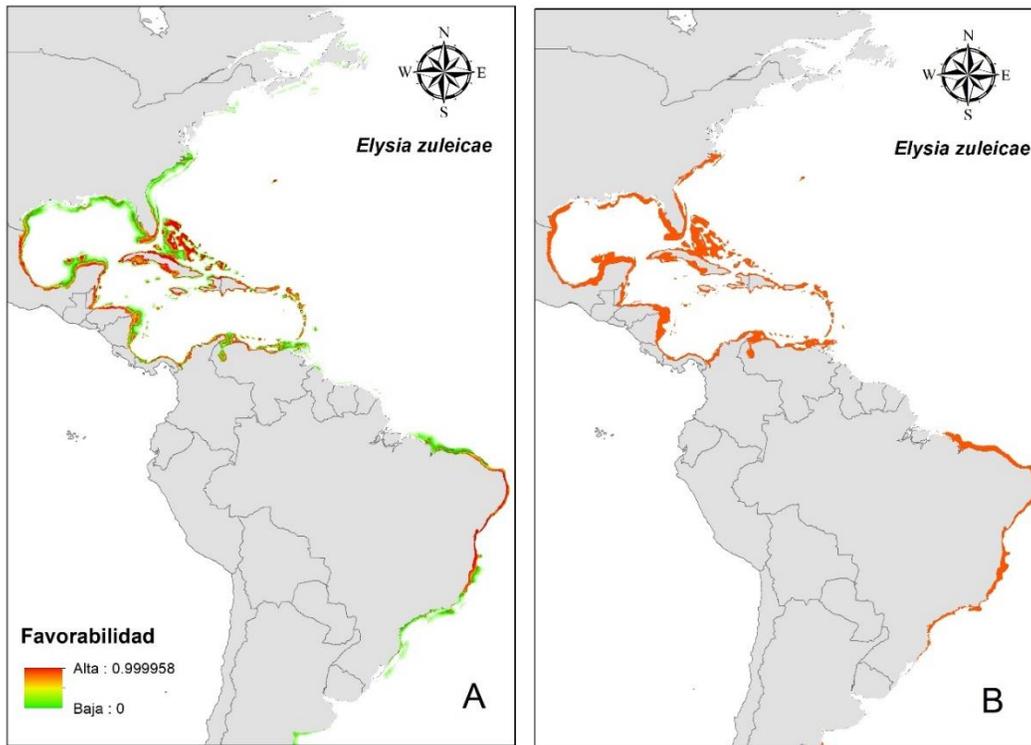
Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



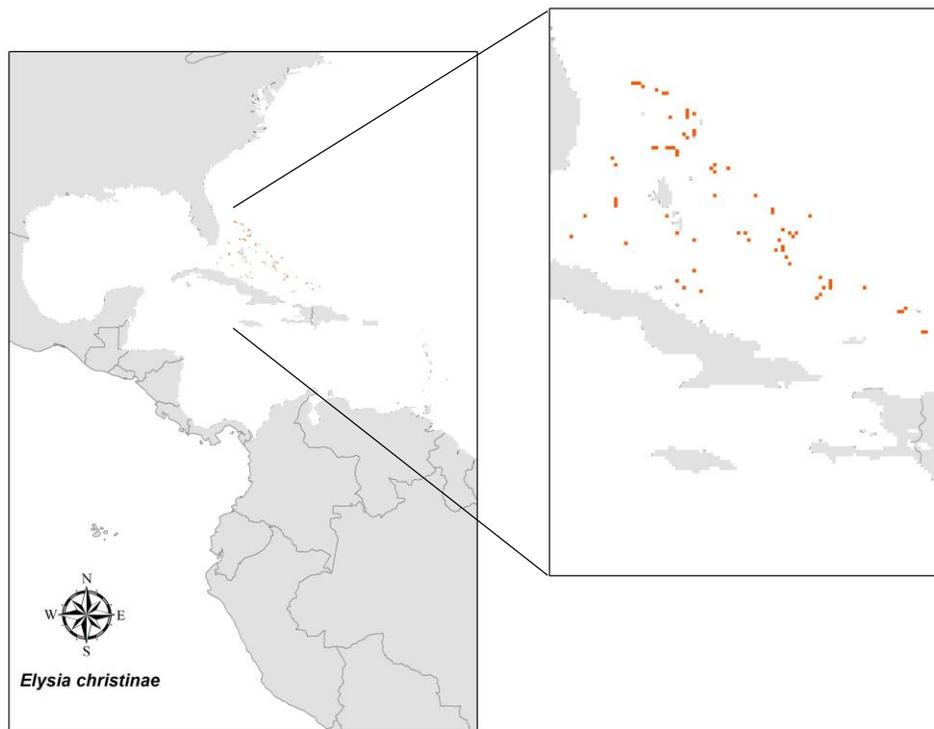
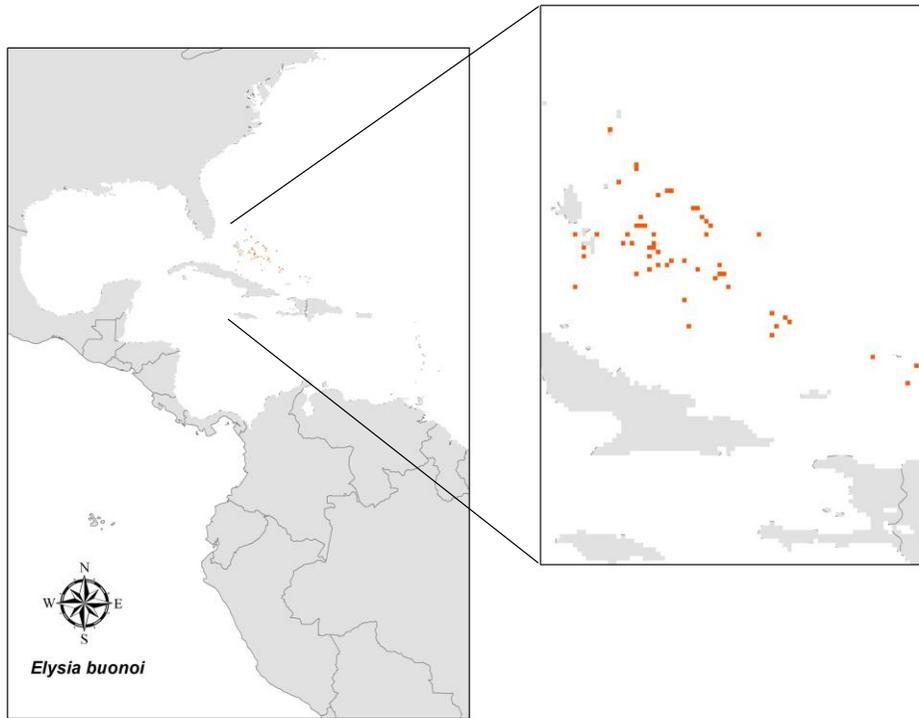
Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



Anexo 1.1. Modelos de nichos ecológicos para trece especies de *Elysia*. **A.** Predicciones continua. **B.** Predicción binaria. Para las predicciones binarias, el naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



Anexo 1.2. Modelos de distribución binarios para las seis especies de *Elysia* que presentaron menos de siete registros de presencia. El naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable.



Anexo 1.2. Modelos de distribución binarios para las seis especies de *Elysia* que presentaron menos de siete registros de presencia. El naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).



Anexo 1.2. Modelos de distribución binarios para las seis especies de *Elysia* que presentaron menos de siete registros de presencia. El naranjado indica que es favorable y el blanco indica que no es favorable (continuación).

CAPÍTULO 2. EFECTOS POTENCIALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Elysia* DEL CARIBE

Resumen

Las babosas marinas del género *Elysia* han sido ampliamente estudiadas por su capacidad de “robar” cloroplastos de su fuente de alimento (cleptoplastía) y mantenerlos fotosintéticamente activos. Sin embargo, a la fecha no existe información detallada sobre su potencial respuesta ante el cambio climático global. En este estudio se realizaron modelos de nicho ecológico para 14 especies de *Elysia* del Caribe con el algoritmo MaxEnt. Los modelos fueron proyectados a dos períodos de tiempo (2050 y 2100) y a dos escenarios RCP (4.5 - estabilización y 8.5 - pesimista). Se predice una expansión en los extremos de la distribución y reducción del área favorable para la mayoría de las especies. *Elysia chlorotica* es la especie que se verá más afectada con el cambio climático, presentando reducción del área favorable hasta en un 59.1%. Los cambios en la riqueza se presentaron en diferentes áreas, sin embargo, resaltan tres grandes extensiones con una riqueza de 13 en el presente y que se pronostica en el futuro no tendrán especies: sureste del Golfo de México, Gran Banco de las Bahamas y el sureste de Brasil. Del área total con condiciones ambientales adecuadas para por lo menos una especie del género, el 23.9% se encuentra representado en áreas marinas con alguna categoría de protección, esta área se reduce en los diferentes escenarios de cambio climático, aunque mínimamente.

Introducción

Se ha reportado que el cambio climático (CC) afectará en menor tiempo a las especies marinas con respecto a las terrestres, debido al acelerado cambio de las variables oceanográficas (Sorte *et al.*, 2010). Sin embargo, la mayor parte de los estudios sobre CC en ambientes marinos se han llevado a cabo con corales y peces (Przeslawski *et al.*, 2008). Entre los organismos marinos, las especies sésiles o aquellas con desplazamiento lento son las más vulnerables ante cambios ambientales por la dificultad para rastrear mejores condiciones (Pörtner *et al.*, 2014). Asimismo, los organismos de zonas tropicales tienen por

lo general menor tolerancia a los cambios ambientales que los organismos de zonas templadas (Compton *et al.*, 2007, Donelson *et al.* 2012). En este contexto, los moluscos de zonas tropicales enfrentan un futuro complicado bajo diversos escenarios de calentamiento global (Khoo y Chin, 1983).

El género *Elysia* es un grupo de moluscos gasterópodos de la subclase Heterobranchia, orden Sacoglossa (comúnmente conocidos como babosas marinas) con muchas especies que se distribuyen en las regiones tropicales del mundo. El género presenta coloraciones verdosas y tienen una rádula en forma de herradura que les permite succionar el contenido citoplasmático de las algas de las que se alimentan; son hermafroditas simultáneos con fertilización interna cruzada que depositan las masas de huevos en algas hospederas; al eclosionar el huevo se genera una larva velígera, que dependiendo de la especie puede ser planctotrófica o lecitotrófica; algunas especies presentan poecilogonia (variación de las larvas dependiendo del estímulo ambiental) y para la metamorfosis requieren de una señal metamórfica, como la presencia de las algas de las que se alimentan (Dionísio *et al.* 2013). La cleptoplastía (capacidad de “robar” cloroplastos de las algas de las que alimentan y mantenerlos activos en sus células digestivas) también es una característica particular de algunas especies de este grupo (Pierce y Curtis, 2012; Rumpho *et al.*, 2011, Cruz *et al.*, 2014). A pesar de que ésta condición fisiológica les permite la realización de fotosíntesis y alimentarse de manera alternativa también trae riesgos para los individuos bajo estrés ambiental, haciéndolos más susceptibles a los efectos del CC (Dionísio *et al.*, 2017).

Estudios experimentales en laboratorio y algunos de campo a escala local han reportado impactos negativos del CC sobre algunas especies de heterobranquios. Por ejemplo, Dehnel & Kong (1979) observaron en la especie *Cadlina luteomarginata* que temperaturas mayores a 20°C inhibían el desarrollo embrionario; Biermann *et al.* (1992) observaron que el aumento de la radiación solar en la zona intermareal mataba a los embriones de la especie *Doris montereyensis*; Moran & Woods (2007) documentan en un estudio con *Tritonia diomedea* que temperaturas elevadas dieron como resultado bajos niveles de oxígeno dentro de las masas de sus huevos. Específicamente para el género

Elysia, al momento de este estudio sólo se encontró el trabajo de Dionísio *et al.* (2017) quienes observaron que la acidificación y el aumento en la temperatura del mar afectaron negativamente diversos aspectos reproductivos de la especie *E. crispata*.

Muchas especies del género presentan características biológicas (e.g. bajas densidades poblacionales, coloraciones crípticas) que dificulta su estudio en vida libre, por lo que la mayor parte de la información que se tiene sobre el grupo proviene de registros de presencia fortuitos. Bajo estas limitaciones una herramienta con gran potencial para el estudio de las babosas marinas es el modelado de nichos ecológicos (MNE). En éste se caracterizan los requerimientos ambientales de las especies de interés por medio de la asociación entre sus registros de presencia y variables ambientales del sitio, para luego identificar regiones ecológicamente similares dentro del área estudiada y estimar su distribución potencial (Soberón *et al.*, 2017). Las distribuciones modeladas pueden ser proyectadas a escenarios futuros para evaluar cambios potenciales en éstas como consecuencia del CC (Anderson, 2013).

A pesar de sus alcances el MNE ha sido poco utilizado en estudiar la influencia del CC sobre la distribución de especies de moluscos marinos (Dambach y Rödder, 2011; Robinson *et al.*, 2011). Recientemente, Saupe *et al.* (2014) modelaron los nichos ecológicos de 14 especies y los proyectaron a escenarios futuros encontrando reducción en las áreas de distribución potencial y respuestas especie-específicas. Contrariamente, en estudios previos con otros grupos de organismos marinos se han identificado ciertos patrones generales en lo que se refiera a ambitos de distribución. De acuerdo con Poloczanska *et al.* (2016) es frecuente observar expansión de los límites geográficos en la distribución de muchas especies hacia latitudes más altas y zonas más profundas. A pesar de que éste fenómeno ha sido documentado aisladamente en algunas especies de heterobranquios (Valdés y Bertsch, 2000; Goddard *et al.*, 2011; Uribe y Pacheco, 2012; Goddard *et al.*, 2016; Nimbs y Smith, 2016; 2018) a la fecha no existe un análisis detallado en este grupo que permita estudiar cambios distribucionales probables bajo escenarios futuros de CC.

Las especies del género *Elysia*, al ser organismos ectotermos están ocupando todos los ámbitos de latitud que están dentro de sus tolerancias térmicas, un incremento en la

temperatura del mar ocasionaría una expansión hacia los polos y contracción en las zonas tropicales (Tewksbury *et al.*, 2008; Sunday *et al.*, 2012). Sumado a esto la mayoría de las especies son de ambientes tropicales; según la hipótesis de variabilidad climática, las especies tropicales tienen nichos térmicos más estrechos ya que evolucionaron en un ambiente térmico más estable (Stuart-Smith *et al.*, 2017), esta característica dificulta su adaptación a las nuevas condiciones por lo que se esperaría una pérdida de área favorable. El objetivo de este capítulo fue evaluar las potenciales afectaciones del CC sobre las distribuciones de las especies del género *Elysia* del Caribe para estimar su riqueza taxonómica actual y bajo escenarios futuros y evaluar su representatividad en el sistema de áreas marinas protegidas. Para esto se modelaron los nichos ecológicos actuales de 14 especies y se proyectaron a distintos escenarios futuros. Se probaron dos hipótesis con respecto a las posibles respuestas de estos moluscos ante el CC: (1) El género *Elysia* presentará en el futuro un desplazamiento de la favorabilidad ambiental hacia latitudes más altas, y (2) Como consecuencia del cambio climático, las áreas ambientalmente favorables para la distribución del género se verán disminuidas.

Métodos

Selección de especies y determinación del área de accesibilidad histórica (M)

Se incluyeron en este estudio todas las especies de género *Elysia* con distribución en el Caribe (Krug *et al.*, 2016) que contaron con un número de registros mayor o igual a siete. No se incluyeron especies con menos registros dado que los algoritmos suelen tener un pobre desempeño con pocos datos. El área de accesibilidad histórica para cada especie (área **M**; *sensu* Soberón y Peterson, 2005) se determinó por medio de la superposición de los registros de las especies con los polígonos de las provincias marinas costeras del mundo (Spalding *et al.* 2007). Para la delimitación de las **M**'s se seleccionaron las provincias que coincidían con los puntos de presencia, además de las provincias marinas en el Atlántico occidental hasta donde se extendieron las corrientes del Golfo de México al norte y la corriente de Brasil al sur. Teniendo en cuenta que las especies son del mismo género, se utilizó la misma **M** para la mayoría de ellas. Esto bajo el supuesto de que su capacidad de

dispersión se ve afectada por las mismas barreras físicas. *E. chlorotica* presenta una distribución limitada al norte del Atlántico, por lo que para esta especie se delimitó una **M** diferente; se determinó la ecorregión Caroliniana (región central de Florida) como el límite sur y en el norte la ecorregión Northern Grand Banks- Southern Labrador, bajo el supuesto que la direccionalidad de la corriente del Golfo de México (Sur-Norte) es una potencial barrera a la dispersión para esta especie.

Datos biológicos

Los registros de presencia fueron obtenidos de las bases Ocean Biogeographic Information System (OBIS, <http://iobis.org>), Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org/>), Naturalista (<https://www.naturalista.mx/>), Colección Nacional de Moluscos UNAM (CNMO), Colección de moluscos del grupo de Biodiversidad Marina de Yucatán (BDMY), Smithsonian National Museum of Natural History (<https://collections.nmnh.si.edu/search/iz/>), Florida Museum of Natural History (<http://specifyportal.flmnh.ufl.edu/iz/>), The Academy of Natural Science (<http://clade.ansp.org/malacology/collections/>), Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras de Colombia (INVEMAR, <http://siam.invemar.org.co/>), artículos científicos y muestreos realizados en Isla Fuerte (Caribe colombiano). Las bases de datos fueron depuradas, eliminando información repetida y registros mal georreferenciados. Se realizó un filtrado espacial con la herramienta “Spatially Rarefy Occurrence Data” de “SDMtoolbox” (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (© ESRI) para los registros de presencia de *E. crispata* con el fin de reducir la autocorrelación espacial y disminuir el sesgo hacia áreas más intensamente muestreadas. Se probaron tres buffers (10, 20 y 65 km) para el filtrado, dando como resultado tres bases de registros además de la original (no filtrada). De estas cuatro bases se seleccionó la que generó mejores modelos de nicho, de acuerdo con una serie de métricas de evaluación que se describen más adelante. Debido a la poca cantidad de registros no se realizó el filtrado espacial para las demás especies.

Predictores ambientales

Se emplearon las capas bentónicas de BioOracle (Tyberghein *et al.*, 2012) para tres temporalidades: presente, futuro 2050 y futuro 2100. Para cada uno de los tiempos futuros se usaron dos escenarios que representan forzamiento radiativo total: uno de mayor mitigación (RCP 4.5) y uno con un nivel muy alto de emisiones de gases de efecto invernadero (RCP 8.5). Las variables disponibles para cada temporalidad y escenario son: velocidad de las corrientes, temperatura y salinidad, cada una con seis variaciones (máximo, promedio, mínimo, rango, promedio de registros mínimos por año y promedio de registros máximos por año), para un total de 18 variables. Las variables se obtuvieron en formato ASCII raster con una resolución de cinco arcos de minuto ($\sim 9.2 \text{ km}^2$) y fueron cortadas usando como máscara la **M** de cada especie. De esta manera se evita que el modelo seleccione condiciones ambientales favorables en lugares inaccesibles para las especies (Soberón y Peterson, 2005). Para evitar sobreajuste en los modelos se disminuyó la colinealidad en los conjuntos de variables mediante análisis de correlación de Pearson. Cuando dos variables tuvieron una $r \geq 0.8$ se conservó únicamente la variable que tuviera más significado biológico. Para este análisis se utilizó la herramienta “Remove Highly Correlated Variables” de “SDMtoolbox” (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (© ESRI).

Modelado de la distribución potencial

Se usó Maxent 3.4 (Phillips *et al.*, 2017) para modelar el nicho ecológico de las especies, estimar su favorabilidad ambiental y su distribución potencial. Se seleccionó este algoritmo por su alto rendimiento predictivo con solo registros de presencias y su buen desempeño con pocos datos (Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008; Elith *et al.*, 2011). Para maximizar la capacidad predictiva del modelo y evitar el sobreajuste, para cada especie se probaron diferentes combinaciones de parámetros (variando el ‘regularization multiplier’ y las ‘features’) en el paquete de R ENMeval (Muscarella *et al.*, 2014). Se eligieron las combinaciones de ajustes que generaron modelos de nicho con una menor tasa de omisión, un mayor AUC y un menor ΔAICc (delta de Akaike corregido), en ese orden de importancia, usando un conjunto de registros de presencia independientes obtenidos mediante el método “block” para las especies con más de 20 registros y “jackknife” para las especies

con menos de 20 registros (Pearson *et al.*, 2007; Shcheglovitova y Anderson, 2013). Una vez definidos los mejores ajustes se construyeron modelos con cinco repeticiones en la modalidad 'bootstrap', 20% de los registros de presencia aleatorios como datos de evaluación y formato de salida 'logistic'. Asimismo, se seleccionó la opción jackknife para medir la contribución de cada predictor en el modelo y se construyeron para cada especie curvas de respuesta con las variables ambientales.

Los modelos se transfirieron a cada escenario futuro usando dos procedimientos: 1) 'clamping' y 2) truncación. Por lo tanto, se realizaron 112 proyecciones (14 especies × 2 temporalidades × 2 escenarios RCP × 2 procedimientos de transferencia. Adicionalmente los modelos fueron recortados con una máscara de batimetría, con valores máximos de profundidad de 40 m; profundidad máxima en la que se ha reportado la presencia del género (Goodwin *et al.*, 2011).

Los modelos continuos de favorabilidad ambiental generados en Maxent se convirtieron en mapas binarios de distribución potencial aplicando un umbral del 5% de omisión permitida (Cooper y Soberón, 2018). Este umbral fue aplicado con el fin de evitar la inclusión de poblaciones sumideros o errores en los registros no identificados en la fase de limpieza de bases de datos. Para cada especie se generaron cuatro mapas (Clamping-RCP4.5, Clamping-RCP8.5, Truncación-RCP 4.5, Truncación-RCP 8.5), producto de la suma del modelo de presente con los modelos de futuro (2050 y 2100). Estos mapas permitieron la visualización de los cambios potenciales en la distribución de las especies (expansión, contracción, estabilidad). Para determinar la proporción del cambio en el futuro, se calcularon el total de pixeles favorables por escenario sobre el número total de pixeles en el área de estudio y se contrastó el resultado con respecto al presente.

La riqueza potencial se determinó mediante el apilamiento de modelos para el presente y para cada uno de los escenarios futuros (2050-Clamping-RCP4.5, 2050-Clamping-RCP8.5, 2050-Truncación-RCP 4.5, 2050-Truncación-RCP 8.5, 2100-Clamping-RCP4.5, 2100-Clamping-RCP8.5, 2100-Truncación-RCP 4.5, 2100-Truncación-RCP 8.5). Para la visualización de los cambios en la riqueza con respecto al presente se le sumo el mapa de riqueza del presente a cada uno de los mapas de riqueza de los escenarios futuros.

Por último, se identificaron y mapearon las áreas de extrapolación estricta (*i.e.* donde se presentaron combinaciones de ambientes novedosos en el futuro) mediante The mobility-oriented parity method (MOP) usando un percentil 10 (Owens *et al.*, 2013).

Representatividad de *Elysia* en Áreas Marinas Protegidas (AMP)

Para determinar la representatividad del género en zonas destinadas para la conservación se realizó una superposición de los mapas de riqueza descritos en la sección anterior, con una capa vectorial de áreas marinas protegidas obtenida de la World Commission on Protected Areas (UNEP-WCMC y IUCN 2019). Esta capa está compuesta por archivos de polígonos y puntos que incluyen áreas protegidas nacionales con reconocimiento gubernamental, áreas designadas bajo convenios regionales e internacionales, áreas protegidas a nivel privado y por pueblos autóctonos, además de territorios y áreas conservadas por la comunidad. Solo se trabajó con el archivo de polígonos por lo que se obtuvo un total de 2,159 AMPs en el área de estudio. Teniendo en cuenta que existen AMPs que se superponen, al existir en un mismo espacio áreas con diferentes categorías de la UICN, estas se unieron para evitar un doble conteo dando un total de 1,237 AMPs en el área de estudio. Se calculó para cada uno de los valores de riqueza la cantidad de píxeles contenidos en los polígonos de las AMPs. Este procedimiento se realizó para el presente y todos los escenarios de cambio climático. Se usó la herramienta “Zonal Statistics as Table” de “SDMtoolbox” (Brown, 2014) en ArcGis 10.2 (cESRI) para obtener los estadísticos de la riqueza en las AMP.

Resultados

Se obtuvieron 292 registros de presencia únicos los cuáles representaron 14 de las 29 especies del género reportadas para el Caribe. Para construir los modelos de nicho de *E. crispata* se usó la base filtrada con el buffer de 20 km (57 registros). De los 18 predictores ambientales, siete fueron seleccionados para la modelación después de disminuir la colinealidad: salinidad máxima, salinidad mínima, temperatura máxima, rango de temperatura, velocidad máxima de las corrientes, velocidad mínima de las corrientes y

rango de la velocidad de las corrientes. Las evaluaciones de los modelos mostraron en general un buen rendimiento, con un AUC ≥ 0.88 . La tasa de omisión fue menor al 10%. El criterio de AICc permitió seleccionar modelos menos complejos, con valores de ΔAICc en su mayoría menores a dos. No obstante, tres modelos presentaron valores superiores y en dos modelos no fue posible calcular este valor ya que el número de parámetros excedió el número de registros (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Resumen de los datos obtenidos para cada especie del género *Elysia* del Caribe, de los parámetros y de las métricas de evaluación para las especies en las que se hicieron modelos de nicho. TR: total registros, RD: registros depurados, TO: Tasa de omisión, AUC: Área bajo la curva, ΔAICc : Delta de akaike corregido (NA: Cuando el número de parámetros es mayor que el número de registros), F: features, RM: factor de regularizaciones.

ESPECIE	TR	RD	TO	AUC	ΔAICc	F	RM
<i>Elysia canguzua</i>	16	9	0.06	0.98	26.3	LQ	0.5
<i>Elysia chlorotica</i>	48	17	0.01	0.90	129.7	H	3
<i>Elysia cornigera</i>	19	14	0.02	0.96	0.0	L	1
<i>Elysia crispata</i>	262	57	0.00	0.92	0.0	L	0.5
<i>Elysia evelinae</i>	16	14	0.02	0.96	NA	H	1
<i>Elysia marcusii</i>	17	12	0.03	0.88	0.0	LQ	1.5
<i>Elysia ornata</i>	34	21	0.05	0.89	0.0	L	1
<i>Elysia papillosa</i>	19	18	0.01	0.91	0.0	L	1
<i>Elysia patina</i>	16	16	0.01	0.92	0.0	L	1.5
<i>Elysia pratensis</i>	19	16	0.01	0.90	0.0	LQ	1.5
<i>Elysia subornata</i>	34	26	0.00	0.95	1.9	LQ	2
<i>Elysia taino</i>	11	7	0.09	0.96	NA	H	3.5
<i>Elysia velutinus</i>	63	42	0.07	0.91	0.0	LQ	3
<i>Elysia zuleicae</i>	27	23	0.03	0.91	5.9	L	3.5

Se eligieron los modelos de ‘clamping’ para representar los cambios potenciales en la distribución de las especies. Esto debido a que el resultado del análisis MOP para 2050 y 2100 solo mostró tres zonas de extrapolación estricta con poca superficie tanto para el RCP

4.5 como para el RCP 8.5: En la bahía de Chesapeake, Virginia, EE.UU.; en la descarga del río Misisipi, Louisiana, EE.UU. y en la descarga del río Amazonas, Brasil (Anexo 2.1). Los resultados de las transferencias usando truncación se presentan en los anexos.

Como resultado de las transferencias se predice expansión en los extremos de la distribución para la mayoría de las especies y contracción en zonas tropicales. Diez especies presentaron desplazamiento al extremo norte en 2050, en 2100 en el RCP 8.5 el número de especies con desplazamiento en esa dirección se incrementó a 13. En el extremo sur se predice un desplazamiento para seis especies en 2050 RCP 8.5, incrementándose el valor a 11 especies en 2100 para ambos RCPs. Las especies que no presentaron desplazamiento al sur en 2100 fueron: *E. chlorotica*, *E. evelinae* y *E. subornata*.

Se predice una reducción del área favorable para la mayoría de las especies. En 2050, para ocho de las 14 especies se observó contracción, este valor se incrementó a 10 especies en 2100 en el RCP 8.5. Para *E. canguzua*, *E. cornígera* y *E. taino* se predice incremento del área favorable en todos los escenarios. La reducción más drástica en el área favorable fue del 59.1% para *E. chlorotica* en 2100 en el RCP 8.5 (Fig. 2.1, Anexo 2.2). El porcentaje de reducción y las regiones afectadas fueron diferentes entre las especies, sin embargo, se observaron tres grandes áreas de contracción comunes para la mayoría de ellas (a excepción de *E. chlorotica*). La primera está ubicada en Brasil, de Alagoas hasta el límite de Bahía con Espírito Santo, esta área solo es favorable para las especies en el presente. La segunda se encuentra en el Golfo de México, desde el Cabo Catoche en la península de Yucatán hasta la frontera de México con Estados Unidos. La tercera está situada en el Gran Banco de las Bahamas. En las dos últimas áreas se predice una reducción en 2100 RCP 8.5. Para *E. chlorotica* se presentó contracción al norte y sur de su distribución en todos los escenarios, con una pequeña expansión en 2100 RCP 8.5 en Terranova y Labrador, Canadá. Se seleccionó *E. ornata* como ejemplo para la visualización de los cambios en las distribuciones geográficas (Fig. 2.2), los modelos para las demás especies se presentan en el anexo 2.3.

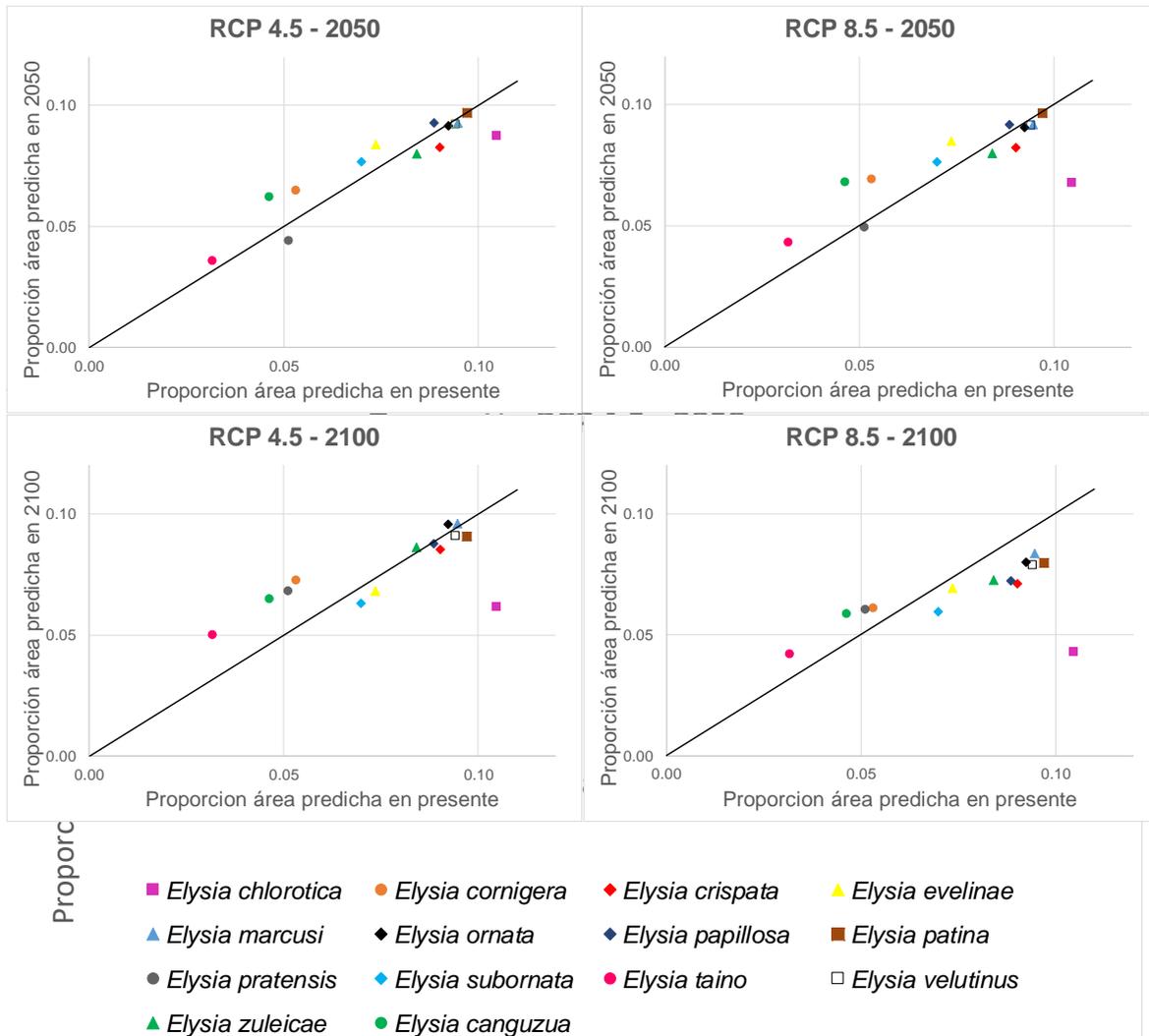


Figura 2.1. Proporción del área con favorabilidad en el presente y futuro para las especies del género *Elysia* del Caribe bajo diferentes combinaciones de escenarios RCP.

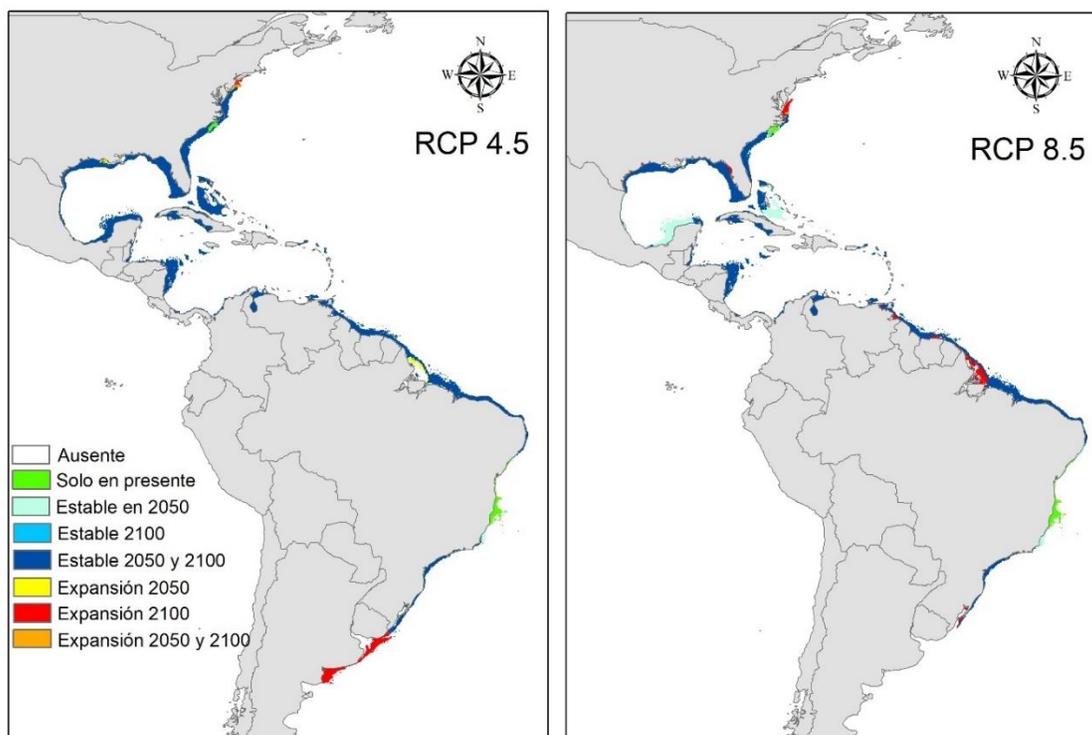


Figura 2.2. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para *Elysia ornata*, en dos escenarios RCP.

En todos los escenarios de cambio climático se presentó un incremento en la riqueza en ambos extremos de la distribución. En el norte entre Carolina del Norte y Rhode Island y en el sur entre Rio de Janeiro y Uruguay. La reducción en la riqueza (con valores de cero) se observó entre Alagoas y el límite de Bahía con Espírito Santo, Brasil, en todos los escenarios. En 2100 RCP 8.5, se redujo la riqueza a cero entre el cabo Catoche en la península de Yucatán y la frontera de México con Estados Unidos, y en el Gran Banco de las Bahamas (Fig. 2.3, Anexo 2.4).

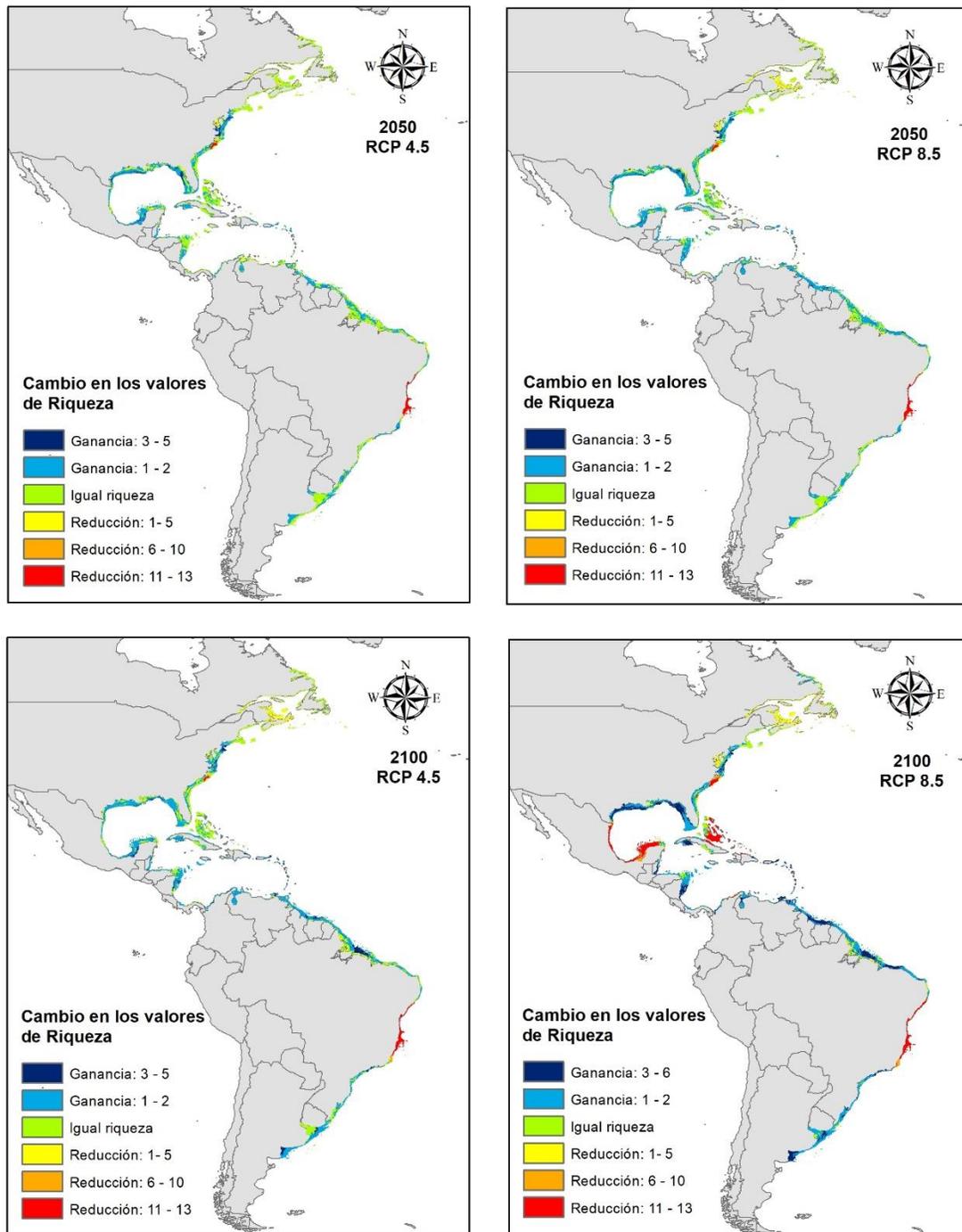


Figura 2.3. Cambio de la riqueza en los diferentes escenarios de cambio climático con respecto al presente

Del área total que posee condiciones ambientales adecuadas en el presente para al menos una especie del género, 23.94% se encuentra representado en las AMPs. Esta área se reduce en los diferentes escenarios de cambio climático, aunque mínimamente. Con respecto a la mayor riqueza potencial (14 especies), esta se encontró totalmente contenida en el sistema de AMPs del sureste de Estados Unidos, en Georgia. No obstante, en los escenarios de 2050 se observó una pérdida de área en las AMPs con esta riqueza taxonómica y en 2100 no se estimaron áreas con estos valores. Por otro lado, se observó que algunas regiones de alta riqueza potencial se conservan en todos los escenarios, de ellas se resaltan cuatro áreas que además de presentar una riqueza igual a 13, tienen mayor extensión que las demás y no se encuentran contenidas en las AMPs: norte de las Bahamas, suroeste de Cuba, límite de Honduras con Nicaragua y entre Natal y Aracaju, Brasil (Fig. 2.4, Anexo 2.5).

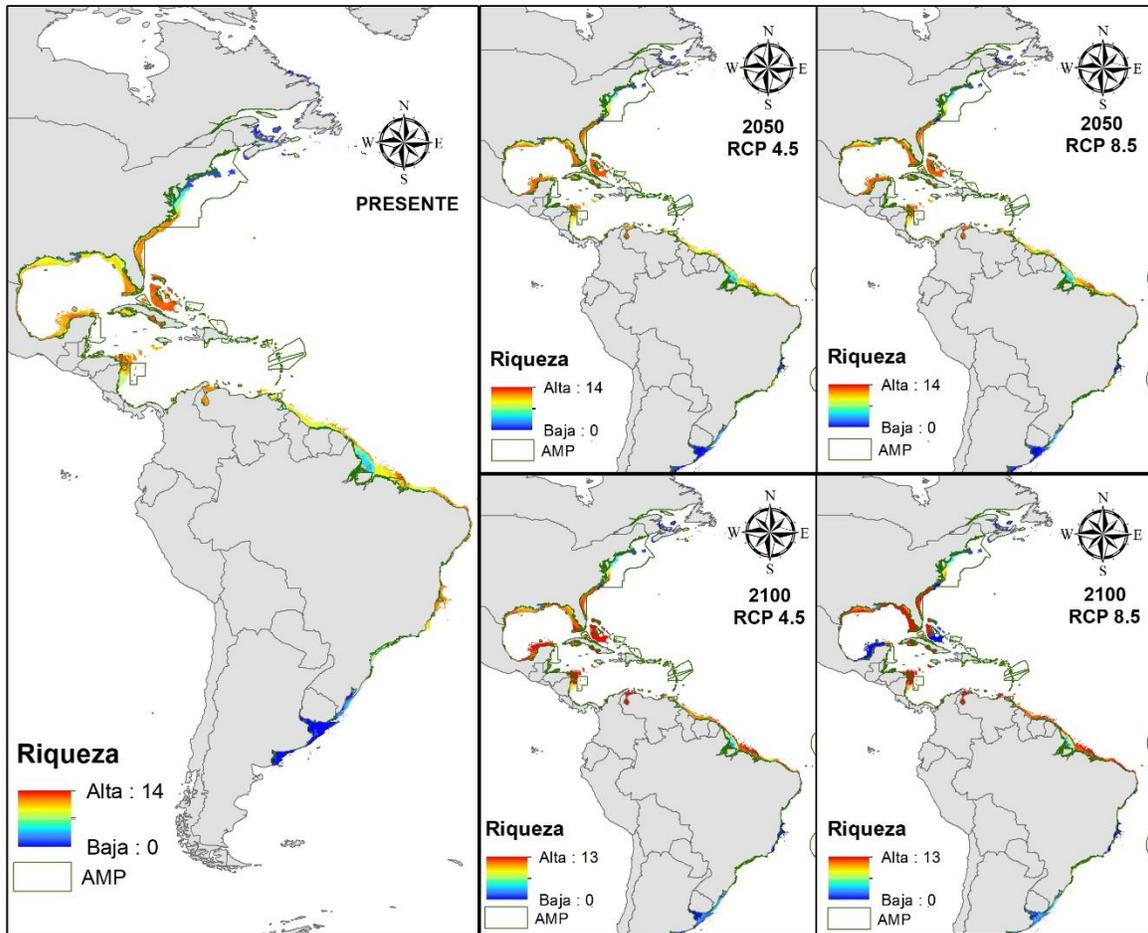


Figura 2.4. Representación de la riqueza potencial del género *Elysia* en las áreas marinas protegidas del Atlántico occidental. Se muestran las combinaciones de temporalidad y escenarios RCP.

Discusión

Los resultados de este estudio permitieron probar las hipótesis planteadas. Con respecto a la primera hipótesis, la mayoría de las especies presentaron expansiones hacia latitudes más altas en todos los escenarios. En el caso de las temperaturas extremas, los mecanismos de suministro de oxígeno se limitan en los ectotermos marinos, causando afectación de las funciones del organismo por disminución de la energía celular (Pörtner y Knust, 2007). Bajo estas condiciones la respuesta esperada de los organismos es el desplazamiento a latitudes con condiciones favorables. Estos resultados coinciden con otras investigaciones en organismos marinos (Cheung *et al.*, 2009; Sunday *et al.*, 2012; Poloczanska *et al.*, 2016) y con los desplazamientos de heterobranquios hacia latitudes más altas como respuesta al

incremento de la temperatura del mar (Valdés y Bertsch, 2000; Goddard *et al.*, 2011; Uribe y Pacheco, 2012; Goddard *et al.*, 2016; Nimbs y Smith, 2016; 2018).

En relación a la segunda hipótesis se observó una reducción del área favorable en la mayoría de las especies. Aunque se presentó un desplazamiento de la favorabilidad en los extremos de la distribución, esta expansión no compensa la pérdida ocasionada por el CC en el área de distribución actual. Trece de las catorce especies incluidas en este estudio son especies tropicales, las cuáles presentan una menor adaptación a cambios de temperatura por haber evolucionado en ambientes térmicos más estables, además de vivir en ambientes cuyas temperaturas máximas se encuentran más cerca de sus límites letales en comparación con las especies que se originaron en zonas templadas (Tewksbury *et al.*, 2008; Sunday *et al.*, 2012; Stuart-Smith *et al.*, 2017). A pesar de lo anterior la especie para la que se pronosticó una mayor afectación con el CC es una especie de zonas templadas y para tres de las especies tropicales se predice incremento del área favorable en todos los escenarios. *Elysia chlorotica* está limitada al sur por ambientes tropicales, el incremento en la temperatura del mar limitará aún más su distribución en esa dirección. Aunque el desplazamiento al norte era la respuesta esperada para esta especie bajo los escenarios de CC, los resultados obtenidos en la modelación mostraron que en el futuro el norte no alcanzará las condiciones ambientales necesarias para el establecimiento de esta especie. Actualmente se ha reportado la disminución en las poblaciones de *E. chlorotica* (Main, 2018). No se encontró un atributo morfológica o fisiológica que permitiera concluir acerca del porque *E. canguzua*, *E. cornígera* y *E. taino* presentaron incremento del área favorable en todos los escenarios.

En las regiones donde se predice una mayor pérdida de riqueza ya existen evidencias de vulnerabilidad ante las condiciones de CC. Para el sur del Golfo de México se ha reportado el incremento en la temperatura superficial del océano, ascenso acelerado del nivel del mar, cambios en el régimen de lluvias y el patrón de descarga de agua dulce y cambios en la frecuencia e intensidad de las tormentas tropicales (Yáñez-Arancibia *et al.*, 2014). La poca profundidad del Gran Banco de las Bahamas lo hace susceptible a las temperaturas extremas, se han reportado mortalidad de corales por el calentamiento

generado durante el ENSO y por eventos de enfriamiento extremos asociados con frentes fríos debido a su proximidad con América del Norte (Riegl, 2007). Al sureste de Brasil se encuentran dos bancos poco profundos (Royal Charlotte Bank y Abrolhos Bank), en esta región hay poco aporte de agua dulce y presenta poca productividad debido a la influencia de las aguas cálidas y saladas de la corriente de Brasil que tienen baja concentración de nutrientes, estas características hacen que esta zona sea más susceptible al incremento de temperatura y salinidad (Pereira *et al.*, 2005).

Para las modelaciones solo se tuvieron en cuenta los registros de presencia de los organismos juveniles y adultos. Sin embargo, la dispersión de estos organismos se da durante la etapa larvaria, la distancia de desplazamiento dependerá en gran medida de la duración de la larva y esta a su vez depende de la temperatura del mar (O'Connor *et al.*, 2007). La temperatura regula además el desove de muchos organismos, un cambio en la temporada de desove puede ocasionar que las especies con larva planctotrófica no encuentren el fitoplancton que requieren para su alimentación (Edwards y Richardson, 2004; Hay *et al.*, 2005). Especies que requieren un sustrato como señal metamórfica, como es el caso de las especies de *Elysia*, pueden verse afectados si el cambio en el periodo del desove evita que coincidan con el sustrato requerido (Przeslawski *et al.*, 2008). Por lo tanto, aunque las predicciones muestren ambientes favorables en latitudes más altas, es posible que la afectación de la temperatura en el estado larvario limite la dispersión de estos organismos.

Aunque se encontró que aproximadamente el 23% del área con condiciones adecuadas (incluyendo todos los valores de riqueza) está representada en áreas marinas con alguna categoría de protección, se considera que el papel de estas áreas ante una amenaza como el cambio climático no es muy efectivo (Jones *et al.*, 2004; Hughes *et al.*, 2017). Identificar regiones en la geografía donde la favorabilidad de los organismos se mantenga en el tiempo puede ser una estrategia de conservación efectiva para la preservación de las especies en un ambiente cambiante. Para el caso del género *Elysia* se recomienda la conservación de áreas con alta riqueza dentro de las regiones que cumplen

con estas condiciones (norte de las Bahamas, suroeste de Cuba, límite de Honduras con Nicaragua y entre Natal y Aracaju, Brasil).

El resultado de esta investigación es un aporte en el conocimiento de la distribución del género, además de ser un insumo que puede ser utilizado para la conservación de estos organismos. Al conservar este género, se está conservando un proceso único en el reino animal: la cleptoplastia. A futuro, la inclusión de estos rasgos en una modelación de la riqueza funcional, permitirían identificar regiones en la geografía que representen ambas expresiones de riqueza (taxonómica y funcional).

Referencias

- Anderson, R. P. (2013). A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1297(1), 8-28.
- Brown, J. L. (2014). SDMtoolbox: a python-based GIS toolkit for landscape genetic, biogeographic and species distribution model analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 694–700.
- Cheung, W. W., Lam, V. W., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., y Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and Fisheries*, 10(3), 235-251.
- Compton, T. J., Rijkenberg, M. J. A., Drent, J., y Persma, T. (2007). Thermal tolerance ranges and climate variability: a comparison between bivalves from differing climates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352, 200–211.
- Cooper, J. C., y Soberón, J. (2018). Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution model performance. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 156-165.
- Cruz, S., Calado, R., Serôdio, J., Jesus, B., y Cartaxana, P. (2014). Pigment profile in the photosynthetic sea slug *Elysia viridis* (Montagu, 1804). *Journal of Molluscan Studies*, 80(5), 475-481.

- Dambach, J., y Rödder, D. (2011). Applications and future challenges in marine species distribution modeling. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(1), 92-100.
- Dionísio, G., Cruz, S., Serôdio, J., Calado, R., y Rosa, R. (2015). Ocean acidification promotes cellular burst on photo synthetic (kleptoplastic) sea slug. *Microscopy and Microanalysis*, 21, 32–33.
- Dionísio, G., Faleiro, F., Bilan, M., Rosa, I. C., Pimentel, M., Serôdio, J., Calado, R., y Rosa, R. (2017). Impact of climate change on the ontogenetic development of ‘solar-powered’ sea slugs. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 87-97.
- Dionísio, G., Rosa, R., Leal, M.C., Cruz, S., Brandão, C., Calado, G., Serôdio, J., y Calado, R. (2013). Beauties and beasts: a portrait of sea slugs aquaculture. *Aquaculture*, 408–409, 1–14.
- Donelson, J. M., Munday, P. L., McCormick, M. I., y Pitcher, C. R. (2012). Rapid transgenerational acclimation of a tropical reef fish to climate change. *Nature Climate Change*, 2, 30–32.
- Edwards, M., y Richardson A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., y Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57.
- Goddard, J., Gosliner, T., y Pearse, J. (2011). Impacts associated with the recent range shift of the aeolid nudibranch *Phidiana hiltoni* (Mollusca, Opisthobranchia) in California. *Marine Biology*, 158, 1095–1109.
- Goddard, J., Treneman, N., Pence, W. E., Mason, D. E., Dobry, P. M., Green, B., y Hoover, C. (2016). Nudibranch range shifts associated with the 2014 warm anomaly in the Northeast Pacific. *Bulletin Southern California Academy of Sciences*, 115(1), 15-41.
- Goodwin, C., Picton, B., Breen, J., y Edwards H. (2011). *The Maidens: Report from the Sublittoral Survey Northern Ireland project*. Northern Ireland, United Kingdom: Environment Agency Research and Development Series,11(2). 73 pp.

- Hay, G. C., Richardson, A. J., y Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 338–344.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Babcock, R. C., Beger, M., Bellwood, D. R., Berkelman, R., Bridge, T. C., Butler, I. R., Byrne, M., Cantin, N. E., Comeau, S., Connolly, S. R., Cumming, G. S., Dalton, S. J., Diaz-Pulido, G., Eakin, M., Figueira, W. F., Gilmour, J. P., Harrison, H. B., Heron, S. F., Hoey, A. S., Hobbs, J. P., Hoogenboom, M. O., Kennedy, E. V., Kuo, C., Luugh, J., Lowe, R. J., Liu, G., McCulloch, M. T., Malcolm, H. A., McWilliam, M. J., Pandolfi, J. M., Pears, R. J., Pratchett, M. S., Schoepf, v., Simpson, T., Skirving, W. J., Sommer, B., Torda, G., Wachenfeld, D., Willis, B., y Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373.
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M., y Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21), 8251-8253.
- Khoo, H.W., y Chin, E. (1983). Thermal effects on some mangrove mollusks. *California Malacozoological Society*, 26, 119–123.
- Krug, P. J., Vendetti, J. E., y Valdés, Á. (2016). Molecular and morphological systematics of *Elysia* Risso, 1818 (Heterobranchia: Sacoglossa) from the Caribbean region. *Zootaxa*, 4148(1), 1-137.
- Main, D. (2018). *Solar-powered slugs hide wild secrets but they're vanishing*. National Geographic. Recuperado de <https://www.nationalgeographic.com.au/animals/solar-powered-slugs-hide-wild-secretsbut-theyre-vanishing.aspx>.
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., y Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205.

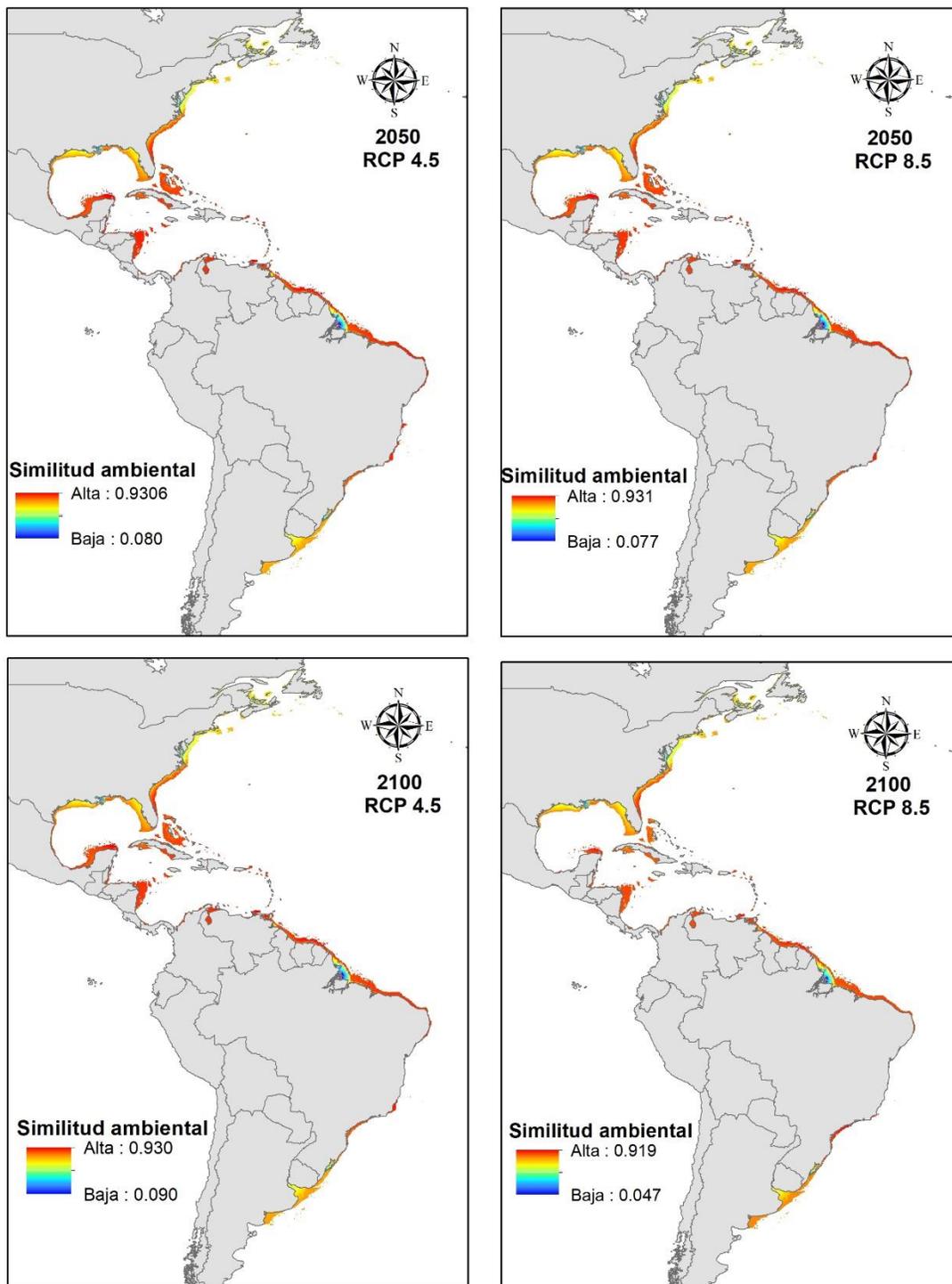
- Nimbs, M. J., y Smith, S. (2016). Welcome strangers: Southern range extensions for seven heterobranch sea slugs (Mollusca: Gastropoda) on the subtropical east Australian coast, a climate change hot spot. *Regional Studies in Marine Science*, 8, 27-32.
- Nimbs, M., y Smith, S. (2018). Beyond capricornia: tropical sea slugs (Gastropoda, Heterobranchia) extend their distributions into the Tasman Sea. *Diversity*, 10(3), 99.
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P., y Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 1266–1271.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, C. M., Myers C. E., y Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10-18.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(1), 102-117.
- Pereira, A. F., Belém, A. L., Castro, B. M., y Geremias, R. (2005). Tide-topography interaction along the eastern Brazilian shelf. *Continental Shelf Research*, 25(12-13), 1521-1539.
- Pierce, S. K., y Curtis, N. E. (2012). Cell biology of the chloroplast symbiosis in Sacoglossan sea slugs. En J. Kwang (Ed.), *International review of cell and molecular biology*, Vol. 293 (pp. 123-148). San Diego, Estados Unidos: Academic Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 40(7), 887-893.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García-Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C. V., Moore, P. J., Richardson, A. J., Schoeman, D. S., y Sydeman, W. J. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, 62.
- Pörtner, H. O., y Knust, R. (2007) Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315, 95–97.

- Pörtner, H. O., Karl, D.M., Boyd, P. W., Cheung, W. W. L., Lluch-Cota, S. E., Nojiri, Y., Schmidt, D. N., y Zavialov, P. O. (2014). Ocean systems. En C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, y L. L. White (eds.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 411-484). Cambridge, United Kingdom y New York, Estados Unidos: Cambridge University Press.
- Przeslawski, R., Ahyong, S., Byrne, M., Woerheide, G., y Hutchings, P. A. T. (2008). Beyond corals and fish: the effects of climate change on noncoral benthic invertebrates of tropical reefs. *Global Change Biology*, 14(12), 2773-2795.
- Riegl, B. (2007). Extreme climatic events and coral reefs: how much short-term threat from global change? En R. B. Aronson (Ed.) *Geological approaches to coral reef ecology* (pp. 315-341). New York, Estados Unidos: Springer.
- Rijnsdorp, A. D., Peck, M. A., Engelhard, G. H., Mollmann, C., y Pinnegar, J. K. (2009). Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7), 1570–1583.
- Robinson, L. M., Elith, J., Hobday, A. J., Pearson, R. G., Kendall, B. E., Possingham, H. P., y Richardson, A. J. (2011). Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 789-802.
- Rumpho, M. E., Pelletreau, K. N., Moustafa, A., y Bhattacharya, D. (2011). The making of a photosynthetic animal. *Journal of Experimental Biology*, 214(2), 303-311.
- Saupe, E. E., Hendricks, J. R., Peterson, A. T., y Lieberman, B. S. (2014). Climate change and marine molluscs of the western North Atlantic: future prospects and perils. *Journal of Biogeography*, 41(7), 1352-1366.

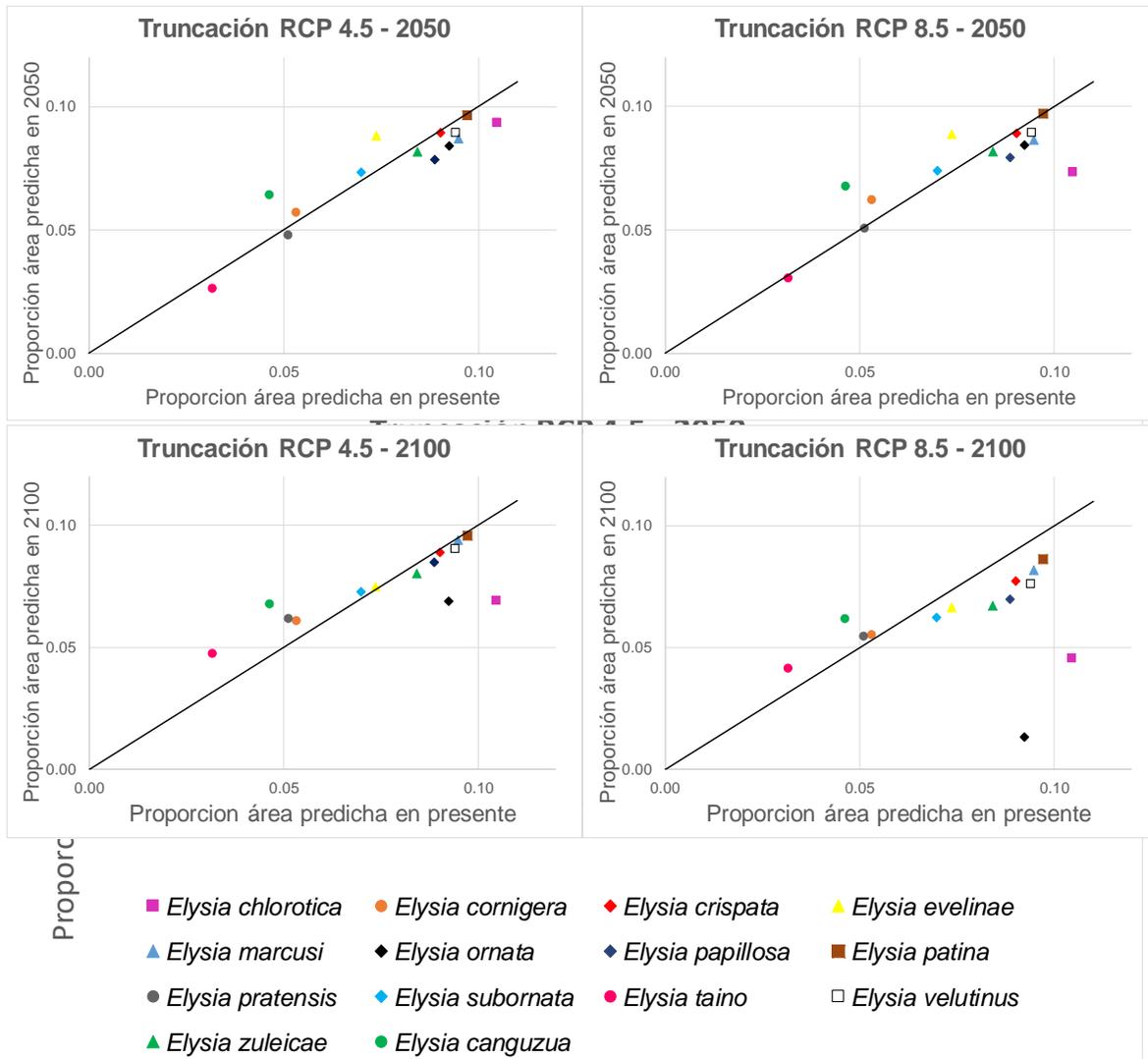
- Shcheglovitova, M., y Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9-17.
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2,1-10.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., y Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 437-441.
- Sorte, C. J. B., Williams, S. L., y Carlton, J. T. (2010). Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 303-316.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B., Jorge, M., Lombana, A., Lourie S., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A., y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583.
- Stuart-Smith, R. D., Edgar, G. J., y Bates, A. E. (2017). Thermal limits to the geographic distributions of shallow-water marine species. *Nature Ecology and Evolution*, 1(12), 1846.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., y Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2(9), 686.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., y Deutsch, C. A. (2008). Putting the heat on tropical animals. *Science*, 320(5881), 1296-1297.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., y De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 272-281.
- UNEP-WCMC, y IUCN. (2019). Marine Protected Planet. Cambridge, Reino Unido: UNEP-WCMC and IUCN. Recuperado de www.protectedplanet.net.

- Uribe, R. A., y Pacheco, A. S. (2012). First record of *Spurilla neapolitana* (Mollusca: Nudibranchia: Aeolidiidae) on the central coast of Peru (Humboldt Current Upwelling Ecosystem). *Marine Biodiversity Records*, 5
- Valdés, A., y Bertsch, H. (2000). Redescription and range extension of *Bathydoris aioca* Marcus y Marcus, 1962 (Nudibranchia: Gnathodoridoidea). *Veliger-Berkeley*, 43(2), 172-178.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Yáñez-Arancibia, A., Day, J. W., Twilley, R. R., y Day, R. H. (2014). Manglares: ecosistema centinela frente al cambio climático, Golfo de México. *Madera y Bosques*, 20, 39-75.

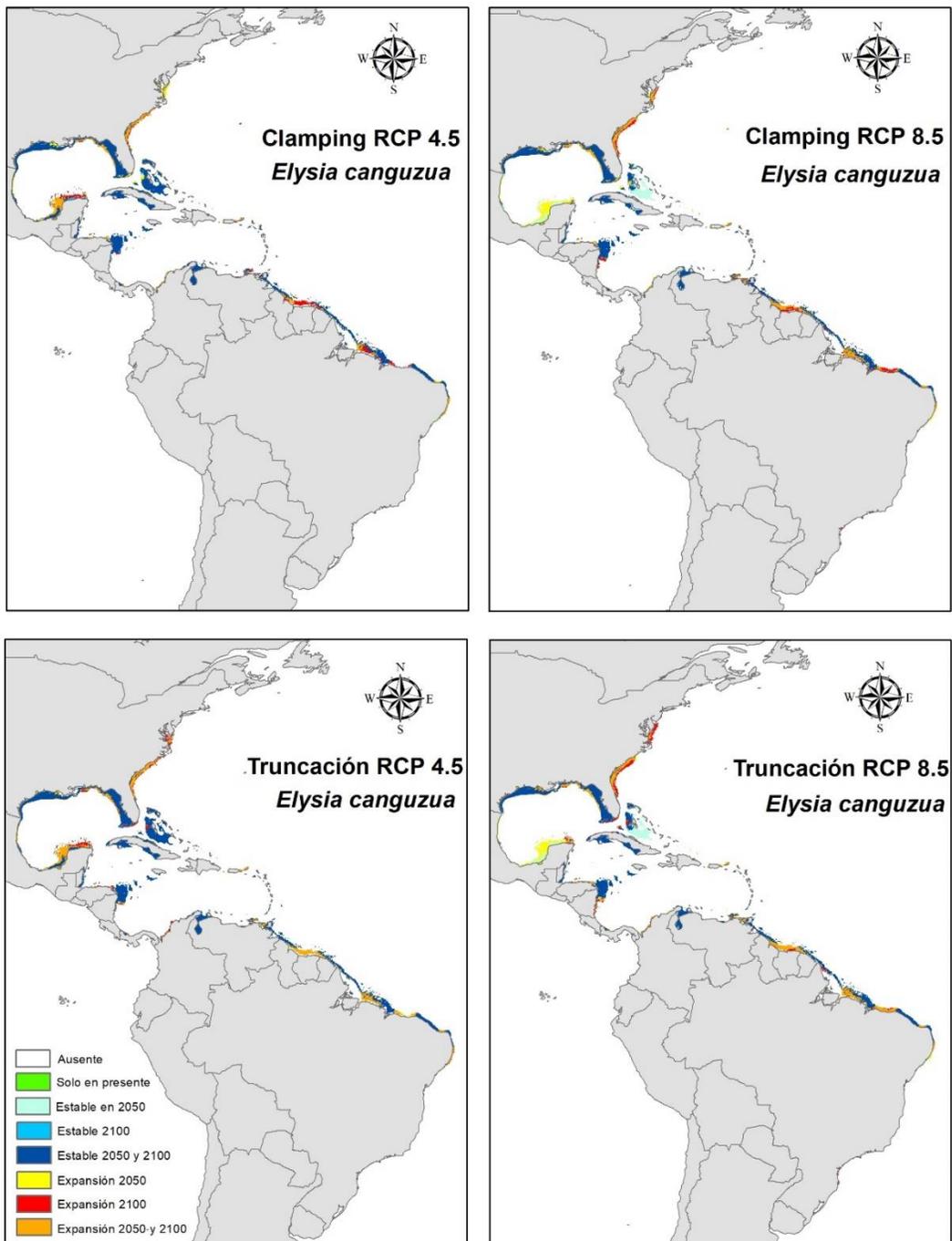
Anexos capítulo 2



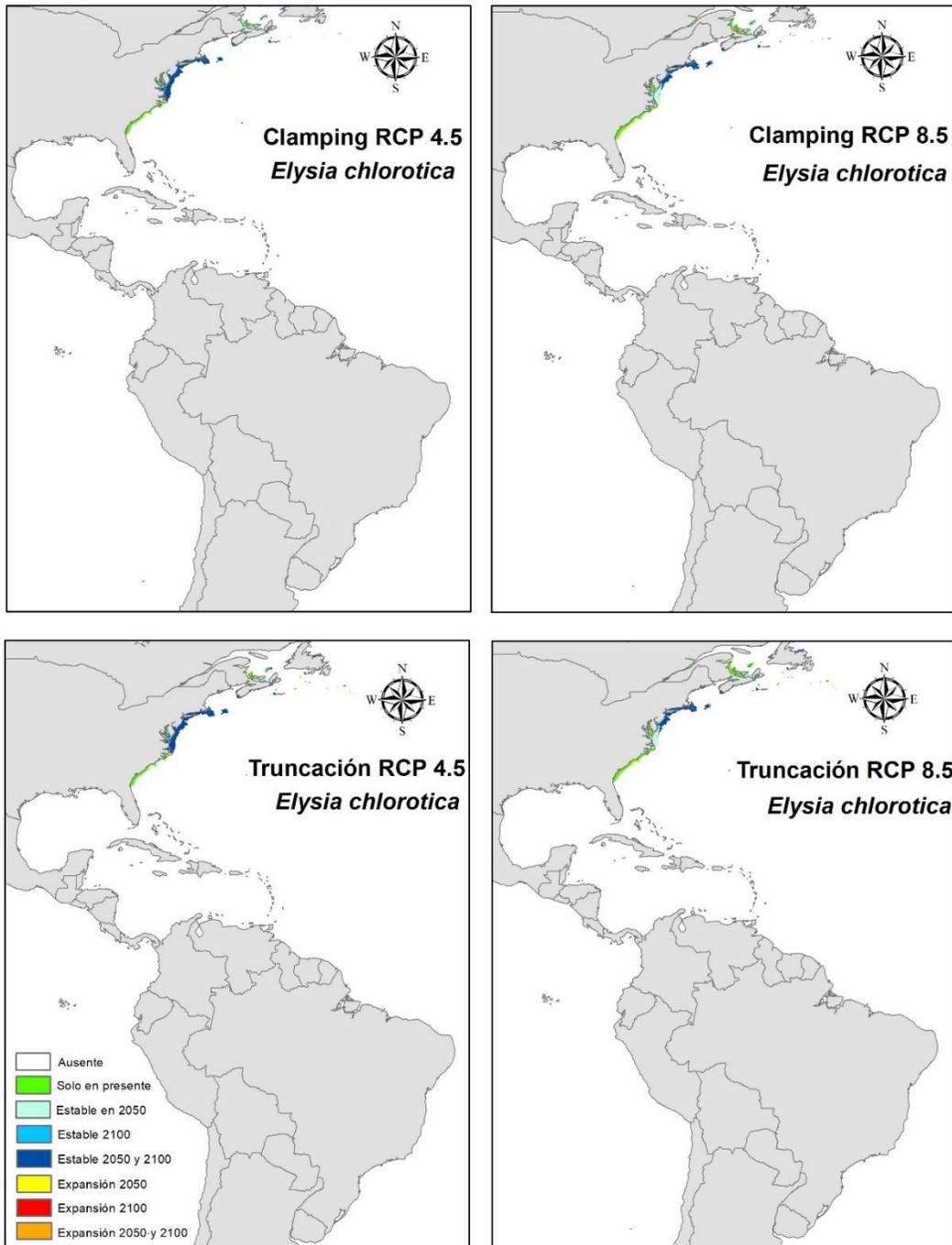
Anexo 2.1. Resultado del “The mobility-oriented parity method “ para las combinaciones de temporalidad y escenarios RCP. El color azul oscuro indica zonas de extrapolación estricta.



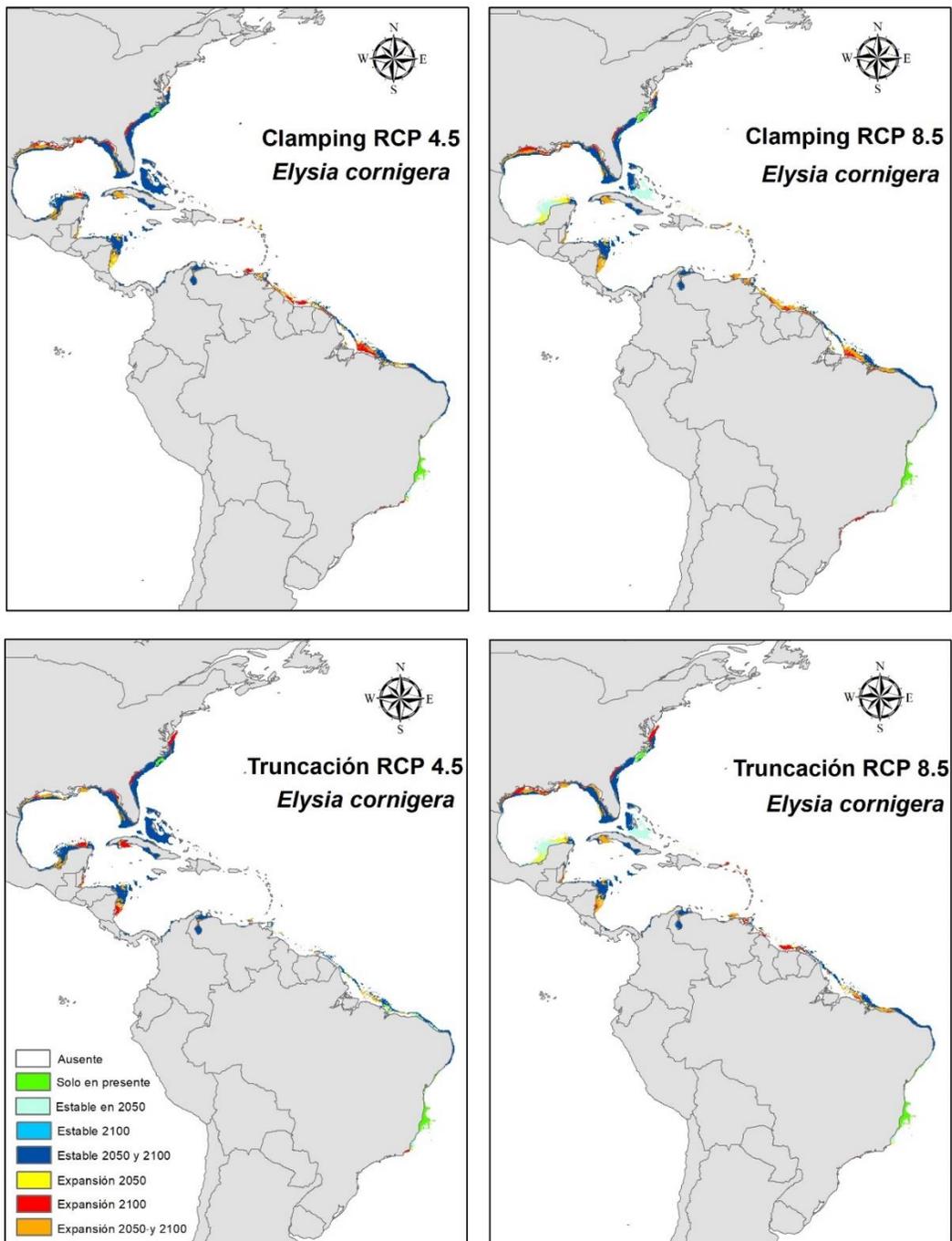
Anexo 2.2. Proporción del área con favorabilidad en el presente y futuro para las especies del género *Elysia* del Caribe bajo diferentes escenarios RCP – Procedimiento de truncación.



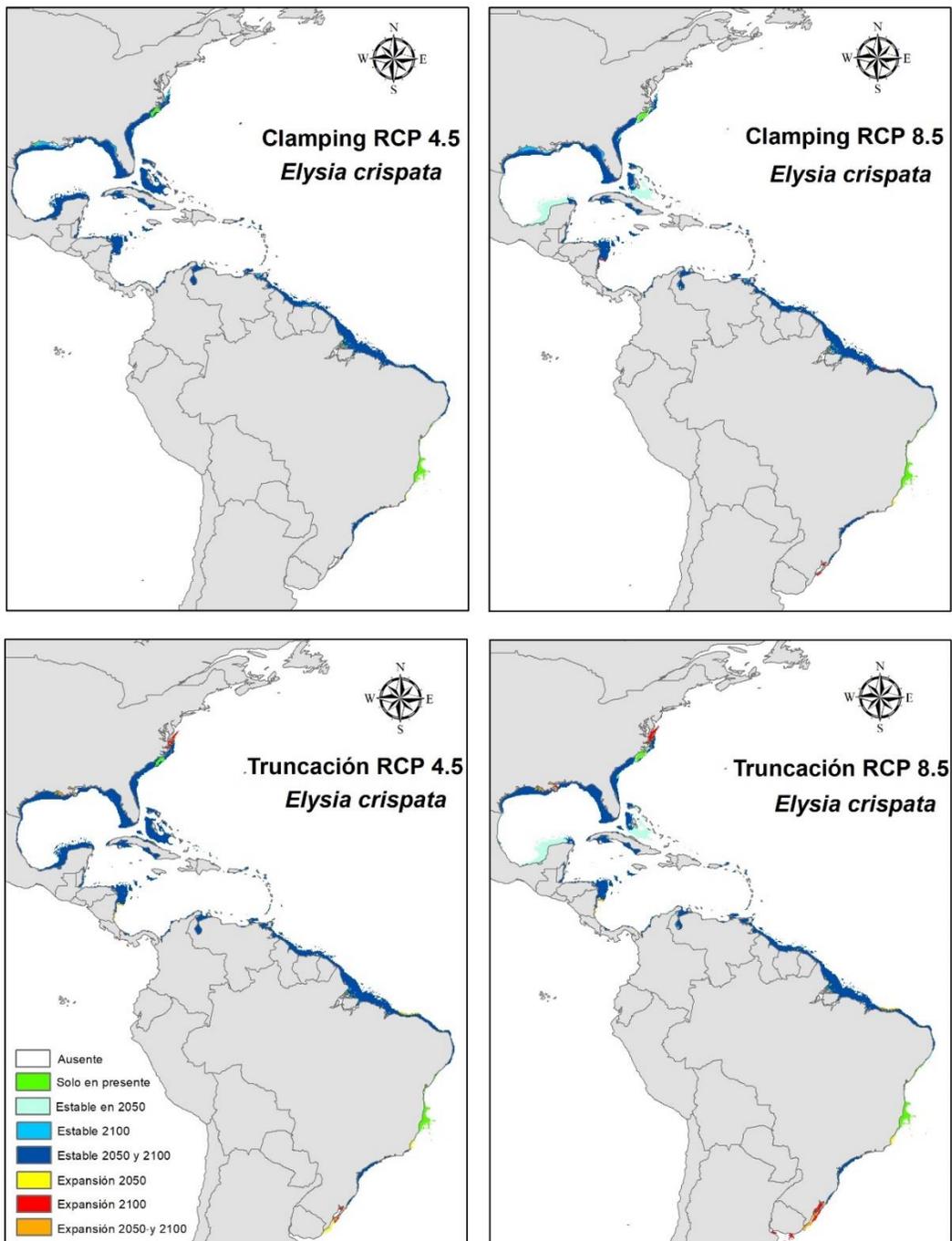
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP.



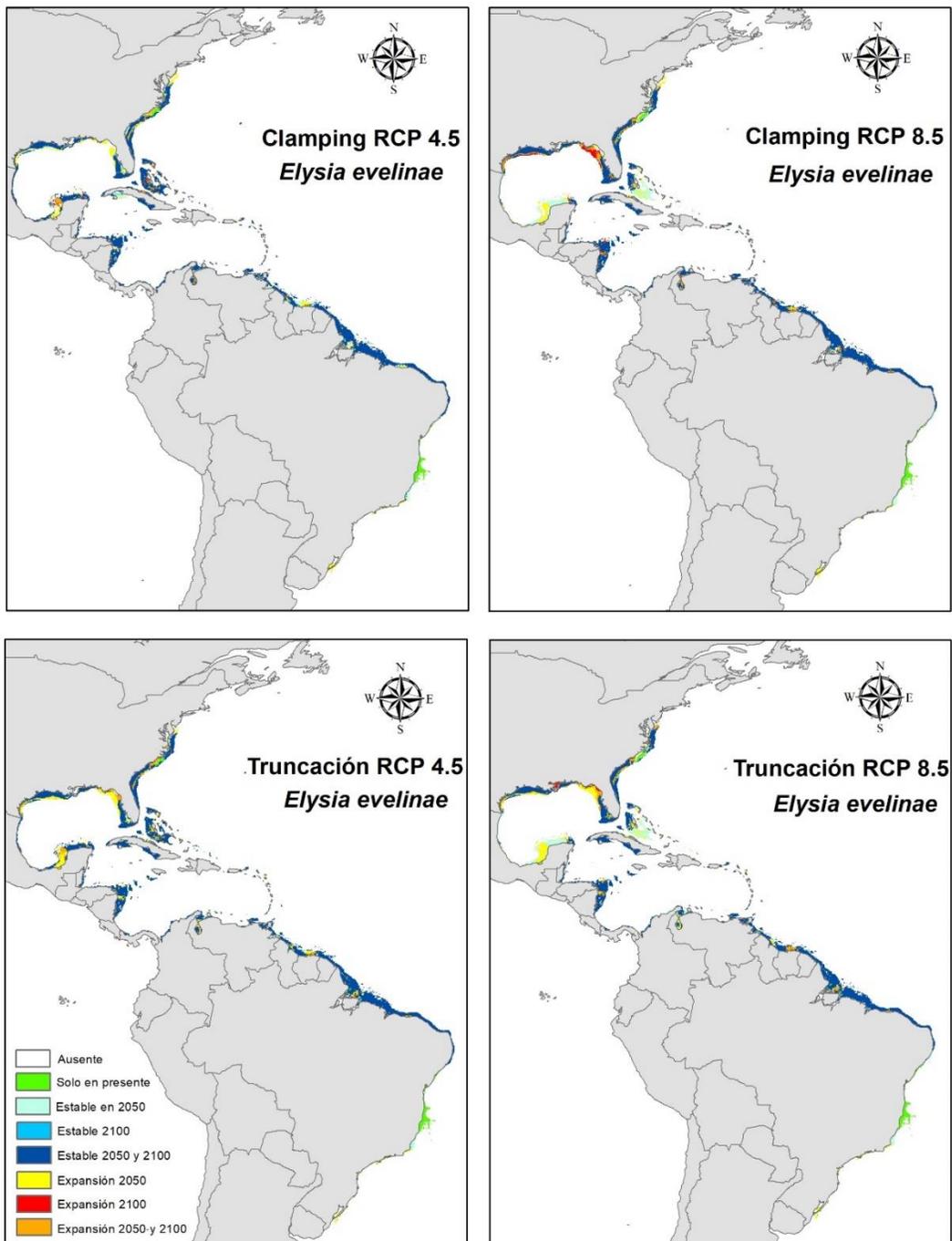
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



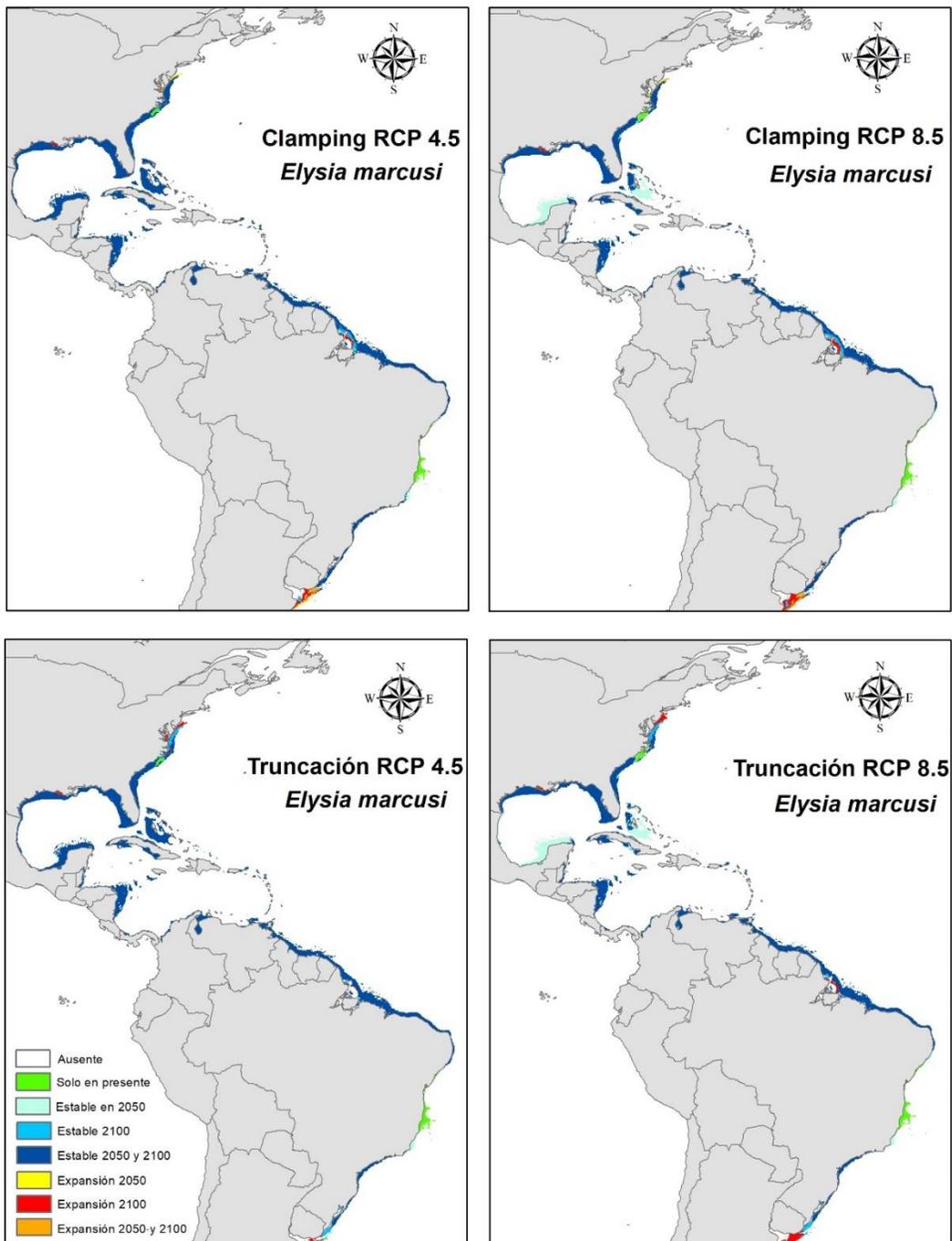
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



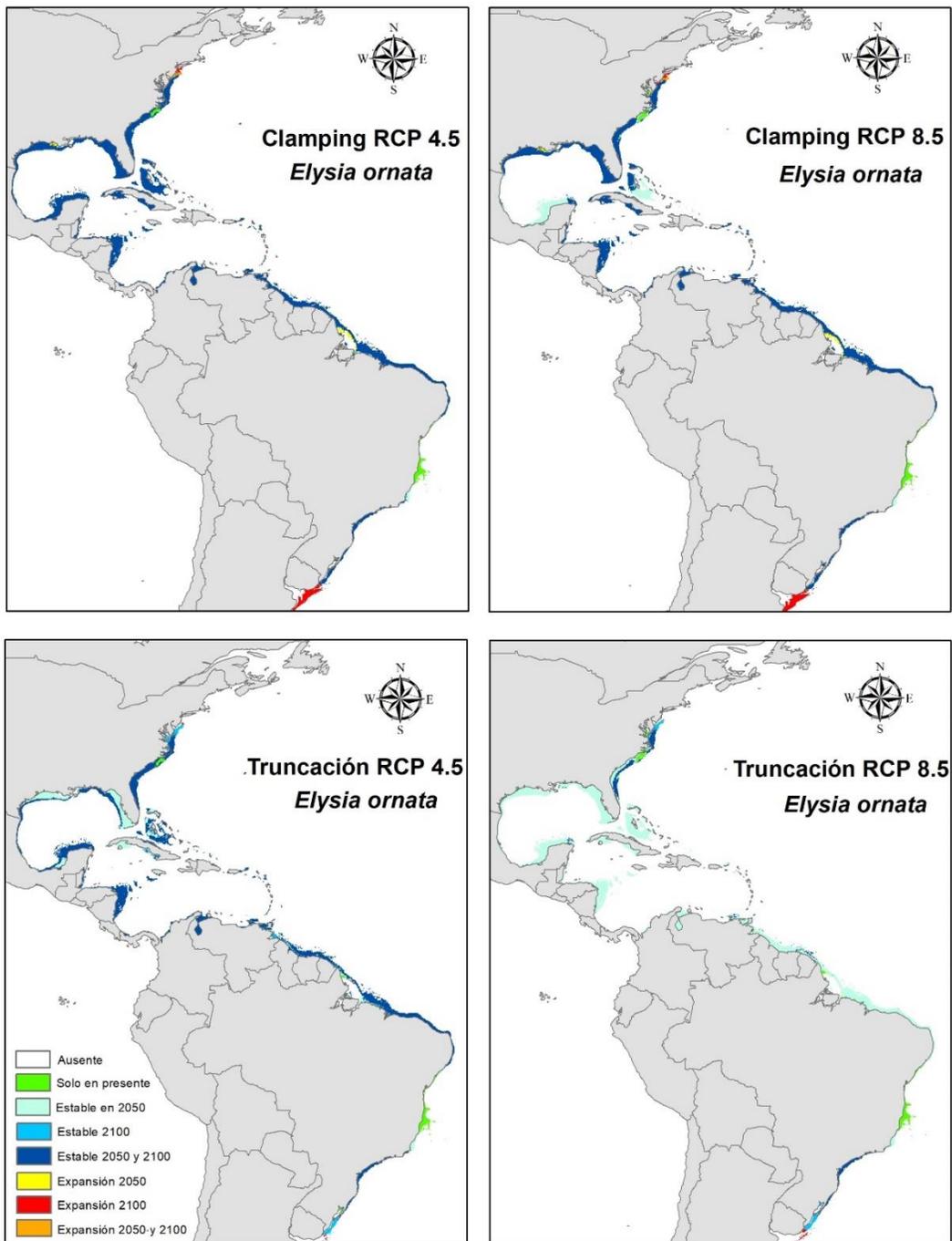
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



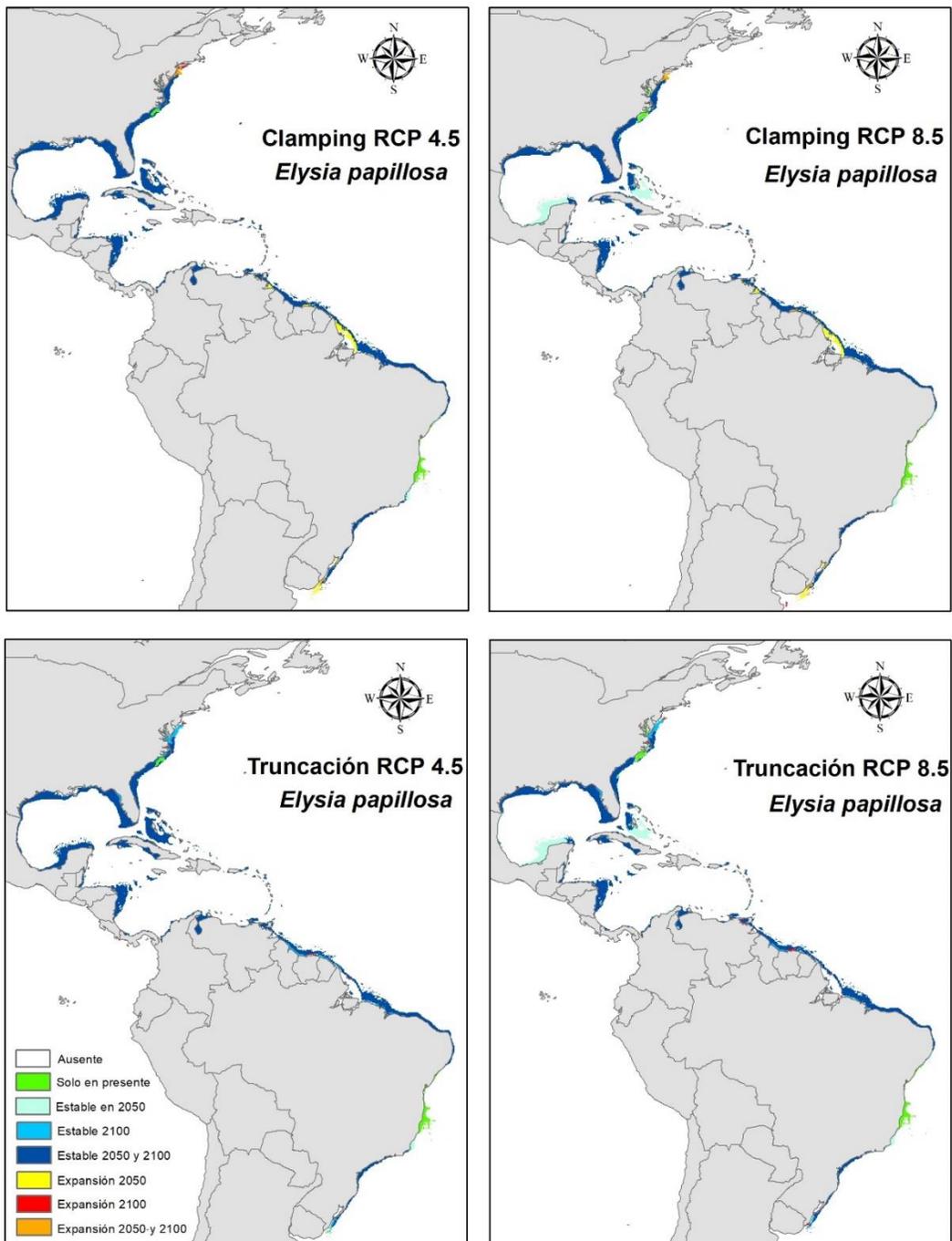
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



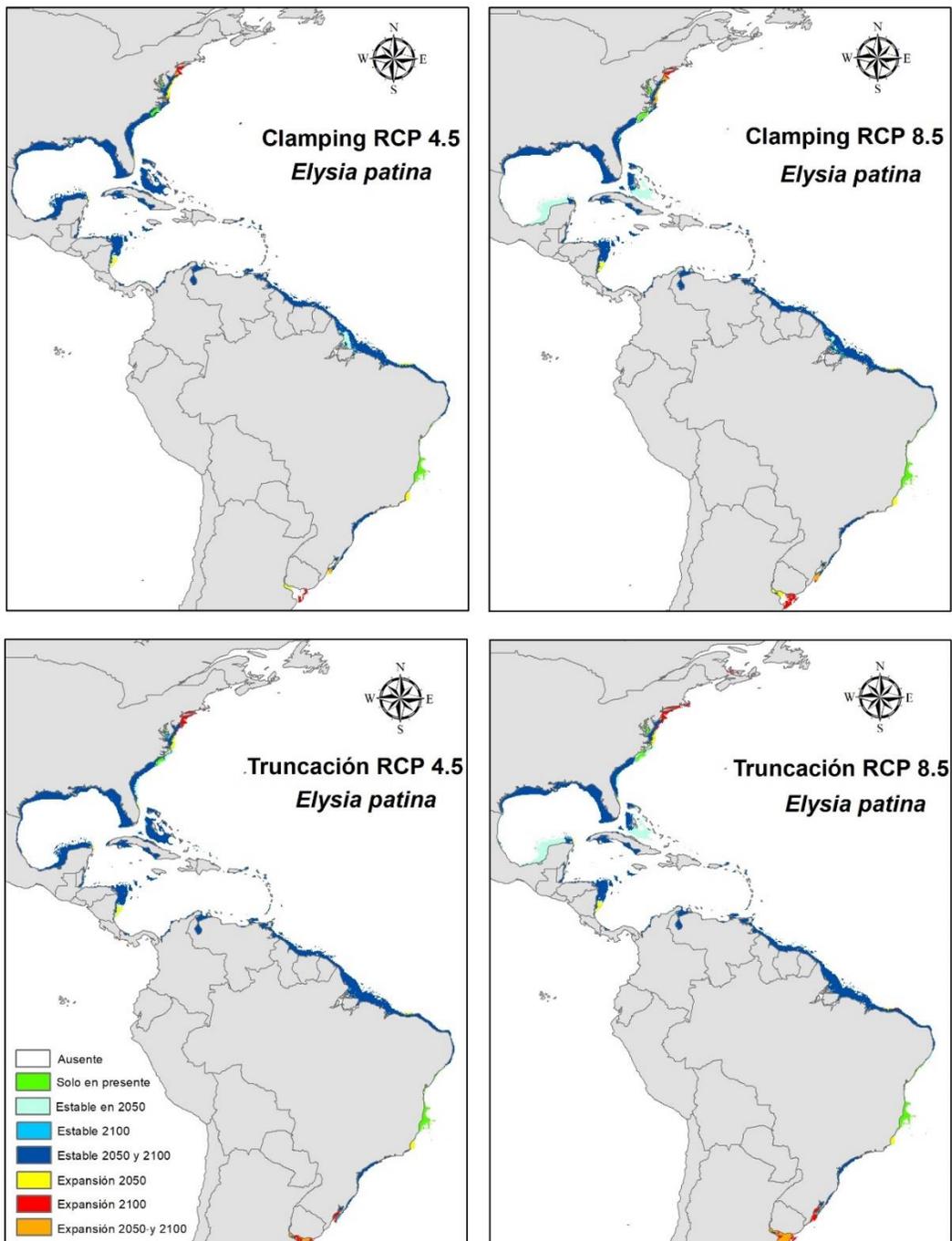
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



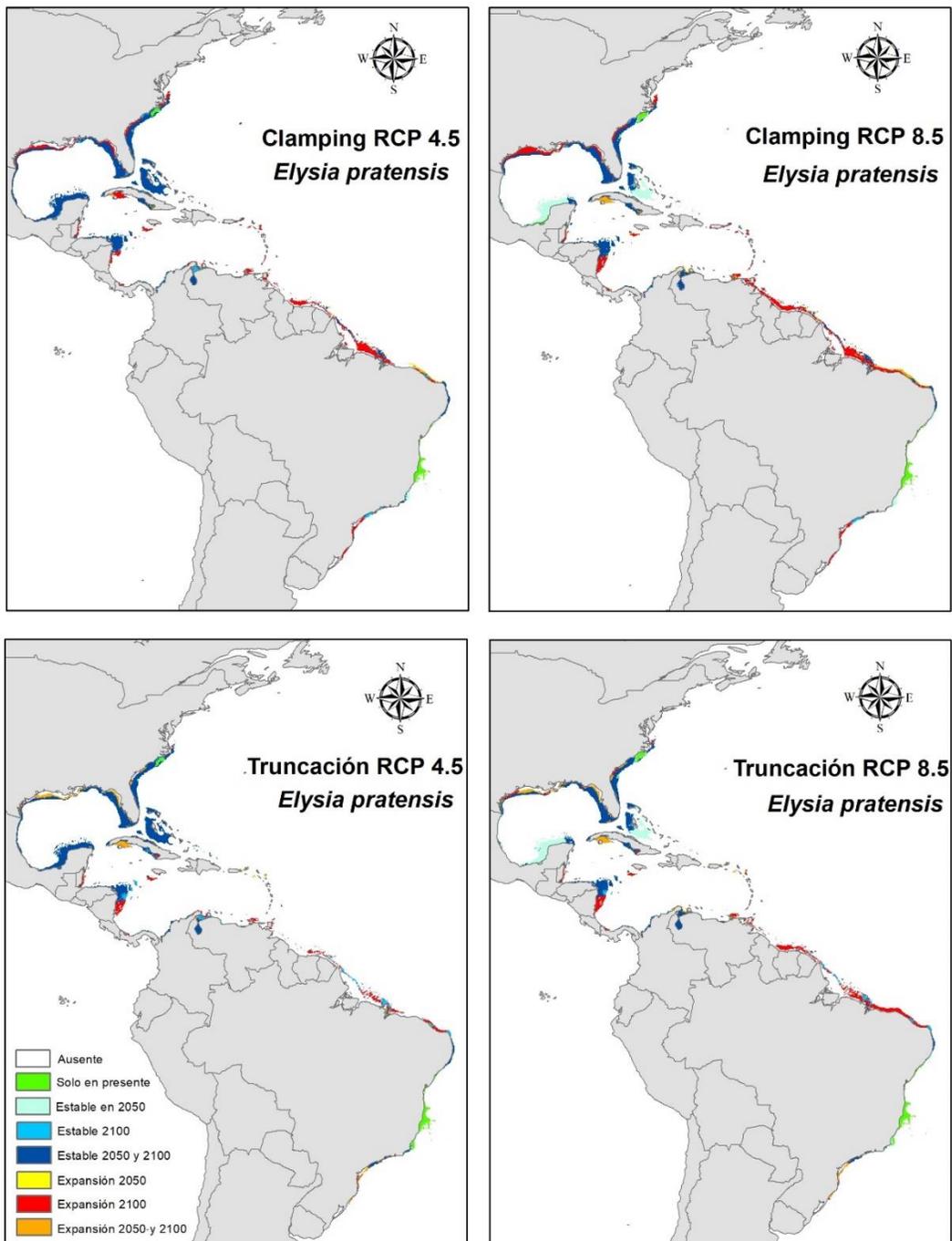
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



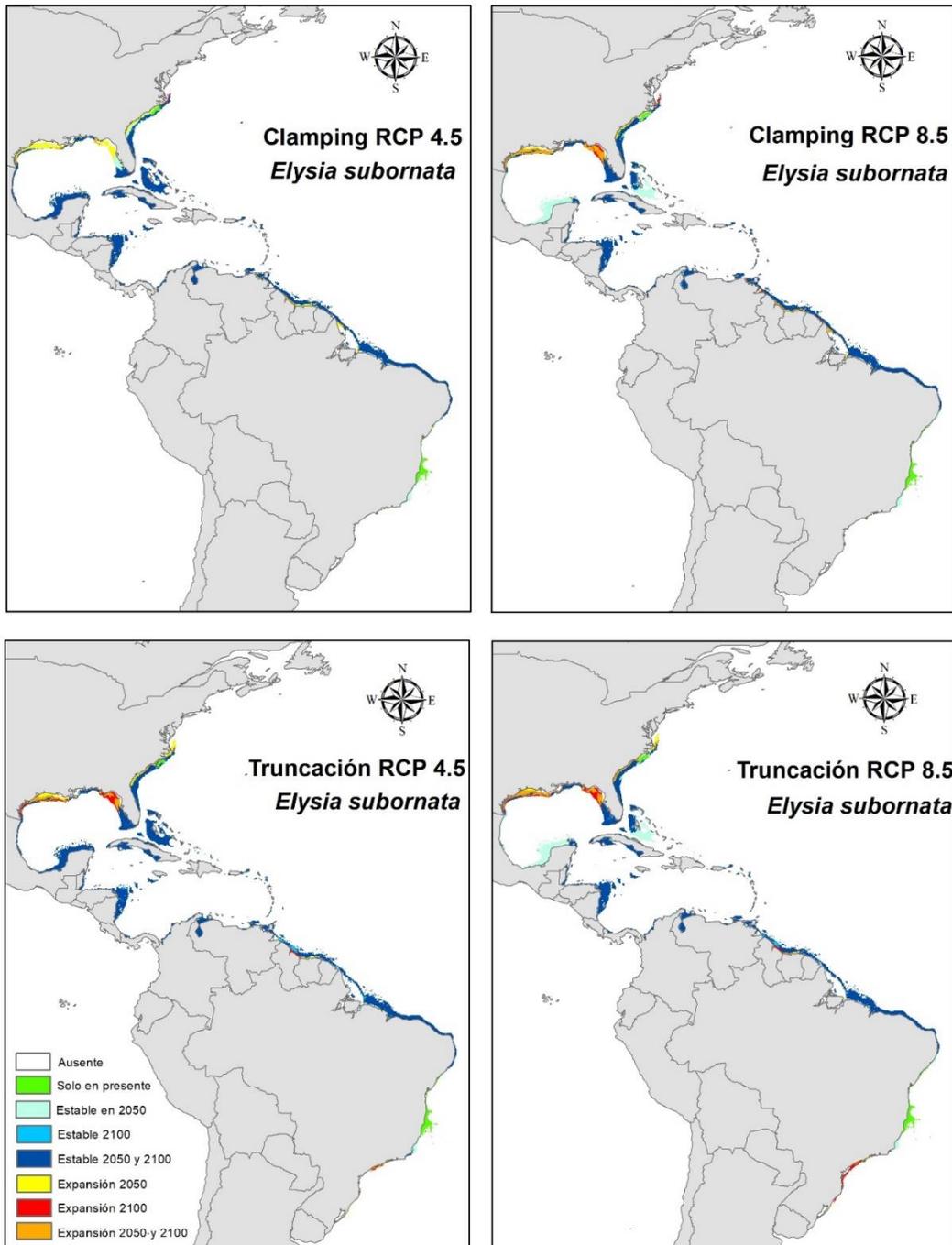
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



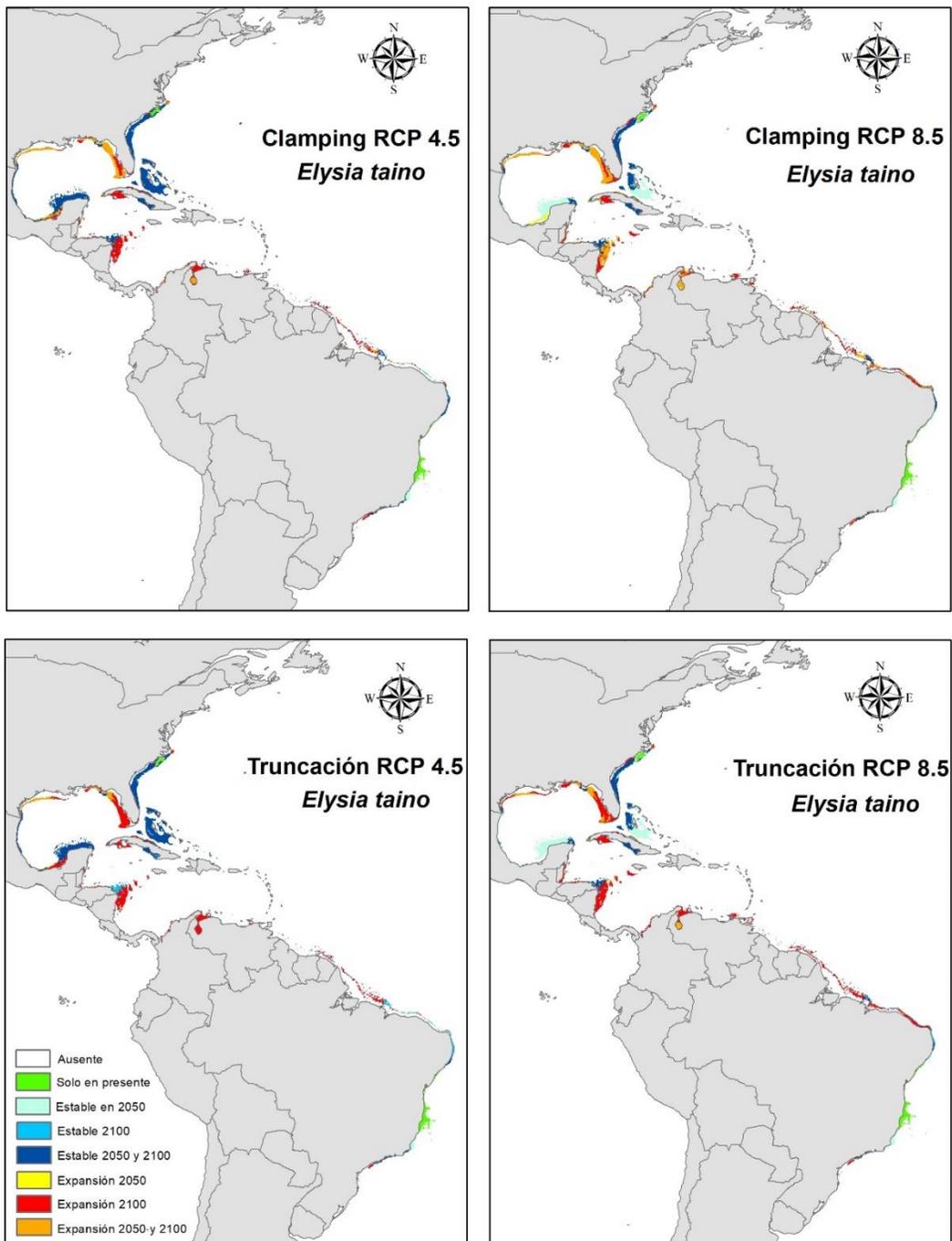
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



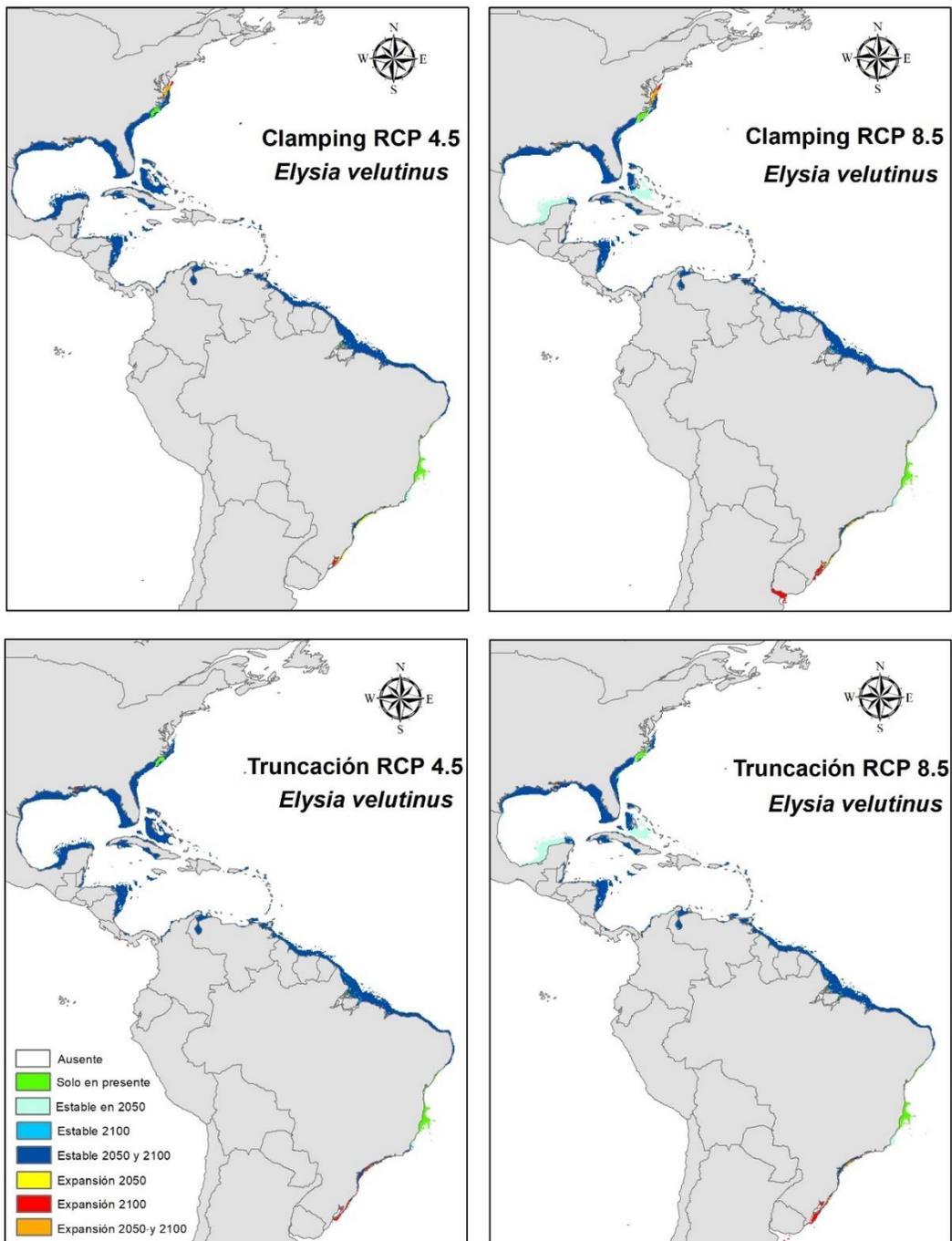
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



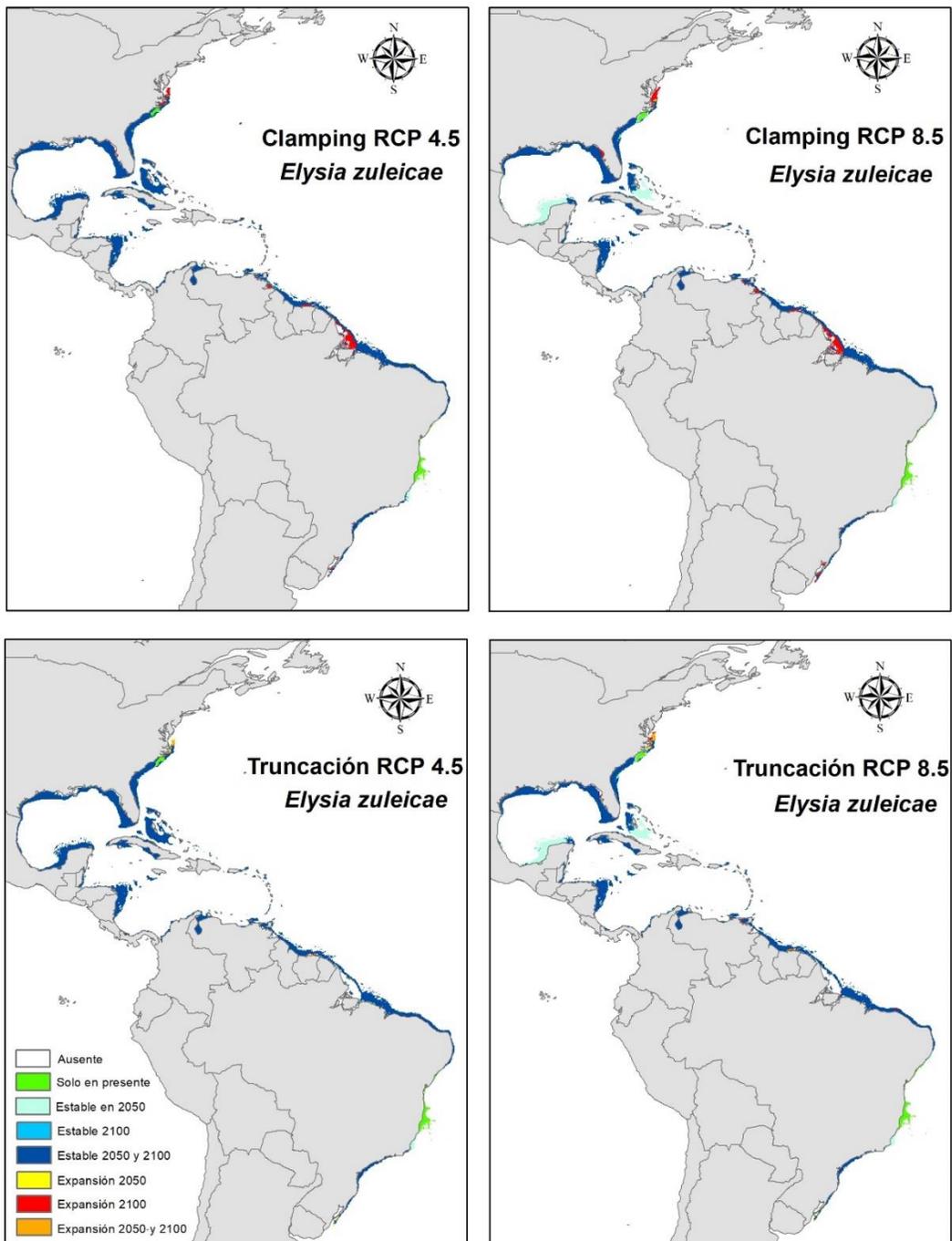
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



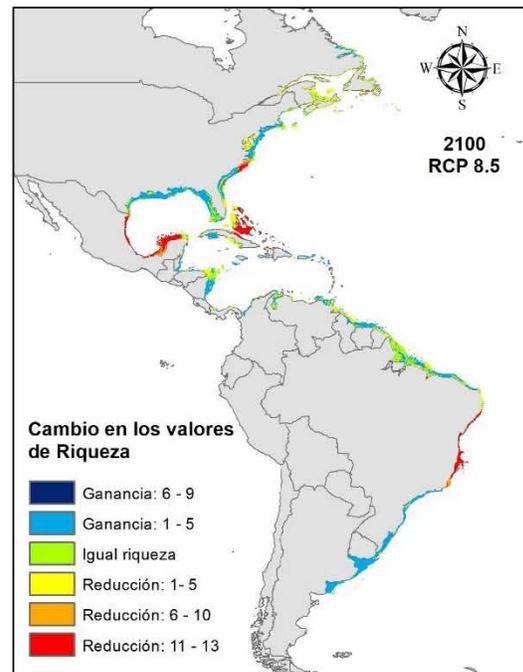
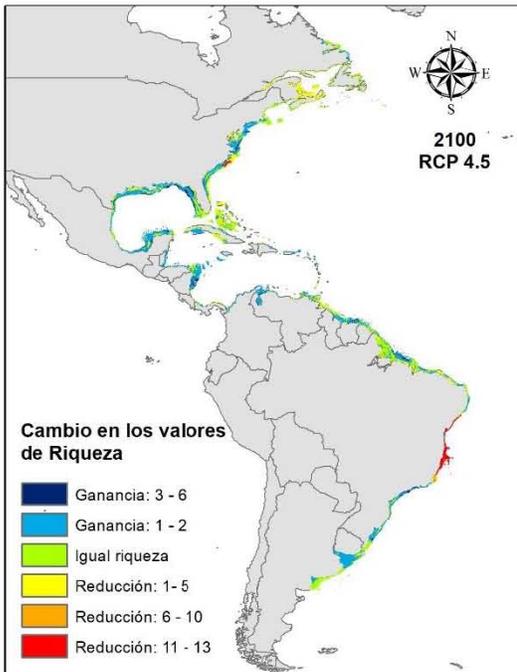
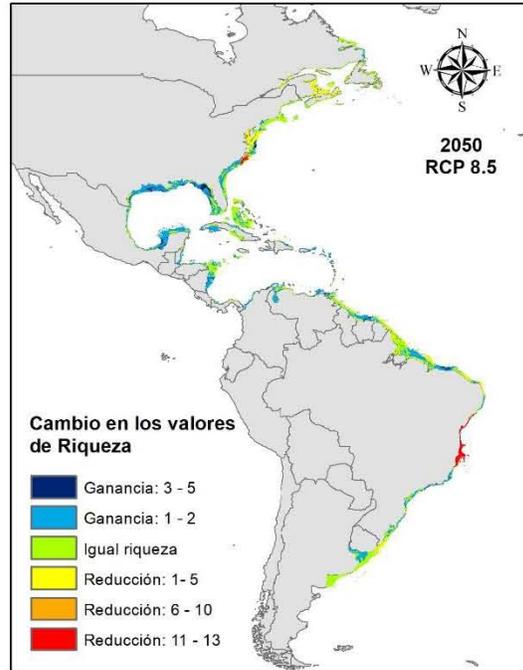
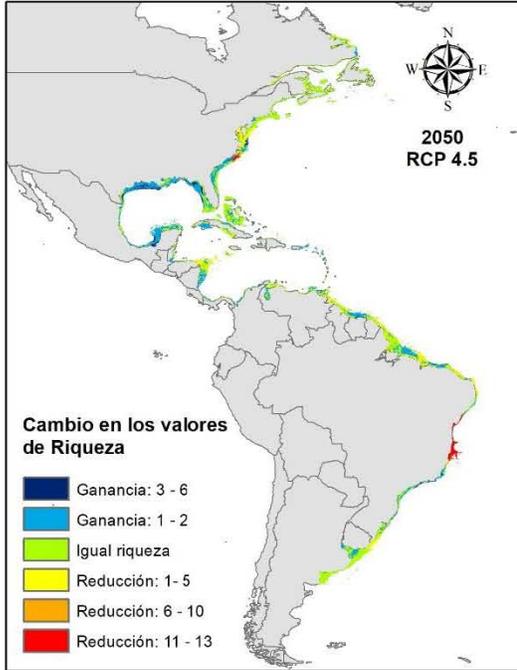
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



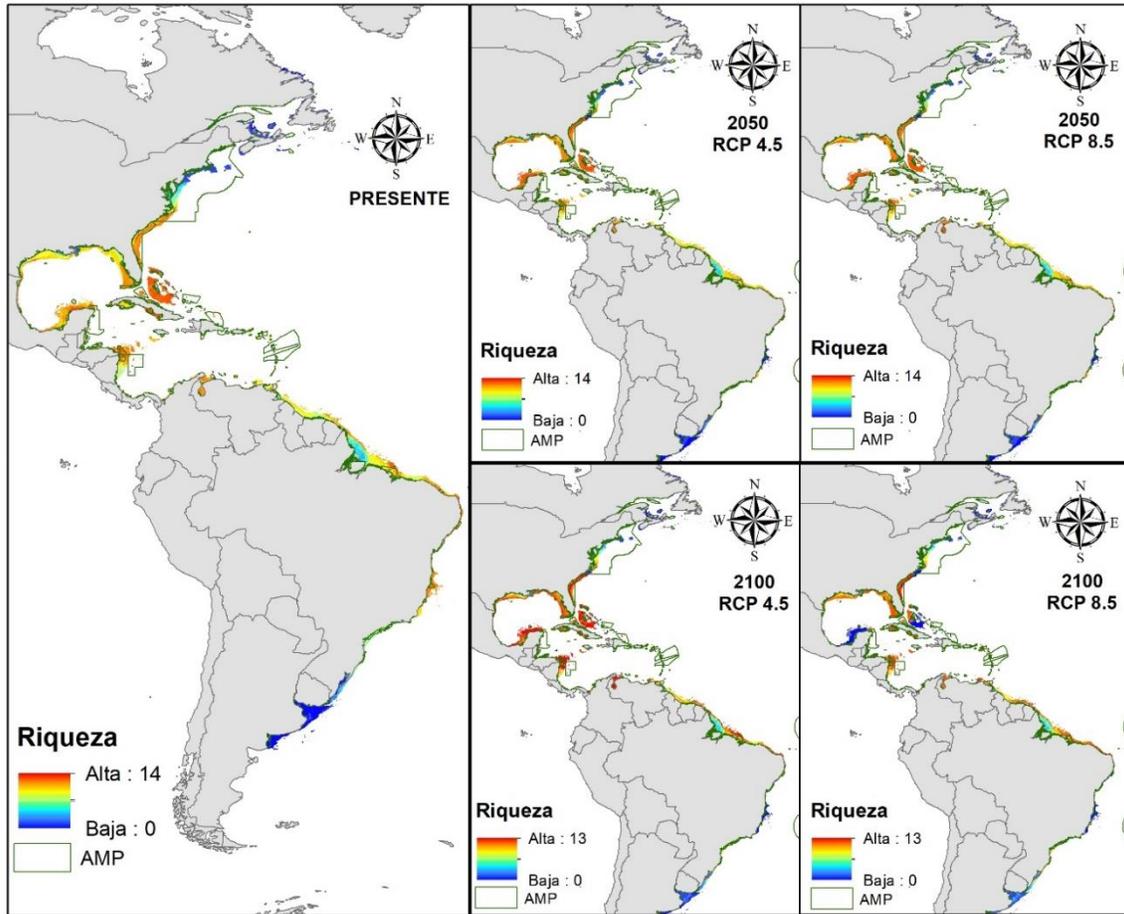
Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



Anexo 2.3. Cambios en el área con favorabilidad ambiental y posibles distribuciones entre las condiciones actuales y futuras para trece especies del género *Elysia* del Caribe, en dos escenarios RCP (continuación).



Anexo 2.4. Cambio de la riqueza en los diferentes escenarios de cambio climático con respecto al presente – Procedimiento de truncación.



Anexo 2.5. Representación de la riqueza potencial del género *Elysia* en las áreas marinas protegidas del Atlántico occidental, procedimiento de truncación. Se muestran las combinaciones de temporalidad y escenarios RCP.

DISCUSIÓN GENERAL

Todos los modelos de nicho presentados en este trabajo fueron significativos estadísticamente, lo que indica que los resultados no son producto del azar, además las bajas tasas de omisión muestran el acierto en la predicción de las presencias de las especies estudiadas. Los parámetros que generaron mejores métricas difirieron de los establecidos por defecto en Maxent, lo que muestra que los ajustes especie específicos aumentan la robustez de los modelos (Anderson y González, 2011; Warren y Seifert, 2011; Warren *et al.*, 2014). La parametrización dependió de los registros de presencia y los predictores utilizados, presentándose diferencias incluso para la misma especie cuando se usaron predictores diferentes.

Los predictores que mejor explicaron la distribución de las especies fueron la distancia a la costa y la temperatura máxima. La idoneidad ambiental fue mayor en zonas cercanas a la costa y temperaturas cálidas. Las zonas cercanas a la costa son las que presentan mayor impacto antrópico al ser las principales receptoras de las descargas de aguas residuales, residuos sólidos, además de la afectación del equilibrio ecológico por pérdida de especies producto de la sobreexplotación (Yáñez-Arancibia y Day, 2010), teniendo en cuenta que estas variables no fueron incluidas en este estudio, la reducción de áreas favorables para estas especies puede ser aún mayor de lo presentado. El resultado de temperatura máxima como uno de los predictores más influyentes en la modelación es consistente con lo reportado en la literatura para la subclase Heterobranchia (Dehnel y Kong, 1979; Biermann *et al.*, 1992; Moran y Woods, 2007; Goddard *et al.* 2011).

Con relación a las transferencias a escenarios futuros, la mayoría de las especies presentaron expansiones hacia latitudes más altas en todos los escenarios. En las temperaturas extremas se limita los mecanismos de suministro de oxígenos en los ectotermos marinos, causando afectación de las funciones del organismo por disminución de la energía celular (Pörtner y Knust, 2007). En estas condiciones la respuesta esperada es el desplazamiento de las especies a latitudes con condiciones favorables. Sin embargo, los modelos mostraron que en los escenarios futuros, las áreas con favorabilidad en latitudes más altas son pocas por lo que se pronostica pérdida de área favorable para la mayoría de

las especies. Es importante resaltar que los resultados presentados son una hipótesis sobre la distribución de estas especies teniendo en cuenta el conjunto de predictores empleados, es posible que a futuro se vean fuertemente afectadas por algún predictor no considerado en esta investigación, impacto antrópico y/o cambios en las trayectorias de concentración. A pesar de que los resultados presentados son una respuesta potencial, los mapas de distribución y patrones de riqueza obtenidos para el género *Elysia* del Caribe, son la base para la inclusión de estas especies en programas de conservación, realizar estudios macroecológicos, además de ser una referencia para identificar cambios en los sistemas ecológicos. La información sobre las variables ambientales que más influyen sobre la distribución de estas especies y la identificación de las áreas donde se predice una pérdida de riqueza en el futuro, permite enfocar las estrategias hacia la prevención de los potenciales impactos del cambio climático.

CONCLUSIONES GENERALES

1. El uso de ENMeval permitió seleccionar las características que dieron lugar a las mejores métricas. MaxEnt tuvo un buen desempeño, incluso con las especies que tenían pocos registros. La implementación de esta metodología permitió obtener modelos robustos que sirven de base para la inclusión de estas especies en programas de conservación y/u otras investigaciones.
2. La distancia a la costa y la temperatura máxima fueron las variables más importantes para el género *Elysia* con distribución en el Caribe.
3. La mayoría de las especies presentaron expansiones hacia latitudes más altas en todos los escenarios de cambio climático y reducción del área favorable a futuro. La pérdida de riqueza se pronostica en tres grandes áreas: sur del Golfo de México, Gran Banco de las Bahamas y sureste de Brasil.
4. La especie para la que se pronostica mayor afectación con el cambio climático es *E. chlorotica*, con pérdida de área favorable en 2050 y 2100 en todos los escenarios. Esta especie es de aguas templadas y se encuentra limitada al sur por ambientes tropicales. Aunque el desplazamiento al norte era la respuesta esperada para *E.*

chlorotica ante las condiciones de CC, los resultados obtenidos en la modelación mostraron que en el futuro el norte no alcanzará las condiciones ambientales necesarias para el establecimiento de esta especie.

5. El género *Elysia* presentó una mayor riqueza taxonómica en las zonas cercanas a la costa, con disminución hacia los polos. La menor riqueza se presentó en las desembocaduras de los ríos Misisipi y Amazonas.
6. Del área con condiciones favorables para el género se encontró una representación en las AMPs: del 19.5% cuando se usaron tanto predictores geofísicos como oceanográficos y 23.9% cuando se emplearon solo predictores oceanográficos. Se desconoce el estado de conservación de estas áreas, por lo que no se puede concluir sobre su efectividad en la conservación de estas especies.

REFERENCIAS

- Anderson, R. P., y Gonzalez, I. Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. (2011). *Ecological Modelling*, 222, 2796–2811.
- Araújo, M. B., y Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37(5), 406-415.
- Biermann, C. H., Schinner, G. O., y Strathmann, R. R. (1992). Influence of solar-radiation, microalgal fouling, and current on deposition site and survival of embryos of a dorid nudibranch gastropod. *Marine Ecology Progress Series*, 86, 205–215.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*. 2d ed. New York, Estados Unidos: Springer-Verlag, 488 pp.
- Christa, G., Händeler, K., Kück, P., Vleugels, M., Franken, J., Karmeinski, D., y Wägele, H. (2014). Phylogenetic evidence for multiple independent origins of functional kleptoplasty in Sacoglossa (Heterobranchia, Gastropoda). *Organisms Diversity y Evolution*, 15(1), 23-36.
- Clark, K. B. (1994). Ascoglossan (= Sacoglossa) molluscs in the Florida Keys: rare marine invertebrates at special risk. *Bulletin of Marine Science*, 54(3), 900-916.
- Colwell, R. K., y Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2), 19651-19658.

- Coquillard, P., Thibaut, T., Hill, D. R. C., Gueugnot, J., Mazel, C., y Coquillard, Y. (2000). Simulation of the mollusc *Ascoglossa Elysia subornata* population dynamics: application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecological Modelling*, 135(1), 1–16.
- Dehnel, P. A., y Kong, D. C. (1979). Effect of temperature on developmental rates in the nudibranch *Cadlina luteomarginata*. *Canadian Journal of Zoology*, 57, 1835 – 1844.
- Dionísio, G., Faleiro, F., Bilan, M., Rosa, I. C., Pimentel, M., Serôdio, J., Calado, R., y Rosa, R. (2017). Impact of climate change on the ontogenetic development of ‘solar-powered’ sea slugs. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 87-97.
- Dionísio, G., Rosa, R., Leal, M. C., Cruz, S., Brandão, C., Calado, G., Serôdio, J., y Calado, R. (2013). Beauties and beasts: a portrait of sea slugs aquaculture. *Aquaculture*, 408–409, 1–14.
- Edwards, M., y Richardson, A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., y Yates, C. J. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17(1), 43-57.
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. London, United Kingdom: Sidgwick and Jackson, Ltd., 209 pp.
- Fontana, A., Ciavatta, M. L., Desouza, L., Mollo, E., Naik, C. G., Parameswaran, P. S., Wahidullah, S., y Cimino, G. (2001). Selected chemoecological studies of marine Opisthobranchs from Indian coasts. *Journal of Indian Institute Science*, 81, 403–415.
- Gaston, K. (2003). *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press, 266 pp.
- Goddard, J., Gosliner, T., y Pearse, J. (2011). Impacts associated with the recent range shift of the aeolid nudibranch *Phidiana hiltoni* (Mollusca, Opisthobranchia) in California. *Marine Biology*, 158, 1095–1109.
- Grinnell, J. (1924). Geography and evolution. *Ecology*, 5(3), 225 – 229.
- Händeler, K., Grzybowski, Y., Krug, P. J., y Wägele, H. (2009). Functional chloroplasts in metazoan cells—a unique evolutionary strategy in animal life. *Frontiers in Zoology*, 6, 28.
- Harley, C. D., Anderson, K. M., Demes, K. W., Jorve, J. P., Kordas, R. L., Coyle, T. A., y Graham, M. H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *Journal of Phycology*, 48(5), 1064-1078.

- Hay, G.C., Richardson, A. J., y Robinson, C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 338–344.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415 – 427.
- Jensen, K. (1980). A review of Sacoglossan diets, with comparative notes on radular and buccal anatomy. *Malacological Review*, 13, 55 – 77.
- Jensen, K. (1997). *Systematics, phylogeny and evolution of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia)*. Copenhagen, Dinamarca: Vestjydsk Forlag, 94 pp.
- Jensen, K. R. (2007). Biogeography of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia). *Bonner Zoologische Beiträge*, 55(3/4), 255-281.
- Jensen, K., y Clark, K. B. (1983). Annotated checklist of florida Ascoglossan-Opisthobranchia. *Nautilus*, 97(1), 1-13.
- Krug, P. J. (2009). Not my “type”: Larval dispersal dimorphisms and bet-hedging in Opisthobranch life histories. *The Biological Bulletin*, 216(3), 355-372.
- Krug, P. J., Vendetti, J. E., y Valdés, Á. (2016). Molecular and morphological systematics of *Elysia* Risso, 1818 (Heterobranchia: Sacoglossa) from the Caribbean region. *Zootaxa*, 4148(1), 1-137.
- Maeda, T., Kajita, T., Maruyama, T., y Hirano, Y. (2010). Molecular phylogeny of the Sacoglossa, with a discussion of gain and loss of kleptoplasty in the evolution of the group. *The Biological Bulletin*, 219(1), 17–26.
- Mehrotra, R., Monchanin, C., Scott, C. M., Phongsuwan, N., Gutierrez, M. C., Chavanich, S., y Hoeksema, B. W. (2019). Selective consumption of sacoglossan sea slugs (Mollusca: Gastropoda) by scleractinian corals (Cnidaria: Anthozoa). *PloS One*, 14(4), e0215063.
- Merow, C., Smith, M. J., y Silander Jr, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species’ distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.
- Moran, A. L., y Woods, H. A. (2007). Oxygen in egg masses: Interactive effects of temperature, age, and egg-mass morphology on oxygen supply to embryos. *Journal of Experimental Biology*, 210, 722–731.
- Mota-Vargas, C., y Rojas-Soto, O. R. (2016). Taxonomy and ecological niche modeling: Implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *Journal for Nature Conservation*, 29, 1-13.
- IPCC. (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate*

- Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, Estados Unidos: Cambridge University Press, 1535 pp.
- Parmesan, C., y Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, *421*, 37–42.
- Pearson, R. G., y Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelopes useful?. *Global Ecology and Biogeography*, *12*, 361–371.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, *34*(1), 102–117.
- Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., y Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, *308*, 1912–1915.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, *40*(7), 887–893.
- Pierce, S. K., y Curtis, N. E. (2012). Cell biology of the chloroplast symbiosis in Sacoglossan sea slugs. En J. Kwang (Ed.), *International review of cell and molecular biology*, Vol. 293 (pp. 123–148). San Diego, Estados Unidos: Academic Press.
- Pörtner, H.O., y Knust, R. (2007) Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, *315*, 95–97.
- Przeslawski, R., Ah Yong, S., Byrne, M., Woerheide, G., y Hutchings, P. A. T. (2008). Beyond corals and fish: the effects of climate change on noncoral benthic invertebrates of tropical reefs. *Global Change Biology*, *14*(12), 2773–2795.
- Sanvicente-Añorve, L., Hermoso-Salazar, M., Ortigosa, J., Solís-Weiss, V., y Lemus-Santana, E. (2012). Opisthobranch assemblages from a coral reef system: The role of habitat type and food availability. *Bulletin of Marine Science*, *88*(4), 1061–1074.
- Saupe, E. E., Hendricks, J. R., Peterson, A. T., y Lieberman, B. S. (2014). Climate change and marine molluscs of the western North Atlantic: future prospects and perils. *Journal of Biogeography*, *41*(7), 1352–1366.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, *10*(12), 1115–1123.
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, *2*, 1–10.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L., y Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *88*(2), 437–441.

- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B., Jorge, M., Lombana, A., Lourie S., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583.
- Suárez, Y., González, L., Cuadrado, A., Berciano, M., Lafarga, M., y Muñoz, A. (2003). Kahalalide F, a new marine-derived compound, induces oncosis in human prostate and breast cancer cells. *Molecular Cancer Therapeutics*, 2, 863–872.
- Thibaut, T., Meinesz, A., Amade, P., Charrier, S., De Angelis, K., Ierardi, S., Mangialajo, L., Melnick, J., y Vidal, V. (2001). *Elysia subornata* (Mollusca) a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the UK.*, 81, 497–504.
- Warren D. L., y Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21(2), 335–342.
- Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N., y Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions*. 20(3): 334–343.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. y, Field, R. (2001). Scale and richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28, 453–470.
- Wisn, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Wisn, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dorman, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J. A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T.T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M. C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., Timmermann, A., Wardle, D. A., Aastrup, P. y Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological reviews*, 88(1), 15-30.
- Yáñez-Arancibia, A., y Day, J. W. (2010). La zona costera frente al cambio climático: vulnerabilidad de un sistema biocomplejo e implicaciones en el manejo costero. En A. Yáñez-Arancibia (Ed.), *Impactos del Cambio Climático Sobre la Zona Costera* (pp.

12-35). Xalapa, México: Instituto de Ecología A. C. (INECOL), Texas Sea Grant Program, Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT).