



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

**ANÁLISIS GLOBAL DE LOS LÍMITES DEL NICHO TÉRMICO Y LA
INFLUENCIA DE VARIABLES AMBIENTALES PARA EXPLICAR
LAS DISTRIBUCIONES DE LAS SERPIENTES MARINAS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

CARLOS MANUEL PATRÓN RIVERO

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:

DR. CARLOS ALBERTO YÁÑEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
ENES MÉRIDA, UNAM

DR. OCTAVIO ROJAS SOTO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

DR. FABRICIO VILLALOBOS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

DR. JUAN LUIS PARRA VERGARA
UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

ASESOR(A) EXTERNO(A):

DR. LUIS ALFREDO OSORIO OLVERA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CD. MX., JULIO, 2021



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.



**ANÁLISIS GLOBAL DE LOS LÍMITES DEL NICHOS TÉRMICO Y LA
INFLUENCIA DE VARIABLES AMBIENTALES PARA EXPLICAR
LAS DISTRIBUCIONES DE LAS SERPIENTES MARINAS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:
CARLOS MANUEL PATRÓN RIVERO

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:
DR. CARLOS ALBERTO YÁÑEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA
ENES MÉRIDA, UNAM

DR. OCTAVIO ROJAS SOTO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

DR. FABRICIO VILLALOBOS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

DR. JUAN LUIS PARRA VERGARA
UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

ASESOR(A) EXTERNO(A):
DR. LUIS ALFREDO OSORIO OLVERA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX., JULIO, 2021

Agradecimientos

- Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada.
- Al Dr. Carlos Yáñez y al Dr. Luis Osorio por dirigir y asesorar este trabajo.
- Al Dr. Xavier Chiappa y al Dr. Octavio Rojas por conformar el comité tutorial.
- Al Dr. Fabricio Villalobos y al Dr. Juan Parra quienes se integraron como parte Jurado de Examen de Grado.

Dedicatoria

- A mi familia que me apoyo en todo el proceso.
- A la familia Rangel Vargas y Rodríguez Soriano que me acogieron en Ciudad de México.
- A todos los amigos, compañeros, colegas y sus familiares que lamentablemente no pudieron seguir luchando contra el COVID-19, al igual que a todas las víctimas esta pandemia.

Índice

1. Resumen	7
2. Abstract	10
3. Introducción	11
4. Antecedentes	13
4.1. Biología, historia natural y taxonomía.....	13
4.2. Distribución	13
4.3. Conservación	14
4.4. Modelado de nicho ecológico	15
5. Justificación e importancia	16
6. Preguntas e hipótesis	17
6.1.1 Pregunta 1	17
6.1.2 Hipótesis 1	17
6.2.1 Pregunta 2	17
6.2.2 Hipótesis 2	17
7. Objetivos.....	18
7.1. Objetivo general.....	18
7.2. Objetivos particulares	18
8. Metodología.....	19
8.1. Datos biológicos	19
8.2. Variables ambientales	19
8.3. Modelos de nicho ecológico	20
8.4. Importancia relativa de las variables ambientales	21
8.5. Análisis de los límites del nicho térmico	23
9. Resultados	24
9.1. Importancia relativa de las variables.....	27
9.1.1. Patrones generales.....	27
9.1.2. Subfamilia Hydrophiinae	28
9.1.3. Subfamilia Laticaudinae.....	30
9.1.4. Géneros.....	32
9.2. Límites inferiores y superiores de temperatura.....	33
9.2.1. Patrones generales.....	33
9.2.2. Subfamilia	34

9.2.3. Género	35
10. Discusión.....	36
10.1. Variables ambientales (hipótesis 1)	36
10.2. Límites térmicos (hipótesis 2).....	37
10.3. Limitaciones y trabajo a futuro	37
11. Conclusiones.....	40
12. Literatura citada.....	41
Anexos.....	48
Material Suplementario	62

Índice de cuadros

Cuadro 1. Grupo de variables con la descripción de las variables individuales que la conforman.....	21
Cuadro 2. Resumen de los insumos y evaluaciones del modelado de nicho ecológico.....	24
Cuadro 3. Resumen del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial.....	27
Cuadro 4. Resumen del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos de resolución espacial.....	28
Cuadro 5. Resumen de la subfamilia Hydrophiinae del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial.	29
Cuadro 6. Resumen de la subfamilia Hydrophiinae del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos de resolución espacial.	30
Cuadro 7. Resumen de la subfamilia Laticaudinae del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial.....	31
Cuadro 8. Resumen de la subfamilia Laticaudinae del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos.	32

Índice de figuras

Figura 1. Registros de presencia georreferenciados por género en relación a una capa de batimetría con 5 minutos de resolución espacial obtenida de la base MARSPEC.....	26
Figura 2. Contribución de las variables por género.....	33
Figura 3. Límites térmicos inferiores y superiores del grupo de las serpientes marinas.....	33
Figura 4. Límites térmicos inferiores y superiores de la subfamilia Hydrophiinae	34
Figura 5. Límites térmicos inferiores y superiores de la subfamilia Hydrophiinae	35

1. Resumen

Diversos meta-análisis han demostrado que las variables abióticas tienen roles importantes en la delimitación de diversos patrones ecológicos. Sin embargo, en los ambientes marinos son pocos los grupos taxonómicos en los que se ha abordado este tema. Debido a esto, este trabajo analizó la capacidad explicativa de 10 variables abióticas sobre los patrones de distribución de 53 especies de serpientes marinas a escala global, utilizando el modelado correlativo de nichos ecológicos. De igual forma, se evaluó si las serpientes marinas responden de manera asimétrica a sus límites de tolerancia térmica inferiores y superiores. Los análisis se realizaron en tres niveles taxonómicos (grupo, subfamilia y género) y en dos resoluciones espaciales (5 y 10 minutos de arco); donde se obtuvo como resultado principal que la temperatura es un factor determinante para explicar los patrones de distribución de las serpientes marinas en los niveles taxonómicos y resoluciones espaciales analizados. Adicionalmente, las concentraciones de fosfato, nitrato y silicato mostraron una alta importancia en relación con en los niveles taxonómicos más altos. En contraste con los resultados, se observó que la asimetría en los límites térmicos decrece conforme se reduce el nivel taxonómico y aumenta la resolución espacial (10 minutos), no obstante, este resultado puede estar influenciado por la menor capacidad de reconocer el patrón ecológico en grupos con pocas especies.

Palabras clave: Modelado de Nicho Ecológico, Variables ambientales, Límites geográficos, Nicho térmico, Serpientes marinas.

2. Abstract

Diverse meta-analyses have shown that abiotic variables play important roles in the delimitation of various ecological patterns. However, especially in marine environments, few taxonomic groups have addressed this issue. Here we used correlative ecological niche models to analyze the ability of 10 environmental variables to explain distributional patterns of 53 species of sea snakes. In addition, we evaluated whether sea snakes respond asymmetrically in their lower and upper thermal tolerance limits. The analyses were carried out at three taxonomic levels (group, subfamily, and genus) and two spatial resolutions (5 and 10 arc minutes); Our main results showed that temperature has a high relative importance to explain the distribution patterns of sea snakes across the different taxonomic levels and spatial resolutions. As well, nitrate, phosphate and silicate concentrations had a higher relative importance at the highest taxonomic levels. In contrast to our first aim, it was observed that the asymmetry in the thermal limits decreases as the taxonomic level decreases and the spatial resolution increases (10 arc minutes). However, this result may be influenced by the lower ability to recognize the ecological pattern in groups with few species.

Keywords: Ecological niche modeling, Environmental variables, Geographic limits, Thermal niche, Sea snakes

3. Introducción

Los rápidos cambios globales generados por actividades antropogénicas, han sometido a las especies a situaciones climatológicas sin precedentes a nivel global, lo que potencialmente compromete su conservación (Walther *et al.*, 2009). Debido a esto, resulta de vital importancia conocer bajo qué condiciones ambientales las especies pueden distribuirse y establecer poblaciones (Bosch *et al.*, 2018). Sin embargo, estimar estos atributos es complejo, principalmente debido a que la distribución y abundancia de las especies tienden a ser heterogéneas en la geografía como resultado de las capacidades fisiológicas que se despliegan ante diversas variaciones de los factores abióticos que ejercen presión sobre ellas; (Gaston y Fuller 2009; Sexton *et al.*, 2009; Wiens 2011) pero de manera general, estas variables pueden clasificarse en tres grupos: 1) limitantes o reguladores, que controlan las respuestas ecofisiológicas de las especies, 2) de perturbación, que describen las modificaciones históricas en la ocupación de los hábitats tanto por procesos naturales como antropogénicos y 3) de recursos, que representan los suministros necesarios para la supervivencia de los organismos (Guisan y Thuiller 2005). Sin embargo, a escalas espaciales amplias (>200 km), se considera a los factores limitantes o reguladores asociados con el clima como los más relevantes (Gillespie *et al.*, 2008). Aunado a esto, la temperatura resulta la variable más estudiada y en la que se ha comprobado su efecto sobre la fisiología de los organismos, que determina las áreas que las especies pudieran ocupar e influye sobre los patrones globales de diversidad (Walther *et al.*, 2002; Lee-Yaw *et al.*, 2016; Stuart-Smith *et al.*, 2017).

Recientemente se considera imperativo evaluar la importancia que ciertos predictores abióticos tienen sobre la distribución de las especies a través de diferentes herramientas. No obstante, a pesar de considerar supuestos importantes como la correlación entre los insumos y la capacidad de dispersión de las especies (ver Wiens *et al.*, 2009), se ha optado por utilizar los Modelos de Nicho Ecológico (ENMs) para evaluar la influencia de variables abióticas de especies de ambientes terrestres (Colwell y Rangel 2010; Eme *et al.*, 2014) como marinos (Bradie y Leung 2017; Bosch *et al.*, 2018), ya que 1) los datos requeridos (registros de presencia y variables ambientales) son más fáciles de adquirir que los necesarios para construir las otras aproximaciones [e.g. modelos mecanísticos. (Randin *et al.*, 2009)] y 2) permiten reconocer diversos patrones ecológicos, debido a que es posible incorporar y evaluar la influencia de diversos factores abióticos en el mismo modelo (Ashcroft *et al.*, 2011). Gracias a estos se ha comprobado para múltiples taxones la hipótesis de la importancia de la temperatura en sus distribuciones.

Por otra parte, a partir de la influencia de la temperatura en los procesos fisiológicos y ecológicos, se desarrolló el concepto “nicho térmico (NT)” (Magnuson *et al.*, 1979), que de acuerdo a Gvoždík (2018) hace referencia al rango de temperatura corporal que permite que la especie en cuestión tenga un crecimiento poblacional positivo. La información con respecto a los patrones globales de los NT de diversos taxones son el resultado del meta-análisis que resumen el nicho fundamental o el rango de tolerancia térmica de las especies (Sunday *et al.*, 2012; Araújo *et al.*, 2013). Este concepto toma importancia debido a que, en

dichos estudios, se indica que las especies tropicales y polares terrestres, tienen NT más reducidos en comparación con las de climas templados (Pörtner 2001; Pörtner y Farrell 2008) y que existe una asimetría en la variación entre los límites inferiores y superiores entre las especies de un taxa, siendo mayores en los inferiores. Lo que representa que las altas tasas de calentamiento global comprometen la conservación de las especies (Stuart-Smith *et al.*, 2017). Sin embargo, dado que es necesario medir este atributo demográfico, son pocos los grupos taxonómicos en los cuales se han llevado a cabo estimaciones empíricas de su NT o se realizan en organismos ectotermos con ciclos de vida cortos como bacterias, nematodos o moscas de la fruta (Siddiqui y Barlow 1972; Cooper *et al.*, 2001; Anderson *et al.*, 2011).

Como resultado a estas limitaciones al aproximar el NT, tres estimaciones indirectas han sido utilizadas en otras especies: 1) la aproximación “*reaction norm*”, la cual se basa en mediciones de dependencia termal en diferentes rasgos de desempeño e historia de vida (Carrière y Boivin 2001; Blank *et al.*, 2004; Pörtner *et al.*, 2010), 2) la aproximación “*optimality*”, en donde el nicho térmico se estima de acuerdo con la temperatura corporal mantenida por los individuos expuestos a un gradiente térmico bajo condiciones controladas en laboratorio (Magnuson *et al.*, 1979; Kearney y Porter 2004; Magnuson 2010), y 3) a través de “modelos correlativos”, en los que se caracteriza el rango de temperatura a partir de variables climáticas y registros en donde se ha observado a la especie (Quintero y Wiens 2013; Descombes *et al.*, 2015; Gaüzère *et al.*, 2015). Siendo esta última aproximación, la alternativa más viable para estudiar algunos grupos taxonómicos. No obstante, la extensión de este patrón hacia ambientes marinos sigue siendo poco estudiada, al igual que las implicaciones que esta hipótesis pudiera tener sobre la conservación de las especies, debido a que solo se ha evaluado en depredadores marinos, especies de aguas poco profundas y mejillones (Nishizaki *et al.*, 2015; Stuart-Smith *et al.*, 2017; Grady *et al.*, 2019), dejando grupos muy poco estudiados como es el caso de las serpientes marinas.

Las serpientes marinas son un grupo ecológicamente diverso de la clase Sauropsida que incluye dos subfamilias, Hydrophiinae (serpientes marinas verdaderas) y Laticaudinae (kraits marinos), con alrededor de 75 especies ampliamente distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Índico y Pacífico (Guinea 2013; Uetz *et al.*, 2016). La mayoría de la literatura sobre el grupo se centra en estudios sobre su toxicidad, relaciones filogenéticas y de evolución (Udyawer *et al.*, 2018), pero trabajos más recientes han utilizado modelos de distribución de especies (SDMs) para identificar áreas de idoneidad de hábitat de algunas especies para definir estrategias de conservación y manejo a escala regional (Udyawer *et al.*, 2020). Sin embargo, a la fecha no existe información sobre los factores que determinan su distribución, ni la asimetría de sus límites térmicos, por lo que en esta investigación se utilizaron ENMs como base para evaluar la capacidad explicativa de las variables ambientales que afectan los patrones de distribución de las serpientes marinas a escala global. Asimismo, se evaluó si existe asimetría en la dispersión de sus límites térmicos inferiores y superiores. Los resultados obtenidos aportan un mayor entendimiento sobre los fenómenos biogeográficos que determinan los patrones de distribución en este grupo, así como permite inferir la vulnerabilidad del grupo ante escenarios futuros de calentamiento oceánico.

4. Antecedentes

4.1. Biología, historia natural y taxonomía

Las serpientes marinas son reptiles de la clase Sauropsida adaptadas a ambientes marinos. La característica diagnóstica más común de la especie es su cola en forma de remo aplanado verticalmente, que no se encuentra en ningún otro tipo de serpiente terrestre o acuática (Rasmussen *et al.*, 2011). El grupo está compuesto por dos subfamilias: Hydrophiinae, la cual comprende a las llamadas verdaderas serpientes marinas (~70 especies) y Laticaudinae, que incluye a siete especies de los llamados kraits marinos. En conjunto todo el grupo está representado por 18 géneros (Uetz *et al.*, 2016) sin embargo, el estatus taxonómico de éstos permanece bajo revisión y actualmente no existe un acuerdo general en la comunidad científica (Rasmussen *et al.*, 2011).

En relación a su origen, se considera que las dos familias evolucionaron de diferentes linajes terrestres de la familia Elapidae (siendo Laticaudinae la más ancestral) por lo que no comparten un ancestro común (Lillywhite *et al.*, 2018). Los kraits marinos pertenecen a un linaje marino más cercano a los elápidos terrestres de Australasia (Lukoschek y Keogh 2006; Lee-Yaw *et al.*, 2016; Ukuwela *et al.*, 2016), mientras que el ancestro terrestre más reciente (ovíparo), vivió aproximadamente hace 26 a 14 millones de años y el clado vivíparo de las verdaderas serpientes marinas divergió aproximadamente hace 8 a 6 millones de años (Sanders *et al.*, 2008; Lee-Yaw *et al.*, 2016). La mayoría de los eventos de especiación ocurrieron durante los cambios del nivel del mar que generaron y redujeron barreras entre las cuencas marinas durante los últimos 2.5 millones de años (Ukuwela *et al.*, 2016). Por lo tanto, las serpientes completamente marinas son el resultado de una radiación reciente y rápida, además de una transición evolutiva de la tierra al mar (Lillywhite *et al.*, 2018).

Con respecto a su biología, las serpientes marinas tienen ciclos reproductivos sincrónicos entre machos y hembras, reproduciéndose cada segundo año y con un número de crías que incrementa de acuerdo al tamaño de la hembra (Karthikeyan y Balasubramanian 2008; Brischoux *et al.*, 2009). La mayoría de las especies se alimentan de peces de fondo o sedentarios, aunque se han encontrado a algunas con preferencias hacia los huevos de peces, crustáceos y moluscos, así como en la subfamilia Laticaudinae se ha encontrado en arrecifes una preferencia hacia las anguilas (Voris 1972; Voris *et al.*, 1978; Voris y Voris 1983; Karthikeyan y Balasubramanian 2008).

4.2. Distribución

Las serpientes marinas se encuentran en aguas tropicales y subtropicales de los océanos Índico y Pacífico desde la costa este de África hasta el golfo de Panamá (Lillywhite *et al.*, 2018). La mayoría de las especies se concentran en el archipiélago malayo, el mar de la China meridional y las regiones australianas e indonesias, sin embargo, estas presentan una considerable variación en su número y composición (Lillywhite *et al.*, 2018). Las serpientes suelen encontrarse en las placas continentales del océano, siendo *Hydrophis platurus* la única especie pelágica y de mayor rango [desde las aguas costeras de África oriental a lo largo de

las costas del sur de Asia hasta Japón, Australia y de las islas del Pacífico occidental hasta el este de las Américas (Dodd 2016)]. Se resalta como excepción el caso de *H. platurus*, ya que no existe a la fecha información detallada acerca de su distribución y abundancia de las serpientes marinas (Rasmussen *et al.*, 2011).

4.3. Conservación

Los reptiles tropicales han sido menos estudiados en comparación a las especies de zonas templadas y los organismos marinos se encuentran menos estudiados que los terrestres, debido a que habitan en lugares menos accesibles y observables. Consecuentemente, pocos estudios de campo han tenido como objeto de estudio a las serpientes marinas, especialmente con respecto a su ecología e historia natural. Esto puede deberse, por un lado, a que el medio marino impone limitaciones a los observadores y por otro, a que los rasgos de la historia de vida de las serpientes marinas no son fácilmente observables y requieren métodos específicos (Dodd 2016).

Esta falta de información tiene como consecuencia dos grandes problemas: 1) la indiferencia cultural de las comunidades locales acerca de los problemas de conservación de este grupo, considerando la explotación comercial de ciertas especies en cualquiera de sus formas (aprovechamiento de veneno, piel, sangre, órganos y como alimento), y 2) la falta de representatividad en las listas de protección de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES; incluso las especies con las que se cuenta con mayor información). Con respecto a la afectación por su explotación comercial, este problema ha sido documentado al menos desde 1934 en las Filipinas (Punay 1975), al igual que en Australia, Japón, Taiwán, Tailandia y Vietnam (Mao y Chen 1980; Bussarawit *et al.*, 1989; Bacolod 1990; Gopalakrishnakone 1994; Ward y Research 1996; Heatwole 1997). Estudios recientes reportan que alrededor de 220,000 individuos son capturados anualmente en el golfo de Tailandia (Van Cao *et al.*, 2014), sin embargo, la extracción pesquera de las serpientes marinas en los océanos Índico y Pacífico no se encuentra reportada en la literatura y no se encuentra regulada por los gobiernos locales (Dodd 2016). Por ello, esta situación no puede ser evaluada por organizaciones como CITES ocasionando que especies de los géneros *Laticauda* e *Hydrophis* hayan sido explotados hasta el punto de poner sus poblaciones en peligro de extinción (Van Cao *et al.*, 2014).

Debido a estas problemáticas, resulta importante la obtención de información acerca de la biología, distribución, estados poblacionales, conectividad poblacional, áreas de alimentación y estado del hábitat de cada especie. Asimismo, es importante conocer factores referentes a la pesquería y comercialización tales como individuos capturados anualmente y tasas de mortalidad por captura, con la finalidad de poder dirigir a la comunidad científica y gubernamental a cuestiones fundamentales para el grupo, a fin de elaborar planes de conservación y de manejo efectivos. Toda esta información debe analizarse en el marco de los problemas globales de contaminación y degradación de hábitat para poder garantizar la conservación de las serpientes marinas (Dodd 2016).

4.4. Modelado de nicho ecológico

El modelado del nicho ecológico es un conjunto de herramientas que permiten analizar los factores ecológicos que limitan la distribución y abundancia de las poblaciones de determinada especie. Información que, analizada por distintos tipos de algoritmos, posibilita proyectar a nivel geográfico el área potencial que podría ocupar una especie (Qiao *et al.*, 2013). Para Soberón y Nakamura (2009) el propósito del modelado de nicho ecológico y de distribución, es identificar los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de una especie a partir de registros georreferenciados, conociendo un conjunto de variables ambientales que los caracterizan.

Sin embargo, al utilizar los modelos correlativos, se tienen que considerar ciertos supuestos intrínsecos como: 1) la correlación, en donde se asume que los insumos están correlacionados con las preferencias ambientales de las especies, 2) el equilibrio ambiental, el cual considera que la especie se encuentra en equilibrio con el ambiente y por lo tanto, los registros colectados no están en los márgenes de tolerancia sino en los óptimos ambientales, 3) la dispersión, que considera que la especie tiene la capacidad de dispersarse a los ambientes óptimos, 4) las interacciones bióticas, donde las relaciones de los organismos se encuentran implícitas en los modelos y 5) el conservadurismo de nichos, es decir, donde se asume que los nichos se conservan a través del tiempo, que permite estimar con datos históricos el nicho ecológico de la especie (ver Wiens *et al.*, 2009). A pesar de que esta aproximación cuenta con supuestos y limitaciones importantes, es vista como una de las alternativas más viables para estudiar algunos grupos taxonómicos, ya que este método permite reconocer diversos patrones ecológicos, que incorporan y evalúan factores abióticos (Ashcroft *et al.*, 2011). Esta cuestión ha dado como resultado diversos estudios que han utilizado modelos correlativos como herramienta para evaluar hipótesis biogeográficas (Addo-Bediako *et al.*, 2000; Sunday *et al.*, 2012; Araújo *et al.*, 2013; Eme *et al.*, 2014; Crowe-Riddell *et al.*, 2019).

Particularmente en serpientes marinas, en trabajos recientes se han utilizado SDMs para identificar áreas de idoneidad de hábitat para algunas especies que ayudan a definir estrategias de conservación y manejo a escala regional (Udyawer *et al.*, 2020). A la fecha, no existe información sobre los factores que determinan su distribución, ni sobre sus límites térmicos, pero este trabajo pretende llenar los vacíos de información acerca de la biología y ecología del grupo ya que los resultados obtenidos aportarán un mayor entendimiento sobre los fenómenos biogeográficos que determinan los patrones de distribución en este grupo, así como dilucidar su vulnerabilidad ante escenarios futuros de calentamiento oceánico.

5. Justificación e importancia

La relevancia del presente estudio radica en que este es el primer trabajo que brinda información sobre la distribución de todo el grupo taxonómico de las serpientes marinas a una escala global, así como de la caracterización de las variables que limitan dicha distribución. De igual forma, se prueban hipótesis ecológicas de distribución validadas en diferentes grupos marinos, pero que no han sido aplicadas en este grupo biológico con anterioridad.

Finalmente se considera que, con base en los resultados obtenidos, se presenta información novedosa, realizada con métodos actuales, siendo esta de vital importancia para la comprensión del grupo. Posteriormente el conocimiento generado servirá para probar hipótesis filogeográficas y evolutivas, al igual que los resultados podrían ser integrados en un análisis de la generalidad de dichas hipótesis. Finalmente, las estimaciones de distribución, los factores limitantes de estas y los límites térmicos pueden ser útiles para otras líneas de investigación como en el manejo y la conservación.

6. Preguntas e hipótesis

6.1.1 Pregunta 1

¿Es la temperatura superficial y/o bentónica del mar la variable con mayor contribución para explicar la distribución de las serpientes marinas a escala global?

6.1.2 Hipótesis 1

La temperatura superficial y/o bentónica del mar será la variable con mayor importancia relativa para explicar la distribución de las serpientes marinas, ya que el clima suele ser un factor limitante en los rangos geográficos de las especies a escala espacial gruesa (Pearson y Dawson 2003; Araújo *et al.*, 2013; Stuart-Smith *et al.*, 2017).

6.2.1 Pregunta 2

¿Es asimétrica la variación entre los límites térmicos inferiores y superiores entre las especies del grupo de serpientes marinas?

6.2.2 Hipótesis 2

Las variaciones de los límites térmicos se comportarán de manera asimétrica siendo mayores los límites inferiores que los límites superiores debido a que ha sido ampliamente probado en taxones terrestres (Sunday *et al.*, 2012; Araújo *et al.*, 2013; Sandblom *et al.*, 2016) y algunos grupos marinos (Nishizaki *et al.*, 2015; Stuart-Smith *et al.*, 2017; Grady *et al.*, 2019).

7. Objetivos

7.1. Objetivo general

- Determinar los predictores con mayor importancia relativa para explicar la distribución de las serpientes marinas, así como analizar la asimetría en los límites térmicos de su nicho a escala global.

7.2. Objetivos particulares

- Evaluar la importancia relativa de variables ambientales para explicar la distribución de las serpientes marinas a escala global.
- Estimar los límites de tolerancia térmica de las serpientes marinas a escala global y analizar la hipótesis de asimetría de nicho.

8. Metodología

8.1. Datos biológicos

Se realizó una búsqueda de registros de presencia con coordenadas geográficas para todas las serpientes marinas en las plataformas Global Biodiversity Information Facility (gbif.org), VertNet: Distributed databases with backbone (vertnet.org), Ocean Biogeographic Information System (obis.org), Atlas of Living Australia (ala.org.au), Online Zoological Collections of Australian Museums (ozcam.org.au) y el portal de datos abiertos UNAM (datosabiertos.unam.mx). Los datos de cada especie se integraron en una sola base y fueron depurados para eliminar registros duplicados, inciertos (e.g. posibles errores taxonómicos, registros fuera de la distribución conocida del grupo), y con errores evidentes (e.g. registros en ambientes terrestres). Adicionalmente, se utilizó la paquetería GridSample (Thomson *et al.*, 2017) en R versión 4.0.3 (R-Core-Team 2013) para minimizar el sesgo de los datos hacia ambientes más intensamente muestreados. Finalmente, estos datos procesados conformaron la base “occ_joint” y fueron divididos en dos conjuntos diferentes: uno se utilizó para la calibración de los modelos (“occ_train”) y el otro para su evaluación (“occ_test”).

Para minimizar problemas de precisión y variabilidad de los modelos en las especies con menos de 25 localidades (Shcheglovitova y Anderson 2013), definimos particiones *a priori* en la paquetería ENMeval debido a que provee mayor flexibilidad para las pruebas espacialmente independientes de validación cruzada (Muscarella *et al.*, 2014), aumentando la proporción para la evaluación mientras mayor era nuestro set de datos, de acuerdo a la mejora en el desempeño y confiabilidad de los modelos de aprendizaje de máquina cuando se tiene mayor cantidad de datos para la evaluación (Reitermanova 2010; Nguyen *et al.*, 2021). En las especies en las que se obtuvo entre 5-9 registros se utilizó el 80% de los datos para la calibración y 20% para la evaluación, debido a que es una proporción comúnmente utilizada como una alternativa viable en ENMs (Lozier *et al.*, 2009; Abdel-Dayem *et al.*, 2012; Mullins *et al.*, 2013). En aquellas en las que se obtuvo entre 10-24 registros, se utilizó el 70% para la calibración y el 30% para la evaluación debido a que es una partición comúnmente utilizada en el ENMs y que mantiene un buen desempeño de modelos de aprendizaje de máquina (Schmidt *et al.*, 2008; Taghizadeh-Mehrjardi *et al.*, 2015; Gholamy *et al.*, 2018; Nguyen *et al.*, 2021). Por último, en las especies en las que se obtuvo ≥ 25 registros se usó la función “checkerboard1” de la paquetería ENMeval, que divide el total de ocurrencias en 2 conjuntos (“bins”) usando un patrón de tablero de ajedrez a lo largo de la extensión del estudio y separando los registros según su posición en el tablero. Las especies con < 5 registros no fueron incluidas en el análisis para evitar realizar inferencias arriesgadas con bajo tamaño de muestra (Brown 2014).

8.2. Variables ambientales

Se descargaron 40 variables ambientales pre-procesadas en formato raster que son comúnmente utilizadas en el modelado espacial en ambientes marinos y estas se obtuvieron a partir de los repositorios globales Bio-Oracle (Assis *et al.*, 2018) y MARSPEC (Sbrocco y Barber 2013). Dado que la resolución de celda mínima de las variables en el primer

repositorio es de 5 minutos de arco ($\sim 10 \text{ km}^2$) y en el segundo por defecto es de 30 segundos de arco ($\sim 1 \text{ km}^2$), se re-muestrearon las últimas para mantener la misma resolución espacial entre ambos repositorios. Posteriormente, se re-muestrearon ambos repositorios a una resolución de 10 minutos de arco ($\sim 20 \text{ km}^2$) para evaluar si los resultados son dependientes de la escala (Connor *et al.*, 2019). Finalmente, en ambas resoluciones las variables fueron clasificadas en cinco grupos en función del repositorio y la profundidad: 1.- “Bsurf” (Bio-Oracle superficial), 2.- “Bma” (Bio-Oracle bentónico máximo), 3.- “Bme” (Bio-Oracle bentónico medio), 4.- “Bmi” (Bio-Oracle bentónico mínimo) y 5.- “Msurf” (MARSPEC superficial).

Para cada especie las variables fueron recortadas en primera instancia con base en un polígono que representa una hipótesis de su accesibilidad histórica (área M; *sensu* Soberon y Peterson 2005). Se construyó el polígono con base en la intersección entre los registros de presencia de la especie en cuestión y las provincias biogeográficas marinas del mundo (Spalding *et al.*, 2007). También, utilizando criterios basados en su probable dispersión se incorporó en el sistema de información geográfica datos sobre las corrientes oceánicas (<https://earth.nullschool.net/#current/ocean/surface/currents/patterson>). Después, las variables fueron recortadas nuevamente seleccionando únicamente las áreas dentro de la M que han sido muestreadas. Finalmente, para disminuir la colinealidad y dimensionalidad de las variables, se eliminaron para cada especie, en los cinco grupos, las variables que tuvieran una correlación de Pearson por pares >0.8 (Mateo *et al.*, 2013; Feng *et al.*, 2019).

8.3. Modelos de nicho ecológico

Se utilizó el algoritmo MaxEnt 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2006) en la paquetería kuenm (Cobos *et al.*, 2019) para modelar los nichos ecológicos de las serpientes marinas. Se construyó una serie de modelos candidatos con la base “occ_train” de cada especie al variar combinaciones en la configuración y los parámetros del algoritmo. Las combinaciones incluyeron siete tipos de respuesta (features): “l”, “q”, “p”, “lq”, “lqp”, “lp”, y “qp”, donde “l” es lineal, “q” es cuadrático, y “p” es producto; así como ocho diferentes multiplicadores de regularización (RMs): 0.10, 0.25, 0.50, 0.75, 1, 2, 3 y 4. En total, se construyeron 29,680 modelos candidatos ($53 \text{ especies} \times 2 \text{ resoluciones} \times 7 \text{ features} \times 8 \text{ RMs} \times 5 \text{ grupos de variables}$).

Posteriormente se evaluaron todos los modelos candidatos de cada especie con su respectiva base “occ_test”. A partir de estas evaluaciones se obtuvo un subconjunto de modelos por especie que cumplieron en orden jerárquico tres criterios: 1) significancia estadística, donde se retuvieron aquellos modelos que fueron mejores de lo esperado por el azar, dependiendo de la proporción de réplicas bootstrap con cocientes de área bajo la curva (AUC) >1 de acuerdo a la prueba de la ROC parcial (Peterson *et al.*, 2008), 2) capacidad predictiva, donde se seleccionaron aquellos modelos con significancia estadística, que además fueron capaces de predecir más del 90% de los registros de evaluación (e.g. modelos con una tasa de omisión –OR– menor que 0.10), y 3) complejidad, que utilizó el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) que conservaron los modelos con mejor ajuste y menor número de parámetros; modelos con valores AICc menores a 2 unidades (Warren y Seifert 2011; Radosavljevic y Anderson 2014).

Con las combinaciones de parámetros que cumplieron los tres criterios de evaluación (Material suplementario 1), se construyó un conjunto final de modelos usando la base completa (“occ_joint”) bajo la funcionalidad bootstrap de MaxEnt realizando 10 réplicas. En este procedimiento se dividieron nuevamente los registros en 80% para entrenamiento y 20% para evaluación; se definió como formato de salida Cloglog y se emplearon 10,000 puntos de "background". Se obtuvo la mediana y el rango de las réplicas en las que el algoritmo utilizó correctamente las funciones, de manera que se pudo representar en un mapa final la consistencia y variación en la estimación de idoneidad predichas por el algoritmo.

8.4. Importancia relativa de las variables ambientales

Las variables ambientales se clasificaron en diez grupos que resumen su identidad. Por ejemplo, el grupo “Temperatura (Tem)” incluyó a siete variables que representan la mediana de los valores promedio, máximos y mínimos de la temperatura superficial y bentónica del mar (Cuadro 1). Para cada grupo se calcularon las medianas del porcentaje de contribución (PC) y la permutación de la importancia (PI) de las réplicas que conservamos (valores crudos y por especie se encuentran incluidos en el Material suplementario 2). Finalmente, para representar la importancia relativa se utilizó el promedio entre PC y PI (Anadón *et al.*, 2015; Becerra-López *et al.*, 2020) y la representatividad de las variables (i.e. cantidad de veces que cierta variable fue utilizada en la construcción de modelos finales). De igual forma, para evaluar la consistencia a través de los niveles taxonómicos. Se realizó todo el procedimiento para todo el grupo, subfamilia y género (18 en total).

Posteriormente, las variables se separaron en dos grupos (alta importancia relativa y baja importancia relativa) con base en los umbrales naturales de Jenks calculados con la función getJenksBreaks de la paquetería “BAMMtools” (Rabosky *et al.*, 2014). A nivel taxonómico de género, debido a la cantidad de especies dentro de cada grupo, únicamente se reportó la variable con mayor importancia. Adicionalmente, para evaluar la consistencia de cada par de la misma variable entre resoluciones espaciales, se realizó una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis (Kruskal y Wallis 1952) o un ANOVA de dos vías según correspondiese a la distribución de los datos. No obstante, debido a la menor cantidad de información, este análisis no se realizó usando la información correspondiente al nivel taxonómico de género.

Cuadro 1. Grupo de variables con la descripción de las variables individuales que la conforman

Variable	Código	Descripción de variables
Calcita	Cal	Concentración de calcita superficial
Velocidad de las corrientes	Cvel	Promedio superficial de la Velocidad de las corrientes, Promedio de la profundidad bentónica máxima de la Velocidad de las corrientes, Promedio de la profundidad bentónica media de la Velocidad de las corrientes, Promedio de la profundidad bentónica mínima de la Velocidad de las corrientes

Oxígeno molecular disuelto	Doxy	Promedio superficial del Oxígeno molecular disuelto, Promedio de la profundidad bentónica máxima del Oxígeno molecular disuelto, Promedio de la profundidad bentónica media del Oxígeno molecular disuelto, Promedio de la profundidad bentónica mínima del Oxígeno molecular disuelto
Hierro	Iro	Promedio superficial de la concentración de Hierro, Promedio de la profundidad bentónica máxima de la concentración de Hierro, Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de Hierro, Promedio de la profundidad bentónica mínima de la concentración de Hierro
Nitratos	Nit	Promedio superficial de la concentración de Nitratos, Promedio de la profundidad bentónica máxima de la concentración de Nitratos, Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de Nitratos, Promedio de la profundidad bentónica mínima de la concentración de Nitratos
pH	pH	pH superficial
Fosfatos	Pho	Promedio superficial de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica máxima de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica mínima de la concentración de Fosfatos
Salinidad	Sal	Promedio superficial de salinidad, Promedio de la profundidad bentónica máxima de salinidad, Promedio de la profundidad bentónica media de salinidad, Promedio de la profundidad bentónica mínima de salinidad, Promedio anual de salinidad superficial del océano, Salinidad superficial del océano del mes con menor salinidad, Salinidad superficial del océano del mes con mayor salinidad
Silicatos	Sil	Promedio superficial de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica máxima de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de Fosfatos, Promedio de la profundidad bentónica mínima de la concentración de Fosfatos
Temperatura	Tem	Promedio superficial de temperatura, Promedio de la profundidad bentónica máxima de temperatura, Promedio de la profundidad bentónica media de temperatura,

		Promedio de la profundidad bentónica mínima de temperatura, Promedio anual de temperatura superficial del océano, Temperatura superficial del océano del mes más cálido, Temperatura superficial del océano del mes menos cálido
--	--	---

8.5. Análisis de los límites del nicho térmico

Se extrajeron los valores de temperatura máxima, media y mínima de los cinco conjuntos de variables asociados a cada registro de presencia de cada especie a 5 y 10 arcos de minutos de resolución espacial. En el caso de MARSPEC, se utilizó la temperatura superficial del mes más cálido para representar la temperatura máxima y la temperatura superficial del mes menos cálido para representar la temperatura mínima (las curvas de respuesta de las variables se presentan en el material suplementario 3). Finalmente, con los valores mínimos y máximos de cada especie, se realizó la prueba no paramétrica Fligner-Killeen (Fligner y Killeen 1976) para evaluar la homogeneidad de variancias entre los límites inferiores y superiores para cada par de conjunto en cada medida de temperatura (5 conjuntos \times 3 temperaturas \times 2 resoluciones). Este procedimiento también se realizó a nivel taxonómico de subfamilia y de género. No obstante, en éste último nivel únicamente se realizó el análisis en aquellos grupos que contuvieran más de una especie.

9. Resultados

En total se obtuvieron 5,074 registros únicos pertenecientes a 53 especies de serpientes marinas (70.66% de la riqueza taxonómica del grupo). A nivel de subfamilia se tuvo una representatividad del 69.11% de las especies de Hydrophiinae y 85.71% para Laticaudinae. Los 18 géneros reconocidos por el grupo estuvieron representados en los análisis por al menos una especie.

El 41.50% de las especies tuvieron más de 25 registros, 32.07% entre 10-24 registros, mientras que el 26.41% tuvo entre cinco y nueve registros (Cuadro 2). La mayoría de los registros de las especies estuvieron distribuidos en el océano Indo-Pacífico, siendo *H. platurus* la única especie con representatividad en el Pacífico del nuevo mundo (Fig. 1).

Cuadro 2. Resumen de los insumos y evaluaciones del modelado de nicho ecológico. TOc = Registros de presencia totales, FOc = Registros de presencia depurados, M5 = Número de modelos finales a 5 minutos de resolución espacial, M10 = Número de modelos finales a 10 minutos de resolución espacial, AUCr5 = Mediana del cociente del AUCr a 5 minutos de resolución espacial, AUCr10 = Mediana de AUCr a 10 minutos de resolución espacial, OR5 = Mediana de tasa de omisión a 5 minutos de resolución espacial, OR10 = Mediana de tasa de omisión a 10 minutos de resolución espacial. * indica un error de omisión >10%

Género	Código	TOc	FOc	M5	M10	AUCr5	AUCr10	OR5	OR10
<i>Acalyptophis</i>	Aca_per	325	174	1	1	1.66	1.41	0.09	0.12*
<i>Aipysurus</i>	Aip_apr	22	14	7	4	1.87	1.88	0	0
<i>Aipysurus</i>	Aip_dub	287	128	5	1	1.71	1.67	0.1	0.1
<i>Aipysurus</i>	Aip_eyd	452	205	1	1	1.8	1.88	0.08	0.09
<i>Aipysurus</i>	Aip_fol	17	8	12	1	1.83	1.86	0	0
<i>Aipysurus</i>	Aip_fus	33	14	2	4	2	1.91	0	0
<i>Aipysurus</i>	Aip_lae	1281	385	1	2	1.75	1.37	0.09	0.09
<i>Aipysurus</i>	Aip_mos	145	61	1	2	1.74	1.65	0.09	0.09
<i>Aipysurus</i>	Aip_poo	18	7	10	2	1.94	1.7	0	0
<i>Aipysurus</i>	Aip_ten	16	5	24	33	1.68	1.69	0	0
<i>Aspidomorphus</i>	Asp_lin	69	11	7	3	1.95	1.97	0	0
<i>Aspidomorphus</i>	Asp_mue	118	15	1	1	1.94	1.85	0	0
<i>Chitulia</i>	Chi_bel	17	11	29	1	1.78	1.74	0	0
<i>Chitulia</i>	Chi_ino	14	6	21	28	1.84	1.81	0	0

<i>Chitulia</i>	Chi_lap	30	18	1	1	1.88	1.9	0	0
<i>Chitulia</i>	Chi_orn	870	347	1	1	1.69	1.67	0.09	0.11*
<i>Chitulia</i>	Chi_tor	14	6	3	18	2	2	0	0
<i>Disteira</i>	Dis_kin	197	121	4	1	1.57	1.42	0.08	0.11*
<i>Disteira</i>	Dis_maj	1099	404	1	1	1.91	1.92	0.14*	0.11*
<i>Disteira</i>	Dis_nig	12	6	6	6	1.92	1.92	0	0
<i>Disteira</i>	Dis_sto	666	300	1	1	1.83	1.82	0.09	0.1
<i>Emydocephalus</i>	Emy_ann	115	54	1	3	1.72	1.74	0.07	0.07
<i>Emydocephalus</i>	Emy_iji	11	8	16	3	2	1.84	0	0
<i>Enhydrina</i>	Enh_zwe	17	9	12	10	1.52	1.43	0	0
<i>Ephalophis</i>	Eph_gre	93	18	1	3	1.93	1.86	0	0
<i>Hydrelaps</i>	Hyd_dar	116	24	1	2	1.42	1.51	0.29*	0.17*
<i>Hydrophis</i>	Hyd_atr	45	24	8	17	1.79	1.77	0	0
<i>Hydrophis</i>	Hyd_bro	15	9	1	4	1.88	1.96	0	0
<i>Hydrophis</i>	Hyd_cya	86	45	8	7	1.6	1.22	0.09	0.09
<i>Hydrophis</i>	Hyd_ele	3142	788	1	1	1.89	1.89	0.1	0.1
<i>Hydrophis</i>	Hyd_fas	35	23	10	6	1.71	1.74	0	0
<i>Hydrophis</i>	Hyd_har	1236	512	1	2	1.42	1.44	0.09	0.1
<i>Hydrophis</i>	Hyd_jer	5	5	3	1	1.64	1.79	0	0
<i>Hydrophis</i>	Hyd_mac	100	62	2	2	1.44	1.44	0.07	0.07
<i>Hydrophis</i>	Hyd_oce	251	113	1	1	1.4	1.56	0.1	0.1
<i>Hydrophis</i>	Hyd_pla	935	403	1	1	1.67	1.72	0.09	0.08
<i>Hydrophis</i>	Hyd_sch	22	11	1	3	1.55	1.17	0	0
<i>Hydrophis</i>	Hyd_spi	21	14	13	8	1.71	1.84	0	0
<i>Lapemis</i>	Lap_cur	339	133	1	1	1.71	1.45	0.1	0.11*
<i>Laticauda</i>	Lat_col	419	219	1	1	1.84	1.36	0.08	0.1
<i>Laticauda</i>	Lat_cro	12	5	1	12	1.69	1.98	0	0

<i>Laticauda</i>	Lat_fro	10	7	20	16	1.97	1.98	0	0
<i>Laticauda</i>	Lat_lat	112	71	2	3	1.7	1.6	0.07	0.09
<i>Laticauda</i>	Lat_sai	59	32	3	8	1.68	1.6	0.11*	0.06
<i>Leioselasma</i>	Lei_cog	33	16	8	5	1.74	1.39	0	0
<i>Leioselasma</i>	Lei_cze	16	8	6	23	1.95	1.96	0	0
<i>Leioselasma</i>	Lei_mel	26	18	6	9	1.3	1.31	0.20*	0.20*
<i>Leioselasma</i>	Lei_pac	251	108	1	1	1.61	1.64	0.09	0.09
<i>Mediohydrophis</i>	Med_klo	8	5	2	6	2	2	0	0
<i>Microcephalophis</i>	Mic_gra	34	19	10	6	1.65	1.76	0	0
<i>Polyodontognathus</i>	Pol_cae	48	30	3	6	1.59	1.56	0.06	0.06
<i>Pseudolaticauda</i>	Pse_sem	31	19	1	3	1.41	1.88	0	0
<i>Thalassophina</i>	Tha_vip	26	16	8	8	1.93	1.87	0	0

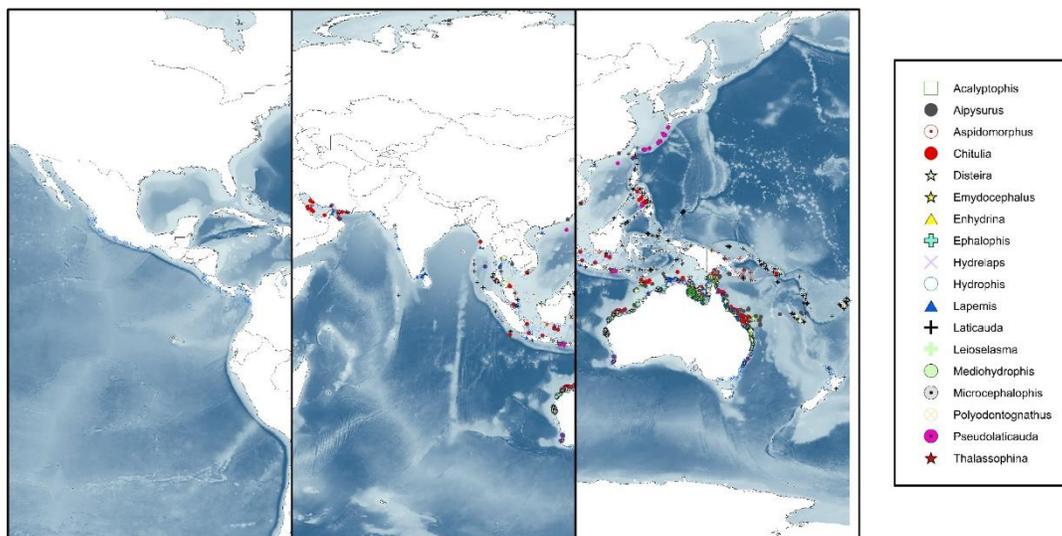


Figura 1. Registros de presencia georreferenciados por género en relación a una capa de batimetría con 5 minutos de resolución espacial obtenida de la base MARSPEC. Azules más claros representan menor profundidad y más oscuros mayor profundidad.

La mediana del cociente de AUC de todas las especies fue >1 , indicando que los modelos fueron mejores a lo esperado por el azar. En general, los valores finales de OR fueron <0.10 , con excepción de cuatro especies en el modelado con las variables a 5 minutos de resolución y siete especies a 10 minutos (Cuadro 2). Los mapas de idoneidad ambiental y rango para cada especie se presentan en el material suplementario 3 y las curvas de respuesta en el material suplementario 4.

9.1. Importancia relativa de las variables

9.1.1. Patrones generales

En la resolución espacial de 5 minutos, la representatividad varió entre 6 (pH) y 51 (Tem). La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 3.69, SD = 16.66), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Tem (Media = 44.47, SD = 28.16). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Tem, Nit y Sil fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resumen del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Rango de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	7	13.11	2.42	7.91	4.03	1.52	6	B
Cvel	38	81.40	0.01	3.69	16.66	2.70	10	B
Doxy	15	43.54	0.00	5.25	16.32	4.21	9	B
Iro	40	67.70	0.02	6.72	18.66	2.95	7	B
Nit	14	79.11	4.79	37.14	26.46	7.07	2	A
pH	6	15.49	0.10	5.04	5.51	2.25	8	B
Pho	12	59.16	2.59	20.70	18.40	5.31	4	B
Sal	36	100.00	0.26	15.18	24.05	4.01	5	B
Sil	7	57.64	1.74	31.79	22.83	8.63	3	A
Tem	51	98.35	2.40	44.47	28.16	3.94	1	A

En la resolución espacial de 10 minutos, la representatividad de las variables en la construcción de modelos finales varió entre 7 (pH) y 53 (Tem). La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 3.73, SD = 17.91), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Sil (Media = 66.28, SD = 23.97). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Sil, Nit y Tem fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 4). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas entre cada par de la misma variable entre ambas resoluciones (Anexo 1).

Cuadro 4. Resumen del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos de resolución espacial. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Ranking de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa.

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	10	50.48	0.94	5.89	14.69	4.64	8	B
Cvel	38	71.59	0.13	3.73	17.91	2.91	10	B
Doxy	16	44.08	0.32	13.61	11.92	2.98	4	B
Iro	34	69.09	0.79	8.58	18.73	3.21	7	B
Nit	17	79.87	0.01	39.91	26.10	6.33	2	A
pH	7	38.42	1.48	5.62	14.73	5.57	9	B
Pho	9	53.29	0.11	11.08	16.76	5.59	6	B
Sal	37	91.85	0.13	11.60	18.28	3.01	5	B
Sil	7	78.66	21.80	66.28	23.97	9.06	1	A
Tem	53	96.25	1.19	29.96	30.22	4.15	3	A

9.1.2. Subfamilia Hydrophiinae

A la resolución espacial de 5 minutos, la representatividad de las variables en la construcción de modelos finales varió entre 6 (pH) y 45 (Tem). La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 4.01, SD = 16.45), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Tem (Media = 51.24, SD = 28.16). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Tem y Nit fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resumen de la subfamilia Hydrophiinae del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Rango de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	7	13.11	2.42	7.91	4.03	1.52	6	B
Cvel	34	81.40	0.01	4.01	16.45	2.82	10	B
Doxy	13	43.54	0.00	5.25	17.21	4.77	8	B
Iro	36	67.70	0.02	6.72	19.47	3.24	7	B
Nit	13	79.11	4.79	34.17	25.30	7.02	2	A
pH	6	15.49	0.10	5.04	5.51	2.25	9	B
Pho	11	59.16	2.59	19.46	17.31	5.22	3	B
Sal	33	100.00	0.26	14.85	21.59	3.76	5	B
Sil	5	51.23	1.74	17.04	23.83	10.66	4	B
Tem	45	98.35	3.39	51.24	28.16	4.20	1	A

A la resolución espacial de 10 minutos, la representatividad de las variables en la construcción de modelos finales varió entre 6 (Sil) y 47 (Tem). La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 3.49, SD = 19.29), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Sil (Media = 63.03, SD = 25.58). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Sil y Nit fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 6). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas entre cada par de la misma variable entre ambas resoluciones (Anexo 1).

Cuadro 6. Resumen de la subfamilia Hydrophiinae del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos de resolución espacial. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Rango de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa.

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	10	50.48	0.94	5.89	14.69	4.64	8	B
Cvel	32	71.59	0.13	3.49	19.29	3.41	10	B
Doxy	14	44.08	0.32	13.61	11.80	3.15	4	B
Iro	32	69.09	0.79	8.58	19.22	3.40	7	B
Nit	17	79.87	0.01	39.91	26.10	6.33	2	A
pH	7	38.42	1.48	5.62	14.73	5.57	9	B
Pho	9	53.29	0.11	11.08	16.76	5.59	6	B
Sal	35	91.85	1.23	11.60	18.33	3.10	5	B
Sil	6	78.66	21.80	63.03	25.58	10.44	1	A
Tem	47	91.75	1.19	25.24	27.97	4.08	3	B

9.1.3. Subfamilia Laticaudinae

A la resolución espacial de 5 minutos, la representatividad de las variables en la construcción de modelos finales varió entre 1 (Nit y Pho) y 6 (Tem), mientras que Cal y pH no tuvieron representación. La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 2.85, SD = 20.46), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Nit (Media = 73.45). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Nit, Pho y Sil fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 7).

Cuadro 7. Resumen de la subfamilia Laticaudinae del análisis de importancia relativa de las variables a 5 minutos de resolución espacial. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Rango de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	-	-	-	-	-	-	-	-
Cvel	4	42.93	0.55	2.85	20.46	10.23	8	B
Doxy	2	7.87	3.75	5.81	2.91	2.06	7	B
Iro	4	17.49	4.49	7.34	6.06	3.03	6	B
Nit	1	73.45	73.45	73.45	-	-	1	A
pH	-	-	-	-	-	-	-	-
Pho	1	50.18	50.18	50.18	-	-	2	A
Sal	3	92.57	5.34	21.26	46.45	26.82	5	B
Sil	2	57.64	31.79	44.71	18.27	12.92	3	A
Tem	6	76.06	2.40	24.53	26.51	10.82	4	B

A la resolución espacial de 10 minutos, la representatividad de las variables en la construcción de modelos finales varió entre 1 (Sil) y 6 (Cvel y Tem), mientras que Cal, Nit, pH y Pho no tuvieron representación. La variable con menor contribución fue Cvel (Media = 4.12, SD = 3.89), mientras que la que tuvo mayor contribución fue Tem (Media = 77.04, SD = 34.39). De acuerdo a los umbrales naturales de Jenks, Tem y Sil fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 8). Finalmente, únicamente se encontraron diferencias significativas entre Tem en ambas resoluciones (Anexo 1).

Cuadro 8. Resumen de la subfamilia Laticaudinae del análisis de importancia relativa de las variables a 10 minutos. n = número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max = Máximo, Min = Mínimo, Media = Media, SD = Desviación estándar, SE = Error estándar, Rank = Ranking de las variables con base en el valor de la media, Jenks = Umbral natural de Jenks, A = Variables con alta importancia relativa, B = Variables con baja importancia relativa.

Variable	n	Max	Min	Media	SD	SE	Rank	Jenks
Cal	-	-	-	-	-	-	-	-
Cvel	6	11.19	1.17	4.12	3.89	1.59	6	B
Doxy	2	25.84	0.47	13.15	17.94	12.68	5	B
Iro	2	22.49	7.60	15.04	10.53	7.45	4	B
Nit	-	-	-	-	-	-	-	-
pH	-	-	-	-	-	-	-	-
Pho	-	-	-	-	-	-	-	-
Sal	2	35.18	0.13	17.65	24.78	17.52	3	B
Sil	1	68.91	68.91	68.91	-	-	2	A
Tem	6	96.25	6.00	77.04	34.39	14.04	1	A

9.1.4. Géneros

En la resolución de 5 minutos, en 12 géneros, la variable con mayor contribución fue Tem. La variable Nit tuvo mayor contribución en *Acalyptophis*, *Enhydrina* y *Polyodontognathus*. mientras que Cvel, Iro y Sil fueron las de mayor contribución en *Pseudolaticauda*, *Hydrelaps* y *Lapemis* respectivamente (Fig. 2). En la resolución de 10 minutos, en 11 géneros la variable con mayor contribución fue Tem y la variable Nit tuvo mayor contribución en *Enhydrina*, *Ephalophis* y *Polyodontognathus*, mientras que Cvel, Iro, Sal y Sil fueron las de mayor contribución en *Aspidomorphus*, *Disteira*, *Leioselasma* y *Emydocephalus* respectivamente.

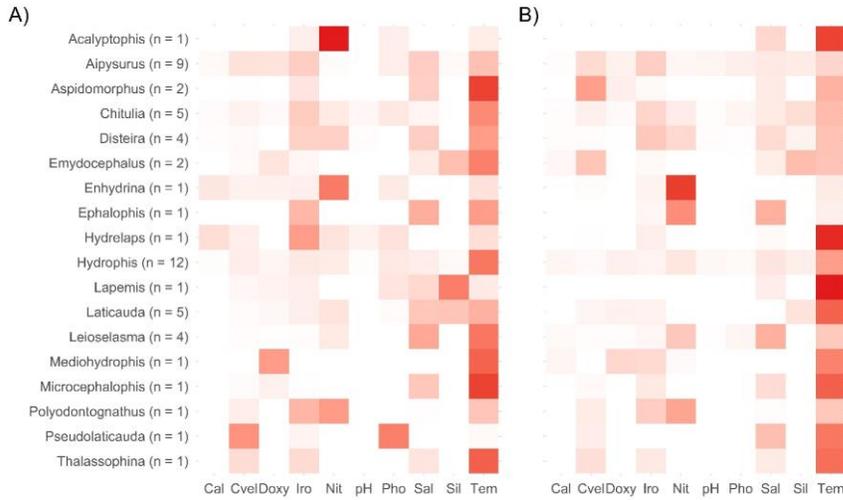


Figura 2. Contribución de las variables por género. n = Número de especies que se modelaron por género, A) = 5 minutos, B) 10 minutos.

9.2. Límites inferiores y superiores de temperatura

9.2.1. Patrones generales

Se observaron diferencias significativas entre los límites térmicos inferiores y superiores en todas las medidas de temperatura (máxima, media y mínima), par de conjuntos de variables (Bma, Bme, Bmi, Bsurf y Msurf) y en ambas resoluciones (Fig. 3. Anexo 2.1).

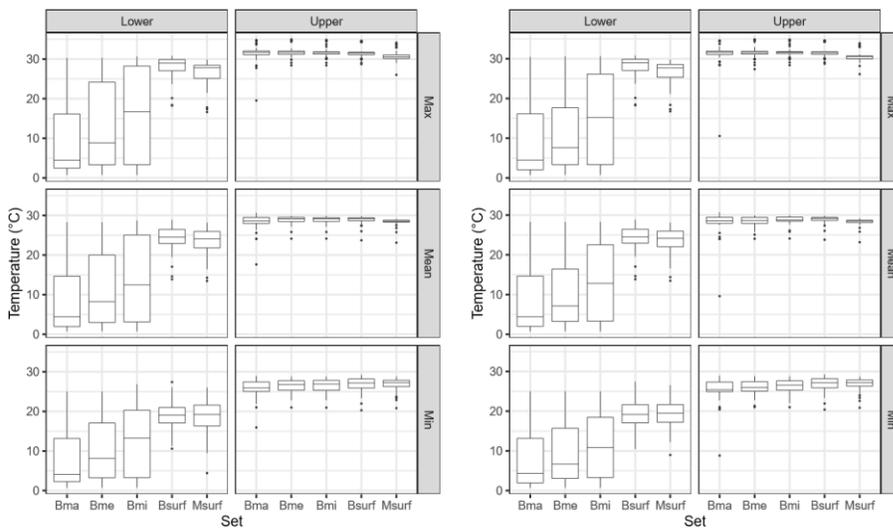


Figura 3. Límites térmicos inferiores y superiores del grupo de las serpientes marinas en tres medidas de temperatura, cinco conjuntos de variables y dos resoluciones: izquierda = 5 minutos, derecha = 10 minutos. Lower = Límite inferior, Upper = Límite superior, Max = Temperatura máxima, Mean = Temperatura media, Min = Temperatura mínima, Bma = Bio-Oracle bentónico máximo, Bme = Bio-Oracle bentónico medio, Bmi = Bio-Oracle bentónico mínimo, Bsurf = Bio-Oracle superficial, Msurf = MARSPEC superficial.

9.2.2. Subfamilia

El patrón de mayor variación con los límites inferiores que superiores, también se observó en la subfamilia Hydrophiinae (Fig. 4. Anexo 2.2). Sin embargo, en la subfamilia Laticaudinae solo se observaron diferencias significativas entre los límites térmicos inferiores y superiores a 5 minutos en Bme, Bmi y Msurf para la temperatura máxima, en Bme y Bmi para la temperatura media y en Bma, Bme y Bmi para la temperatura mínima. A 10 minutos, se observaron diferencias significativas en Bme y Bmi en la temperatura máxima y media, y en Bma y Bmi para la temperatura mínima (Fig. 5. Anexo 2.3).

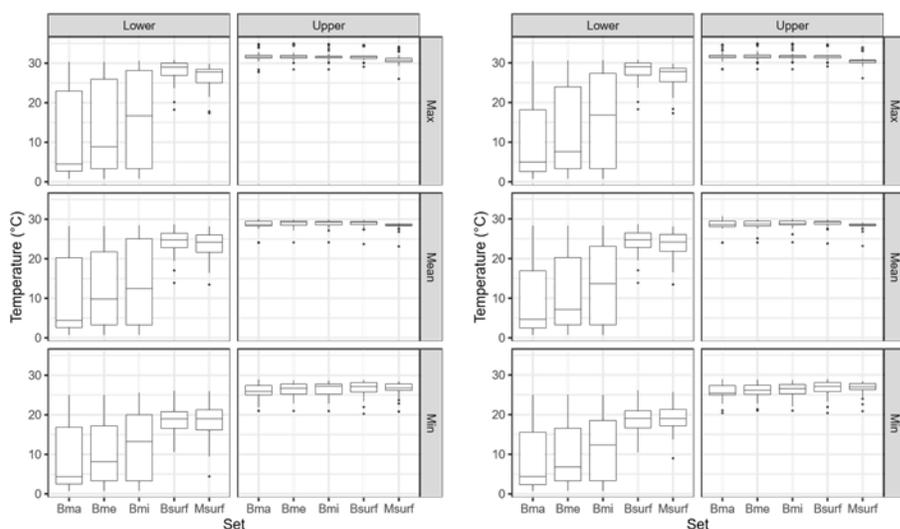


Figura 4. Límites térmicos inferiores y superiores de la subfamilia Hydrophiinae en tres medidas de temperatura, conjuntos y dos resoluciones. Izquierda = 5 minutos, derecha = 10 minutos, Lower = Límite inferior, Upper = Límite superior, Max = Temperatura máxima, Mean = Temperatura media, Min = Temperatura mínima, Bma = Bio-Oracle bentónico máximo, Bme = Bio-Oracle bentónico medio, Bmi = Bio-Oracle bentónico mínimo, Bsurf = Bio-Oracle superficial, Msurf = MARSPEC superficial

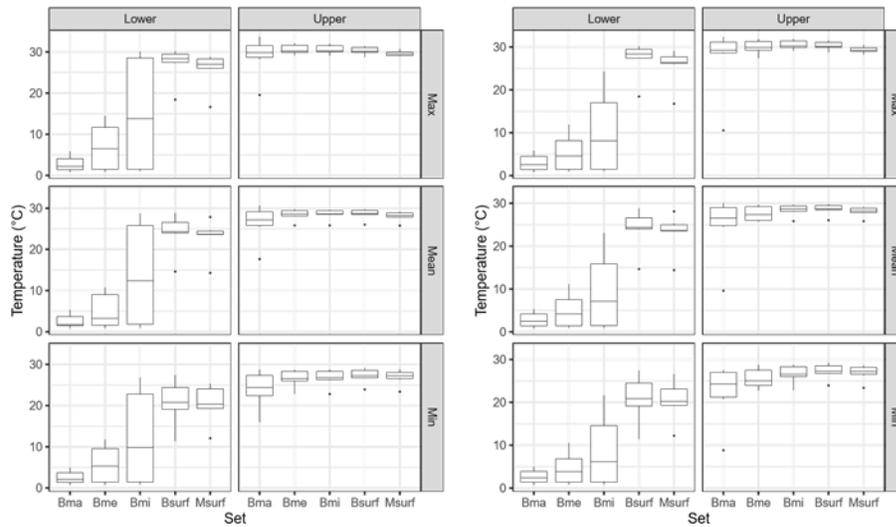


Figura 5. Límites térmicos inferiores y superiores de la subfamilia Hydrophiinae en tres medidas de temperatura, conjuntos y dos resoluciones. Izquierda = 5 minutos, derecha = 10 minutos, Lower = Límite inferior, Upper = Límite superior, Max = Temperatura máxima, Mean = Temperatura media, Min = Temperatura mínima, Bma = Bio-Oracle bentónico máximo, Bme = Bio-Oracle bentónico medio, Bmi = Bio-Oracle bentónico mínimo, Bsurf = Bio-Oracle superficial, Msurf = MARSPEC superficial

9.2.3. Género

En la resolución de 5 minutos de arco se encontraron diferencias significativas en la mayoría de las comparaciones en los géneros *Aipysurus*, *Hydrophis*, *Laticauda* y *Leioselasma*. No obstante, no se encontraron diferencias significativas en ninguna comparación con *Aspidomorphus*, *Chitulia* y *Emydocephalus*. En la resolución de 10 minutos de arco se encontraron diferencias significativas en la mayoría de las comparaciones, solo en *Aipysurus*, *Hydrophis* y *Leioselasma*. Las tablas con las comparaciones por género se encuentran en el Anexo 2.4-2.11 y las figuras en el Anexo 3.

10. Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo corroboraron las dos hipótesis que se plantearon en este estudio: 1) la temperatura es la variable ambiental con mayor importancia relativa para explicar la distribución de las serpientes marinas y, 2) los límites térmicos de su nicho ecológico son generalmente asimétricos, teniendo mayor variación en los límites inferiores que en los superiores. A continuación, se discute con mayor detalle cada hipótesis.

10.1. Variables ambientales (hipótesis 1)

La temperatura fue la variable más importante en términos generales para cualquier resolución espacial y nivel taxonómico, lo cual coincide con otros trabajos previos desarrollados en escalas gruesas como a la que se llevó a cabo en este trabajo. Por ejemplo, Bradie y Leung (2017) y Bosch *et al.*, (2018) observaron que la temperatura fue la variable más importante para explicar la distribución de múltiples taxones terrestres y marinos respectivamente. Por otro lado, en otros estudios se ha evidenciado que la importancia de la temperatura puede sugerir implicaciones biológicas del grupo (Pough *et al.*, 2001; Heatwole *et al.*, 2012; Sherratt *et al.*, 2018) y a zonas térmicamente estables, es decir, sitios que mantienen poca varianza estacional, lo que potencialmente puede estar impactando en la expansión y contracción de las distribuciones de las especies (Heatwole *et al.*, 2012). De igual forma se observó, aunque en menor medida, que las variables de concentraciones de nitratos, fosfatos y silicatos (las llamadas "de recursos" *sensu* Guisan y Thuiller 2005) fueron categorizadas como de alta importancia para las serpientes marinas. A pesar de que no existe información explícita sobre la asociación de estos factores con la presencia de las serpientes marinas, son variables que se encuentran estrechamente ligadas a los arrecifes de coral (Goreau *et al.*, 1979; Gaye *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2018) los cuales mantienen una relación importante con los requerimientos alimenticios del grupo (Veron 2000, 2008; Brischoux *et al.*, 2009; Heatwole *et al.*, 2012). No obstante, también se reconoce que a pesar de que se minimizó la colinealidad entre variables, es posible que una parte se haya mantenido en el cálculo de la contribución, lo que potencialmente puede oscurecer las interpretaciones de importancia relativa (De Marco y Nóbrega 2018).

Debido a que este trabajo es el primero en estimar de manera cuantitativa la importancia de las variables para todo el grupo de serpientes marinas y a diferentes resoluciones espaciales y taxonómicas, no se pueden comparar nuestros resultados de importancia con trabajos previos para el grupo; excepto para la subfamilia Laticaudine. En la subfamilia Laticaudinae, la variable más importante fue la concentración de nitratos a 5 minutos de resolución espacial y la temperatura a 10 minutos de resolución espacial, lo que contrasta con los resultados obtenidos por Gherghel *et al.*, (2018) donde variables de tipo distales como distancia a la costa y batimetría fueron las más relevantes. Sin embargo, los autores de dicho trabajo encontraron que el nitrato era un predictor con alta contribución en los modelos de las presas de las serpientes. La diferencia entre los resultados obtenidos en este estudio con respecto a los de Gherghel *et al.*, (2018) se deben primordialmente a que en este trabajo no se utilizaron variables distales debido a que producen respuestas indirectas y no son recomendables para una interpretación más profunda en la biología de las especies en

cuestión (Merow *et al.*, 2014). Por otro lado, en el análisis de este trabajo se utilizaron métodos más novedosos para estimar las parametrizaciones de los modelos estimados con MaxEnt, lo que resulta en una elección de modelos que tuvieron alta significancia estadística, bajas tasas de omisión y donde se penalizó la complejidad, contrario a lo esperado al generar los modelos por defecto; procedimiento utilizado en el trabajo de Gherghel *et al.*, (2018). Finalmente, debido a la falta de información ecológica (Udyawer *et al.*, 2018), resulta complicado interpretar los resultados obtenidos, especialmente a nivel de género.

10.2. Límites térmicos (hipótesis 2)

En relación a la hipótesis de asimetría de nicho, en este trabajo se observó que las serpientes marinas presentan menos variación en el límite superior de tolerancia térmica que en el inferior, lo que concuerda con estudios previos realizados en especies terrestres (Sunday *et al.*, 2011, 2012; Araújo *et al.*, 2013), y en otros grupos de ectotermos marinos (Nishizaki *et al.*, 2015; Stuart-Smith *et al.*, 2017; Grady *et al.*, 2019). El pasado patrón se observó como una generalidad del grupo y a nivel de subfamilias, sin embargo, a nivel de género resultó arriesgado interpretar estas inferencias, principalmente debido al bajo tamaño de muestra. Por otro lado, aunque Heatwole *et al.*, (2012) mencionan que usualmente las serpientes marinas se distribuyen cerca de sus límites térmicos superiores y que los límites térmicos superiores de las especies tropicales no suelen superar las temperaturas máximas de los organismos que han sido colectados (Deutsch *et al.*, 2008; Huey *et al.*, 2009), se reconoce que otros factores como las interacciones bióticas y las barreras geográficas podrían limitar a los organismos en su capacidad para ocupar el rango completo de su tolerancia térmica. No obstante, a partir de los resultados obtenidos en este estudio y debido a la baja tasa de aclimatación fisiológica de los ectotermos marinos (Brattstrom 1968; Ghalambor *et al.*, 2006; Huey *et al.*, 2009) se puede inferir que la varianza menor en los límites térmicos superiores podrían tener implicaciones críticas frente al aumento de la temperatura global de mar en el futuro, excediendo los límites de los organismos y comprometiendo los esfuerzos para su conservación (Araújo *et al.*, 2013; Udyawer *et al.*, 2020).

10.3. Limitaciones y trabajo a futuro

Los análisis de importancia de las variables ambientales que se obtuvieron en este trabajo tienen como base en el modelado correlativo de nichos ecológicos. Este tipo de modelado presenta al menos tres limitaciones importantes cuando el interés del usuario es evaluar la contribución relativa de cada variable explicativa. Primero, a pesar de que se utilizan diferentes criterios para seleccionar los modelos que maximizan nuestras estadísticas, no se tiene la capacidad de identificar cuáles reflejan la importancia de las variables en un contexto biológico. Segundo, los valores de importancia de las variables no se recomiendan ser tomados como valores absolutos y son dependientes al método. Tercero, los factores extrínsecos (i.e. propiedades del ambiente que son independientes de las especies) son influenciados por los modeladores y los intrínsecos (i.e. respuesta de las especies a los ambientes) pueden afectar la habilidad de medir la importancia de las variables (Smith y Santos 2020).

Particularmente, estos factores extrínsecos se vuelven relevantes ya que están bajo el control del modelador (e.g. elección del algoritmo, área de estudio y tamaño de muestra) y pueden potencialmente mejorar. De igual forma Smith y Santos (2020) han evidenciado la falta de consistencia en los algoritmos para calcular la importancia de las variables cuando hay interacciones entre las variables, lo que genera complicaciones en el cómputo de las métricas utilizadas para calcular la importancia de variables. A pesar de que MaxEnt (el algoritmo utilizado en este estudio) genera dos métricas (porcentaje de contribución y permutación de la importancia), no existe un consenso en la literatura sobre cuál resulta más informativa. La mayoría de estudios utilizan el porcentaje de contribución (Blach-Overgaard *et al.*, 2010; Millar y Blouin-Demers 2012; Warren *et al.*, 2014) sin embargo, esto puede deberse a que esta métrica es la primera en la lista de resultados que genera el programa (Searcy y Shaffer 2016). Por su parte Halvorsen (2013), ha concluido con simulaciones que el porcentaje de contribución resulta el más informativo, contrario a lo encontrado por Searcy y Shaffer (2016), donde concluyen que la permutación de la importancia es la mejor métrica. No obstante, estos últimos mencionan que esperarían mejores resultados con el porcentaje de contribución cuando exista un tratamiento para eliminar la multicolinealidad; por ejemplo, usando un análisis de componentes principales, pues cuando se pretende mantener la identidad de las variables, se ha optado por promediar los valores permutados y no permutados (Anadón *et al.*, 2015; Becerra-López *et al.*, 2020).

Como se menciona anteriormente, a través de los límites térmicos se puede inferir la susceptibilidad ante la temperatura actual y las altas tasas de incremento debido al cambio climático. Sin embargo, a pesar de que se sugiere, no se evaluó de manera formal y la estabilidad de los resultados permanece en la dependencia del periodo temporal de los datos de ocurrencia y las variables. No obstante, se espera que este patrón represente un proceso evolutivo de las especies al acumular mayor plasticidad en los límites térmicos inferiores en comparación con la plasticidad de los límites superiores (Gunderson y Stillman 2015; Verberk *et al.*, 2018) de acuerdo a la baja tasa de organismos con resistencia substancial a altas temperaturas (Hoffmann *et al.*, 2013). Nuestros resultados se presentan de manera inferencial, por lo que las implicaciones están bajo supuestos de conservadurismo evolutivo y bajas tasas de aclimatación que podrían no reflejar necesariamente problemas de conservación en el futuro.

Otra limitación que forma parte en ambos resultados, es la dependencia filogenética. Lane y Shine (2011) y Sanders *et al.*, (2013) presentan porciones de la filogenia del grupo a través de DNA mitocondrial y nuclear, sin embargo, no existe hasta la fecha una filogenia completa, actual y resuelta implicando que los resultados aquí arrojados puedan modificarse dependiendo de las actualizaciones y reubicaciones taxonómicas de las especies y géneros. Finalmente, a pesar de que las especies de reptiles mantienen fuertes implicaciones con la temperatura (Pough *et al.*, 2001), en este trabajo no se evaluaron dichas implicaciones en la ecología de las especies (e.g. morfología, abundancia poblacional, estacionalidad). A partir de estas limitaciones y estudios previos (Lukoschek *et al.*, 2007; Udyawer *et al.*, 2014; Gherghel *et al.*, 2018), se pretende en futuros trabajos tres propuestas principales: 1) sintetizar la información recabada en este trabajo para proyectar nichos ecológicos de las

serpientes marinas en la geografía, incorporar variables distales como batimetría *a posteriori* y realizar una capa de sesgo de muestreo para delimitar los modelos y describir diferentes patrones geográficos. 2) generar mapas de riqueza del grupo, para evaluar su representatividad en las áreas marinas protegidas y 3) evaluar si el grupo responde a diversas hipótesis ecológicas para generar información relevante para el grupo.

11. Conclusiones

- Se identificó que la temperatura fue en términos generales la variable con mayor importancia relativa al estimar los patrones de distribución de las serpientes marinas a través de las diferentes resoluciones espaciales y taxonómicas.
- Las concentraciones de fosfatos, nitratos y silicatos fueron variables de alta importancia.
- Las variables de alta importancia fueron más estables entre resoluciones espaciales de los niveles taxonómicos más altos.
- Se reconocieron patrones generales de asimetría entre los límites térmicos, teniendo mayor variabilidad en los límites inferiores que superiores.
- La asimetría entre límites térmicos disminuyó conforme decreció la resolución taxonómica y aumentó la resolución espacial.

12. Literatura citada

- Abdel-Dayem, M.S., Annajar, B.B., Hanafi, H.A. y Obenauer, P.J. (2012). The Potential Distribution of *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae) in Libya Based on Ecological Niche Model. *Journal of Medical Entomology*, 49, 739-745.
- Addo-Bediako, A., Chown, S.L. y Gaston, K.J. (2000). Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of Royal Society B Biological Sciences*, 267, 739-745.
- Anadón, J.D., Graciá, E., Botella, F., Giménez, A., Fahd, S. y Fritz, U. (2015). Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38, 956-966.
- Anderson, J.L., Albergotti, L., Ellebracht, B., Huey, R.B. y Phillips, P.C. (2011). Does thermoregulatory behavior maximize reproductive fitness of natural isolates of *Caenorhabditis elegans*? *BMC Evolutionary Biology*, 11, 157.
- Araújo, M.B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P.A., Valladares, F. y Chown, S.L. (2013). Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16, 1206-1219.
- Ashcroft, M.B., French, K.O. y Chisholm, L.A. (2011). An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling*, 222, 524-531.
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E.A. y De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 277-284.
- Bacolod, P.J.T.P.S. (1990). The biology of some commercially important species of sea snakes (Hydrophiidae) in the Visayas Sea. 27, 61-88.
- Becerra-López, J.L., Rosales-Serna, R., Ehsan, M., Becerra-López, J.S., Czaja, A., Estrada-Rodríguez, J.L. et al., (2020). Climatic Change and Habitat Availability for Three Sotol Species in México: A Vision towards Their Sustainable Use. *Sustainability*, 12, 1-1.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J.-C., Dransfield, J., Greve, M. y Balslev, H. (2010). Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography*, 33, 380-391.
- Blank, J.M., Morrissette, J.M., Landeira-Fernandez, A.M., Blackwell, S.B., Williams, T.D. y Block, B.A. (2004). In situ cardiac performance of Pacific bluefin tuna hearts in response to acute temperature change. *The Journal of experimental biology*, 207, 881-890.
- Bosch, S., Tyberghein, L., Deneudt, K., Hernandez, F. y De Clerck, O. (2018). In search of relevant predictors for marine species distribution modelling using the MarineSPEED benchmark dataset. *Diversity and Distributions*, 24, 144-157.
- Bradie, J. y Leung, B. (2017). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*, 44, 1344-1361.
- Brattstrom, B.H. (1968). Thermal acclimation in Anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 24, 93-111.
- Brischoux, F., Bonnet, X. y Shine, R. (2009). Kleptothermy: an additional category of thermoregulation, and a possible example in sea kraits (*Laticauda laticaudata*, Serpentes). *Biology Letters*, 5, 729-731.
- 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.
- Bussarawit, S., Rasmussen, A.R. y Andersen, M.J.S.S.N.H.B. (1989). A preliminary study on sea snakes (Hydrophiidae) from Phuket harbour, Phuket Island, Thailand. 37, 209-225.
- Carrière, Y. y Boivin, G. (2001). Constraints on the evolution of thermal sensitivity of foraging in *Trichogramma*: genetic trade-offs and plasticity in maternal selection. *The American naturalist*, 157, 570-581.

- Cobos, M.E., Peterson, A.T., Barve, N. y Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7:e6281, 15.
- Colwell, R.K. y Rangel, T.F. (2010). A stochastic, evolutionary model for range shifts and richness on tropical elevational gradients under Quaternary glacial cycles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3695-3707.
- Connor, T., Viña, A., Winkler, J.A., Hull, V., Tang, Y., Shortridge, A. *et al.*, (2019). Interactive spatial scale effects on species distribution modeling: The case of the giant panda. *Scientific Reports*, 9, 14563.
- Cooper, V.S., Bennett, A.F. y Lenski, R.E. (2001). Evolution of thermal dependence of growth rate of *Escherichia coli* populations during 20,000 generations in a constant environment. *Evolution; international journal of organic evolution*, 55, 889-896.
- Crowe-Riddell, J.M., D'Anastasi, B.R., Nankivell, J.H., Rasmussen, A.R. y Sanders, K.L. (2019). First records of sea snakes (Elapidae: Hydrophiinae) diving to the mesopelagic zone (>200 m). *Austral Ecology*, 44, 752-754.
- De Marco, P.J. y Nóbrega, C.C. (2018). Evaluating collinearity effects on species distribution models: An approach based on virtual species simulation. *PLOS ONE*, 13, e0202403.
- Descombes, P., Wisz, M.S., Leprieur, F., Parravicini, V., Heine, C., Olsen, S.M. *et al.*, (2015). Forecasted coral reef decline in marine biodiversity hotspots under climate change. *Global change biology*, 21, 2479-2487.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C. *et al.*, (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6668.
- Dodd, C.K. (2016). *Reptile ecology and conservation: A handbook of techniques*. Oxford University Press.
- Eme, D., Malard, F., Colson-Proch, C., Jean, P., Calvignac, S., Konecny-Dupré, L. *et al.*, (2014). Integrating phylogeography, physiology and habitat modelling to explore species range determinants. *Journal of Biogeography*, 41, 687-699.
- Feng, X., Park, D.S., Liang, Y., Pandey, R. y Papeş, M. (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*, 9, 10365-10376.
- Fligner, M.A. y Killeen, T.J. (1976). Distribution-Free Two-Sample Tests for Scale. *Journal of the American Statistical Association*, 71, 210-213.
- Gaston, K.J. y Fuller, R.A. (2009). The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1-9.
- Gaüzère, P., Jiguet, F. y Devictor, V. (2015). Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences. *Global change biology*, 21, 3367-3378.
- Gaye, B., Nagel, B., Dähnke, K., Rixen, T. y Emeis, K.-C. (2013). Evidence of parallel denitrification and nitrite oxidation in the ODZ of the Arabian Sea from paired stable isotopes of nitrate and nitrite. *Global Biogeochemical Cycles*, 27, 1059-1071.
- Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J. y Wang, G. (2006). Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and comparative biology*, 46, 5-17.
- Gherghel, I., Brischoux, F. y Papeş, M. (2018). Using biotic interactions in broad-scale estimates of species' distributions. *Journal of Biogeography*, 45, 2216-2225.
- Gholamy, A., Kreinovich, V. y Kosheleva, O. (2018). Why 70/30 or 80/20 Relation Between Training and Testing Sets: A Pedagogical Explanation. *International Journal of Intelligent Technologies and Applied Statistics*, 11, 105-111.

- Gillespie, T.W., Foody, G.M., Rocchini, D., Giorgi, A.P. y Saatchi, S. (2008). Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 32, 203-221.
- Gopalakrishnakone, P. (1994). *Sea snake toxinology*. NUS Press.
- Goreau, T.F., Goreau, N.I. y Goreau, T.J. (1979). Corals and Coral Reefs. *Scientific American*, 241, 124-137.
- Grady, J.M., Maitner, B.S., Winter, A.S., Kaschner, K., Tittensor, D.P., Record, S. *et al.*, (2019). Metabolic asymmetry and the global diversity of marine predators. *Science*, 363, eaat4220.
- Guinea, M.L. (2013). Surveys of the Sea Snakes and Sea Turtles on Reefs of the Sahul Shelf. School of Environment. Faculty of Engineering, Health, Science and the Environment. Charles Darwin University, p. 91.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993-1009.
- Gunderson, A.R. y Stillman, J.H. (2015). Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20150401.
- Gvoždík, L. (2018). Just what is the thermal niche? *Oikos*, 127, 1701-1710.
- Halvorsen, R. (2013). A strict maximum likelihood explanation of MaxEnt, and some implications for distribution modelling. *Sommerfeltia*, 36, 1-132.
- Heatwole, H., Grech, A., Monahan, J.F., King, S. y Marsh, H. (2012). Thermal biology of sea snakes and sea kraits. *Integrative and comparative biology*, 52, 257-273.
- Heatwole, H.J.W.S.B. (1997). Marine snakes: are they a sustainable resource? , 766-772.
- Hoffmann, A.A., Chown, S.L. y Clusella-Trullas, S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: how constrained are they? *Functional Ecology*, 27, 934-949.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Hertz, P.E., Álvarez Pérez, H.J. *et al.*, (2009). Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1939-1948.
- Karthikeyan y Balasubramanian (2008). Feeding and reproductive behavior of captive sea snakes *Hydrophis cyanocinctus*. *Applied Herpetology*, 5, 75-80.
- Kearney, M. y Porter, W.P. (2004). Mapping the Fundamental Niche: Physiology, Climate, and the Distribution of a Nocturnal Lizard. *Ecology*, 85, 3119-3131.
- Kruskal, W.H. y Wallis, W.A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47, 583-621.
- Lane, A. y Shine, R. (2011). Phylogenetic relationships within laticaudine sea snakes (Elapidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 59, 567-577.
- Lee-Yaw, J.A., Kharouba, H.M., Bontrager, M., Mahony, C., Csergő, A.M., Noreen, A.M.E. *et al.*, (2016). A synthesis of transplant experiments and ecological niche models suggests that range limits are often niche limits. *Ecology Letters*, 19, 710-722.
- Lillywhite, H.B., Sheehy, C.M., III, Heatwole, H., Brischoux, F. y Steadman, D.W. (2018). Why Are There No Sea Snakes in the Atlantic? *BioScience*, 68, 15-24.
- Lozier, J.D., Aniello, P. y Hickerson, M.J. (2009). Predicting the distribution of Sasquatch in western North America: anything goes with ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 36, 1623-1627.
- Lukoschek, V., Heatwole, H., Grech, A., Burns, G. y Marsh, H. (2007). Distribution of two species of sea snakes, *Aipysurus laevis* and *Emydocephalus annulatus*, in the southern Great Barrier Reef: metapopulation dynamics, marine protected areas and conservation. *Coral Reefs*, 26, 291-307.

- Lukoschek, V. y Keogh, J.S. (2006). Molecular phylogeny of sea snakes reveals a rapidly diverged adaptive radiation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89, 523-539.
- Magnuson, J.J. (2010). History and heroes: the thermal niche of fishes and long-term lake ice dynamics. *Journal of fish biology*, 77, 1731-1744.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B. y Patricia, A.M. (1979). Temperature as an Ecological Resource. *American Zoologist*, 19, 331-343.
- Mao, S.-H. y Chen, B.-Y. (1980). *Sea snakes of Taiwan: a natural history of sea snakes*. National Science Council.
- Mateo, R.G., Vanderpoorten, A., Muñoz, J., Laenen, B. y Désamoré, A. (2013). Modeling Species Distributions from Heterogeneous Data for the Biogeographic Regionalization of the European Bryophyte Flora. *PLOS ONE*, 8, e55648.
- Merow, C., Smith, M.J., Edwards Jr, T.C., Guisan, A., McMahon, S.M., Normand, S. *et al.*, (2014). What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography*, 37, 1267-1281.
- Millar, C.S. y Blouin-Demers, G. (2012). Habitat suitability modelling for species at risk is sensitive to algorithm and scale: A case study of Blanding's turtle, *Emydoidea blandingii*, in Ontario, Canada. *Journal for Nature Conservation*, 20, 18-29.
- Mullins, J.C., Garofolo, G., Van Ert, M., Fasanella, A., Lukhnova, L., Hugh-Jones, M.E. *et al.*, (2013). Ecological Niche Modeling of *Bacillus anthracis* on Three Continents: Evidence for Genetic-Ecological Divergence? *PLOS ONE*, 8, e72451.
- Muscarella, R., Galante, P.J., Soley-Guardia, M., Boria, R.A., Kass, J.M., Uriarte, M. *et al.*, (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, 1198-1205.
- Nguyen, Q.H., Ly, H.-B., Ho, L.S., Al-Ansari, N., Le, H.V., Tran, V.Q. *et al.*, (2021). Influence of Data Splitting on Performance of Machine Learning Models in Prediction of Shear Strength of Soil. *Mathematical Problems in Engineering*, 2021, 4832864.
- Nishizaki, M.T., Barron, S. y Carew, E. (2015). Thermal stress increases fluctuating asymmetry in marine mussels: environmental variation and developmental instability. *Ecosphere*, 6, art85.
- Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361-371.
- Peterson, A.T., Papeş, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213, 63-72.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. y Schapire, R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
- Pörtner, H. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88, 137-146.
- Pörtner, H.O. y Farrell, A.P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science*, 322, 690-692.
- Pörtner, H.O., Schulte, P.M., Wood, C.M. y Schiemer, F. (2010). Niche dimensions in fishes: an integrative view. *Physiological and biochemical zoology : PBZ*, 83, 808-826.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. y Wells, K.D. (2001). *Herpetology*. Prentice Hall.
- Punay, E. (1975). Commercial sea snake fisheries in the Philippines. 489-502.
- Qiao, H., Hu, J. y Huang, J. (2013). Theoretical basis, future directions, and challenges for ecological niche models. 43, 915-927.

- Quintero, I. y Wiens, J.J. (2013). Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16, 1095-1103.
- R-Core-Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. *Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.
- Rabosky, D.L., Grudler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J.J., Brown, J.W. *et al.*, (2014). BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 701-707.
- Radosavljevic, A. y Anderson, R.P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41, 629-643.
- Randin, C.F., Jaccard, H., Vittoz, P., Yoccoz, N.G. y Guisan, A. (2009). Land use improves spatial predictions of mountain plant abundance but not presence-absence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 996-1008.
- Rasmussen, A.R., Murphy, J.C., Ompi, M., Gibbons, J.W. y Uetz, P. (2011). Marine Reptiles. *PLOS ONE*, 6, e27373.
- Reitermanova, Z. (2010). Data splitting. pp. 31-36.
- Sandblom, E., Clark, T.D., Gräns, A., Ekström, A., Brijs, J., Sundström, L.F. *et al.*, (2016). Physiological constraints to climate warming in fish follow principles of plastic floors and concrete ceilings. *Nature Communications*, 7, 11447.
- Sanders, K.L., Lee, M.S., Leys, R., Foster, R. y Keogh, J.S. (2008). Molecular phylogeny and divergence dates for Australasian elapids and sea snakes (hydrophiinae): evidence from seven genes for rapid evolutionary radiations. *J Evol Biol*, 21, 682-695.
- Sanders, K.L., Lee, M.S.Y., Mumpuni, Bertozzi, T. y Rasmussen, A.R. (2013). Multilocus phylogeny and recent rapid radiation of the viviparous sea snakes (Elapidae: Hydrophiinae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 66, 575-591.
- Sbrocco, E.J. y Barber, P.H. (2013). MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology*, 94, 979-979.
- Schmidt, K., Behrens, T. y Scholten, T. (2008). Instance selection and classification tree analysis for large spatial datasets in digital soil mapping. *Geoderma*, 146, 138-146.
- Searcy, C.A. y Shaffer, H.B. (2016). Do Ecological Niche Models Accurately Identify Climatic Determinants of Species Ranges? *The American naturalist*, 187, 423-435.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. y Rice, K.J. (2009). Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 415-436.
- 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.
- Sherratt, E., Rasmussen, A.R. y Sanders, K.L. (2018). Trophic specialization drives morphological evolution in sea snakes. *Royal Society Open Science*, 5, 172141.
- Siddiqui, W.H. y Barlow, C.A. (1972). Population Growth of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) at Constant and Alternating Temperatures¹. *Annals of the Entomological Society of America*, 65, 993-1001.
- Smith, A.B. y Santos, M.J. (2020). Testing the ability of species distribution models to infer variable importance. *Ecography*, 43, 1-13.
- Soberón, J. y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *J Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19644-19650.
- Soberon, J. y Peterson, A.T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 10.

- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M. *et al.*, (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57, 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 & Evolution*, 1, 1846-1852.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. y Dulvy, N.K. (2011). Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of Royal Society B Biological Sciences*, 278, 1823-1830.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. y Dulvy, N.K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2, 686-690.
- Taghizadeh-Mehrjardi, R., Nabiollahi, K., Minasny, B. y Triantafyllis, J. (2015). Comparing data mining classifiers to predict spatial distribution of USDA-family soil groups in Baneh region, Iran. *Geoderma*, 253-254, 67-77.
- Thomson, D.R., Stevens, F.R., Ruktanonchai, N.W., Tatem, A.J. y Castro, M.C. (2017). GridSample: an R package to generate household survey primary sampling units (PSUs) from gridded population data. *International Journal of Health Geographics*, 16, 25.
- Udyawer, V., Barnes, P., Bonnet, X., Brischoux, F., Crowe-Riddell, J.M., D'Anastasi, B. *et al.*, (2018). Future Directions in the Research and Management of Marine Snakes. *Frontiers in Marine Science*, 5, 399.
- Udyawer, V., Cappo, M., Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R. y Lukoschek, V. (2014). Distribution of sea snakes in the Great Barrier Reef Marine Park: observations from 10 yrs of baited remote underwater video station (BRUVS) sampling. *Coral Reefs*, 33, 777-791.
- Udyawer, V., Somaweera, R., Nitschke, C., d'Anastasi, B., Sanders, K., Webber, B.L. *et al.*, (2020). Prioritising search effort to locate previously unknown populations of endangered marine reptiles. *Global Ecology and Conservation*, 22, e01013.
- Uetz, P., Freed, P. y Hošek, J. (2016). The Reptile Database. Available at: <http://www.reptile-database.org> Last accessed January 15th, 2019.
- Ukuwela, K.D.B., Lee, M.S.Y., Rasmussen, A.R., de Silva, A., Mumpuni, Fry, B.G. *et al.*, (2016). Evaluating the drivers of Indo-Pacific biodiversity: speciation and dispersal of sea snakes (Elapidae: Hydrophiinae). *Journal of Biogeography*, 43, 243-255.
- Van Cao, N., THIEN TAO, N., Moore, A., Montoya, A., Redsted Rasmussen, A., Broad, K. *et al.*, (2014). Sea snake harvest in the Gulf of Thailand. 28, 1677-1687.
- Verberk, W.C.E.P., Calosi, P., Spicer, J.I., Kehl, S. y Bilton, D.T. (2018). Does plasticity in thermal tolerance trade off with inherent tolerance? The influence of setal tracheal gills on thermal tolerance and its plasticity in a group of European diving beetles. *Journal of Insect Physiology*, 106, 163-171.
- Veron, J. (2000). *Corals of the World*.
- Veron, J. (2008). *A Reef in Time*.
- Voris, H.K. (1972). The role of sea snakes (Hydrophiidae) in the trophic structure of coastal ocean communities. *J Mar Biol Assoc India*, 14, 429-442.
- Voris, H.K. y Voris, H.H. (1983). Feeding Strategies in Marine Snakes: An Analysis of Evolutionary, Morphological, Behavioral and Ecological Relationships¹. *American Zoologist*, 23, 411-425.
- Voris, H.K., Voris, H.H. y Liat, L.B. (1978). The Food and Feeding Behavior of a Marine Snake, *Enhydrina schistosa* (Hydrophiidae). *Copeia*, 1978, 134-146.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C. *et al.*, (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pysek, P., Kühn, I. *et al.*, (2009). Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol*, 24, 686-693.

- Wang, G., Wang, S., Wang, Z., Jing, W., Xu, Y., Zhang, Z. *et al.*, (2018). Tidal variability of nutrients in a coastal coral reef system influenced by groundwater. *Biogeosciences*, 15, 997-1009.
- Ward, T.J.M. y Research, F. (1996). Sea snake by-catch of prawn trawlers on the northern Australian continental shelf. 47, 631-635.
- 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, 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, 334-343.
- Wiens, J.A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C.A. y Snyder, M.A. (2009). Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19729.
- Wiens, J.J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366, 2336-2350.

Anexos

Anexo 1. Comparaciones por pares de variables

Variable	Grupo		Hydrophiinae		Laticaudinae	
	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>	χ^2	<i>p</i>
Cal	0.09	0.76	0.09	0.76	0.00	0.00
Cvel	0.76	0.38	0.59	0.44	0.18	0.67
Doxy	0.04	0.85	0.03	0.85	0.60	0.44
Iro	0.52	0.47	0.31	0.58	0.87*	0.40
Nit	0.10	0.75	0.00	0.95	0.00	0.00
pH	0.73	0.39	0.73	0.39	0.00	0.00
Pho	1.53	0.22	1.14	0.29	0.00	0.00
Sal	0.23	0.63	0.05	0.83	0.46*	0.54
Sil	5.06*	0.04**	4.83*	0.05	0.64*	0.57
Tem	0.05	0.82	0.99	0.32	5.07*	0.04**

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, *p* = Valor de *p*, * = Estadístico F, ** = Diferencia significativa.

Anexo 2. Comparación de límites térmicos

Anexo 2.1. Grupo

	Set	5 minutes		10 minutes	
		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	30.89	2.73E-08	35.60	2.43E-09
	Bme	55.51	9.29E-14	50.51	1.19E-12
	Bmi	57.57	3.27E-14	58.69	1.85E-14
	Bsurf	16.34	5.29E-05	15.82	6.97E-05
	Msurf	10.50	1.20E-03	13.43	2.48E-04
Tmean	Bma	30.90	2.72E-08	33.17	8.43E-09
	Bme	58.45	2.09E-14	50.21	1.39E-12
	Bmi	57.12	4.09E-14	58.69	1.85E-14
	Bsurf	32.42	1.24E-08	33.38	7.60E-09
	Msurf	40.58	1.88E-10	41.88	9.71E-11
Tmin	Bma	14.28	1.58E-04	21.45	3.64E-06
	Bme	44.43	2.63E-11	45.36	1.64E-11
	Bmi	51.12	8.69E-13	53.47	2.63E-13
	Bsurf	10.46	1.22E-03	11.39	7.39E-04
	Msurf	19.37	1.08E-05	18.35	1.84E-05

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.2. Subfamilia Hydrophiinae

	Set	5 minutes		10 minutes	
		X^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	30.89	2.73E-08	35.60	2.43E-09
	Bme	55.51	9.29E-14	50.51	1.19E-12
	Bmi	57.57	3.27E-14	58.69	1.85E-14
	Bsurf	16.34	5.29E-05	15.82	6.97E-05
	Msurf	10.50	1.20E-03	13.43	2.48E-04
Tmean	Bma	30.90	2.72E-08	33.17	8.43E-09
	Bme	58.45	2.09E-14	50.21	1.39E-12
	Bmi	57.12	4.09E-14	58.69	1.85E-14
	Bsurf	32.42	1.24E-08	33.38	7.60E-09
	Msurf	40.58	1.88E-10	41.88	9.71E-11
Tmin	Bma	14.28	1.58E-04	21.45	3.64E-06
	Bme	44.43	2.63E-11	45.36	1.64E-11
	Bmi	51.12	8.69E-13	53.47	2.63E-13
	Bsurf	10.46	1.22E-03	11.39	7.39E-04
	Msurf	19.37	1.08E-05	18.35	1.84E-05

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.3. Subfamilia Laticaudinae

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	0.36	0.55	0.00	0.99
	Bme	7.59	5.88E-03	7.60	5.84E-03
	Bmi	7.59	5.88E-03	7.60	5.84E-03
	Bsurf	0.98	0.32	0.98	0.32
	Msurf	5.29	2.14E-02	2.28	0.13
	Bma	1.04	0.31	2.44	0.12
	Bme	4.42	3.55E-02	7.60	5.84E-03
Tmean	Bmi	7.60	5.84E-03	7.60	5.84E-03
	Bsurf	0.69	0.41	0.69	0.41
	Msurf	0.07	0.79	0.90	0.34
	Bma	4.15	4.16E-02	3.85	4.96E-02
	Bme	7.57	5.92E-03	2.06	0.15
Tmin	Bmi	7.57	5.92E-03	7.60	5.84E-03
	Bsurf	2.71	0.10	2.71	0.10
	Msurf	1.99	0.16	1.16	0.28

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.4. Género *Aipysurus*

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	5.40	0.02	5.40	0.02
	Bme	5.10	2.39E-02	7.81	5.20E-03
	Bmi	5.75	1.65E-02	7.03	8.00E-03
	Bsurf	4.80	0.03	5.25	0.02
	Msurf	4.19	4.07E-02	4.01	0.05
	Bma	5.20	0.02	4.82	0.03
	Bme	5.79	1.61E-02	6.44	1.12E-02
Tmean	Bmi	4.67	3.07E-02	5.80	1.60E-02
	Bsurf	1.09	0.30	1.09	0.30
	Msurf	2.07	0.15	2.23	0.14
	Bma	4.82	2.81E-02	4.82	0.03
Tmin	Bme	5.28	2.16E-02	6.65	0.01
	Bmi	4.27	3.89E-02	5.93	1.49E-02
	Bsurf	1.09	0.30	1.43	0.23
	Msurf	1.67	0.20	1.42	0.23

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.5. Género *Aspidomorphus*

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	2.48	0.12	3.00	0.08
	Bme	2.48	1.16E-01	3.00	0.08
	Bmi	2.48	1.16E-01	3.00	0.08
	Bsurf	2.76	0.10	3.00	0.08
	Msurf	2.48	1.16E-01	2.76	0.10
	Bma	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bme	3.00	0.08	3.00	0.08
Tmean	Bmi	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bsurf	3.00	0.08	3.00	0.08
	Msurf	3.00	0.08	2.76	0.10
	Bma	2.48	1.16E-01	3.00	0.08
Tmin	Bme	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bmi	2.76	9.68E-02	3.00	0.08
	Bsurf	2.76	0.10	3.00	0.08
	Msurf	2.32	0.13	2.32	0.13

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.6. Género *Chitulia*

		5 minutes		10 minutes	
Set		2	<i>p</i>	2	<i>p</i>
		χ		χ	
Tmax	Bma	1.98	0.16	1.98	0.16
	Bme	1.37	0.24	1.37	0.24
	Bmi	0.94	0.33	0.94	0.33
	Bsurf	0.01	0.91	0.01	0.91
	Msurf	0.07	0.79	0.07	0.79
Tmean	Bma	3.19	0.07	3.19	0.07
	Bme	3.19	0.07	3.19	0.07
	Bmi	3.19	0.07	3.19	0.07
	Bsurf	1.18	0.28	1.18	0.28
	Msurf	3.19	0.07	3.19	0.07
Tmin	Bma	3.19	0.07	3.19	0.07
	Bme	3.19	0.07	2.52	0.11
	Bmi	2.52	0.11	2.52	0.11
	Bsurf	3.19	0.07	3.19	0.07
	Msurf	3.19	0.07	3.19	0.07

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, *p* = Valor de p.

Anexo 2.7. Género *Disteira*

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	4.99	2.55E-02	5.13	2.35E-02
	Bme	4.96	2.59E-02	5.13	2.35E-02
	Bmi	4.99	2.55E-02	5.13	2.35E-02
	Bsurf	1.76	0.18	0.72	0.40
	Msurf	0.09	0.76	2.87	9.03E-02
	Bma	5.03	2.49E-02	5.03	2.49E-02
	Bme	5.03	2.49E-02	5.03	2.49E-02
Tmean	Bmi	1.47	0.23	1.47	0.23
	Bsurf	0.12	0.73	0.12	0.73
	Msurf	2.87	0.09	2.85	0.09
	Bma	4.99	2.55E-02	5.03	0.02
Tmin	Bme	5.03	2.49E-02	1.78	0.18
	Bmi	0.12	0.73	0.12	0.73
	Bsurf	0.62	0.43	0.62	0.43
	Msurf	0.72	0.40	0.00	0.99

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.8. Género *Emydocephalus*

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	2.48	0.12	3.00	0.08
	Bme	2.48	0.12	3.00	0.08
	Bmi	2.48	0.12	3.00	0.08
	Bsurf	2.32	0.13	3.00	0.08
	Msurf	2.32	0.13	2.76	9.68E-02
Tmean	Bma	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bme	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bmi	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bsurf	3.00	0.08	3.00	0.08
	Msurf	2.48	0.12	2.48	0.12
Tmin	Bma	2.76	9.68E-02	3.00	0.08
	Bme	2.48	0.12	3.00	0.08
	Bmi	3.00	0.08	3.00	0.08
	Bsurf	3.00	0.08	3.00	0.08
	Msurf	2.48	0.12	2.48	0.12

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.9. Género *Hydrophis*

	Set	5 minutes		10 minutes	
		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	6.15	1.31E-02	6.77	9.26E-03
	Bme	7.68	5.58E-03	7.70	5.53E-03
	Bmi	7.68	5.58E-03	7.70	5.53E-03
	Bsurf	3.22	7.28E-02	3.23	0.07
	Msurf	4.23	3.98E-02	2.09	0.15
Tmean	Bma	6.76	9.32E-03	7.20	7.30E-03
	Bme	8.53	3.50E-03	8.53	3.49E-03
	Bmi	8.53	3.50E-03	8.53	3.50E-03
	Bsurf	11.65	6.43E-04	11.10	8.65E-04
	Msurf	11.87	5.72E-04	9.90	1.65E-03
Tmin	Bma	5.78	1.62E-02	5.78	1.62E-02
	Bme	8.52	3.51E-03	7.95	4.82E-03
	Bmi	8.22	4.14E-03	7.94	4.83E-03
	Bsurf	8.15	4.31E-03	6.70	9.65E-03
	Msurf	8.56	3.43E-03	8.35	3.85E-03

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.10. Género *Laticauda*

		5 minutes		10 minutes	
Set		χ^2	p	χ^2	p
Tmax	Bma	0.36	0.55	0.76	0.38
	Bme	7.59	5.88E-03	0.09	0.76
	Bmi	7.59	5.88E-03	0.22	0.64
	Bsurf	0.98	0.32	1.03	0.31
	Msurf	5.29	2.14E-02	0.16	0.69
Tmean	Bma	1.04	0.31	0.76	0.38
	Bme	4.42	3.55E-02	0.09	0.76
	Bmi	7.60	5.84E-03	0.09	0.76
	Bsurf	0.69	0.41	1.03	0.31
	Msurf	0.07	0.79	1.01	0.31
Tmin	Bma	4.15	4.16E-02	0.94	0.33
	Bme	7.57	5.92E-03	0.09	0.76
	Bmi	7.57	5.92E-03	0.09	0.76
	Bsurf	2.71	0.10	1.82	0.18
	Msurf	1.99	0.16	1.82	0.18

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

Anexo 2.11. Género *Leioselasma*

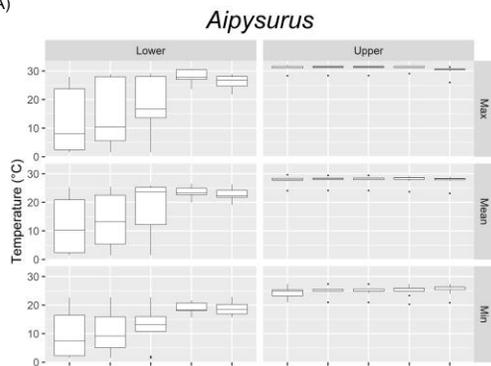
		5 minutes		10 minutes		
Set		χ^2	p	χ^2	p	
Tmax	Bma	5.03	2.49E-02	5.13	0.02	
	Bme	4.99	2.55E-02	5.03	0.02	
	Bmi	4.96	2.59E-02	5.03	0.02	
	Bsurf	0.13	0.72	0.13	0.72	
	Msurf	0.12	0.73	2.84	0.09	
	Bma	0.72	0.40	5.13	0.02	
	Bme	5.03	2.49E-02	5.13	0.02	
Tmean	Bmi	5.03	2.49E-02	5.13	0.02	
	Bsurf	5.03	2.49E-02	5.03	0.02	
	Msurf	4.99	2.55E-02	5.03	0.02	
	Bma	0.31	0.58	5.03	0.02	
	Bme	4.99	2.55E-02	5.13	0.02	
	Tmin	Bmi	5.00	2.54E-02	5.13	0.02
		Bsurf	0.12	0.73	0.09	0.76
Msurf		0.30	0.58	0.31	0.58	

Nota: χ^2 = Chi cuadrada, p = Valor de p.

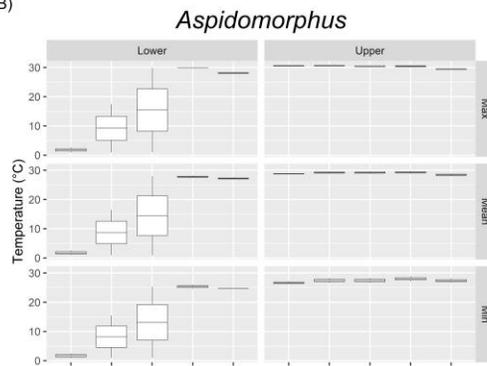
Anexo 3. Límites por genero

Anexo 3.1. Límites a 5 minutos

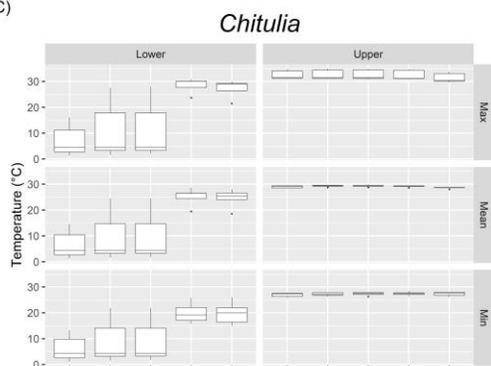
A)



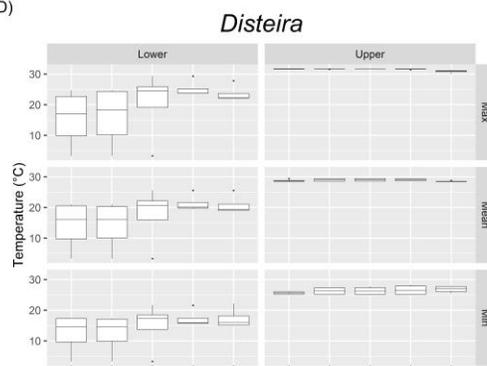
B)



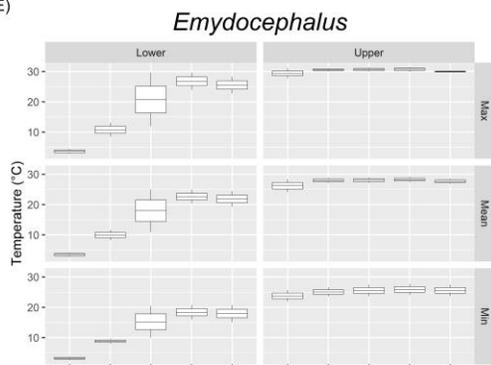
C)



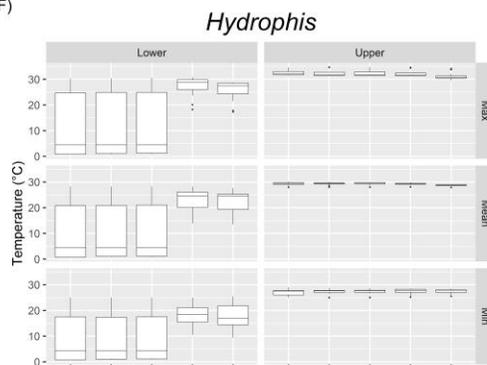
D)



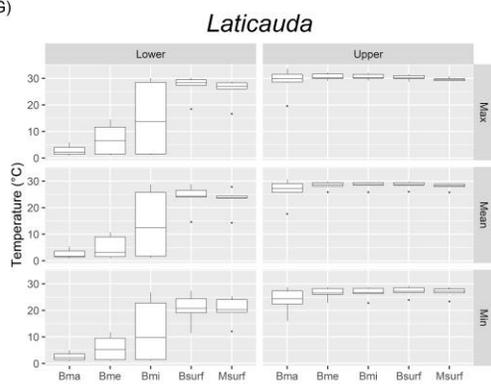
E)



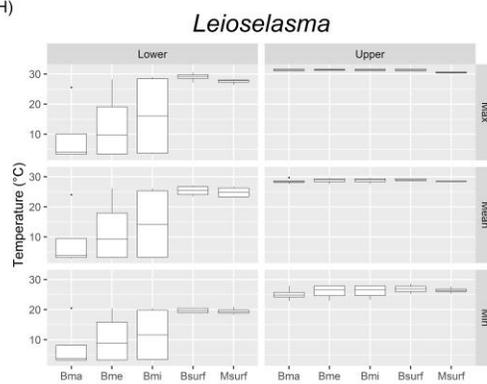
F)



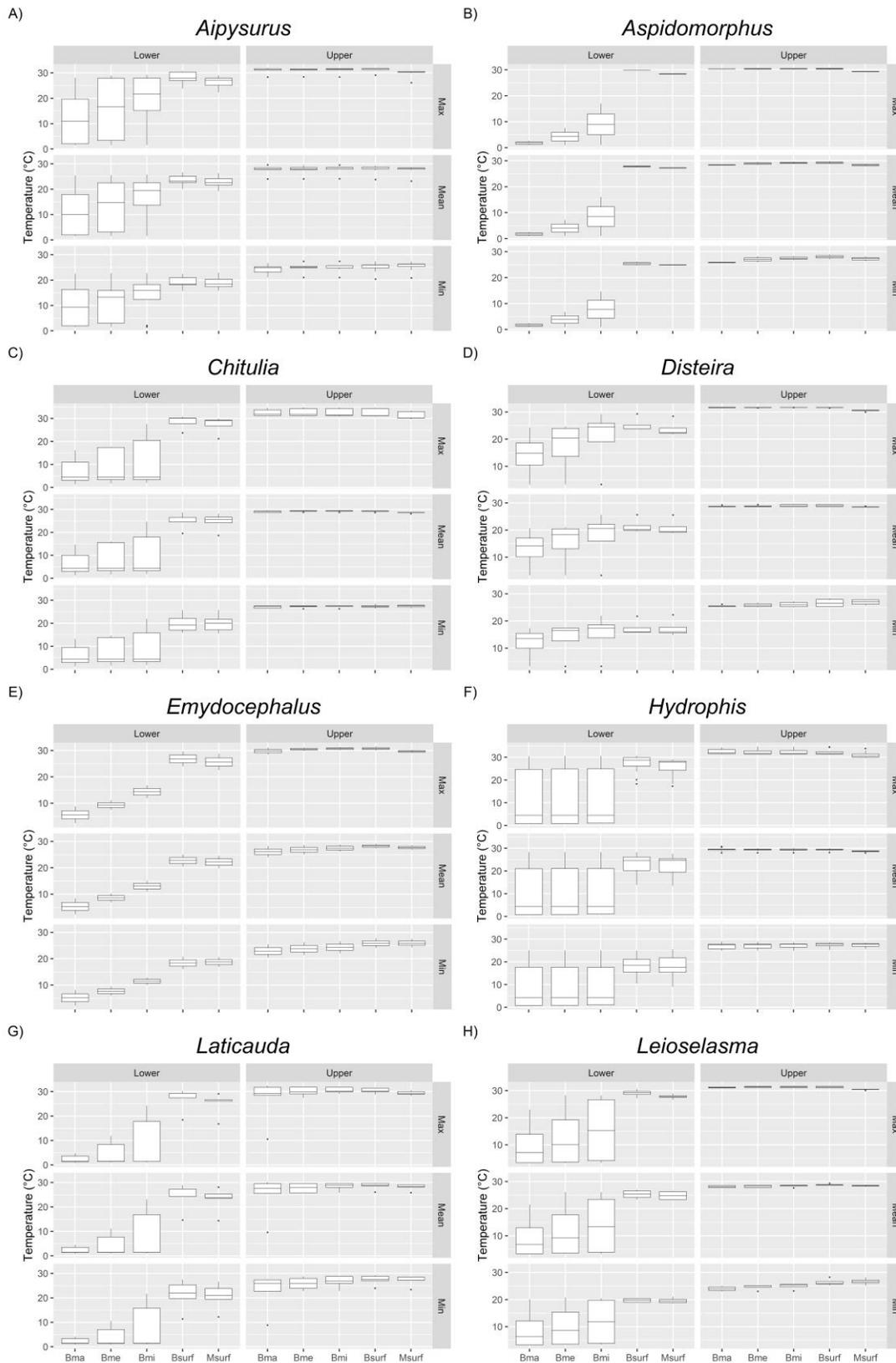
G)



H)



Anexo 3.2. Límites a 10 minutos



Material Suplementario

Material suplementario 1

Lista de todos los modelos finales para cada especie a 5 y 10 minutos disponibles en <https://acortar.link/vDxVX>

Material suplementario 2

Lista de valores crudos por especie de Porcentaje de Contribución (PC) y Permutación de la importancia (PI) de cada réplica a 5 y 10 minutos disponibles en <https://acortar.link/QWgtt>

Material suplementario 3

Mapas de idoneidad ambiental y rango por especie a 5 y 10 minutos. A = Idoneidad a 5 minutos, B = Idoneidad a 5 minutos, C = Rango a 5 minutos, D = Rango a 10 minutos. Disponibles en <https://acortar.link/NZsQB>

Material suplementario 4

Curvas de respuesta de las variables por set y resolución (5 y 10 minutos) disponibles en <https://acortar.link/8UVvO>