

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

ANÁLISIS DEL NICHO ECOLÓGICO Y EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS (CARCHARHINIFORMES: CARCHARHINIDAE) PRESENTES EN MÉXICO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

PEDRO LUIS DÁZ CARBALLIDO

TUTOR(A) O TUTORES PRINCIPALES:

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA

COMITÉ TUTOR:

DR. ANDRÉS LIRA NORIEGA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. CARLOS ALBERTO YÁNEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS UNAM
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DRA. GABRIELA MENDOZA GONZÁLEZ
CONACYT-FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

CD. MX., Noviembre, 2022

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

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 DEL NICHO ECOLÓGICO Y EFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS (CARCHARHINIFORMES: CARCHARHINIDAE) PRESENTES EN MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

PEDRO LUIS DÍAZ CARBALLIDO

TUTOR O PRINCIPAL

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES MÉRIDA

COMITÉ TUTOR:

DR. ANDRÉS LIRA NORIEGA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. CARLOS ALBERTO YÁNEZ ARENAS
FACULTAD DE CIENCIAS UNAM
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
DRA. GABRIELA MENDOZA GONZÁLEZ
CONACYT-FACULTAD DE CIENCIAS UMDI-SISAL

MÉXICO, CD. MX., Noviembre, 2022

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y a la Unidad Académica Sisal por la contribución a mi formación académica. Al Parque Científico y Tecnológico de Yucatán por facilitar el uso de recursos materiales y sus instalaciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar la beca (517782/289598) para la realización de mis estudios de Doctorado.

Al CEMIE-OCEANO (Centro Mexicano de Innovación en Energía del Océano) del proyecto FSE-2014-06-249795 financiado por CONACYT SENER Sustentbilidad Energética por otorgar el apoyo económico para la publicación del artículo científico derivado de esta tesis (doi: 10.3389/fmars.2021.745501).

A mi director de tesis el Dr. Xavier Chiappa quien me brindó nuevamente su disposición, conocimiento y tiempo en todo momento para llevar la dirección de la tesis.

A mis asesores de tesis, los doctores Felipe Galván Magaña y Andrés Lira Noriega quienes con su gran experiencia aportaron buenas bases para desarrollar este proyecto. A los doctores Carlos Yáñez y Gabiela González, que me brindaron todo el apoyo para introducirme al tema de los modelos de nicho por primera vez, por la ayuda para estructurar la parte metododológica de la tesis y por el gran apoyo para poder culminar con el artículo de la tesis y aparte de eso su confianza y amistad, gracias Gaby y Lichos.

A los académicos que tuvieron siempre la disposición para ayudarme: Dr. Edlin Guerrero Castro, M. C. Eduardo Pacheco y Dr. Rodolfo Rioja Nieto.

Al equipo de colegas de ECOLGEO que me apoyaron mucho a resolver dudas metodológicas y son ahora unos buenos amigos: M. C. Lina Marcela, M. C. Sandra Milena, M. C. Jazmín Escobar, M. C. Kevin López, M. C. Manuel Patrón y M. C. Luis Díaz. (Lina, Victoria, Yazz, Kevin, Patrón y Licho tú también).

A mi familia porque cada uno de mis logros son y seguirán siendo fruto del amor que me han brindado, Pedro Díaz, Mika Rámirez, Alejandro Gumm, Sali Díaz y a mis dos mamás Liz Díaz y Mónica Díaz; sin ti no lo hubiera logrado, muchas todo el apoyo y escucharme mamita.

A Alberto Palacios por estar a mi lado apoyándome incondicionalmente en todo momento en los altos y bajos del proceso de la tesis y de la vida, gracias, amor.

A todos los amigos que siguen presentes a pesar de los años y la distancia y que, en su momento con un mensaje, una llamada, escucharme, un abrazo, unas chelas, un consejo y muchos actos más contribuyeron a sobrellevar el proceso del doctorado sin que se dieran cuenta, gracias por el apoyo: Martha, Adair, Jazmín, Yazmín, Yal-há, Adán, Valeria, Yess, Fernanda, Liz, Yaxiri, Martín, Xurxo y demás mugrosos.

ÍNDICE

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL
Marco teórico 2
Conceptos teóricos en la modelación de nichos ecológicos 2
Desarrollo de los modelos de nicho 5
Descripción general de los tiburones carcarínidos 7
Pesquería de tiburones carcarínidos en México y estatus de conservación 9
Cambio climático y modelos de nicho 11
Justificación general 13
Objetivo general 14
CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS Y VARIABLES AMBIENTALES QUE DEFINEN SU NICHO ECOLÓGICO
Introducción 15
Antecedentes 16
Hipótesis 18
Justificación 19
Objetivos 20
Material y métodos 20
Recopilación de datos de presencia 20
Limpieza y filtrado de registros de presencia 22
Criterio de selección del área de calibración, definición de M 23
Selección de predictores ambientales 23
Construcción de los modelos 26
Evaluación y selección de modelos 28
Resultados 29
Filtrado de las bases de datos 29
Variables ambientales 30
Modelos de nicho ecológico 32
Discusión 41
Modelos de nicho ecológico 41
Distribución potencial actual de las especies 41
Predictores ambientales 44
Conclusiones 49
CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE CAMBIOS EN LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL FUTURA DE TIBURONES CARCARÍNIDOS BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO
Introducción 50
Antecedentes 52
Hipótesis 53
Justificación 53
Objetivos 55
Material y métodos 55
Registros de presencia 55
Predictores ambientales 56
Construcción de modelos 58
Evaluación y selección de mejores modelos 58
Creación del modelo final 59

Análisis de riesgo de extrapolación 59
Ganancia y pérdida de área favorable 60
Amplitud de nicho 61
Capacidad predictiva de modelos 61
Resultados 62
Variables ambientales 62
Modelos de nicho ecológico 64
Evaluación de la distribución potencial futura 65
Amplitud de nicho 70
Comparación entre los modelos del presente y futuro 72
Discusión 73
Variables ambientales 73
Distribución potencial futura 75
Amplitud de nicho 78
Alcances y limitaciones de las proyecciones de cambio climático 79
Conclusiones 81
CAPÍTULO IV. RIQUEZA DE ESPECIES Y REPRESENTATIVIDAD DE TIBURONES CARCARÍNIDOS EN LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE MÉXICO
Introducción 83
Antecedentes 84
Justificación 85
Objetivos 87
Material y Métodos 87
Riqueza de especies 87
Representatividad de protección de tiburones 88
Riqueza de especies en escenarios futuros de cambio climático 88
Priorización de zonas de conservación 89
Resultados 89
Riqueza de especies en áreas marinas protegidas 89
Representatividad de tiburones carcarínidos en la zona económica exclusiva y las áreas marinas protegidas de México 91
Riqueza de especies en escenarios futuros de cambio climático 93
Zonas prioritarias de conservación 95
Discusión 97
Riqueza de especies 97
Conservación 99
Conclusiones 100
Anexo I 101
Anexo II 127
Referencias 202

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL 1
Figura 1 Diagrama BAM. (A) Variables escenopoéticas, (B) variables bióticas, (M) área accesible, (G_O) área ocupada de distribución de la especie y (G_i) área invadible en el espacio G. (N_F) nicho fundamental y (N_R) nicho realizado, correspondiente al espacio E. Los puntos negros representan poblaciones fuente y los círculos abiertos poblaciones sumidero. Tomado de Soberón et al. 2017 4
CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS Y VARIABLES AMBIENTALES QUE DEFINEN SU NICHO ECOLÓGICO 15
Figura 1. Porcentaje de contribución de los tres predictores con mayor contribución a los modelos de nicho ecológico de las 25 especies de tiburones carcarínidos en la prueba de Jackknife. [VC (velocidad de corriente), TS (temperatura superficial), S (salinidad), PH (pH del agua), OD (oxígeno disuelto), DC (distancia a la costa), CI (clorofila), B (batimetría). min (mínimo), max (máximo, prom (promedio)]. 34
Figura 2. Gráficas radiales de la importancia relativa (%) de cada variable ambiental en los modelos de distribución potencial de los tiburones carcarínidos. Los acrónimos de las variables se describen en la Tabla II. 39
Figura 3. Mapa de calor de la comparación del porcentaje de contribución de las variables ambientales en los modelos de nicho de los 25 tiburones carcarínidos. 40
CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE CAMBIOS EN LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL FUTURA DE TIBURONES CARCARÍNIDOS BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO 50
Figura 1. Porcentaje de contribución de los tres predictores con mayor contribución a los modelos de nicho ecológico de las 25 especies de tiburones carcarínidos en la prueba de Jackknife. [VC (velocidad de corriente), TS (temperatura superficial), S (salinidad), PH (pH del agua), OD (oxígeno disuelto), DC (distancia a la costa), CI (clorofila), B (batimetría). min (mínimo), max (máximo, prom (promedio), r(rango), ltmax (máxima registrada por año), ltmin (mínima registrada por año)]. 63
CAPÍTULO IV. RIQUEZA DE ESPECIES Y REPRESENTATIVIDAD DE TIBURONES CARCARÍNIDOS EN LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE MÉXICO 83
Figura 1. Riqueza potencial de tiburones carcarínidos dentro de las áreas marinas protegidas (AMP) comprendidas dentro de la zona económica exclusiva de México (ZEE). 90
Figura 2. Riqueza de especies reportada en la literatura dentro de las áreas marinas protegidas de México y riqueza de especies obtenida en los mapas de riqueza elaborados con los mapas de distribución potencial. 91
Figura 3. Número áreas marinas protegidas (AMP) en las que cada especie está incluida de acuerdo con los mapas de riqueza, el número de áreas marinas protegidas de acuerdo con la literatura y el porcentaje que éste representa en relación con obtenido en los mapas de riqueza a partir de los modelos. 93
Figura 4. Riqueza potencial de tiburones carcarínidos dentro de las áreas marinas protegidas (AMP) comprendidas dentro de la zona económica exclusiva de México (ZEE) en los cuatro escenarios futuros de cambio climático. 94
Figura 5. Ganancia y pérdida de especies en los distintos escenarios futuros, respecto a la riqueza de especies presente. 96
Figura 6. Priorización espacial para la conservación de los tiburones carcarínidos dentro de la zona económica exclusiva de México. 97

Anexo I 101
Figura 1. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus acronotus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 101
Figura 2. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus albimarginatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 102
Figura 3. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus altimus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 103
Figura 4. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus brachyurus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 104
Figura 5. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus brevipinna* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 105
Figura 6. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus cerdale* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 106
Figura 7. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus falciformis* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 107
Figura 8. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus galapagensis* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 108
Figura 9. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus isodon* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 109
Figura 10. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus* leucas que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 110
Figura 11. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus *limbatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 111
Figura 12. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus longimanus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 112
Figura 13. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus obscurus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 113
Figura 14. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus perezi* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 114
Figura 15. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus plumbeus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 115
Figura 16. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus porosus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 116

Figura 17. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus signatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 117
Figura 18. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus plumbeus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 118
Figura 19. Modelo de nicho ecológico de *Nasolamia velox* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 119
Figura 20. Modelo de nicho ecológico de *Negaprion brevirostris* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 120
Figura 21. Modelo de nicho ecológico de *Prionace glauca* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 121
Figura 22. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon longurio* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 122
Figura 23. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon porosus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 123
Figura 24. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon terraenovae* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 124
Figura 25. Modelo de nicho ecológico de *Triaenodon obesus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 126
Anexo II 127
Figura 1. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus acronotus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 127
Figura 2. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus acronotus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5. 128
Figura 3. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus acronotus* del análisis MOP. 129
Figura 4. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus albimarginatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt a futuro en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M. 130
Figura 5. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus albimarginatus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 131
Figura 6. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus albimarginatus* del análisis MOP. 132
Figura 7. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus altimus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 133

Figura 8. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus altimus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 134
Figura 9. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus altimus* del análisis MOP. 135
Figura 10. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus brachyurus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 136
Figura 11. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus brachyurus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 137
Figura 12. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus brachyurus* del análisis MOP. 138
Figura 13. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus brevipinna* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 139
Figura 14. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus brevipinna* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 140
Figura 15. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus brevipinna* del análisis MOP. 141
Figura 16. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus altimus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 142
Figura 17. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus cerdale* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 143
Figura 18. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus cerdale* del análisis MOP. 144
Figura 19. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus falciformis* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 145
Figura 20. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus falciformis* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 146
Figura 21. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus falciformis* del análisis MOP. 147
Figura 22. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus galapagensis* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 148
Figura 23. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus galapagensis* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 149
Figura 24. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus galapagensis* del análisis MOP. 150
Figura 25. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus isodon* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 151

Figura 26. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus isodon* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 152
Figura 27. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus isodon* del análisis MOP. 153
Figura 28. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus leucas* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 154
Figura 29. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus leucas* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 155
Figura 30. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus leucas* del análisis MOP. 156
Figura 31. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus limbatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 157
Figura 32. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus limbatus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 158
Figura 33. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus limbatus* del análisis MOP. 159
Figura 34. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus longimanus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 160
Figura 35. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus longimanus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 161
Figura 36. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus longimanus* del análisis MOP. 162
Figura 37. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus obscurus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 163
Figura 38. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus obscurus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 164
Figura 39. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus obscurus* del análisis MOP. 165
Figura 40. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus perezi* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 166
Figura 41. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus perezi* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 167
Figura 42. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus perezi* del análisis MOP. 168
Figura 43. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus plumbeus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 169

Figura 44. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus plumbeus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 170
Figura 45. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus plumbeus* del análisis MOP. 171
Figura 46. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus porosus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 172
Figura 47. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus porosus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 173
Figura 48. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus porosus* del análisis MOP. 174
Figura 49. Modelo de nicho ecológico de *Carcharhinus signatus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 175
Figura 50. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Carcharhinus signatus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 176
Figura 51. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Carcharhinus signatus* del análisis MOP. 177
Figura 52. Modelo de nicho ecológico de *Galeocerdo cuvier* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 178
Figura 53. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Galeocerdo cuvier* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 179
Figura 54. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Galeocerdo cuvier* del análisis MOP. 180
Figura 55. Modelo de nicho ecológico de *Nasolamia velox* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 181
Figura 56. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Nasolamia velox* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 182
Figura 57. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Nasolamia velox* del análisis MOP. 183
Figura 58. Modelo de nicho ecológico de *Negaprion brevirostris* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 184
Figura 59. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Negaprion brevirostris* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 185
Figura 60. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Negaprion brevirostris* del análisis MOP. 186
Figura 61. Modelo de nicho ecológico de *Prionace glauca* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 187

Figura 62. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Prionace glauca* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 188
Figura 63. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Prionace glauca* del análisis MOP. 189
Figura 64. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon longurio* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 190
Figura 65. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Rhizoprionodon longurio* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 191
Figura 66. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Rhizoprionodon longurio* del análisis MOP. 192
Figura 67. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon porosus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 193
Figura 68. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Rhizoprionodon porosus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 194
Figura 69. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Rhizoprionodon porosus* del análisis MOP. 195
Figura 70. Modelo de nicho ecológico de *Rhizoprionodon terraenovae* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 196
Figura 71. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Rhizoprionodon terraenovae* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 197
Figura 72. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Rhizoprionodon terraenovae* del análisis MOP. 198
Figura 73. Modelo de nicho ecológico de *Triaenodon obesus* que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M. 199
Figura 74. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para *Triaenodon obesus* para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5). 200
Figura 75. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de *Triaenodon obesus* del análisis MOP. 201

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL 1
Tabla I Relaciones entre nichos y áreas. Tomado de Soberón et al. 2017. 5
Tabla II Lista de las especies de estudio y distribución conocida. Presencia en México [(A) Océano Atlántico y (P) Océano Pacífico]. Tipo de ambiente [Tropical (T) y subtropical (S)]. Tipo de salinidad tolerable [M (marino), S (salobre) A (agua dulce)]. Tipo de hábitat [C (costero), O (oceánico), S-O (semi oceánico), P (pelágico), B-P (bentopelágico), D (demersal), A-R (asociado a arrecife). Categoría de conservación de la IUCN [(VU) vulnerable, (NT) casi amenazado, (LC) preocupación menor, (DD) datos insuficientes]. 8
CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS Y VARIABLES AMBIENTALES QUE DEFINEN SU NICHO ECOLÓGICO 15
Tabla I. Variables ambientales que influyen en la distribución y abundancia de los tiburones carcarínidos de acuerdo con la literatura..... 24
Tabla II. Variables ambientales utilizadas en la caracterización de los modelos de nicho, incluidas en el set 1. 25
Tabla III. Registros de presencia (número inicial, posterior al filtrado con la gradilla de uno (1) y dos grados (2) y porcentaje de reducción después del filtrado). Número de ecorregiones marinas (MEOW) utilizadas para la construcción del área M, incluido el buffer. 30
Tabla IV. Variables ambientales sin colinealidad del portal Bio-Oracle y MARSPEC utilizadas en el set 2 de cada especie para la caracterización de los modelos de nicho. 31
Tabla V. Variables ambientales del portal Bio-Oracle sin colinealidad utilizadas en el set 4 de cada especie para la caracterización de los modelos de nicho. 31
Tabla VI. Modelos finales que cumplieron con los criterios de selección de kuenm. Multiplicador de regularización (MR), características C [lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra (h)]. Set de variables predictoras (Set. Pred). Proporción de AUC (AUC ratio). Tasa de omisión del 5%. Número de parámetros 32
CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE CAMBIOS EN LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL FUTURA DE TIBURONES CARCARÍNIDOS BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO..... 50
Tabla I. Registros de presencia (número inicial, posterior al filtrado con la gradilla de uno (1) y dos grados (2) y porcentaje de reducción después del filtrado). Número de ecorregiones marinas (MEOW) utilizadas para la construcción del área M, incluido el buffer. 56
Tabla II. Variables ambientales del repositorio Bio-Oracle utilizados en la caracterización de los modelos de nicho presente y futuro en los cuatro RCP, utilizadas en el set 1. 57
Tabla III. Variables ambientales sin colinealidad para la caracterización de los modelos de nicho presente y futuro en los cuatro RCP, utilizadas en el set 2. 62
Tabla IV. Modelos finales con las combinaciones óptimas que cumplieron con el criterio de selección de kuenm. Multiplicador de regularización (MR), características C [lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra (h)]. Set de variables predictoras (Set. Pred). Proporción de AUC (AUC ratio). Tasa de omisión del 5%. Número de parámetros. 64
Tabla V. Porcentaje de área no favorable (NF), área ganada (G), área perdida (P), área mantenida (M) y los valores de cambio total de área favorable (CT) para cada especie

en los cuatro escenarios futuros. En negrita se destacan los cambios más grandes de área favorable (> 10) (negativos y positivos) dentro de cada escenario RCP. 71
Tabla VI. Amplitud de nicho ecológico de Levin´s (B2) de los tiburones carcarínidos en el periodo presente y en los cuatro escenarios RCP de cambio climático. 72
CAPÍTULO IV. RIQUEZA DE ESPECIES Y REPRESENTATIVIDAD DE TIBURONES CARCARÍNIDOS EN LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE MÉXICO 83
Tabla I. Extensión en km^2 del área de distribución potencial de los tiburones carcarínidos y porcentaje que representa dentro de la zona económica exclusiva de México y dentro de las áreas marinas protegidas. 92

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

El cambio climático global es un fenómeno que afecta la biodiversidad del planeta y algunos grupos biológicos han sido especialmente vulnerables a sus efectos (March *et al*. 2009). Se ha descrito que este fenómeno afecta el desarrollo, fisiología y comportamiento de las especies durante las fases de crecimiento, reproducción y migración; asimismo, con el cambio climático las especies tienden a modificar sus áreas de distribución (Lorente *et al*. 2004). Actualmente, aunque no hay datos disponibles para todos los taxa, se ha documentado que algunas especies de peces presentan registros de presencia fuera de sus sitios históricos de distribución (Perry *et al*. 2005).

El modelado de nicho ecológico proporciona una aproximación de los factores ambientales más importantes que intervienen en la distribución de las especies (López-Sandoval *et al*. b2015). En México existen estudios de modelación de nichos que proyectan distribuciones potenciales basadas en los nichos ecológicos (Austin 2002), incluyendo algunas especies amenazadas o en peligro de extinción (Gama *et al.* 2017, Cordier *et al.*2020), así como estudios de modelación que describen sitios o regiones que podrían ser idóneos para las especies bajo nuevas condiciones climáticas (March *et al*. 2009, Heikkinen *et al*. 2007).

Durante la última década ha aumentado la preocupación por el estado de conservación de los eslasmobranquios (Vignaud *et al*. 2013, Sellas *et al*. 2015) ya que sus poblaciones están declinando en muchas partes del mundo (Dulvy *et al*. 2014). Uno de los requisitos para generar planes de conservación efectivos es conocer la distribución de las especies (Londoño-Murcia y Sánchez-Cordero 201). Sin embargo, una limitante a esta necesidad de conservación es que no existe información detallada sobre la mayoría de las especies móviles (Cárdenas-Palomo *et al*. 2015). Para los tiburones, a nivel mundial y nacional, existen diversos estudios sobre su distribución, variación espacio temporal y uso de hábitat en ambientes costeros (Cárdenas-Palomo *et al*. 2010, Mejía-Falla *et al*. 2014); sin embargo, los estudios que describen mapas de distribución obtenidos mediante técnicas de modelación de nichos ecológicos son muy escasos. Asimismo, los efectos del cambio climático en los elasmobranquios son poco conocidos en comparación con la información que se tiene para los peces teleósteos (Graham y Harrod 2009, Melo-Merino *et al*. 2020).

El estudio de los tiburones debe ser prioritario debido a que presentan una gran movilidad y una distribución amplia (Vignaud *et al*. 2013). Estas especies suelen presentarse en la cúspide de las cadenas tróficas por lo que participan en la definición de la estructura y función de los ecosistemas pelágicos y costeros. Además, son una vía para la trasferencia de energía entre distintos hábitats y ecosistemas a través de sus movimientos y migraciones (Dulvy *et al*. 2017). Actualmente, las especies de tiburones están catalogadas en algún estatus de vulnerabilidad, en peligro o en peligro crítico (Kibria *et al*. 2017); asimismo, el cambio climático es uno de los fenómenos que los ha impactado negativamente debido a sus bajas tasas de evolución y baja plasticidad fenotípica (Rosa *et al*. 2014).

Dada la importancia ecológica de los tiburones, su vulnerabilidad y la incertidumbre sobre los efectos del cambio climático en ellas, esta tesis se ha diseñado para aportar información sobre una de las familias de tiburones mayormente explotadas a nivel mundial a partir de modelos correlativos con el objetivo de identificar su distribución potencial con base en las principales variables que conforman su nicho ecológico. Elaborar una cartografía predictiva de las zonas con mayor riqueza de especies en el país. Conocer el posible cambio de su distribución obteniendo áreas de ganancia, pérdida y mantenimiento de área favorable en distintos escenarios futuros (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5) de cambio climático. Contar con esta información es importante para comprender la dinámica y distribución de estas especies en un entorno climático cambiante y responde a la necesidad de contar con información para posteriormente crear planes de conservación y estrategias de manejo ante el cambio climático (Cianfrani *et al*. 2011, Lauria *et al*. 2015, Küpper *et al*. 2018).

Marco teórico

Conceptos teóricos en la modelación de nichos ecológicos

El nicho ecológico de una especie ha sido definido de varias maneras por diferentes autores: Grinnell (1917) describe el nicho ecológico como la multitud de requerimientos ambientales (microhábitat, factores abióticos, recursos y depredadores) necesarios para el desempeño de una especie. Elton (1927) lo describe como el rol que una especie ocupa en la comunidad, principalmente por su nivel trófico. Finalmente, Hutchinson (1957) integró estos conceptos y definió al nicho ecológico como el hipervolumen o espacio multidimensional en el cual se encuentran las variables ambientales favorables para que una especie y sus poblaciones

puedan sobrevivir con una tasa de crecimiento positivo y sin necesidad de inmigración (Peterson *et al*. 2011). Este último autor considera que el nicho es un atributo de la especie y no del ambiente, es decir, las especies son las que tienen ciertas limitantes fisiológicas o tolerancias al ambiente. De esta manera, el espacio ambiental n-dimensional en el que la especie se desarrolla (nicho ecológico) corresponde y puede ser referido a un espacio geográfico (distribución) donde tales condiciones ambientales ocurren (Anderson y Martínez 2004, Hampe 2004, Guisan y Thuiller 2005, Phillips *et al*. 2006, Barve *et al*. 2011). Por otra parte, las áreas de distribución de las especies son el resultado de la influencia de un conjunto de factores bióticos (interacciones con otras especies, i.e: competencia, depredación), abióticos (tolerancias climáticas y ambientales) y de movilidad (capacidad de dispersión) (Soberón 2007, Soberón y Nakamura 2009).

La modelación de nichos ecológicos (ENM, por las siglas en inglés de Ecological Niche Modelling) y la modelación de áreas de distribución (SDM, por las siglas en inglés de Species Distribution Modelling), son de los métodos más adecuados y utilizados actualmente para estimar la distribución real y potencial de las especies (Guisan y Thuiller 2005). Si bien estos dos términos están relacionados, ambos métodos tienen topologías diferentes, no son equivalentes y percibirlos como tal lleva a confusión y problemas de interpretación de resultados (Peterson y Soberón 2012).

Para diferenciar ambos términos se debe tomar en cuenta la “hipótesis de dualidad de Hutchinson” sobre la correspondencia entre el espacio geográfico (espacio G) y el espacio ambiental (espacio E); cada espacio en “G” corresponde a cada punto de una retícula geográfica, con una proyección específica sobre una región de interés; por otra parte, el espacio ambiental “E” es abstracto y multidimensional (Soberón *et al*. 2017). Entre estos dos espacios se establece una relación 1:1; sin embargo, aunque cada punto del espacio “G” corresponde a un único punto del espacio “E”, lo contrario no siempre se cumple ya que puede haber más de una región del planeta con valores de las variables iguales o similares, es decir que puntos muy lejanos en el espacio geográfico pueden ser muy similares en el espacio ambiental y que puntos muy cercanos en el espacio geográfico pueden ser muy diferentes en el ambiental (Peterson y Soberón 2012, Soberón *et al*. 2017).

En este sentido, el espacio ambiental representaría el nicho y el espacio geográfico podría entenderse como las áreas de distribución (Soberón *et al*. 2017). Peterson *et al*. (2011) propusieron que el nicho de una especie puede entenderse en el espacio ambiental y en el espacio geográfico. Asimismo, para representarlo gráficamente y al mismo tiempo explicar la dualidad de Hutchinson, así como el conjunto de factores que determinan el nicho y distribución de las especies, los autores proponen el diagrama BAM. En este diagrama, "A" representa el conjunto de condiciones ambientales (scenopoéticas) favorables para la especie dentro de un territorio. Las interacciones bióticas favorables están simbolizadas por "B" y las regiones geográficas que han sido accesibles para las especies en un período de tiempo dado (teniendo en cuenta el movimiento de los individuos) se representan con "M" (Fig. 1) (Soberón y Peterson 2006, Barve *et al*. 2011, Soberón *et al*. 2017).

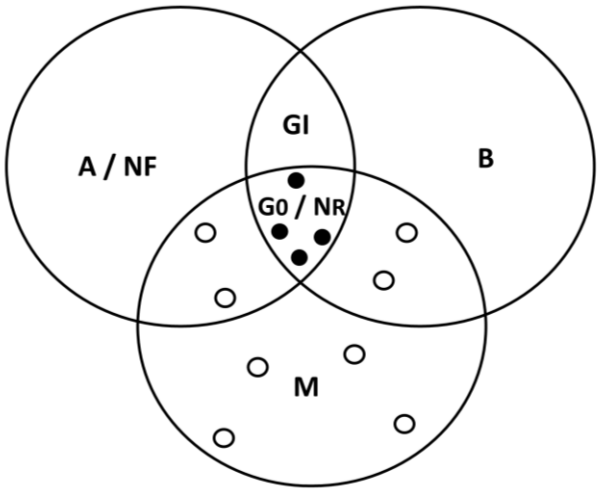


Figura 1 *Diagrama BAM. (A) Variables escenopoéticas, (B) variables bióticas, (M) área accesible, (G_O) área ocupada de distribución de la especie y (G_i) área invadible en el espacio G. (N_F) nicho fundamental y (N_R) nicho realizado, correspondiente al espacio E. Los puntos negros representan poblaciones fuente y los círculos abiertos poblaciones sumidero. Tomado de Soberón et al. 2017*

En este diagrama, el espacio "G" está definido por las características del diagrama BAM y tendría su equivalente en el espacio "E" (Tabla I). Por ejemplo, "A" es el área que representa las condiciones abióticas adecuadas para la especie y constituye el nicho fundamental (N_F) que corresponde al intervalo de las tolerancias fisiológicas a múltiples variables en el cual las poblaciones pueden tener tasas de crecimiento positivas.

Aunque más específicamente es el nicho fundamental existente (N^*_F) o el conjunto de variables climáticas que existen en una región dada y en un periodo dado que coincide con

los requerimientos fisiológicos de la especie y que pueden presentarse en áreas potencialmente invadibles (G_i) por la especie. Mientras que el nicho realizado (N_R) es un subconjunto de "E" en el área ocupada (G_o) por las especies (Soberón y Peterson 2011). La distribución potencial está representada por la intersección de G_o y G_i ($GP= G_o \cap G_i$) y se define como aquellas áreas con condiciones ambientales idóneas para que una especie esté presente (Jiménez-Valverde *et al*. 2008).

El modelo de nicho ecológico (ENM) corresponde a modelar objetos en el espacio "E" (ambiental) mediante algoritmos correlativos donde se combinan las presencias y las capas ambientales para generar un objeto que posteriormente es proyectado al espacio "G" (geográfico), como consecuencia de la dualidad de Hutchinson y se refiere a modelar las condiciones ambientales que se aproximan a nicho fundamental existente o a nicho realizado dependiendo del algoritmo (Peterson et al. 2011). Por otra parte, el modelo de distribución de especies (SDM) se refiere a modelar objetos en el espacio "G" o áreas ocupadas (G_O) si se cuenta con información de "B" y "M" y también se puede considerar modelar áreas potenciales (A o G_i) si no se utilizan los efectos de "B" y "M" (Peterson et al. 2011, Soberón et al. 2017).

Tabla I Relaciones entre nichos y áreas. Tomado de Soberón et al. 2017.

Espacio G	Espacio E
A (área potencial)	N^*_F (nicho funfamental existente)
G_o (área ocupada)	N_R (nicho realizado)
G_i (área invadible)	Nicho realizado acotado por movimientos Modelo de nicho.
Observaciones	Probablemente intermedio entre N^*_F y N_R

Desarrollo de los modelos de nicho

A partir de la década de los años setenta se comenzaron a desarrollar los primeros modelos teóricos en los cuales se buscaba definir el nicho ecológico y relacionarlo con la distribución de las especies. Durante la década de los años ochenta se generaron las primeras aproximaciones con carácter predictivo a distintos niveles de organización (especies, comunidades) (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Posteriormente con el inicio del uso de los sistemas de información geográfica (SIG) se obtuvo una mayor capacidad de manejo de grandes bases de datos y nuevas herramientas para proyectar en el espacio geográfico los

modelos de nicho (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Durante los últimos años se han desarrollado conceptos, aproximaciones estadísticas y programas computacionales que permiten la utilización de nuevas técnicas de modelización más complejas (Mateo *et al*. 2010, Peterson *et al*. 2011, Muscarella *et al*. 2014, Cobos *et al*. 2019).

Dentro de las diferentes técnicas de modelado de nicho y distribución de especies se encuentran las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones, métodos de clasificación, métodos basados en algoritmos específicos, entre otras. Por citar algunas técnicas, están los modelos lineales generalizados (GLM por las siglas en inglés de Generalized Lineal Model) (Martin *et al*. 2012), modelos lineales generalizados mixtos (GLMM por las siglas en inglés de Generalized Mixed Additive Model) (Ward-Paige *et al*. 2015), modelos aditivos generalizados (GAM por las siglas en inglés de Generalized Additive Model) (Lauria *et al*. 2015), el algoritmo genético basado en reglas (GARP por las siglas en inglés de Genetic Algorithm for Rule-set Prediction) (Castillo-Torres *et al*. 2017), el algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt) (Feitosa *et al.* 2020), BIOCLIM (Booth *et al.* 2014).

El uso de algoritmos específicos para generar modelos de distribución está en plena expansión (Varela *et al*. 2014) y son ampliamente utilizados en trabajos de modelado de nicho de especies por la facilidad de su aplicación y la rapidez con que se pueden obtener resultados (Phillips *et al*. 2006). En este contexto, el programa MaxEnt correlaciona las variables ambientales para obtener las distribuciones geográficas potenciales asociadas a la presencia de las especies, se basa en un algoritmo correlativo derivado de la teoría de máxima entropía (la distribución más cercana a lo uniforme) y logra resultados robustos en términos de la proyección espacial de la distribución, especialmente cuando se cuenta con pocos datos de presencias (Elith *et al*. 2010, Peterson *et al*. 2011, Tyberghein *et al*. 2012, Peterson *et al*. 2015).

A pesar de que el estudio de la distribución de especies mediante el modelado de nicho ecológico se ha convertido actualmente en una actividad importante para los estudios ecológicos (Soberón y Nakamura 2009) y su uso ha aumentado de manera exponencial en especies terrestres, la modelación de los ámbitos de distribución y modelos de nicho de especies marino-costeras son aún incipientes en algunos grupos de especies y aún continúan desarrollándose (Ibarra-Montoya et al. 2012, Tyberghein et al. 2012, Varela et al. 2014, do Amaral et al. 2015). Recientemente Melo-Merino *et al*. (2020) realizaron una

recopilación y evaluación de estudios que utilizan modelos de nicho en el ambiente marino y mencionan que ha aumentado sonsiderablemente; de los 328 estudios que analizaron la mayoría (48%) se han realizado en el Océano Atlantico Norte, el 64% se basan en enfoques correlativos y se han utilizado para responder preguntas ecológicas o biogeográficas, mayormente en especies de peces (23%).

Descripción general de los tiburones carcarínidos

Los tiburones carcarínidos pertenecen a la clase Chondrichthyes que incluye a los peces con esqueleto de cartílago. Se clasifican dentro de la subclase Elasmobranchii o elasmobranquios (tiburones y rayas) en el orden Carcharhiniformes, el cual se divide en ocho familias (Compagno *et al*. 1995). La familia Carcharhinidae es una de las más diversas e incluye al menos 50 especies divididas en 12 géneros (Compagno *et al*. 1995, Camhi *et al*. 2008, Castro 2011, Weigmann 2016). Las especies de esta familia son comúnmente llamados tiburones grises, cazones, tollos o tiburones “réquiem”. Los tiburones de esta familia están ampliamente distribuidos a nivel mundial y son importantes por la abundancia y biomasa de sus poblaciones (Compagno *et al*.1995, Compagno *et al*. 2005).

De todas las especies de tiburones carcarínidos, en las costas de México se presentan 25 especies que corresponden a seis géneros: *Carcharhinus*, *Galeocerdo*, *Nasolamia*, *Negaprion*, *Rhizoprionodon* y *Triaenodon* (Del Moral-Flores *et al*. 2015). Estas especies habitan en todos los ambientes marinos y pueden encontrarse en aguas someras o profundas y son de hábitat bentónico, pelágico, costero y oceánico (Compagno *et al*.1995) (Tabla II). Por ejemplo, algunas especies pueden encontrarse en arrecifes coralinos como el tiburón hocico negro (*Carcharhinus acronotus*), el tiburón puntas negras (*C*. *limbatus*) y el tiburón arrecifal (*C*. *perezi*). Otras especies se encuentran en las plataformas de las islas oceánicas como el tiburón narizón (*C*. *altimus)* e incluso se presentan en estuarios, lagunas de agua dulce y ríos como el tiburón toro (*C*. *leucas*) (Werry *et al*. 2011) (Tabla II). Algunas otras especies son típicamente oceánicas como el tiburón puntas blancas (*C*. *longimanus*) (Domingo *et al*. 2007, Bonfil *et al*. 2008) y el tiburón azul (*Prionace glauca*) que tiene también el intervalo de distribución más amplio de todos los elasmobranquios, presentándose en todos los océanos en la zona epipelágica y litoral de aguas subtropicales, tropicales y templadas, (Tabla II) (Compagno *et al*. 1995, Camhi *et al*. 2008, Vandeperre *et al*. 2014).

Tabla II Lista de las especies de estudio y distribución conocida. Presencia en México [(A) Océano Atlántico y (P) Océano Pacífico]. Tipo de ambiente [Tropical (T) y subtropical (S)]. Tipo de salinidad tolerable [M (marino), S (salobre) A (agua dulce)]. Tipo de hábitat [C (costero), O (oceánico), S-O (semi oceánico), P (pelágico), B-P (bentopelágico), D (demersal), A-R (asociado a arrecife). Categoría de conservación de la IUCN [(VU) vulnerable, (NT) casi amenazado, (LC) preocupación menor, (DD) datos insuficientes].

Especie	Nombre común	Distribución conocida	Presencia en México	Ambiente	Salinidad tolerable	Hábitat	IUCN
Carcharhinus acronotus	Tiburón hocico negro, cazón limón	Atlántico oeste	A	S	M	O, C	NT
Carcharhinus albimarginatus	Tiburón aletas blancas	Indo Pacífico	P	T	M	O, C, P, A-R	NT
Carcharhinus altimus	Tiburón colorado, narizón, baboso	Cosmopolita	A-P	S	M	O, C, A-R	DD
Carcharhinus brachyurus	Tiburón cobrizo, café	Atlántico, Mediterráneo y Pacifico	A-P	S	S	C, A-R	NT
Carcharhinus brevipinna	Tiburón curro, picudo,	Atlántico, Indo Pacífico y Mediterráneo	A	S	M	C, A-R	NT
Carcharhinus cerdale	Tiburón cola pequeña	Pacífico este	P	T	M	C, D	NE
Carcharhinus falciformis	Tiburón piloto, sedoso, jaquetón	Circumtropical	A-P	S	M	O, C, P, A-R	NT
Carcharhinus galapagensis	Tiburón de Galápagos, aletón	Circumtropical	P	T	M	O, C, B-P, A-R	NT
Carcharhinus isodon	Tiburón de dientes lisos	Atlántico	A	S	M	C, D	LC
Carcharhinus leucas	Tiburón toro, chato, xmoa	Cosmopolita	A-P	S	M, S, A	O, C, D, A-R	NT
Carcharhinus limbatus	Puntas negras, tiburón volador	Cosmopolita	A-P	S	M, S	O, C, P, A-R	NT
Carcharhinus longimanus	Tiburón puntas blancas u oceánico	Cosmopolita	A-P	S	M	O, P	VU
Carcharhinus obscurus	Tiburón prieto, obscuro, tabasqueño	Cosmopolita	A-P	S	M, S	C, P, A-R	VU
Carcharhinus perezi	Tiburón de arrecife	Atlántico oeste	A	S	M	O, C, A-R	NT
Carcharhinus plumbeus	Tiburón aleta de cartón, aletón,	Atlántico, Indo Pacífico y Mediterráneo	A	S	M, S	S-O, C, B-P	VU
Carcharhinus porosus	Tiburón poroso, cuero duro	Atlántico oeste	A	S	M, S	C, D	DD
Carcharhinus signatus	Tiburón ojo verde, nocturno	Atlántico	A	S	M	S-O, C, B-P	VU
Galeocerdo cuvier	Tiburón tigre, rayado	Cosmopolita	A-P	S	M, S	C, B-P, A-R	NT
Nasolamia velox	Tiburón coyotito, coyote,	Pacífico este	P	T	M	C, D	DD
Negaprion brevirostris	Tiburón limón, t. amarillo	Atlántico y Pacífico este	A-P	S	M, S	O, C, A-R	NT
Prionace glauca	Tiburón azul, tintorera, aguado	Cosmopolita	A-P	S	M, S	O, P	NT
Rhizoprionodon longurio	Cazón picudo del pacífico, birronche	Pacífico este	P	S	M	O, C, B-P	DD
Rhizoprionodon porosus	Cazón, cazón antillano	Atlántico oeste	A	T	M, S, A	C, A-R	LC
Rhizoprionodon terraenovae	Cazón de ley, caña hueca	Atlántico oeste	A	S	M, S	C, D	LC
Triaenodon obesus	Tiburón trompa corta	Indo Pacífico y Pacífico Este	P	T	M	O, C, A-R	NT

Los tiburones carcarínidos se caracterizan por presentar tasas reproductivas bajas, las cuales son generalmente anuales. Requieren de un largo periodo de tiempo para alcanzar la madurez sexual, en la mayoría de especies se alcanza en un intervalo de 7 a 10 años para los machos y entre 8 a 12 para las hembras dependiendo de la especie, con excepciones como el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*) que alcanza su madurez sexual hasta los 24 años (Castro 1993, D´Alberto *et al*. 2017). Las especies del género *Rhizoprionodon*, por ejemplo, maduran sexualmente a una edad relativamente temprana de 2.4 años en promedio (Corro-Espinoza *et al*. 2011). Presentan largos períodos de gestación que van desde los seis meses hasta los dos años dependiendo de la especie (Pratt y Casey 1990, Cortés 2000). La mayoría de las especies tienen un tamaño ente 1 y 3 metros de longitud; la especie más grande de la familia Carcharhinidae es el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) que mide alrededor de 4 metros (Holland *et al*. 1999). Todas las especies de esta familia son vivíparas con saco vitelino y placenta, excepto el tiburón tigre que es vivíparo aplacentado (Hoyos-Padilla 2003, Galván-Tirado 2013); tienen camadas desde uno o dos individuos hasta 135 (Robertson y Allen 2008). Son especies que presentan mayor actividad durante la noche o en periodos crepusculares con fines de alimentación (Platell *et al*. 2001). La mayoría de los tiburones carcarínidos son depredadores voraces, aunque las especies de tamaño regular tienden a ser especies selectivas de presas y las especies más grandes como el tiburón tigre son omnívoros. Se alimentan principalmente de peces óseos, rayas, calamares, pulpos, cangrejos, langostas y camarones, aunque también pueden llegar a alimentarse de aves marinas, tortugas, culebras de mar, gasterópodos, bivalvos, mamíferos marinos y de otros tiburones (Júnior *et al*. 2009, Simpfendorfer 2009, Watson *et al*. 2009, Tavares *et al*. 2012, Tovar-Ávila y Castillo-Géniz 2016, Flores-Martínez *et al*. 2017).

Pesquería de tiburones carcarínidos en México y estatus de conservación

Al ser especies con una distribución global, los tiburones han sido explotados como especie objetivo y como pesca incidental (Cruz *et al*. 2010). Durante los años ochenta los tiburones se convirtieron en un recurso versátil y esencial para los pescadores rivereños y flotas de altura a causa de la declinación mundial generalizada de los recursos tradicionales (Tovar-Ávila y Castillo-Géniz 2016). Actualmente, su pesquería a escala mundial es una actividad cada vez mayor debido al aumento de su valor económico, resultado a su vez de la creciente demanda de sus productos; sin embargo, el valor total de la pesquería de estas especies es bajo con relación a otras pesquerías comerciales (García-Núñez 2008, INAPESCA 2014).

Históricamente, México ha sido uno de los principales países donde se explota el recurso "tiburón" (que incluye tiburones y rayas) a nivel mundial (Musick y Musick 2011). Actualmente sus pesquerías representan una importante actividad económica, alimentaria y social que genera empleos directos en su fase de captura, manejo, proceso primario de la producción, distribución y comercialización de productos y subproductos (carne, piel, aceite de hígado, cartílago, mandíbulas, dientes y aletas principalmente) (INAPESCA 2014, Davidson, *et al*. 2016, SAGARPA 2015). De acuerdo con el anuario estadístico de acuicultura y pesca del 2017, la captura total de tiburón en México fue de 39,373 toneladas y ocupó el lugar número 10 entre las pesquerías por volumen de captura con una derrama aproximada de $454,258 MXN, lo cual generó una gran cantidad de empleos durante toda la cadena de comercialización (CONAPESCA 2017).

En ambos litorales del país las pesquerías de tiburones carcarínidos más representativas son las artesanales y multiespecíficas, aunque la pesca industrial de mediana altura produce los mayores volúmenes de captura (CONAPESCA-IPN 2004; Godínez-Padilla y Castillo-Geniz 2016). Además de su aprovechamiento en las pesquerías industriales, artesanales y tradicionales, recientemente algunos tiburones carcarínidos son considerados también como una atracción en actividades acuáticas recreativas y deportivas (Camhi *et al*. 2008, Dell´Apa *et* al. 2012, Nicholas K Dulvy *et al*. 2014, Lauria *et al*. 2015, Navia y Mejía-falla 2016, Pires *et al*. 2016).

Específicamente en el Pacífico mexicano, la pesquería de tiburones es una de las más importantes y se realiza en las tres flotas pesqueras (de altura, mediana altura y embarcaciones menores) tanto en aguas costeras como oceánicas dentro de la zona económica exclusiva (Cruz *et al*. 2010). Se capturan aproximadamente 32 especies de tiburones, principalmente de las familias Carcharhinidae, Sphyrnidae, Alopiidae, Triakidae, Lamnidae y Ginglymnostomatidae (Soriano-Velásquez *et al*. 2006, Castellanos-Betancourt 2013). Las especies mayormente capturadas desde el golfo de California hasta la región sur del Pacífico mexicano son tiburones carcarínidos como: tiburón puntas negras (*C*. *limbatus*), tiburón toro (*C*. *leucas*), tiburón piloto (*C*. *falciformis*), tiburón poroso (*C*. *porosus*) y el tiburón curro (*C*. *brevipinna*) (Sosa-Nishizaki *et al*. 2002, SAGARPA 2015, Alejo-Plata *et al*. 2016).

En el golfo de México, la pesquería de elasmobranquios se realiza por las flotas de pesca ribereña y de mediana altura, equipadas con palangres y redes de enmalle. Dependiendo de

la temporada, el esfuerzo pesquero puede estar dirigido a 33 especies principalmente tiburones carcarínidos, por ejemplo, el tiburón cazón de caña hueca (*Rhizoprionodon terraenovae*), el tiburón puntas negras (*C*. *limbatus*) y el tiburón hocico negro (*C*. *acronotus*) (Oviedo 2009, SAGARPA 2015).

Debido a la sobrepesca muchas especies de peces condrictios (tiburones, rayas y quimeras) se encuentran amenazadas y enfrentan un riesgo mayor que otros grupos de animales, ya que sólo un tercio de estas especies en el mundo se encuentran protegidas y la mayor parte están amenazadas (en las categorías de "vulnerable", "en peligro de extinción" o "cerca de la extinción") (Dulvy *et al*. 2014, IUCN 2015, IUCN-SSG 2019). Dentro de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por las siglas en inglés de The International Union for Conservation of Nature) de las 25 especies de carcarínidos presentes en ambos litorales de México, cuatro especies (16%) se encuentran dentro de la categoría vulnerable (VU); 13 (52%) están próximas a los umbrales de peligro o podrían estarlo en un futuro próximo y se encuentran clasificadas como casi amenazadas (NT), otras cuatro especies (16%) están dentro de la categoría de datos deficientes (DD) las cuales no pueden ser evaluadas con la información de datos existentes; 3 especies (12.5%) se incluyen en la categoría de preocupación menor (LC) y una especie (4%) se encuentra en la categoría de no evaluada (NE) (Camhi *et al*. 2008, IUCN 2015, IUCN-SSG 2019) (Tabla II). Por otra parte, las especies *C*. *falciformis* y *C*. *longimanus* se encuentran catalogadas dentro del apéndice CITES (Saldaña-Ruíz *et al*. 2019).

Cambio climático y modelos de nicho

Existen varias alternativas para investigar la respuesta de la distribución de las especies al cambio climático, las más precisas son las observaciones directas o investigaciones a largo plazo; sin embargo, los modelos distribución potencial basados en modelos de nicho ecológico, son una herramienta muy importante en el estudio el cambio climático y la biodiversidad (Sweetman *et al*. 2017). Estos estudios pueden generar la materia prima para identificar las especies más vulnerables al cambio climático, así como aquellas especies que pueden ser beneficiadas y la información es utilizada para generar diversas estrategias de conservación y/o manejo a diferentes escalas (i.e. áreas naturales protegidas) (Cadena *et al*. 2011).

Ante los efectos del cambio climático, el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático (IPCC, por las siglas en inglés de Intergovernmental Panel on Climate Change) ha creado escenarios teóricos para mejorar la comprensión de las complejas interacciones del sistema climático terrestre, los ecosistemas y las actividades humanas (IPCC 2002). Estos escenarios han sido utilizados en la línea de investigación de los modelos de distribución potencial generando estudios hacia el pasado o proyecciones hacia el futuro para describir cómo afecta el cambio climático a la distribución de las especies. Los escenarios se refieren a una descripción coherente, consistente y convincente de un posible estado futuro del mundo, no son un pronóstico (IPCC 2013). Fueron creados desde 1992 y nombrados en un principio como escenarios de emisión IS92 y posteriormente SRES (por las siglas en inglés de Special Report on Emissions Scenarios) o escenarios de emisiones en cuatro familias (A1, A2, B1 y B2) y finalmente se crearon cuatro escenarios de vulnerabilidad denominados trayectorias o vías de concentración representativas VCR (RCP por las siglas en inglés de Representative Concentration Pathway) (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5) (IPCC 2013).

Los RCP abarcan series temporales de emisiones y concentraciones de gases de efecto invernadero, aerosoles y gases químicamente activos, uso de suelo y se basan en el forzamiento radiativo (FR), el cual se utiliza para evaluar los efectos de desequilibrio energético de la Tierra y representa la cantidad media de energía solar absorbida por metro cuadrado sobre la Tierra (W/m^2) (IPCC 2007, Van Vuuren *et al*. 2011, IPCC 2013, CIIFEN 2014, IPCC 2014).

La trayectoria RCP2.6 o escenario de declinación representa un forzamiento máximo de 3 W/m^2 que posteriormente disminuye a 2.6 W/m^2 antes de 2100, presenta concentraciones de CO_2 de aproximadamente 400 ppm y un incremento de temperatura aproximada de 2°C. Los RCP4.5 y RCP6.0 son escenarios de estabilización intermedias en las cuales el forzamiento radiativo se estabiliza en aproximadamente 4.5 W/m^2 y 6.0 W/m^2 después de 2100, presenta concentraciones de CO_2 de 500-600 ppm y un aumento de la temperatura media de 2.4°C. El RCP8.5 es una trayectoria extrema que representa un futuro donde el forzamiento radiativo alcanza valores >8.5 W/m^2 en 2100 con altas emisiones de gases de efecto invernadero como resultado de un incremento poblacional y alto consumo de energía (IPCC 2013).

Justificación general

Actualmente, la diversidad biológica disminuye y se modifica mayormente en los países que presentan cambios sociales, económicos, territoriales y ambientales como resultado de un desarrollo económico y regional no acorde con las necesidades de conservación de ecosistemas y especies (Albarrán 2010). Asimismo, el cambio climático y la alteración del hábitat por actividades humanas afectan la distribución de las especies y la dinámica de los recursos en los ecosistemas terrestres y acuáticos (Dulvy *et al*. 2017). Esto se debe a que las áreas de distribución geográfica de algunas especies marinas están relacionadas con rangos ambientales específicos y al modificarse pueden tener repercusiones importantes en su metabolismo, con consecuencias directas en el crecimiento, reproducción, reclutamiento, distribución espacial, comportamiento y abundancia (Rosa *et al*. 2014, Melo-Merino *et al*. 2020).

Los modelos de nicho ecológico y los modelos de distribución de especies se han convertido en una herramienta clave para la conservación debido a que tienen diversas aplicaciones ecológicas (Phillips y Dudík 2008, Drymon *et al*. 2010, Curtis *et al*. 2011, Ibarra-Montoya *et al*. 2012). Asimismo, los estudios de nicho ecológico que incluyen las modificaciones que pudiera tener la distribución geográfica de las especies frente al cambio climático, contribuyen a probar hipótesis ecológicas sobre la distribución de las especies (Guisan y Hofer 2003, Pearson y Dawson 2004, Robinson *et al*. 2011, Villarino *et al*. 2015) y aportan mayor información a los modelos de distribución dentro de los procesos de planificación de conservación a futuro (Richardson *et al*. 2010, Komoroske y Lewison 2015, Lucifora *et al*. 2015). A pesar de su importancia, la delimitación de las distribuciones geográficas mediante modelos de nicho ecológico ha sido poco explorada en las especies marinas, incluyendo a los tiburones (Guisan y Thuiller 2005, Peterson 2006, Melo-Merino *et al*. 2020).

Los tiburones son un grupo de especies vulnerables que enfrentan las consecuencias del crecimiento de la población humana en zonas costeras, así como la destrucción de su hábitat y la contaminación derivada de actividades como la explotación forestal, agricultura, urbanización, ganadería, minería, etc. (Dulvy *et al*. 2014). Los tiburones carcarínidos son vulnerables debido a la rápida expansión de sus pesquerías a nivel mundial (Smith *et al*. 2009). Además, en México enfrentan problemas como una alta incidencia en la captura de organismos en todos los estadios de desarrollo, escasa información del esfuerzo pesquero,

registros de captura incompletos y falta de reglamentos que controlen o evalúen las capturas comerciales (Del Moral-Flores y Ponce de León 2013, CONAPESCA-IPN 2004). Por otra parte, la vulnerabilidad de estas especies se debe a sus estrategias de vida (i.e. tasa de crecimiento lenta, madurez sexual tardía y periodos largos de gestación) (Pratt y Casey 1990, Cortés 2000, Musick 2005, SAGARPA 2015) y su baja resiliencia debido a que, al ser depredadores tope, evolucionaron bajo presiones de mortalidad bajas (Clarke *et al*. 2007).

Su importancia en el ecosistema se debe a su posición en la cadena alimenticia como depredadores tope y que actúan como reguladores de la densidad de numerosas poblaciones de presas (Wetherbee y Cortés 2004). Participan, además, en la regulación de los flujos de energía y reciclaje de nutrientes entre hábitats debido a los movimientos en distintas escalas, como los que realizan entre la zona pelágica y las zonas arrecifales (Heupel y Simpfendorfer 2015). Asimismo, debido a su naturaleza de depredadores oportunistas y carroñeros, reducen la incidencia de enfermedades mediante la remoción de organismos débiles y enfermos, permitiendo la estabilidad en las redes tróficas marinas (Roff *et al*. 2016).

A pesar de la importancia biológica, ecológica y económica de los tiburones carcarínidos y su vulnerabilidad, en México no se han realizado estudios en los que se describa su distribución potencial basada en las variables que conforman su nicho ecológico, los cambios en su distribución potencial frente al cambio climático y su representatividad en las áreas marinas protegidas. Por tal motivo, el estudio de estas especies permitirá crear una referencia cartográfica sobre las zonas de favorabilidad ambiental de las especies, útiles para planes de conservación y aprovechamiento sustentable (Dell'Apa *et al*. 2012, Pennino *et al*. 2013), para contrarrestar la pérdida de biodiversidad en las áreas protegidas y conocer los sitios potenciales para su protección (Mumby y Harbone 2010, Morales 2012, Dockerty *et al*. 2013) e identificar sitios de idoneidad futura que anticipe los posibles cambios en su distribución causados por el cambio climático (Lucifora *et al*. 2015, Lezama-Ochoa *et al*. 2016).

Objetivo general

Modelar el nicho ecológico de tiburones carcarínidos y sus áreas de distribución potencial en el presente y bajo diferentes escenarios de cambio climático en el futuro.

CAPÍTULO II. DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE TIBURONES CARCARÍNIDOS Y VARIABLES AMBIENTALES QUE DEFINEN SU NICHO ECOLÓGICO

Introducción

El nicho ecológico fundamental es el rango multivariado de las tolerancias fisiológicas a las variables ambientales (abióticas), dentro del cual una espcie tendrá tasas positivas de crecimiento. El espacio geográfico donde esto puede ocurrir ha sido denominado área de distribución potencial (Soberón y Peterson 2011). Los modelos de nicho ecológico (MNE) están basados en registros de presencias/ausencia de las especies y características del ambiente que sirven para estimar el nicho fundamental y para generar mapas de distribución potencial (Soberón y Peterson 2005, Phillips *et al*. 2006).

El medio marino presenta una cantidad considerable de variables ambientales que tienen influencia en las especies como: la salinidad, temperatura, intensidad de luz, nivel de nutrientes, clorofila, oxígeno disuelto y producción biológica, entre otras (Norris 2000, Robinson *et al*. 2011). Estas variables pueden tener un efecto de forma directa o indirecta; de forma directa es cuando tienen importancia fisiológica (i.e. temperatura, pH, salinidad) e indirecta cuando no presentan importancia fisiológica relevante (elevación, topografía, pendiente, profundidad) (Guisan y Zimmermann 2000).

De todas las variables ambientales que se presentan en el océano, la temperatura tiene un papel fundamental en las especies marinas (Sunday *et al*. 2012) y puede influir en los peces a distintas escalas (Hyatt *et al*. 2017) como en procesos metabólicos (demanda de oxígeno, crecimiento, sistema inmune, etc.), biológicos (Graham y Harrod 2009) y en fenómenos macro ecológicos (migración, variación en la disponibilidad de alimento y distribución de las especies) (Sims *et al*. 2003, Sunday *et al*. 2012). Asimismo, en los peces ectotermos la temperatura afecta las reacciones bioquímicas, tasas fisiológicas y metabólicas, por lo que puede determinar los patrones de distribución de especies, los límites de tolerancia y las tasas de actividad en diferentes entornos (Speed *et al*. 2010). En los tiburones, la temperatura corporal depende también de la temperatura ambiental y las funciones fisiológicas están controladas y determinadas por sus límites de tolerancia térmica (Speed *et al*. 2010, Sunday *et al*. 2012, Bosch *et al*. 2017).

Los tiburones se caracterizan por tener complejos patrones de distribución espacial (Robbins 2007) relacionados con la interacción de distintas variables ambientales (Schlaff *et al*. 2014). Los tiburones de la familia Carcharhinidae tienen una distribución circunglobal y cada especie presenta hábitos de distribución diferentes; por lo cual el efecto de las variables abióticas puede estar condicionado por los requisitos fisiológicos de una especie (Schlaff *et al*. 2014) o bien por componentes de su historia de vida y necesidades biológicas (i.e. alimentación, reproducción, áreas de crianza) (Drymon *et al*. 2014). Por ejemplo, el tiburón *Carcharhinus falciformis* es la única especie pelágica de esta familia (Compagno, 1995) y se ha descrito que su distribución puede estar determinada por la temperatura y salinidad (Lezama-Ochoa *et al*. 2016). Las especies *C*. *obscurus* y *C*. *galapagensis* son tiburones que viven en aguas tropicales, subtropicales e islas oceánicas; para el tiburón *C*. *obscurus* la temperatura y la profundidad se consideran variables importantes en su distribución (Hoffmayer *et al*. 2014). *C*. *longimanus* es un tiburón principalmente tropical y confinado a aguas oceánicas (Lessa *et al*. 1999) para el cual la temperatura puede ser un factor importante (Andrzejaczek *et al*. 2018). El tiburón *Prionace glauca* también se distribuye en aguas oceánicas y presenta migraciones hacia áreas templadas y tropicales (Compagno 1984, Carrier *et al*. 2004).

Antecedentes

En la literatura se ha documentado la relación entre la distribución de los tiburones y algunas variables oceanográficas, principalmente con la temperatura superficial del agua (McCallister y Gelsleichter 2014, Yates *et al*. 2015, Lezama-Ochoa *et al*. 2016, Werry *et al*. 2018) y con otras variables como la salinidad (Froeschke *et al*. 2010, Simpfendorfer *et al*. 2011), la turbidez (Ortega *et al*. 2009), la concentración de oxígeno disuelto (Parsons y Hoffmayer *et al*. 2005, Heithaus *et al*. 2009, Espinoza *et al*. 2011, Drymon *et al*. 2013) y la velocidad de las corrientes (Sleeman *et al*. 2010, Ranintyari *et al*. 2018). Asimismo, se han descrito variables indirectas que influyen en su distribución como la cantidad de clorofila (McKinney *et al*. 2012), la distancia a la costa y la profundidad (Knip *et al*. 2011, Campbell *et al*. 2012, Ward-Paige *et al*. 2014).

En los últimos años se han comenzado a emplear distintos métodos de modelado de nicho ecológico para conocer la relación entre las variables ambientales y la distribución de los elasmobranquios. De los estudios realizados para tiburones, Martin *et al*. (2012) utilizó

modelos lineales generalizados (GLM) y sistemas de información geográfica para la generación de mapas de distribución de diez especies de elasmobranquios demersales en el canal de la Mancha. Como resultado obtuvo que los principales predictores ambientales de su distribución fueron la profundidad y la salinidad. Pennino *et al*. (2013) utilizaron un modelo de distribución jerárquico bayesiano (BHMs por las siglas en inglés de Bayesian hierarchical spatial model) para identificar la distribución de tres especies de tiburones demersales con mayor frecuencia de captura en el Mar Mediterráneo (*Galeus melastomus*, *Scyliorhinus canicula*, *Etmopterus spinax*). Los autores determinaron una correlación de los datos de presencia de las especies con variables oceanográficas y encontraron que el sustrato y la profundidad fueron los principales factores que determinaron su distribución.

Lauria *et al*. (2015), a través del uso de modelos aditivos generalizados (GAMs), analizaron la relación de la distribución de 36 especies de elasmobranquios (20 batoideos y 16 tiburones) en el Mar Mediterráneo con distintas variables oceanográficas (profundidad, pendiente, rugosidad del sustrato, salinidad y temperatura de la superficie). Identificaron que las principales áreas de distribución o *hot-spots* de las especies de estudio estuvieron relacionadas principalmente con la profundidad y la morfología del suelo marino, logrando identificar sitios prioritarios para la protección de algunas especies en riesgo. Por otra parte, Ward-Paige *et al*. (2015) utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLMM) para describir los patrones de distribución y características del hábitat de seis especies de tiburones juveniles en el golfo de México, entre ellos algunos tiburones carcarínidos (*Carcharhinus limbatus, C*. *isodon, C*. *brevipinna y Rhizoprionodon terraenovae*) y encontraron que la profundidad y la salinidad fueron las principales variables ambientales que determinaron su distribución. Ranintyari *et al*. (2018), también con el uso de modelos aditivos generalizados, determinaron que las variables ambientales como la temperatura superficial del mar y la clorofila-a fueron los principales predictores para la presencia del tiburón *Rhincodon typus*. El estudio de Brodie *et al*. (2019), mediante árboles de regresión, permitió determinar el efecto de incluir variables dinámicas del subsuelo para obtener la distribución de algunas especies pelágicas, entre ellas el tiburón azul *Prionace glauca*.

De los estudios de modelado de nicho ecológico donde se ha empleado el algoritmo de máxima entropía (MaxEnt) para especies de tiburones, c analizaron la distribución potencial del tiburón ballena (*Rhincodon typus*) en el océano Índico; los autores reportaron que el nicho de especie está relacionado principalmente con la variación de la temperatura,

profundidad y la concentración de la clorofila-a. Mckinney *et al*. (2012) en el norte del golfo de México describieron el nicho ecológico y la distribución regional del tiburón ballena e indicaron que los sitios idóneos para su distribución están determinados principalmente por la concentración de clorofila-a así como por la distancia a la plataforma continental.

Siders *et al*. (2013) estimaron la distribución espacio-temporal del tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*) en la Bahía de Fundy, Canadá y describieron que las variables determinantes en su distribución son la batimetría, la temperatura superficial del mar y la clorofila-a. En el Caribe mexicano, Hacohen-Domené *et al*. (2015) para el tiburón ballena, estimaron la distribución potencial y obtuvieron que la temperatura y la producción primaria fueron las variables ambientales en los modelos de nicho ecológico.

Para el tiburón peregrino, Lucifora *et al*. (2015) en el Atlántico sur estimaron que los sitios idóneos de su distribución están determinados por la concentración de clorofila-a y la temperatura superficial del mar. Meyers *et al*. (2017) estimaron el nicho ecológico y la distribución potencial del tiburón angelote (*Squatina squatina*) e indicaron que la presencia de esta especie se correlacionó principalmente con la temperatura superficial del mar, la clorofila, la salinidad y la profundidad.

Calich *et al*. (2018) analizaron mediante modelos de máxima entropía la idoneidad del hábitat de especies de tiburones, entre ellos *G*. *cuvier* y *C*. *leucas* para determinar su traslape con zonas de pesca de palangre y poder evaluar la eficacia de las estrategias de gestión espacial. Recientemente, en el estudio de Feitosa *et al.* (2020) se muestra, mediante el uso de cuatro algoritmos, incluido MaxEnt, la distribución potencial de *C*. *porosus*. Calcularon la idoneidad de su hábitat usando variables ambientales marinas entre las que la luz de fondo fue el predictor ambiental más importante para esta especie.

Hipótesis

La temperatura es un factor determinante en la distribución de las especies acuáticas por su relación con aspectos biológicos y fisiológicos. Si bien se ha descrito que varios factores ambientales influyen en la distribución de los tiburones, al ser organismos ectotérmicos se espera que ésta sea la variable con mayor importancia para delimitar el nicho fundamental de las especies de estudio en los modelos correlativos.

Justificación

Estimar el nicho fundamental y conocer la distribución potencial de una especie es de utilidad para aplicaciones ecológicas y de conservación biológica (Phillips y Dudik 2008, Ibarra-Montoya *et al*. 2012, Pearson *et al*. 2007). Además, puede llegar a ser una herramienta importante en la formulación de planes de manejo y conservación de especies marinas (McClellan *et*. *al*. 2014) y constituye la base fundamental para estudios de evolución, conservación, especies invasoras, diseño de reservas, patrones de biodiversidad, efectos del cambio climático y un fuerte predictor del riesgo de extinción, etc. (Anderson y Martínez-Meyer 2004, Gaston 2009, Gaston y Fuller 2009). Peterson y Soberón (2012) mencionan que el interés por describir, entender y predecir la distribución de las especies es un tema antiguo; sin embargo, en los últimos 20 años se han desarrollado nuevos métodos, herramientas y técnicas que pueden ser útiles para estimar las áreas de distribución con base en el nicho ecológico obtenido a partir de la correlación entre los registros de presencia y las variables ambientales.

La distribución, presencia y patrones de movimiento de los tiburones son algunos de los aspectos más estudiados en la ecología de estas especies (Drymon *et al*. 2010, Curtis *et al*. 2011, Tavares *et al*. 2012, Capapé *et al*. 2013). En México existen diversos estudios sobre la distribución de los tiburones carcarínidos; sin embargo, ninguno de ellos describe su distribución basada en los factores ambientales que forman parte de su nicho ecológico a través de modelos correlativos. Asimismo, la mayoría de los mapas con los que se cuenta son mapas tradicionales basados en datos puntuales de presencia por lo que pueden sobreestimar o subestimar los ámbitos de distribución.

En este sentido, los modelos de nicho podrían proporcionar información relevante sobre los requerimientos fisiológicos y la distribución potencial de estas especies con alta importancia ecológica, económica y catalogados en diferentes estados de conservación. La información generada podría, además, contribuir a la toma de decisiones de manejo con base en criterios espaciales (Lezama-Ochoa *et al*. 2016).

Objetivos

- Modelar la distribución potencial de las especies de tiburones a partir de datos de presencia conocidos.
- Agregaría: modelar el nicho ecológico de las 25 especies de tiburones carcarinidos presentes en México
- Identificar las variables oceanográficas de mayor contribución en el nicho ecológico que intervienen en la distribución de las 25 especies de tiburones carcarínidos.

Material y métodos

La construcción general de los modelos de nicho ecológico de una especie consiste, a grandes rasgos, en el siguiente procedimiento: 1) reunir y procesar los datos de presencia o ausencia de las especies y las variables descriptoras que definirán el espacio ambiental (Guisan y Zimmermann 2000, Guisan y Thuillier 2005, Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011); 2) elegir un algoritmo de modelación según el tipo de datos biológicos con los que se cuenten; 3) validar los modelos obtenidos y 4) proyectar en otros sitios geográficos y evaluar estadísticamente dicha predicción para determinar la idoneidad de un área para cada una de las especies (Peterson *et al*. 2011).

Recopilación de datos de presencia

En el estudio de modelado de nicho ecológico y distribución los datos de presencia de las especies se pueden generar de forma directa en campo mediante un GPS u otros tipos de herramientas de adquisición de datos de referencia geográfica o bien recurriendo a las fuentes directas de información como museos o herbarios y de forma indirecta mediante el uso de bases de datos de libre acceso (Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011). Para este estudio, los registros de presencia se obtuvieron de forma indirecta de repositorios nacionales e internacionales.

De los repositorios nacionales se utilizó la Colección Nacional de Peces -CNPE-IBUNAM del Instituto de Biología, dentro de la Unidad de informática para la Biodiversidad - UNIBIO de la Universidad Nacional Autónoma de México (www.unibio.unam.mx) y de la Colección Ictiológica del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología -CIICMYL-P, UNAM

(www.icmyl.unam.mx). Otros registros de presencia se obtuvieron de lista patrón de tiburones, rayas y quimeras de México de Moral-Flores *et al*. (2015) que provienen de la Colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional -CI-CICIMAR, Colección de Peces del Laboratorio de Ictiología y Pesquerías de la Universidad del Mar, *campus* Puerto Ángel -CP-UMAR, Colección del Laboratorio de Ecología Marina de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas -ENCB-IPN-LEM, Colección Ictiológica de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala -UNAM-CIFES-I, Colección del Laboratorio de Ecología Marina de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas -ENCB-IPN-LEM y del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur -MHN-UABCS. Asimismo, se obtuvieron registros de presencia de especies de la base de datos de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad-REMIB de la CONABIO (www.conabio.gob.mx).

De los repositorios internacionales de libre acceso se obtuvieron datos de los portales de Global Biodiversity Information Facility -GBIF (www.gbif.org). De la colección ictiológica de la Universidad de Drexel, Pensilvania; así como de las bases de datos de: The Academy of Natural Sciences Fish Collection-ANSP-Ichthyology y de la colección UNICAMP-ZUEC-PIS-Coleção de Peixes do Museu de Zoologia da Universidad Estatal de Campinas, Brasil, ambas disponibles en la red speciesLink (www.splink.org.br).

Se recopiló también información de la colección ictiológica CAS-Ichthyology Collection Database de la Academia de Ciencias de California en San Francisco, California (www.calacademy.org) y de la base de datos de acceso libre Fishnet2 (www.fishnet2.net) ahora incluidos en la base de VertNet (www.vertnet.org). Otros registros de presencia se obtuvieron del sistema de información Ocean Biogeographic Information System -OBIS (www.iobis.org) que incluyen registros de presencia de la base de datos en línea de FishBase (www.fishbase.org) y de Biodiversity of the Gulf of Mexico Database (www.gulfbase.org). Asimismo, los registros de presencia de especies se obtuvieron de colecciones de universidades internacionales y museos, incluidos en la lista patrón de tiburones, rayas y quimeras de México de la lista de Moral-Flores *et al*. (2015) (UMMZ-University of Michigan Museum of Zoology, CAS-California Academy of Sciences, SIO-Scripps Institution of Oceanography of Marine Vertebrate Collection, LACM-Los Angeles County Museum, UBC-University of British Columbia, ANSP-The Academy of Natural

Science, USNM-National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, FMNH-Field Museum of Natural History).

Limpieza y filtrado de registros de presencia

Una vez obtenidos los registros de presencia georreferenciados de las distintas fuentes, se construyó una base de datos general para cada una de las 25 especies de tiburones que incluyó: el nombre de la especie, longitud y latitud, colector, año, país, estado y localidad de colecta con el fin de contar con la mayor información posible de cada punto de presencia. Posteriormente, mediante un código relizado en la paquetería R (R Core Team 2018, https://www.R-project.org) se realizó una depuración y limpieza de los registros de presencia de cada especie para descartar registros repetidos y valores de cero en la latitud y/o longitud. Asimismo, los registros se proyectaron en el programa ArcMap 10.5 en un mapa global y se eliminaron aquellos puntos atípicos que no correspondían con el área de distribución natural conocida, es decir, que presentaban características ambientales incongruentes para la especie de acuerdo con la literatura o que se localizaban dentro del continente.

Debido a que puede existir un sesgo de muestreo que provoca que los registros cercanos tengan las mismas combinaciones de valores para las variables ambientales y se viole la premisa de independencia entre las observaciones (Cruz-Cárdenas *et al*. 2014b, De Oliveira *et al*. 2014, Radosavljevic y Anderson 2014, Aiello-Lammens *et al*. 2015) se eliminó el sesgo espacial de los puntos de presencia. En este procedimiento se empleó un código realizado apartir del paquete 'GridSample' incluido en 'dismo' (Hijmans *et al*. 2012, Hijmans y Elith 2013) de R, el cual divide la región estudio en celdas a cierta resolución y mantiene un número de presencias por celda; ambos definidos por el usuario.

En este estudio el área M de cada especie se dividió en celdas de 1 grado o 2 grados (1 grado equivale a 111 km) y se seleccionó un punto de presencia por celda. El tamaño de cuadrícula se determinó por ser la distancia máxima de movilidad reportada para las especies de estudio (Speed *et al*. 2010, Acuña-Marrero *et al*. 2017) y por inspección visual de los puntos de presencia de cada especie, procurando conservar el mayor número posible de datos de presencias (Varela *et al*. 2014, Voda *et al*. 2015, Thomson *et al*. 2017).

Criterio de selección del área de calibración, definición de M

El área de calibración representa una hipótesis de accesibilidad histórica o el área a la que las especies probablemente tuvieron acceso a través de la dispersión y se define como el área M del diagrama BAM (Fig. 1) (Barve *et al*. 2011, Soberón *et al*. 2017). Definir esta área previamente a la modelación ayuda a que los modelos predictivos puedan ser transferidos a otras áreas y no se afecten los procesos de calibración y validación (Barve *et al*. 2011). Por ejemplo, es importante definirla si se desea investigar especies invasivas o estudios de cambio climático ya que mejora el rendimiento del modelo, minimizando los impactos de supuestos sobre ausencias en áreas que no son accesibles para la especie (Anderson y Raza 2010).

La delimitación del área M se realizó de manera particular para cada especie en el programa R (Core Team 2018, https://www.R-project.org) y en el programa ArcMap versión 10.5. El procedimiento consistió en proyectar los puntos de registro de cada especie en un mapa global y sobreponer una capa vectorial global de las ecorregiones marinas (MEOW por las siglas en ingles de marine ecoregions for coastal and shelf areas of the world) de Spalding *et al*. (2007); el área M se conformó con la agrupación de las ecorregiones marinas que presentaron al menos algún punto de presencia.

Para las especies cuyos puntos de presencia se encontraban fuera de las ecorregiones marinas el área M se definió creando una zona de amortiguamiento (buffer) de 100 km para cada registro de presencia, con base en la máxima distancia horizontal de movilidad de otras especies de tiburones carcarínidos (Speed *et al*. 2010; Acuña-Marrero *et al*. 2017) y tiburones pelágicos (Spaet *et al*. 2017). Además, cuando las zonas de amortiguamiento se encontraban separadas se utilizó una capa vectorial de corrientes marinas, desarrollada por World Geo Physical Climate features de la NOAA (Sun 2018), como base para unirlas, al considerarse la posible movilidad de los organismos a través de estas corrientes.

Selección de predictores ambientales

De acuerdo con algunos autores, las variables a utilizar en el modelado deben cumplir tres condiciones: la primera es que sean potencialmente explicativas, es decir, que tengan una relación verosímil con la distribución de la especie como factor limitante o como indicador a

través de relaciones indirectas. La segunda es que muestren una variabilidad significativa en la zona de estudio. Finalmente, la tercera es que sean independientes o, al menos, no estén excesivamente correlacionadas entre sí, especialmente si se busca una interpretación biológica de los resultados (Mateo *et al*. 2011, Pliscoff y Fuentes-Castillo 2011), para evitar la inestabilidad en el modelado (Elith *et al*. 2011, Cruz-Cárdenas *et al*. 2014a) y errores en las predicciones por sobreajuste de los modelos (Peterson y Nakazawa 2008).

Considerando la primera condición se realizó una búsqueda bibliográfica para identificar las variables oceanográficas que se han definido como factores que tienen influencia en el uso de hábitat y distribución de cada una de las 25 especies de tiburones carcarínidos (Tabla I) (Hopkins y Cech 2003, Bansemer y Bennett 2011, McKinney *et al*. 2012, Sequeira *et al*. 2012, Pennino *et al*. 2013, Lauria *et al*. 2015, Lucifora *et al*. 2015, Komoroske y Lewison 2015).

Tabla I. Variables ambientales que influyen en la distribución y abundancia de los tiburones carcarínidos de acuerdo con la literatura.

Especie	Variables	Referencia
C. acronotus	-	
C. albimarginatus	Profundidad, temperatura	Bond *et al*. *2015*
C. altimus	-	
C. brachyurus	-	
C. brevipinna	Profundidad, temperatura	Ward-Paige *et al*. 2015
C. cerdale	-	
C. falciformis	Temperatura, salinidad	Lezama-Ochoa *et al*. 2016
C. galapagensis	-	
C. isodon	Profundidad, salinidad	Ward-Paige *et al*. 2015
C. leucas	Temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, turbidez, pH	Werry *et al*. 2012*,* Ortega *et al*. 2009*,* Werry *et al*. 2018
C. limbatus	Temperatura, profundidad, Salinidad	Ward-Paige *et al*. 2015, Kajiura y Tellman 2016
C. longimanus	Temperatura	Andrzejaczek *et al*. 2018
C. obscurus	Temperatura, profundidad	Hoffmayer *et al*. 2014
C. perezi	Temperatura	Shipley *et al*. 2017
C. plumbeus	-	
C. porosus	-	
C. signatus	-	
G. cuvier	Corrientes, temperatura, salinidad	Assael 2012
N. velox	-	
N. brevirostris	-	
P. glauca	Temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, clorofila, batimetría	Vandeperre 2016, Howey *et al*. 2017, Lezama-Ochoa *et al*. 2016
R. longurio	-	
R. porosus	-	
R. terraenovae	Profundidad, salinidad, Temperatura	Parsons y Hoffmayer 2005, Ward-Paige *et al*. 2015
T. obesus	Temperatura	Speed *et al*. 2012

Posteriormente, las variables ambientales utilizadas para generar los modelos se obtuvieron del portal BIORACLE-2 (http://www.oracle.ugent.be/). El repositorio dispone de coberturas globales superficiales derivadas de 18 variables oceánicas con valores mínimos, máximos, promedio, promedio de los valores mínimos y máximos registrados por año y rango, con una resolución espacial de cinco arcos de minuto (~9.2 km por pixel) en formato ASCII (ESRI) (Tyberghein *et al*. 2012, Assis *et al*. 2017). Se utilizaron las variables de velocidad de corriente, clorofila a, concentración de oxígeno disuelto, pH, salinidad y temperatura con sus diferentes valores (16 coberturas en total). Asimismo, se utilizaron las variables de profundidad y distancia a la costa del repositorio MARSPEC (Ocean Climate Layers for Marine Spatial Ecology) con la misma resolución, en formato geoTIFF (Sbroco y Barber 2013), las cuales posteriormente fueron transformadas al formato ASCII en R (R Core Team 2016) (Tabla II).

Tabla II. Variables ambientales utilizadas en la caracterización de los modelos de nicho, incluidas en el set 1.

Variables ambientales		**Unidades**	**Fuente**
Temperatura	Temperatura máxima (TS_max)	°C	Bio-Oracle Web
	Temperatura promedio (TS_prom)	°C	Bio-Oracle Web
	Temperatura mínima (TS_min)	°C	Bio-Oracle Web
Salinidad	Salinidad máxima (S_max)	PSS	Bio-Oracle Web
	Salinidad promedio (S_prom)	PSS	Bio-Oracle Web
	Salinidad mínima (S_min)	PSS	Bio-Oracle Web
Oxígeno molecular disuelto	Oxígeno disuelto máximo (OD_max)	mol.m-3	Bio-Oracle Web
	Oxígeno disuelto promedio (OD_prom)	mol.m-3	Bio-Oracle Web
	Oxígeno disuelto mínimo (OD_min)	mol.m-3	Bio-Oracle Web
Clorofila	Clorofila máxima (C_max)	mg/m3	Bio-Oracle Web
	Clorofila promedio (C_prom)	mg/m3	Bio-Oracle Web
	Clorofila mínima (C_min)	mg/m3	Bio-Oracle Web
pH	pH (PH)	-	Bio-Oracle Web
Velocidad de corriente	Velocidad de corriente máxima (VC_max)	m-1	Bio-Oracle Web
	Velocidad de corriente promedio (VC_prom)	m-1	Bio-Oracle Web
	Velocidad de corriente mínima (VC_min)	m-1	Bio-Oracle Web
Distancia a la costa	Distancia a la costa (DC)	Km	MARSPEC
Batimetría	Batimetría (B)	m	MARSPEC

Para cumplir la tercera condición, mediante el factor de inflación de la varianza (VIF) se redujo el conjunto de variables ambientales que presentaban multicolinealidad. Existen otros métodos como el de Pearson (r) o Spearman (ρ) que miden el coeficiente de correlación entre un par de variables y muestran si dos o más están correlacionadas y, si es así, se mantiene o descarta esa variable; sin embargo, el procedimiento puede causar problemas de colinealidad (Naimi y Araújo 2016).

El VIF es un método aplicado a estudios de ecología que mide con qué fuerza cada predictor puede ser explicado por el resto o bien, mide la capacidad de que dos variables o más sean capaces de explicar una tercera. Se basa en el cuadrado del coeficiente de correlación múltiple (R^2) que resulta de la regresión de la variable predictora contra las otras variables predictoras y se define como el inverso de la diferencia de 1 el coeficiente cuadrado de la correlación = R^2, VIF = $1/1\text{-}R^2$. Los valores por encima de 10 (regla general) sugieren una fuerte colinearidad (Montgomery y Peck 1992, Naimi y Araújo 2016, Cobos *et al*. 2019a). El procedimiento se realizó para cada conjunto de variables por especie mediante la paquetería 'vegan' (Naimi 2015) de R, excluyendo posteriormente las variables con un VIF superior a 10.

Finalmente, se crearon cuatro conjuntos o sets de variables ambientales: el "set 1" incluyó todas las variables del portal Bio-Oracle y Marspec, el "set 2" las variables sin colinealidad de los dos repositorios (Bio-Oracle y Marspec), el "set 3" incluyó solo las variables del repositorio Bio-Oracle y el "set 4" las variables sin colinealidad del portal Bio-Oracle. El algoritmo MaxEnt compensa la alta colinealidad para asignar contribuciones relativas ponderando las variables a lo largo del análisis (Elith et al., 2011; Mendoza-González et al., 2016). Por esta razón también se utilizó el "set 1" y "set 3".

Construcción de los modelos

Los modelos se realizaron mediante el software MaxEnt versión 3.4.1 (Phillips *et al*. 2006). El programa de MaxEnt emplea un algoritmo robusto que estima la probabilidad de idoneidad del hábitat y busca la distribución probable. Se basa en la teoría de máxima entropía y está sujeto a un grupo de restricciones (puntos de presencia) que se complementan con información de las variables ambientales para producir la mejor distribución (la más restringida) (*Peterson et al. 2011,* Phillips *et al*. 2016*)*.

Maxent es un algoritmo útil cuando se cuenta solo con datos de presencias y cuando se analizan modelos con un número reducido de datos de presencia (Phillips *et al*. 2004, Zambrano *et al*. 2006, Yañez-Arenas *et al*. 2014). El programa MaxEnt permite además controlar la complejidad del modelo mediante la configuración de las opciones por defecto como los tipos de respuesta y los niveles de regularización (Phillips *et al*. 2004, Phillips *et al*. 2006). Sin embargo, en la mayoría de los estudios que utilizan este algoritmo la

configuración de las opciones, la complejidad del modelo y su influencia en los resultados suele ignorarse (Muscarella *et al*. 2014, Warren *et al*. 2014) y además sus evaluaciones no consideran la autocorrelación espacial entre los datos de calibración y evaluación (Cuervo-Robayo *et al*. 2017).

La paquetería kuenm (Cobos *et al*. 2019b) de R (R Core Team 2018) permite al usuario generar múltiples modelos candidatos en MaxEnt de forma automatizada para probar diferentes combinaciones de parámetros como: tipos de respuesta, valores de multiplicador de regularización, y diferentes conjuntos de variables de entorno para la calibración de los modelos, la creación y evaluación del modelo final y en su caso, análisis de riesgo de extrapolación. Esta paquetería tiene como ventaja permitir procesos robustos basados en la importancia del modelo, el rendimiento y la simplicidad, además de reducir considerablemente el tiempo invertido en realizar cada uno de estos pasos (Cobos *et al*. 2019b).

La creación de los modelos se realizó con el comando *kuenm_cal* de kuenm con los puntos de registro de cada especie en formato "*.csv"* agrupados en carpetas (puntos generales, puntos para calibración y puntos para evaluación) y los predictores ambientales en formato *.*asc* previamente seleccionados para cada especie. Los parámetros utilizados para la construcción de los modelos por cada especie fueron: 9 valores de regularización (1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4, 6 y 10), 15 conjuntos ("l", "q", "p", "h", "lq", "lp", "lh", "qp", "qh", "ph", "lqp", "lqh", "lph", "qph" y "lqph") resultantes de las combinaciones derivadas de los cinco tipos de respuesta lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra o 'hinge' (h), background de 10000 y función de salida logística.

Una vez obtenidos los modelos, los mapas continuos se transformaron en mapas binarios con un umbral restrictivo el cual rechazó el 5% de las presencias de entrenamiento con los valores más bajos del modelo (Cooper y Soberón, 2018). Este valor de umbral de corte utiliza los valores de idoneidad menores o iguales al 5% en los puntos de presencia (datos de entrenamiento) para clasificar ausencia (0) y aquellos que exceden este valor para clasificar presencia (1) (Guisan *et al*. 2006, Cooper y Soberón 2018).

Este valor porcentual se determinó con base en una tasa fija de error de omisión permitida entre los datos de calibración, asumiendo que hasta el 5% de los datos de presencia pueden

haber incluido errores que tergiversan los ambientes utilizados por la especie. Este valor se considera apropiado cuando los datos de entrada son heterogéneos y no están controlados en su origen (Anderson *et al*. 2003, Peterson *et al*. 2008, Costa *et al*. 2009) y también es el parámetro que mide el error asociado con el conjunto de datos de localidades de presencia (Costa *et al*. 2009).

Las variables de mayor importancia relativa en los modelos de nicho de cada especie se determinaron con la prueba de Jackknife. La prueba se realizó dentro del mismo proceso de kuenm en MaxEnt, la cual excluye una variable del modelo y lo corre con las demás variables; posteriormente compara la ganancia que tiene el modelo con todas las variables y la ganancia que tiene el modelo sin la variable que fue excluida. La variable que al ser excluida del modelo afecte en forma considerable a la eficiencia de este, será considerada una variable de importancia. Asimismo, se corre el modelo con esta única variable para ver cuánto aporta esta por sí misma (Phillips *et al*. 2006). Se realizó la representación de la contribución de cada variable en la prueba de Jackknife.

Evaluación y selección de modelos

En este proceso se recomienda utilizar datos independientes o bien dividir aleatoriamente los puntos de presencia en dos grupos: el primero con los puntos de entrenamiento para la elaboración de los modelos y el segundo con los datos de prueba para evaluar su desempeño (Anderson *et al*. 2003). Para este estudio, los datos de presencia de cada especie fueron divididos aleatoriamente, dejando 70% de los puntos para entrenamiento o calibración y 30% para evaluación (Peterson *et al*. 2011, Mendoza-González *et al*. 2016).

La evaluación de los modelos candidatos y la selección de los modelos finales se realizó utilizando la función *kuenm_ceval* y *kuenm_mod* de la paquetería kuenm (Cobos *et al*. 2019b). Los modelos candidatos generados para cada especie (450 modelos) fueron sometidos a una evaluación para seleccionar los modelos finales por orden de prioridad, primero en términos de significancia estadística (ROC parcial), segundo por su capacidad de predicción (tasas de omisión) y finalmente por la complejidad del modelo (criterio de Akaike) (Cobos *et al*. 2019b).

La significancia estadística fue determinada con pruebas ROC parcial mediante un remuestreo aleatorio con el 50% de los datos, con 500 iteraciones de Bootstrap. La prueba de ROC parcial indica que los modelos son significativamente mejores que al azar (AUC>1) con valores de 1 a 2, donde todo valor mayor a 1 y cercano a 2 indica que es buen modelo y donde el 1 representa un modelo igual o peor que uno hecho al azar (Peterson *et al*. 2008, Adhikari *et al*. 2018, Narváez-Romero *et al*. 2018). Se removieron los modelos no significativos bajo esta consideración. Posteriormente, los modelos se seleccionaron por su rendimiento o tasa de omisión, la cual indica qué tan bien los modelos creados con datos de entrenamiento predicen las presencias de prueba; para ello se estableció un umbral de error de 5% (E = 5%) eliminando todos los modelos para los cuales la tasa de omisión fue > 0.05. Finalmente, los modelos se seleccionaron por los valores más bajos del criterio de Akaike (AICc), estos valores indican qué tan bien los modelos se ajustan a los datos y penalizan la complejidad para favorecer modelos simples.

Resultados

Filtrado de las bases de datos

Se obtuvieron 64,109 registros iniciales de presencia de las 25 especies de tiburones carcarínidos y un total de 5,826 después del proceso de filtrado (Tabla III). Después del filtrado, los registros de presencia variaron en número de 20 (*Carcharhinus cerdale*) a 1,110 (*Prionace glauca*), obteniendo un total de 5, 826 registros. Para todas las especies hubo una reducción considerable del número de registros en las bases de datos después del proceso de depuración. La reducción más grande de puntos se produjo al eliminar los registros con coordenadas repetidas.

El filtrado de puntos se realizó para 24 especies de tiburones cuyos puntos de presencia presentaban aglomeración o sesgo espacial en ciertas áreas y el número de presencias era superior a 50 (Tabla III). Para todas las especies, excepto para *C*. *cerdale* que tenía 20 puntos de presencia, se presentó una reducción del número de registros después de aplicar los filtros de 1 o 2 grados. En el caso de la especie *C*. *leucas* la reducción de puntos de presencia fue de 99.3%, mientras que para las demás especies el porcentaje de reducción de puntos fue entre 41.1% y 98.1% (Tabla III).

Para la construcción de las áreas M se utilizó un máximo de 206 y un mínimo de 13 ecorregiones marinas. Para 14 especies solo se utilizaron las ecorregiones marinas como parte de su área M y para 11 especies además de las ecorregiones marinas se utilizó un buffer y la capa de corrientes marinas para constituirla (Tabla III).

Tabla III. Registros de presencia (número inicial, posterior al filtrado con la gradilla de uno (1) y dos grados (2) y porcentaje de reducción después del filtrado). Número de ecorregiones marinas (MEOW) utilizadas para la construcción del área M, incluido el buffer.

Especie	Número inicial	Registros filtrados	Reducción de puntos (%)	Número de MEOW y buffer
C. acronotus	349	102 (1)	70.8	17
C. albimarginatus	4193	221 (2)	94.7	110 + buff.
C. altimus	815	213 (1)	73.9	142
C. brachyurus	1718	184 (2)	89.3	144
C. brevipinna	1051	194 (2)	81.5	123
C. cerdale	20	20	0.0	13
C. falciformis	8185	600 (2)	92.7	182+ buff.
C. galapagensis	587	144 (1)	75.5	170+ buff.
C. isodon	555	40 (1)	92.8	18
C. leucas	12462	86 (2)	99.3	138
C. limbatus	3609	340 (2)	90.6	173+ buff.
C. longimanus	2334	404 (2)	82.7	168+ buff.
C. obscurus	2782	301 (2)	89.2	152+ buff.
C. perezi	306	79 (1)	74.2	18
C. plumbeus	3114	300 (2)	90.4	156+ buff.
C. porosus	268	58 (1)	78.4	50
C. signatus	906	119 (2)	86.9	44 + buff.
G. cuvier	4939	559 (2)	88.7	174 + buff.
N. velox	168	63 (1)	62.5	37
N. brevirostris	5158	98 (1)	98.1	16
P. glauca	7119	1110 (2)	84.4	206 + buff.
R. longurio	736	235 (1)	68.1	18
R. porosus	185	109 (1)	41.1	20
R. terraenovae	891	118 (1)	86.8	21
T. obesus	1659	137 (1)	91.7	109 + buff.
TOTAL	64109	5826		

Variables ambientales

Las variables ambientales que mostraron colinealidad fueron excluidas con el análisis del factor de inflación de la varianza (VIF) en el set 2 y en el set 4. De las 16 variables utilizadas del portal Bio-Oracle y Marspec, entre 12 y 14 variables ambientales no presentaron colinearidad y fueron utilizadas en el “set 2” del proceso de calibración (Tabla IV). Para el “set 4” donde solo se incluyeron las variables de Bio-Oracle se utilizaron entre 9 y 12 variables sin colinealidad (Tabla V).

Tabla IV. Variables ambientales sin colinealidad del portal Bio-Oracle y MARSPEC utilizadas en el set 2 de cada especie para la caracterización de los modelos de nicho.

	B	DC	C_max	C_prom	C_min	VC_max	VC_prom	VC_min	OD_max	OD_prom	OD_min	PH	S_max	S_prom	S_min	TS_max	TS_prom	TS_min	**TOTAL**
C. acronotus	*	*	*	*		*	*	*			*	*	*		*	*		*	13
C. albimarginatus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. altimus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. brachyurus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. brevipinna	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	13
C. cerdale	*	*	*		*	*	*	*	*		*	*	*		*	*		*	14
C. falciformis	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. galapagensis	*	*	*	*	*	*	*	*			*	*	*		*			*	13
C. isodon	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. leucas	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. limbatus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. longimanus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. obscurus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. perezi	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	13
C. plumbeus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. porosus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
C. signatus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
G. cuvier	*	*	*	*	*	*	*	*				*	*		*	*		*	13
N. velox	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
N. brevirostris	*	*	*		*	*	*	*	*		*	*	*		*	*			13
P. glauca	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
R. longurio	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	12
R. porosus	*	*	*		*	*	*	*				*	*		*	*		*	12
R. terraenovae	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	13
T. obesus	*	*	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	13

Tabla V. Variables ambientales del portal Bio-Oracle sin colinealidad utilizadas en el set 4 de cada especie para la caracterización de los modelos de nicho.

	C_max	C_prom	C_min	VC_max	VC_prom	VC_min	OD_max	OD_prom	OD_min	PH	S_max	S_prom	S_min	TS_max	TS_prom	TS_min	**TOTAL**
C. acronotus	*	*		*	*	*			*	*	*		*	*		*	11
C. albimarginatus	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	11
C. altimus	*	*	*	*	*	*			*	*	*		*			*	11
C. brachyurus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. brevipinna	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	11
C. cerdale	*		*	*	*	*	*		*	*	*		*	*		*	12
C. falciformis	*	*	*	*	*	*			*	*	*		*			*	11
C. galapagensis	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. isodon	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. leucas	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. limbatus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. longimanus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. obscurus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. perezi	*		*	*	*	*			*	*	*		*	*		*	11
C. plumbeus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
C. porosus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10

	C_max	C_prom	C_min	VC_max	VC_prom	VC_min	OD_max	OD_prom	OD_min	PH	S_max	S_prom	S_min	TS_max	TS_prom	TS_min	**TOTAL**
C. signatus	*		*	*	*	*				*	*		*			*	9
G. cuvier	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
N. velox	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
N. brevirostris	*		*	*	*	*	*		*	*	*		*	*			11
P. glauca	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
R. longurio	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10
R. porosus	*		*	*	*	*				*	*		*	*		*	10
R. terraenovae	*		*	*	*	*				*	*		*	*		*	10
T. obesus	*		*	*	*	*			*	*	*		*			*	10

Modelos de nicho ecológico

En el proceso de calibración se crearon y evaluaron 540 modelos para cada especie donde se incluyeron los distintos factores de regularización, tipos de respuesta, parametrizaciones seleccionadas y sets de variables ambientales. Se obtuvieron los modelos finales que cumplieron el criterio prioritario de selección por medio de la ROC parcial, tasas de omisión y criterios de Akaike del proceso de kuenm (Tabla VI). Asimismo, se obtuvieron los mapas de distribución potencial que muestran la favorabilidad ambiental de las 25 especies de tiburones carcarínidos junto con los mapas binarios donde se muestra la presencia y la ausencia potencial de las condiciones ambientales para la supervivencia de las especies (Fig. 1 a 25 – Anexo I).

Tabla VI. Modelos finales que cumplieron con los criterios de selección de kuenm. Multiplicador de regularización (MR), características C [lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra (h)]. Set de variables predictoras (Set. Pred). Proporción de AUC (AUC ratio). Tasa de omisión del 5%. Número de parámetros.

Especie	MR	C	Set pred.	AUC ratio	Tasa de Omisión 5%	Núm. de parámetros
C. acronotus	4	lh	set3	1.6	0.03	12
C. albimarginatus	6	qp	set3	1.3	0.05	32
C. altimus	10	QH	set3	1.5	0.05	18
C. brachyurus	2.5	l	set1	1.3	0.04	12
C. brevipina	4	lq	set2	1.3	0.02	25
C. cerdale	1.5	lqh	set4	1.9	0.00	5
C. falciformis	2.5	qp	set3	1.4	0.04	33
C. galapagensis	4	h	set2	1.2	0.05	32
C. isosdon	4	l	set1	1.8	0.00	8
C. leucas	4	lqph	set3	1.6	0.04	23
C. limbatus	3.5	q	set1	1.5	0.05	13
C. longimanus	3.5	qph	set2	1.3	0.05	66
C. obscurus	6	l	set1	1.3	0.03	7

Especie	MR	C	Set pred.	AUC ratio	Tasa de Omisión 5%	Núm. de parámetros
C. perezi	3.5	l	set3	1.6	0.04	9
C. plumbeus	2.5	lq	set4	1.2	0.04	15
C. porosus	10	lqh	set3	1.7	0.00	11
C. signatus	2	lq	set3	1.6	0.03	16
G. cuvier	1	lqp	set2	1.5	0.04	27
N. velox	2.5	p	set3	1.8	0.00	8
N. brevirostris	6	lh	set3	1.8	0.03	12
P. glauca	10	qph	set1	1.2	0.05	33
R. longurio	1.5	lp	set4	1.5	0.04	36
R. porosus	1.5	lq	set1	1.3	0.03	19
R. terraenovae	3	l	set4	1.4	0.03	8
T. obesus	10	qh	set4	1.1	0.10	15

En el análisis de Jackknife la batimetría (B) fue la variable con mayor porcentaje de contribución al modelo de nicho de las especies *C. limbatus* (75.4% B), *C. obscurus* (66.7% B) y *C acronotus* (56.5% B). La distancia a la costa (DC) fue la variable principal en los modelos de nicho de *N. brevirostris* (72% DC), el tiburón *Rhizoprionodon porosus* (70.1% DC) y *C. obscurus* (66.7% DC). La temperatura superficial fue la variable de mayor contribución al modelo de nicho de la especie *C. cerdale* (41% TS_min), *C. galapagensis* (42.5% TS-prom), *R. terraenovae* (30.4% TS_min) y *P. glauca* (22.7% TS_prom). Otras variables de mayor contribución a los modelos de nicho fueron la clorofila (C) para la especie *C. brevipinna* (31.3% C_min), el oxígeno disuelto (OD) (44.7% OD_min) para la especie *C. plumbeus* y el potencial de hidrógeno (pH) para *C. brachyurus* (36.4% pH). La salinidad (S) para *C. leucas* (33.6% S_prom). La velocidad de corriente (VC) fue la variable de mayor contribución en el modelo de nicho de *Triaenodon obesus* (42.6% VC_min) y *C. longimanus* (21.7% VC_max) (Fig. 1 y Fig. 2).

De manera general, tomando en cuenta la suma de todos los valores (máximos, mínimos, promedio), la batimetría representó los valores más altos porcentaje de contribución en los modelos de nicho de los tiburones carcarínidos, seguida de la distancia a la costa, la temperatura y la velocidad de corriente. Las variables ambientales como el pH, clorofila-a y salinidad representaron los porcentajes más bajos de contribución en los modelos de nicho de estas especies (Fig. 3).

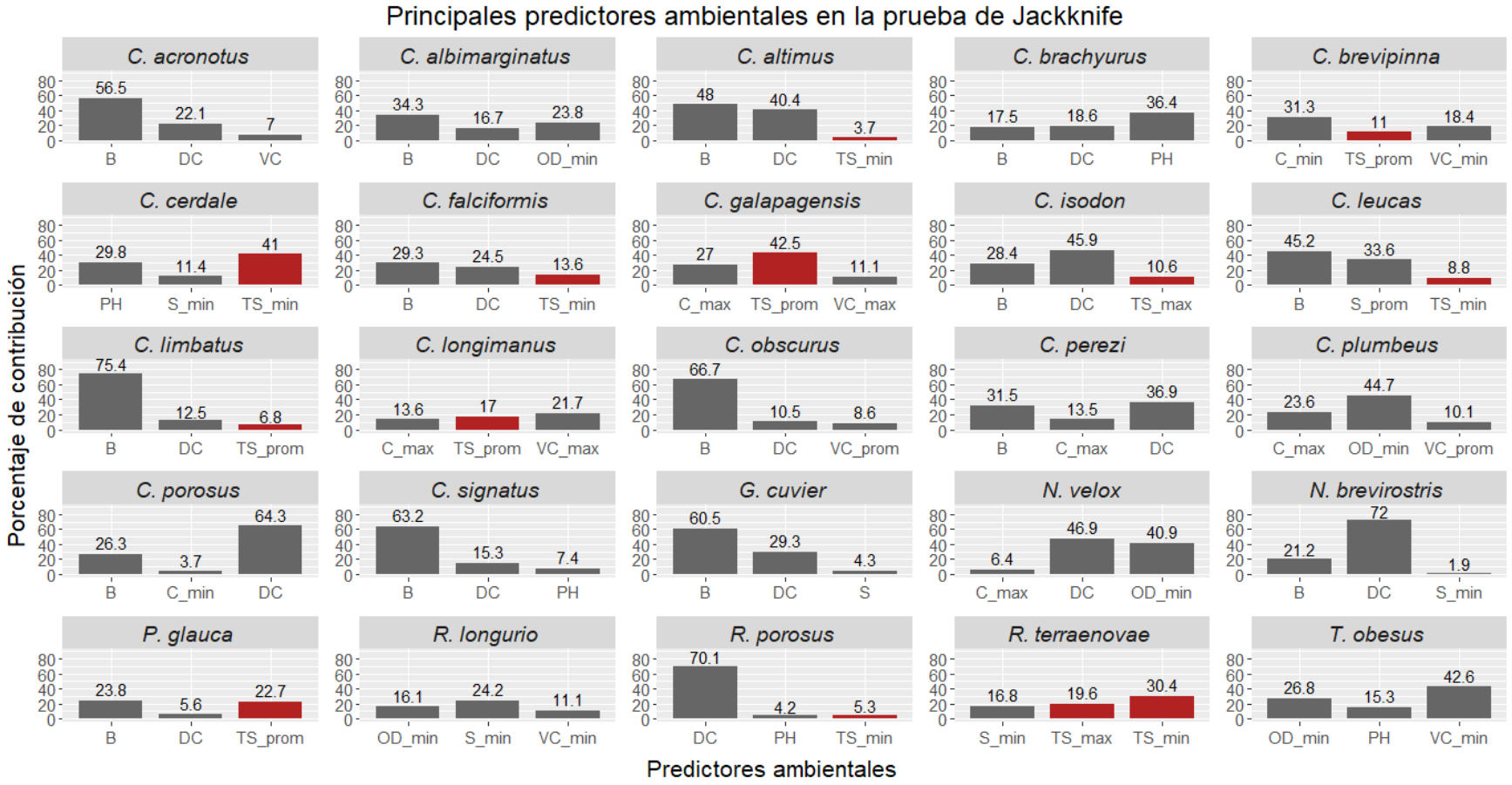
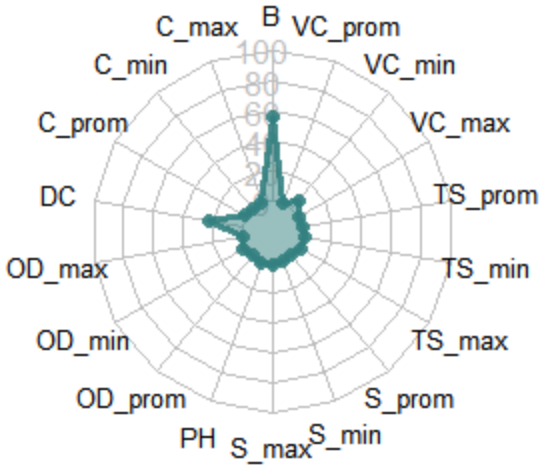
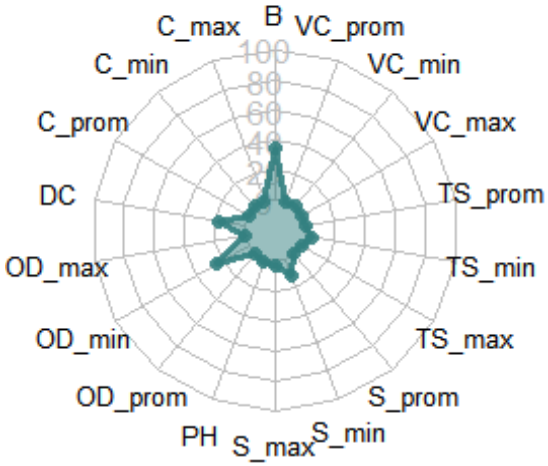


Figura 1. Porcentaje de contribución de los tres predictores con mayor contribución a los modelos de nicho ecológico de las 25 especies de tiburones carcarínidos en la prueba de Jackknife. [VC (velocidad de corriente), TS (temperatura superficial), S (salinidad), PH (pH del agua), OD (oxígeno disuelto), DC (distancia a la costa), CI (clorofila), B (batimetría). min (mínimo), max (máximo, prom (promedio)].

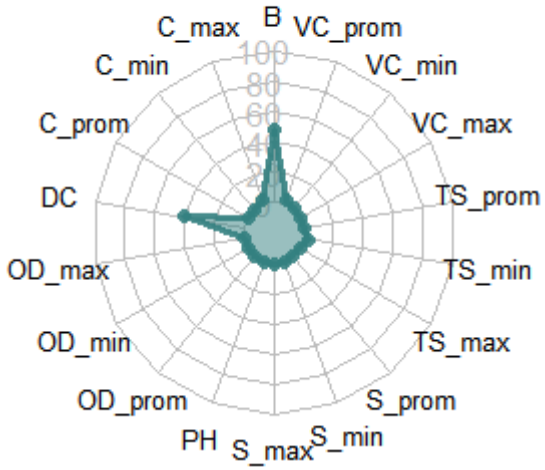
C. acronotus



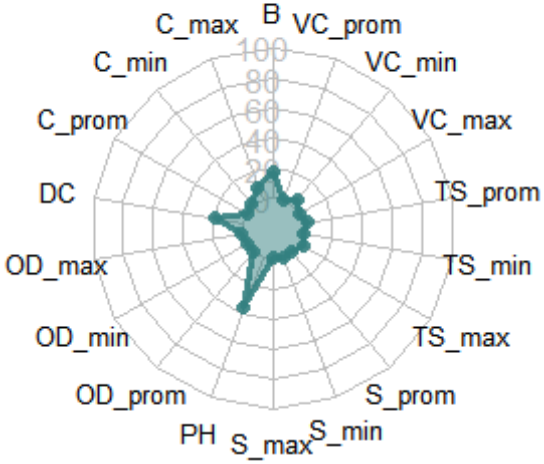
C. albimarginatus



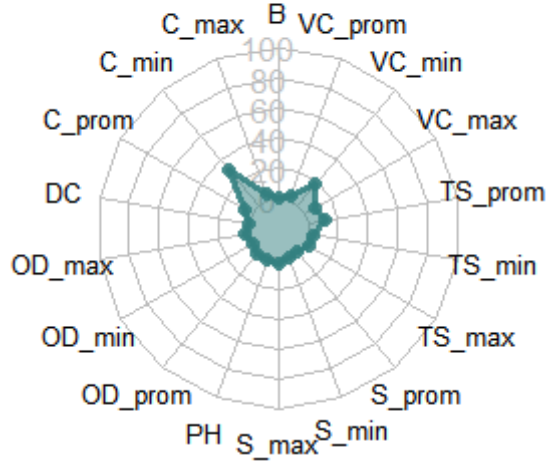
C. altimus



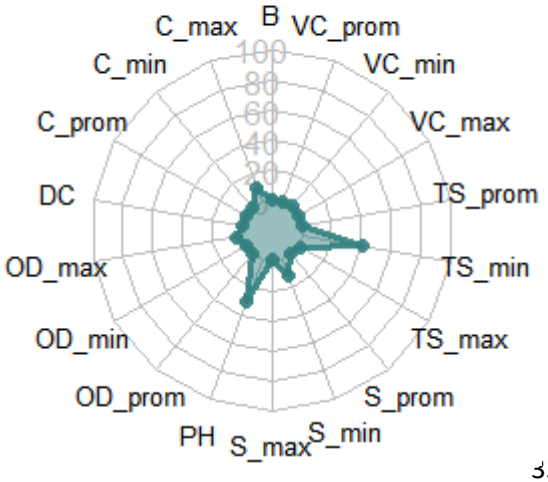
C. brachyurus



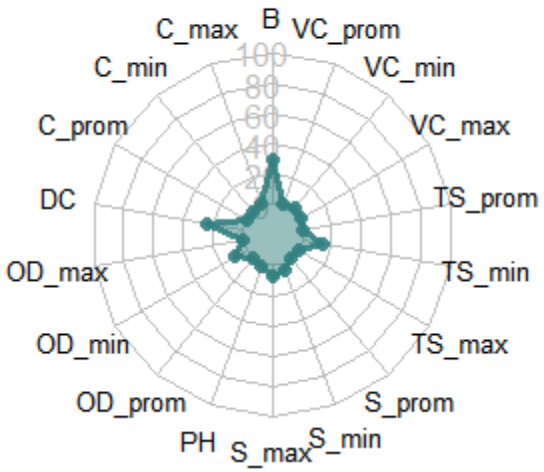
C. brevipina



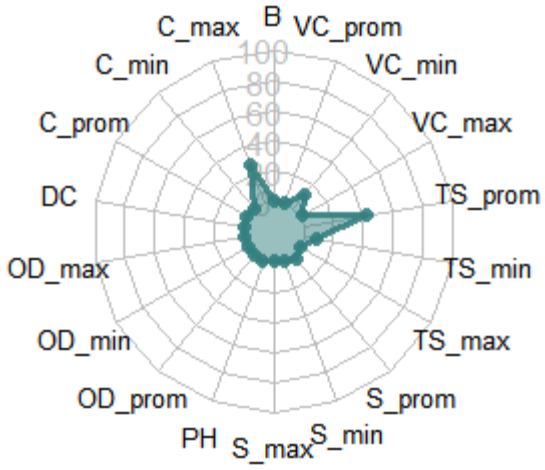
C. cerdale



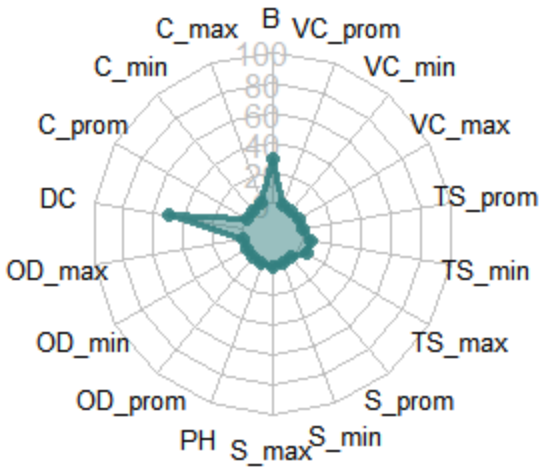
C. falciformis



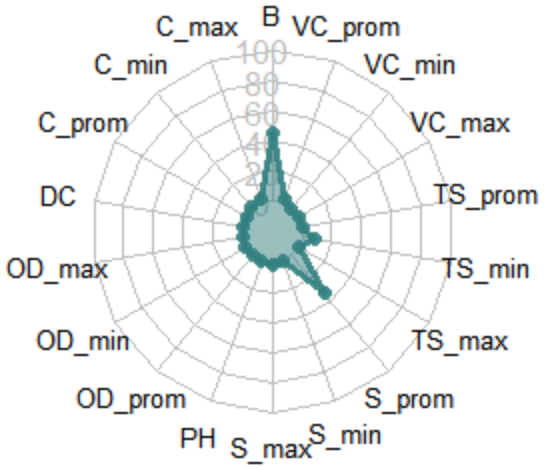
C. galapagensis



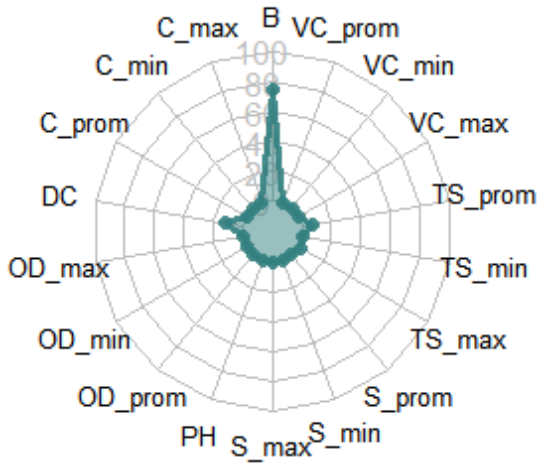
C. isodon



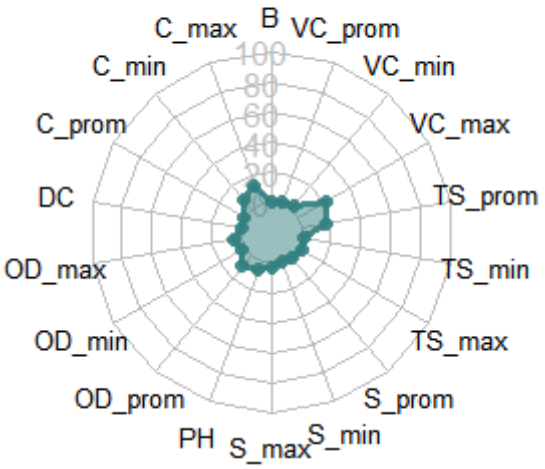
C. leucas



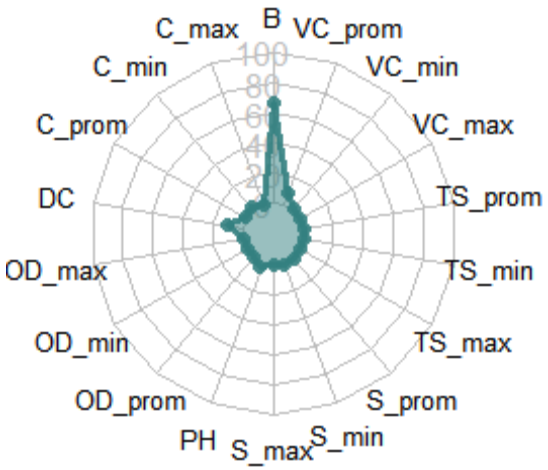
C. limbatus



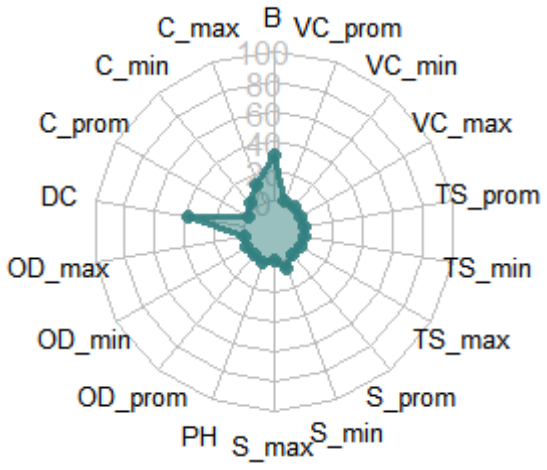
C. longimanus



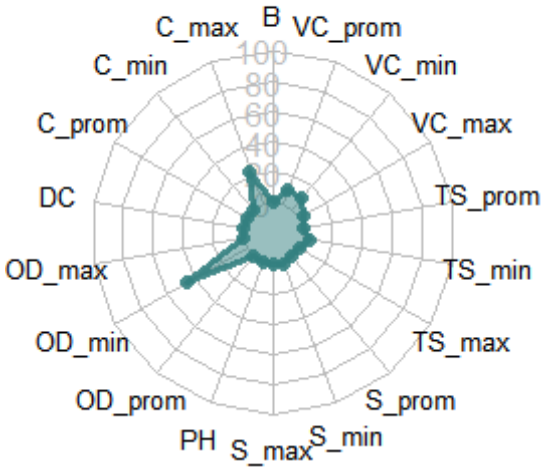
C. obscurus



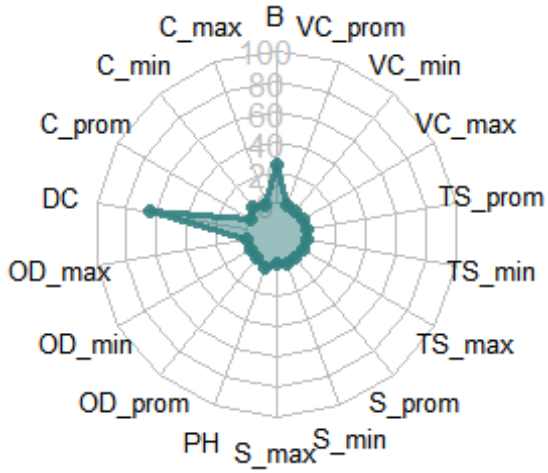
C. perezi



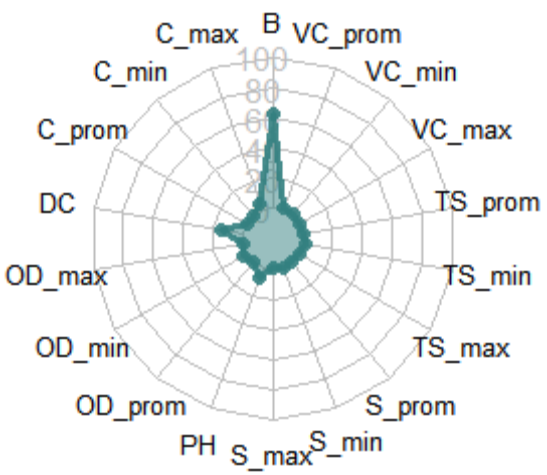
C. plumbeus



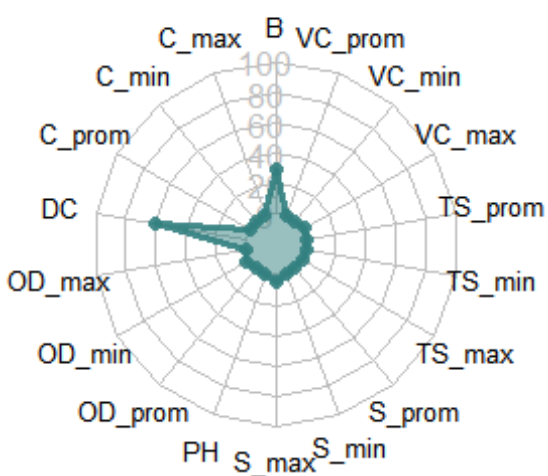
C. porosus



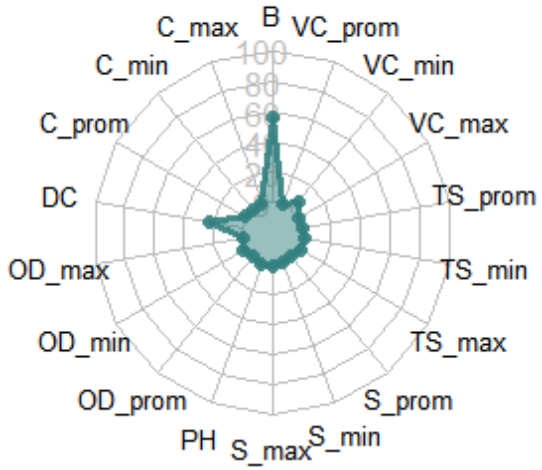
C. signatus



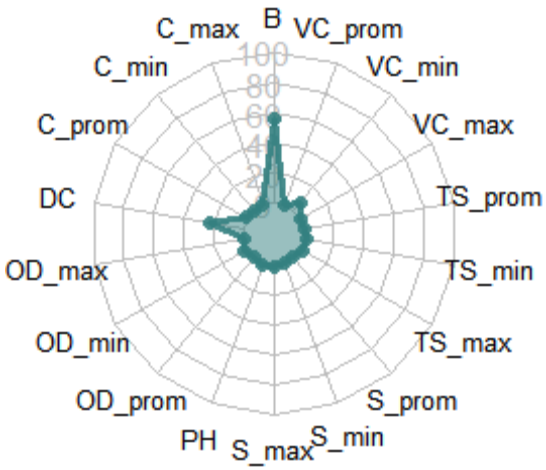
G. cuvier



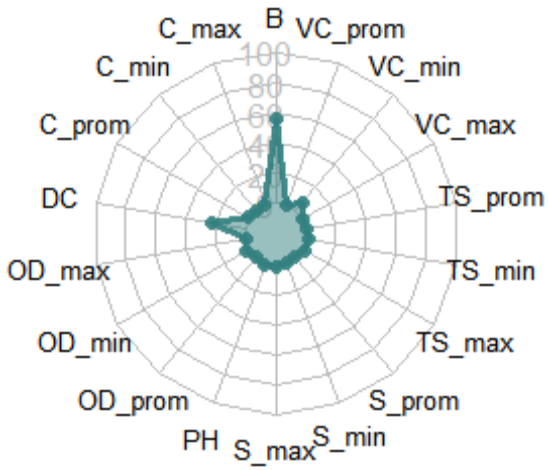
N. velox



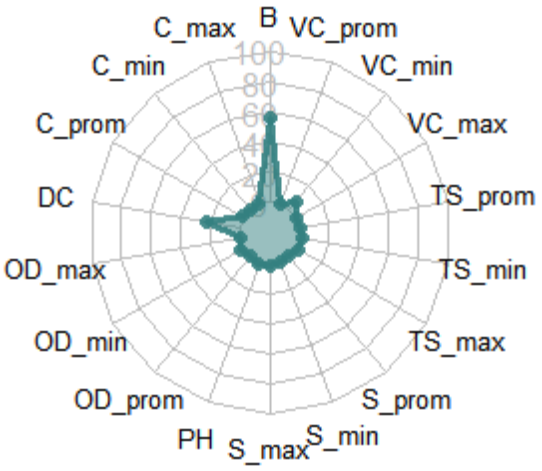
N. brevirrostris



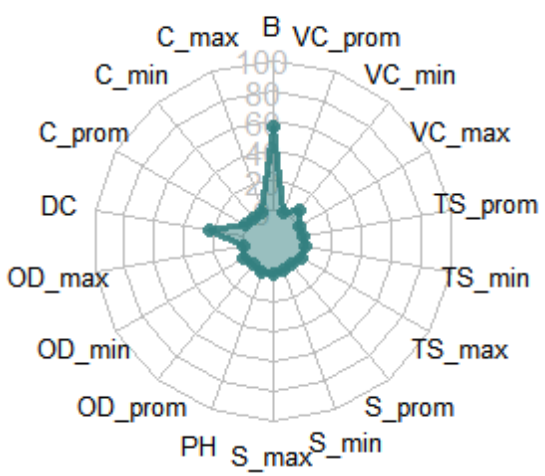
P. glauca



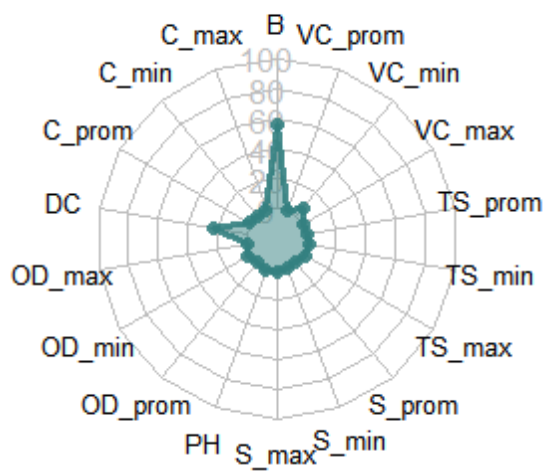
R. longurio



R. porosus



R. terraenovae



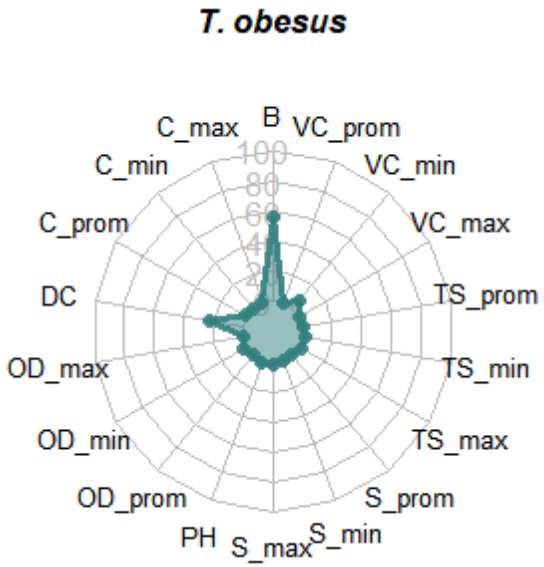


Figura 2. Gráficas radiales de la importancia relativa (%) de cada variable ambiental en los modelos de distribución potencial de los tiburones carcarínidos. Los acrónimos de las variables se describen en la Tabla II.

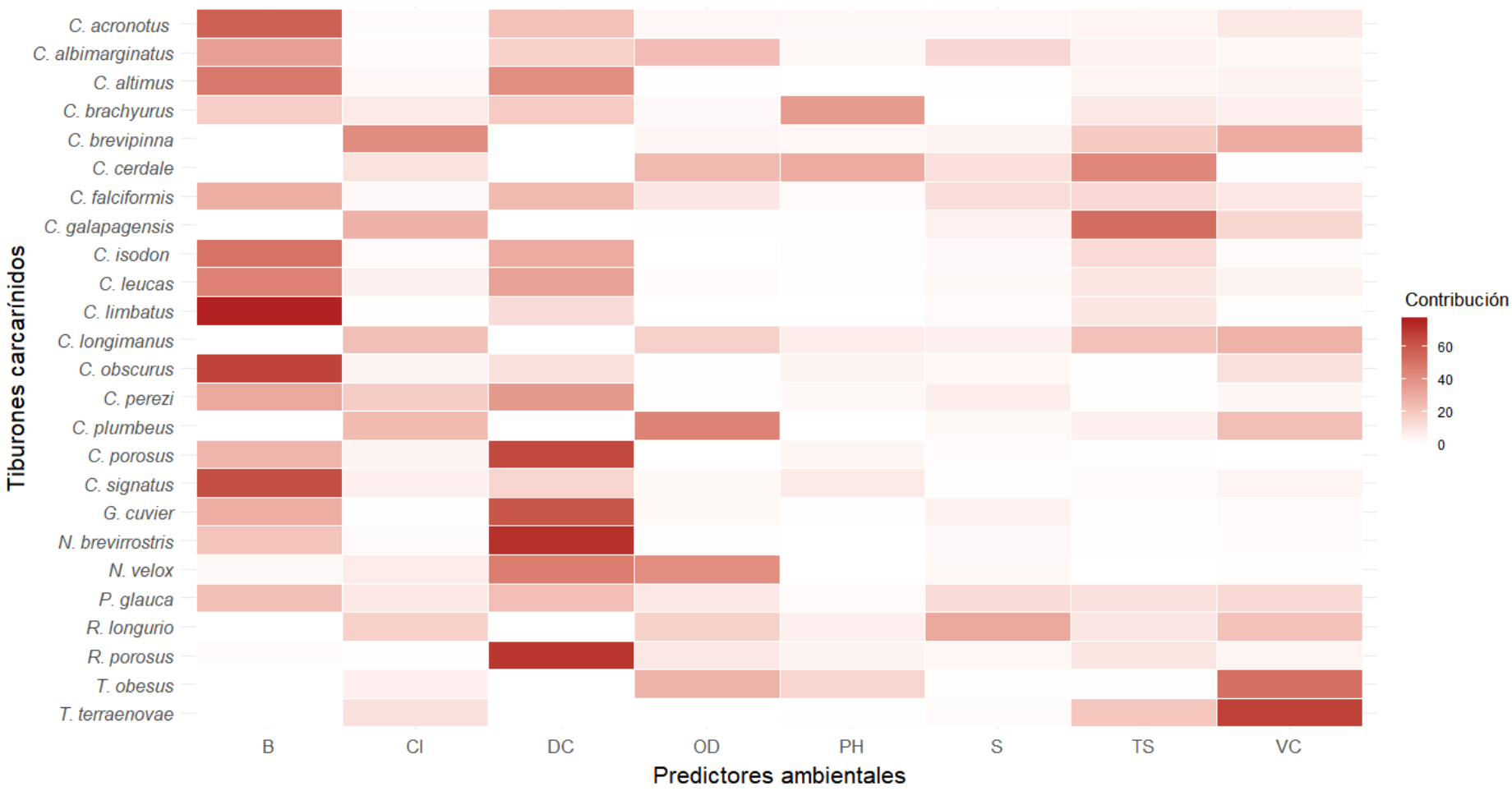


Figura 3. Mapa de calor de la comparación del porcentaje de contribución de las variables ambientales en los modelos de nicho de los 25 tiburones carcarínidos.

Discusión

Modelos de nicho ecológico

Los modelos de nicho generados mediante el algoritmo de MaxEnt y la herramienta kuenm mostraron buena significancia estadística (ROC parcial) lo cual señala buena confiabilidad de los resultados (Peterson y Soberón 2008), buena capacidad de predicción de la distribución potencial (tasas de omisión) y una baja complejidad del modelo (AIC) durante la evaluación. Estos resultados indican que los modelos son útiles y capaces de predecir el nicho fundamental y la idoneidad del hábitat para los tiburones carcarínidos (Warren y Seifert 2011). Asimismo, de acuerdo con los valores obtenidos, el área de accesibilidad o área M definida para las especies fue adecuada ya que permitió la correcta clasificación de los puntos de presencia de las especies (Barve *et al*. 2011).

Por otra parte, se destaca el empleo de la herramienta kuenm para evaluar las mejores combinaciones de parámetros (tipos de respuesta y multiplicadores de regularización), lo cual permitió determinar la configuración óptima para minimizar el sobreajuste de los datos y generar modelos aplicables (Phillips y Dudík 2008, Anderson y González 2011). Esto es importante debido a que muchos estudios publicados utilizan la configuración predeterminada de parámetros por defecto en MaxEnt lo cual provoca que no siempre se generen los modelos más adecuados y se generen modelos demasiado complejos o simplistas que pueden minimizar la aplicabilidad del modelo (Morales *et al*. 2017).

Distribución potencial actual de las especies

Los modelos de distribución potencial de especies que utilizan el nicho ecológico como base teórica, son herramientas útiles para resolver preguntas de ecología aplicada, conservación y biogeografía (Guisan y Thuiller 2005). En los mapas de favorabilidad ambiental se puede corroborar que las especies modeladas se encuentran distribuidas preferentemente en los trópicos y que algunas zonas en las que no se había registrado la presencia de especies se presentan condiciones ambientalmente favorables. Por ejemplo, los mapas de favorabilidad ambiental generados mostraron que la especie *N*. *velox* podría distribuirse en las Islas Revillagigedo y aunque en la literatura no se había reportado la presencia de la especie, el primer registro de Lara-Lizardi *et al*. en (2017) corrobora la favorabilidad ambiental y la

distribución de la especie en esa zona. Asimismo, los mapas de idoneidad ambiental de *N*. *velox* indicaron alta favorabilidad ambiental en todas las islas que conforman las Islas Galápagos, sin embargo, hasta la fecha no se cuenta con registros de presencia en esas zonas.

Para el tiburón de arrecife (*C*. *perezi*), Driggers *et al*. (2011) mencionan que se han presentado avistamientos de la especie en el norte del golfo de México, sin embargo, señalan que existe una controversia de su presencia debido a la dificultad asociada con la diferenciación morfológica entre especies de tiburones carcarínidos. En los mapas idoneidad obtenidos en este estudio se pudo observar que la zona del norte del golfo de México no presentó zonas de favorabilidad ambiental para *C*. *perezi* a pesar de que se incluyeron registros de presencia para la calibración de los modelos en esa zona. Por el contrario, aunque no se tienen registros de presencia de la especie cerca de la costa oeste de Brasil, en los mapas obtenidos se observa un área de favorabilidad en esa región, la cual podría estar relacionada a la presencia de arrecifes que son el hábitat principal de esta especie (Kibria *et al*. 2017).

Para la construcción de los modelos de *C*. *acronotus* no se incluyeron registros de presencia en la parte noroeste de Brasil; sin embargo, los mapas de distribución potencial mostraron zonas de favorabilidad ambiental, las cuales pueden ser corroboradas con el estudio de Barreto *et al*. (2011) quienes mencionaron la presencia de juveniles de la especie en dicha zona.

Asimismo, para la especie *C*. *brevipinna* se utilizaron puntos de presencia que no incluían la zona norte de la isla de Taiwán; sin embargo, en los mapas de distribución potencial se registró una zona con alta favorabilidad ambiental, la cual puede corroborarse con el estudio de Shoou-Jeng *et al*. (2005) quienes mencionan que esta especie se encuentra abundantemente en el noreste de Taiwán y representa una de las especies más importantes para la pesca comercial de tiburones en esta área.

Un caso similar se presentó en *T*. *obesus*, especie para la cual el registro de presencia más al norte se encontraba en la boca del golfo de California en México; sin embargo, los mapas obtenidos mostraron zonas potenciales ambientalmente favorables más al norte de dicho punto hasta isla Cedros, lo cual se podría corroborar con el nuevo registro de Becerril-García

et al. (2018) en Bahía Magdalena y con los registros de presencia de *T*. *obesus* en la bahía de Jalisco (Corgos *et al*. 2016).

Para la especie *C*. *brachyurus* los mapas mostraron zonas de favorabilidad ambiental potencial alta dentro del mar Mediterráneo a pesar de que no se tenían registros de presencia en esa región; sin embargo, el estudio reciente de Azab *et al*. (2019) reportó por primera vez la presencia de la especie, corroborando lo obtenido en los mapas realizados. Asimismo, para *C*. *obscurus* y *P*. *glauca* los mapas de idoneidad ambiental mostraron su presencia potencial frente a las costas de Egipto y aunque en la literatura se tenían registros dentro del Mar Mediterráneo, el primer registro de la especie fue reportado recientemente en la zona por Azab *et al*. (2019), confirmando las zonas de favorabilidad ambiental obtenidas en los mapas de distribución potencial en este estudio.

En la especie *R: terraenovae* los mapas de favorabilidad ambiental mostraron zonas de distribución potencial más al sur de su distribución conocida lo cual se puede corroborar con el estudio de Mendonca *et al*. (2010) quienes identificaron la presencia de esta especie en Sudamérica, la cual diferenciaron de *R*. *porosus* mediante ADN mitocondrial. Los mapas obtenidos para la especie *C*. *longimanus* mostraron amplias zonas de favorabilidad ambiental, lo cual corresponde con la distribución geográfica extensa de esta especie desde regiones templadas hasta zonas de aguas cálidas (García-Cortés *et al*. 2012).

Los mapas de distribución potencial de *C*. *longimanus*, *C*. *signatus*, *G*. *cuvier*, *P*. *glauca* indicaron zonas de favorabilidad ambiental alta en la costa oeste de la península de Florida en EUA, así como para las especies *R*. *porosus*, *C*. *galapagensis* y *C*. *brachyurus,* aunque para estas últimas no se había confirmado su presencia en dicha región. Esta zona de alta favorabilidad ambiental concuerda con las zonas de mayor agregación de tiburones reportada para las especies *G*. *cuvier* y *P*. *glauca* la cual podría estar relacionada con la teoría de que los tiburones pelágicos seleccionan ciertos lugares de agregación en el océano caracterizados por su alta productividad (“hot spots”) (Queiroz *et al*. 2016).

Predictores ambientales

Batimetría

La batimetría fue una de las variables que presentó mayor porcentaje de contribución en los modelos de nicho de la mayoría de las especies. En el estudio de Calich (2016) la batimetría se identificó también como una variable ambiental que destacó en los modelos de idoneidad del hábitat de las especies *G*. *cuvier* y *C*. *leucas*. Brodie *et al*. (2019) identificaron en modelos de nicho realizados mediante árboles de regresión (BRT, por las siglas en inglés de Boosted Regression Trees) que para la especie *P*. *glauca* la batimetría también fue la variable con mayor porcentaje de importancia relativa (27%).

Bosch *et al*. (2017) en un estudio realizado mediante diferentes algoritmos de modelación en grupos de especies marinas, incluidas 20 especies de elasmobranquios, la batimetría fue en promedio muy relevante para la distribución del grupo de peces, así como para especies marinas de hábitat tropical y bentónico. Otro estudio realizado mediante máquinas de vectores de soporte (SVM, por las siglas en inglés de support-vector machines) sobre la riqueza de tiburones y rayas demostró que la batimetría, además de la temperatura fueron de las variables con una alta contribución en la distribución de estas especies (Guisande *et al*. 2013).

De las especies para las cuales la batimetría fue una variable importante, para el tiburón *C*. *limbatus* por ejemplo, el estudio de Ward-paige *et al*. (2015) también obtuvo que la profundidad junto con la temperatura fueron las dos variables que presentaron mayor efecto en la distribución de los juveniles de esta especie.

Clorofila

La especie *Carcharhinus brevipinna* presentó un nicho fundamental determinado principalmente por la variable clorofila además de la temperatura superficial y la velocidad de corriente. Ward-paige *et al*. (2015) indicaron también que la temperatura es la variable de mayor influencia para la presencia de esta especie además de la profundidad; sin embargo, no incluyeron la clorofila como predictor ambiental en su estudio. La información biológica de la especie *C*. *brevipinna* es limitada y no se puede relacionar directamente su presencia con la clorofila; sin embargo, es acorde con otros estudios donde esta variable influye en los modelos de distribución de la clase Chondrichthyes (tiburones y rayas) (Bradie y Leung

2017). Por ejemplo, para el tiburón *T*. *obesus* la concentración de la clorofila y la velocidad de corriente mostraron cierta relación con su distribución en el área natural protegida del Archipiélago de Revillagigedo (Cortés-Fuentes 2018).

La clorofila ha sido una variable ambiental que ha resultado ser importante para los modelos de nicho de otras especies como el tiburón ballena y el tiburón peregrino, la cual se ha relacionado con la alta producción primaria y biomasa de zooplancton que proporciona alimento para estas especies (Mckinney *et al*. 2012, Sequeira *et al*. 2012, Siders *et al*. 2013, Hacohen-domené *et al*. 2015, Lucifora *et al*. 2015). Asimismo, las masas de agua ricas en clorofila se han asociado con la presencia de tiburones carcarínidos como *Prionace glauca* debido a que esta variable favorece una mayor producción primaria y secundaria, lo cual podría aumentar la cantidad de sus presas potenciales como el calamar (Queiroz *et al*. 2005, Carvalho *et*. *al*. 2011).

Distancia a la costa

La distancia a la costa es una variable que no ha recibido mucha atención en el contexto de nichos ecológicos; sin embargo, estudios recientes la han incluido como una variable ambiental en el estudio de los modelos de nicho de algunas especies marinas (Bradie y Leung 2017). Asimismo, esta variable ha resultado tener un valor importante en la distribución de las especies de peces tropicales, incluidas algunas especies de elasmobranquios (Bosch *et al*. 2017, White *et al*. 2019).

La especie *C*. *isodon* presentó la contribución más alta de la variable distancia a la costa en los modelos de nicho de los tiburones carcarínidos, además de la batimetría y la temperatura superficial. El estudio de Ward-paige *et al*. (2015) no incluyó la variable ambiental de distancia a la costa, pero concuerda con que la batimetría es una variable importante para esta especie y es uno de los factores más importantes que determinan la presencia de los juveniles de *C*. *isodon*.

Asimismo, la distancia a la costa fue la variable ambiental de mayor contribución para los modelos de nicho de las especies *C*. *perezi*, *C*. *plumbeus*, *C*. *porosus*, *N*. *velox* y *N*. *brevirostris*. Para la especie *C*. *plumbeus* se ha mencionado que existe un aumento de presencia de esta especie a mayores distancias de la costa (Oh *et al*. 2017).

Aunque la distancia a la costa es considerada como una variable indirecta, se ha descrito también que otras especies de tiburones carcarínidos como el tiburón *C*. *obscurus*, *C*. *limbatus* son especies dependientes de aguas cercanas a la costa para fines de reproducción y crianza de juveniles (Heupel *et al*. 2007); razón por la cual la distancia a la costa podría estar relacionada con los requerimientos fisiológicos de los tiburones. La cercanía a la costa presenta además gran variación espacio temporal de condiciones ambientales, zonas de refugio contra depredadores, alta biodiversidad y productividad relacionada con la gran cantidad de alimento, lo cual puede favorecer las preferencias fisiológicas de estas especies (Yates *et al*. 2012).

Salinidad

La salinidad puede ser una variable determinante en el uso de hábitat de los elasmobranquios (Schlaff *et al*. 2014). Esta variable fue la más importante en el nicho ecológico de la especie *C*. *leucas* y *R*. *longurio* y una de las tres principales variables para las especies *R*. *terraenovae*, *G*. *cuvier*, *N*. *brevirostris* y *C*. *cerdale*. Esto podría deberse a que la mayoría de los tiburones y rayas son especies estenohalinas y su distribución ocurre como respuesta al cambio de salinidad para evitar el estrés fisiológico y posible mortalidad cuando los niveles de salinidad están fuera del rango de su tolerancia (Schlaff *et al*. 2014).

Asimismo, el hecho de que esta variable sea importante para estas especies de tiburones carcarínidos puede deberse a que la salinidad tiene una mayor influencia en especies de elasmobranquios con hábitat cercano a la costa, debido a que están expuestos con mayor frecuencia escorrentías de agua dulce y fluctuaciones de salinidad (Schlaff *et al*. 2014). Por ejemplo, los juveniles del tiburón limón *N*. *brevirostris* ocupan zonas costeras de aguas someras como bahías, estuarios y lagunas de manglares que les sirve de refugio y como área de alimentación, por lo tanto están expuestos a distintos niveles de salinidad (Murchie *et al*. 2010).

La alta contribución de la salinidad en los modelos de nicho del tiburón toro (*C*. *leucas*) podría estar relacionada a que es una especie eurihalina que puede tolerar distintos rangos de salinidad en lugares como las bocas de los ríos, estuarios, ríos tropicales y subtropicales e incluso en lagos hipersalinos donde ha sido encontrada (Hammerschlag 2006, Iqbal *et al*. 2019). Werry *et al*. (2011) y (2012) han hipotetizado que los hábitats con baja salinidad pueden incrementar el nivel de supervivencia de los juveniles del tiburón toro al elegir estos

hábitats y evitar la competencia y depredación con otras especies similares como el tiburón limón (*N*. *brevirostris*), tigre (*G*. *cuvier*) o puntas negras *C*. *limbatus*.
Asimismo, otros autores como Heupel y Simpfendorfer (2008) describen que las fluctuaciones de salinidad cercanas al Río Caloosahatchee en Estados Unidos, tienen alta influencia en la presencia de esta especie, debido a que la preferencia por ciertos rangos de salinidad puede minimizar los costos de energía relacionada con la osmorregulación para que ésta pueda ser utilizada en otros procesos fisiológicos.

Temperatura

La temperatura presentó para tres especies la mayor contribución en los modelos de nicho y representó para 12 de las 25 especies una de las tres variables principales. Estos resultados concuerdan con otros estudios en donde se menciona que la temperatura superficial del mar es una de las principales variables que determinan la presencia de tiburones ectotérmicos al ser un factor importante en su fisiología (Speed *et al*. 2010, Bosch *et al*. 2017). Sin embargo, no concuerdan con la hipótesis planteada, ya que para el resto de las especies no fue una variable importante.

De las especies para las cuales la temperatura tuvo una contribución alta, la presencia de la especie *R*. *terraenovae* se ha relacionado principalmente con la temperatura, además de la profundidad (Ward-paige *et al*. 2015). Para la especie *C*. *galapagensis*, la literatura menciona que este tiburón de galápagos se distribuye en aguas templadas y tropicales (Wetherbee *et al*. 1996). Asimismo, Cortés-Fuentes (2018) determinaron mediante modelos aditivos generalizados que la temperatura contribuye a la presencia de esta especie; sin embargo, la información sobre la estructura de su población, rango de distribución y el conocimiento actual del uso del hábitat sigue siendo escaso (Pazmiño *et al*. 2018).

Para la especie *C*. *cerdale* la información sobre su biología también es incipiente debido a que recientemente fue diferenciada del tiburón *C*. *porosus* (Castro 2011) y la relación con alguna de las variables ambientales de su entorno aún no sé conoce. Con los resultados obtenidos en los modelos de nicho ecológico se puede tener una aproximación a los requerimientos fisiológicos de esta y otras especies poco descritas, además de conocer su distribución potencial aún no determinada.

Velocidad de corriente

La velocidad de corriente ha presentado una contribución alrededor del 15% en los modelos de distribución de las especies marinas (Bradie y Leung 2017). En este estudio, esta variable ambiental presentó mayor contribución a los modelos de nicho de *C*. *longimanus* y *T*. *obesus*. Estos resultados concuerdan con lo obtenido por Cortés-Fuentes (2018) quien describe mediante modelos aditivos generalizados que la velocidad de corriente también fue una variable importante para describir la abundancia del tiburón *T*. *obesus*.

Asimismo, para otros tiburones, Ranintyari *et al*. (2018) describieron mediante modelos aditivos generalizados que la velocidad de corriente fue un predictor ambiental de la presencia del tiburón ballena y sugieren que debido a la alta movilidad y el comportamiento activo de la especie, esta variable puede ayudar a la migración para la búsqueda de alimento o encontrar nuevas condiciones ambientales. En este sentido, la velocidad de corriente pudiera ser importante para el tiburón *C*. *longimanus* debido a que se sugiere que la especie también presenta un proceso migratorio en busca de los hábitats más apropiados para desarrollar las diferentes fases de su ciclo biológico vital (García-Cortés *et al*. 2012).

Oxígeno disuelto

El oxígeno disuelto se ha identificado también como una variable importante que puede afectar la fisiología de los peces y algunos elasmobranquios, en procesos como metabolismo y equilibrio osmótico, entre otros (Hyatt *et al*. 2018). Sin embargo, la manera de como el oxígeno disuelto afecta las distribuciones, comportamiento y ecología de grandes depredadores como los tiburones han sido poco documentadas. Esta variable ambiental presentó mayor contribución para la especie *C*. *plumbeus* y fue una de las tres principales variables para especies como *C*. *albimarginatus*, *N*. *velox*, *R*. *longurio* y *T*. *obesus*.

De los pocos estudios que señalan la relación de la distribución de los tiburones carcarínidos con la salinidad, Parsons y Hoffmayer (2005) señalaron para otra especie del género *Rhizoprionodon* (*R*. *terraenovae*) que su poca tolerancia a la hipoxia hace que se aleje de aguas cálidas con poco contenido de oxígeno. Asimismo, Heithaus *et al*. (2009) indican que los tiburones de talla grande como *C*. *leucas* y otras especies activas tienen preferencia por hábitats que generalmente no están agotados de oxígeno.

pH (potencial de hidrógeno)

Los efectos del pH son cada vez más estudiados en experimentos de laboratorio y se sabe que un pH reducido puede también tener efectos negativos en procesos metabólicos y de comportamiento en especies marinas no calcificantes, como los peces (Munday *et al*. 2010). Para la especie *C*. *brachyurus* el pH fue la variable con mayor contribución a los modelos de nicho y una de las variables principales para las especies *C*. *cerdale*, *C*. *signatus*, *R*. *porosus* y *T*. *obesus*. En la literatura no se encontró relación de esta variable con la presencia de los tiburones carcarínidos; sin embargo, en otras familias de tiburones se han hecho estudios donde esta variable suele ser importante fisiológicamente y algunos efectos de esta variable pueden ser cambios significativos en la tasa metabólica, la química sanguínea y la capacidad de bombear agua sobre sus branquias (generalmente especies menos activas y asociadas a bentos) (Rosa *et al*. 2017). Por otra parte, podría tener efectos en el comportamiento de caza al momento de localizar alimento a través del olfato (Pistevos *et al*. 2015).

Conclusiones

- Los modelos obtenidos con MaxEnt mostraron ser altamente predictivos como una primera aproximación de la distribución potencial de los tiburones carcarínidos presentes en México.
- La temperatura fue la variable principal del nicho ecológico para la especie *C*. *cerdale*, *C*. *galapagensis*, *R*. *terraenovae* y *P*. *glauca.*
- La batimetría y la distancia a la costa fueron las variables principales con mayor contribución en el nicho ecológico de los tiburones carcarínidos, seguido de la temperatura y la velocidad de corriente.

Derivado de este capítulo de la tesis se elaboró el artículo científico titulado: “Evaluation of Shifts in the Potential Future Distributions of Carcharhinid Sharks Under Different Climate Change Scenarios”. Sometido a: Frontiers in Marine Science. Pedro Luis Díaz-Carballido, Gabriela Mendoza-González*, Carlos Alberto Yañez-Arenas and Xavier Chiappa-Carrara*. DOI: 10.3389/fmars.2021.745501 (ANEXO II).

CAPÍTULO III. EVALUACIÓN DE CAMBIOS EN LA DISTRIBUCIÓN POTENCIAL FUTURA DE TIBURONES CARCARÍNIDOS BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

Introducción

El cambio climático se entiende como una modificación del clima atribuido directa o indirectamente a la actividad humana que altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima (IPCC 2002). Sin embargo, la actividad humana ha sido el principal impulsor de este fenómeno debido a que ha modificado la superficie de la Tierra y la composición de la atmósfera de forma directa (mediante la emisión de gases o partículas) o indirecta (por medio de la química atmosférica) (IPCC 2013).

Asimismo, el cambio en el clima global ha generado la modificación las variables oceanográficas (i.e. temperatura, salinidad, pH), derivado de las modificaciones en la precipitación, radiación, evaporación, descargas de ríos, entre otros (Graham y Harrod, 2009, *et al*. 2004, Komoroske y Lewison 2015). Por ejemplo, se ha reportado un aumento de la temperatura de más de 0.1°C por década (desde la superficie hasta los 700 m de profundidad) desde 1971 a 2010 y se prevé que la temperatura superficie del mar aumente rápidamente entre 1°C y 3° C, como resultado del efecto invernadero (IPCC, 2013).

Asimismo, estos cambios en la temperatura suelen ir acompañados de variaciones en la salinidad, que es otra variable ambiental que podría verse modificada por el cambio climático. Por ejemplo, la disminución de la salinidad puede deberse al derretimiento de los glaciares y las capas de hielo, mientras que el aumento de la salinidad puede producirse por una mayor temperatura de la superficie del mar y la evaporación (Durack *et al*. 2012). Las variaciones en la salinidad también están relacionadas con cambios a gran escala en el movimiento del agua y se ha especulado que el aumento de la tensión del viento debido al cambio climático podría provocar un aumento de las corrientes costeras y afloramientos (Bakun 1990).

Desde el punto de vista ecológico se ha documentado que el cambio climático afecta directa e indirectamente especies y sus poblaciones, así como a los ecosistemas en su composición

y función (Lorente *et al*. 2004, IPCC 2007, Bravo-Cadena *et al*. 2011, Wernberg *et al*. 2011, Jones *et al*. 2013). Algunas de estas afectaciones son la pérdida de hábitat, alteraciones en las interacciones intra e interespecíficas, aumento en la distribución de especies invasoras y modificaciones en los patrones de migración de los organismos (Lemoine *et al*. 2007, Pörtner 2010, Bravo-Cadena *et al*. 2011).

Asimismo, uno de los principales efectos que tiene el cambio del clima en las especies es la modificación (aumento o disminución) de sus áreas de distribución (Hughes 2000, Lorente *et al*. 2004, Sunday *et al*. 2012). La modificación en las áreas de distribución de las especies marinas se ha relacionado en mayor medida al incremento de la temperatura, debido a que la mayor parte de los animales acuáticos son ectotermos y por lo tanto su fisiología esta es determinada principalmente por esta variable (Lorente *et al*. 2004, Barange y Perry 2009, Sunday *et al*. 2012, Komoroske y Lewison 2015, Lezama-Ochoa *et al*. 2016).

En los peces, por ejemplo, el aumento de temperatura produce cambios en su crecimiento, reproducción y en última instancia determina su supervivencia (Perry *et al*. 2005, Lemoine *et al*. 2007).

Por otra parte, se ha descrito que las modificaciones del área de distribución de las especies por el cambio climático están determinadas su capacidad de respuesta, es decir, por sus límites de tolerancia fisiológica o amplitud de nicho (Broennimann *et al*. 2006). De manera que una especie con una amplitud de nicho extensa (generalista) se puede ver beneficiada por las modificaciones en el clima, aumentando su área de distribución geográfica; por el contrario, si una especie posee un nicho muy estrecho (especialista), podría presentar una disminución de su área de distribución si las condiciones ambientales se vuelven diferentes en el futuro (Thuiller *et al*. 2005, Maciel-Mata *et al*. 2015).

La evaluación de la respuesta de la diversidad biológica al cambio climático se ha convertido en un campo muy activo de la investigación científica (Durán-Puga *et al*. 2016) y sirve como una alternativa de estudio para evaluar el impacto del cambio climático sobre el espacio geográfico de las especies (Peterson 2006, Jones *et al*. 2013). Los modelos de nicho ecológico y modelos de distribución de especies han tenido un papel importante en estas evaluaciones de riesgos derivados del efecto del cambio climático (Martínez-Meyer 2016). Esto se logra definiendo el nicho climático mediante modelos correlativos para

posteriormente proyectarlos a distintos escenarios futuros de cambio climático y de esta forma, determinar la posible variación del área de distribución de la especie (Felicísimo 2011, Peterson *et al*. 2011, Lezama-Ochoa *et al*. 2016, Birkmanis *et al*. 2018). Asimismo, este tipo de estudios constituyen un instrumento esencial para evaluar la incertidumbre del efecto del cambio climático en la biodiversidad (IPCC 2002) y proporcionan una importante herramienta para analizar el grado de exposición de las poblaciones, especies o ecosistemas ante este fenómeno (Dawson *et al*. 2011).

Antecedentes

Los efectos del cambio climático en la distribución de las especies se han documentado por observaciones directas, investigaciones a largo plazo y considerando registros fósiles de diversos grupos taxonómicos como plantas, animales terrestres, de agua dulce y marinos (Parmesan 2006, Cadena *et al*. 2011). Estos efectos de basan en la evidencia histórica de que el efecto del clima podría expandir o reducir el área de distribución de las especies tal como ha ocurrido desde la última era glacial y se asume que en el futuro pudiera existir un fenómeno parecido (Cruz-Cárdenas 2016). Asimismo, otros estudios realizados en décadas recientes han reportado que las especies presentan cambios en sus distribuciones como respuesta biológica al cambio climático (Brown *et al*. 2016).

Los estudios de modelación ecológica se han utilizado en últimos años para determinar el cambio de distribución de las especies marinas (Poloczanska *et al*. 2013, Melo-Merino *et al*. 2020) y terrestres (Parmesan y Yohe 2003). Para los peces elasmobranquios, existen algunos estudios que han analizado los efectos del cambio climático mediante modelación ecológica como el elaborado por Jones *et al*. (2013) quienes evaluaron en el Mar del Norte el cambio de distribución de 17 especies amenazadas (7 elasmobranquios).

Su objetivo fue analizar el nivel de impacto del cambio climático en el área de distribución de las especies mediante tres algoritmos correlativos (incluido MaxEnt) bajo el escenario SRES A2. Sus resultados mostraron que los elasmobranquios como la raya noruega (*Dipturus batis*) y el tiburón angelote (*Squatina squatina*) fueron las especies que presentaron mayor reducción en sus áreas de distribución (11.6%). Sguotti *et al*. (2016) realizaron en el Mar del Norte un estudio para determinar el cambio de la distribución de un ensamble de 8 especies de elasmobranquios bentónicos (rayas y tiburones) desde el siglo XX hasta la actualidad

(1902-2013) por efectos del cambio climático y sobrepesca; utilizaron modelos lineales generalizados (GLM) e incluyeron variables como profundidad, tipo de sustrato y temperatura. Determinaron que la distribución de las especies de aguas frías disminuyó, mientras que la distribución de especies de aguas cálidas presentó un aumento bajo los efectos del cambio climático. En un estudio reciente, Pestana (2019) determinó que bajo dos escenarios de cambio climático (RCP2.6 y RCP8.5) la idoneidad del hábitat de los tiburones de la especie *Sphyrna zygaena* se modificó hacia una distribución más costera.

En estudios realizados para tiburones carcarínidos, Lezama-Ochoa *et al*. (2016) evaluaron mediante el algoritmo de máxima entropía (MaxEnt) el porcentaje relativo de contribución de variables ambientales (profundidad, temperatura superficial del mar, salinidad y producción primaria) en la distribución del tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*), además evaluaron el hábitat idóneo para las especies en el presente (2001-2010/2011) y en el futuro (2090-2099/2100) bajo el escenario SRES A2 en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Los resultados mostraron que la banda ecuatorial y algunas zonas costeras con surgencias fueron las áreas más idóneas para esta especie en los tres océanos y que la temperatura superficial del mar fue la variable de mayor contribución para explicar su distribución. Bajo el escenario de cambio climático SRES A2 el mayor cambio en el hábitat favorable del tiburón sedoso fue observado en el Océano Atlántico.

Hipótesis

El cambio climático implica un aumento en la temperatura y como consecuencia la modificación de otras variables ambientales, por lo tanto, los tiburones carcarínidos al ser especies sensibles térmicamente podrían presentar mayores pérdidas de área favorable en el escenario climático con condiciones climáticas más extremas (RCP8.5). Además, se espera que las especies que presentan una amplitud de nicho con una gama más amplia de condiciones climáticas en su rango de distribución presenten menor perdida de área favorable en escenarios futuros que las especies con una amplitud de nicho restringida.

Justificación

El calentamiento global ha alterado las variables ambientales del océano como la temperatura, oxígeno disuelto, pH, entre otras (Sweetman *et al*. 2017) y la biodiversidad

marina ha respondido ante tales condiciones cambiantes de su entorno, lo cual podría tener efectos en algunos aspectos de su biogeografía a diferentes escalas (Smale *et al*. 2019). Algunos de efectos serían, por ejemplo, la pérdida de biodiversidad, la modificación en la composición de las comunidades, cambios en el funcionamiento de los ecosistemas, y a nivel de especie cambios en su distribución como desplazamientos altimétricos y/o latitudinales y finalmente adaptación o extinción local como consecuencia de las anomalías climáticas (Peterson *et al*. 2001, Lezama-Ochoa *et al*. 2016, Smale *et al*. 2019).

Las especies más susceptibles y amenazadas por diversos factores podrían ser afectadas y presentar un cambio en su distribución espacial en mayor medida (Peterson *et al*. 2002). En este sentido, diversos autores recomiendan las especies vulnerables deben examinarse estrechamente ya que el entendimiento del efecto del cambio climático en un organismo es un paso importante para lograr un mayor soporte de las estrategias de conservación; sin embargo, es un desafío predecir la respuesta de cada especie, así como de todo el ecosistema, debido a las diferencias en la historia de vida de cada una, el hábitat preferido, las presas y las presiones externas como la actividad humana (Real *et al*. 2010, Drymon *et al*. 2013, Lauria *et al*. 2015, Okey *et al*. 2015).

Ante tal necesidad, los modelos de nicho ecológico y distribución potencial se han empleado para hacer evaluaciones preventivas de riesgos por efecto del cambio climático ya que permiten medir el nivel de exposición y sensibilidad de una amplia gama de especies ante este fenómeno; además, los resultados obtenidos de este tipo de análisis pueden ser utilizados para evaluar la vulnerabilidad de las especies y ecosistemas (Peterson *et al*. 2002, Thomas *et al*. 2004, Thuiller *et al*. 2004, Thuiller *et*. *al*. 2005).

Actualmente la disponibilidad de datos climáticos para varios escenarios futuros ha generado un aumento de los estudios de modelos de nicho ecológico en varias especies marinas (Wiley *et al*. 2003, Melo-Merino *et al* 2020). Sin embargo, pocos estudios han podido identificar la respuesta de las especies de tiburones ante diferentes escenarios de cambio climático a pesar de que en México existen esfuerzos importantes para la conservación de los tiburones. Por tal motivo es importante evaluar los efectos del cambio climático en especies vulnerables como los tiburones carcarínidos y determinar las especies más susceptibles al cambio climático. Los resultados obtenidos podrían servir para generar una mejor planeación de los esfuerzos de conservación, identificar qué proyectos deberían recibir

más atención para mitigar el efecto del cambio climático y asignar los recursos económicos existentes de manera más eficiente (Feria-Arroyo *et al*. 2013).

Objetivos

- Modelar los posibles cambios en la distribución potencial de los tiburones carcarínidos bajo cuatro escenarios de cambio climático: mitigación (RCP2.6), estabilización (RCP 4.5) (RCP6.0) y extremo (RCP8.5) para el año 2050.
- Evaluar las áreas de pérdida y ganancia de área favorable a futuro y determinar que especies serán más susceptibles al cambio global con base en el grado de modificación de su distribución geográfica y la amplitud de su nicho ecológico en cada uno de los escenarios

Material y métodos

Para realizar las proyecciones a futuro se eligieron los cuatro escenarios de cambio climático descritos por el IPCC con el fin de describir el contraste y el impacto de estas políticas climáticas en el hábitat favorable de las especies bajo diferentes circunstancias: mitigación (RCP2.6), estabilización (RCP4.5) (RCP6.0) y extrema (RCP8.5) (Van Vuuren *et al*. 2011). Además, se eligieron los cuatro escenarios debido a que se ha documentado que cada escenario podría tener diferente efecto sobre el nicho ecológico y la distribución; por ejemplo, se ha probado que el escenario de estabilización RCP4.5 llega a representar un mayor impacto que el escenario extremo RCP 8.5 para algunas especies (Ren *et al*. 2016). También que las proyecciones de los RCP2.6 y RCP4.5 podrían generar mayor ganancia de área favorable para algunas especies, en contraste con las condiciones actuales (Goberville *et al*. 2015, Quesada-Quirós *et al*. 2016).

Registros de presencia

Los puntos de presencia utilizados en este capítulo para la construcción de los modelos fueron los mismos puntos depurados, filtrados y sin colinealidad que se utilizaron en el capítulo anterior (capítulo II) (Tabla I).

Tabla I. Registros de presencia (número inicial, posterior al filtrado con la gradilla de uno (1) y dos grados (2) y porcentaje de reducción después del filtrado). Número de ecorregiones marinas (MEOW) utilizadas para la construcción del área M, incluido el buffer.

Especie	Número inicial	Registros de presencia	Reducción de puntos (%)	Número de MEOW y buffer
C. acronotus	349	102 (1)	70.8	17
C. albimarginatus	4193	221 (2)	94.7	110 + buff.
C. altimus	815	213 (1)	73.9	142
C. brachyurus	1718	184 (2)	89.3	144
C. brevipinna	1051	194 (2)	81.5	123
C. cerdale	20	20	0.0	13
C. falciformis	8185	600 (2)	92.7	182+ buff.
C. galapagensis	587	144 (1)	75.5	170+ buff.
C. isodon	555	40 (1)	92.8	18
C. leucas	12462	86 (2)	99.3	138
C. limbatus	3609	340 (2)	90.6	173+ buff.
C. longimanus	2334	404 (2)	82.7	168+ buff.
C. obscurus	2782	301 (2)	89.2	152+ buff.
C. perezi	306	79 (1)	74.2	18
C. plumbeus	3114	300 (2)	90.4	156+ buff.
C. porosus	268	58 (1)	78.4	50
C. signatus	906	119 (2)	86.9	44 + buff.
G. cuvier	4939	559 (2)	88.7	174 + buff.
N. velox	168	63 (1)	62.5	37
N. brevirostris	5158	98 (1)	98.1	16
P. glauca	7119	1110 (2)	84.4	206 + buff.
R. longurio	736	235 (1)	68.1	18
R. porosus	185	109 (1)	41.1	20
R. terraenovae	891	118 (1)	86.8	21
T. obesus	1659	137 (1)	91.7	109 + buff.
TOTAL	64109	5826		

Predictores ambientales

Los predictores ambientales futuros utilizados para la construcción de los modelos se obtuvieron del portal BIORACLE-2 (http://www.oracle.ugent.be/) a una resolución espacial de cinco arcos de minuto (~9.2 km por pixel) en formato ASCII (ESRI). Las capas ambientales de este repositorio están basadas en modelos de circulación general (OGCM, por las siglas en ingles de ocean general circulation models) atmósfera-océano acoplados (CCSM4, HadGEM2-ES, MIROC5) (Assis *et al*. 2017).

Una condición para hacer proyecciones a escenarios de cambio de climático es que las variables ambientales del presente estén disponibles para los escenarios del futuro en los cuales se harán las proyecciones (Pearson y Dawson 2003). Por tal motivo, para construir los modelos de nicho en este capítulo se utilizaron las variables ambientales disponibles para

escenarios futuros al 2050 en el repositorio Bio-ORACLE. Las variables que se utilizaron fueron la temperatura, salinidad y velocidad de corriente y sus seis valores correspondientes: valores mínimos (min), máximos (max), promedio (mean), rango (rango) y promedios de los valores mínimos (ltmax) y promedios de los valores máximos (ltmax) registrados por año de cada variable para el periodo de tiempo actual (Tabla II) y para para a cada una de las cuatro trayectorias de concentración representativas (RCP 2.6, RCP6.0, RCP4.5 y RCP8.5) (Tabla II).

Los predictores ambientales se agruparon en dos sets o conjuntos de variables. El “set 1” se conformó de 18 predictores ambientales (3 variables ambientales y sus 6 valores correspondientes (Tabla II), el “set 2” se conformó con los predictores ambientales para cada especie sin colinealidad, obtenidos a partir del análisis de inflación de la varianza (VIF <10).

Tabla II. Variables ambientales del repositorio Bio-Oracle utilizados en la caracterización de los modelos de nicho presente y futuro en los cuatro RCP, utilizadas en el set 1.

Variables ambientales		**Unidades**
Temperatura	Temperatura máxima registrada por año (TS_ltmax) Temperatura máxima (TS_max) Temperatura promedio (TS_prom) Temperatura mínima (TS_min) Temperatura mínima registrada por año (TS_ltmin) Temperatura rango (TS_r)	°C
Salinidad	Salinidad máxima registrada por año (S_ltmax) Salinidad máxima (S_max) Salinidad promedio (S_prom) Salinidad mínima (S_min) Salinidad mínima registrada por año (S_ltmin) Salinidad rango (S_r)	PSS
Velocidad de corriente	Velocidad máxima registrada por año (VC_ltmax) Velocidad de corriente máxima (VC_max) Velocidad promedio (VC_max) Velocidad mínima (VC_prom) Velocidad mínima registrada por año (VC_ltmin) Velocidad rango (VC_r)	m-1

Construcción de modelos

Cabe mencionar que para este capítulo III se construyeron nuevos modelos de nicho del tiempo presente distintos a los realizados en el capítulo II, en los que se utilizaron solo las variables ambientales que están disponibles en el repositorio BioOracle para el futuro en los cuatro escenarios de cambio climático (temperatura, salinidad y velocidad de corriente).

Los modelos de calibración se crearon con múltiples combinaciones de multiplicadores de regularización, distintos tipos de respuesta y conjuntos de predictores ambientales mediante el comando *kuenm_cal* de kuenm (Cobos *et al*. 2019b) en el software MaxEnt versión 3.4.1 (Phillips *et al*. 2006) de R (R Core Team 2018). Los parámetros utilizados para la construcción de los modelos por especie fueron: 9 valores de regularización (1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4, 6 y 10) y 15 tipos de conjuntos ("l", "q", "p", "h", "lq", "lp", "lh", "qp", "qh", "ph", "lqp", "lqh", "lph", "qph" y "lqph") derivados de los cinco tipos de respuesta lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra o 'hinge' (h). Se utilizó un background de 10000 y función de salida logística.

Los puntos de registro en formato "*.csv"* fueron divididos previamente de forma aleatoria en 70% para calibración y 30% para evaluación (Peterson *et al*. 2011, Mendoza-González *et al*. 2016) y agrupados en carpetas (puntos generales, calibración y evaluación). Asimismo, se utilizaron los dos conjuntos de predictores ambientales en formato *asc*. ("set 1" y "set 2").
Las variables de mayor importancia relativa en los modelos de nicho de cada especie se determinaron con la con la prueba de Jackknife dentro del mismo proceso de kuenm en MaxEnt (Phillips *et al*. 2006, Cobos *et al*. 2019).

Evaluación y selección de mejores modelos

La evaluación de los modelos candidatos se realizó utilizando la función *kuenm_ceval* de la paquetería kuenm (Cobos *et al*. 2019b). En este procedimiento, los modelos se evaluaron de manera prioritaria en términos de significancia estadística (ROC parcial), capacidad de predicción (tasas de omisión) y complejidad del modelo (criterio de Akaike) (Cobos *et al*. 2019b). La significancia estadística se midió con pruebas ROC parcial mediante un remuestreo aleatorio con el 50% de los datos de prueba y 500 iteraciones de Bootstrap.

La prueba de ROC parcial indica que los modelos son significativamente mejores que al azar (AUC>1) con valores de 1 a 2, donde todo valor mayor a 1 y cercano a 2 indica que es buen modelo y donde el 1 representa un modelo igual o peor que uno hecho al azar (Peterson *et al*. 2008, Adhikari *et al*. 2018, Narváez-Romero *et al*. 2018) y donde se remueven los modelos no significativos bajo esta consideración. Posteriormente los modelos candidatos que cumplieron con la significancia estadística se seleccionaron por su rendimiento o tasa de omisión, que indica qué tan bien los modelos creados con datos de entrenamiento predicen las presencias de prueba; para ello se aplicó un umbral de E = 5% eliminando todos los modelos para los cuales la tasa de omisión fue > 0.05. Finalmente, los modelos se seleccionaron por los valores más bajos del criterio de Akaike, estos valores AICc indican qué tan bien los modelos se ajustan a los datos y penalizan la complejidad para favorecer modelos simples (Cobos *et al* 2019b).

Creación del modelo final

Este proceso se realizó mediante la función *kuenm_mod*, el cual toma el archivo "*.csv"*. con los mejores modelos del proceso de acuerdo con las métricas (significancia estadística, tasa de omisión y criterio de Akaike), los escribe y ejecuta en un archivo por lotes para crear modelos finales con las parametrizaciones finales seleccionadas (Cobos *et al*. 2019b). En este paso se crearon las proyecciones a futuro al seleccionar los sets de predictores ambientales para realizar transferencias de forma automática, es decir con esta función, los modelos finales del presente de cada especie, que cumplieron las mejores parametrizaciones y evaluaciones, se proyectaron a los escenarios RCP2.6, RCP6.0, RCP4.5 y RCP8.5 truncando las estimaciones.

Análisis de riesgo de extrapolación

La transferencia de modelos se puede realizar dependiendo de que existan las combinaciones climáticas en los sitios en los cuáles se transfiere; la literatura indica que previamente se debe hacer una comparación de la similitud bioclimática entre el área de calibración y el área de transferencia con el fin de evaluar si hay riesgo de extrapolación (Owens *et al*. 2013). Para verificar la confiabilidad de las trasferencias de los modelos a futuro se empleó la métrica de paridad orientada a la movilidad (MOP, por las siglas en

inglés de mobility-oriented parity) con un valor de 10%; los valores de 0 corresponden a áreas con estricta extrapolación (Owens *et al*. 2013).

El análisis se realizó mediante la función *kuenm_mmop* que compara y calcula los valores ambientales de distancia entre el área de calibración y los escenarios a los cuales fueron trasferidos los modelos (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, RCP8.5). Las capas producidas en esta función permiten visualizar los riesgos de extrapolación estrictos y diferentes niveles de similitud entre las regiones o escenarios de proyección y el área de calibración (Cobos *et al*. 2019b).

Ganancia y pérdida de área favorable

Para este proceso los mapas continuos de distribución potencial actual y futura se transformaron a mapas binarios con un umbral del 5%. Este valor de umbral de corte utiliza los valores de idoneidad menores o iguales al 5% en los puntos de presencia (datos de entrenamiento) para clasificar ausencia (0) y aquellos que exceden este valor para clasificar presencia (1) (Guisan *et al*. 2006, Cooper y Soberón 2018).

Una vez obtenidos los mapas binarios del presente y futuro, se obtuvieron los cambios en el área favorable en los cuatro escenarios futuros mediante a través de un análisis espacial en un SIG (ArcMap 10.5). La salida binaria del modelo de distribución futura se multiplico por dos y se sumó a la salida binaria del modelo de distribución actual (mapa binario futuro*2 + mapa binario presente), por separado para cada RCP y para cada especie.

El resultado de la operación permitió identificar tres valores: i) las zonas de pérdida de área favorable (áreas favorables en el presente, pero no en el futuro) (valor 1), ii) los sitios de ganancia de área favorable (áreas no favorables en la actualidad, pero adecuadas en el futuro) (valor 2) y iii) el área estable o de mantenimiento (áreas favorables en el presente y en el futuro) (valor 3). Las distintas zonas obtenidas (ganancia, pérdida y mantenimiento) fueron mapeadas para cada especie en los cuatro escenarios futuros. Se calculó el porcentaje de área mantenida, ganada y pérdida para cada especie en cada escenario tomando en cuenta la proporción del número de pixeles de cada categoría (1, 2 y 3) en relación con el número total de pixeles del área de estudio (área de cada categoría / área total * 100). Asimismo, se calculó el cambio total de área favorable en cada especie,

restando el porcentaje de las áreas de pérdida de área favorable al porcentaje de ganancia de área favorable, bajo los cuatro escenarios climáticos futuros.

Para determinar la proporción de cambio de hábitat favorable en el futuro, es decir, la proporción de área predicha en los modelos del futuro respecto al área predicha en los modelos del presente de cada especie, se obtuvo el número total de pixeles con favorabilidad ambiental en cada escenario futuro y se contrastó sobre el número total de pixeles con favorabilidad ambiental del presente.

Amplitud de nicho

Para este análisis, las salidas continuas de los modelos de nicho ecológico de MaxEnt de cada especie en el presente y para los cuatro escenarios futuros se transformaron en capas ráster. Posteriormente, la amplitud de nicho se estimó con el índice de Levin´s usando la paquetería ENMTools (Warren *et al*. 2010) en el programa R. El índice de Levin´s (B2) tiene valores de 0 a 1; indicando una amplitud generalista con valores superiores a 0.6 y una amplitud especialista con valores inferiores (Warren *et al*. 2008, Warren *et al*. 2010). Posteriormente, para evaluar si existía una relación entre la amplitud de nicho de las especies y la pérdida de área favorable en el futuro, se realizó un análisis de correlación de Pearson y una t-Student con un nivel de confianza del 95% (P>0.05) (Zar, 1999).

Capacidad predictiva de modelos

Para determinar la diferencia entre la capacidad predictiva de los modelos generados con distintas variables ambientales, se compararon los valores de área predicha (AUC ratio) obtenida de los modelos de nicho generados en el capítulo II con las variables del presente (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, clorofila, pH, velocidad de corriente, distancia a la costa y batimetría), contra los valores de área predicha (AUC ratio) obtenidos de los modelos de nicho realizados en el presente capítulo con las variables ambientales disponibles a futuro del repositorio Bio-Oracle (temperatura, salinidad y velocidad de corriente). Para comparar las diferencias, se realizó una prueba de t-Student con un nivel de confianza del 95% (P>0.05) (Zar, 1999) a los valores del AUC ratio obtenidos en los modelos de nicho de cada una de las especies.

Resultados

Variables ambientales

El análisis VIF mostró que de las18 variables ambientales del portal Bio-Oracle, entre 8 y 9 variables no presentaron colinealidad y conformaron el "set 2" (Tabla III).

Tabla III. Variables ambientales sin colinealidad para la caracterización de los modelos de nicho presente y futuro en los cuatro RCP, utilizadas en el set 2.

Especie/variable ambiental	VC_ltmax	VC_max	VC_prom	VC_min	VC_r	VC_ltmin	S_ltmax	S_max	S_prom	S_min	S_r	S_ltmin	TS_ltmax	TS_max	TS_prom	TS_min	TS_r	TS_ltmin	TOTAL
C. acronotus		*	*	*	*			*			*			*			*		8
C. albimarginatus		*	*	*	*		*				*			*			*		8
C. altimus	*		*	*	*			*			*			*			*		8
C. brachyurus	*		*	*	*			*			*				*		*		8
C. brevipinna		*	*	*	*			*			*			*			*		8
C. cerdale		*	*	*	*			*			*		*		*				8
C. falciformis	*		*		*	*	*				*		*				*		8
C. galapagensis	*		*	*	*			*	*					*			*		8
C. isodon		*	*	*	*			*	*					*			*		8
C. leucas	*		*	*	*		*		*					*			*		8
C. limbatus	*		*	*	*			*	*					*	*				8
C. longimanus	*		*	*	*			*			*			*			*		8
C. obscurus	*		*		*	*		*	*					*			*		8
C. perezi		*	*	*	*			*			*			*			*		8
C. plumbeus	*		*	*	*			*			*			*			*		8
C. porosus		*	*	*	*			*	*					*			*		8
C. signatus		*	*	*	*			*	*					*			*		8
G. cuvier	*		*	*	*			*			*			*			*		8
N. velox	*	*	*	*	*			*			*			*			*		9
N. brevirostris		*	*	*	*			*	*					*			*		8
P. glauca	*		*	*	*			*			*			*			*		8
R. longurio	*	*	*	*	*			*			*			*			*		9
R. porosus		*	*	*	*			*			*			*			*		8
R. terraenovae		*	*	*	*			*			*			*			*		8
T. obesus	*		*	*	*			*			*			*			*		8

Las tres variables con mayor contribución en el análisis Jackknife, fueron la temperatura superficial promedio (60.8% TS_prom), la velocidad de corriente mínima (43.6% VC_min) y la salinidad mínima (39.9% S_max). La temperatura fue la variable principal en los modelos de nicho de 16 especies (64%) y tuvo una contribución mayor a cincuenta por ciento en los modelos de nicho de *C. galapagensis* (60.8% TS_prom), *C. brachyurus* (50.8% TS_r), *C. falciformis* (52.6% TS_prom). La velocidad de corriente fue la variable de mayor contribución en el modelo de nicho de *R. porosus* (43.6% VC_min). La salinidad fue la variable de mayor porcentaje de contribución al modelo de nicho de *C. porosus* (39.9% S_min) (Fig. 1).

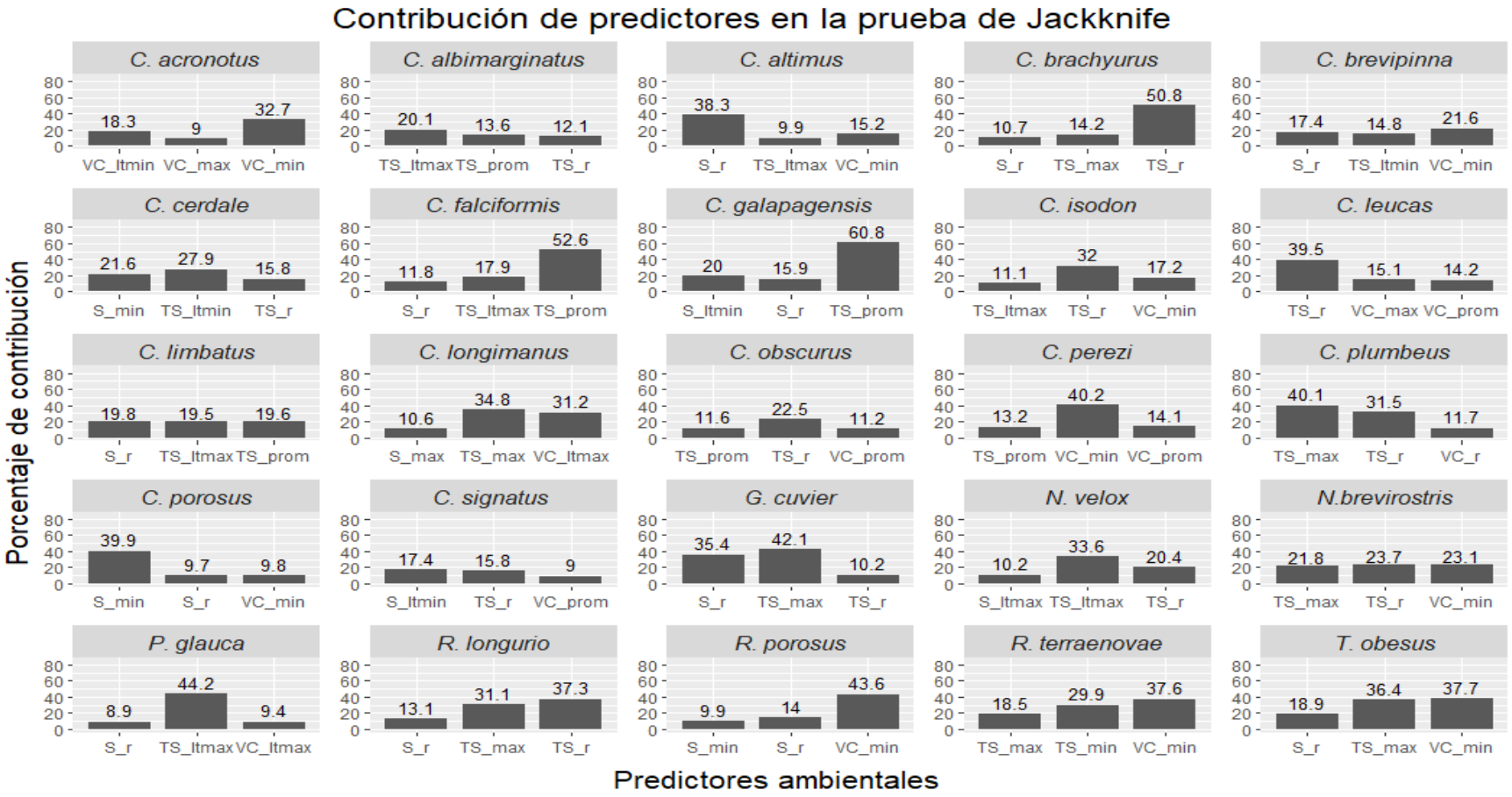


Figura 1. Porcentaje de contribución de los tres predictores con mayor contribución a los modelos de nicho ecológico de las 25 especies de tiburones carcarínidos en la prueba de Jackknife. [VC (velocidad de corriente), TS (temperatura superficial), S (salinidad), PH (pH del agua), OD (oxígeno disuelto), DC (distancia a la costa), CI (clorofila), B (batimetría). min (mínimo), max (máximo, prom (promedio), r(rango), ltmax (máxima registrada por año), ltmin (mínima registrada por año)].

Modelos de nicho ecológico

Se elaboraron 270 modelos de calibración en el proceso kuenm resultantes de la combinación de los tipos de respuesta, los valores de regularización y los conjuntos de variables ambientales. En los modelos obtenidos se obtuvo una significancia estadística con valores de AUC ratio > 1 y algunos cercanos a 2 (Tabla IV). Los valores del desempeño de los modelos presentaron el umbral de tasa de omisión permitido (tasas de omisión ≤5%), excepto para *C. falciformis* (0.07), *C. signatus* (0.08), G. cuvier (0.06) y *T. obesus* (0.07) (Tabla IV). Los modelos finales que cumplieron los tres criterios de evaluación (significancia estadística, tasas de omisión y criterio de Akaike), utilizados para realizar los mapas de distribución potencial actual de los tiburones carcarínidos y su proyección a futuro, se muestran en la Tabla IV. Los mapas de distribución potencial que muestran la favorabilidad ambiental del presente para las 25 especies de tiburones carcarínidos se presentan en el anexo II (Fig. 1 – 75).

Tabla IV. Modelos finales con las combinaciones óptimas que cumplieron con el criterio de selección de kuenm. Multiplicador de regularización (MR), características C [lineal (l), cuadrática (q), producto (p) y tipo bisagra (h)]. Set de variables predictoras (Set. Pred). Proporción de AUC (AUC ratio). Tasa de omisión del 5%. Número de parámetros.

Especie	MR	C	Set pred.	AUCratio	Tasa de omisión 5%	Núm. de parámetros
C. acronotus	6	lqh	set1	1.3	0.03	14
C. albimarginatus	2	lp	set1	1.2	0.05	35
C. altimus	1.5	lqh	set1	1.2	0.05	22
C. brachyurus	6	lh	set2	1.3	0.02	19
C. brevipinna	2.5	lph	set1	1.2	0.03	72
C. cerdale	1.5	lqp	set1	1.9	0	3
C. falciformis	6	l	set1	1.1	0.07	10
C. galapagensis	6	h	set1	1.1	0.05	11
C. isosdon	1.5	lq	set1	1.8	0	10
C. leucas	1.5	lq	set1	1.3	0.04	11
C. limbatus	6	p	set1	1.2	0.05	29
C. longimanus	3.5	pq	set2	1.2	0.05	38
C. obscurus	3	qp	set1	1.1	0.04	35
C. perezi	1.5	l	set1	1.3	0	9
C. plumbeus	4	lh	set2	1.2	0.03	8
C. porosus	1	q	set1	1.4	0	14
C. signatus	3	lqp	set1	1.1	0.08	37
G. cuvier	1	lq	set2	1.1	0.06	10
N. velox	1	q	set1	1.7	0	9
N. brevirostris	1	lq	set2	1.1	0.03	11
P. glauca	3.5	lqph	set1	1.1	0.05	89

Especie	MR	C	Set pred.	AUCratio	Tasa de omisión 5%	Núm. de parámetros
R. longurio	2	l	set2	1.6	0.04	9
R. porosus	1.5	q	set1	1.2	0	9
R. terraenovae	1	lq	set1	1.4	0.03	10
T. obesus	6	h	set2	1.1	0.07	36

El análisis MOP mostró en los mapas generados grandes áreas de extrapolación estricta (Fig. 1 – 75). Por este motivo, los mapas de condiciones futuras que se crearon para los cuatro escenarios futuros (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5) se realizaron con una respuesta truncada sin tomar en cuenta los resultados de extrapolación y clamping, esto con el fin de evitar extrapolaciones artificiales a los valores extremos de las variables ecológicas (Elith *et al*. 2011).

Evaluación de la distribución potencial futura

Ganancia de área favorable

En el escenario RCP2.6 la especie con mayor porcentaje de área favorable ganada fue el tiburón *T. obesus* (12.6%). En el RCP4.5 las especies *T. obesus* y *C. plumbeus* tuvieron los más altos porcentajes de ganancia de área favorable (13.8%). En el RCP6.0 la especie *C. perezi* presentó el mayor porcentaje de ganancia (12.4%), mientras que en el RCP8.5 el valor más alto de ganancia de área favorable fue para *R. longurio* (14.9%) (Tabla V).

En el escenario RCP2.6 la proporción de área predicha en el futuro fue mayor respecto al presente para siete especies (*C. longurio*, *C. perezi*, *C. longimanus*, *C. plumbeus, C. albimarginatus, C. limbatus* y *T. obesus*) (Fig. 2); para el escenario RCP4.5 la proporción de área predicha en el futuro fue mayor respecto al presente para las mismas especies que en el RCP2.6 excepto para *C. albimarginatus* (Fig. 2); para el escenario RCP6.0 la proporción de área favorable fue mayor en el futuro para las mismas especies que en el RCP2.6 (Fig. 2); en el escenario RCP8.5 la proporción de área predicha incrementó respecto al presente solo para cuatro especies (*C. longurio*, *C. longimanus*, *C. plumbeus* y *T. obesus*) (Fig. 2).

Pérdida de área favorable

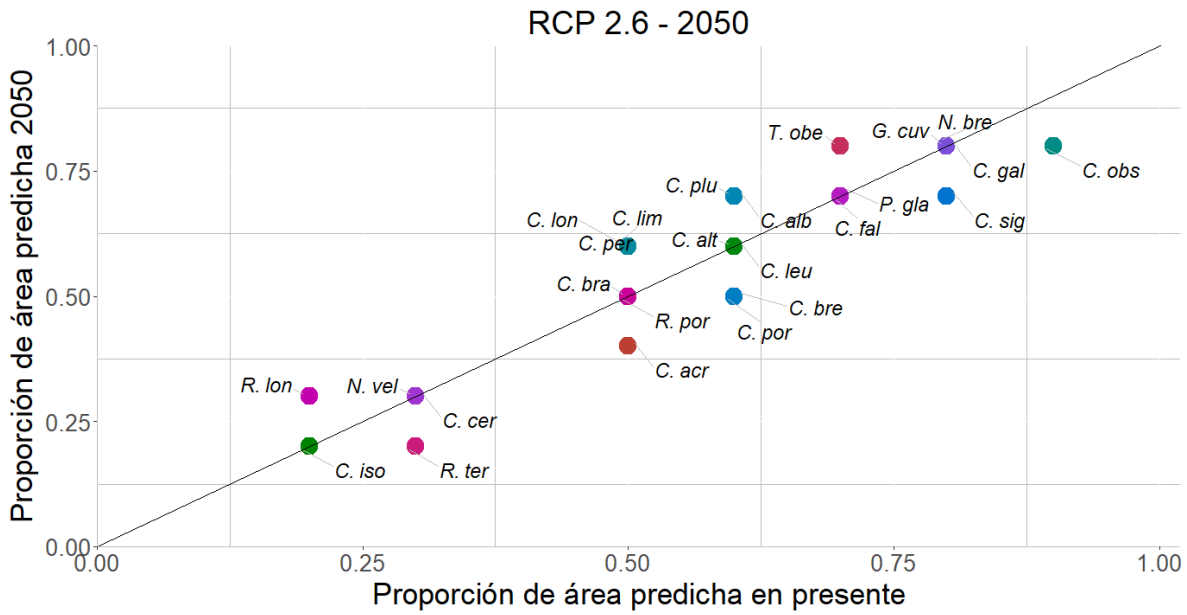
El porcentaje máximo de pérdida de área favorable en el escenario RCP2.6 fue de 13.3% para el tiburón *C*. *cerdale*. En el escenario RCP4.5, 11 especies registraron más de 10% de pérdida de área favorable, la especie con mayor pérdida en este escenario fue el tiburón *C*. *porosus* (16.4%). El mayor porcentaje de pérdida se registró en el RCP6.0 en la especie *C*. *cerdale* (14.3%) y en el RCP8.5 en la especie *C*. *porosus* (28.3%).

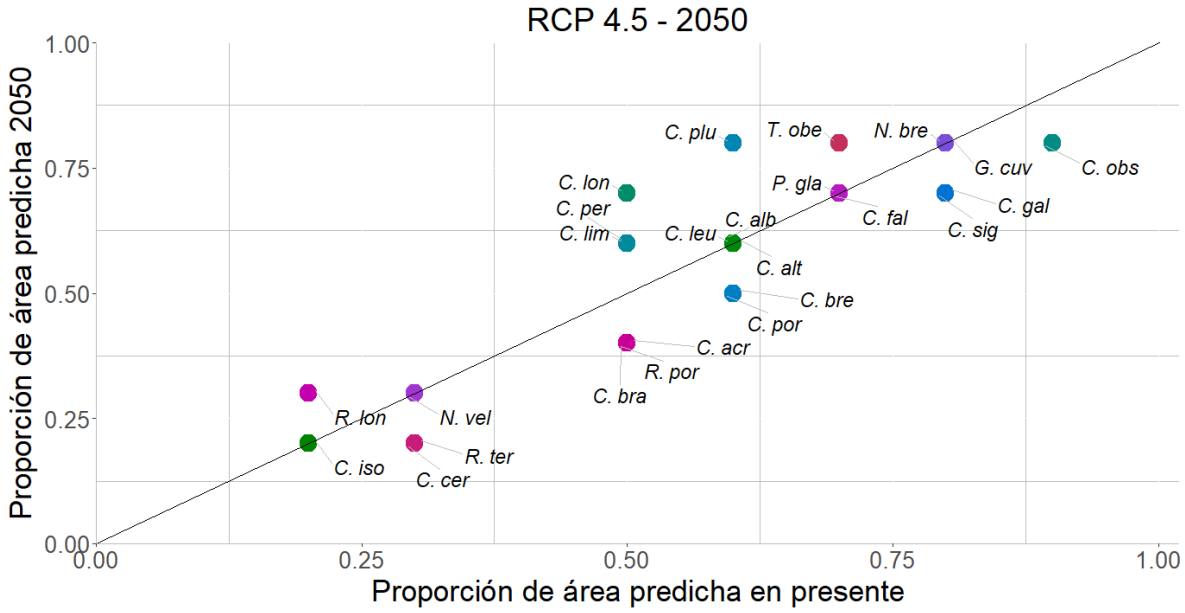
La proporción de área favorable en el RCP2.6 respecto al presente fue menor para seis especies: *C*. *acronotus, C*. *brevipinna*, *C*. *signatus*, *C*. *porosus*. *C*. *obscurus y R*. *terraenovae* (Fig. 2); en el escenario RCP6.0 ocho especies tuvieron menor proporción de área favorable respecto al presente (Fig. 2); en el RCP8.5 la proporción de área predicha en el futuro fue menor que en el presente para 11 especies (Fig. 2).

Mantenimiento de área favorable

El porcentaje más grande de área mantenida fue para *C*. *obscurus* (80.8%) en el RCP2.6. En el RCP4.5 la especie *G*. *cuvier* mostró el máximo porcentaje (79.3%) de mantenimiento de área favorable en el futuro al igual que para el RCP 4.5 (79.2%) y l RCP8.5 (70.3%). (Tabla V). Para el RCP4.5

La proporción del área favorable predicha en el presente se mantuvo similar en el futuro para las especies *N*. *velox*, *C*. *altimus*, *C*. *falciformis*, *P*. *glauca*, *N*. *brevirostris* y *G*. *cuvier* en todos los escenarios. En el escenario RCP2.6 12 especies mantuvieron la misma proporción de área predicha en el futuro que en el presente, la especie *C*. *galapagensis* mostró que la proporción del área predicha en el futuro fue igual al presente solo en este escenario (Fig. 2). En el escenario RCP4.5 nueve especies tuvieron la misma proporción de área predicha en el futuro (Fig. 2). En el escenario RCP6.0 11 especies tuvieron la misma proporción de área predicha en el futuro que en el presente (Fig. 2) y para el escenario RCP8.5 nueve especies tuvieron la misma proporción de área predicha en futuro que en el presente (Fig. 2).


RCP 2.6 - 2050
Proporción de área predicha 2050
Proporción de área predicha en presente
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
0.00
0.25
0.50
0.75
1.00
T. obe
G. cuv
N. bre
C. obs
C. gal
C. plu
P. gla
C. sig
C. lon
C. lim
C. alb
C. fal
C. per
C. alt
C. leu
C. bra
C. bre
R. por
C. por
C. acr
R. lon
N. vel
C. cer
C. iso
R. ter


RCP 4.5 - 2050
Proporción de área predicha 2050
Proporción de área predicha en presente
1.00
0.75
0.50
0.25
0.00
0.00
0.25
0.50
0.75
1.00
C. plu
T. obe
N. bre
G. cuv
C. obs
C. lon
P. gla
C. gal
C. per
C. fal
C. lim
C. leu
C. alb
C. sig
C. alt
C. bre
C. por
C. acr
R. por
C. bra
R. lon
N. vel
R. ter
C. iso
C. cer

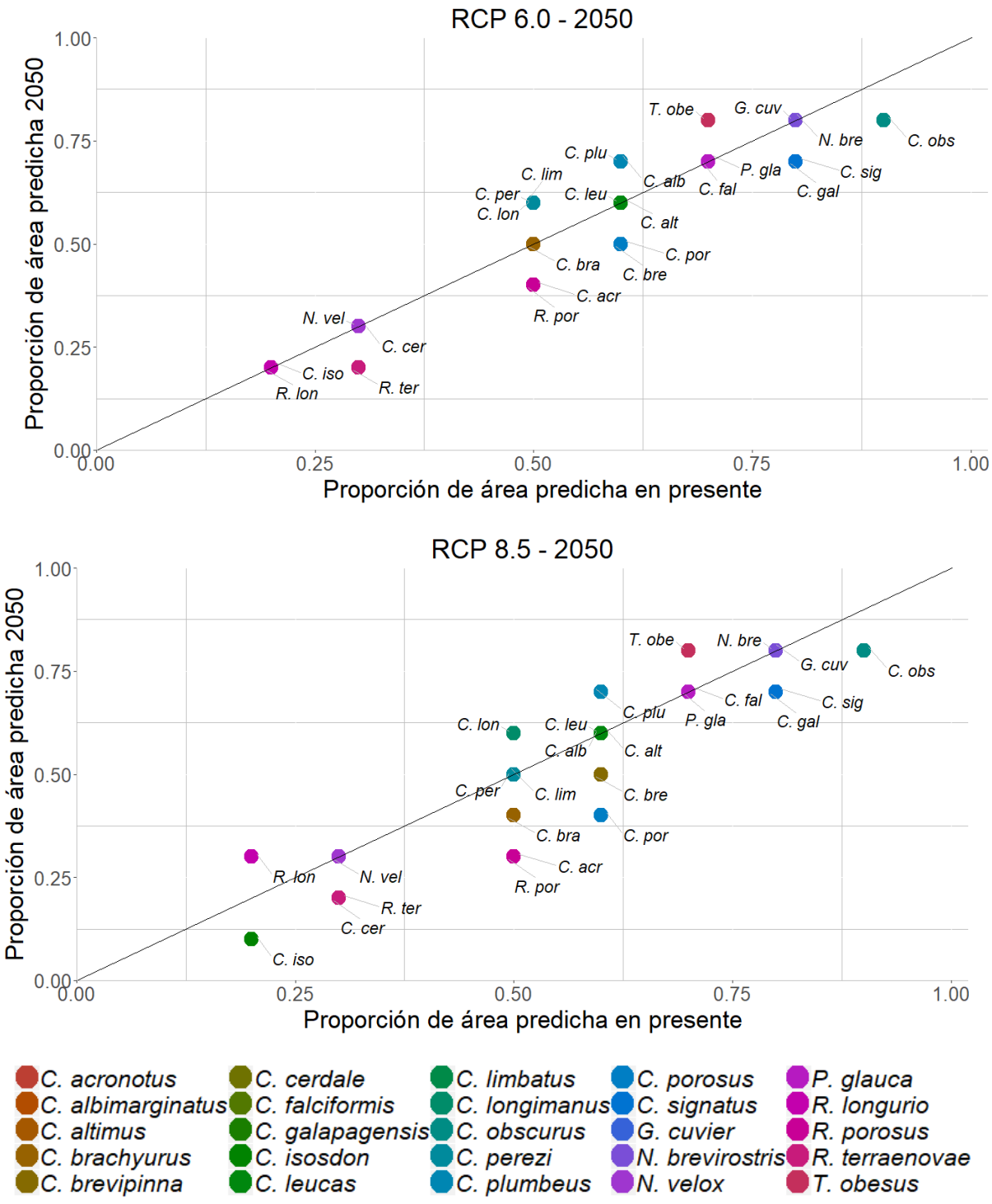


Figura 3. Proporción del área con favorabilidad ambiental en el presente y en los cuatro escenarios de clima futuros, para las especies de tiburones carcarínidos con presencia en México.

Cambio total de área favorable en el futuro

El cambio total (área de ganancia – área de pérdida) de área favorable en la distribución potencial futura de los tiburones carcarínidos fue distinto en los cuatro escenarios de cambio climático para 2050 (Tabla V). De las 25 especies de estudio, 19 presentaron pérdidas de área favorable en al menos un escenario de cambio climático; de las cuáles 14 especies presentaron pérdidas en los cuatro escenarios RCP; la especie *C. porosus* fue la especie que presentó mayores pérdidas de área favorable y en el RCP8.5 registró una pérdida de área mayor a 25% (Fig. 3). Las ganancias de área favorable ocurrieron para 11 especies en al menos un escenario climático futuro, de las cuales seis especies presentaron ganancias de área favorable en todos los escenarios; la especie *T. obesus* presento la mayor ganancia de área favorable en el futuro (Fig. 3). La especie *N. velox* presentó pérdida de área favorable en todos los escenarios excepto en el RCP8.5 donde presentó ganancias de área favorable y la especie *C. perezi* presentó ganancias de área favorable en todos los escenarios excepto en el RCP8.5 dónde presentó pérdidas (Fig. 3). Para la mayoría de las especies, los menores cambios de hábitat favorable se registraron en el escenario de bajas emisiones (RCP2.6) e intermedio (RCP6.0), seguido del escenario intermedio (RCP4.5) y los mayores cambios en el escenario severo (RCP8.5) (Fig. 3).

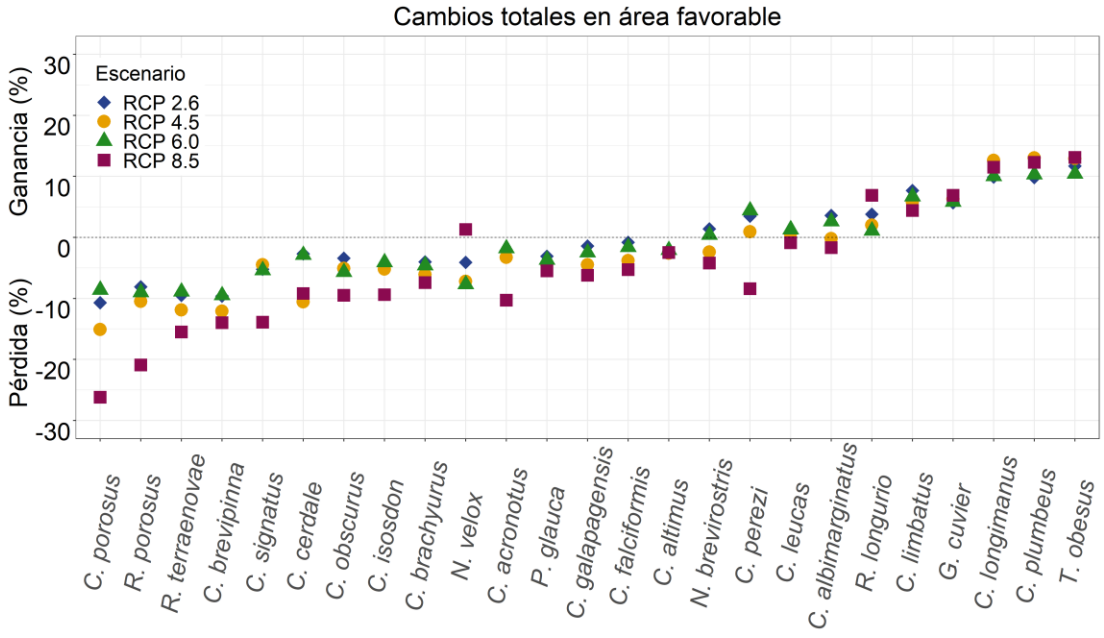


Figura 3. Porcentaje de cambio total (ganancia-pérdida) de áreas de idoneidad en proyecciones climáticas futuras (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5) en 2050 para 25 especies de tiburones carcarínidos.

Amplitud de nicho

La amplitud de nicho presentó valores de 0.3 a 0.9 en el presente y valores de 0.2 a 0.9 en los escenarios futuros (Tabla VI). La mayor amplitud del nicho se presentó en las especies *C*. *galapagensis*, *C*. *obscurus*, *G*. *cuvier* y *T*. *obesus* con un valor de 0.9 y los valores más bajos de amplitud fueron para las especies *C*. *isodon*, *R*. *longurio* y *R*. *terraenovae* (Tabla VI).

La amplitud de nicho mostró una asociación lineal inversamente proporcional y estadísticamente significativa con la pérdida de área ambiental favorable en los cuatro escenarios de cambio climático: escenario RCP2.6 (R=-0.47, t=-2.5, gl=23, P<0.05), escenario RCP4.5 (R=-0.50, t=-2.8, gl=23, P= P<0.05), escenario RCP6.0 (R=-0.39, t=-2.0, gl=23, P= P<0.05 y escenario RCP8.5 (R=-0.55, t=-3.1, gl=23, P= P<0.05).

Tabla V. Porcentaje de área no favorable (NF), área ganada (G), área perdida (P), área mantenida (M) y los valores de cambio total de área favorable (CT) para cada especie en los cuatro escenarios futuros. En negrita se destacan los cambios más grandes de área favorable (> 10) (negativos y positivos) dentro de cada escenario RCP.

	RCP2.6					RCP4.5					RCP6.0					RCP8.5				
	NF	**G**	**P**	**M**	**CT**	**NF**	**G**	**P**	**M**	**CT**	**NF**	**G**	**P**	**M**	**CT**	**NF**	**G**	**P**	**M**	**CT**
C. acronotus	49.8	5.2	7.3	37.7	-2.1	48.1	6.9	10.2	34.9	-3.3	49.7	5.3	7.1	37.9	-1.8	49.4	5.6	15.9	29.1	**-10.3**
C. albimarginatus	24.9	9.3	5.7	60.1	3.6	23.3	10.9	11.1	54.8	-0.2	25	9.2	6.6	59.3	2.6	22	12.2	13.9	52	-1.7
C. altimus	31.3	3.7	5.9	59	-2.2	30.3	4.8	7.4	57.6	-2.6	30.9	4.2	6.3	58.7	-2.1	29.9	5.1	7.6	57.3	-2.5
C. brachyurus	50.1	1.4	5.4	43.1	-4	49.9	1.6	7.7	40.9	-6.1	50	1.5	6	42.5	-4.5	50.2	1.3	8.7	39.8	-7.4
C. brevipinna	35.2	1.6	11.2	52.1	-9.6	35.2	1.6	13.6	49.6	**-12**	35.4	1.3	10.8	52.5	-9.5	35.1	1.7	15.7	47.6	**-14**
C. cerdale	60.3	10.6	13.3	15.8	-2.7	60.4	10.5	21.1	8	**-10.5**	59.4	11.4	14.3	14.8	-2.9	59.4	11.5	20.6	8.5	-9.1
C. falciformis	19	3.5	4.3	73.2	-0.8	18.3	4.2	8	69.4	-3.8	18.9	3.6	5.3	72.2	-1.7	17.9	4.6	10	67.5	-5.4
C. galapagensis	17.6	3.7	5.1	73.6	-1.4	16.5	4.8	9.3	69.4	-4.5	17.5	3.8	6.3	72.5	-2.5	16	5.3	11.4	67.3	-6.1
C. isodon	72.6	3.6	8.4	15.4	-4.8	71.8	4.4	9.6	14.2	-5.2	72.6	3.6	7.8	16	-4.2	72.7	3.5	13	10.9	-9.5
C. leucas	39.1	3.9	3.2	53.8	0.7	38.3	4.7	4.1	52.9	0.6	38.9	4.1	2.8	54.2	1.3	38.7	4.3	5.2	51.8	-0.9
C. limbatus	38.1	10.5	2.8	48.5	7.7	36.3	12.3	6.5	44.9	5.8	38.3	10.3	3.6	47.8	6.7	35.8	12.8	8.4	43	4.4
C. longimanus	33.7	10.8	0.9	54.7	9.9	31.3	13.1	0.5	55	**12.6**	33.8	10.7	0.7	54.8	**10**	32.3	12.2	0.6	54.9	**11.6**
C. obscurus	10.6	2.6	6	*80.8*	-3.4	10.4	2.8	7.9	*78.9*	-5.1	11.2	2	7.7	*79.1*	-5.7	11.1	2.1	11.6	*75.2*	-9.5
C. perezi	32.4	12.5	9	46.1	3.5	32.1	12.8	11.9	43.2	0.9	32.5	12.4	8	47.2	4.4	31.4	13.5	21.9	33.3	-8.4
C. plumbeus	23.9	10.9	1	64.2	9.9	21	13.8	0.8	64.5	**13**	23.6	11.1	0.9	64.4	10.2	21.7	13.1	0.8	64.4	**12.3**
C. porosus	35.6	2.2	12.9	49.3	**-10.7**	36.4	1.3	16.4	45.8	**-15.1**	35.5	2.2	10.8	51.4	-8.6	35.7	2.1	28.3	33.9	**-26.2**
C. signatus	16.9	3.9	9.1	70.1	-5.2	14.8	6	10.6	68.6	-4.6	18.4	2.5	7.9	71.3	-5.4	18	2.9	16.8	62.4	-13.9
G. cuvier	13.2	6.7	1	*79*	5.7	12.8	7.1	0.8	*79.3*	6.3	13.3	6.6	0.8	*79.2*	5.8	12.1	7.8	0.8	*79.3*	7
N. brevirostris	11.1	6.2	4.8	*77.9*	1.4	10.4	7	9.4	*73.3*	-2.4	12.2	5.1	4.7	*78*	0.4	10.1	7.2	11.4	*71.3*	-4.2
N. velox	61.3	5.3	9.4	24	-4.1	59.7	6.8	14.1	19.3	-7.3	62.9	3.7	11.4	22	-7.7	52.4	14.2	12.9	20.5	1.3
P. glauca	20	5.1	8.1	66.8	-3	19.1	6	10.4	64.5	-4.4	20.2	4.9	8.6	66.3	-3.7	18.7	6.4	11.9	63	-5.5
R. longurio	67.3	9.4	5.6	17.7	3.8	65	11.7	9.7	13.6	2	69.2	7.6	6.4	16.9	1.2	61.9	14.9	8	15.3	6.9
R. porosus	44.8	0.7	8.8	45.8	-8.1	44.9	0.6	11.1	43.5	-10.5	45	0.4	9.5	45.1	-9.1	45	0.4	21.3	33.3	-20.9
R. terraenovae	67.8	0.7	10.3	21.2	-9.6	68.2	0.3	12.2	19.3	-11.9	67.9	0.6	9.5	22	-8.9	68.2	0.4	15.8	15.7	-15.4
T. obesus	15.4	12.6	0.9	71.1	**11.7**	14.2	13.8	0.9	71.1	**12.9**	16.8	11.3	0.9	71.1	**10.4**	14.2	13.9	0.8	71.2	**13.1**

Tabla VI. Amplitud de nicho ecológico de Levin´s (B2) de los tiburones carcarínidos en el periodo presente y en los cuatro escenarios RCP de cambio climático.

	Periodo de tiempo				
Especie	**Presente**	**RCP2.6**	**RCP4.5**	**RCP6.0**	**RCP8.5**
C. acronotus	0.5	0.5	0.4	0.5	0.4
C. albimarginatus	0.8	0.8	0.7	0.8	0.7
C. altimus	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
C. brachyurus	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8
C. brevipinna	0.7	0.7	0.6	0.7	0.6
C. cerdale	0.7	0.5	0.4	0.5	0.4
C. falciformis	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
C. galapagensis	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
C. isodon	0.3	0.2	0.2	0.3	0.2
C. leucas	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
C. limbatus	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
C. longimanus	0.7	0.7	0.7	0.7	0.8
C. obscurus	0.9	0.9	0.8	0.9	0.8
C. perezi	0.7	0.6	0.6	0.6	0.5
C. plumbeus	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
C. porosus	0.7	0.6	0.6	0.6	0.5
C. signatus	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5
G. cuvier	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9
N. velox	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5
N. brevirostris	0.6	0.7	0.6	0.6	0.6
P. glauca	0.9	0.8	0.8	0.8	0.8
R. longurio	0.3	0.4	0.4	0.4	0.4
R. porosus	0.8	0.7	0.7	0.7	0.5
R. terraenovae	0.4	0.3	0.3	0.3	0.2
T. obesus	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9

Comparación entre los modelos del presente y futuro

En este análisis, el valor del estadístico t de Student calculado fue: t=2.82, gl=48, P=0.006. Se aceptó la hipótesis alterna que señala que existen diferencias significativas entre los valores de proporción de área predicha (AUC ratio) en los modelos del periodo presente del capítulo II y los valores de la proporción de área predicha (AUC ratio) en los modelos realizados en el capítulo III solo con las variables disponibles a futuro; es decir, la proporción de área predicha en los modelos del presente del capítulo II fue significativamente mayor (1.4 $\bar{x}$) a la proporción de área predicha en los modelos del presente del capítulo III (1.2 $\bar{x}$).

Discusión

Los resultados de este estudio muestran que la mayoría de las especies de tiburones carcarínidos presentaron un cambio en su distribución en respuesta a los cambios climáticos proyectados. El área favorable mostró una tendencia general de disminución en el futuro para la mayoría de las especies, aunque se espera que aumente el hábitat adecuado de algunas especies.

Los tiburones se han caracterizado por una alta capacidad de adaptación a distintos cambios del ambiente a través del tiempo y presentan una historia de vida que contempla elementos morfológicos, fisiológicos y etológicos que les han permitido colonizar muchos ambientes a lo largo del tiempo (Rojas 2012). Sin embargo, no tienen la plasticidad (genética, fenotípica, etológica) para asumir los cambios ambientales a la velocidad e intensidad que el ser humano está generando actualmente en el ambiente a pesar de ser un grupo exitoso evolutivamente (Hughes 2000).

Asimismo, a diferencia de los peces óseos, los condrictios son estrategas K y tienen largos periodos de generación y baja fecundidad lo cual impide su adaptación a los rápidos cambios ambientales (Wheeler *et al*. 2020). Al respecto, Rojas (2012) menciona también que la capacidad adaptativa y evolutiva de los tiburones es insuficiente para los cambios acelerados del cambio climático previstos para el futuro y propone tres posibles efectos: 1) que las especies se desplacen hacia nuevos ámbitos de distribución, 2) mantenerse en el mismo lugar acelerando transformaciones fenotípicas mediante plasticidad genética y 3) resistir extinciones locales en algunas poblaciones.

Variables ambientales

La temperatura fue una de las principales variables en los modelos de nicho ecológico de los tiburones carcarínidos en el análisis Jackknife, lo cual concuerda con la importancia de esta variable para especies de la familia Carcharhinidae obtenida a partir de modelos de nicho (Lezama-Ochoa *et al*. 2016, Birkmanis *et al*. 2020) Asimismo, la relevancia de esta variable puede relacionarse a que al ser organismos ectotérmicos, como otras especies de peces teleósteos, muchas de sus funciones fisiológicas y metabólicas están controladas y determinadas por la temperatura y sus límites de tolerancia térmica (Rosa *et al*. 2014, Rosa

et al. 2017, Wabnitz *et al*. 2018, Oliveira *et al*. 2019); esto podría ocasionar que los tiburones sean más susceptibles a los impactos causados por el cambio climático (Schlaff *et al*. 2014; Rosa *et al*. 2014).

Asimismo, algunas expectativas teóricas mencionan que la fisiología y el comportamiento de las especies ectotérmicas y tropicales se ven fuertemente afectados por los gradientes de temperatura (Chin *et al*. 2010, Feary *et al*. 2013, Schlaff *et al*. 2014, Rosa *et al*. 2014). Esto debido a que las especies tropicales viven cerca de sus límites térmicos y tienen una menor capacidad de aclimatación en comparación con las especies templadas, lo que implica su posible vulnerabilidad a aumentos en la temperatura (Cheung *et al*. 2009, Comte y Olden 2017). Sin embargo, la vulnerabilidad al aumento de temperaturas dependerá también de la tolerancia térmica y la capacidad de aclimatación del organismo en cuestión (Rodríguez-Domínguez *et al*. 2019), y estos son parámetros que siguen siendo desconocidos para la mayoría de las especies.

La relación de la variable salinidad con el cambio de distribución de los tiburones bajo los efectos del cambio climático es un tema poco estudiado. Sin embargo, se ha documentado el efecto que esta variable tiene en estas especies, por ejemplo, algunos tiburones pueden tolerar la disminución de la salinidad, aunque esto genere mayores costos de energía para mantener su equilibrio osmótico y pueden tolerar aumentos de salinidad al retener más sales como urea en su sangre (Yates *et al*. 2015, Dwyer *et al*. 2019, Vedor *et al*. 2021).

No obstante, la exposición a niveles de salinidad fuera del rango preferido de los tiburones podría afectar su fisiología, así como la abundancia y distribución de varias especies (Drymon *et al*. 2013).

Por otra parte, la relación de las corrientes marinas con la distribución de los peces ha recibido escasa atención en el contexto del cambio climático (Feary *et al*. 2013). Sin embargo, el cambio climático puede afectar la fuerza, dirección y comportamiento de las principales corrientes y la influencia en su distribución podría estar relacionada con las condiciones oceanográficas de cada océano (Hoegh-Guldberg y Bruno 2010). Asimismo, las corrientes marinas podrían ser una variable importante para la distribución de tiburones, debido a que al ser especies con comportamiento activo las utilizan para la búsqueda de su alimento (Ranintyari *et al*. 2018, Báez *et al*. 2019, Bradie y Leung 2017).

Distribución potencial futura

Las áreas de distribución potencial futura de los tiburones carcarínidos bajo los efectos del cambio climático ha sido poco descrita utilizando herramientas de modelado ecológico. Sin embargo, para algunas de las especies de tiburones carcarínidos hay estudios que describen los efectos del cambio climático en términos de ganancia, pérdida y mantenimiento de área favorable utilizando MaxEnt o algún otro método de modelado, así como otros escenarios de cambio climático.

Áreas de ganancia

El incremento o expansión del área de idoneidad en el futuro para algunas especies de tiburones carcarínidos bajo los escenarios RCP8.5 y RCP4.5 fue mayor que en el escenario RCP2.6 o RCP6.0, estos resultados son contrarios a otros estudios en otras especies marinas que mencionan una mayor reducción de hábitats adecuados en el escenario más severo (RCP8.5) (Dulvy *et al*. 2008, Perry *et al*. 2005).

Para otros estudios de tiburones carcarínidos como: *C*. *longimanus*, *C*. *obscurus* y *Prionace glauca* no se ha reportado ganancia de área favorable en ningún escenario de cambio climático (Birkmanis *et al*. 2020) o el aumento de área favorable reportado ha sido muy pequeño de 0.3 a 1.8% en C. falciformis (Lezama-Ochoa *et al*. 2016), esto debido posiblemente a la diferencia en las regiones geográficas para las que se realizó el modelado, el distinto tamaño de las áreas de estudio (área M de Birkmanis *et al*. 2020) o los escenarios futuros específicos utilizados (el escenario SRES A2 de Lezama-Ochoa *et al*. 2016).

No obstante, la expansión de área favorable en escenarios extremos es congruente con los efectos que tiene el cambio climático en otras especies de peces tropicales (Genner *et al*. 2004, Freer *et al*. 2019) y otras especies marinas que presentan una tendencia general de ganancia en sus áreas de distribución bajo este fenómeno (Chefaoui *et al*. 2019). Asimismo, concuerdan con la teoría de que las especies tropicales presentan cierta tendencia a ganar áreas de distribución hacia las regiones polares como resultado del aumento de temperatura causado por el cambio climático (pole-ward shift) (Cheung *et al*. 2009, Feary *et al*. 2013, Booth *et al*. 2017). Por ejemplo, en el estudio de Coro *et al*. (2016) donde se realizaron modelos de nicho con Aqua Maps (www.aquamaps.org) con proyecciones futuras para 2050

en especies como *Alopias vulpinus* y *A*. *pelagicus* se reportó también una tendencia en ganancia de áreas favorables en su distribución.

Para relacionar la ganancia de área favorable de los tiburones carcarínidos por efectos del cambio climático, además de la tolerancia térmica de las especies se debe tomar en cuenta su alta capacidad de movimiento. Al respecto, autores como Sunday *et al*. (2015) afirman que la alta capacidad de movimiento y el rango latitudinal de las especies tiene relaciones positivas con su área de distribución bajo el cambio climático al brindarles la capacidad de trasladarse a latitudes más altas y evitar el aumento de la temperatura del agua. Esta podría ser la razón por la cual *C*. *limbatus*, un tiburón móvil con preferencia por aguas más profundas durante las horas del día (Barnes *et al*. 2016) mostró ganancias en su área favorable, probablemente debido a su capacidad para evitar el aumento de la temperatura del agua.

Áreas de pérdida

Las áreas de pérdida de área favorable en la distribución de los tiburones por efectos del cambio climático, determinados mediante modelos de nicho ecológico, son poco conocidos y/o están enfocados a especies particulares como el tiburón ballena (*Rhincodon typus*) y el tiburón peregrino (*Cetorhinus maximus*). Para especies de tiburones carcarínidos, el estudio de Lezama-ochoa *et al*. (2016) en el Océano Atlántico reportó una disminución de 15.5% en las áreas favorables de *C*. *falciformis*, una disminución de 9.9% en el Océano Pacífico y una disminución de 1.4% en el Océano Índico bajo el escenario de cambio climático A2 para el horizonte 2100.

En el presente estudio, el porcentaje de pérdida máximo para esta especie fue de 10% en el escenario RCP8.5 y el cambio mínimo de 4.3% en el escenario RCP2.6 dentro del área M delimitada. Para el resto de los tiburones carcarínidos de estudio no existe bibliografía donde se evalúen las pérdidas de área favorable en escenarios futuros. Sin embargo, las áreas de pérdida resultantes pueden estar relacionadas a las hipótesis que sugieren que especies podrían ser más o menos sensibles (Thuiller *et al*. 2005, Bestion y Cote 2018). Rosa *et al*. (2014) por ejemplo, indicó que los tiburones pelágicos más activos podrían experimentar mayores impactos fisiológicos negativos por el aumento de la temperatura del océano que las especies bentónicas. Esto podría deberse a que los estilos de vida pelágicos más activos

se correlacionan con tasas metabólicas más altas (que dependen de la temperatura) en comparación con las de las especies bentónicas o batiales menos activas.

Esto concuerda con los mayores porcentajes de pérdida de área favorable obtenidos para *Rhizoprionodon terraenovae* y *Carcharhinus isodon* al ser especies móviles (Carlson y Parsons 2001, Kells y Carpenter 2011), y con el menor porcentaje de pérdida en área favorable para los tiburones sedentarios como *Triaenodon obesus* (Whitney *et al*. 2012).

Asimismo, otra hipótesis sugiere efectos negativos en el área favorable para especies que están restringidas a un solo hábitat a lo largo de su ciclo de vida, como en el caso de los tiburones estrictamente asociados con los arrecifes de coral (Kibria *et al*. 2017, Heupel *et al*. 2019). Esto fue consistente con el tiburón de arrecife *Carcharhinus perezi* bajo el escenario RCP8.5 donde se observó una perdida, pero no lo fue para los otros escenarios donde hubo ganancias y tampoco para el tiburón de arrecife *Triaenodon obesus* que presentó ganancias de área en todos los escenarios futuros.

A pesar de haberse registrado ganancias de área favorable en tiburones de arrecife, Heupel *et al*. (2019) mencionan que es necesaria una mayor atención en los tiburones de arrecife para predecir mejor las consecuencias para sus poblaciones, dado que los arrecifes de coral son los hábitats más amenazados por el cambio climático.

Cambios en la distribución

La tendencia en el cambio de distribución de las especies fue congruente con otros estudios en los que se ha descrito que el calentamiento global puede beneficiar algunas especies al permitirles colonizar hábitats que antes no estaban disponibles, ser un obstáculo para otras especies migratorias al no permitirles reubicarse en lugares más idóneos o ser perjudicial para las especies sedentarias al no permitirles evitar las condiciones cambiantes (Heath *et al*. 2012, Freer *et al*. 2018). Asimismo, se debe considerar que las modificaciones del área favorable en el futuro pueden estar relacionadas a factores como las interacciones con otras especies y la presión generada por las actividades antropogénicas pudiendo limitar la ocupación de las áreas ambientalmente adecuadas para estas especies (Peterson *et al*. 2011).

En cuanto a las interacciones entre especies, los cambios en la distribución en los tiburones podrían deberse a la respuesta a los cambios ambientales futuros (Gervais *et al*. 2020, Wong y Candolin 2015). Por ejemplo, la presencia de nuevas especies presa en distintos lugares podría generar una nueva reorganización en la cadena trófica (Lurgi *et al*. 2012, Cameron *et al.* 2019) y por ende ajustes en la distribución de los depredadores tope (Heard *et al.* 2017). Al respecto, Evans *et al.* (2018) y Bartley *et al*. (2019) han mencionado que la expansión en el rango de distribución de una especie generalmente ocurre en especies con dietas generalistas. Esto coincide con los resultados para las especies *G*. *cuvier* y *C*. *longimanus* que mostraron mayor ganancia de área favorable y han sido definidos como especies de alimentación generalista que explotan abundantes recursos alimenticios (Matich 2011).

Además de los cambios de clima, debe considerarse que otras presiones como las prácticas pesqueras y la destrucción acelerada del hábitat podrían sumarse a los efectos del cambio climático, causando que los efectos negativos en las poblaciones de tiburones incrementen (Coro *et al*. 2016, Stevens *et al*. 2000). Estos cambios también podrían conducir a consecuencias negativas tanto para las comunidades biológicas como para la sociedad humana (Pecl *et al*. 2017).

Por ejemplo, un cambio en la distribución o extinción de los tiburones, como principales depredadores que regulan las poblaciones de otras especies, podría afectar significativamente la salud de los lechos de pastos marinos, arrecifes de coral y otros hábitats marinos vitales, con un consecuente impacto en las industrias pesquera y ecoturística afectando la economía en algunas regiones (Motivarash *et al*. 2020). Hammerschlag *et al*. (2019) afirman que investigar los servicios ecosistémicos y su relación con los principales depredadores es un desafío, pero, sin embargo, es importante para determinar cómo los cambios asociados con el cambio climático en los sistemas acuáticos afectarán las funciones ecológicas y los servicios de los ecosistemas proporcionados por los depredadores.

Amplitud de nicho

Aunque los modelos de nicho ecológico se pueden utilizar para hacer estimaciones de la respuesta de las especies al cambio climático, algunos autores como Thuiller *et al*. (2005) mencionan que esta respuesta se puede conocer con descriptores del nicho de las especies

como son la posición y amplitud de nicho. En este estudio, se cumplió la hipótesis planteada de que las especies con una amplitud de nicho más alto (generalistas) presentaron menor perdida de área favorable en el futuro y las especies con una reducida amplitud de nicho (especialistas) se vieron afectadas en mayor medida en los escenarios futuros.

Asimismo, los diferentes valores de amplitud de nicho obtenidos en los tiburones carcarínidos pueden estar determinados por la dependencia de un hábitat particular, reducida tolerancia o umbrales ambientales muy estrechos y limitada capacidad de dispersión o de colonización de zonas nuevas o más favorables (Thuiller *et al*. 2005, Vié *et al*. 2009, Maciel-Mata *et al*. 2015).

Alcances y limitaciones de las proyecciones de cambio climático

Predecir y mapear las contracciones y expansiones del área favorable de las especies es indispensable para monitorear y conservar sus poblaciones naturales (De Oliveira *et al*. 2019). No obstante, el área de distribución de una especie involucra procesos complejos a lo largo del tiempo y una dinámica influenciada por la interacción de factores biológicos, ecológicos y biogeográficos (Maciel-Mata *et al*. 2015). En la literatura hay múltiples estudios que han modelado la distribución potencial de las especies a futuro, sin embargo, existen muchas fuentes de variación e incertidumbre en las predicciones geográficas que están asociadas con la metodología (Peterson *et al*. 2018, Alkishe *et al*. 2020). Por esta razón, resulta complicado determinar el área de distribución de una especie y cuando se realizan estimaciones a futuro es importante tomar en cuenta los alcances y limitaciones de las proyecciones.

Uno de los aspectos a considerar es el número pequeño de muestra utilizado para modelar algunas especies. Pearson *et al*. (2007) enfatizan que los modelos con pequeñas muestras solo deben interpretarse como regiones que tienen condiciones ambientales similares a aquellas en las que se sabe que ocurre la especie. Sin embargo, la utilización de pequeños tamaños de muestra con el algoritmo MaxEnt ha generado buenos modelos incluso con tamaños de muestra pequeños (<10) (Phillips *et al*. 2006).

Otra de las limitaciones es la disponibilidad de las variables ambientales con proyecciones a futuro. Por ejemplo, los modelos de nicho que se proyectaron a futuro solo incluyeron las

variables ambientales disponibles para escenarios de cambio climático (temperatura, salinidad y velocidad de corriente) y no se incluyeron otras variables ambientales que pueden ser importantes en el nicho ecológico de los tiburones (i.e. clorofila, pH, oxígeno disuelto) como se encontró en el capítulo II.

Al respecto, Regos *et al*. (2019) mencionaron que la integración de los predictores ecológicamente relevantes aumenta significativamente el rendimiento del modelo dentro del período de tiempo de calibración, lo cual se traduce en un aumento en la transferibilidad del modelo. Asimismo, no integrar todas las variables importantes podría conducir a estimaciones sesgadas en los modelos propuestos de distribución de especies propuestas (Stoklosa *et al*. 2015). Por otra parte, la integración de predictores ambientales relevantes en un espacio tridimensional (por ejemplo, productividad primaria, oxígeno disuelto en toda la columna de agua) podría ser importante para describir la distribución de los tiburones con el cambio climático (Deutsch *et al*. 2015, Feitosa *et al*. 2020, Vedor *et al*. 2021).

Además, podría aumentar significativamente el rendimiento y la transferibilidad de los modelos de nicho (Regos *et al*. 2019). Sin embargo, a pesar de que el acceso a los datos ambientales se ha vuelto más fácil en los últimos años, los predictores ambientales siguen siendo limitados para el medio marino (Werkowska *et al*. 2016). Este es un problema general para el modelado de nichos ecológicos marinos en contraste con el modelado bidimensional para especies terrestres, ya que la mayoría de las capas oceanográficas son solo representativas de las capas superiores de la columna de agua (Whittock *et al*. 2016, Assis *et al*. 2017, Melo-Merino *et al*. 2020).

Ciertos estudios han intentado resolver este problema de la bidimensionalidad utilizando variables oceanográficas a múltiples profundidades en la distribución actual (Bentlage *et al*. 2013, Duffy y Chown 2017) y aplicando escenarios futuros de manera uniforme en toda la columna de agua (Crear *et al*. 2020). Sin embargo, estas capas ambientales aún no están disponibles en todas las áreas de estudio en las cuáles se estableció el área M y bajo diferentes escenarios de cambio climático y, por lo tanto, fueron excluidas de este estudio. A pesar de esta limitación, las variables ambientales que se utilizaron para realizar los modelos (temperatura, salinidad y velocidad de corriente) han sido descritas como factores importantes que afectan los hábitats marinos actuales y a algunas especies de tiburones,

incluidos los carcarínidos (Rosa *et al*. 2014; Lezama-Ochoa *et al*. 2016, Ranintyari *et al*. 2018, Vedor *et al*. 2021).

Por otra parte, para proyectar condiciones favorables a futuro se deben identificar los atributos climáticos similares en ambos periodos (presente y futuro) que describan los sitios de distribución de las especies actualmente ocupadas (Owens *et al*. 2013). Para ello, en este capítulo se empleó la métrica de paridad orientada a la movilidad MOP, en la cual los resultados mostraron grandes extensiones de condiciones ambientales no análogas en el futuro para las especies de tiburones carcarínidos.

A pesar de esto, la respuesta truncada utilizada en nuestros modelos actúa para reducir fuertemente las combinaciones de condiciones ambientales bajo las cuales los modelos se calibran en el presente y proyectados a escenarios futuros de RCP, con el fin de reducir la incertidumbre (Thuiller *et al*. 2004, Owens *et al*. 2013). A pesar de las limitaciones anteriormente descritas, este estudio mejora la comprensión general del nicho ecológico y la distribución potencial de los tiburones carcarínidos y estima su distribución en los escenarios de cambio climático. Asimismo, de acuerdo con las evaluaciones de los modelos y el conocimiento experto sobre este grupo de tiburones, los modelos obtenidos son informativos y podrían describir adecuadamente las distribuciones potenciales actuales de estas especies.

Conclusiones

- Los modelos de nicho ecológico de MaxEnt elaborados con las variables disponibles en escenarios futuros, mostraron tener un buen poder predictivo y sirven como una aproximación para reconocer los cambios en la distribución de las especies de tiburones carcarínidos.

- El cambio climático mostró efectos importantes en la distribución de tiburones carcarínidos para el año 2050, destacando las pérdidas de área adecuada para la mayoría de las especies.

- Los mayores cambios de área favorable en los tiburones carcarínidos ocurrieron en el escenario severo RCP8.5.

- La especie de tiburón con la mayor pérdida de área adecuada fue *C. porosus* y el tiburón con mayor ganancia en área adecuada fue *T. obesus*.

- La proporción de área favorable predicha en el presente respecto al futuro mostró cambios en 18 especies (72%), de las cuales 11 especies presentaron menor proporción de área predicha en el futuro y siete especies mayor proporción de área favorable predicha en el futuro.

- Existe una relación inversamente proporcional entre la amplitud de nicho ecológico y los efectos negativos (pérdida de área favorable) para los tiburones carcarínidos; las especies con una amplitud de nicho especialista presentan mayor pérdida de hábitat favorable en los escenarios futuros.
- El enfoque de modelado de distribución utilizado representa un intento de identificar cambios en la distribución de tiburones carcarínidos y puede proporcionar información primaria básica para la mejora de la toma de decisiones en los procesos de conservación de la biodiversidad.

CAPÍTULO IV. RIQUEZA DE ESPECIES Y REPRESENTATIVIDAD DE TIBURONES CARCARÍNIDOS EN LAS ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DE MÉXICO

Introducción

La mayor riqueza de especies en los océanos se concentra en las regiones costeras, las cuales tienen altos niveles de impacto antrópico y en general se ubican dentro de las zonas económicas exclusivas (ZEE) (Tittensor *et al*. 2010). México es reconocido como uno de los países más importantes por su biodiversidad, presenta una significativa diversidad de elasmobranquios en sus aguas patrimoniales representada por 206 especies (tiburones: 111 spp.; rayas: 95 spp.) y 25 especies de tiburones de la familia Carcharhinidae (Del Moral-Flores *et al*. 2015).

Recientemente, la preocupación general sobre la conservación y el futuro de los tiburones ha fomentado a nivel nacional y mundial numerosas medidas de manejo y conservación para intentar garantizar la sobrevivencia de estas especies, la sustentabilidad de su explotación como recurso pesquero y la continuidad en las funciones y servicios que brindan a los ecosistemas marinos (CONANP-SEMARNAT 2016). Recientemente, las áreas marinas protegidas (AMP) han mostrado ser una buena estrategia de conservación para especies de elasmobranquios (Davidson y Dulvy 2017, White *et al*. 2017, MacKeracher *et al*. 2018).

Además, estas áreas son una herramienta para la conservación de la biodiversidad marina y para la gestión sustentable de los recursos en los océanos y mares del mundo (Cianfrani *et al*. 2011, González-Ocampo *et al*. 2014, IUCN 2018); México cuenta con 177 áreas naturales protegidas (ANP), de las cuales 37 son marinas y abarcan cuatro millones y medio de hectáreas de ecosistemas marinos que corresponden al 21.6% del total del área de su zona económica exclusiva. Estas áreas marinas son también uno de los principales instrumentos de política ambiental del gobierno de México con mayor definición jurídica y con fines de conservación para los elasmobranquios y su hábitat (INEGI 2015, CONANP-SEMARNAT 2016).

Actualmente, la comprensión de la influencia del cambio climático bajo el esquema de las áreas protegidas es también una necesidad primordial en la investigación. Al respecto, la Comisión para la Cooperación Ambiental (CCA) por medio de la Red de Áreas Marinas

Protegidas de América del Norte (RAMPAN), dónde está incluido México, estableció el Grupo de Estudio sobre la Planeación en un Clima Cambiante (SGMPAN, por sus siglas en inglés); estos grupos tienen el fin de elaborar lineamientos con fundamento científico para planificar y crear redes de áreas marinas protegidas tomando en cuenta los efectos del cambio climático esperados en los ecosistemas marinos (Brock *et al*. 2012).

En este sentido, los modelos de nicho ecológico han servido para determinar de forma indirecta la riqueza de especies de un lugar mediante ensambles de modelos individuales, los cuales pueden ser utilizados para complementar la planificación espacial de las áreas protegidas y complementar la evaluación de los efectos del cambio del clima (Cuevas 2016, Küpper y Kamenos 2018); asimismo, han sido utilizados en métodos de priorización o definición de áreas de mayor valor donde se deberían concentrar los esfuerzos de protección (Margules y Pressey 2000, Daigle *et al*. 2019).

Por otra parte, la identificación de áreas prioritarias puede utilizarse en una tapa inicial para el diseño de políticas públicas y en la implementación de estrategias de manejo y conservación de recursos naturales (Chávez-González *et al*. 2014).

Antecedentes

La identificación de las áreas con alta biodiversidad ha sido uno de los principales esfuerzos científicos para los planes de conservación (Richardson y Whittaker 2010, Mirzaei *et al*. 2017). Actualmente, con el empleo de nueva tecnología y el desarrollo de los sistemas de información geográfica se han podido administrar, analizar y visualizar datos espaciales de manera más eficaz; por ejemplo, cartografiar la distribución de especies, hábitats marinos, zonas de pesca y riqueza de especies (Sánchez *et al*. 2009).

La estimación de la riqueza biológica mediante modelos de nicho ecológico se ha empleado para distintas especies principalmente terrestres, para especies de peces se han realizado algunos estudios como el de Leathwick *et al*. (2006) quienes mediante árboles de regresión (BRT) estimaron una riqueza de 24 especies de peces demersales en Nueva Zelanda. Knudby *et al*. (2011) calcularon la diversidad, biomasa y la riqueza de especies de peces en el archipiélago de Fiji empleando seis tipos de modelos predictivos. Schmiing *et al*. (2014) determinaron la riqueza espacial mediante modelos aditivos generalizados (GLM) en el Archipiélago de Azores para identificar puntos críticos de biodiversidad y vulnerabilidad

pesquera. Para especies de elasmobranquios no existen estudios que hayan empleado modelos de nicho ecológico para estimar la riqueza de especies.

Para México la mayoría de los estudios que describen la riqueza de especies de peces mediante modelos de nicho ecológico son muy escasos y se limitan a zonas continentales. Por ejemplo, Castillo-Torres *et al*. (2017) analizaron mediante algoritmos de GARP y MaxEnt si las áreas de mayor riqueza potencial de peces dulceacuícolas coincidían con las áreas naturales protegidas en Tabasco y en el medio marino, el estudio de Urcádiz-Cázares (2018) estimó la riqueza potencial de 41 especies de peces mediante modelos de nicho ecológico en la zona costera del sureste de la Bahía de La Paz.

La evaluación de la modificación de la riqueza de especies bajo escenarios de cambio climático se ha evaluado también mediante modelos de nicho ecológico para otros organismos marinos; por ejemplo, en el estudio de Kaschner *et al*. (2011) se estimó la riqueza potencial actual de especies de cetáceos y pinnípedos y su modificación mediante proyecciones futuras en escenarios del IPCC, los autores reportaron que podría existir un aumento de la riqueza de especies de cetáceos por encima de los 40° de latitud y disminuciones en la riqueza de cetáceos y pinnípedos en latitudes más bajas.

En estudios de priorización espacial, los mapas de distribución potencial generados con modelos de nicho ecológico han servido para la identificación de áreas de conservación, ampliaciones de redes de áreas naturales protegidas, gestión y restauración del hábitat, así como para estudios sobre la priorización de la conservación de sitios bajo efectos del cambio climático (Veach *et al*. 2017, Ovando *et al.* 2019). Para estudios de priorización se han empleado distintos programas, por ejemplo: Zonation, Marxan y C-Plan, aunque la mayoría se han realizado en ambientes terrestres; en la parte marina estos estudios se han utilizado como base para establecer áreas marinas protegidas (Leathwick *et al*. 2008, Allnutt *et al*. 2012, Delavenne *et al*. 2012). En especies de tiburones se han priorizado áreas para su conservación basados en la riqueza de especies, pero no con el uso de modelos de nicho ecológico (Lucifora *et al*. 2011).

Justificación

Actualmente se prevé que el cambio climático afecte la estructura y composición de los ecosistemas marinos reduciendo la cantidad de hábitat favorable para especies particulares

que se encuentran dentro de las áreas protegidas (Micheli *et al*. 2012, Cianfrani *et al*. 2011). En este sentido la protección y creación de áreas marinas protegidas, ya sea aisladas o en redes, sirven para lograr que los componentes de los ecosistemas se vuelvan más resilientes a los efectos causados por el efecto del cambio climático (Brock *et al*. 2012, Cianfrani *et al*. 2011, Micheli *et al*. 2012). Sin embargo, la creación de redes de áreas naturales protegidas sigue obedeciendo a las condiciones actuales del medio ambiente (Brock *et al*. 2012) sin considerar las variaciones espaciales y temporales previstas del cambio climático (Küper y Kamenos 2018). Asimismo, una de las directrices para establecer estas redes de áreas marinas protegidas es identificar especies con una función crucial en los ecosistemas, para considerar áreas de importancia biológica o ecológica (AIEB) (Brock *et al*. 2012).

Los tiburones podrían considerarse como especies importantes dentro de las áreas marinas protegidas al ser depredadores tope con efectos sobre la estructura trófica de los ecosistemas marinos y ser indicadores de la salud de los arrecifes (Heupel *et al*. 2019). Sin embargo, la información biológica sobre las especies de elasmobranquios explotadas y distribuidas en áreas naturales protegidas mexicanas es extremadamente limitada y en algunos casos solo existen reportes o listados que mencionan familias o géneros presentes dentro de sus polígonos (CONANP-SEMARNAT 2016) o proviene de muestreos independientes de pesca, lo cual podría tener un sesgo ya que solo las especies objetivo y de importancia comercial son consideradas (Saldaña-Ruiz *et al* 2019).

Esta falta de información espacial de las especies dificulta establecer las prioridades en las áreas marinas protegidas (Klein *et al*. 2015, Oh *et al*. 2016) e impide tener datos de referencia para evaluar el cambio ambiental que afecta la distribución y abundancia de organismos en el medio marino (Jackson *et al*. 2001). Además, muchas veces la información biológica en la que se guían los gestores de recursos está basada en fundamentos científicos insuficientes (Sale *et al*. 2005, Cuevas 2016).

La información obtenida puede servir para comprender la biodiversidad de los tiburones carcarínidos en la zona económica exclusiva de México y resolver las discrepancias entre listas de especies debido a los ajustes taxonómicos actuales (Saldaña-Ruiz *et al*. 2018). Asimismo, podría servir como línea base para mejorar la toma de decisiones para la gestión de los tiburones carcarínidos para los cuales, en la mayoría de las especies, hay escaza información biológica tanto en el golfo de México como en el Pacífico Mexicano (Gomes y Brito, 2015). La identificación de áreas prioritarias permite además orientar y optimizar los

esfuerzos de conservación en los ecosistemas naturales (Chávez-González *et al*. 2014, Cuevas 2016, MacKeracher *et al*. 2018), y en regulaciones posteriores sirva para mejorar el conocimiento y manejo de las poblaciones de elasmobranquios dentro de las áreas naturales protegidas para contribuir a la creación de redes de áreas marinas protegidas (CONANP-SEMARNAT 2016). Por lo anterior, al ser importante la cuantificación de la diversidad como requisito previo para su preservación y ante la creciente necesidad e importancia de producir cartografía temática de los recursos marinos (Fortunati *et al*. 2002), en este capítulo se pretende describir la riqueza de especies de tiburones carcarínidos y las áreas prioritarias para su conservación.

Objetivos

- Identificar áreas actuales y futuras con mayor riqueza de especies de tiburones carcarínidos dentro de la zona económica exclusiva de México.
- Conocer la representatividad de los tiburones carcarínidos en las Áreas Marinas Protegidas de México
- Estimar el cambio de la riqueza de especies en ambos litorales de México en cuatro escenarios de cambio climático.
- Priorizar espacialmente el mar territorial de México en función de la riqueza de especies obtenida a partir de mapas de distribución potencial

Material y Métodos

Riqueza de especies

La riqueza taxonómica es esencialmente el número de especies presentes en una unidad de muestreo definida (Magurran 2004). Para estimar la riqueza de especies en las distintas zonas del área marina del país, los mapas de favorabilidad ambiental obtenidos de MaxEnt se transformaron a mapas binarios (umbral 5%) en el programa R (Core Team 2018), posteriormente se realizó una sumatoria de los 25 mapas binarios del periodo presente y para los cuatro escenarios futuros, para obtener la cantidad de especies por pixel (unidad de muestreo) y elaborar un mapa de salida que representa la riqueza de especies (Paredes-García *et al*. 2011).

El mapa de riqueza de salida fue recortado con el polígono de la zona económica exclusiva del país en ArcMap 10.5. Asimismo, se elaboró una gráfica dónde se comparó la riqueza de especies obtenida de la sumatoria de los mapas de distribución potencial del presente con la riqueza de especies reportada en los listados taxonómicos de la literatura de cada una de las 37 ANP. Para determinar la diferencia entre la riqueza de especies reportada en los listados taxonómicos de las áreas marinas protegidas y la riqueza de especies obtenida de la suma de modelos binarios, se realizó una prueba de t-Student con un nivel de confianza del 95% (P>0.05) (Zar 1999).

Representatividad de protección de tiburones

La representatividad de protección de los tiburones carcarínidos en México se consideró como la proporción de las zonas de favorabilidad ambiental obtenida por los modelos que se encuentra dentro de la zona económica exclusiva del país y/o dentro de las áreas marinas protegidas. Para calcular la representatividad, se sumó el área total (km^2) de las zonas con favorabilidad ambiental de la M de cada especie obtenida en los modelos y se calculó la proporción que esta área representa dentro de la zona económica exclusiva de México y la proporción del área de favorabilidad ambiental de cada especie dentro del área de las áreas marinas protegidas.

La cantidad de pixeles de las áreas favorables, de la ZEE y del área de las áreas mrinas protegidas, así como su equivalencia en km^2 se obtuvo mediante la herramienta “Zonal Statistics as Table” de SDMtoolbox (Brown 2014) de ArcMap 10.5. Asimismo, se elaboró una gráfica que muestra el número áreas marinas protegidas en las que cada especie está incluida de acuerdo con los listados taxonómicos y el porcentaje que representan en relación con el número de áreas marinas protegidas en las que cada especie estaría presente de acuerdo con los mapas de riqueza obtenidos.

Riqueza de especies en escenarios futuros de cambio climático

La riqueza de especies en el futuro se obtuvo mediante la sumatoria de los modelos binarios de todas las especies en cada uno de los escenarios de cambio climático. Posteriormente, el cambio de la riqueza se estimó mediante la resta de los mapas de riqueza potencial presente y la riqueza potencial de cada uno de los cuatro escenarios RCP en ArcMap 10.5. Asimismo, se realizaron mapas para indicar la pérdida y ganancia de especies en cada escenario.

Priorización de zonas de conservación

Las zonas prioritarias de conservación se obtuvieron con el programa Zonation 4.0, que es una herramienta de planificación espacial con objetivos de conservación biológica que opera sobre especies, ecosistemas o cualquier otra característica de la biodiversidad y genera unidades de planificación para todo el paisaje de estudio (Di Minin *et al*. 2014, Moilanen 2014).

En este estudio, la zona para realizar la priorización fue la zona económica exclusiva de México y los criterios de priorización fueron la riqueza de especies de tiburones carcarínidos y los polígonos de las áreas marinas protegidas de México. Una vez definida el área de estudio y los criterios de priorización el software clasifica de forma iterativa los sitios, removiendo en cada paso las celdas que lleve a la menor pérdida marginal agregada de la biodiversidad. El mapa de salida consiste en un mapa clasificado de prioridad de conservación del área de estudio, que es un archivo ráster con el valor en cada celda que indica la prioridad de conservación relativa de esa celda.

Los sitios menos relevantes reciben rangos más bajos (cerca de 0), mientras que los más valiosos reciben los rangos más altos (cerca de 1) (Moilanen *et al*. 2014). El criterio de remoción de unidades utilizado fue “Aditive Benefit Function”, el cual interpreta como de alto valor aquellas celdas que poseen un mayor riqueza o sitios donde hay polígonos de áreas marinas protegidas (Moilanen *et al*. 2011). El “Warp factor” utilizado fue de 1, es decir se removió de a una celda por cada vez en el análisis. No se utilizó ningún modelo de conectividad específico.

Resultados

Riqueza de especies en áreas marinas protegidas

El mapa de riqueza de especies mostró que los valores más altos se presentaron en la zona del golfo de México, principalmente en la plataforma continental de la península de Yucatán. En la zona del Pacífico mexicano, los valores de riqueza más altos de se observaron en el golfo de Tehuantepec y en la zona central del país frente a las costas de Sinaloa y Nayarit. Las zonas con menor riqueza de especies dentro del país se presentaron frente a las costas de Baja California Norte (Fig. 4).

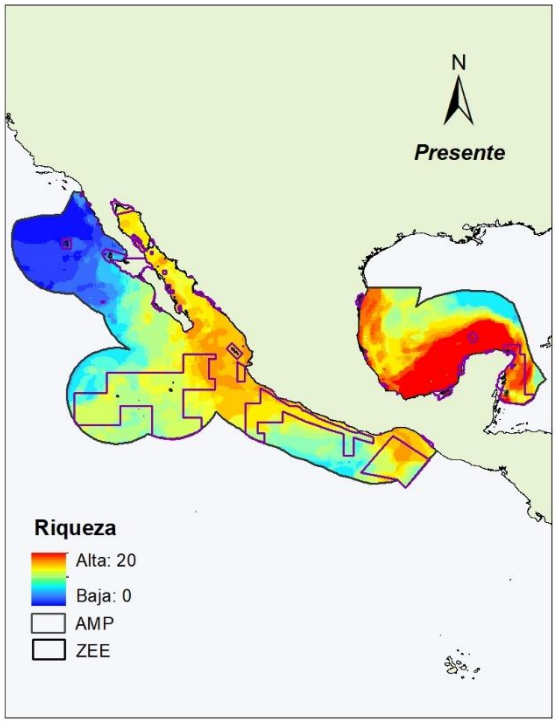


Figura 1. Riqueza potencial de tiburones carcarínidos dentro de las áreas marinas protegidas (AMP) comprendidas dentro de la zona económica exclusiva de México (ZEE).

El mayor valor de riqueza de especies obtenido de la sumatoria los mapas binarios fue de 20 especies dentro de once áreas marinas protegidas y el menor valor de riqueza fue de 11 especies en el polígono del áreas marinas protegidas Isla Guadalupe (Fig. 2). La mayor riqueza de tiburones carcarínidos reportada en la literatura fue de 13 para dos áreas marinas protegidas (Balandra y Archipiélago San Lorenzo) y cuatro áreas marinas protegidas presentaron valor de uno de riqueza; en 12 áreas marinas protegidas no se han reportado registros de tiburones carcarínidos dentro de su jurisdicción hasta la fecha (Fig. 2). La riqueza de especies en las áreas marinas protegidas obtenida a partir de los modelos de nicho con los mapas binarios fue mayor (16.9 $\bar{x}$) que la riqueza reportada en la literatura (3.2 $\bar{x}$) (t=18.6, gl=48, P<0.05).

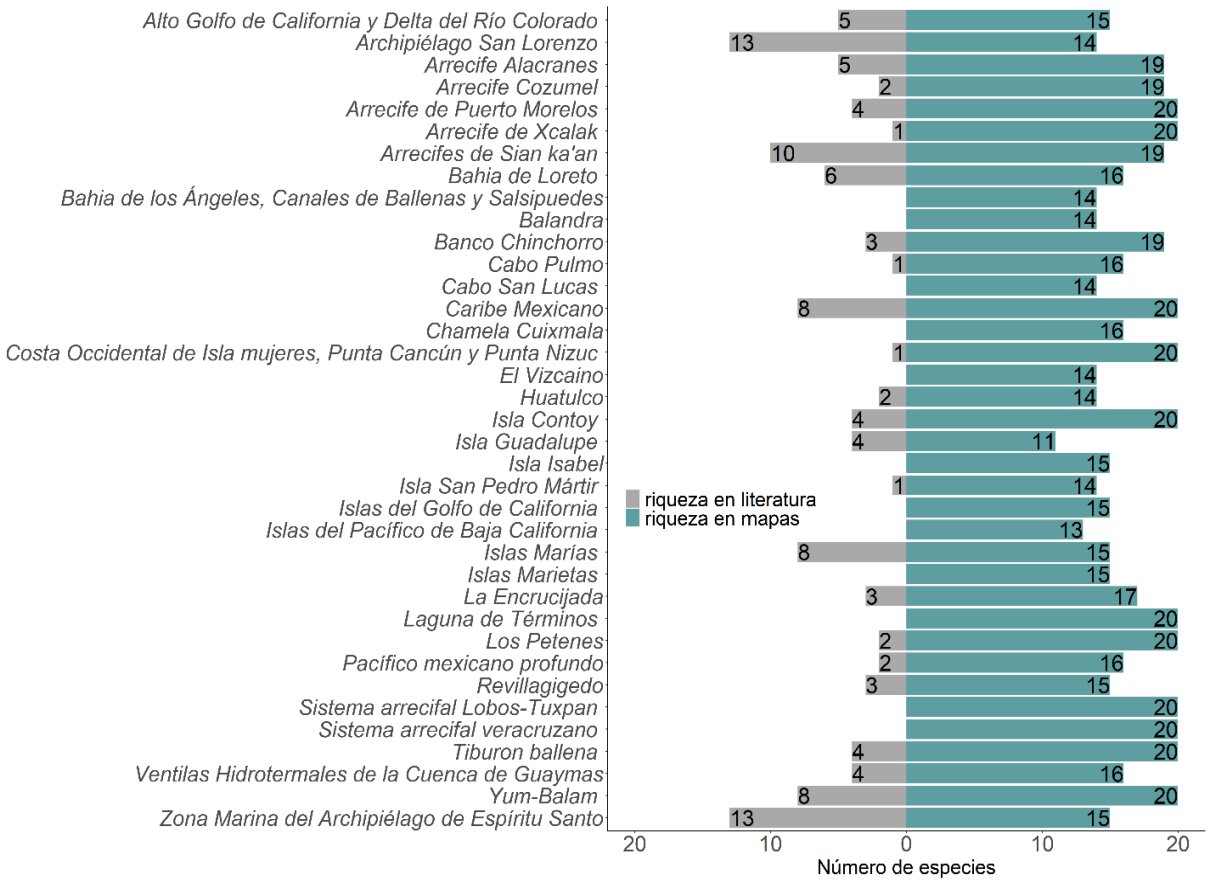


Figura 2. Riqueza de especies reportada en la literatura dentro de las áreas marinas protegidas de México y riqueza de especies obtenida en los mapas de riqueza elaborados con los mapas de distribución potencial.

Representatividad de tiburones carcarínidos en la zona económica exclusiva y las áreas marinas protegidas de México

De acuerdo con los modelos de nicho ecológico, las 25 especies de tiburones carcarínidos comparten un área de favorabilidad ambiental total de 23,754 km^2 a nivel mundial, de la cual 273.8 km^2 (1.2%) se encuentran dentro de la zona económica exclusiva de México y 59.1 km^2 (0.2%) dentro de la jurisdicción de las áreas marinas protegidas del país.

La especie con menor porcentaje de área favorable dentro de la zona económica exclusiva de México fue el tiburón *R. porosus* (8.3%) y la especie con mayor porcentaje fue *C. obscurus* (96.3%). Dentro de los polígonos de las áreas marinas protegidas, la especie con mayor

representación fue la especie *C. galapagensis* (16.5%) y la especie con menor representación dentro de estas zonas de protección fue *C. isodon* (0.3%) (Tabla I).

Tabla I. Extensión en km² del área de distribución potencial de los tiburones carcarínidos y porcentaje que representa dentro de la zona económica exclusiva de México y dentro de las áreas marinas protegidas.

	ZEE		AMP	
Especie	**Extensión en km²**	**Porcentaje**	**Extensión en km²**	**Porcentaje**
C. acronotus	34.7	12.7 %	4.7	0.9 %
C. albimarginatus	116.1	42.4 %	**47.2**	**14.9 %**
C. altimus	**222.2**	**81.2 %**	57.5	9.6 %
C. brachyurus	**160.1**	**58.5 %**	35.7	6.0 %
C. brevipinna	52.2	19.1 %	5.9	1.1 %
C. cerdale	41.4	15.1 %	9.1	2.9 %
C. falciformis	**231.9**	**84.7 %**	58.1	9.7 %
C. galapagensis	**258.8**	**94.5 %**	**52.4**	**16.5 %**
C. isodon	28.1	10.2 %	1.7	0.3 %
C. leucas	**219.3**	**80.1 %**	54.2	9.1 %
C. limbatus	**210.2**	**76.8 %**	55.8	9.4 %
C. longimanus	**189.8**	**69.3 %**	55.6	9.3 %
C. obscurus	**263.6**	**96.3 %**	58.9	9.9 %
C. perezi	35.9	13.1 %	5.9	1.1 %
C. plumbeus	72.7	26.5 %	6.1	1.1 %
C. porosus	46.0	16.8 %	5.4	1.0 %
C. signatus	65.1	23.8 %	6.0	1.1 %
G. cuvier	**238.5**	**87.1 %**	58.9	9.9 %
N. velox	116.9	42.7 %	**36.3**	**11.4 %**
N. brevirostris	129.3	47.2 %	24.8	4.2 %
P. glauca	**220.4**	**80.5 %**	38.5	6.5 %
R. longurio	91.0	33.2 %	22.2	7.0 %
R. porosus	22.6	8.3 %	4.4	0.8 %
R. terraenovae	35.1	12.8 %	3.4	0.6 %
T. obesus	**152.5**	**55.7 %**	**50.6**	**15.9 %**

De acuerdo con los mapas de riqueza obtenidos a partir de los modelos, las especies de tiburones carcarínidos de estudio se presentaron en las 37 areas marinas protegidas de México y de acuerdo con la literatura las especies *C. brevipina, C. cerdale, C. isodon, C. signatus y T. obesus* no se presentan registros de presencia en los listados taxonómicos de ninguna área marina protegida de México (representatividad 0%) (Fig. 3). En los mapas de riqueza obtenidos a partir de modelos de nicho, se observó la presencia de tiburones carcarínidos en 12 de 37 áreas marinas protegidas. Las especies *C. altimus*, *C. falciformis*, *C. galapagensis*, *C. leucas*, *C. limbatus*, *C. obscurus* y *P. glauca* se observaron en las 37 las áreas marinas protegidas de México y se encuentran registrados en 3 y hasta en 18 áreas marinas protegidas (representatividad de 8.1% a 29.7%) (Fig. 3).

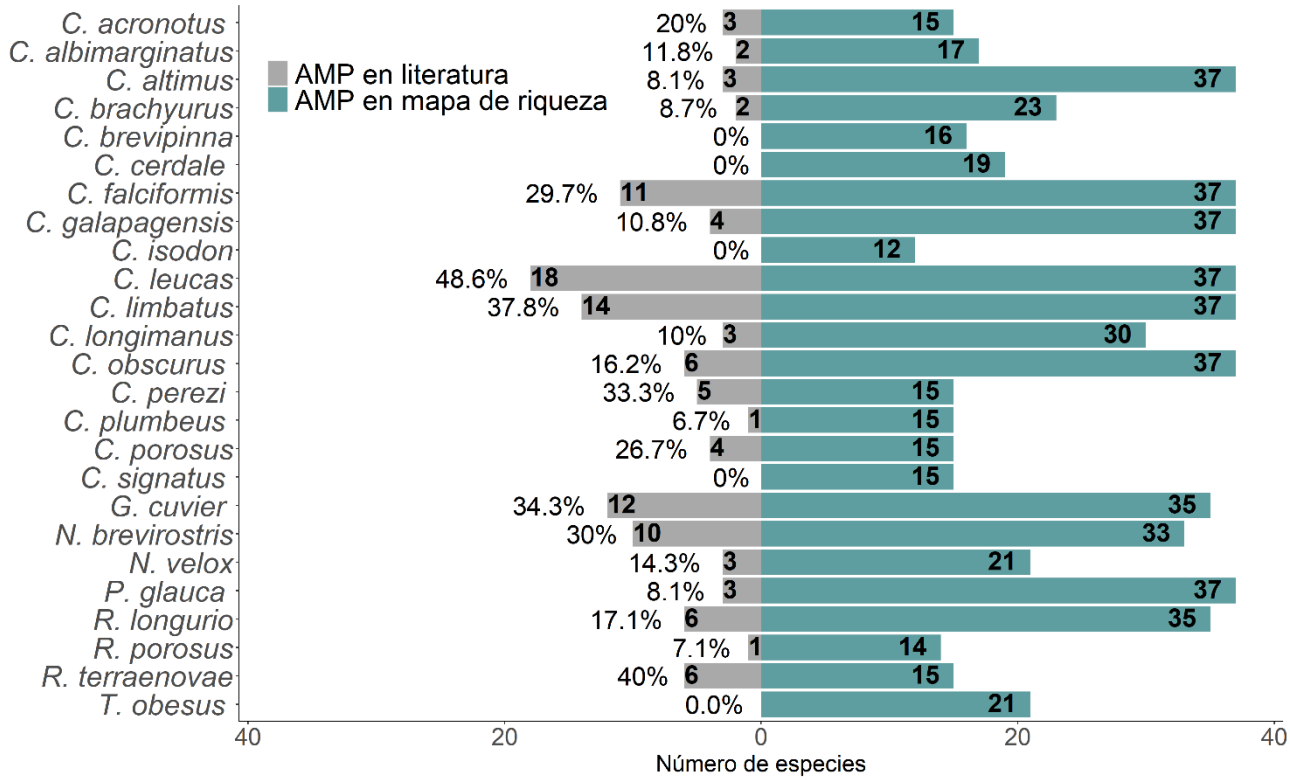


Figura 3. Número áreas marinas protegidas (AMP) en las que cada especie está incluida de acuerdo con los mapas de riqueza, el número de áreas marinas protegidas de acuerdo con la literatura y el porcentaje que éste representa en relación con obtenido en los mapas de riqueza a partir de los modelos.

Riqueza de especies en escenarios futuros de cambio climático

En los mapas de riqueza a futuro y presente se observó que el área de mayor riqueza de especies se presentó en la plataforma continental de la península de Yucatán, la cual disminuyó en los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 (Fig. 4). Las áreas con menor riqueza de especies se presentaron frente a las costas de Oaxaca y Chiapas y presentaron un aumento de tamaño en los escenarios RCP4.5 y RCP8.5 (Fig. 4).

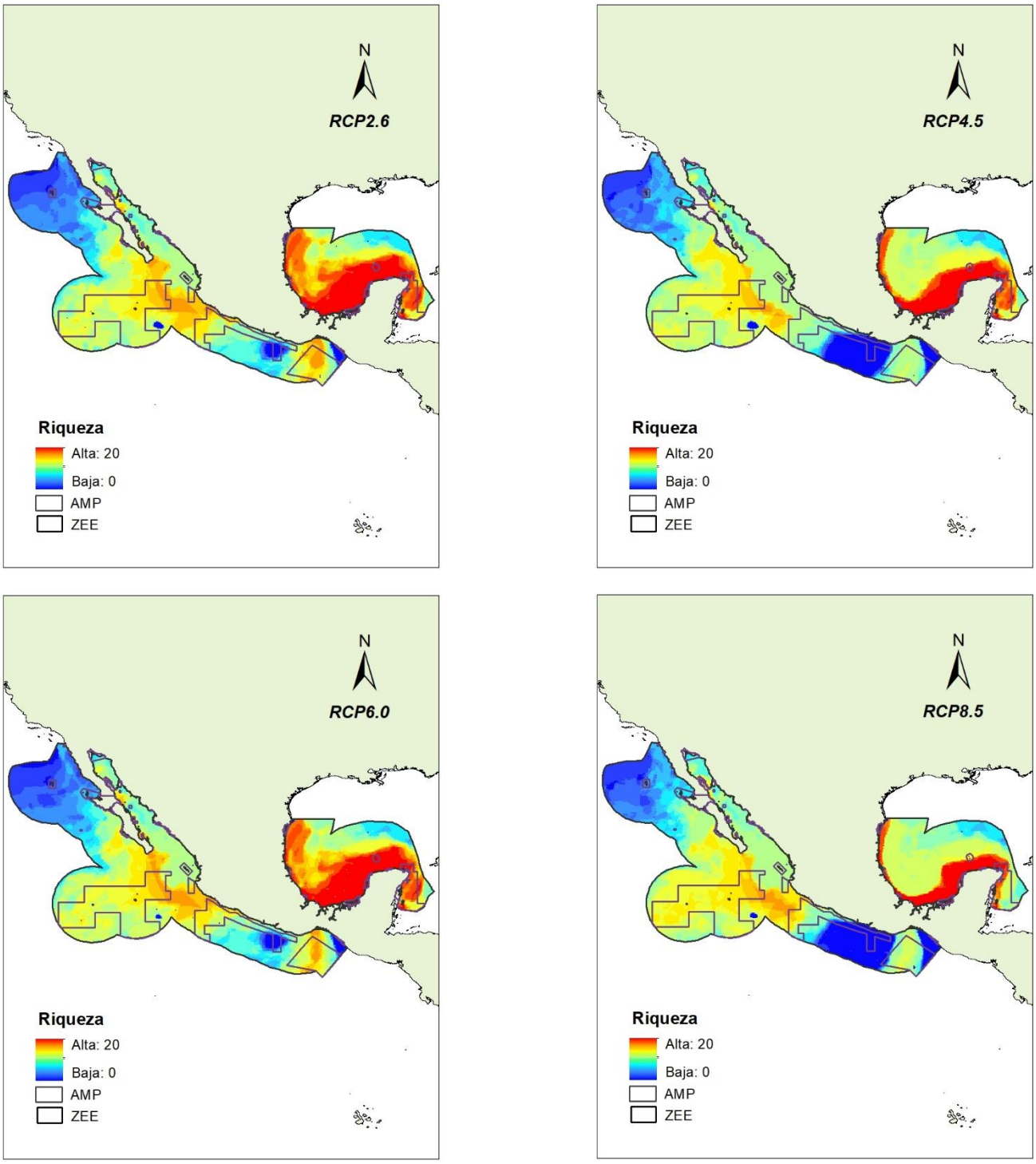


Figura 4. Riqueza potencial de tiburones carcarínidos dentro de las áreas marinas protegidas (AMP) comprendidas dentro de la zona económica exclusiva de México (ZEE) en los cuatro escenarios futuros de cambio climático.

El cambio de riqueza de especies en el futuro mostró que en el escenario RCP2.6 un área de pérdida de 11 a 16 especies frente a las costas de Chiapas, de 6 a 10 especies frente a las costas de Oaxaca y pérdidas de 1 a 5 especies en áreas como la del golfo de California que incluye 11 áreas marinas protegidas. El escenario RCP4.5 presentó un área de pérdida de 6 a 10 especies frente a las costas de Oaxaca y de 1 a 5 especies en el golfo de México. El escenario RCP6.0 mostró zonas con pérdidas de 6 a 10 especies en la zona sur del océano Pacífico y zonas con ganancia de 1 a 5 especies en la zona norte del país. El escenario RCP8.5 mostró mayores extensiones de áreas con pérdida de riqueza; pérdida de 6 a 10 especies en el golfo de México y en el Océano Pacífico; y áreas de ganancia de 1 a 5 especies en la zona norte del océano Pacífico (Fig. 5).

Zonas prioritarias de conservación

El mapa de priorización de zonas de conservación, obtenido con el software Zonation, para los tiburones carcarínidos mostró cinco de las siete categorías de priorización dentro del territorio de la zona económica exclusiva de México. La clasificación de los sitios se visualiza mediante el uso de diferentes colores para indicar la clasificación de prioridad. El 2% de los valores más altos de zonas de priorización se localizó alrededor de toda la zona costera del país, principalmente en el golfo de California, en Isla Guadalupe, en la plataforma continental de la península de Yucatán y en la zona del golfo de Tehuantepec. Las zonas con valores del 2% al 5% de prioridad alta de conservación se presentaron en el golfo de México, en el Océano Pacífico y dentro de los polígonos de algunas zonas marinas protegidas. Las zonas con valores del 5% a 10% y de10% a 25% de prioridad de conservación se localizaron en el Pacífico sur de México y frente a las costas de Baja California Norte. Los rangos con valores intermedios de 25% a 50% de priorización en conservación se localizaron principalmente frente a territorio de la península de Baja California.

Dentro de la zona de estudio, no se encontraron rangos de 50% a 80% de valores bajos de priorización y tampoco sitios con el 20% de valores más bajos de priorización para la onservacion (Fig. 6).

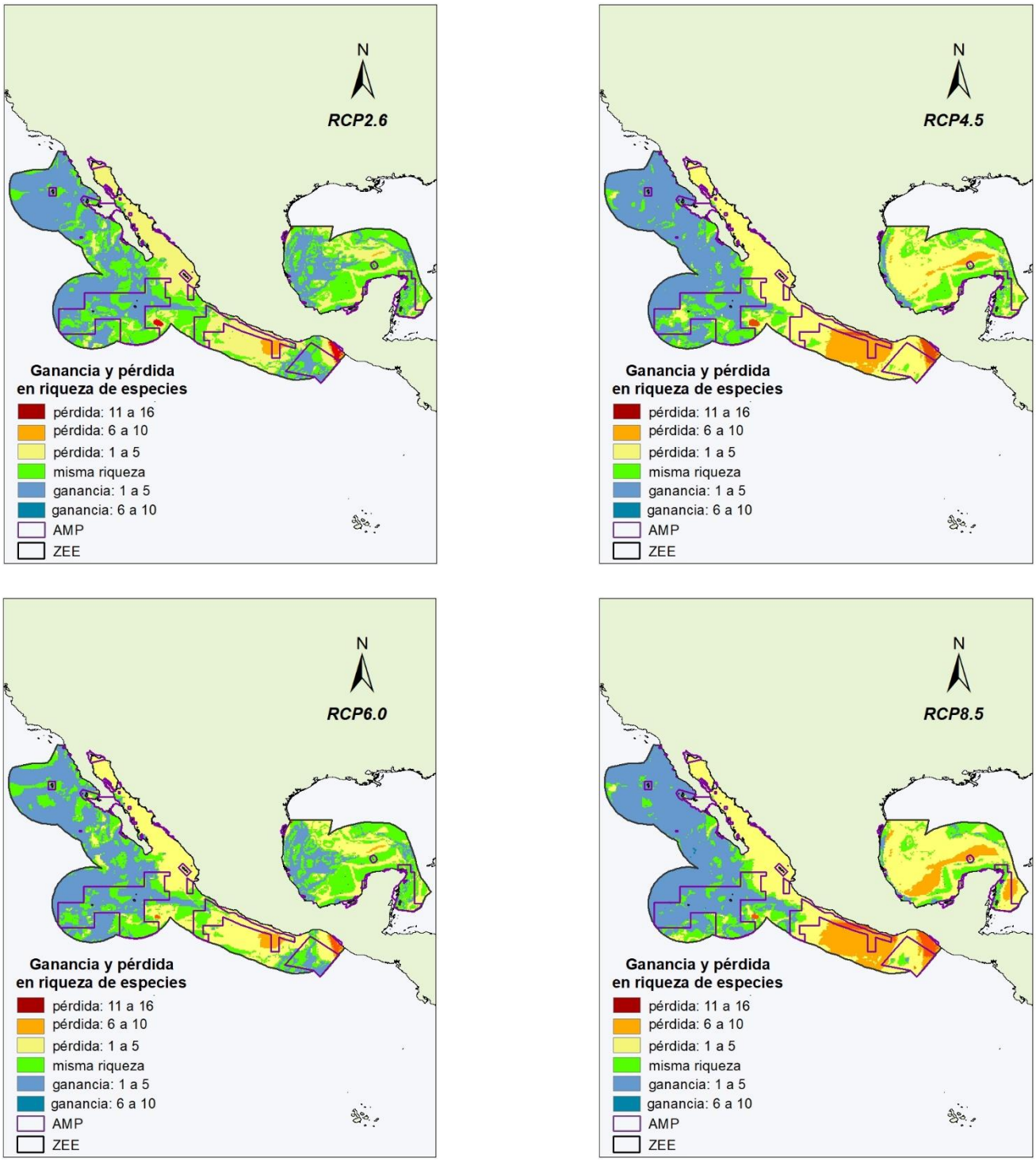


Figura 5. Ganancia y pérdida de especies en los distintos escenarios futuros, respecto a la riqueza de especies presente.

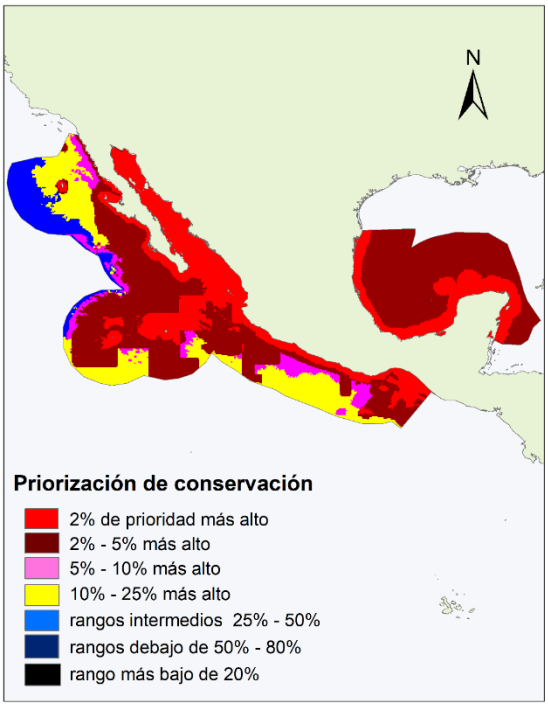


Figura 6. Priorización espacial para la conservación de los tiburones carcarínidos dentro de la zona económica exclusiva de México.

Discusión

Entender la distribución, riqueza y uso del hábitat de las especies es fundamental para comprender su papel ecológico y establecer regímenes de conservación y gestión adecuados (Schlaff *et al*. 2014). Además, se ha sugerido que los sitios de agregación con mayor diversidad y abundancia de tiburones deberían presentar un mayor grado de conservación (Salinas de León *et al*. 2016). Por otra parte, la escasez de información sobre la riqueza de especies de tiburones imposibilita la realización de evaluaciones para su protección e interfiere con la correcta aplicación de las medidas de la CITES (Saldaña-Ruiz *et al*. 2019).

Riqueza de especies

Los sitios que presentaron altos valores de riqueza de especies en la parte central y norte del golfo de California corresponden con lo reportado por Lara-Lara *et al*. (2008) y Del Moral-Flores *et al*. (2016) quienes mencionaron que esta zona presenta gran diversidad de

tiburones y otra ictiofauna, debido a las dinámicas del océano como giros, frentes y surgencias. Asimismo, los sitios con alta riqueza de especies en el sur del golfo de California tienen concordancia con la zona de transición y alta biodiversidad que describen Castro *et al*. (2017) en la región, debido a la mezcla de agua fría y rica en nutrientes de la corriente de California, aguas cálidas del sur, y a la gran variedad de hábitats relacionados con las temperaturas cálidas del agua y la conectividad con aguas del Pacífico (Brusca *et al*. 2005).

La alta riqueza de especies que se presentó en la zona conocida como transición del Pacífico oriental, al sur del golfo de California, corresponde a una zona altamente productiva derivada de la influencia de la parte final de la Corriente de California, la corriente superficial del golfo de California y a la contracorriente Ecuatorial; es por esto, que en la zona se distribuyen distintas especies subtropicales y tropicales como *C*. *galapagensis*, *C*. *leucas*, *C*. *albimarginatus*, *C*. *cerdale*, *N*. *velox*, *N*. *brevirostris* y *R*. *longurio*, entre otros (Del Moral Flores 2016, Saldaña-Ruíz *et al*. 2019).

En la parte del golfo de Tehuantepec, la alta riqueza de especies de tiburones carcarínidos puede estar relacionada a la influencia de la Corriente del Pacífico Tropical que provoca alta variabilidad en la productividad debido a las surgencias y a la alta entrada de nutrientes derivados de los ríos que se presentan en las zonas costeras de Chiapas (Trasviña *et al*. 1999) y concuerda con los reportes de especies tropicales del género *Nasolamia*, *Carcharhinnus*, *Galeocerdo*, *Rhizoprionodon*, *Ginglymostoma*, *Mustelus* y *Sphyrna* en la región (Soriano-Velásquez *et al*. 2006).

La escasa inclusión de los tiburones carcarínidos en las listas de especies dentro de las áreas marinas protegidas, comparada con la presencia de las especies obtenida en los modelos de nicho ecológico, enfatiza lo señalado por Bonfil (2014) y Oñate-González *et al*. (2017) quienes mencionan que la presencia de tiburones dentro de las áreas marinas protegidas no está registrada en la literatura a pesar de que su presencia haya sido reportada en otros documentos.

Por ejemplo, de acuerdo con los resultados el tiburón *T*. *obesus,* tuvo una representación de 0% es decir no se presentaba registrado en ninguna de las áreas marinas protegidas, y de acuerdo con los puntos de presencia y los mapas de favorabilidad ambiental obtenidos la especie si estaría presente. Por lo tanto, es importante considerar los resultados obtenidos para saber que especies pudieran estar presentes dentro de las áreas marinas protegidas y

posteriormente poder evaluar la eficacia de estos esquemas de protección y conocer si su establecimiento está mejorando la conservación de los tiburones. Por ejemplo, se ha reportado un aumento de la biomasa de hasta 11 veces, de los principales depredadores como el tiburón toro *C*. *leucas*, tiburón tigre *G*. *cuvier* y el tiburón de arrecife de punta blanca *T*. *obesus*, dentro de un área marina protegida en el golfo de California con el establecimiento de un área marina protegida (Aburto-Oropeza *et al*. 2011).

Conservación

Dentro del área de la zona exclusiva del país se presentaron sitios con altos valores de priorización, principalmente en las zonas costeras. Estos resultados son congruentes con las zonas de mayor distribución de especies tropicales y tiburones (Heupel *et al*. 2007, White *et al*. 2019), debido a su alta productividad, zona de alimento y zonas de refugio que favorecen a estas especies (Yates *et al*. 2012). Asimismo, las zonas costeras insulares como la isla de Guadalupe presentaron zonas de prioridad relacionadas la gran diversidad de ambientes que presenta esta isla y la disponibilidad de alimento (Gallo-Reynoso *et al*. 2005).

El mapa de priorización obtenido en este estudio solo consideró la riqueza de tiburones carcarínidos y las áreas marinas protegidas para ilustrar los sitios de conservación sin tomar en cuenta la actividad humana, sitios de pesca u otro tipo de factores, debido a la falta de información espacial en la zona de estudio. Al respecto, Illoldi-Rangel y Escalante (2008) mencionan que, a pesar de la utilidad de los estudios de priorización mediante modelos de nicho, se debe tener cautela y deben utilizarse solo como aproximaciones. Sin embargo, los resultados obtenidos podrían utilizarse para conocer la ubicación y configuración de áreas de conservación de los tiburones carcarínidos. De esta manera las áreas prioritarias de protección identificadas se pueden considerar como un enfoque exploratorio que puede ser mejorado y debatido por las autoridades, tomadores de decisiones y comunidad científica (Patrizzi y Dobrovolski 2018).

Conclusiones

- Los sitios con mayor riqueza de tiburones carcarínidos se presentan en el golfo de México en la plataforma continental de la Península de Yucatán con un valor máximo de 20 especies.

- El área favorable de distribución de los tiburones carcarínidos se encuentra protegida en un 0.2% dentro de las áreas marinas protegidas. La especie mayormente protegida es la especie *C*. *galapagensis* y la menos protegida es la especie *C*. *isodon*.

- La mayor pérdida de riqueza se observó en los mapas de riqueza potencial de los escenarios RPC4.5 y RCP8.5.

- Las zonas prioritarias para la conservación se localizaron en la zonas cercanas a la costa de México, la plataforma continental de la península de Yucatán, golfo de California, golfo de Tehuantepec y en zonas insulares del país.

Anexo I

Figuras



Figura 1. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus acronotus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

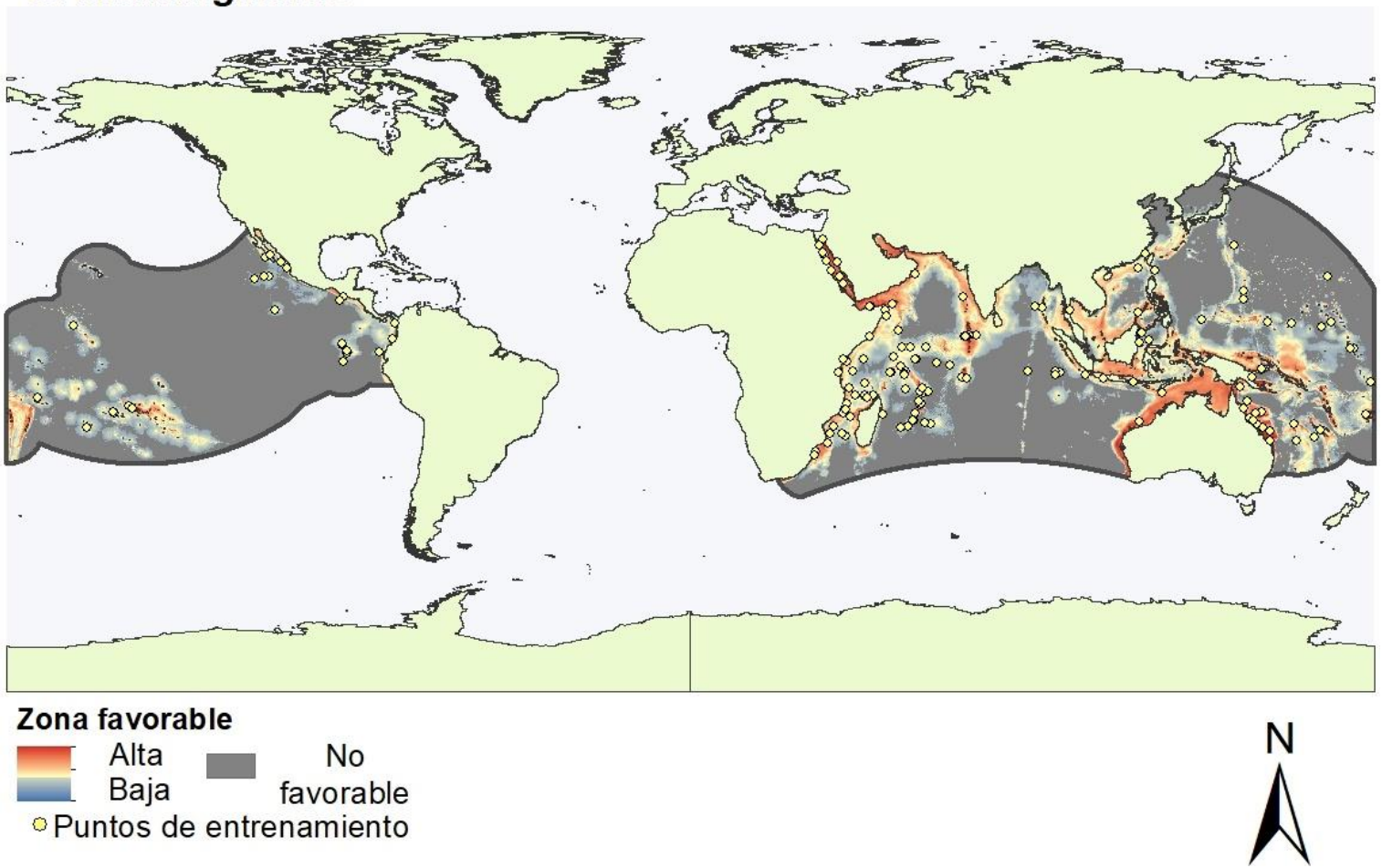


Figura 2. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus albimarginatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

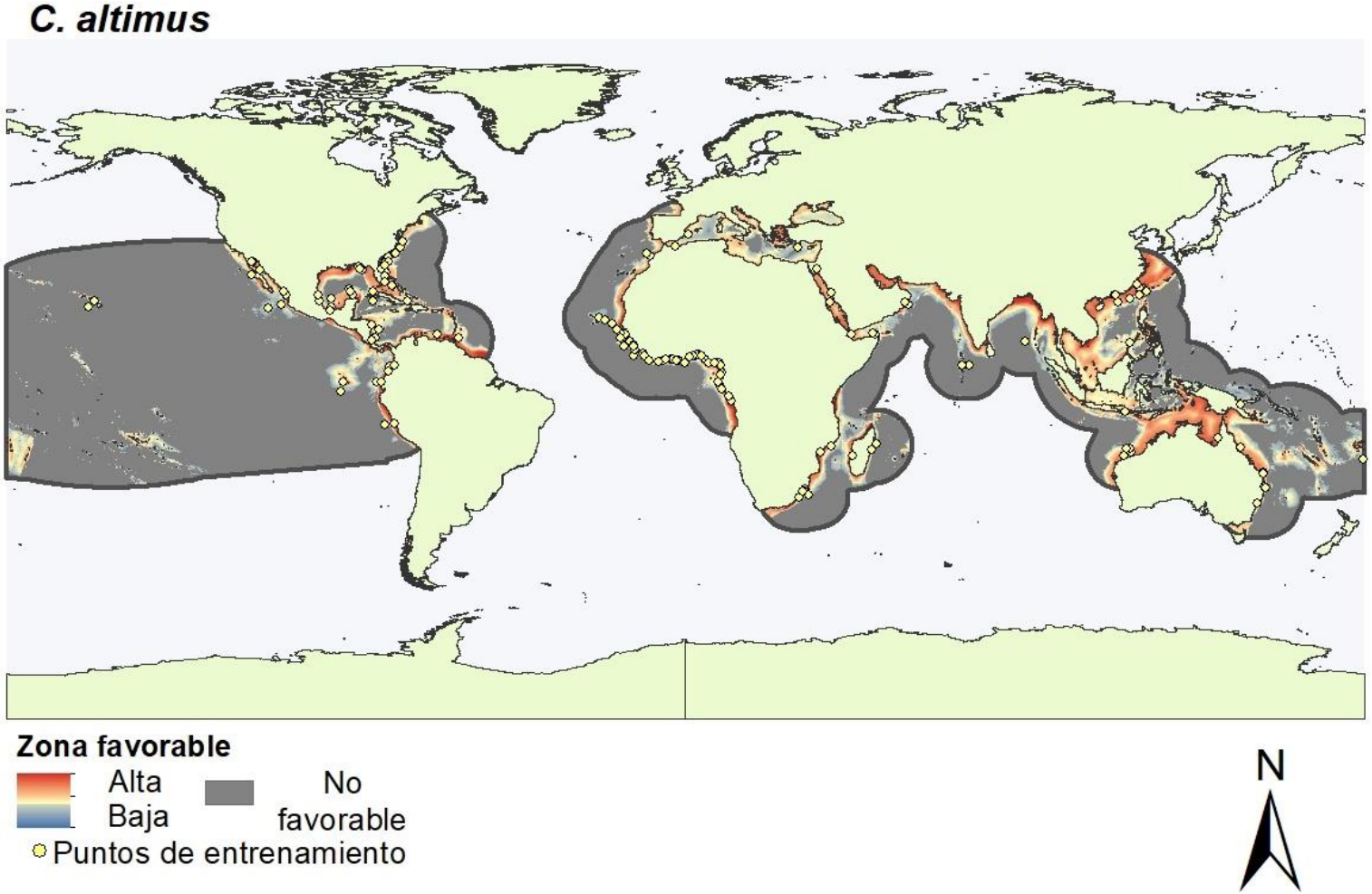


Figura 3. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus altimus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

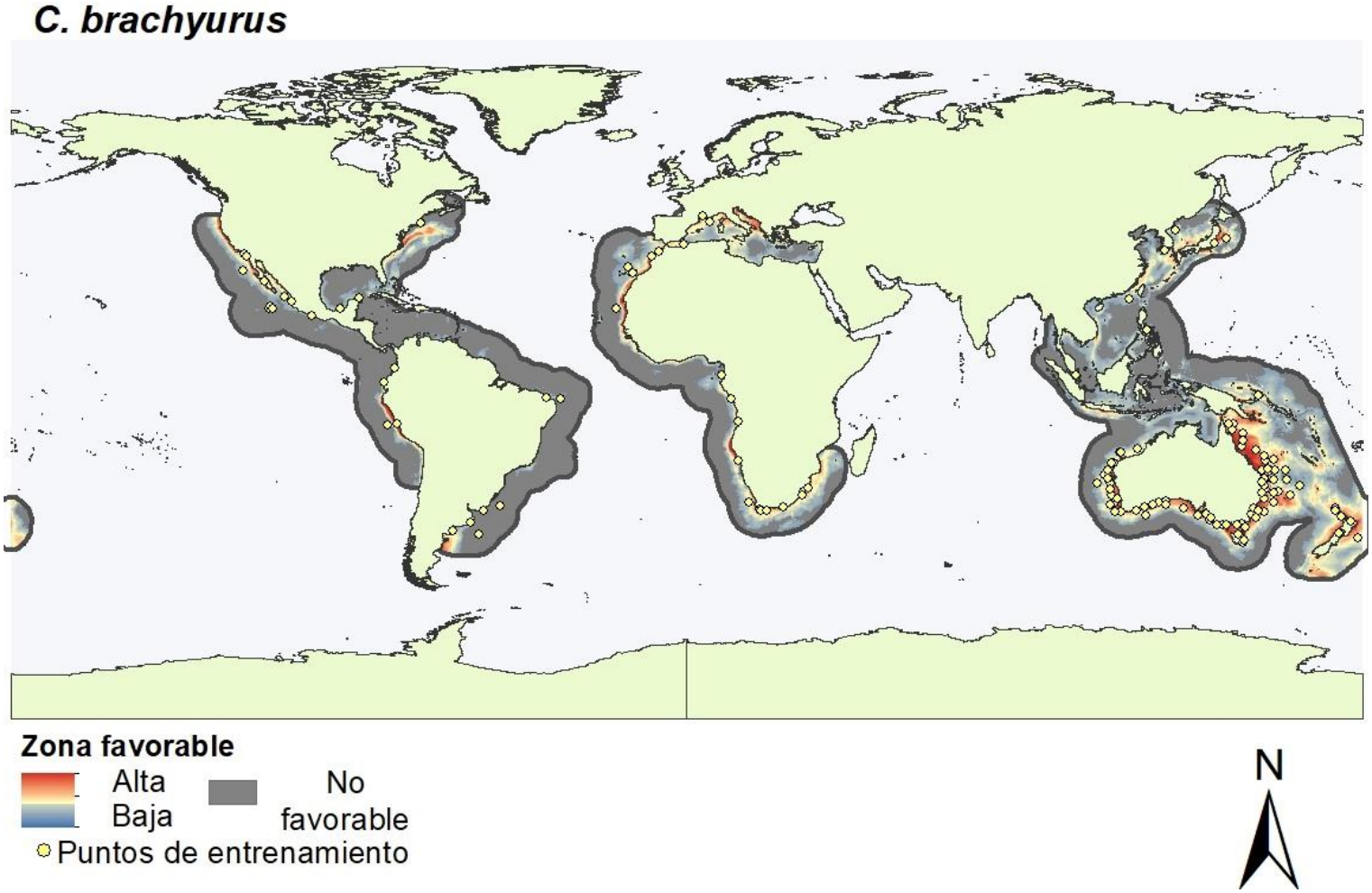


Figura 4. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus brachyurus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

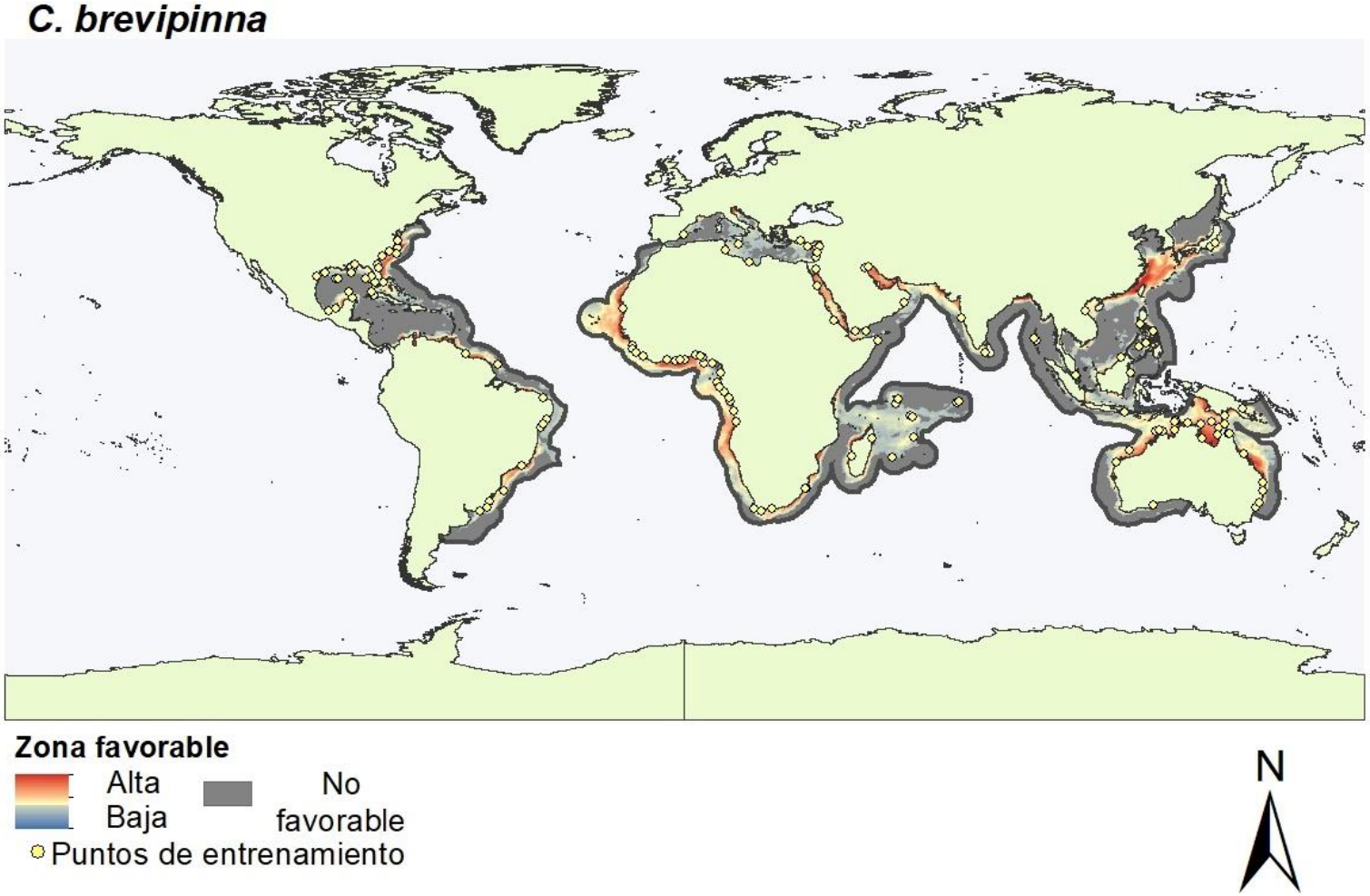


Figura 5. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus brevipinna que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.



Figura 6. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus cerdale que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

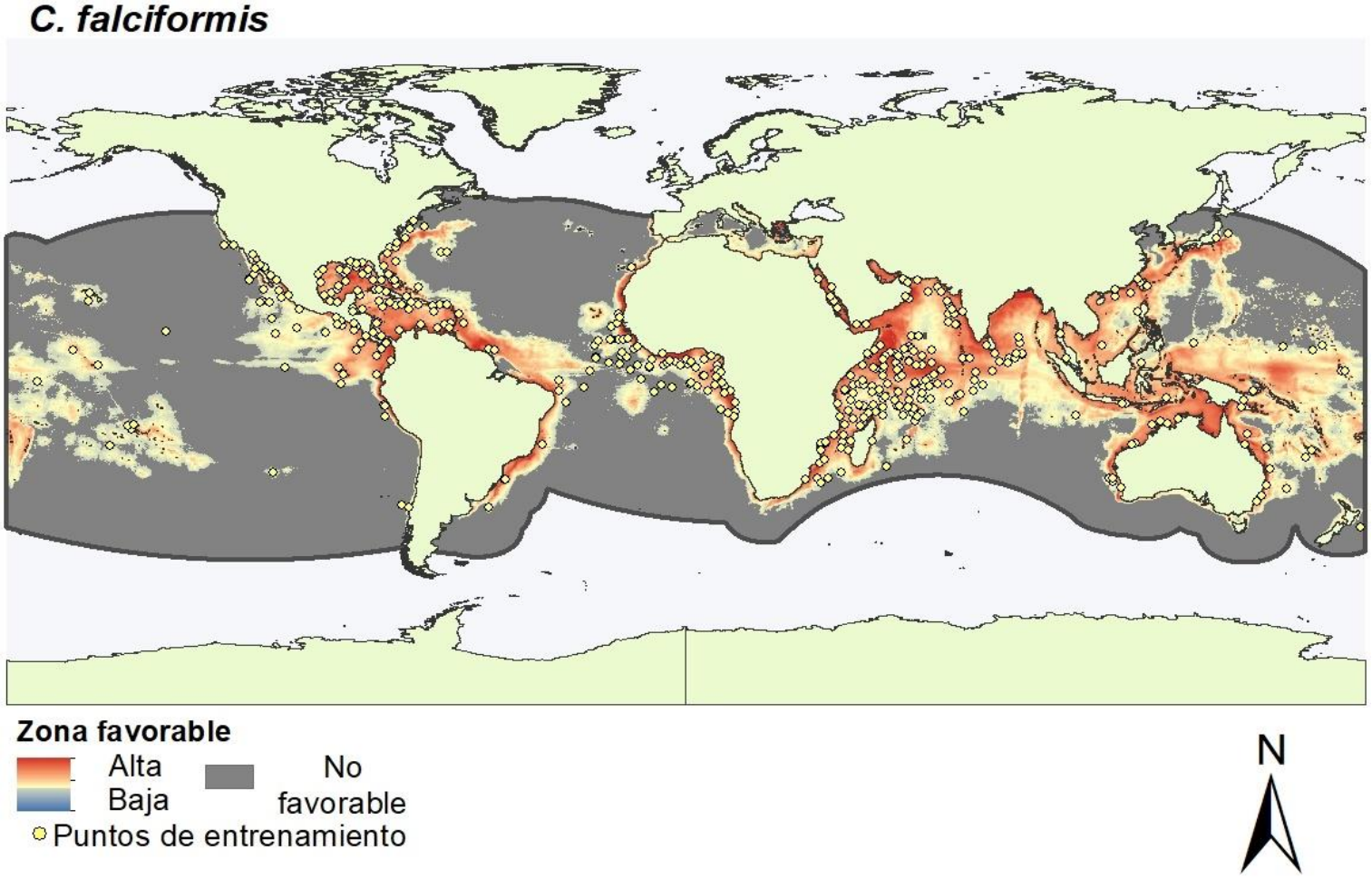


Figura 7. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus falciformis que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

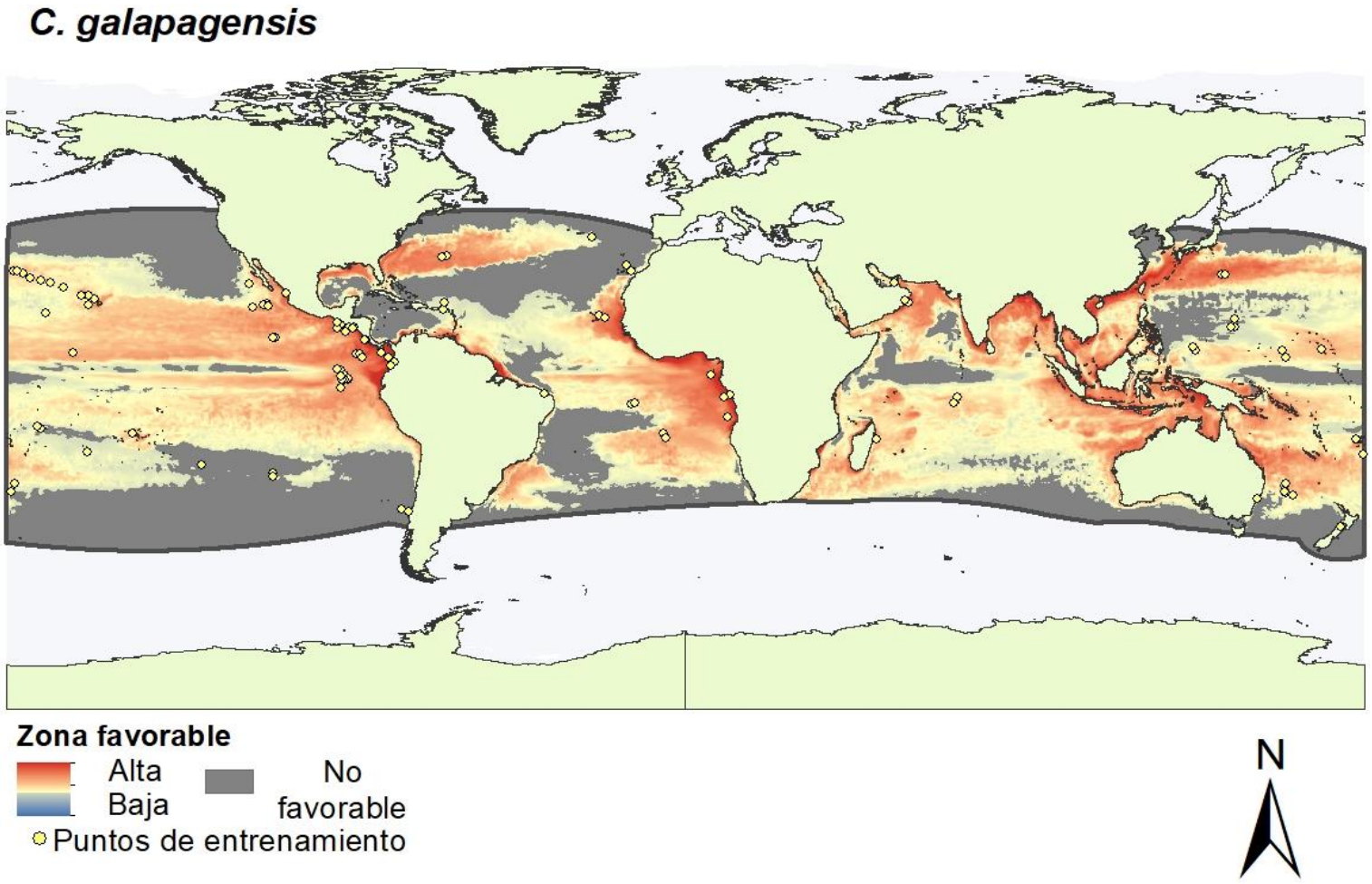


Figura 8. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus galapagensis que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.



Figura 9. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus isodon que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

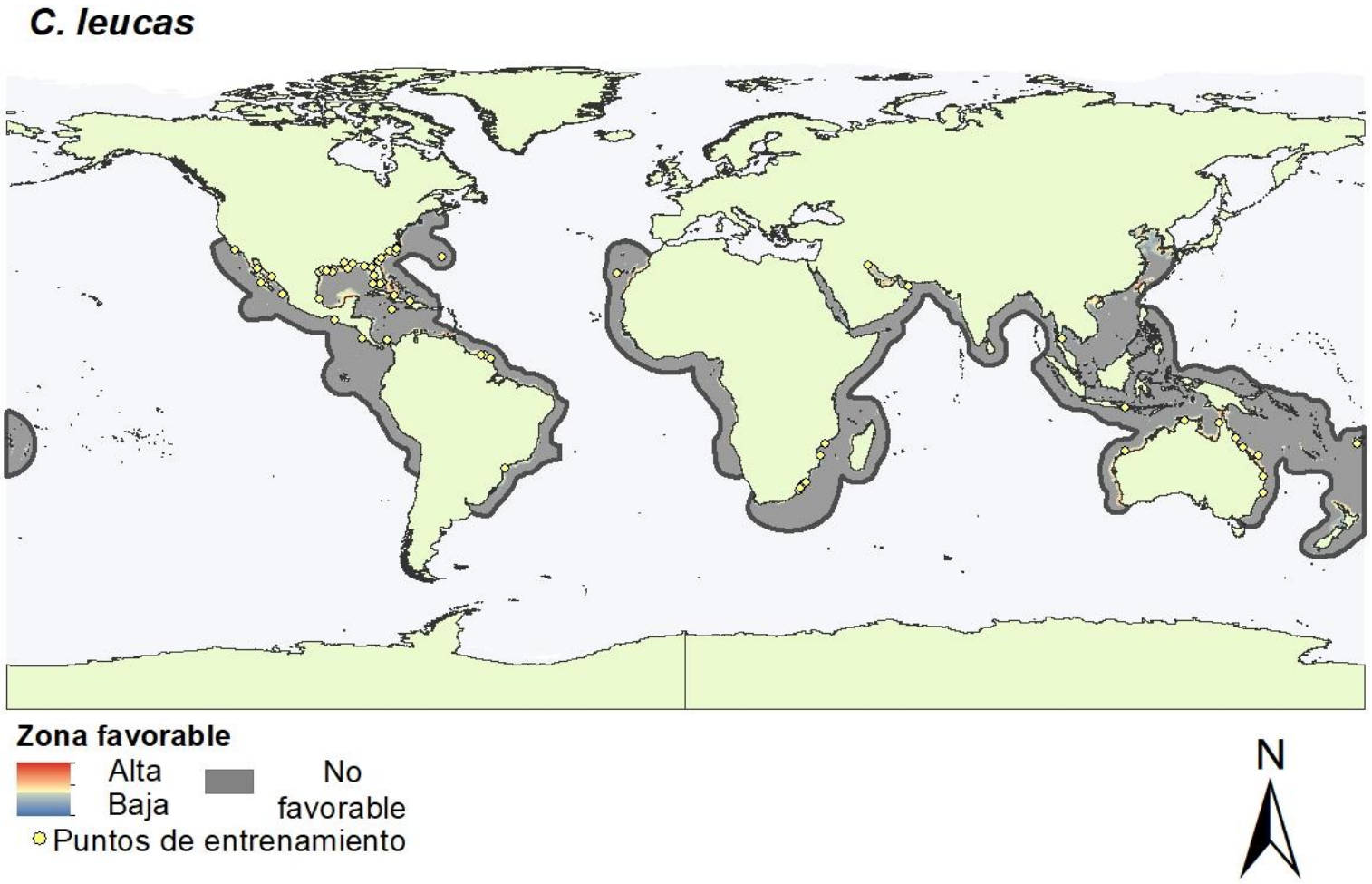


Figura 10. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus leucas que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

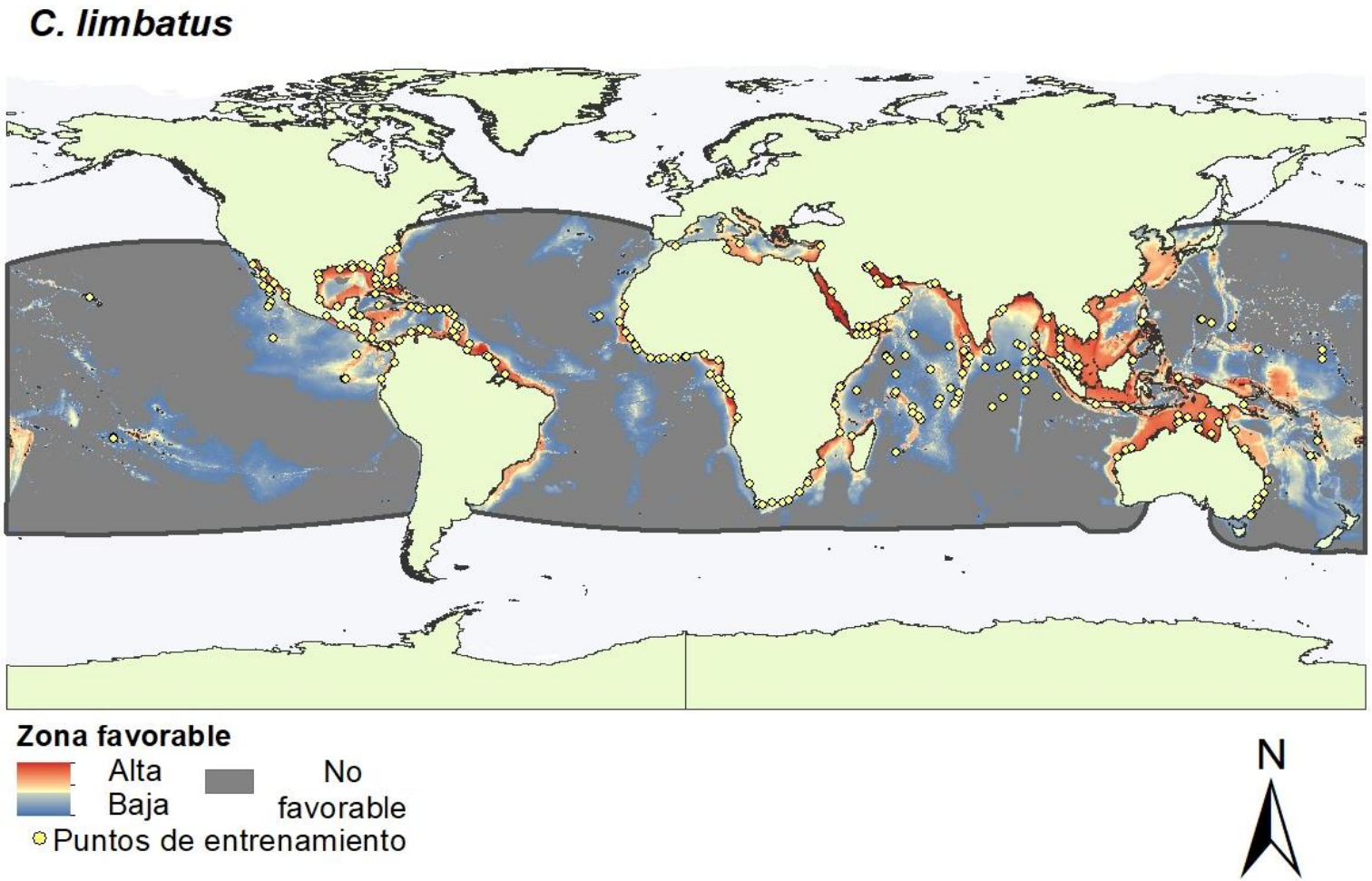


Figura 11. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus limbatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

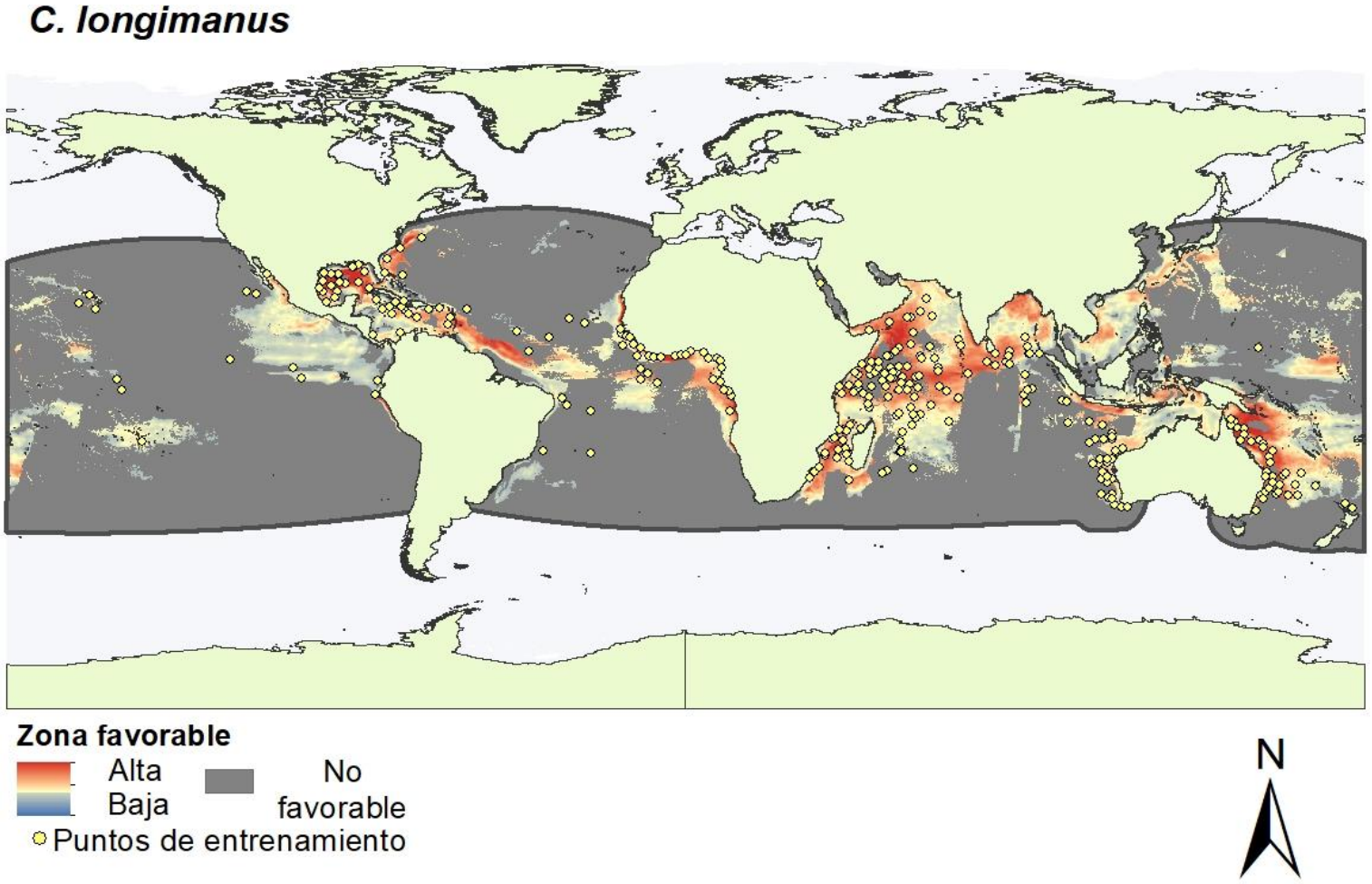


Figura 12. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus longimanus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

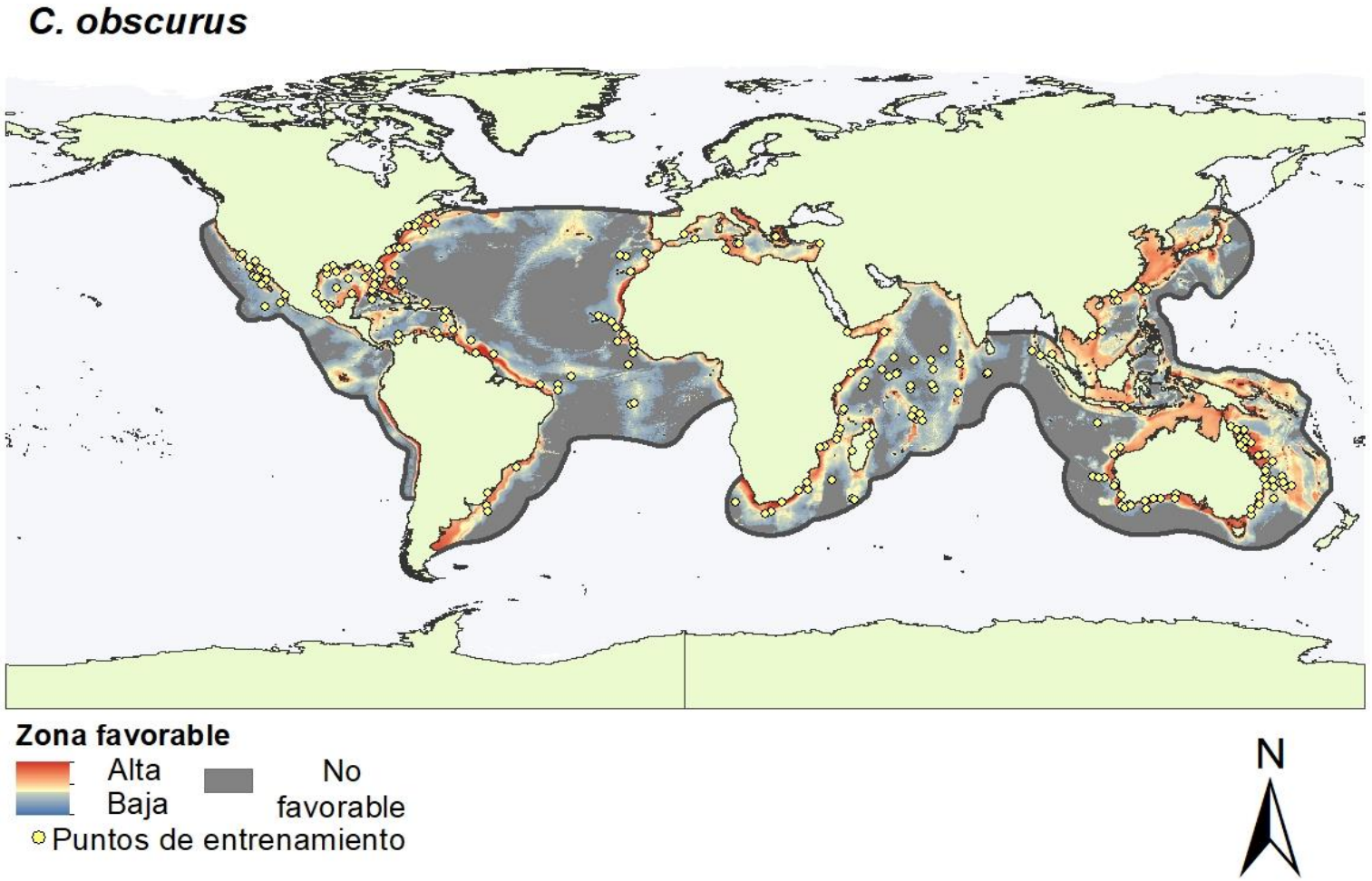


Figura 13. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus obscurus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

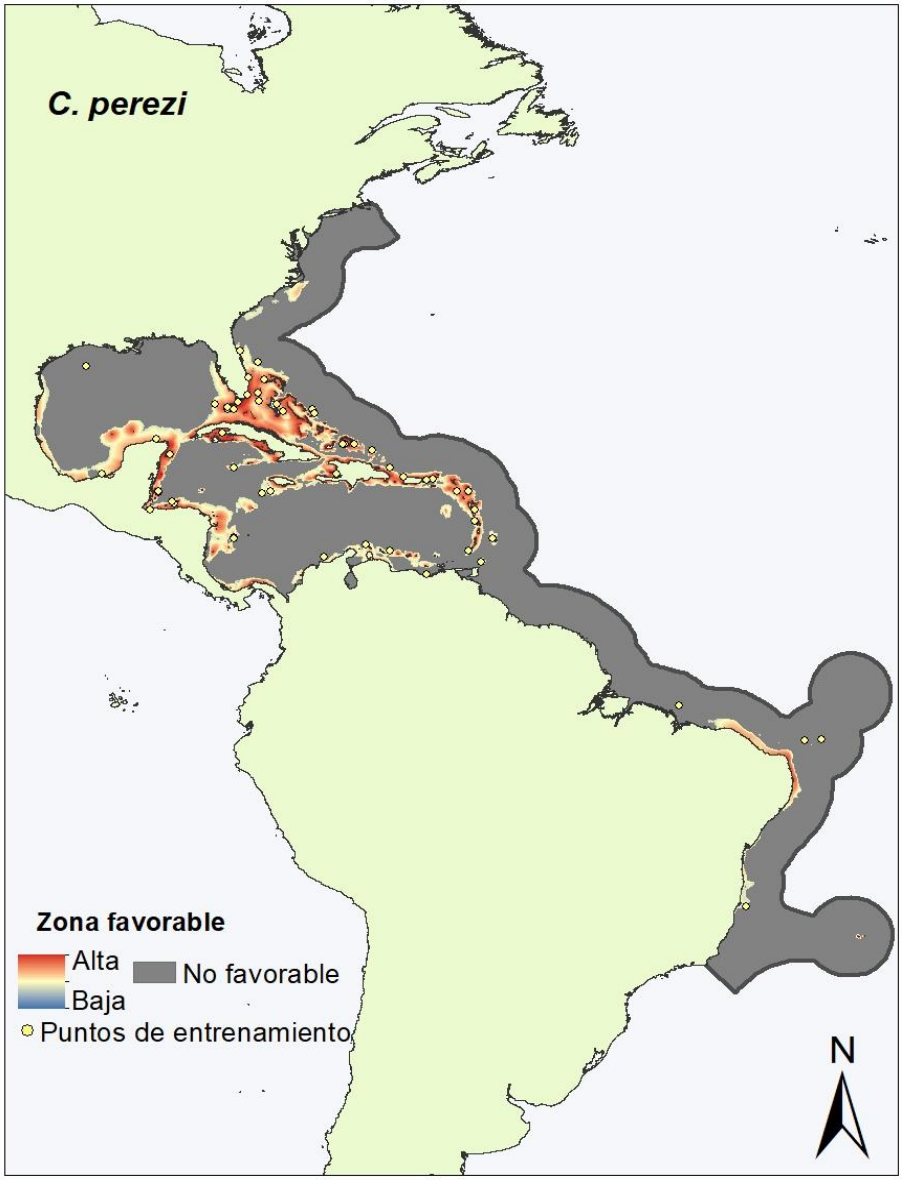


Figura 14. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus perezi que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

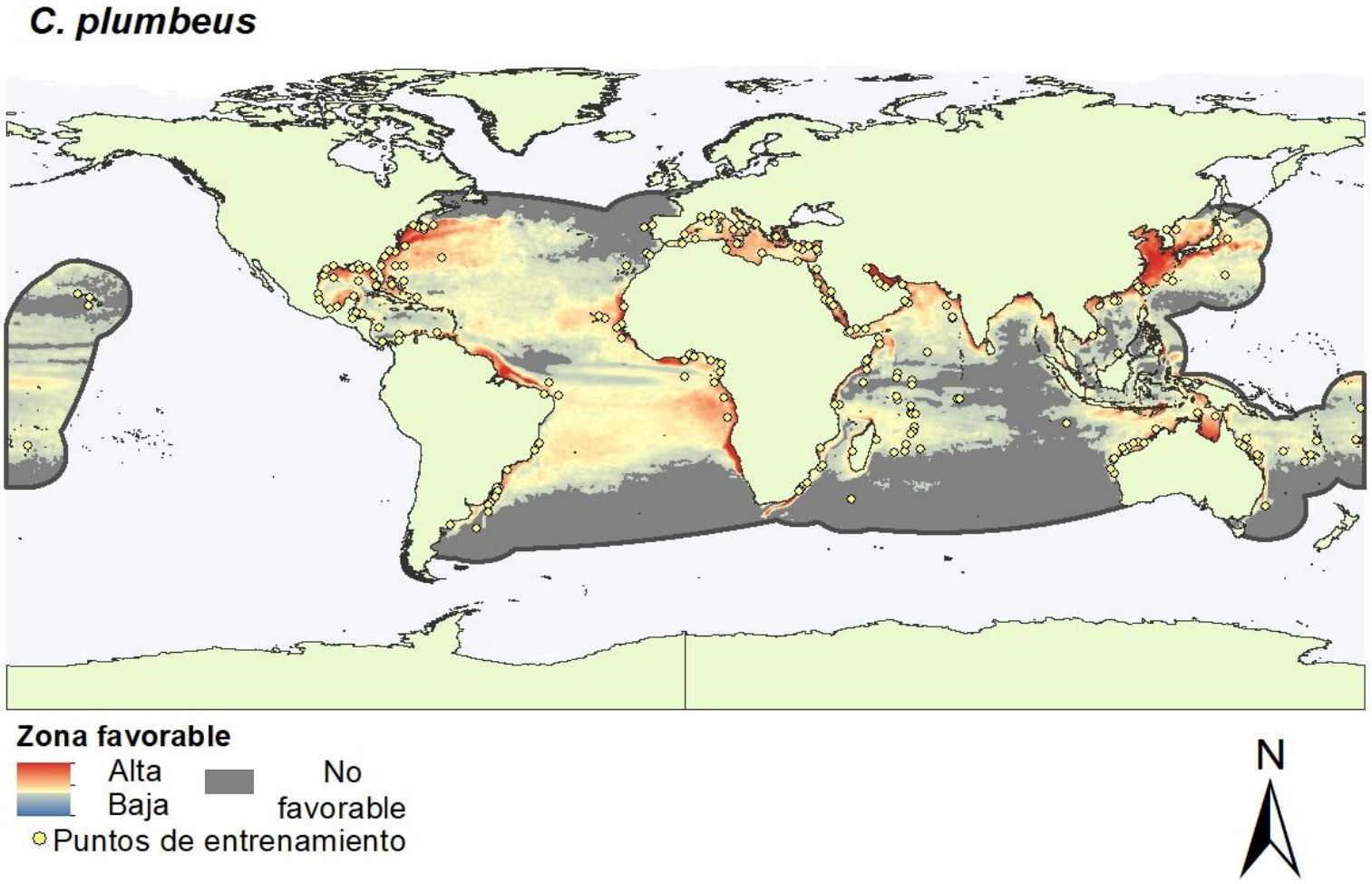


Figura 15. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus plumbeus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

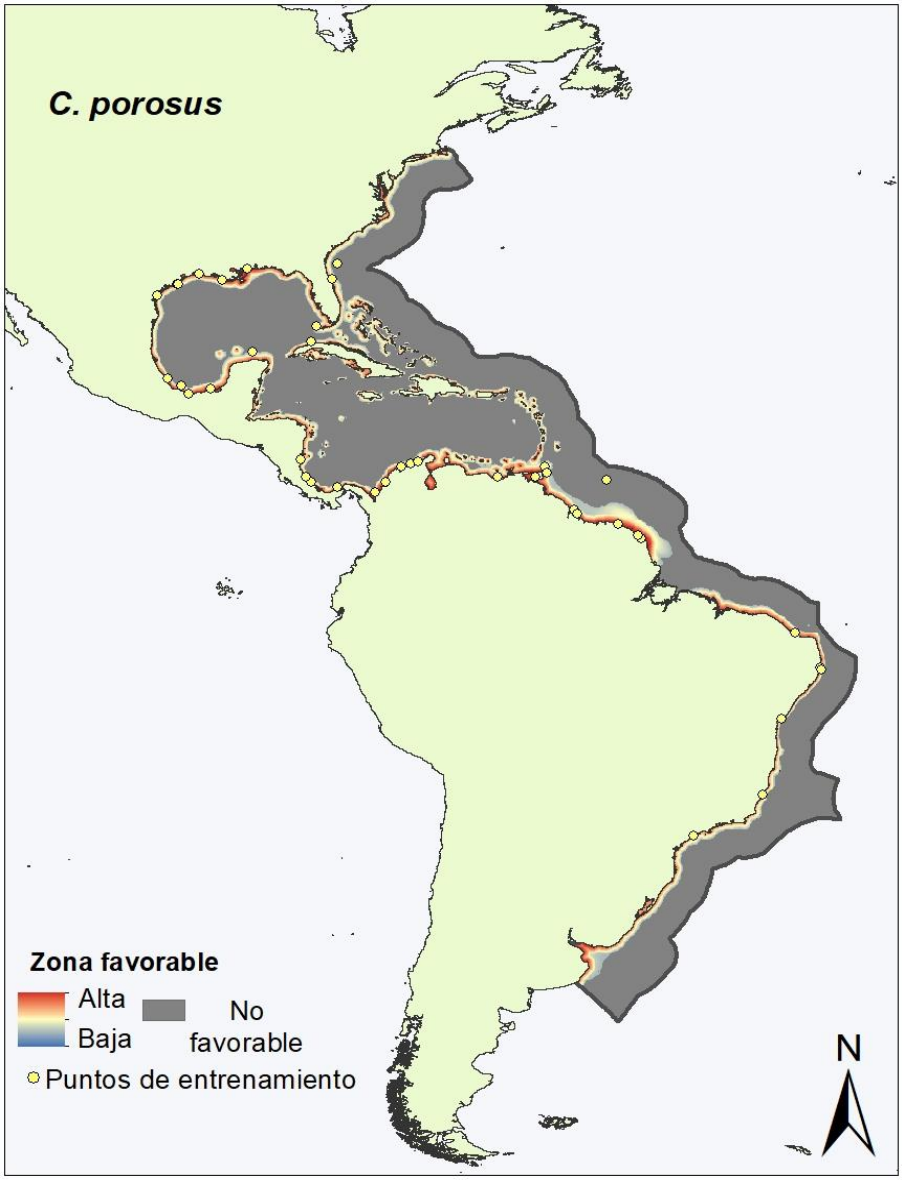


Figura 16. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus porosus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

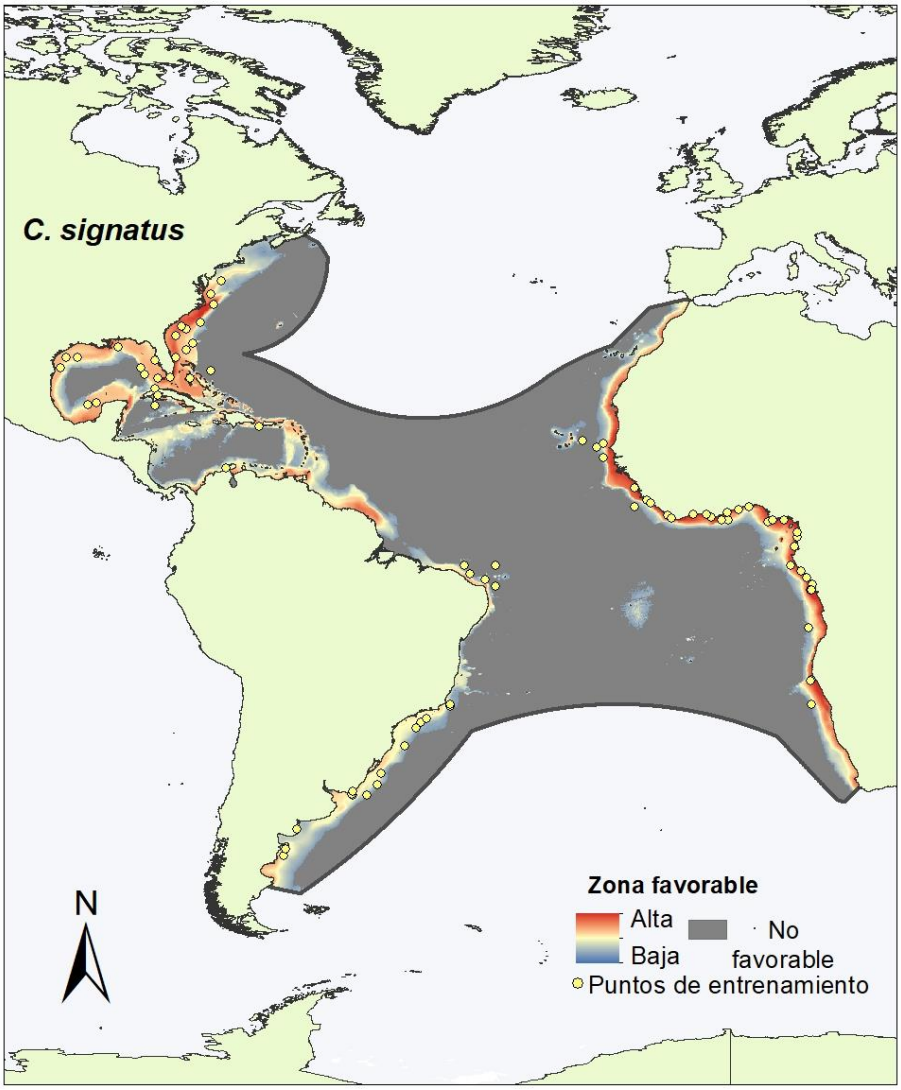


Figura 17. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus signatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

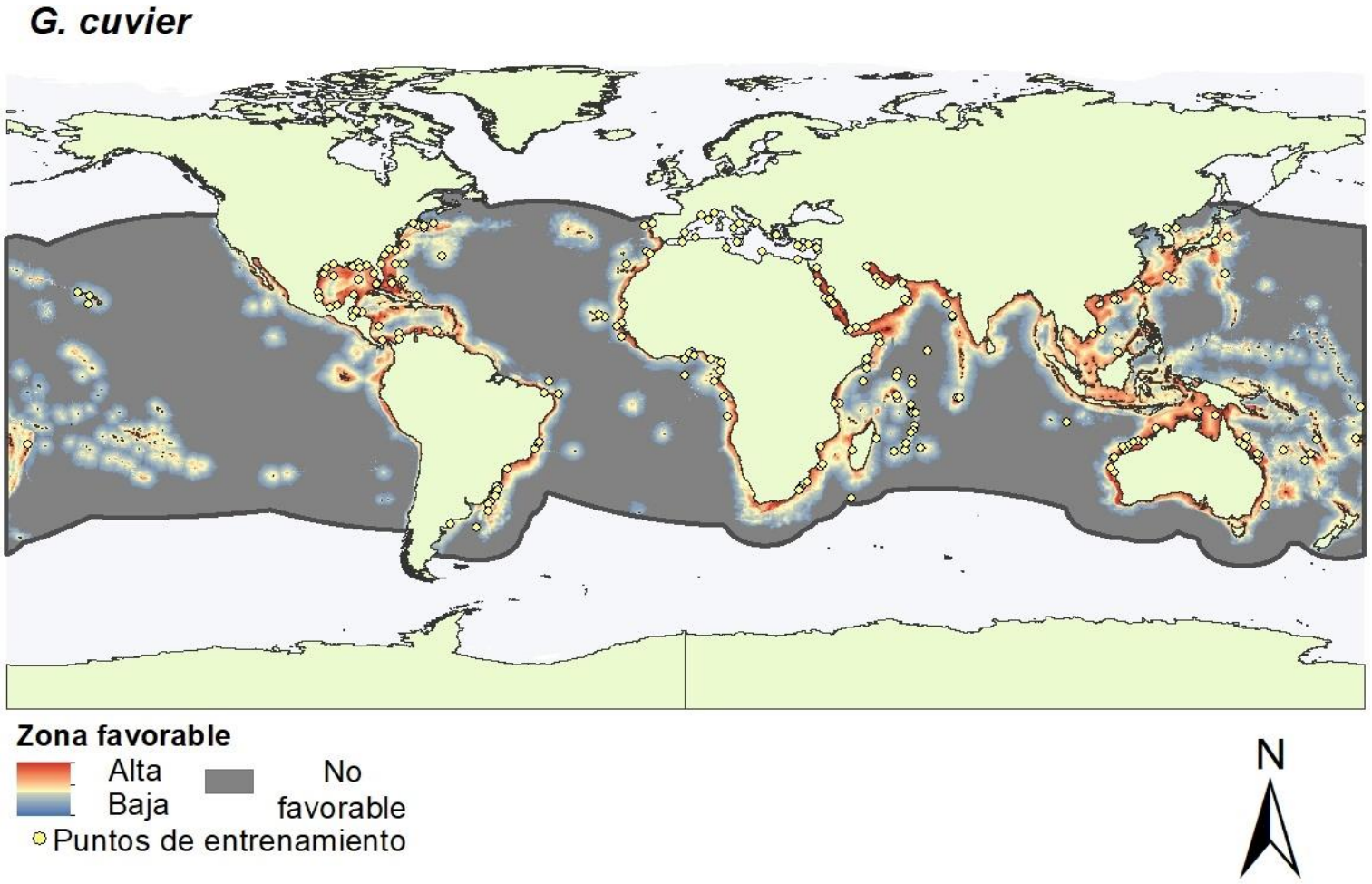


Figura 18. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus plumbeus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

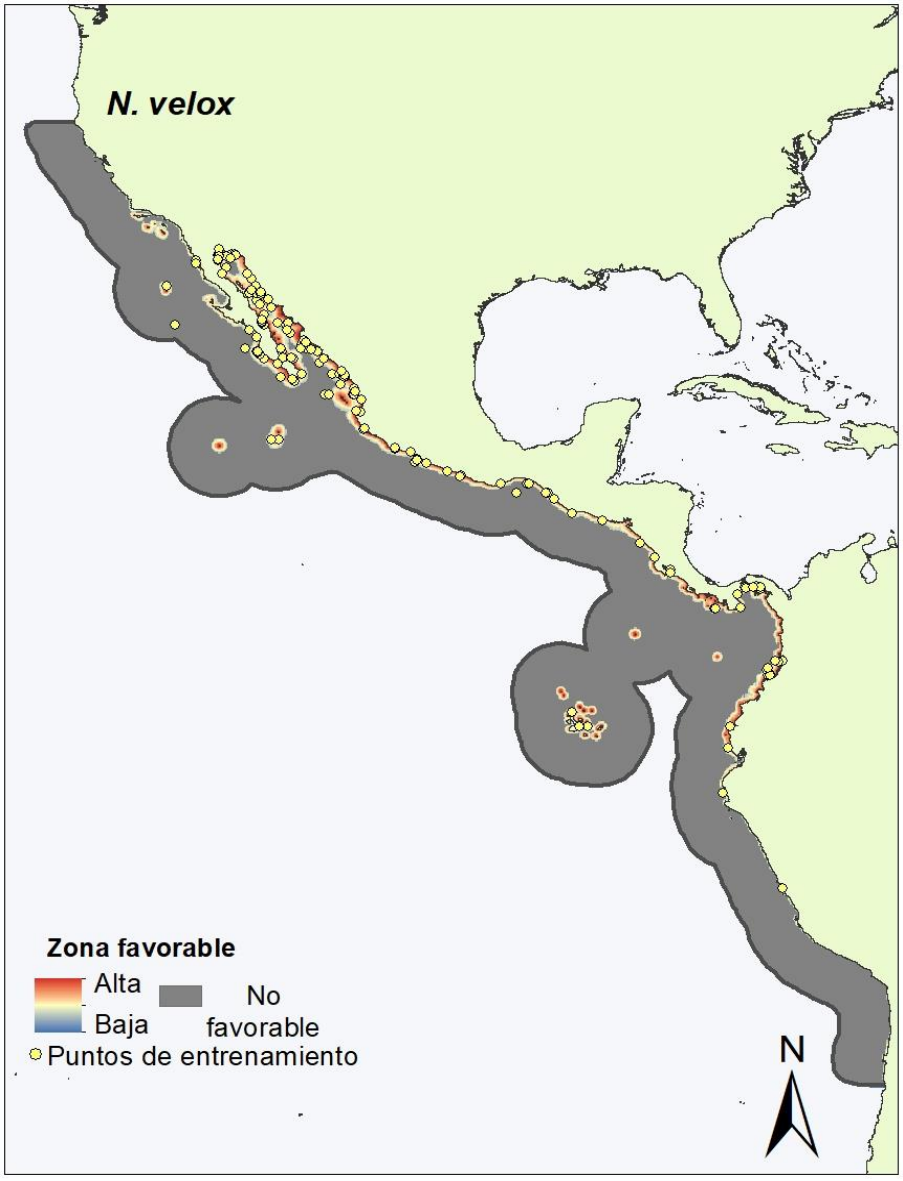


Figura 19. Modelo de nicho ecológico de Nasolamia velox que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

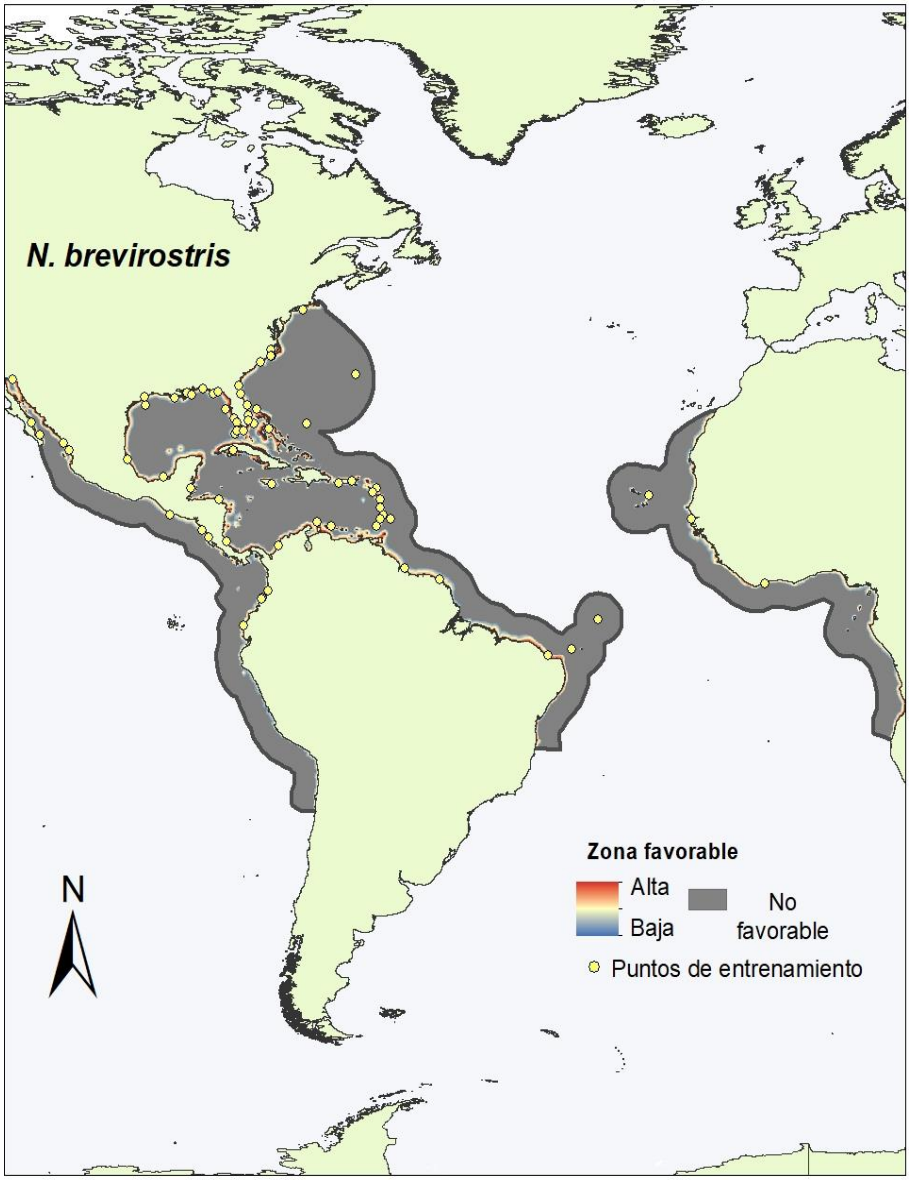


Figura 20. Modelo de nicho ecológico de Negaprion brevirostris que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

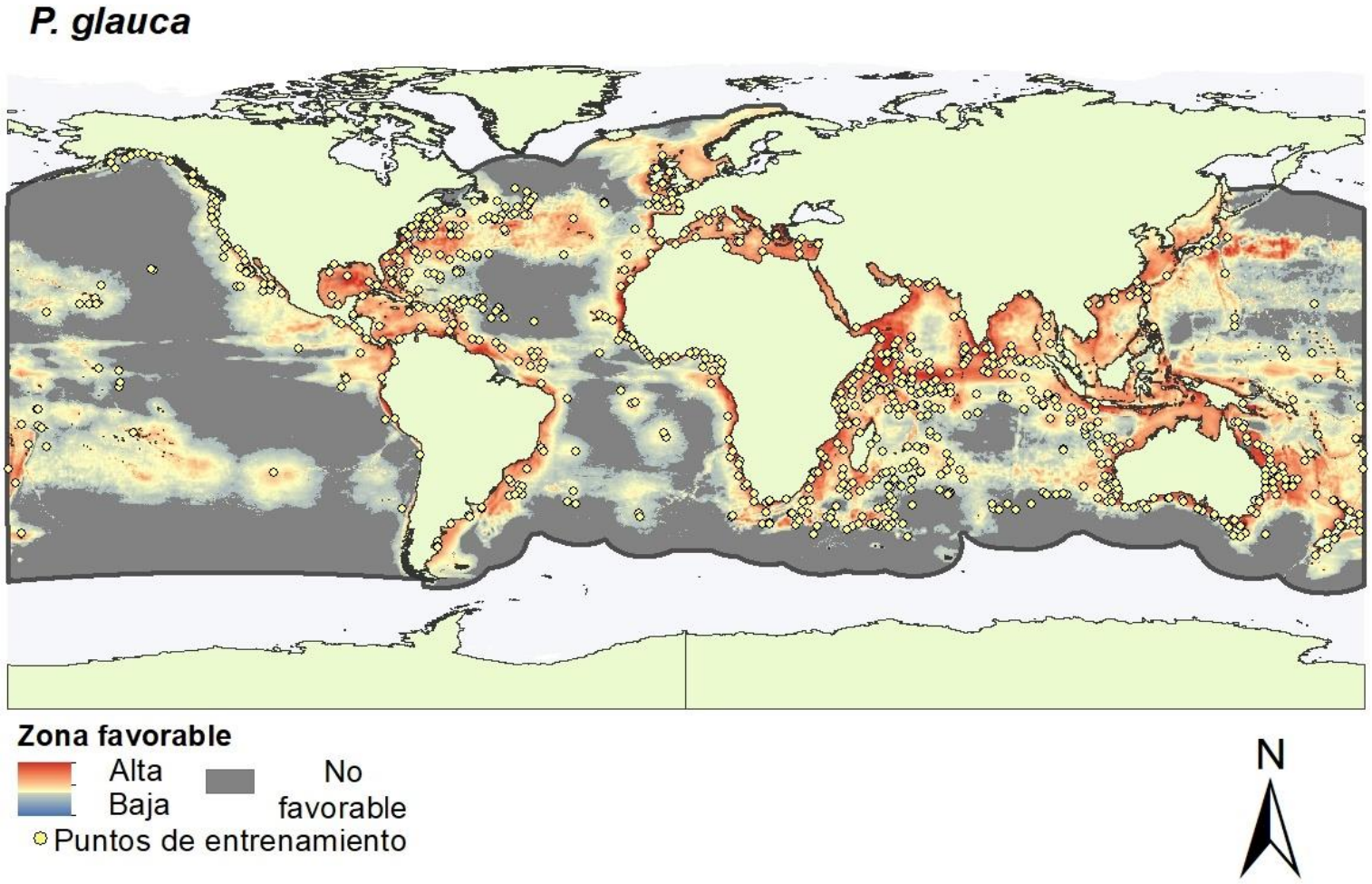


Figura 21. Modelo de nicho ecológico de Prionace glauca que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

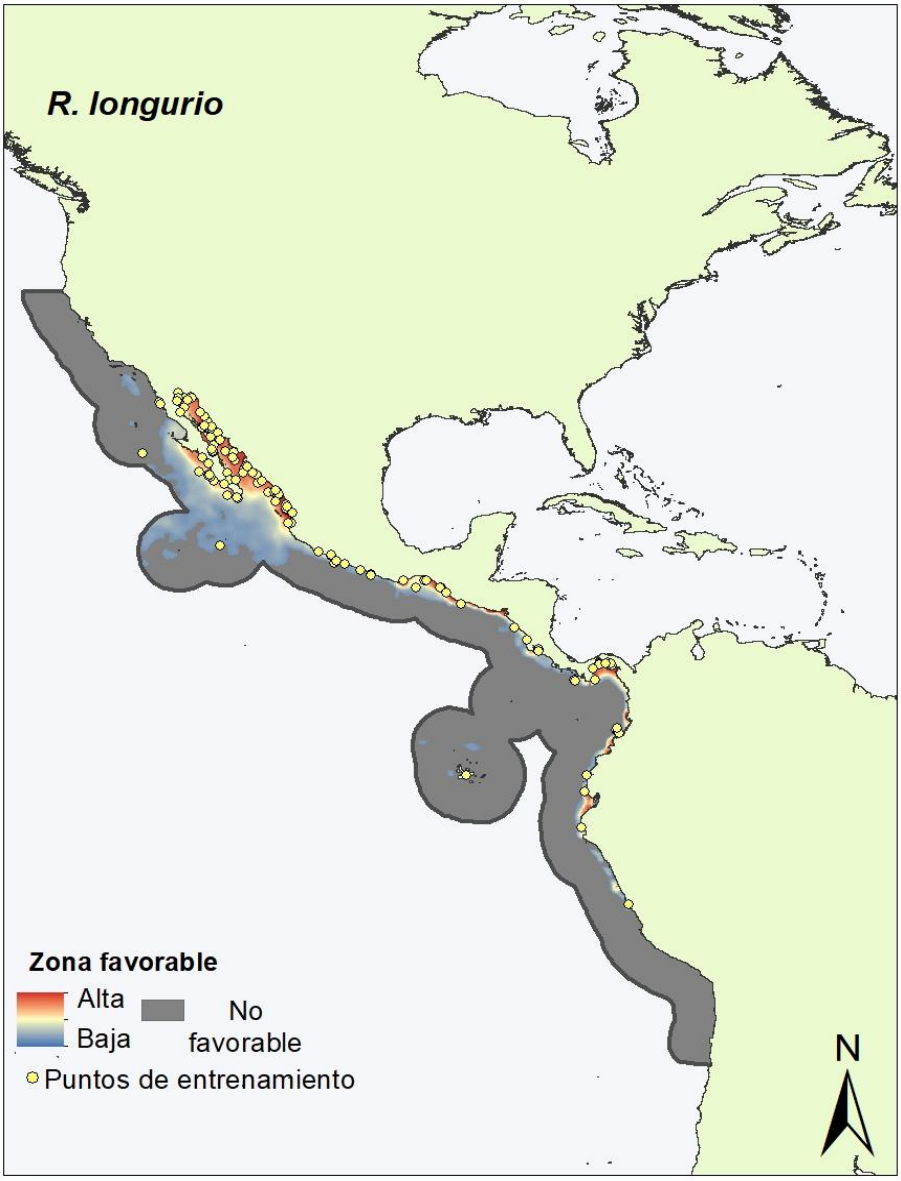


Figura 22. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon longurio que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

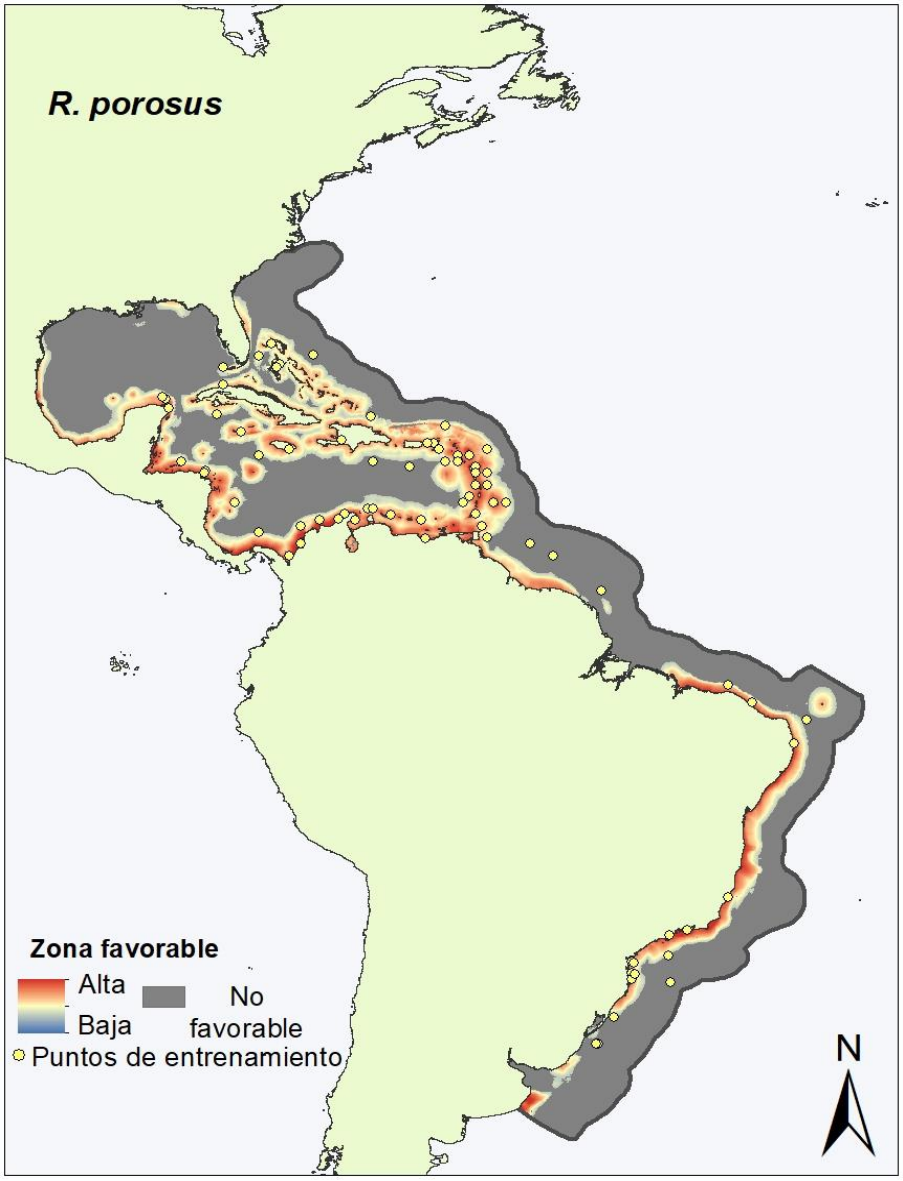


Figura 23. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon porosus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

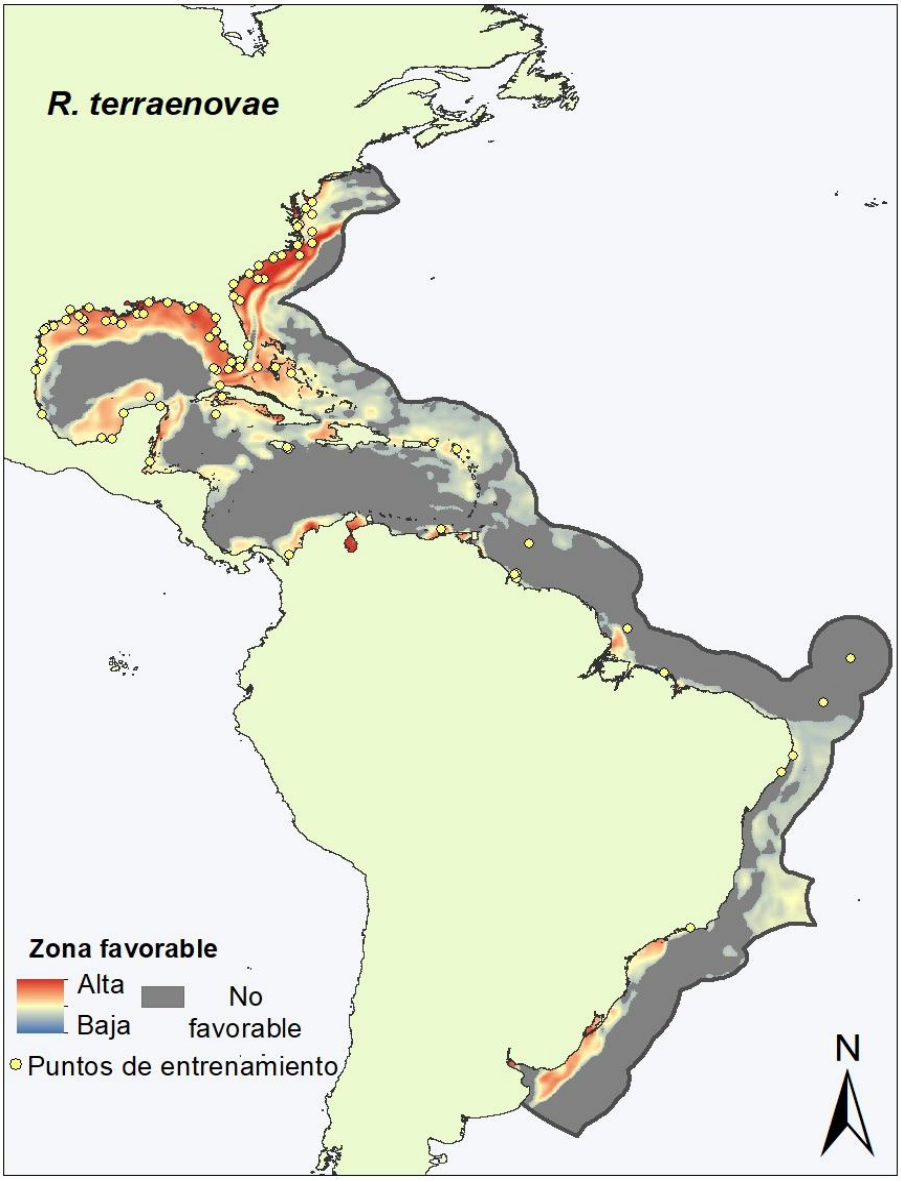


Figura 24. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon terraenovae que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

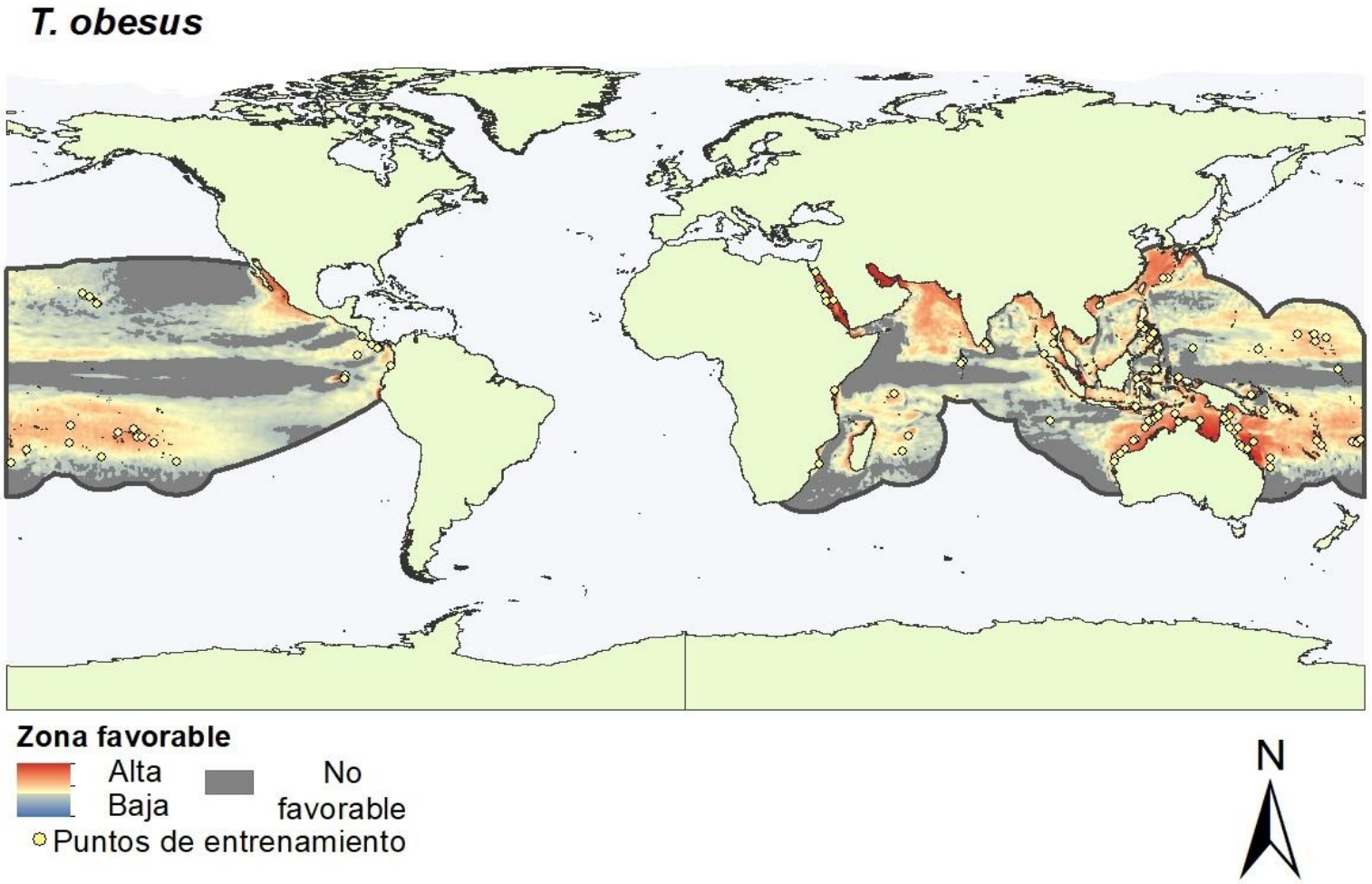


Figura 25. Modelo de nicho ecológico de Triaenodon obesus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

Anexo II

Figuras

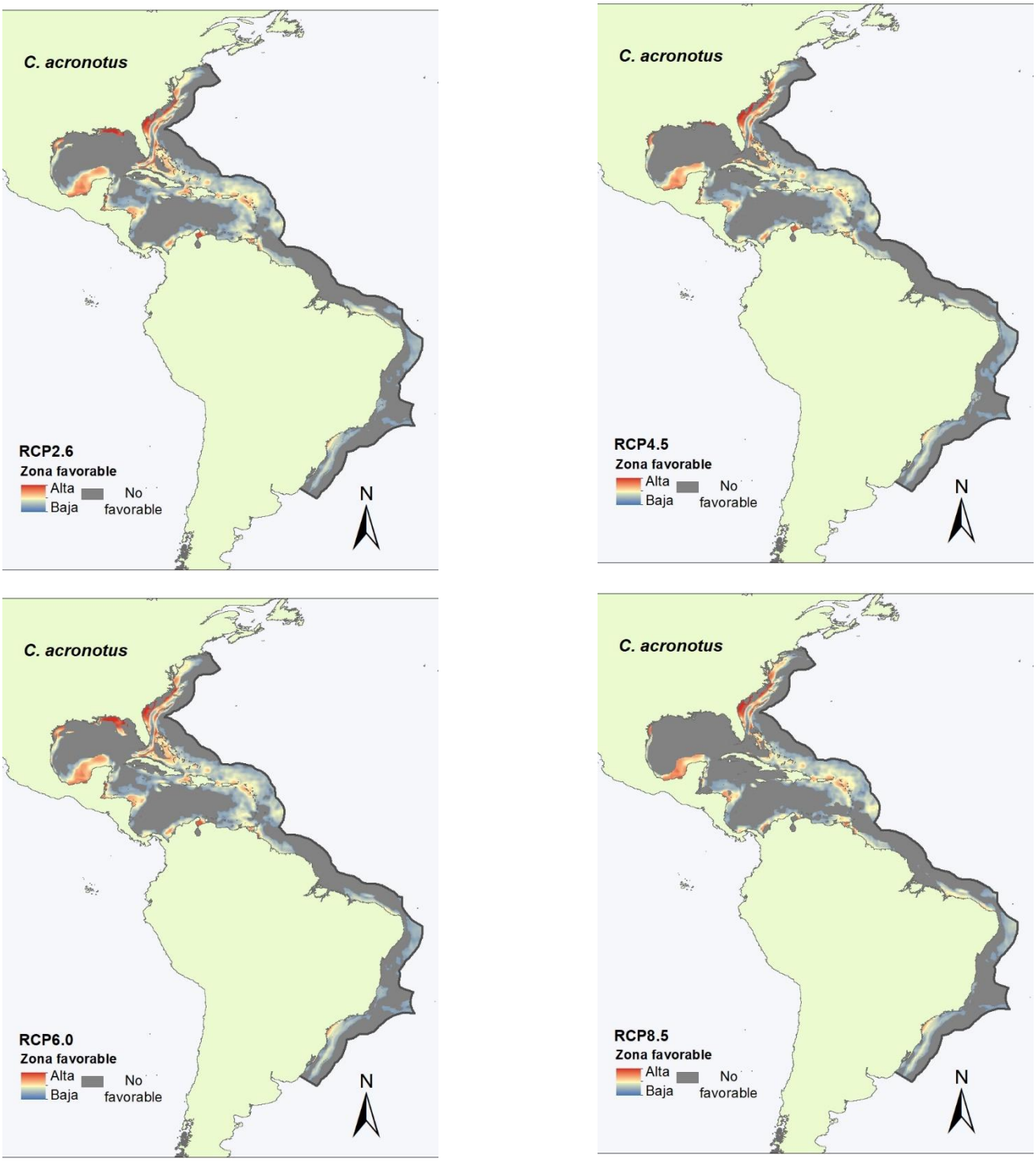


Figura 1. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus acronotus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

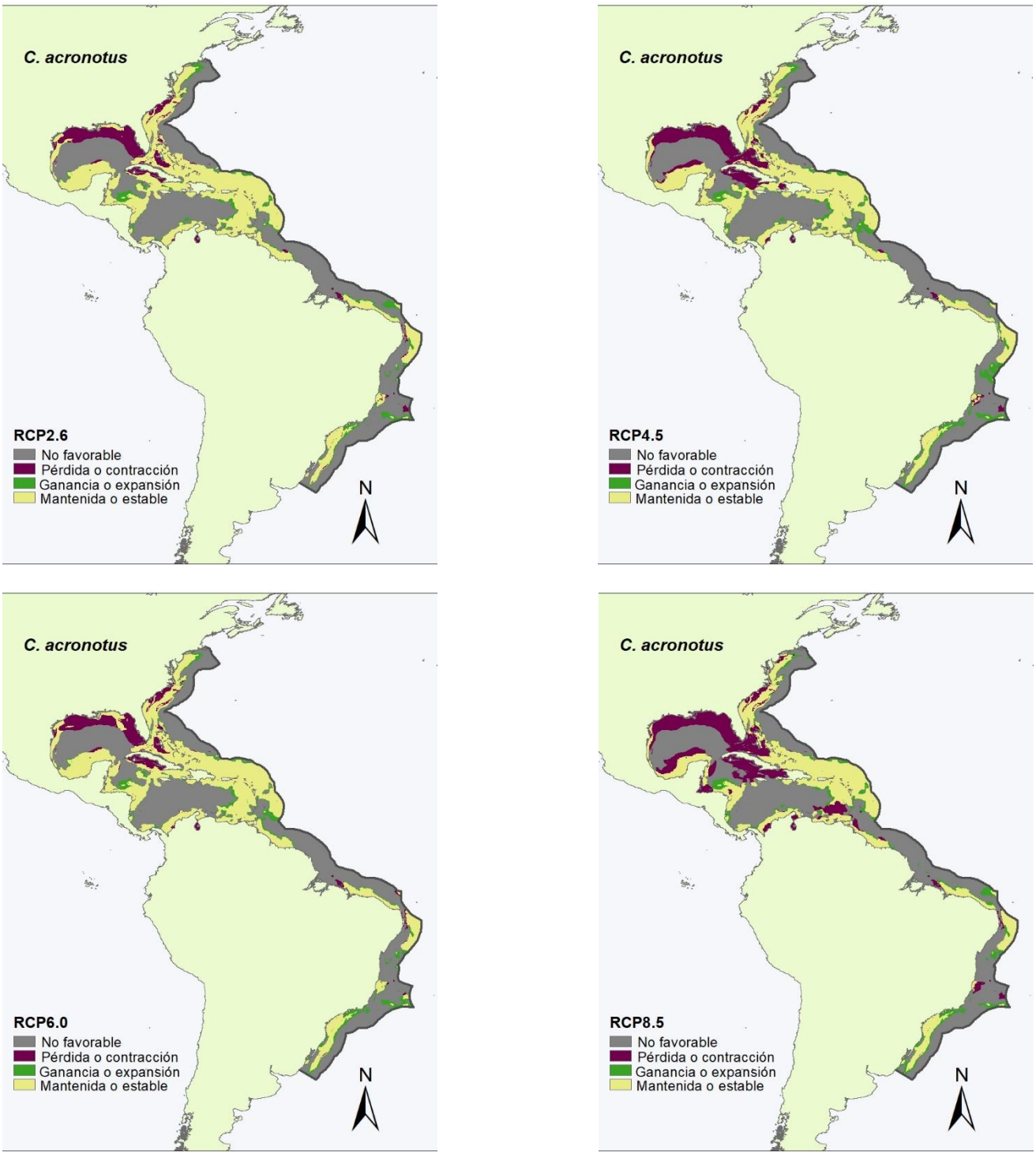


Figura 2. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus acronotus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5.

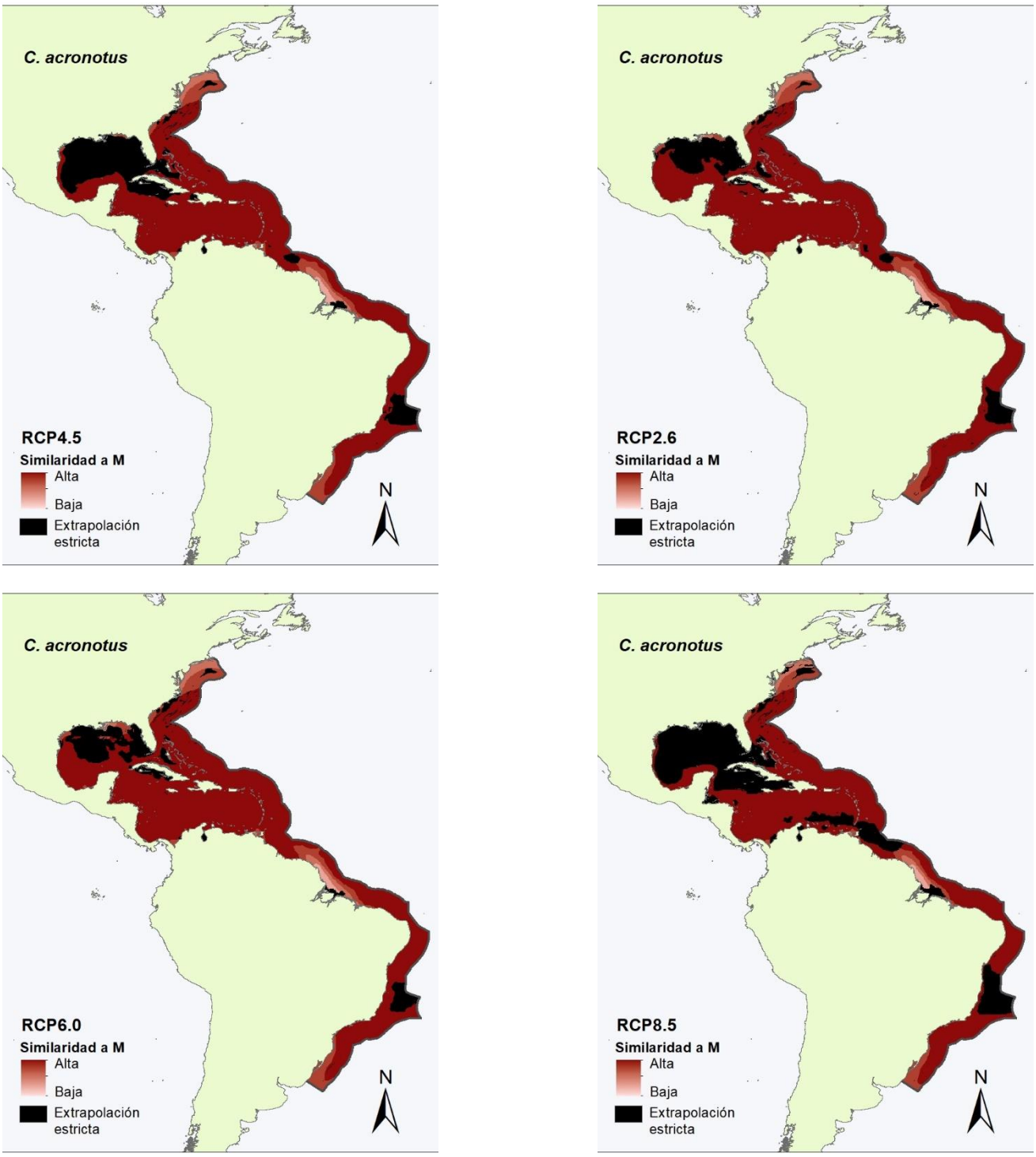


Figura 3. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus acronotus del análisis MOP.

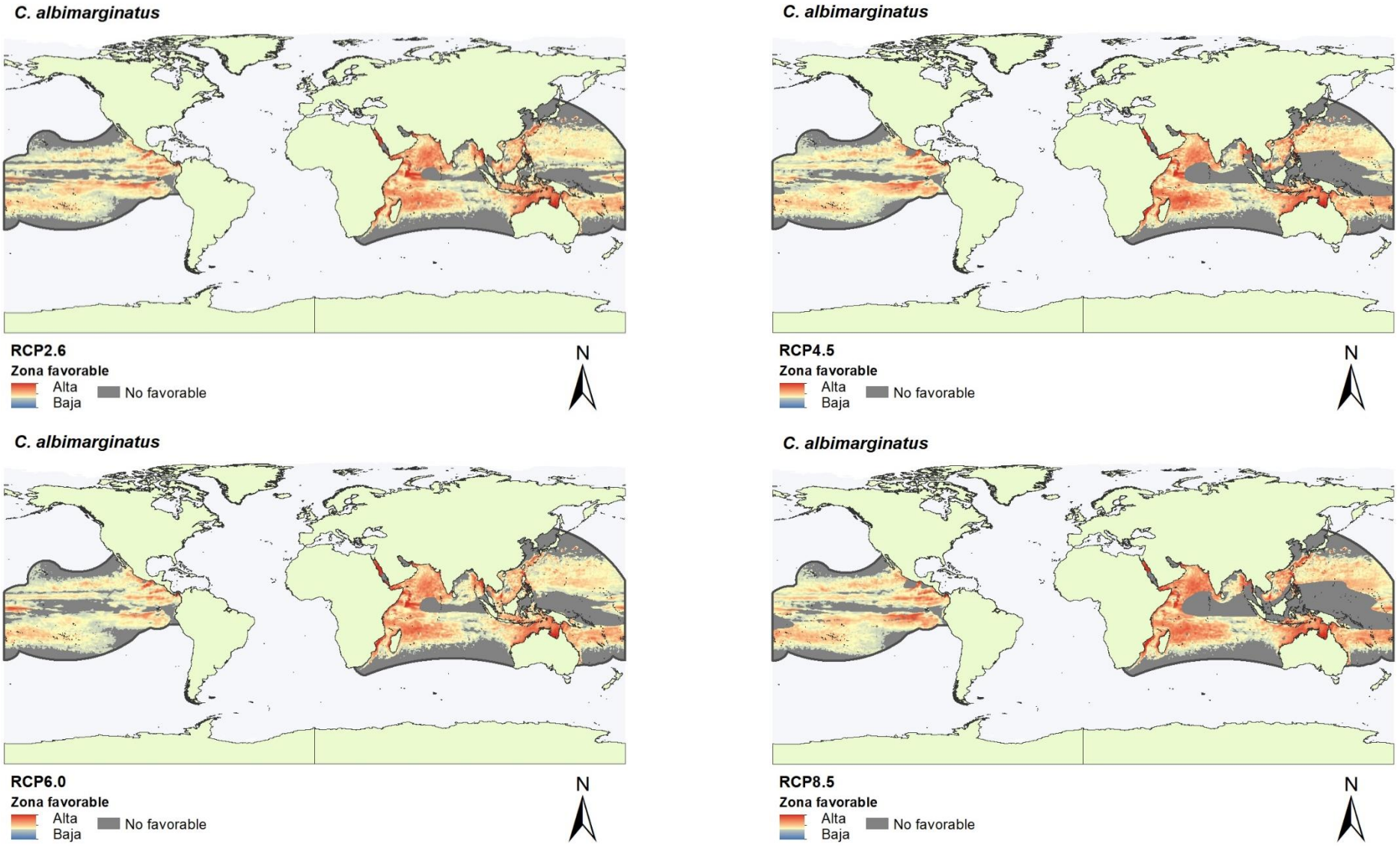


Figura 4. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus albimarginatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt a futuro en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas para la supervivencia de la especie dentro del área de la hipótesis M.

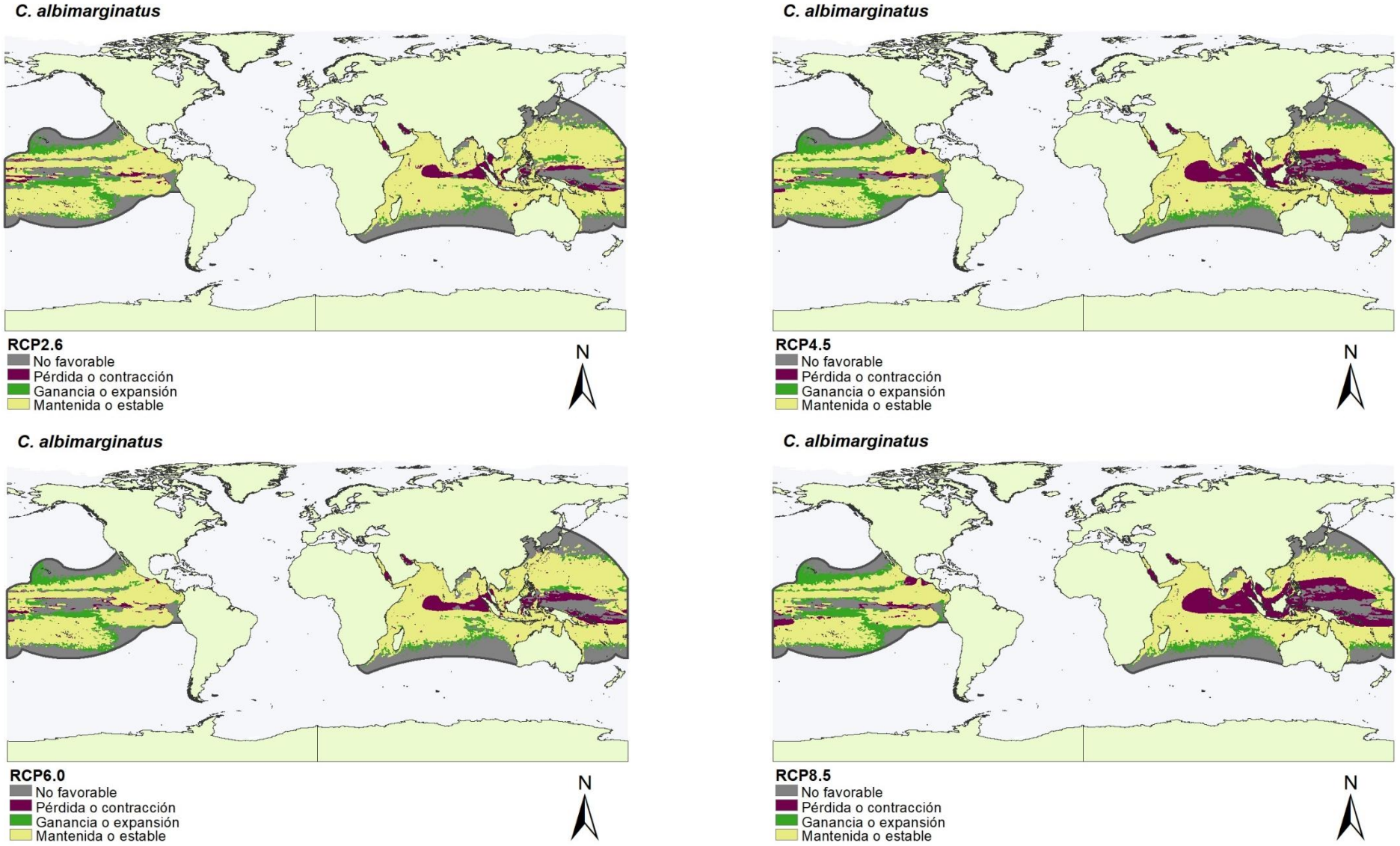


Figura 5. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus albimarginatus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

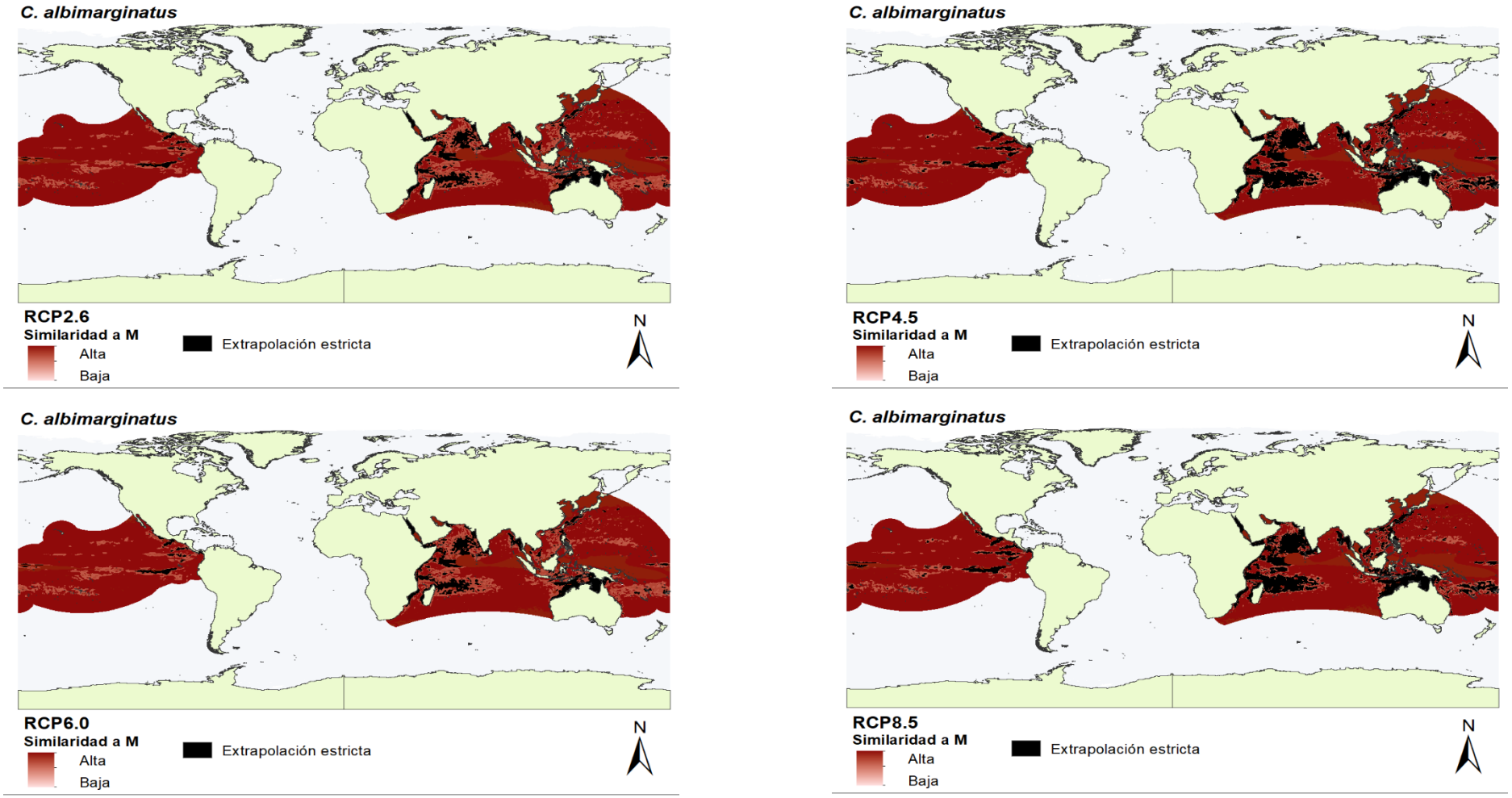


Figura 6. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus albimarginatus del análisis MOP.

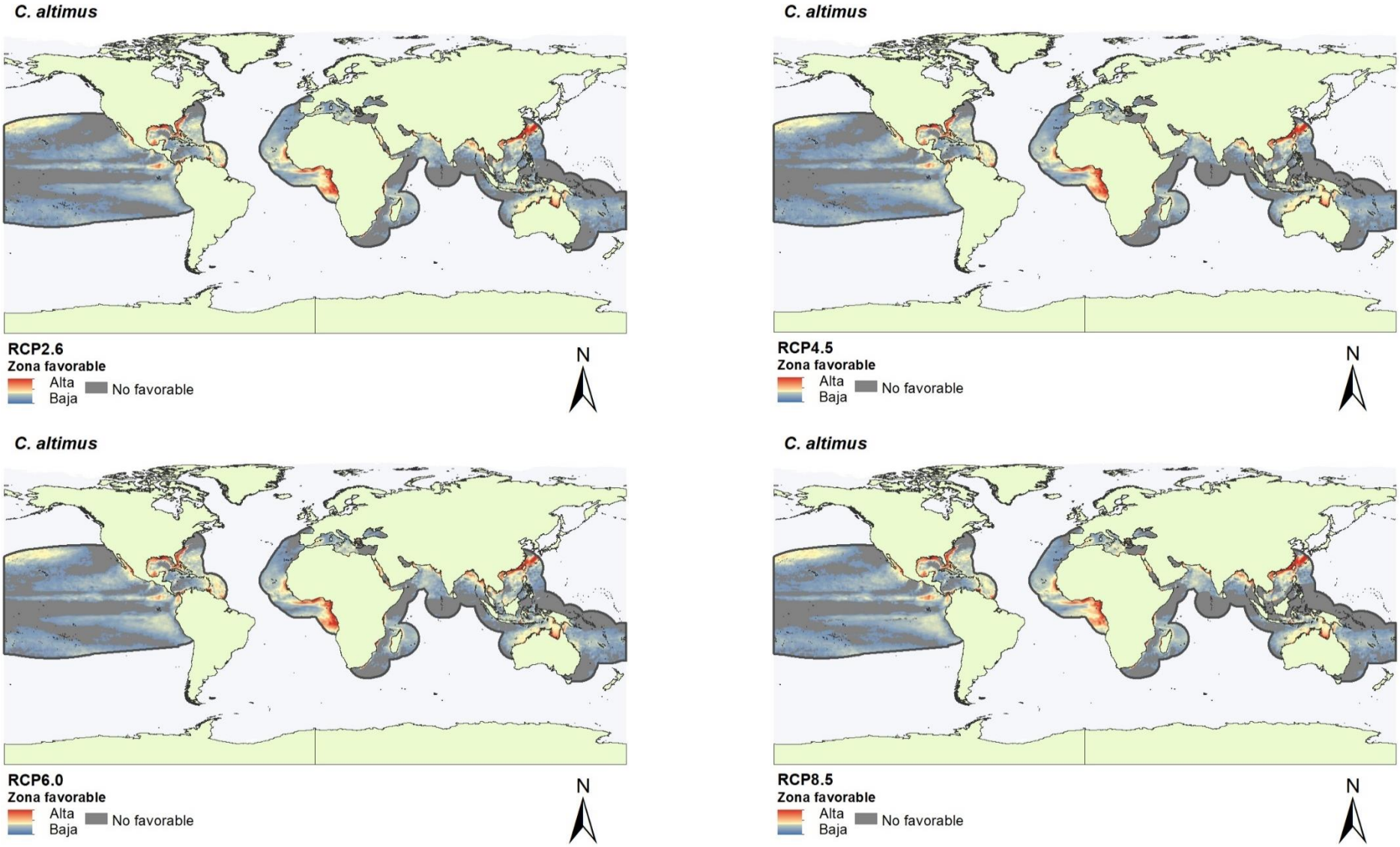


Figura 7. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus altimus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

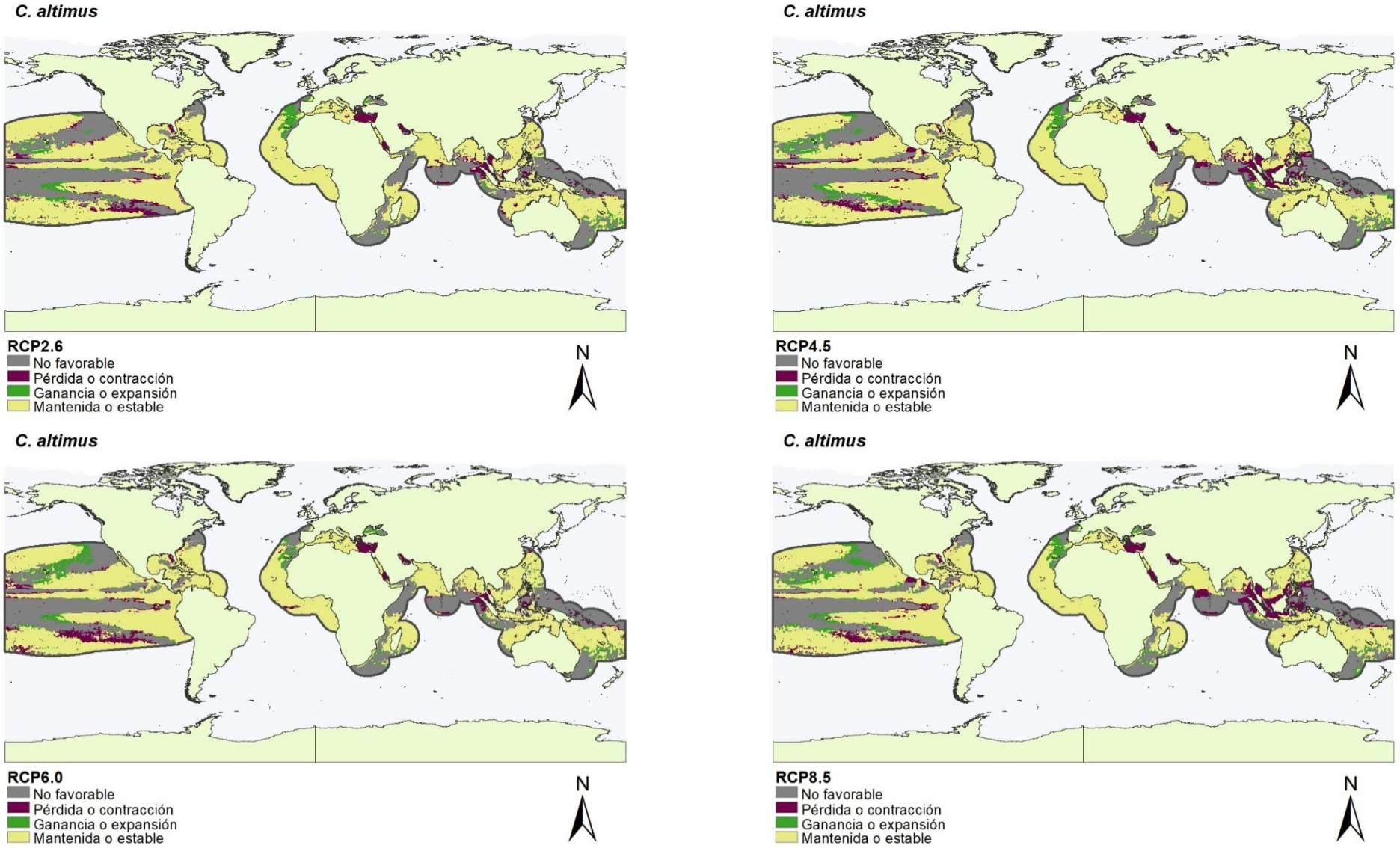


Figura 8. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus altimus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

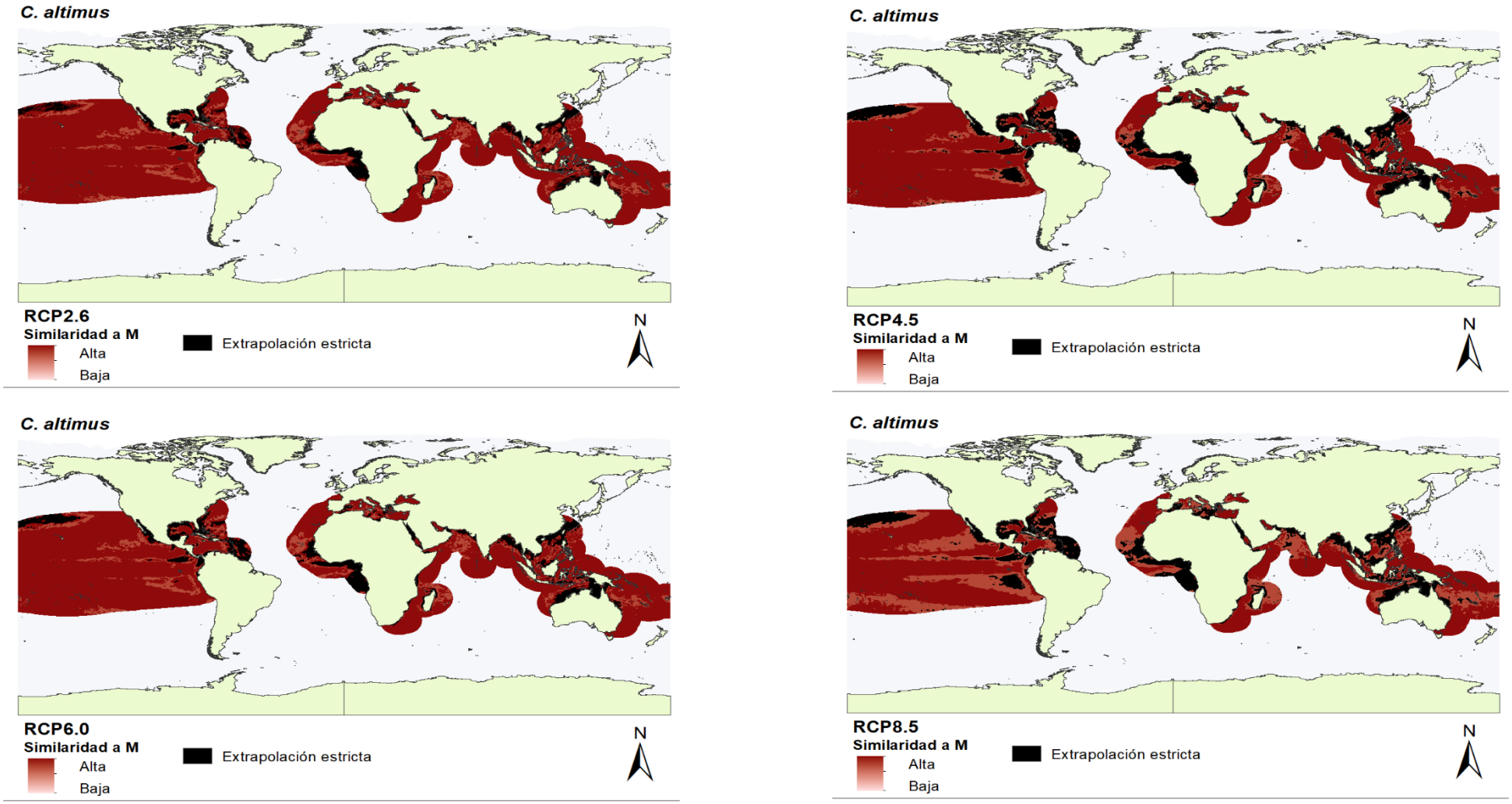


Figura 9. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus altimus del análisis MOP.

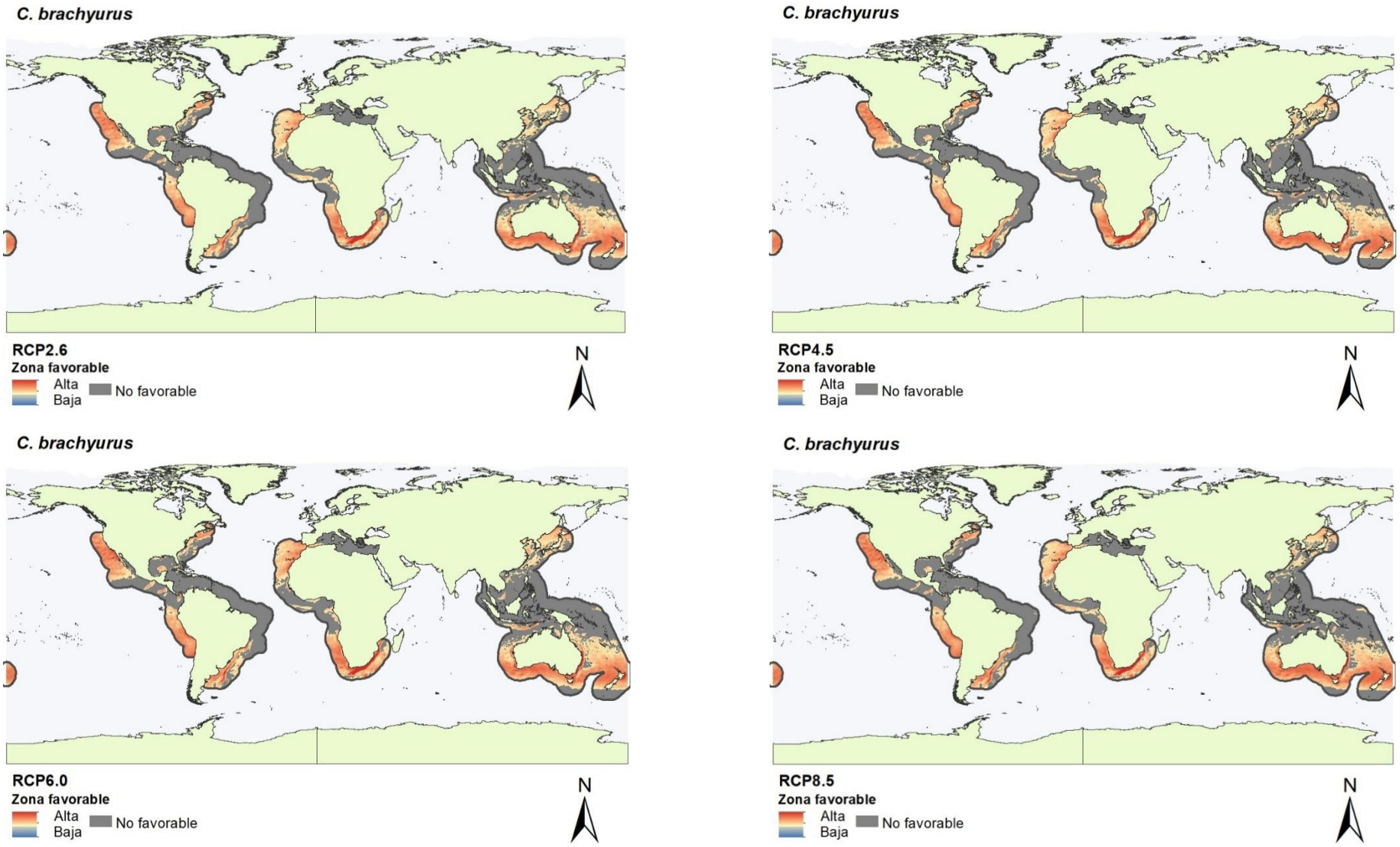


Figura 10. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus brachyurus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

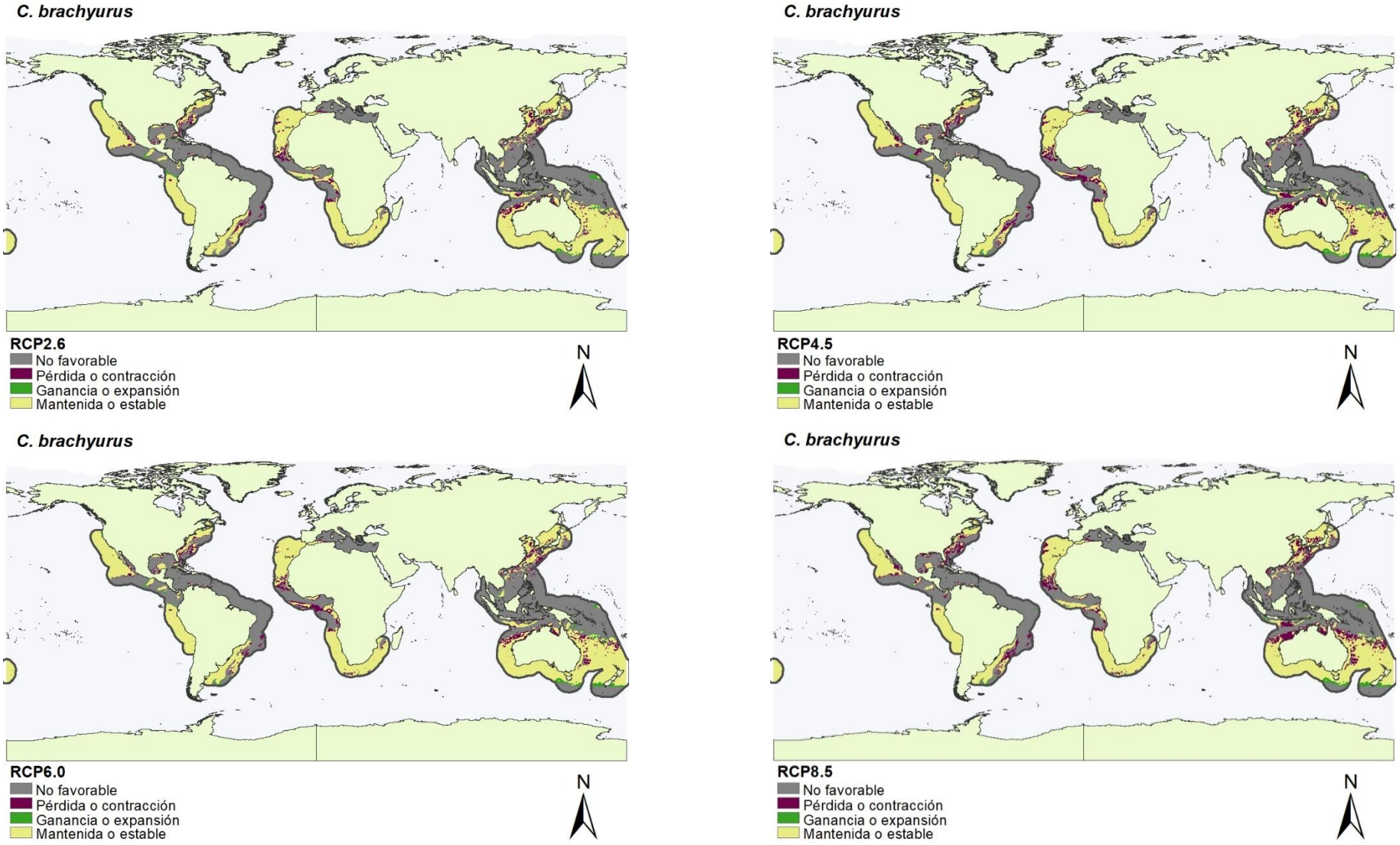


Figura 11. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus brachyurus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

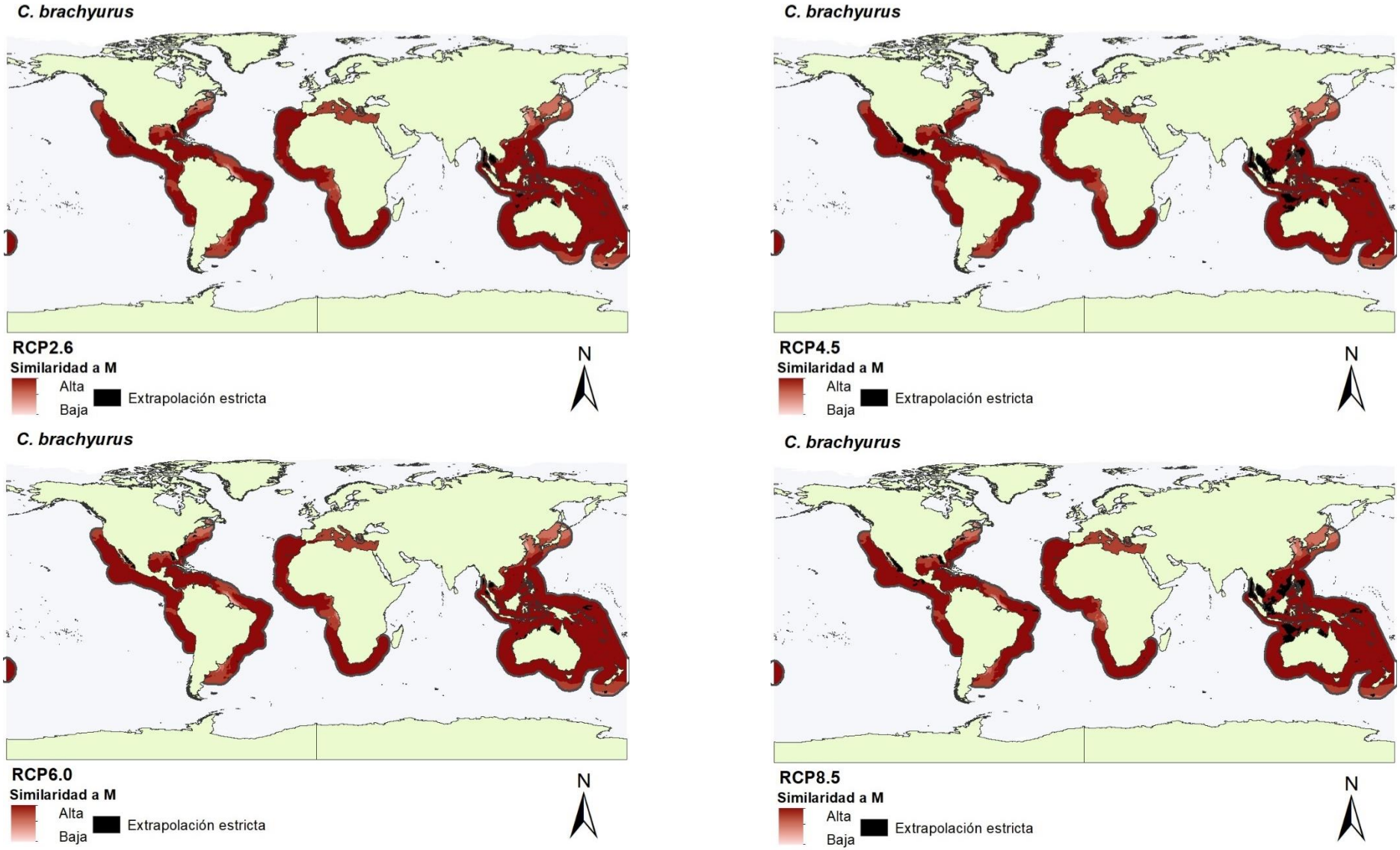


Figura 12. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus brachyurus del análisis MOP.

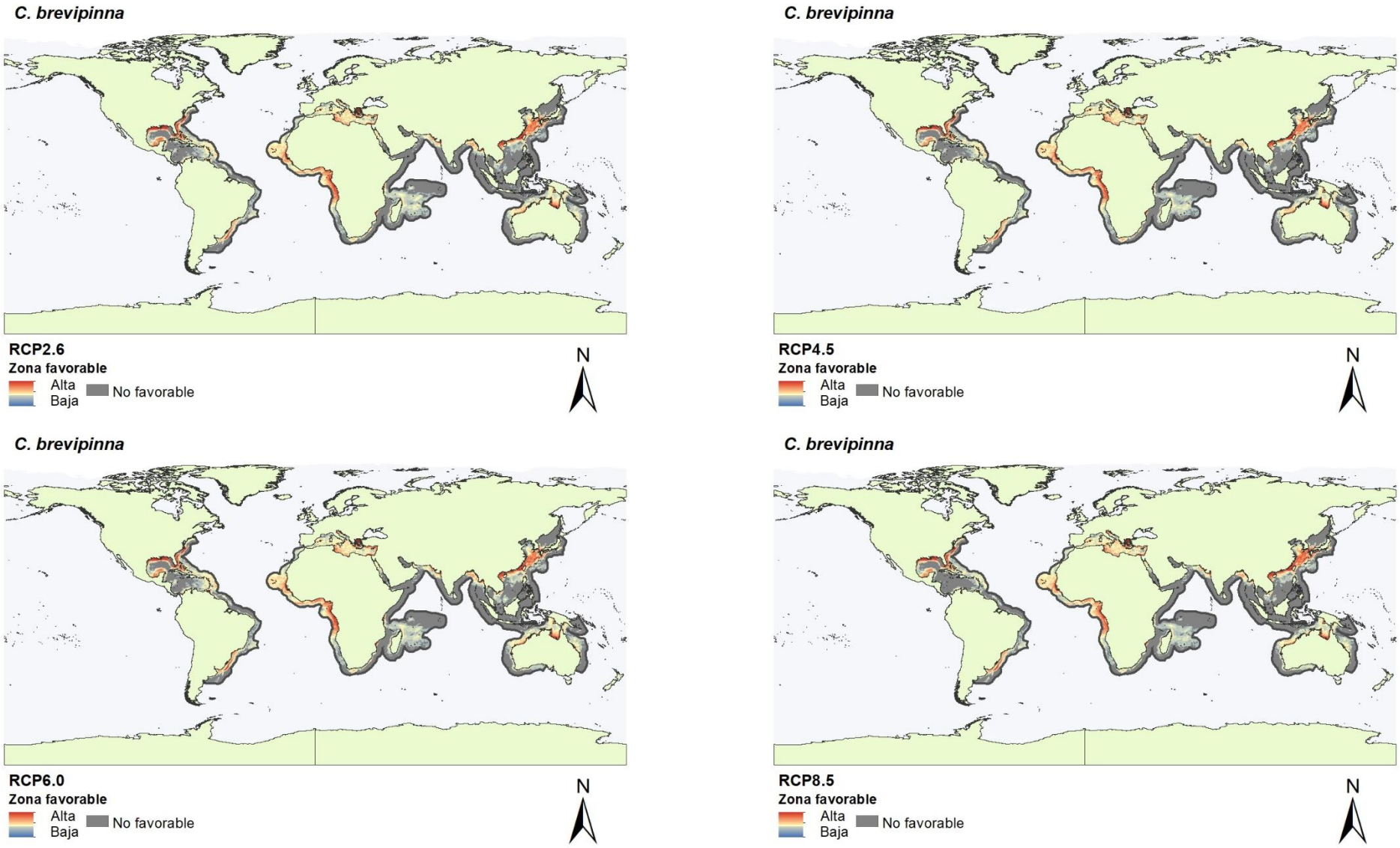


Figura 13. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus brevipinna que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

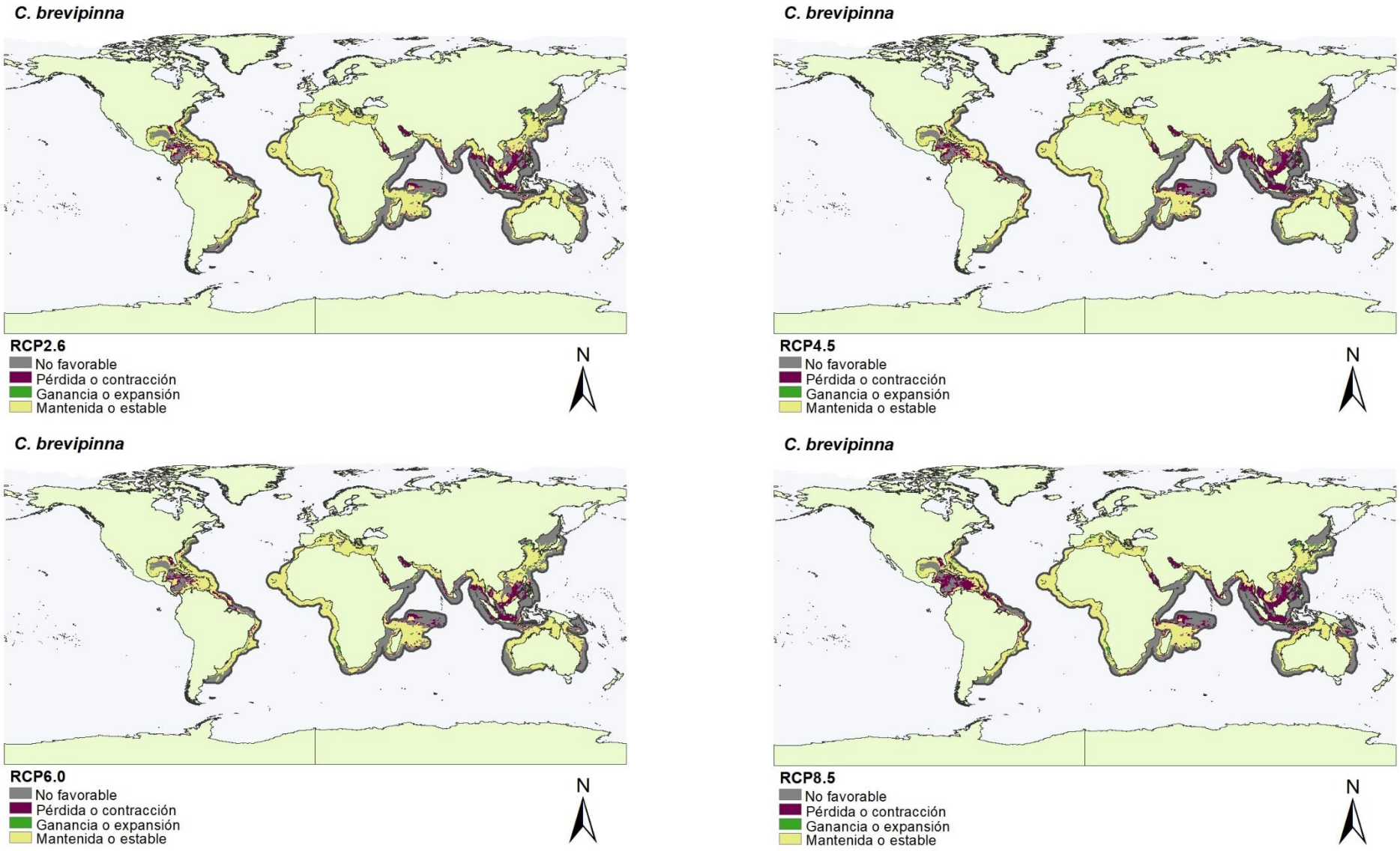


Figura 14. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus brevipinna para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

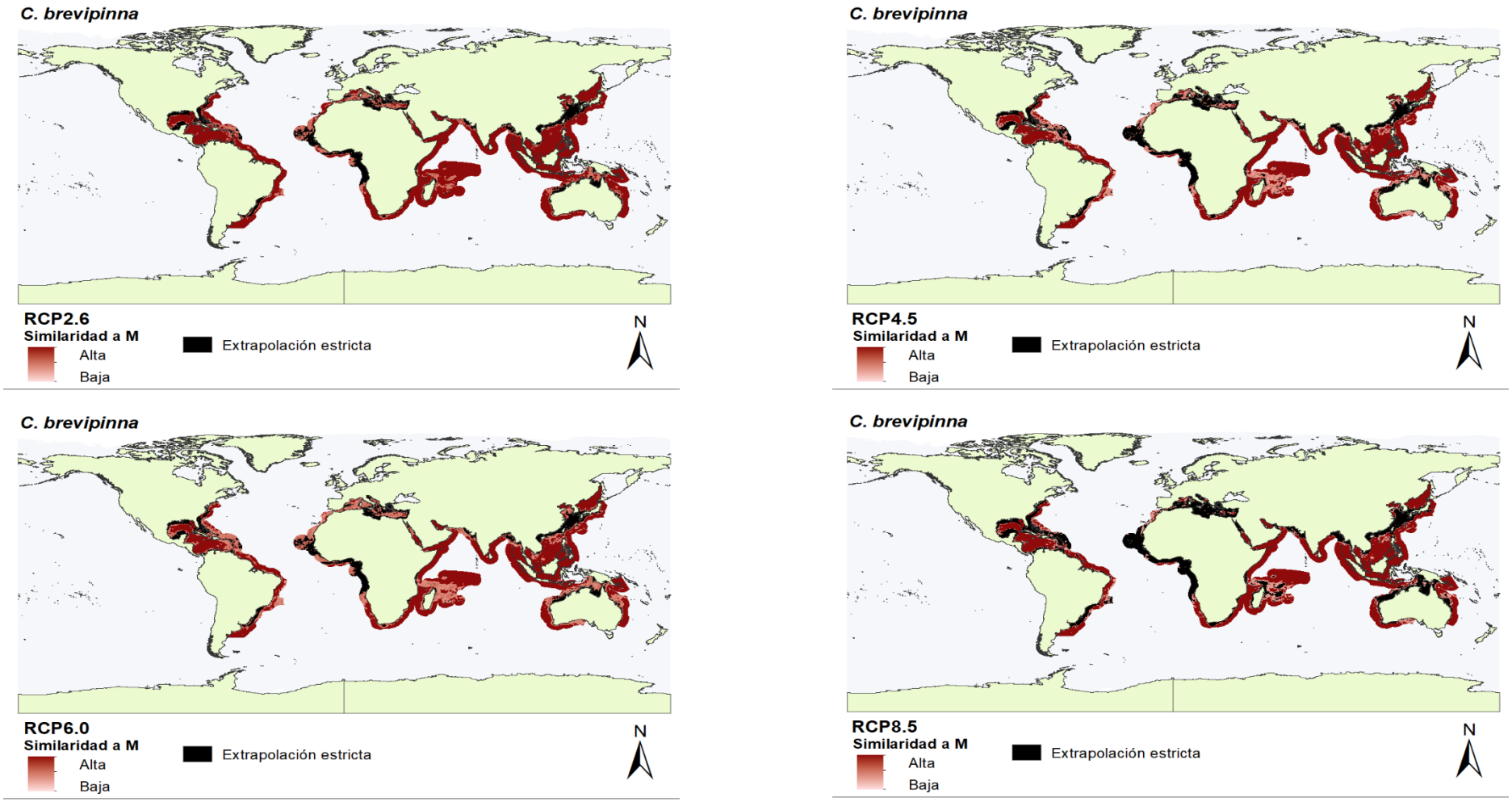


Figura 15. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus brevipinna del análisis MOP.

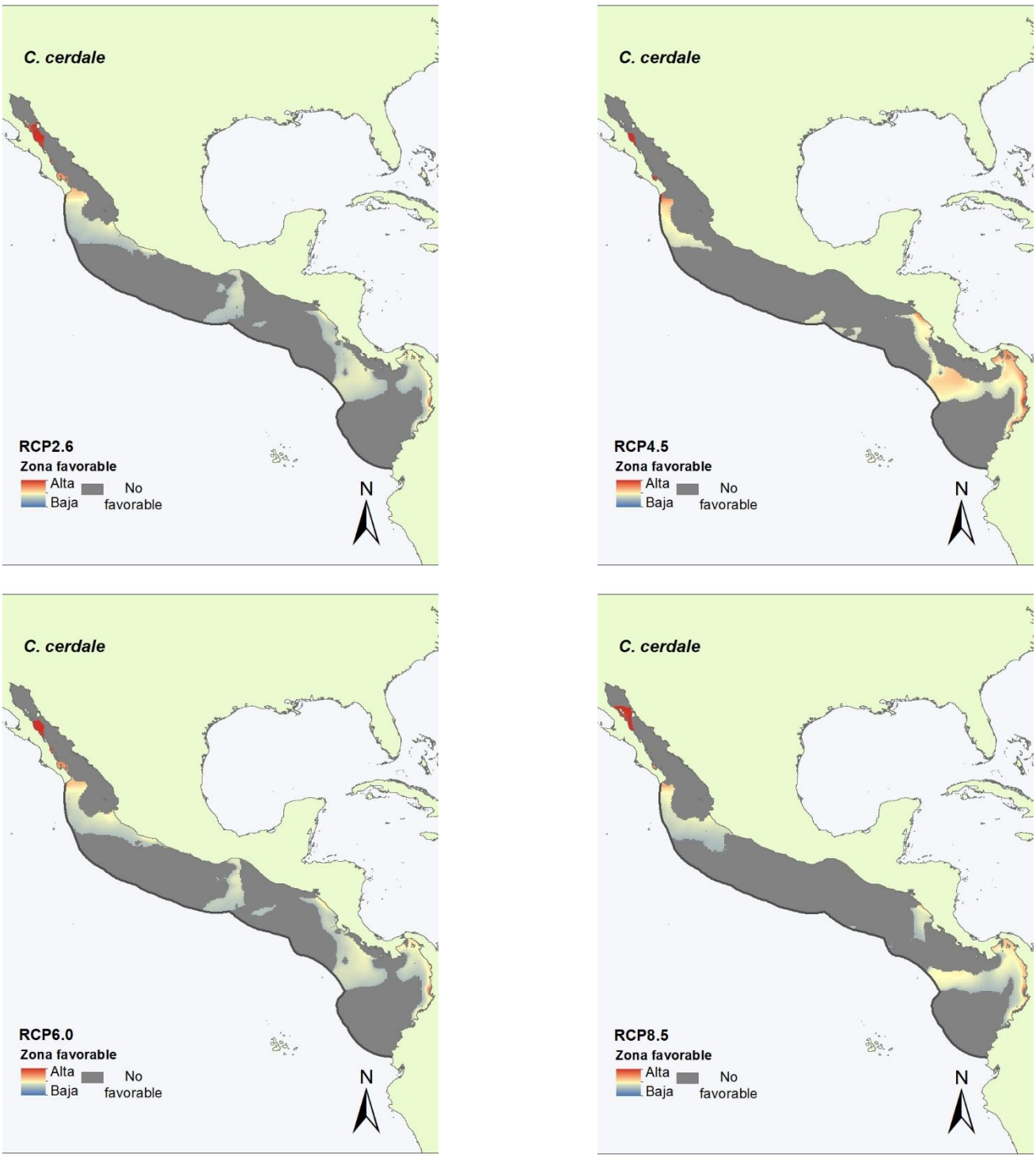


Figura 16. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus altimus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

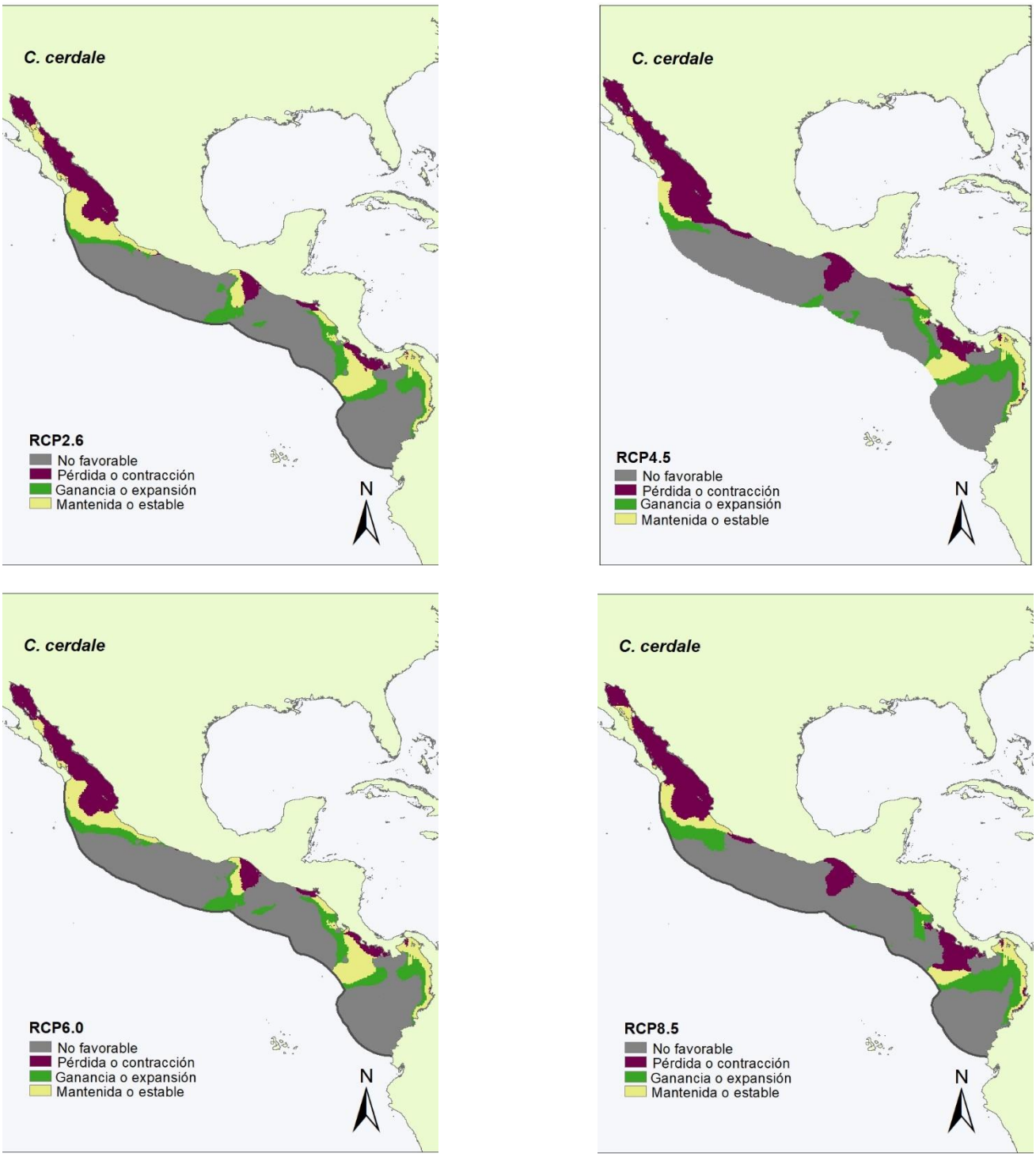


Figura 17. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus cerdale para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

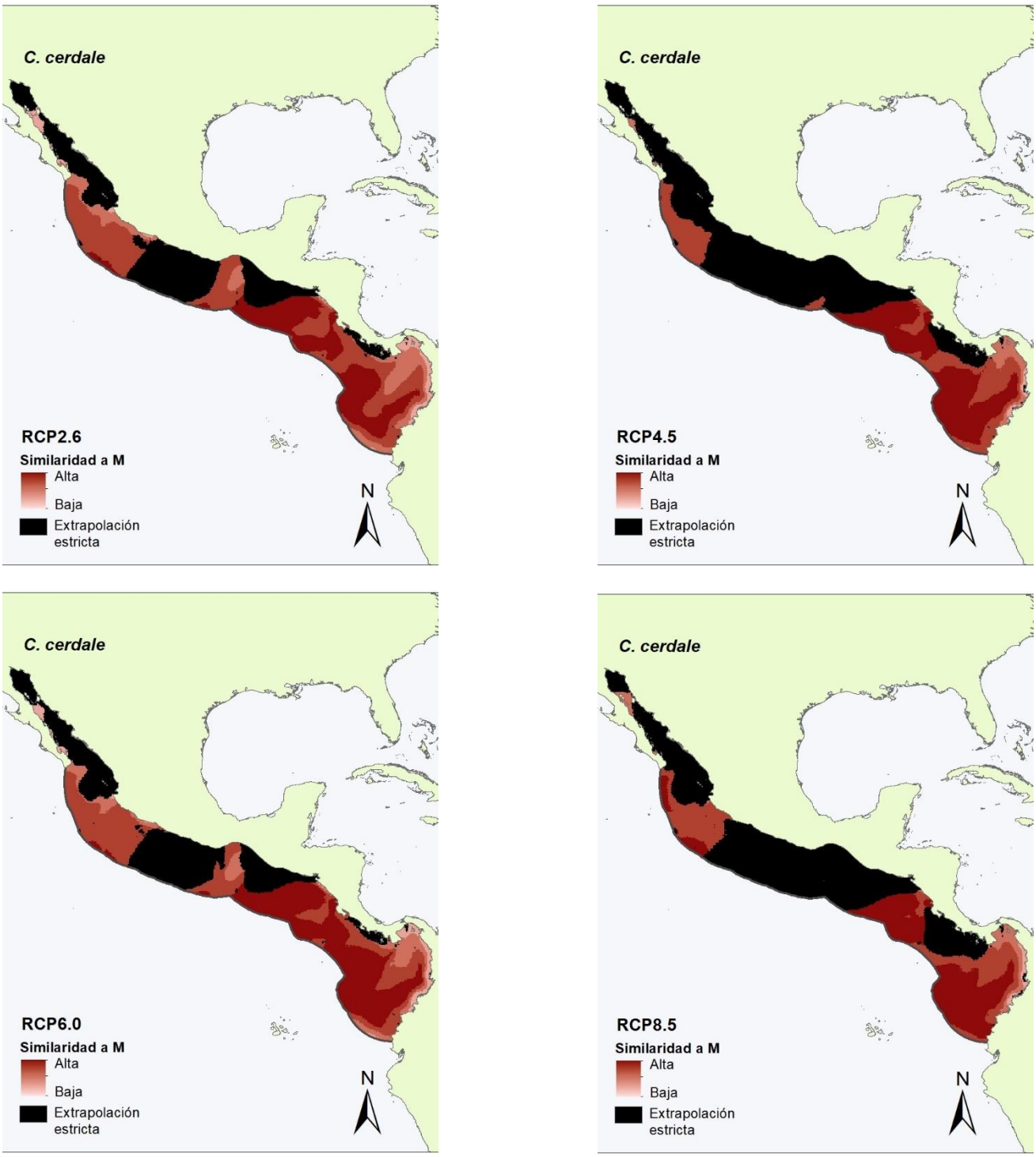


Figura 18. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus cerdale del análisis MOP.

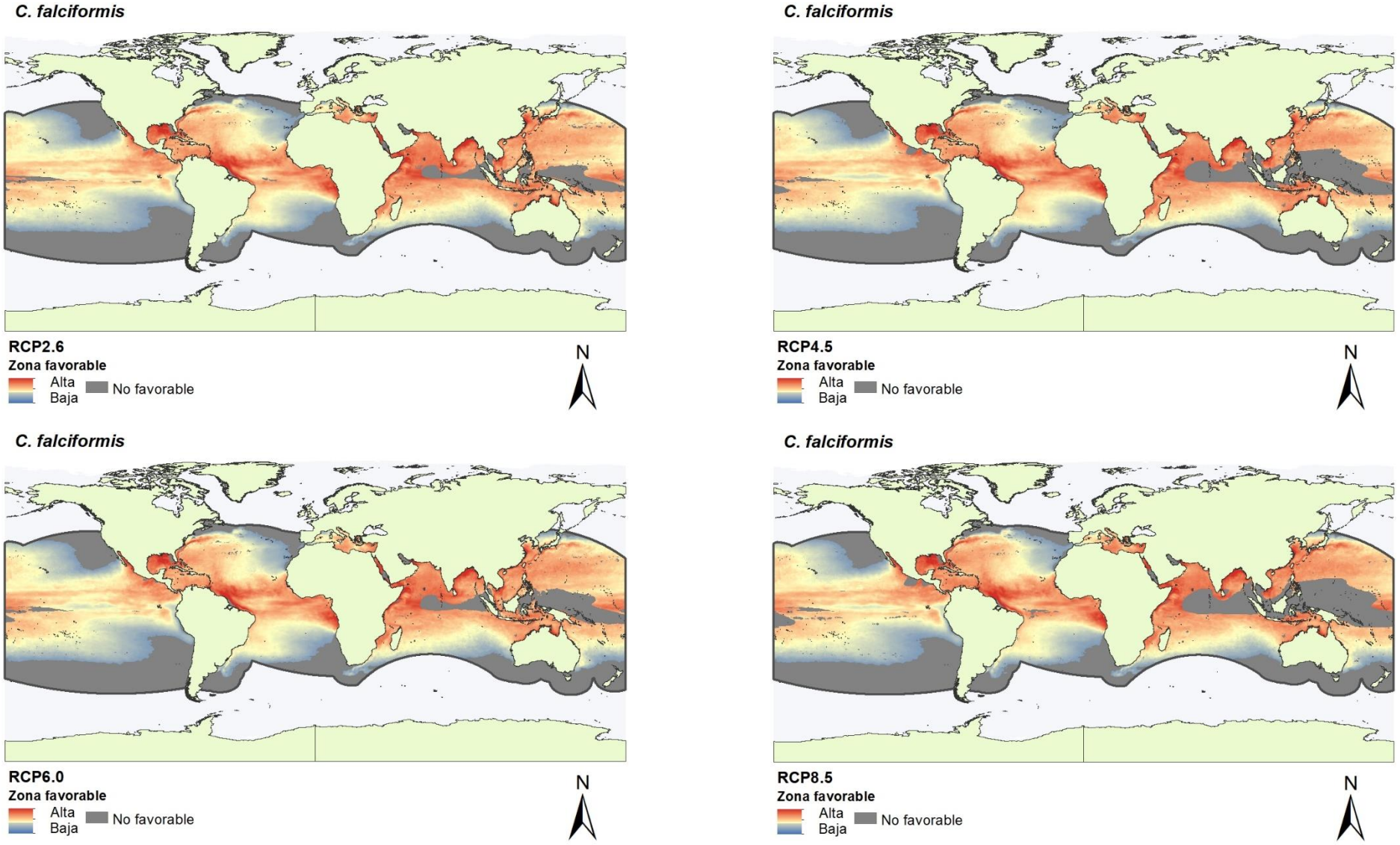


Figura 19. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus falciformis que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

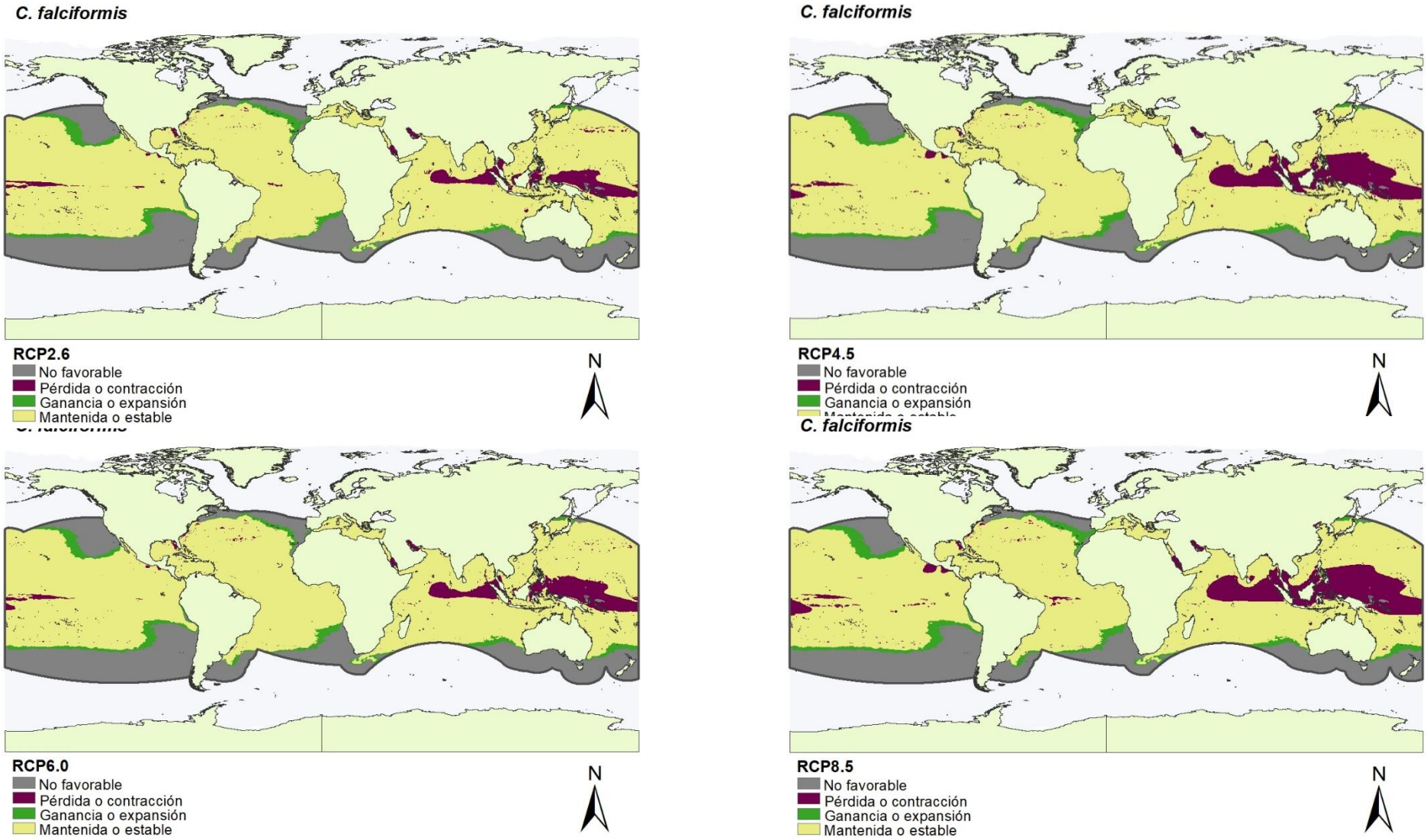


Figura 20. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus falciformis para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

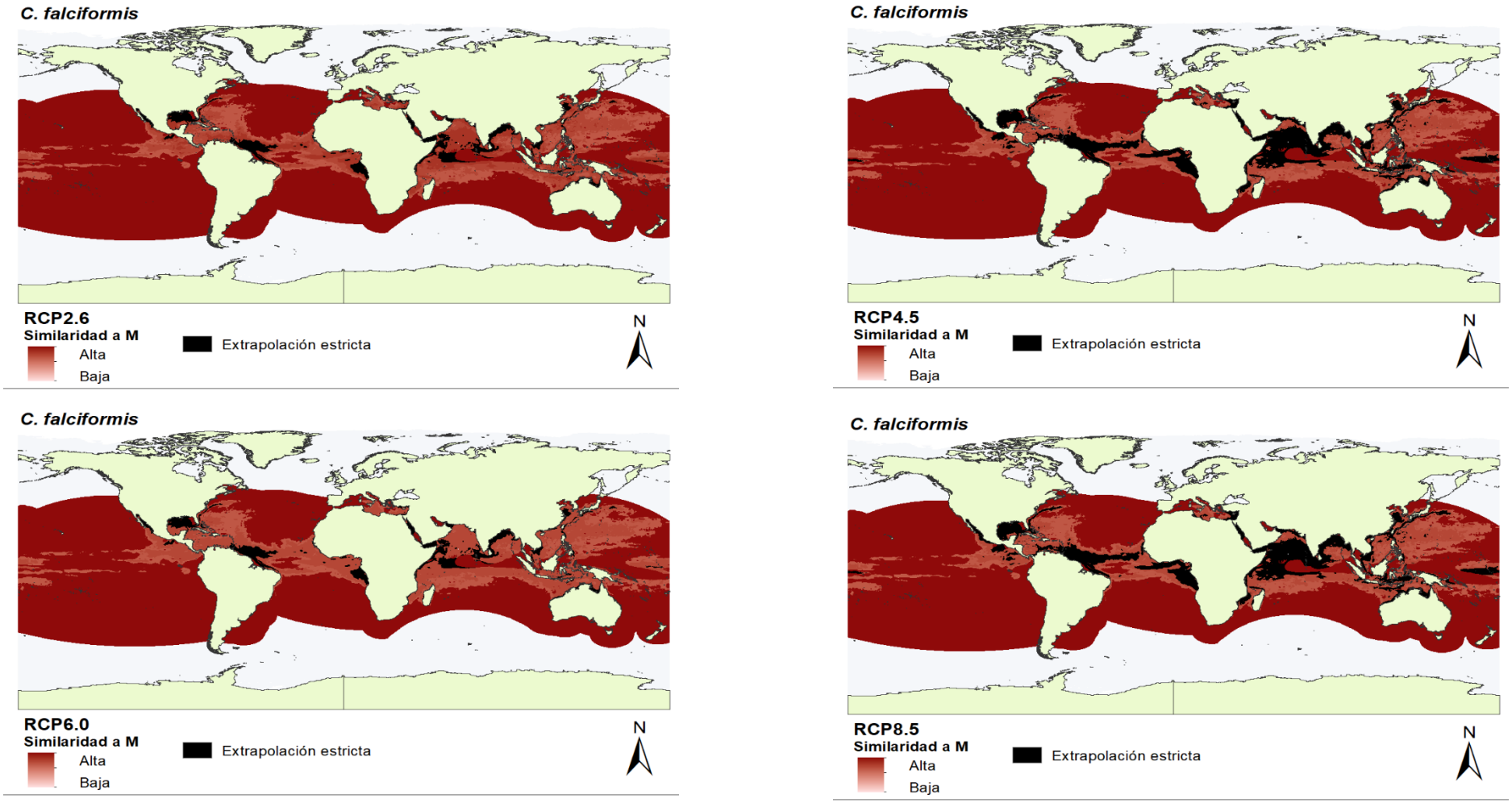


Figura 21. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus falciformis del análisis MOP.

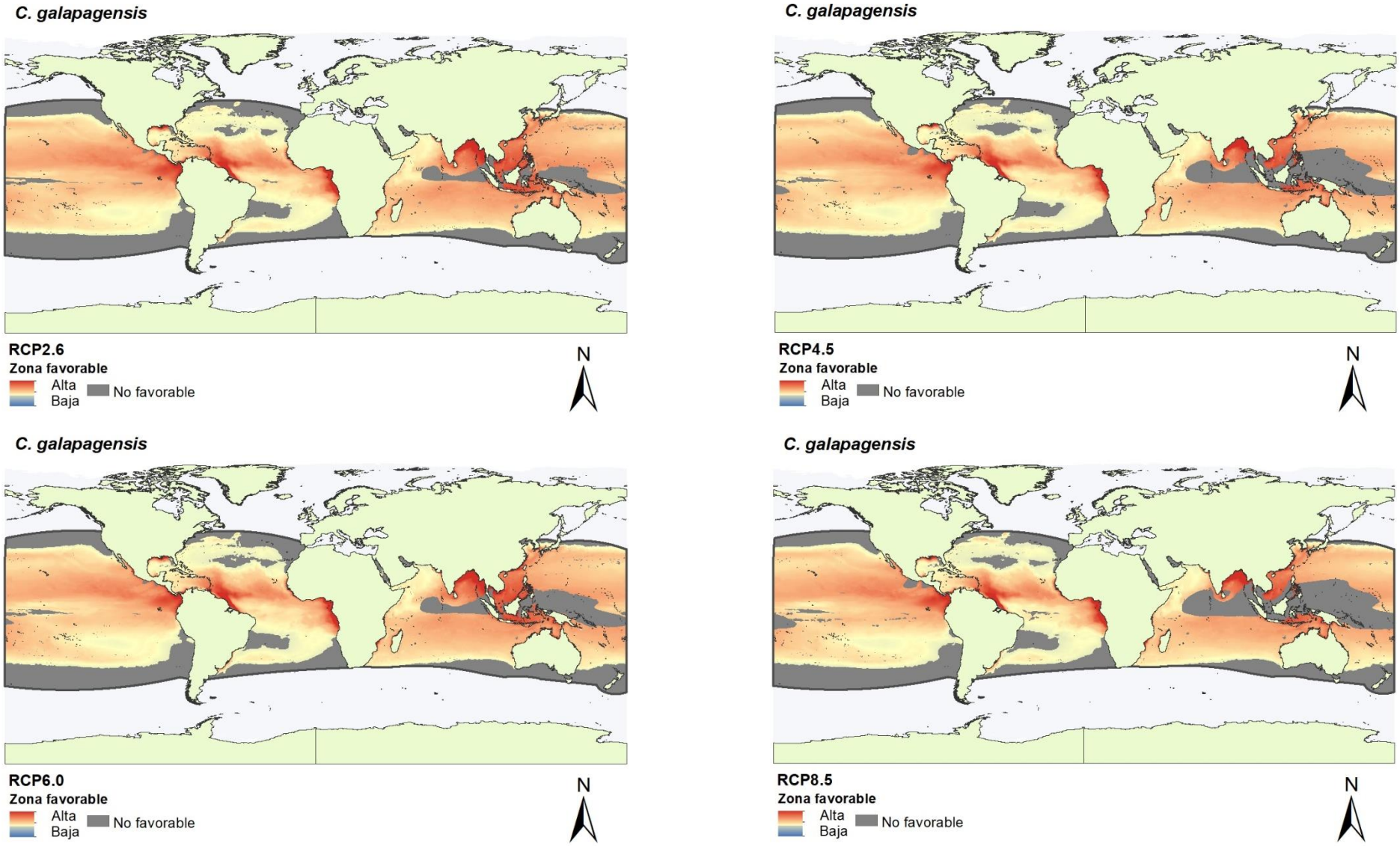


Figura 22. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus galapagensis que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

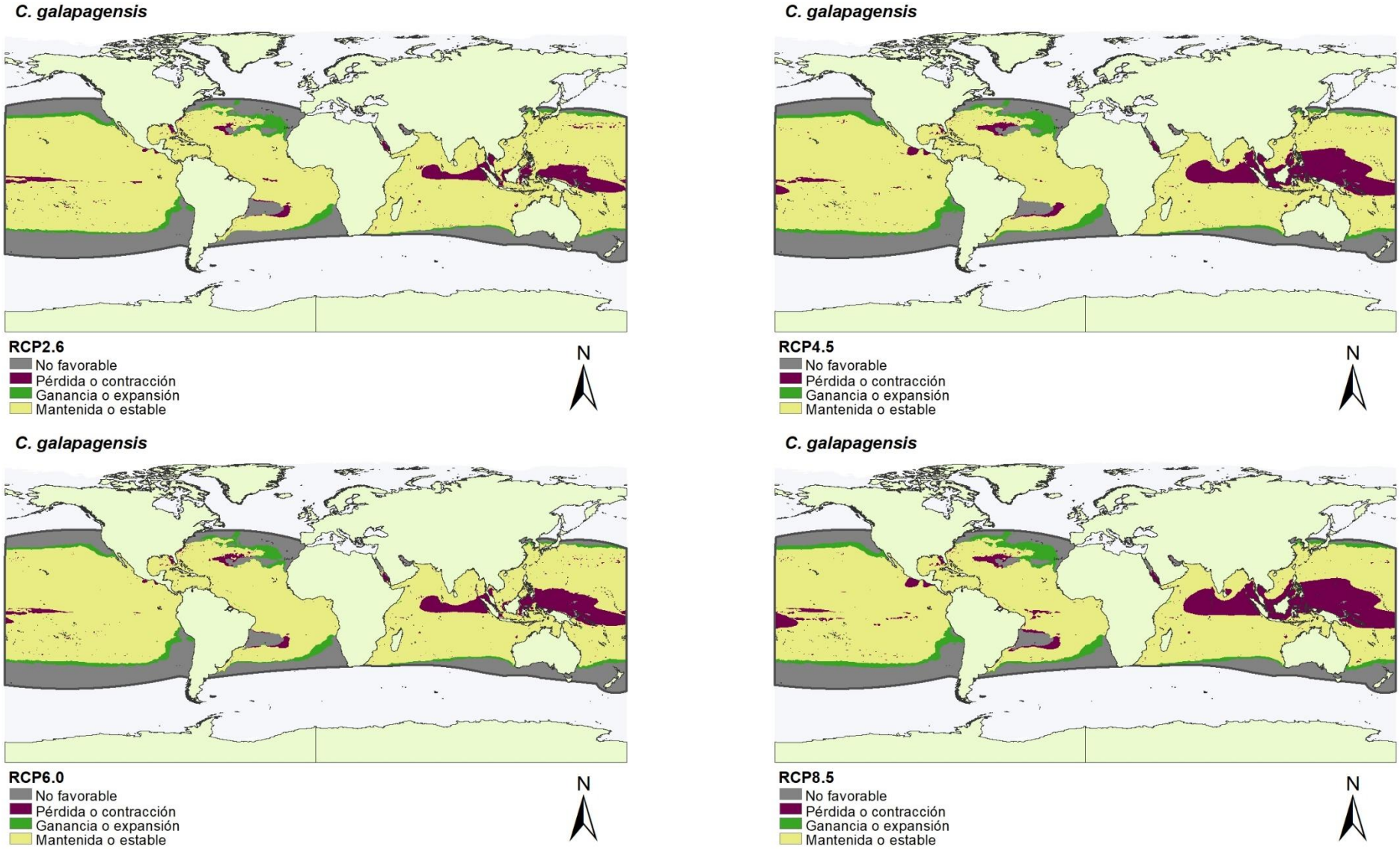


Figura 23. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus galapagensis para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

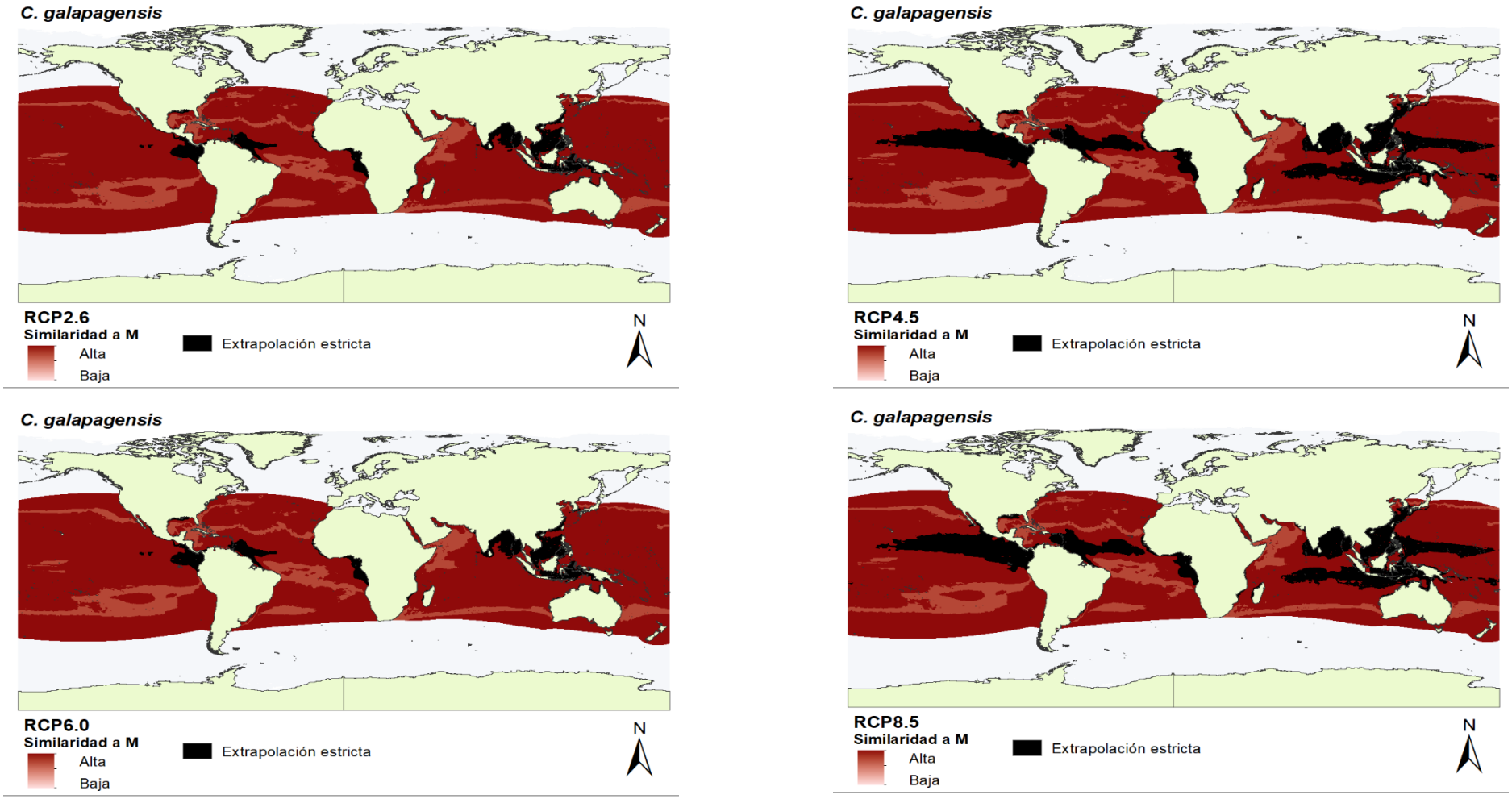


Figura 24. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus galapagensis del análisis MOP.

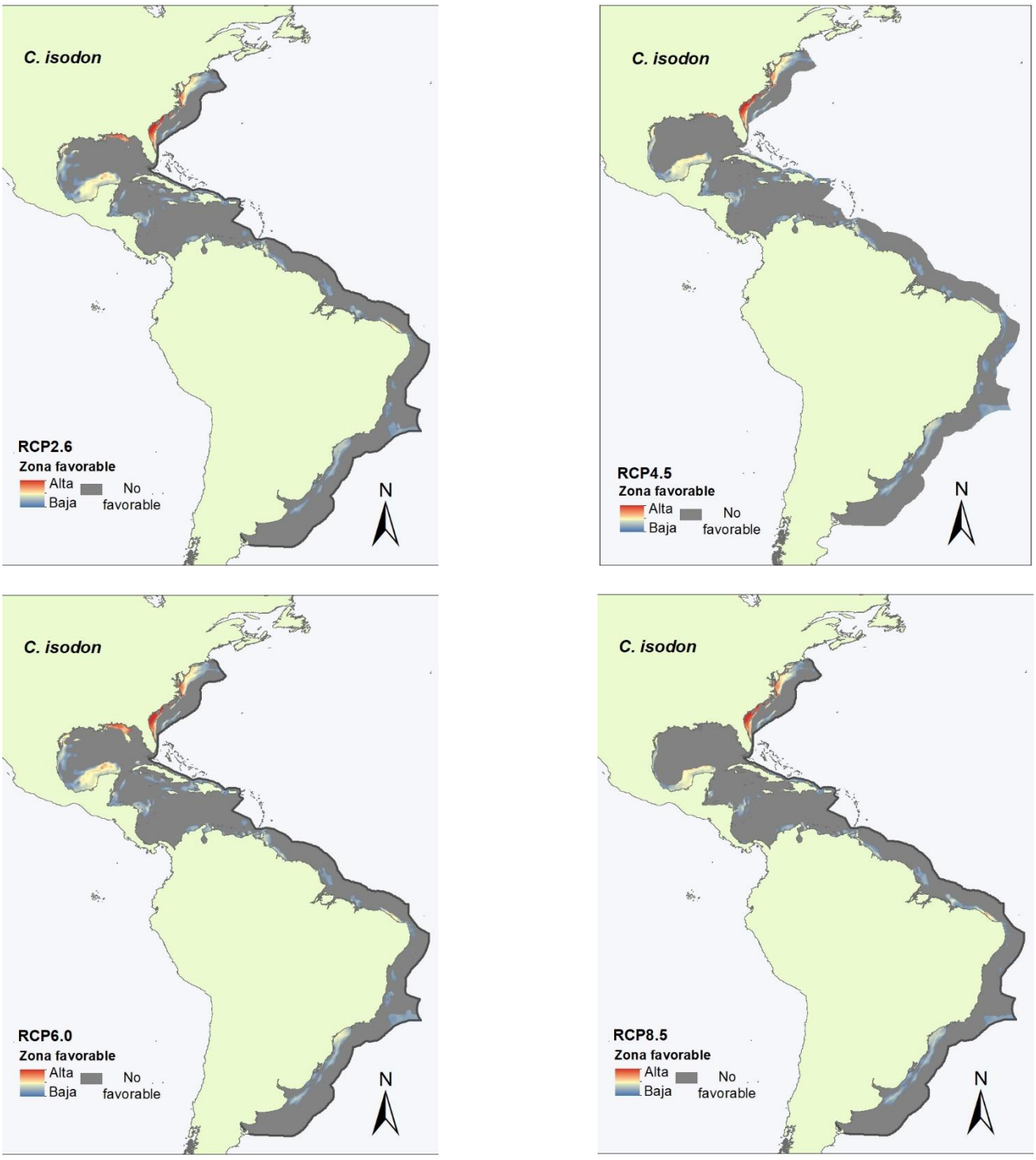


Figura 25. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus isodon que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

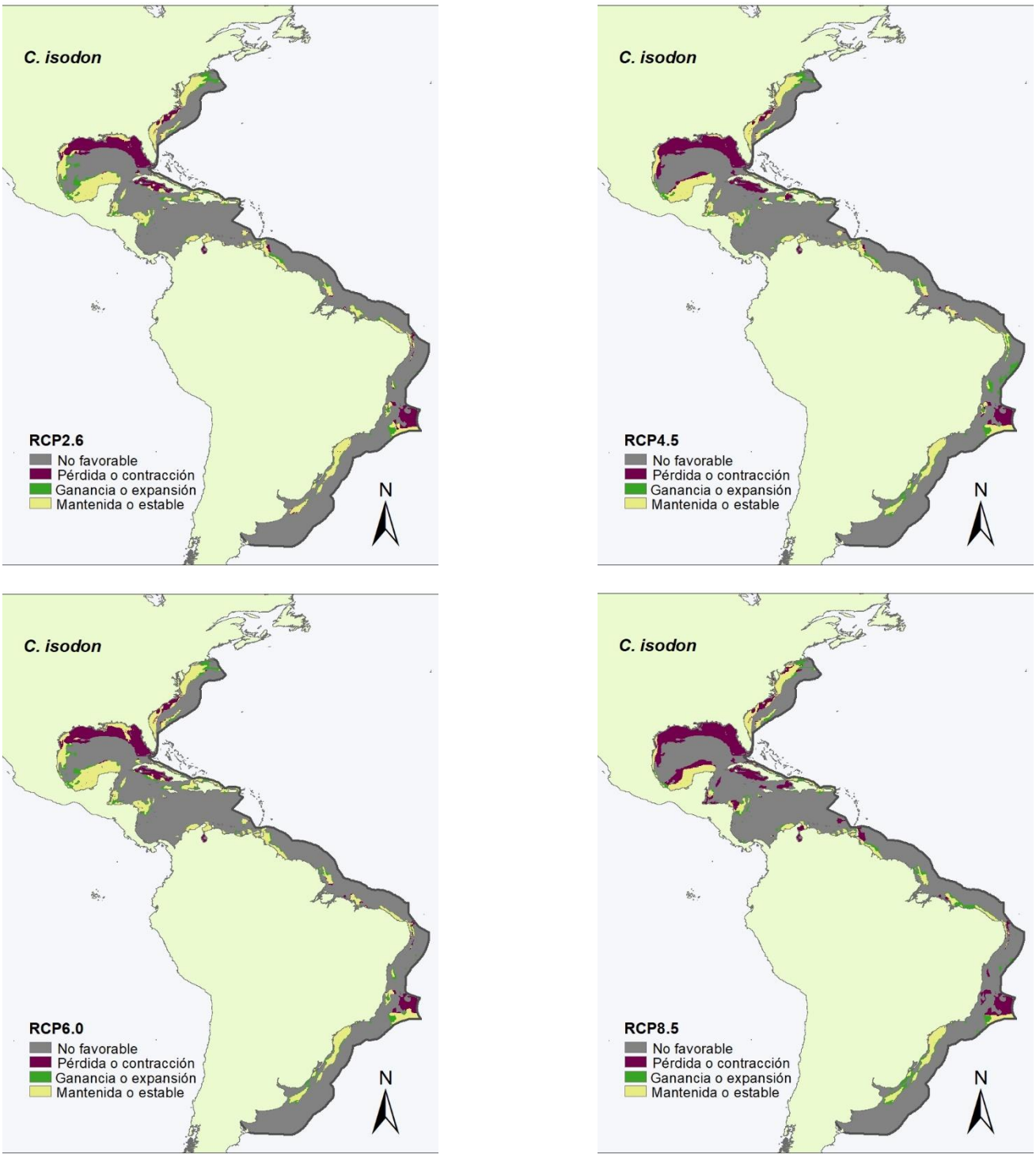


Figura 26. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus isodon para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

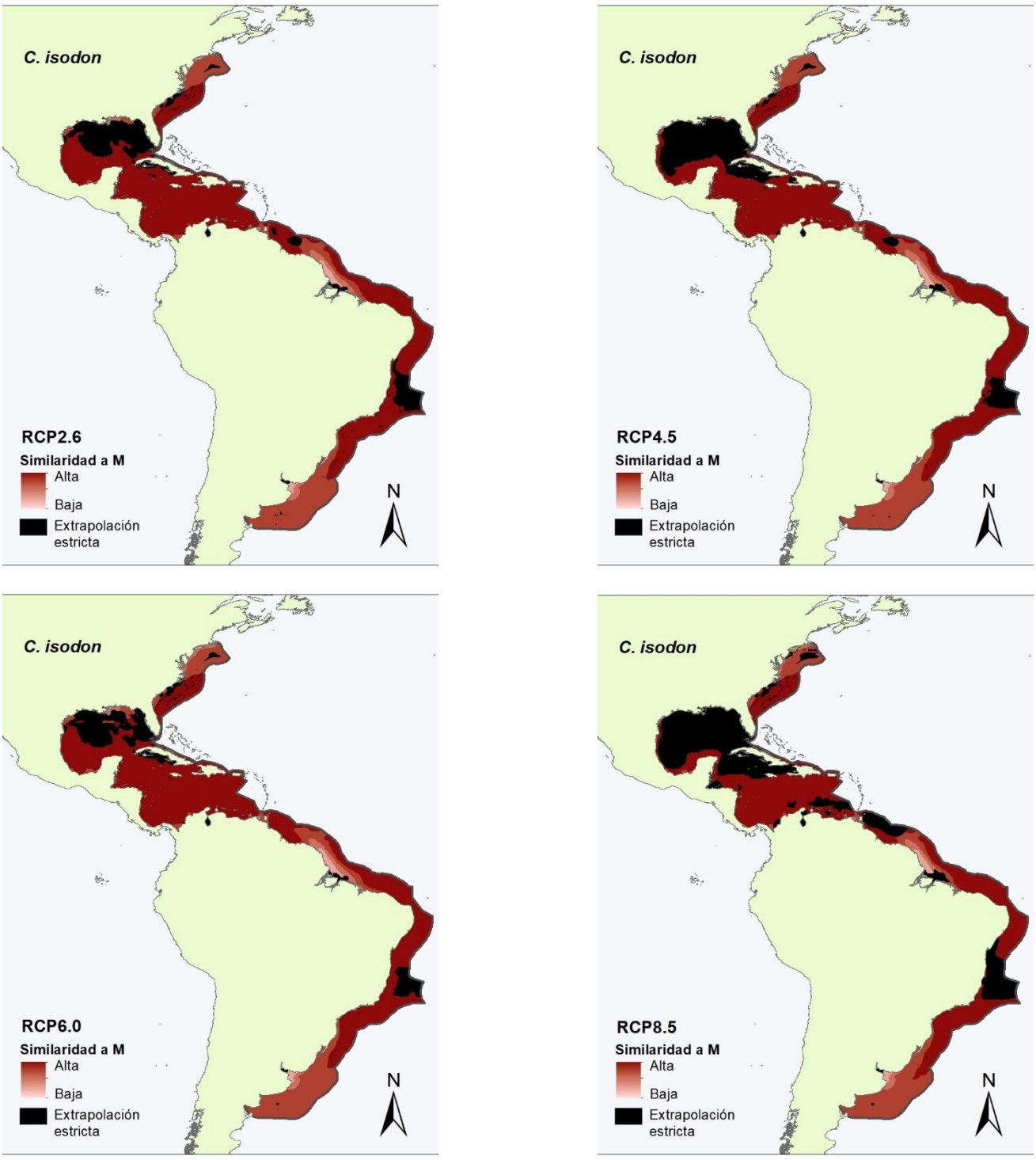


Figura 27. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus isodon del análisis MOP.

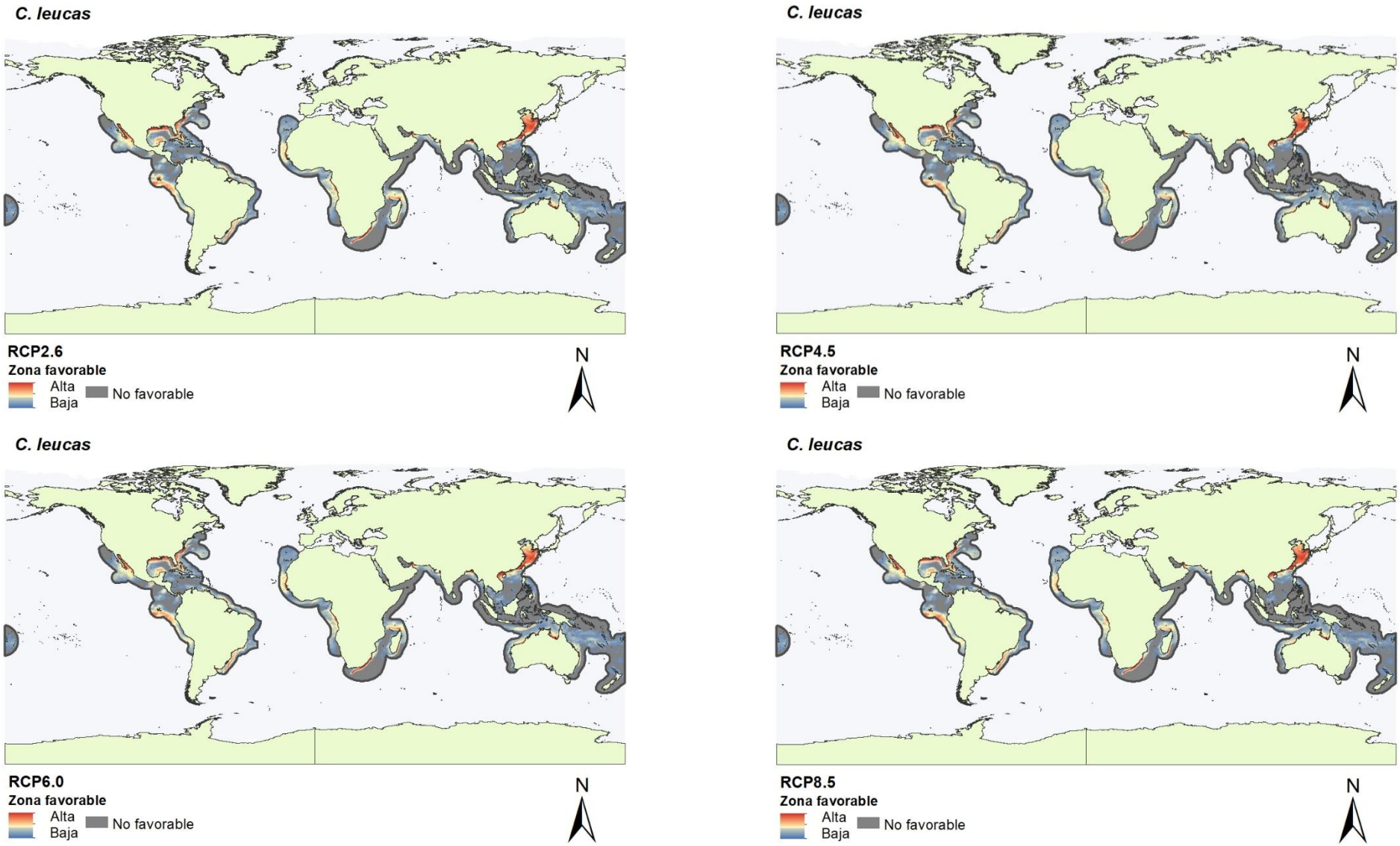


Figura 28. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus leucas que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

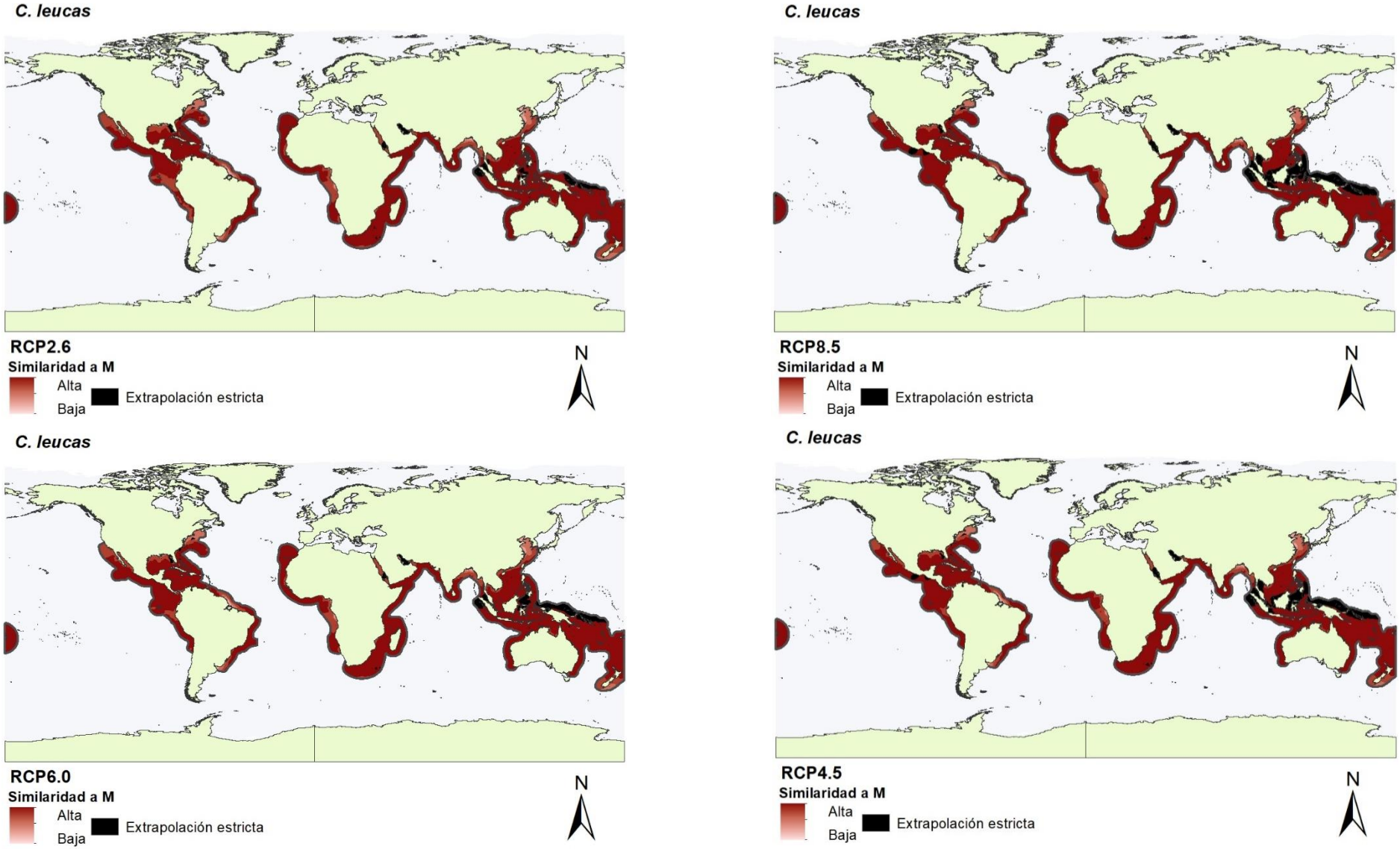


Figura 29. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus leucas para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

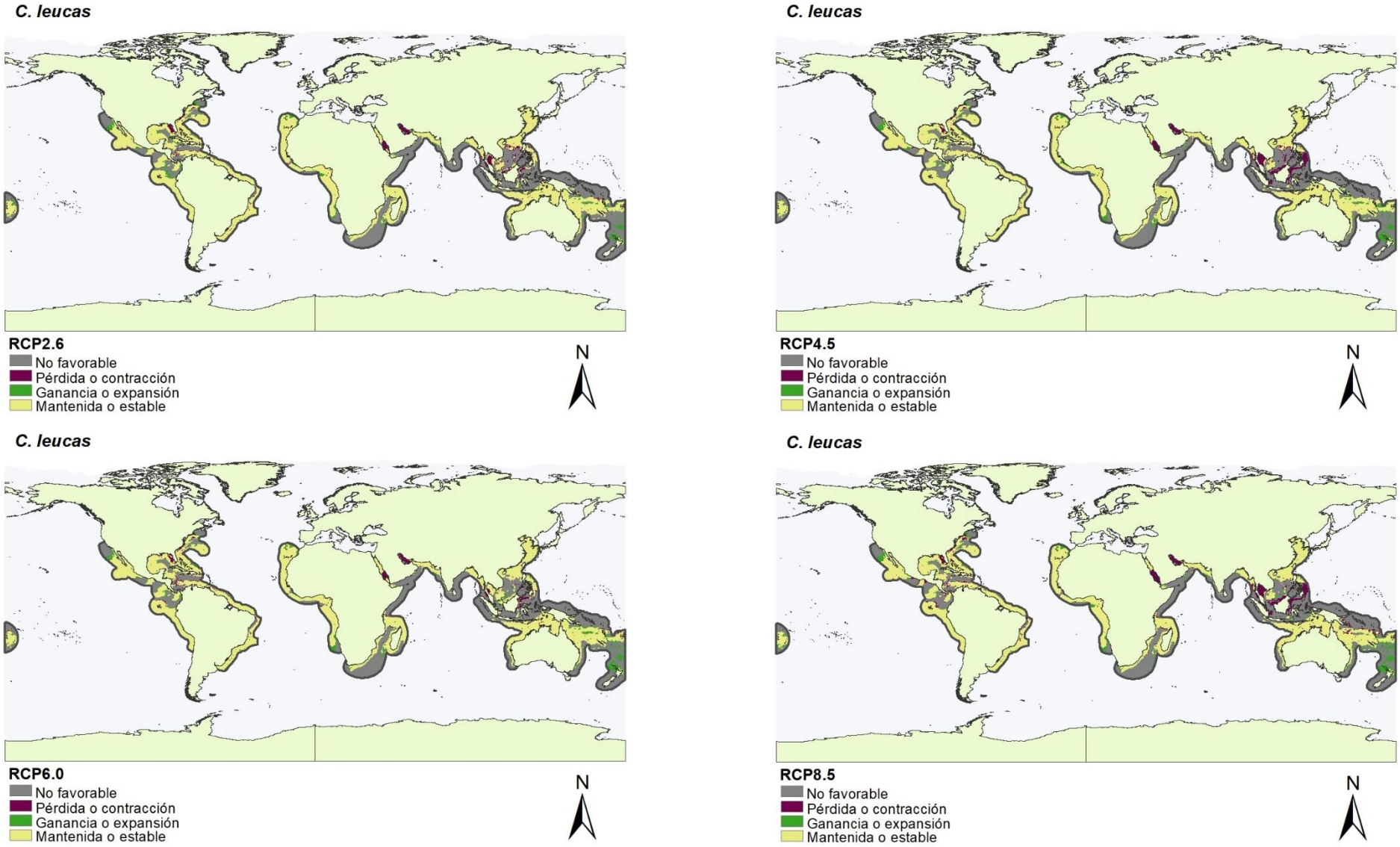


Figura 30. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus leucas del análisis MOP.

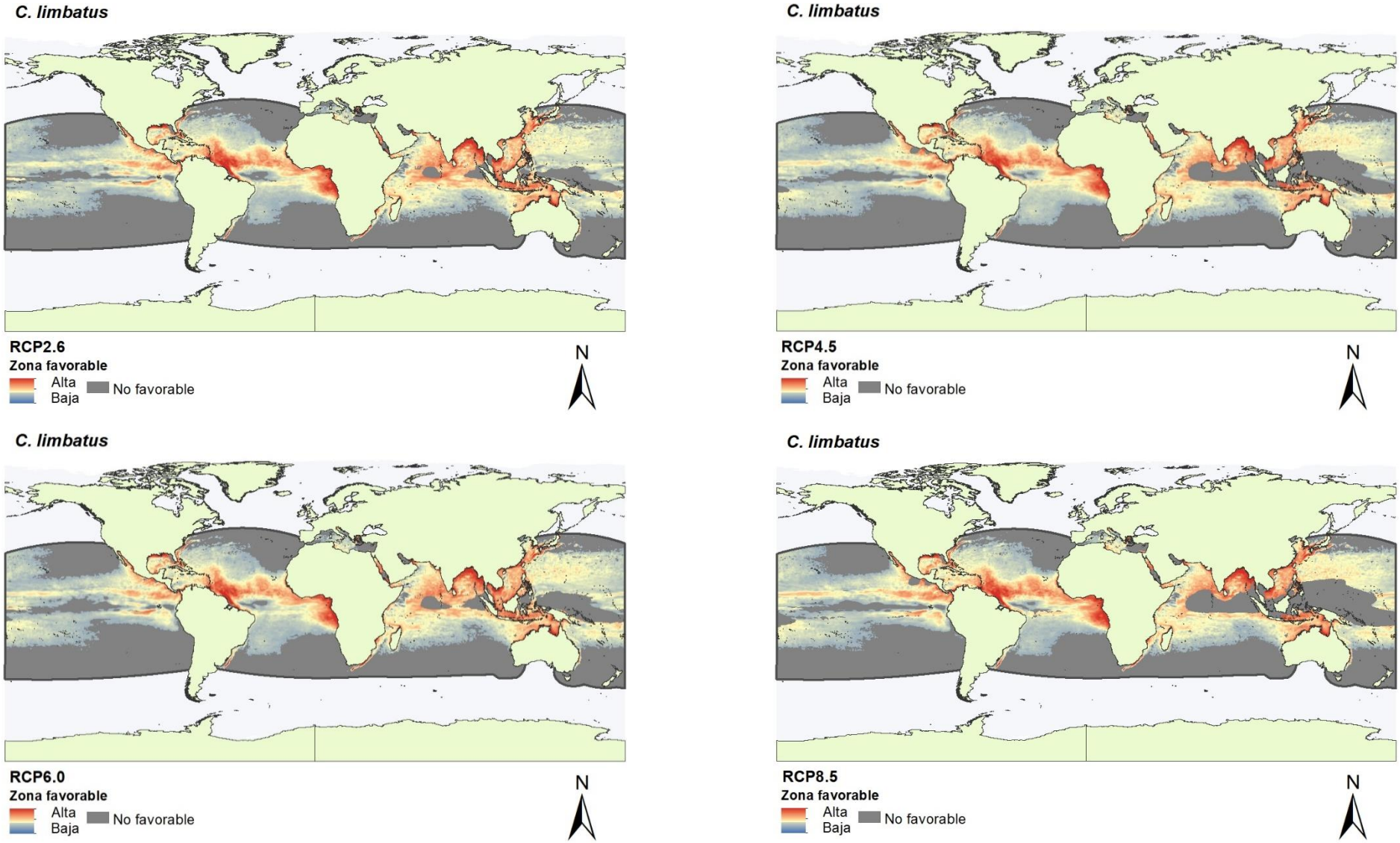


Figura 31. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus limbatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

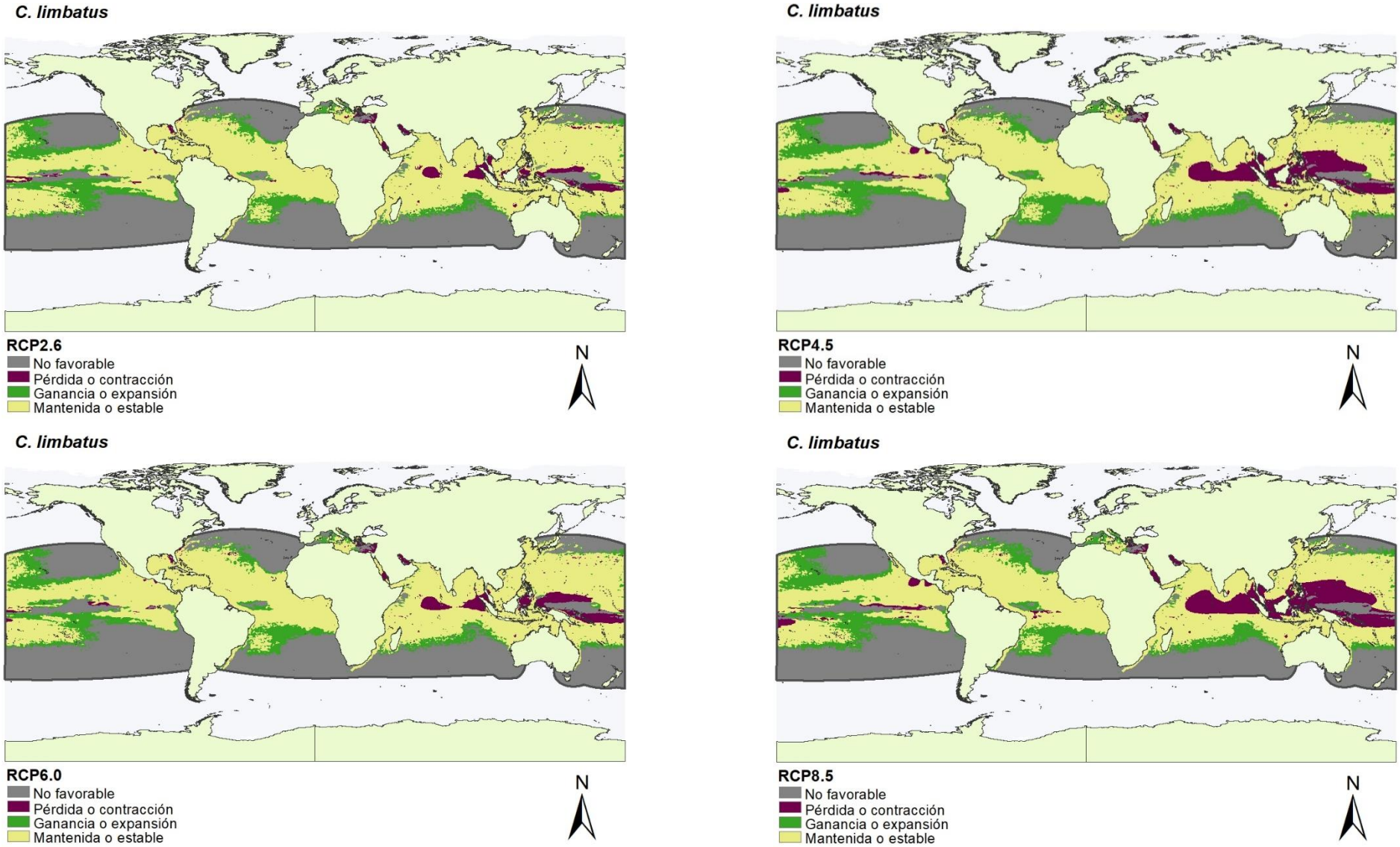


Figura 32. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus limbatus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

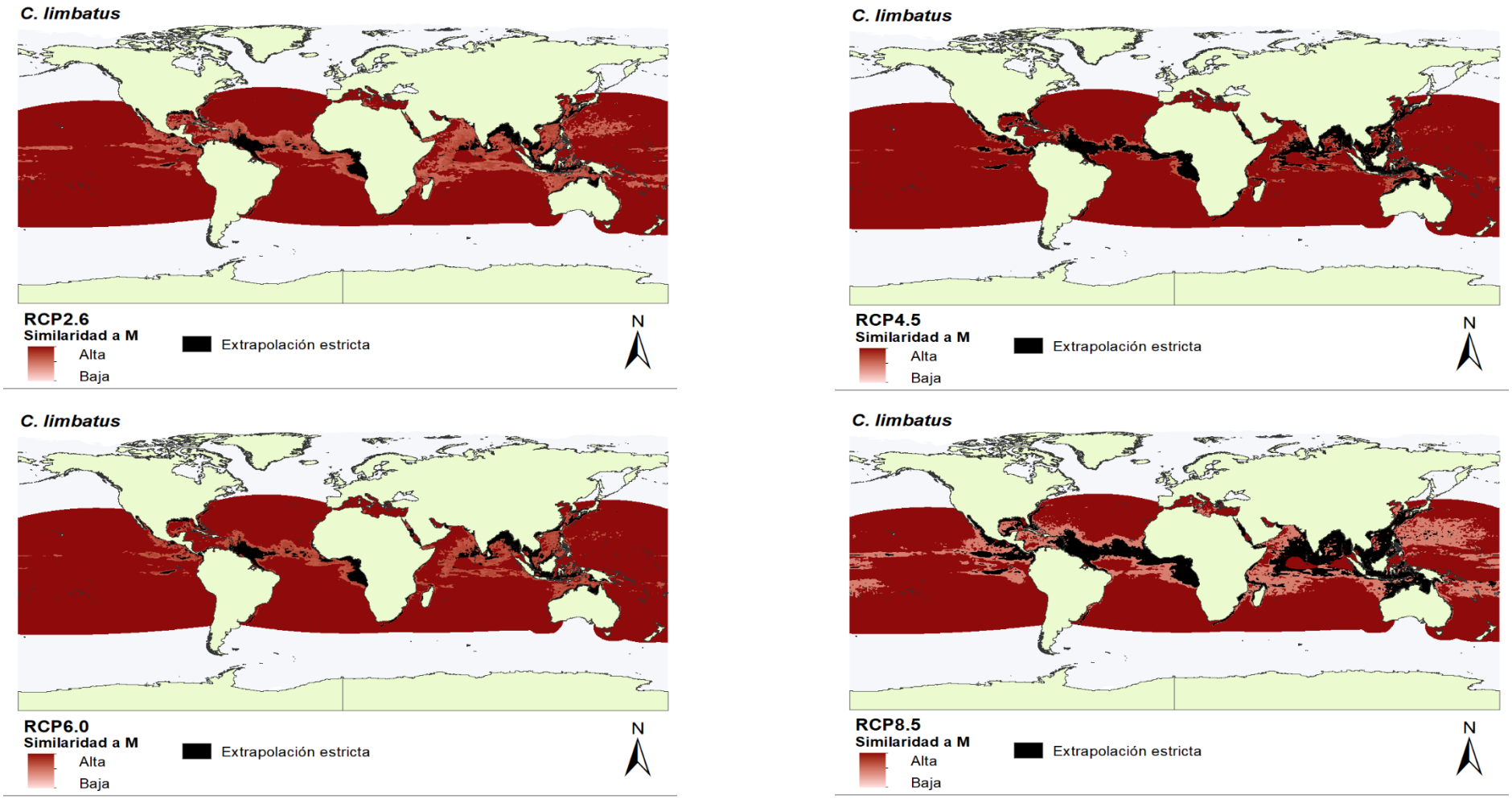


Figura 33. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus limbatus del análisis MOP.

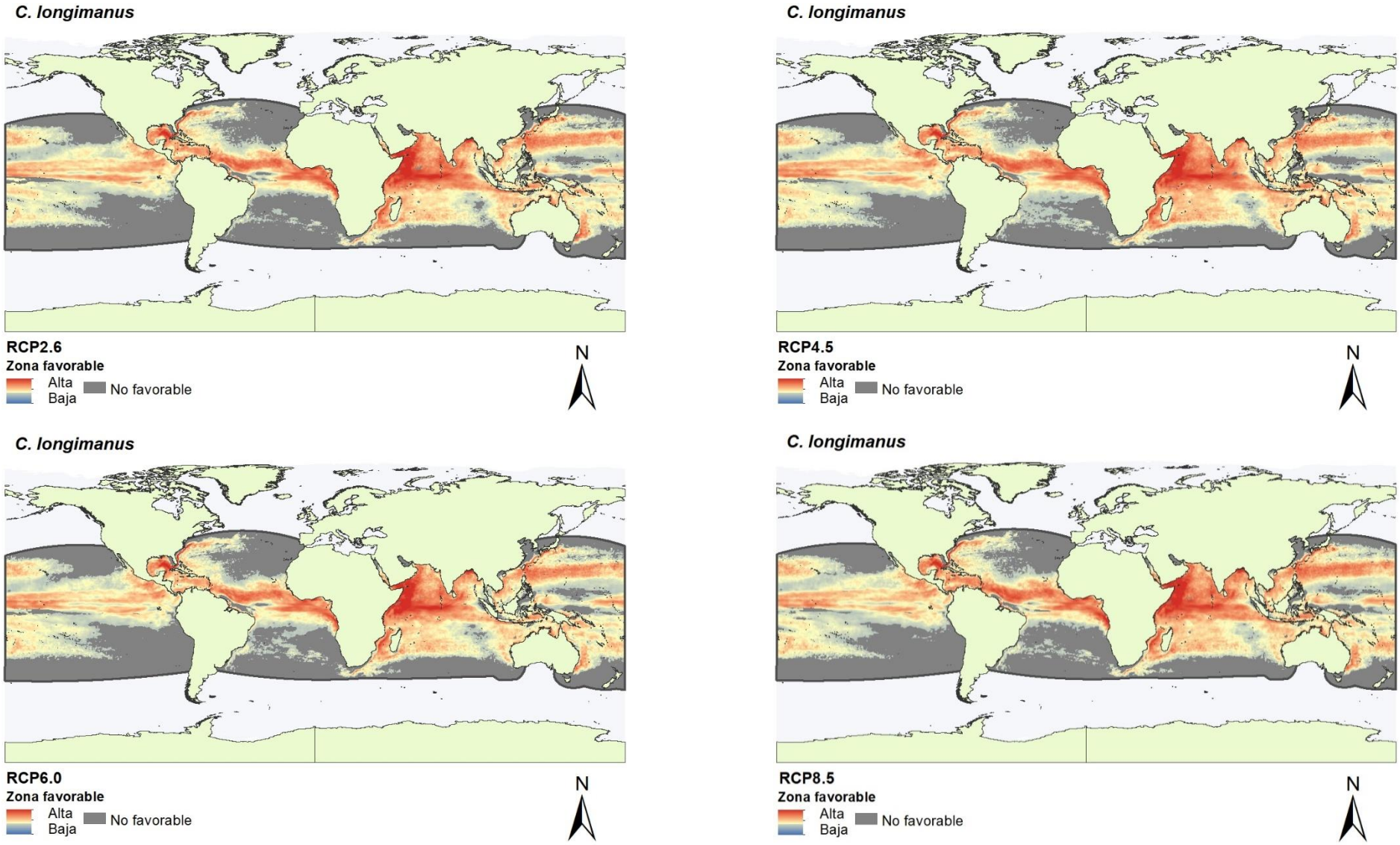


Figura 34. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus longimanus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

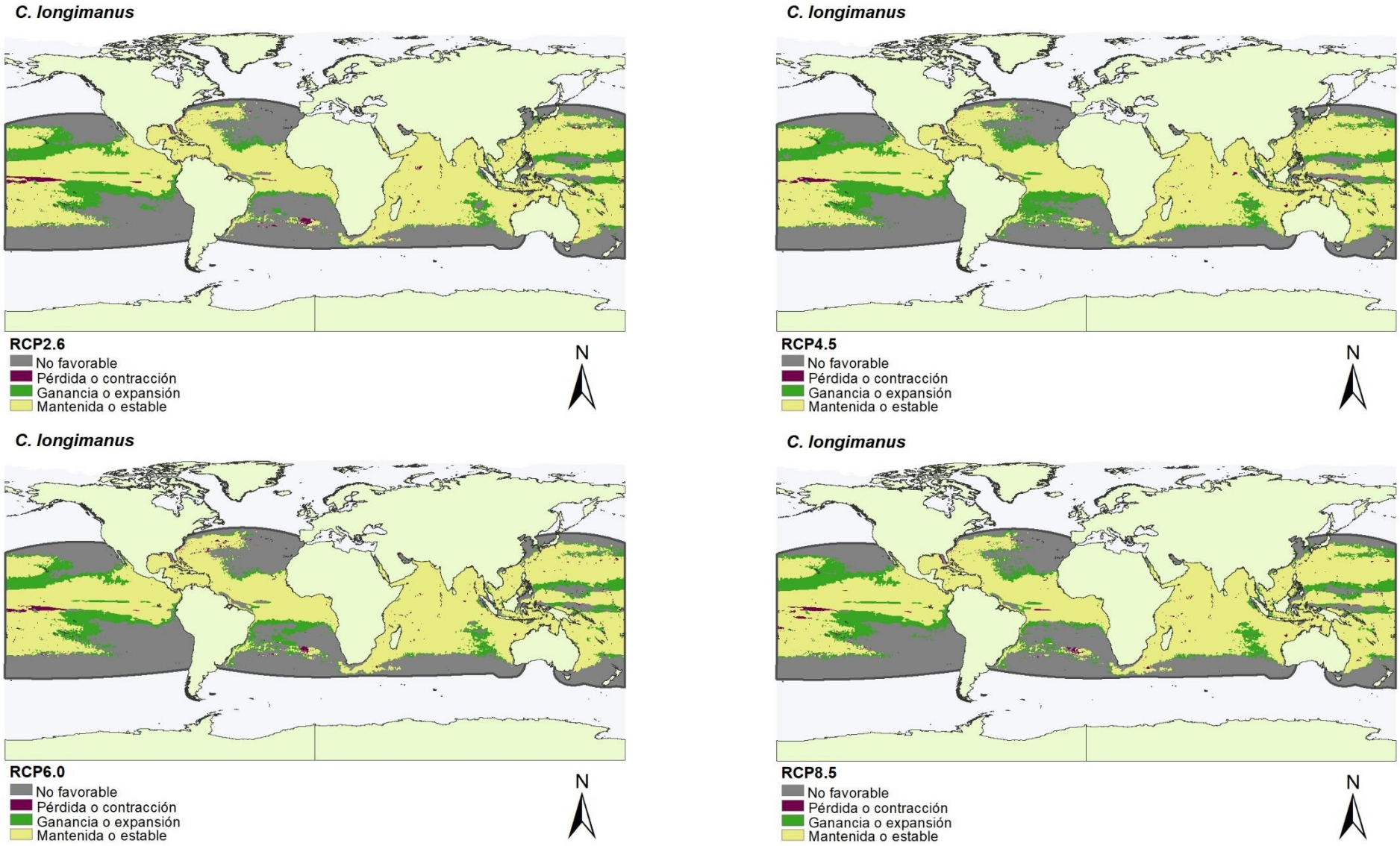


Figura 35. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus longimanus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

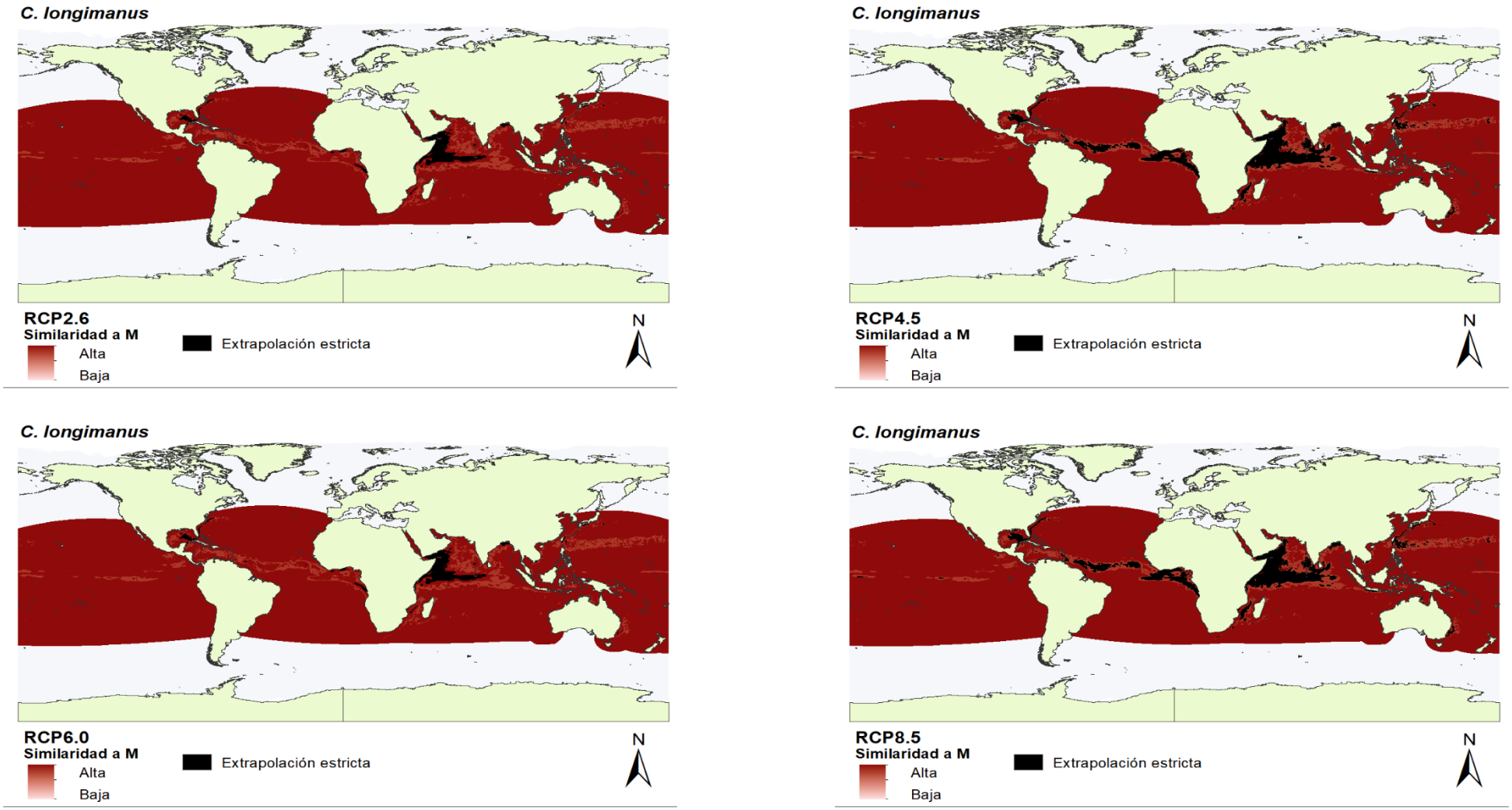


Figura 36. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus longimanus del análisis MOP.

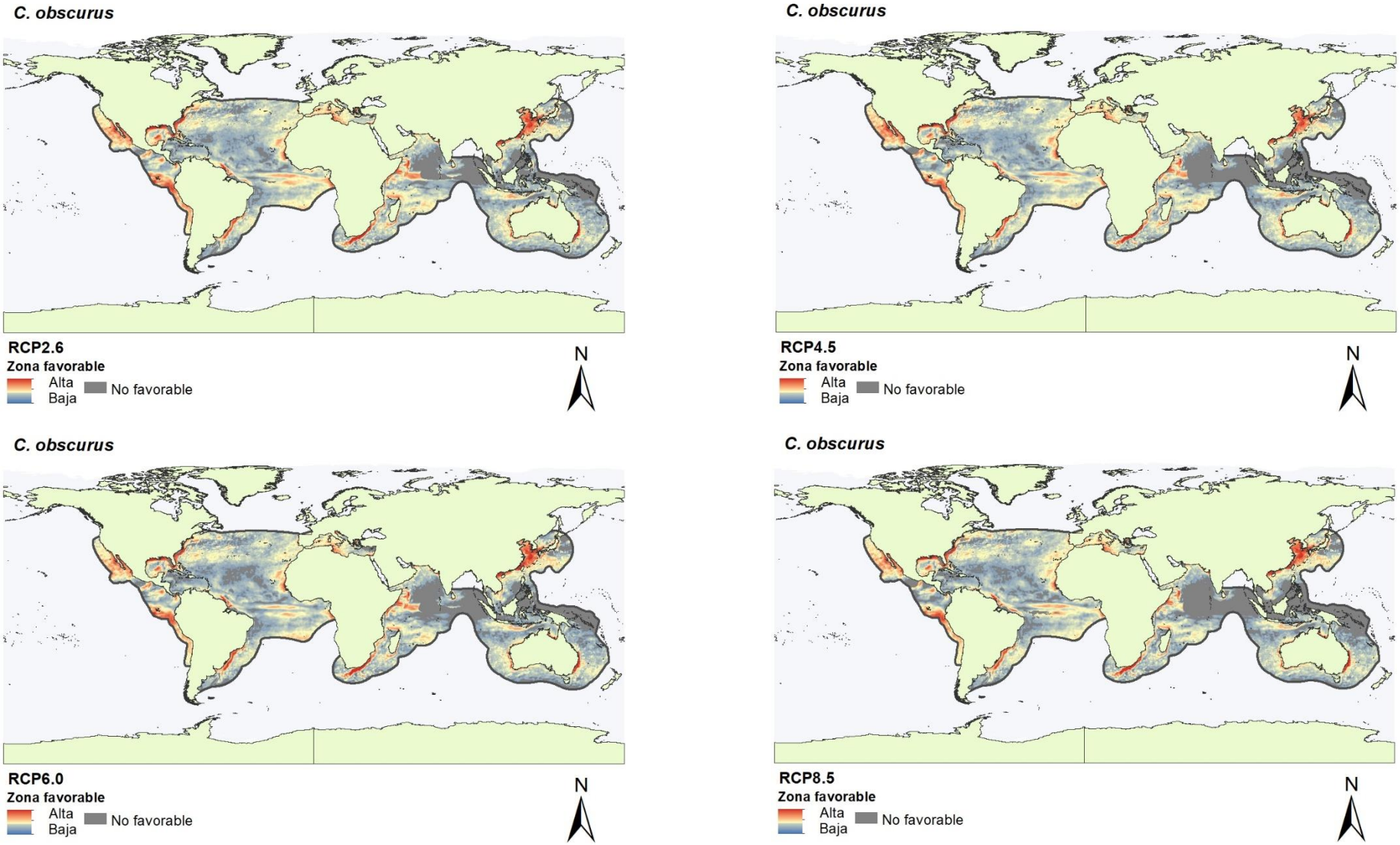


Figura 37. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus obscurus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

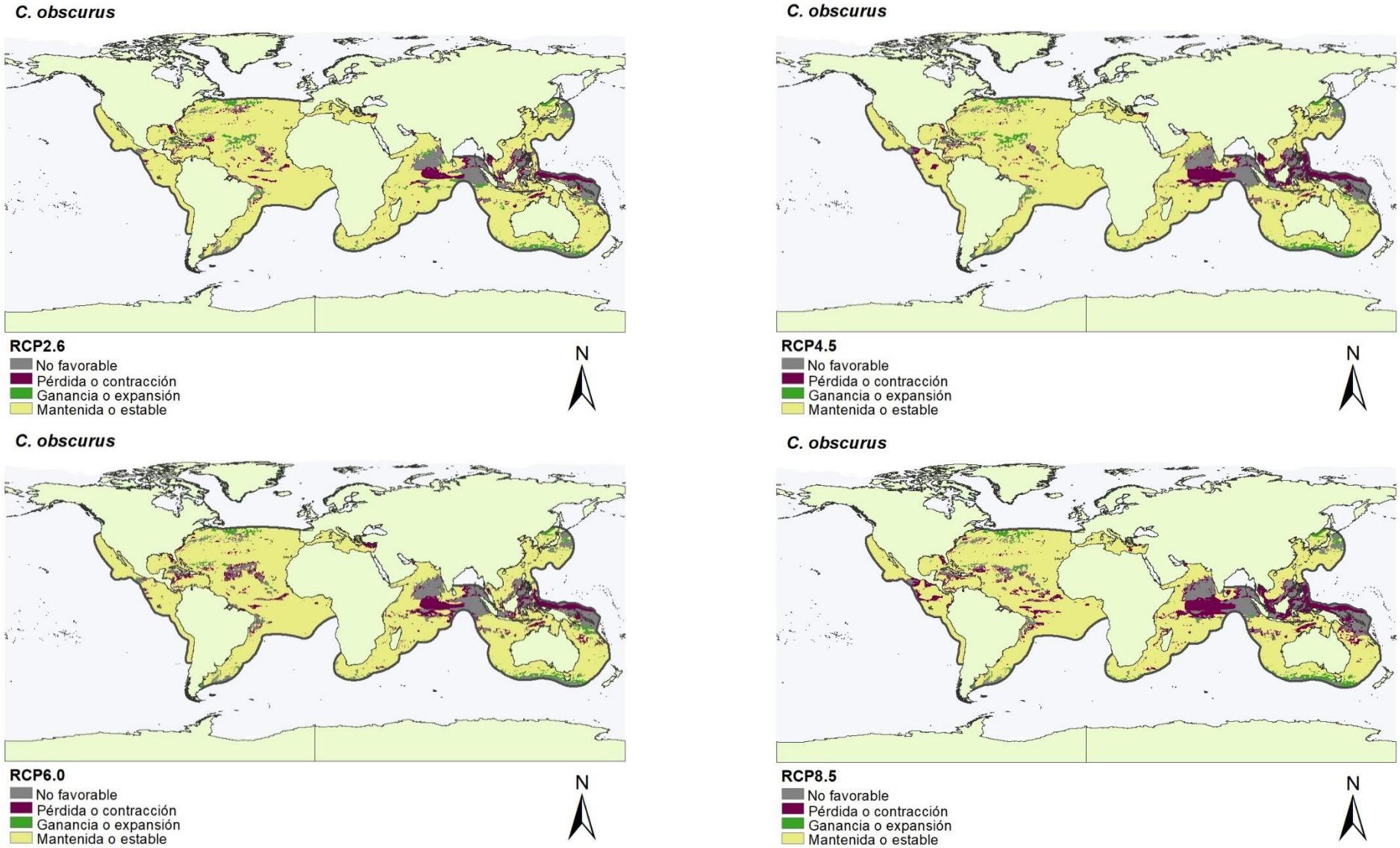


Figura 38. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus obscurus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

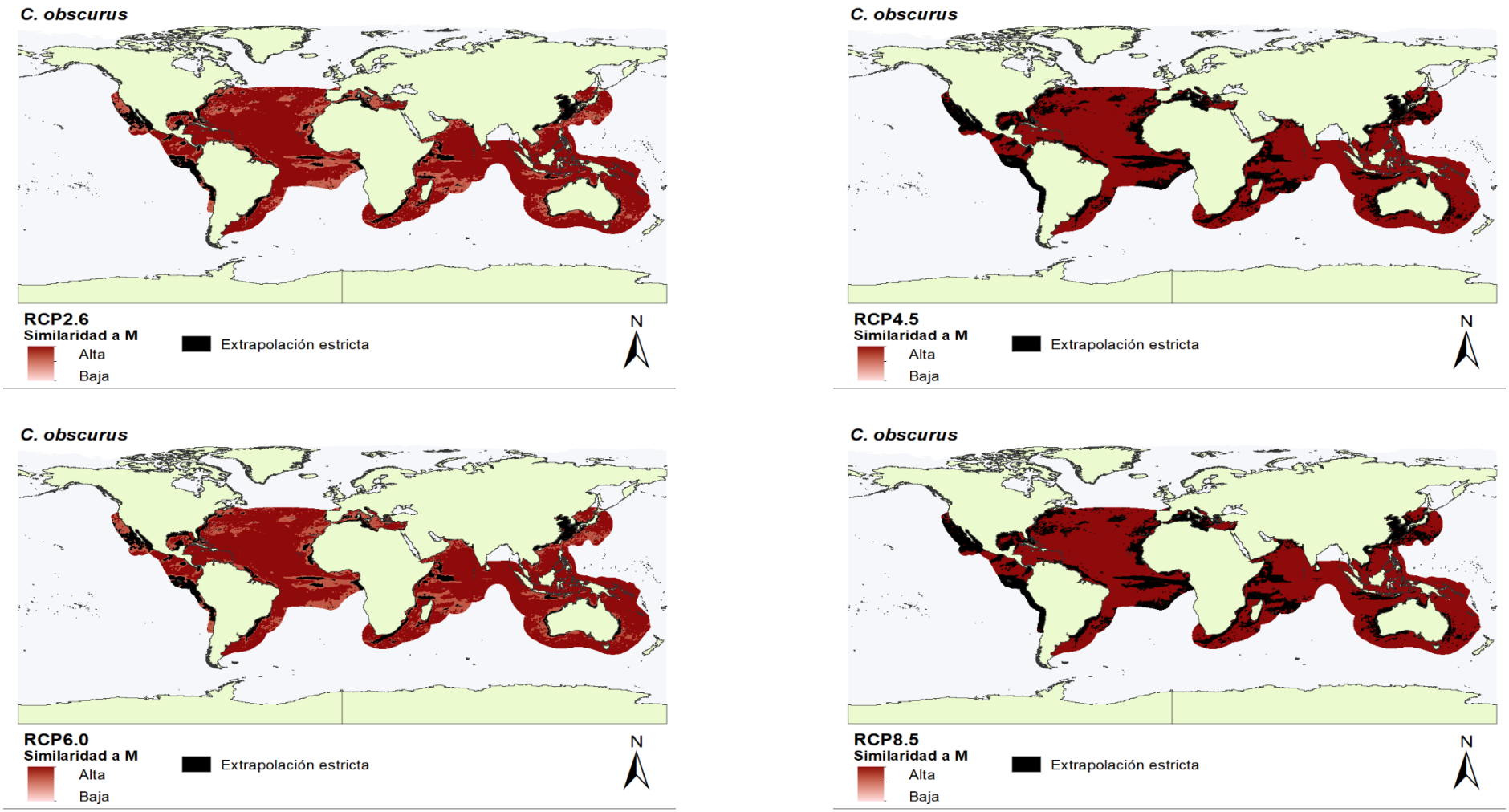


Figura 39. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus obscurus del análisis MOP.

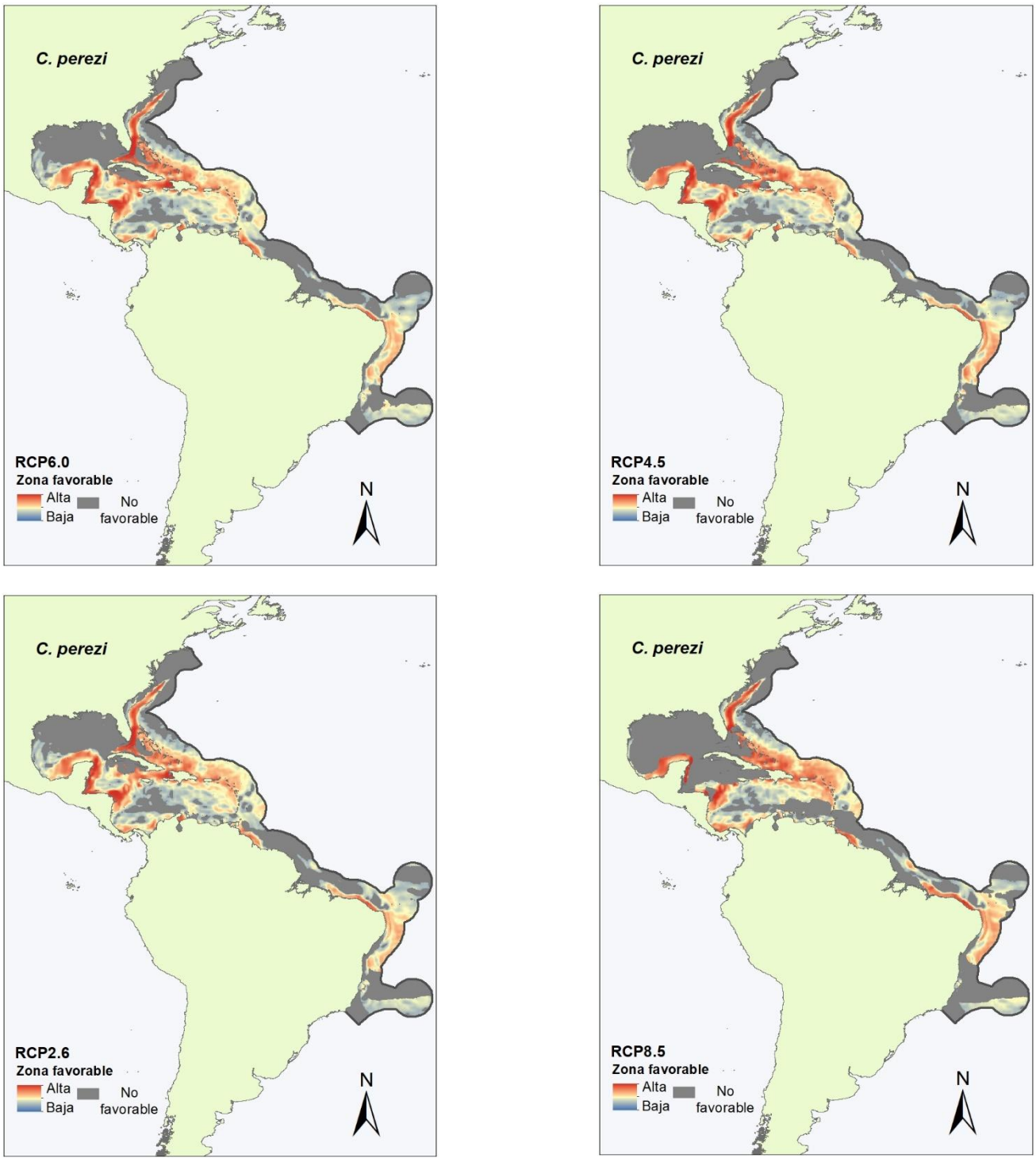


Figura 40. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus perezi que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

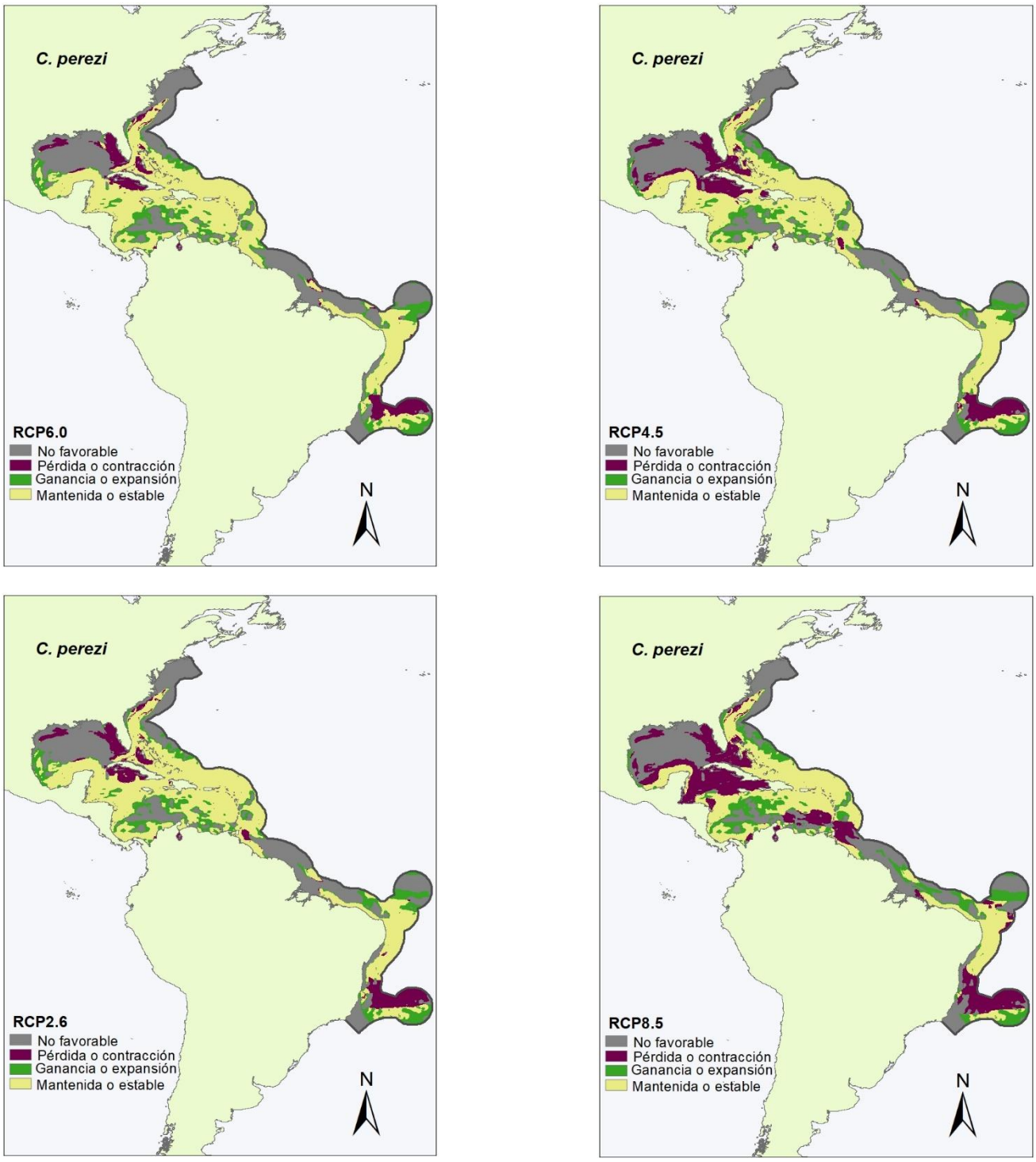


Figura 41. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus perezi para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

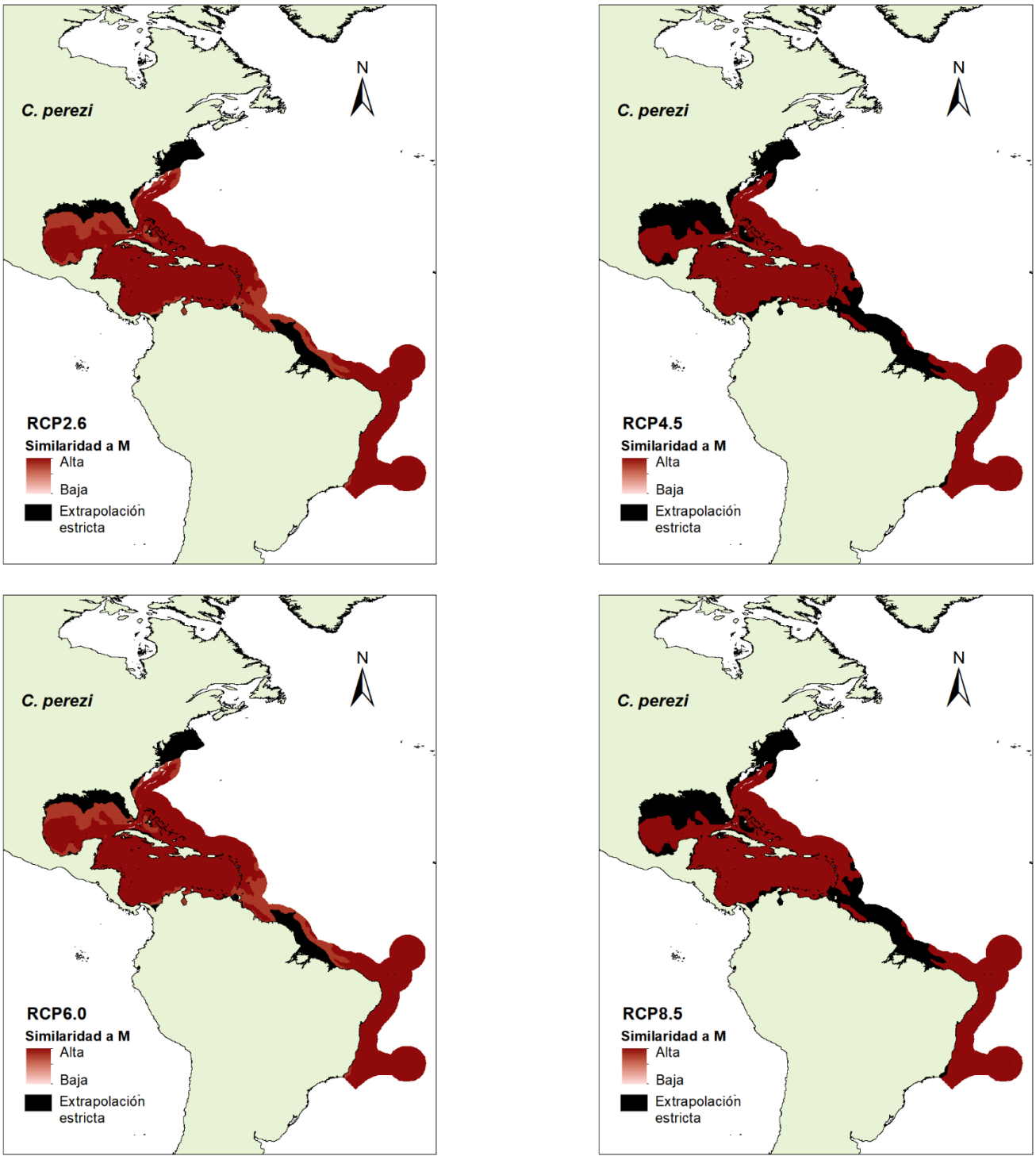


Figura 42. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus perezi del análisis MOP.

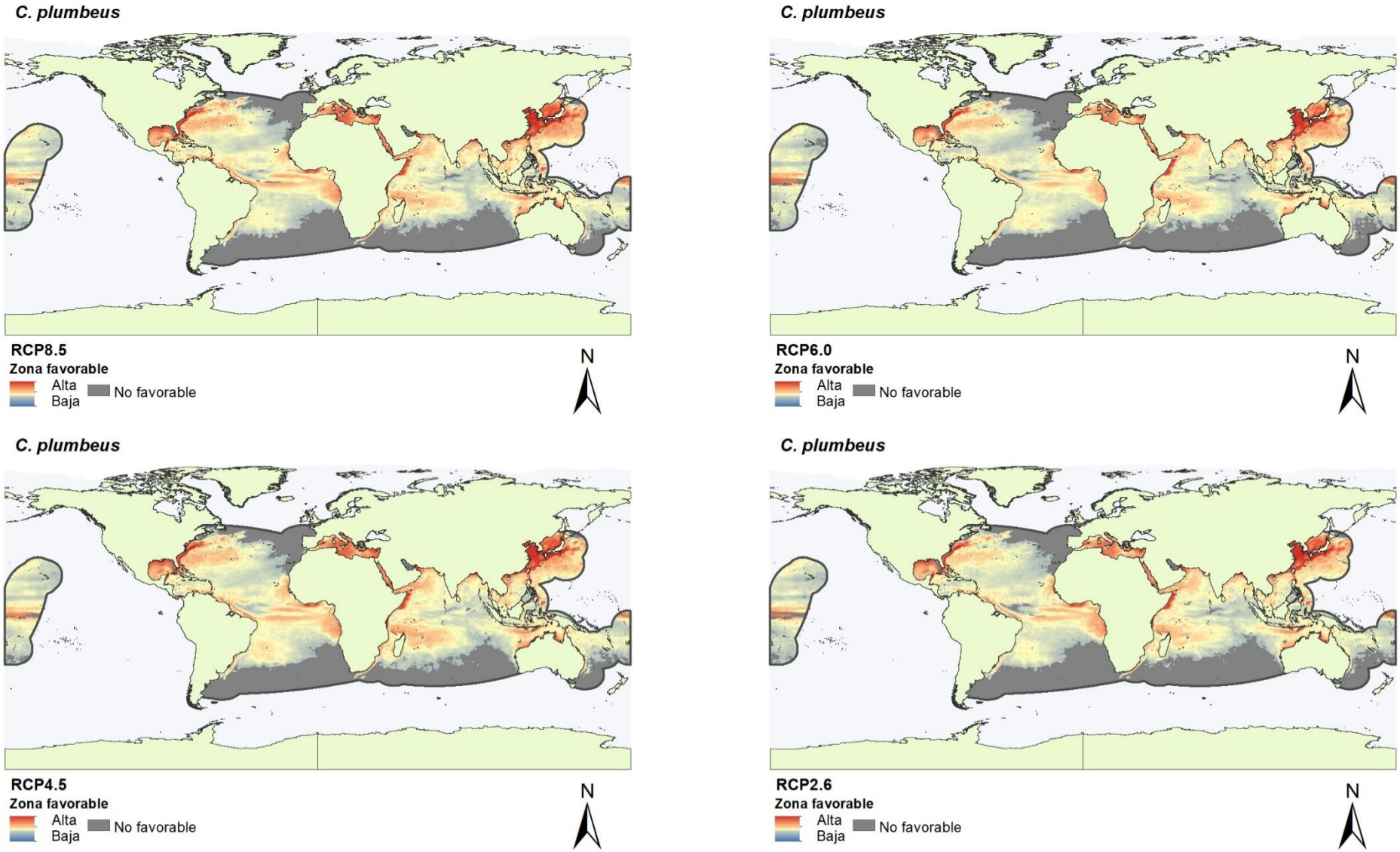


Figura 43. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus plumbeus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

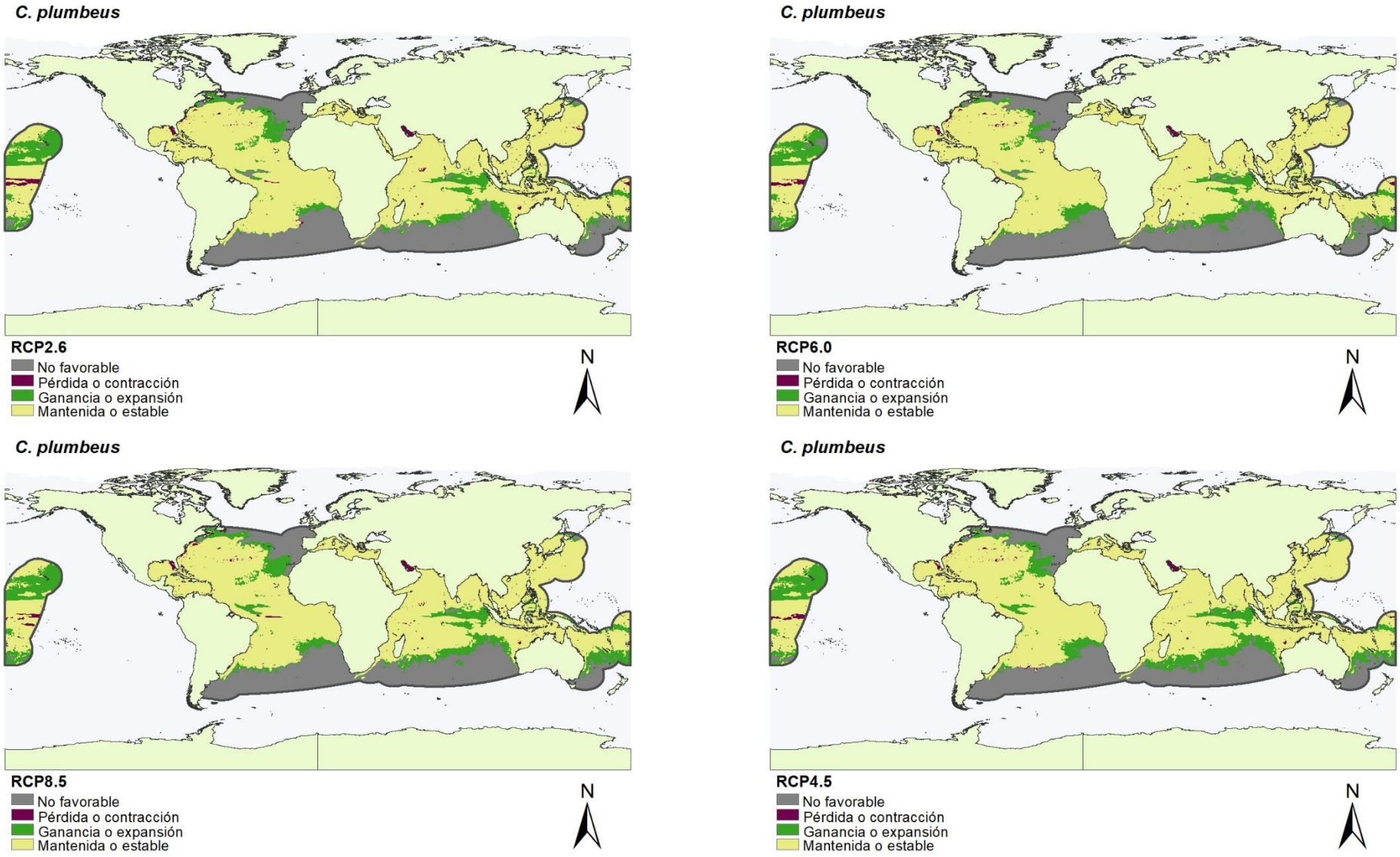


Figura 44. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus plumbeus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

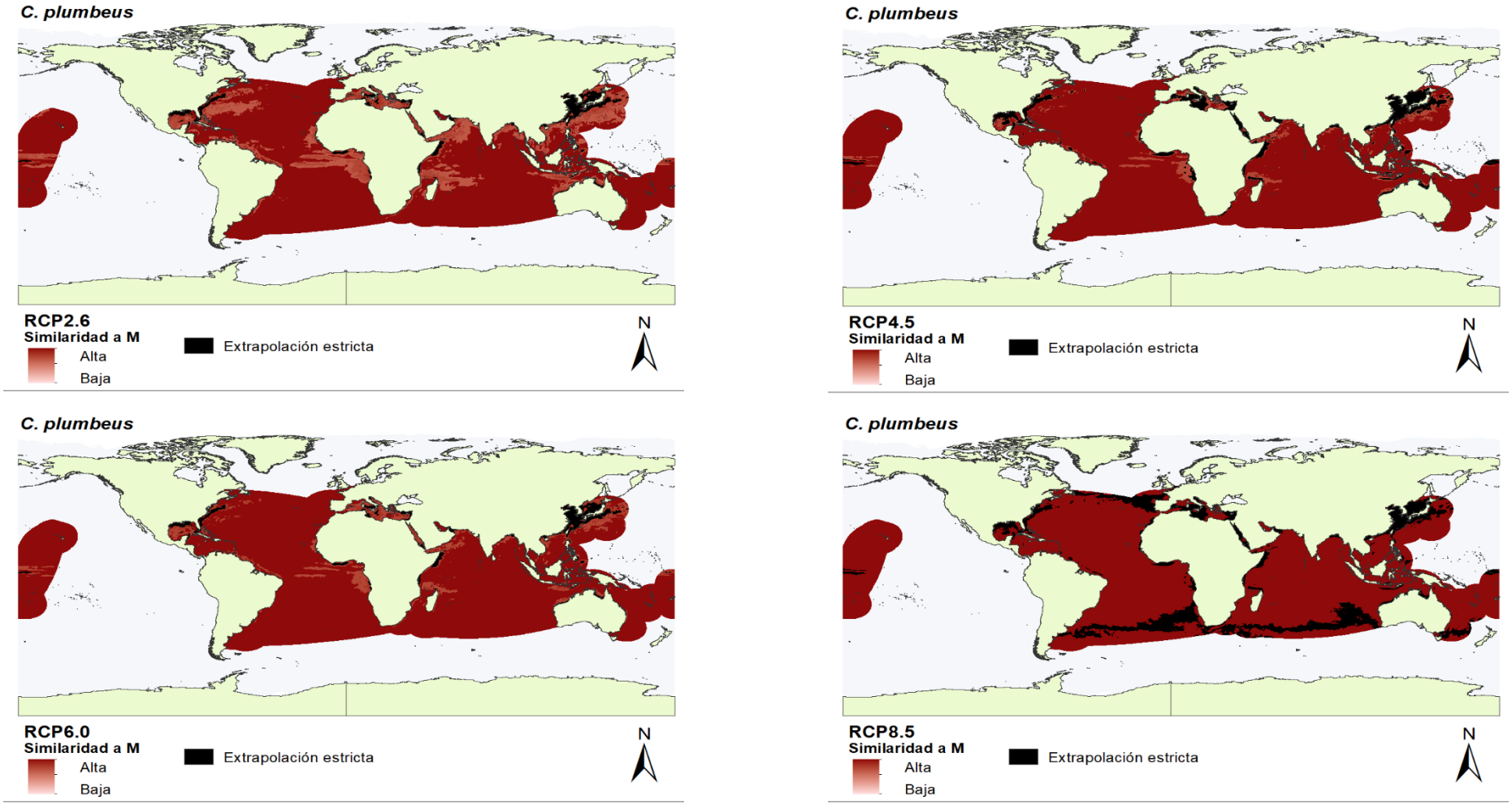


Figura 45. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus plumbeus del análisis MOP.

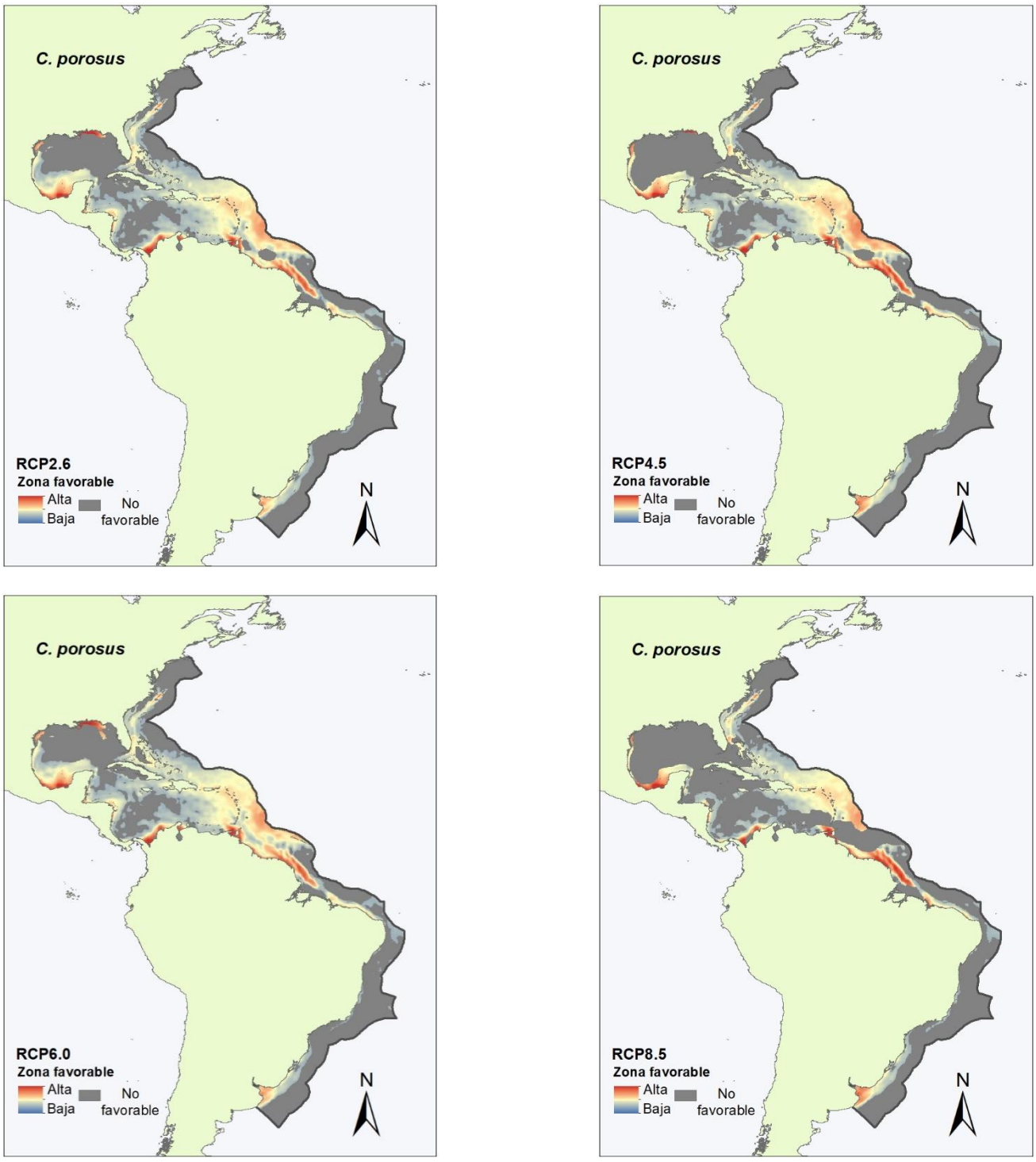


Figura 46. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus porosus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

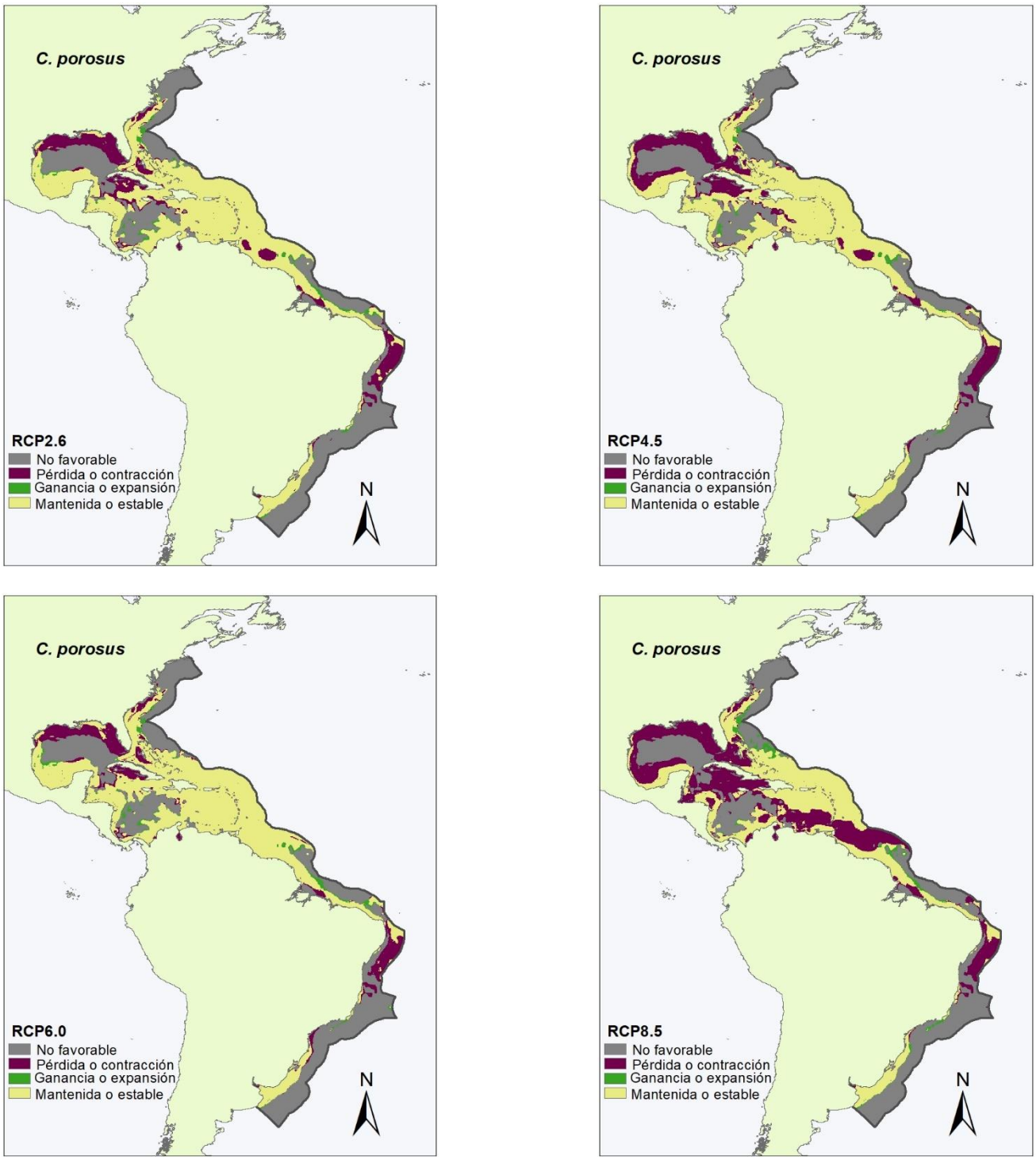


Figura 47. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus porosus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

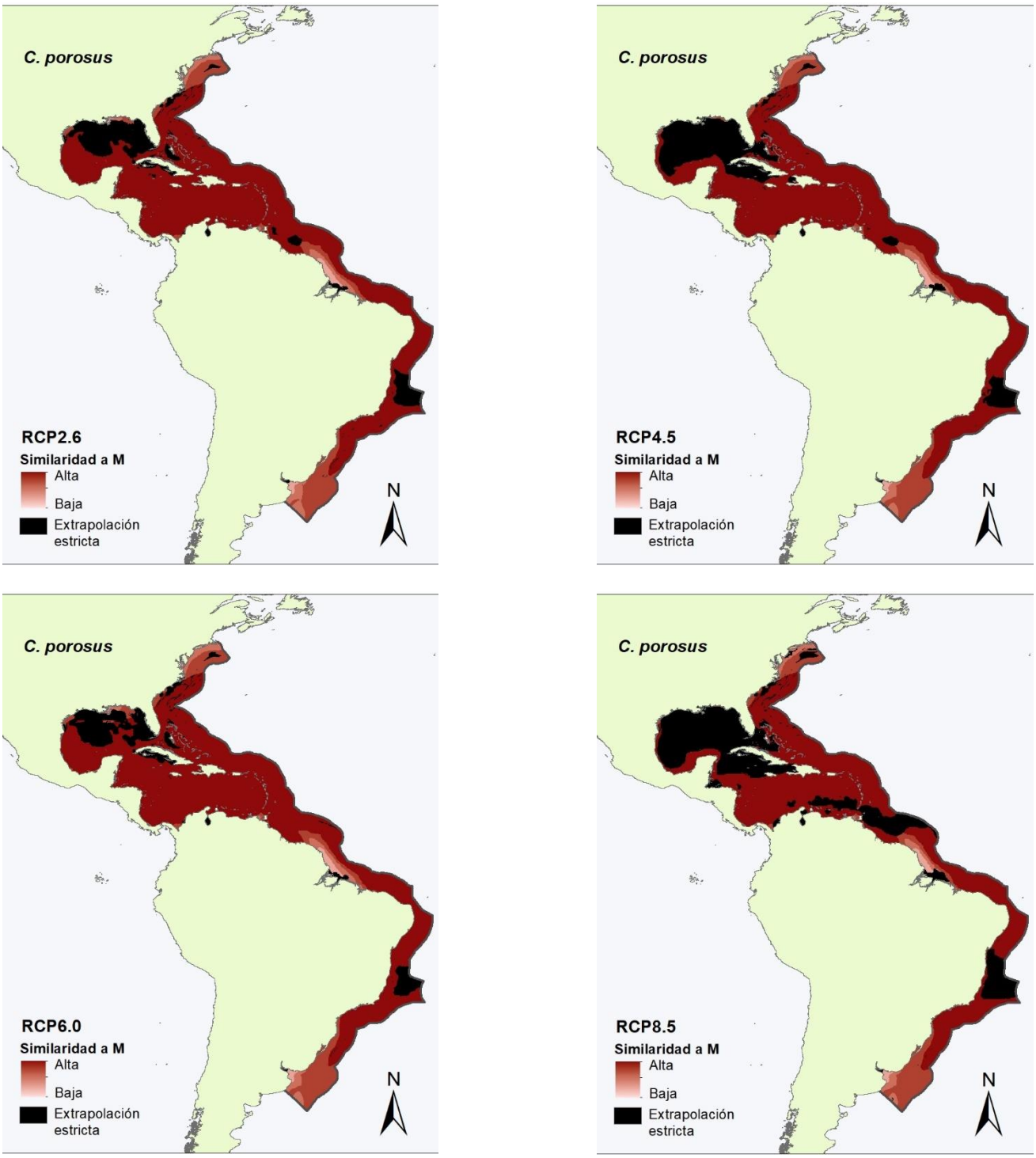


Figura 48. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus porosus del análisis MOP.

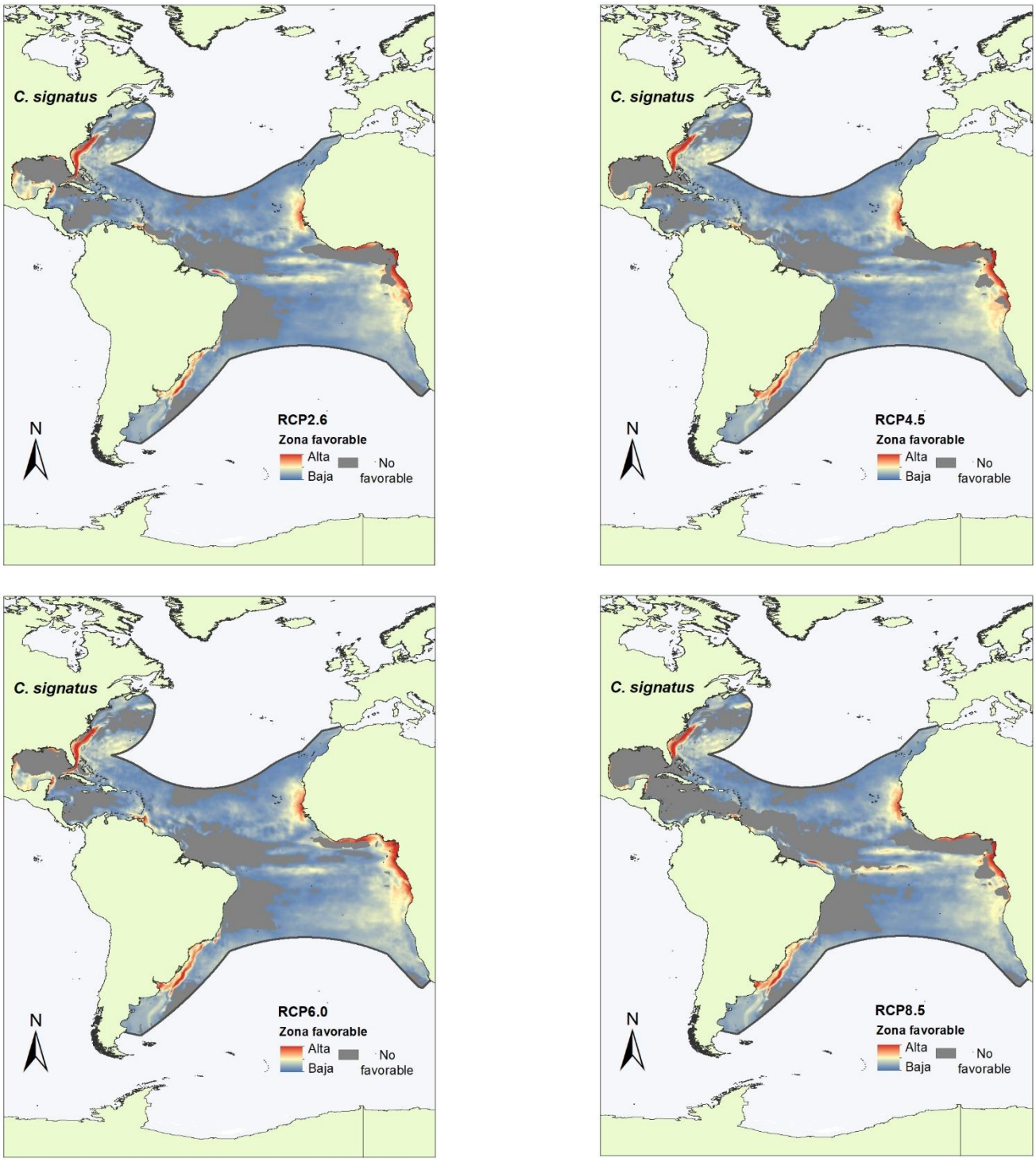


Figura 49. Modelo de nicho ecológico de Carcharhinus signatus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

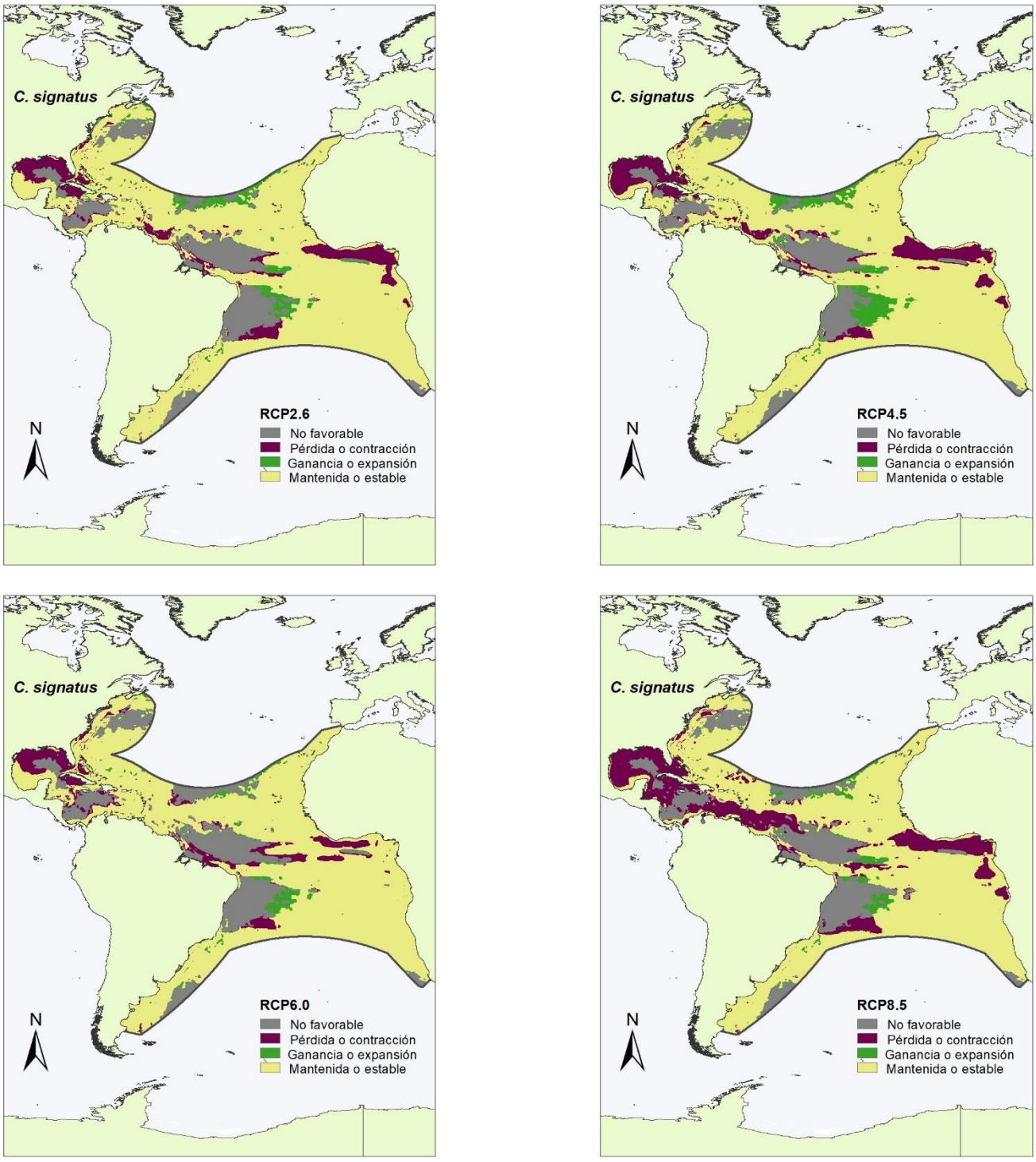


Figura 50. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Carcharhinus signatus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

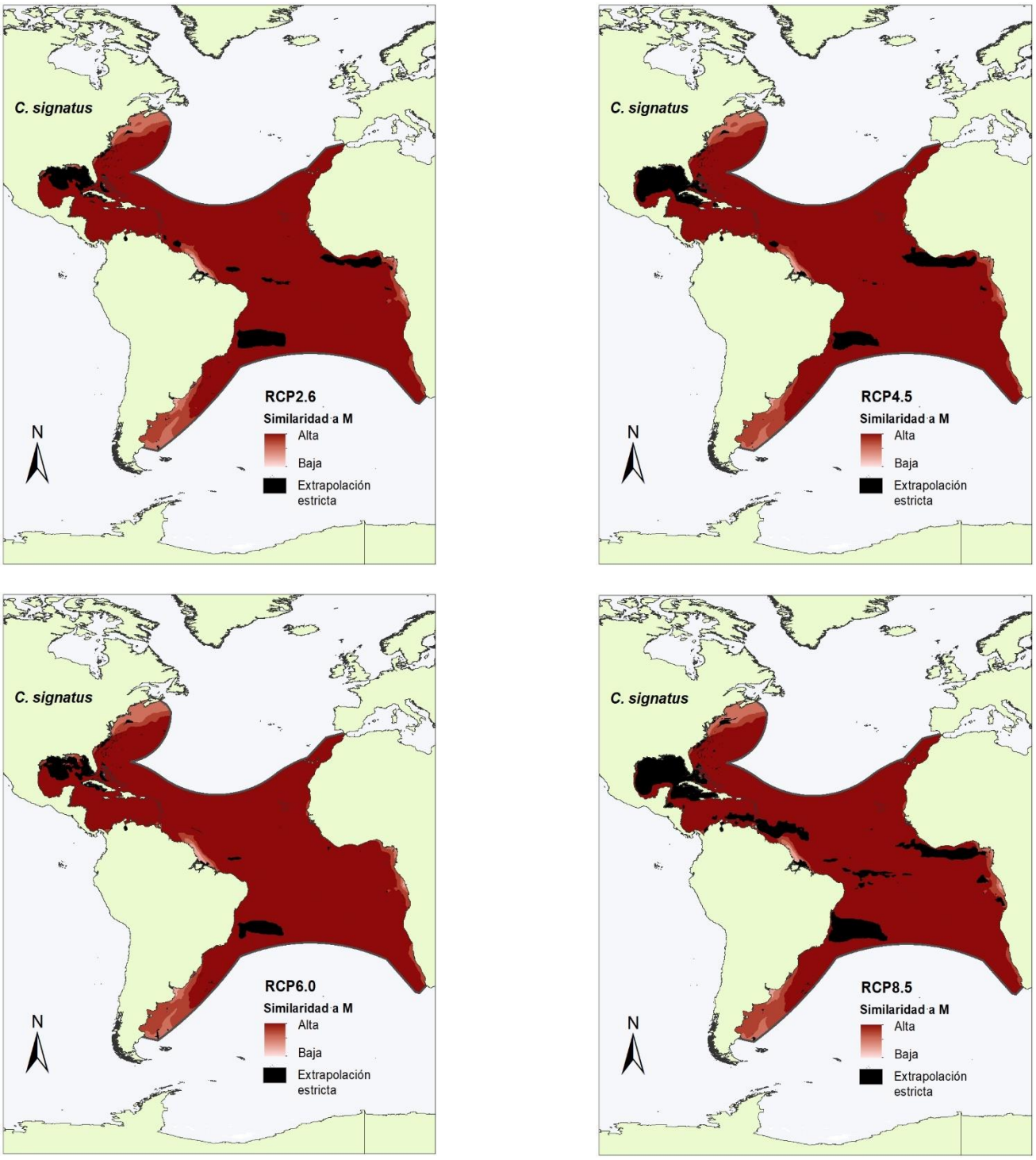


Figura 51. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Carcharhinus signatus del análisis MOP.

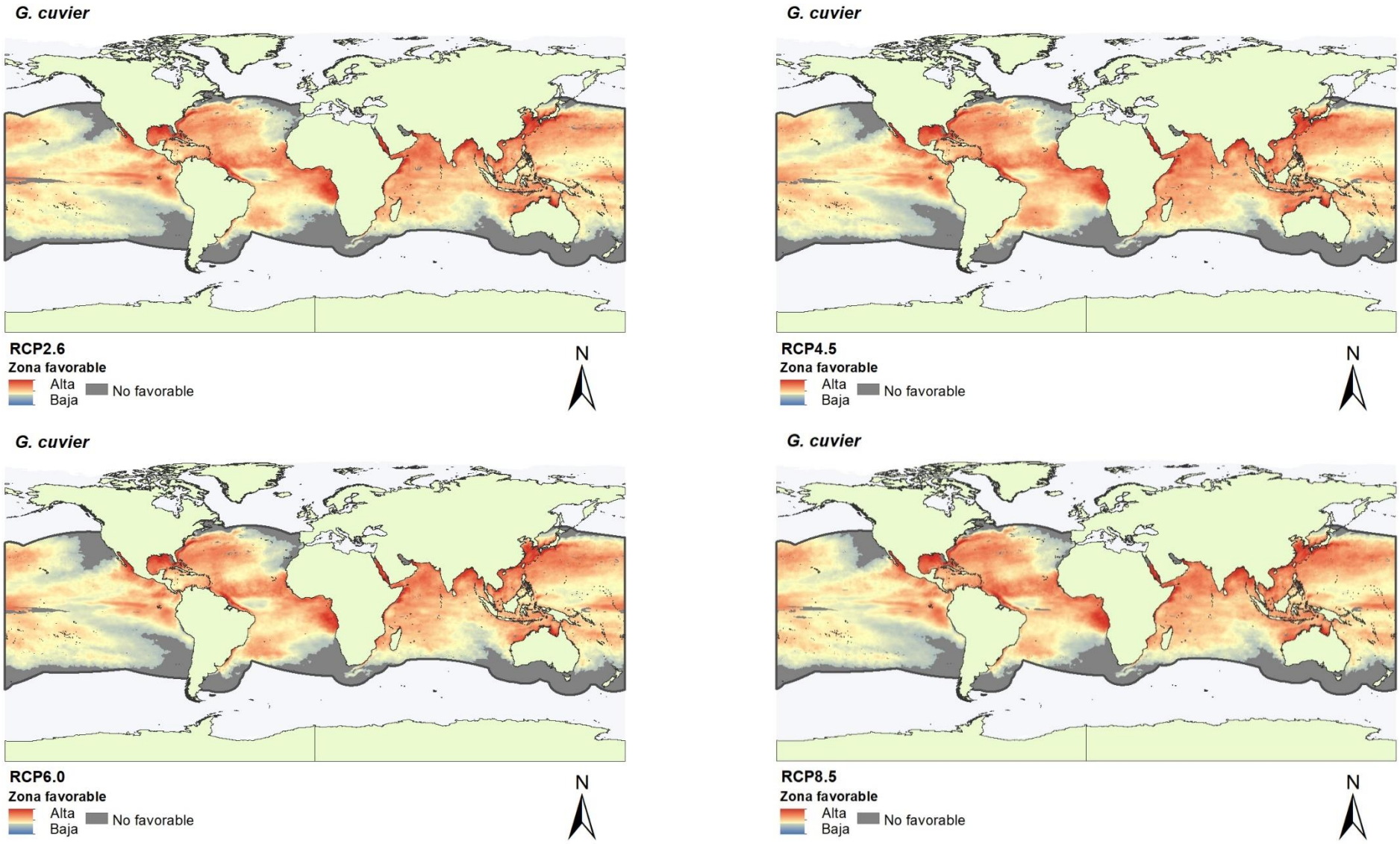


Figura 52. Modelo de nicho ecológico de Galeocerdo cuvier que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

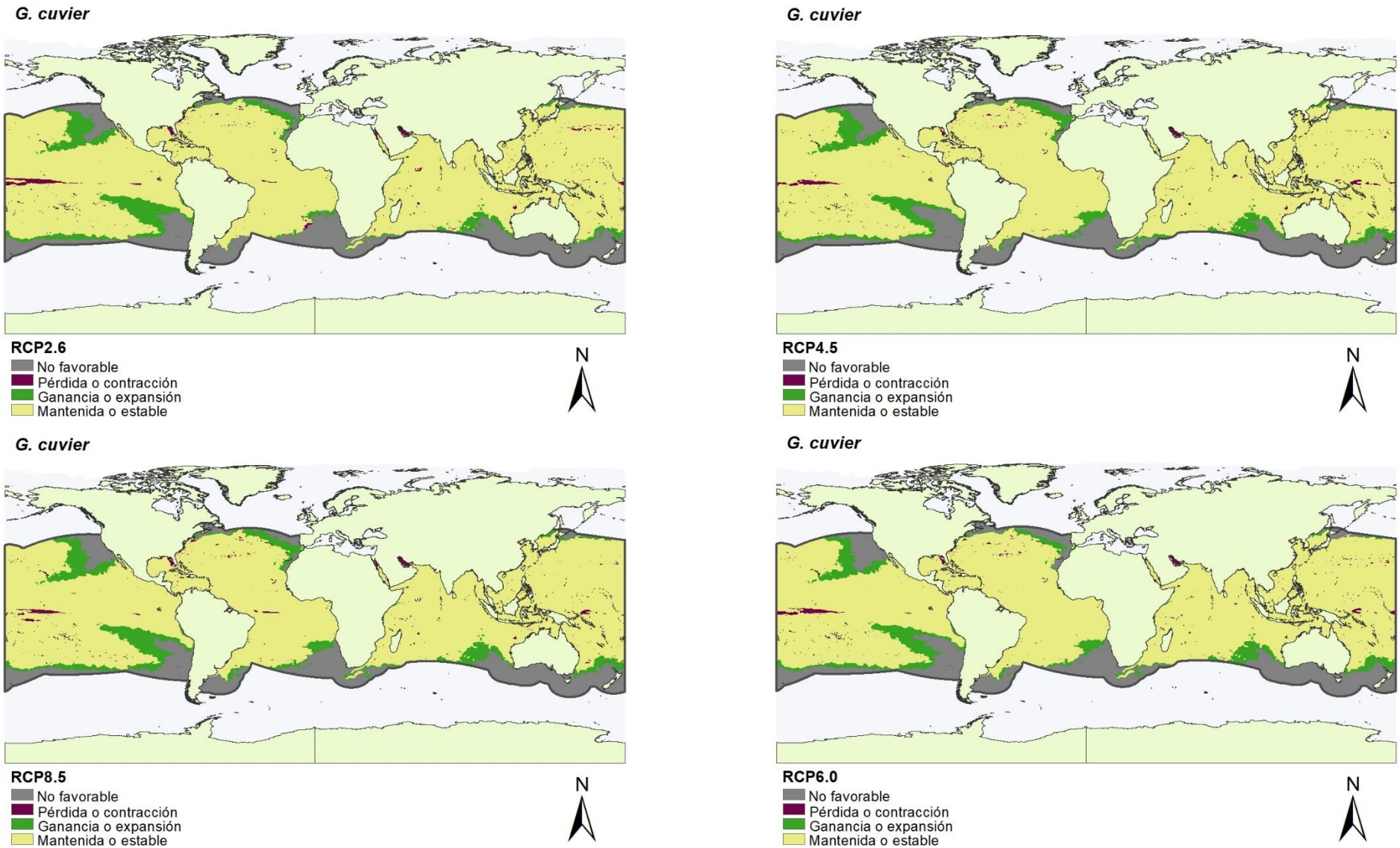


Figura 53. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Galeocerdo cuvier para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

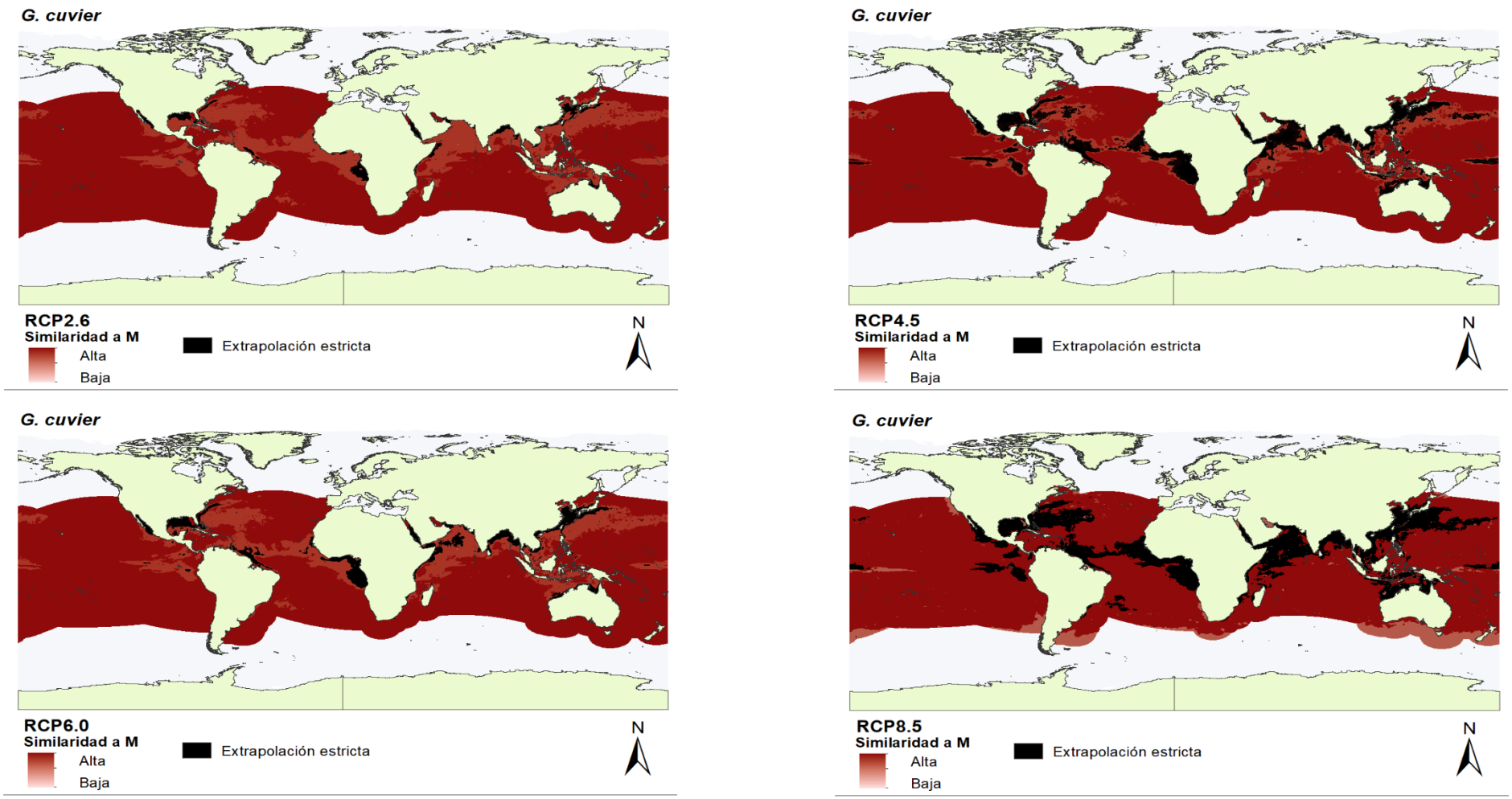


Figura 54. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Galeocerdo cuvier del análisis MOP.

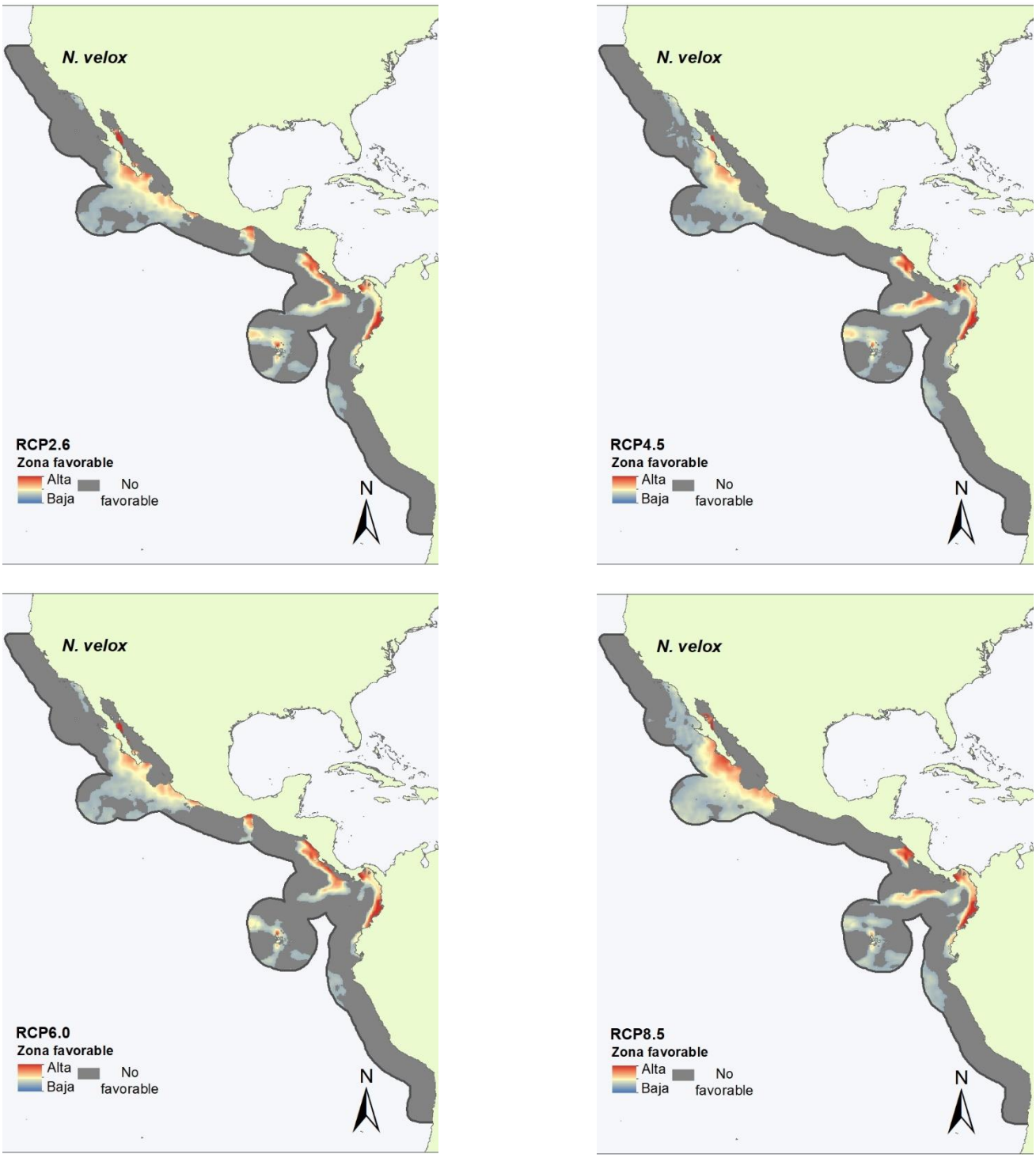


Figura 55. Modelo de nicho ecológico de Nasolamia velox que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

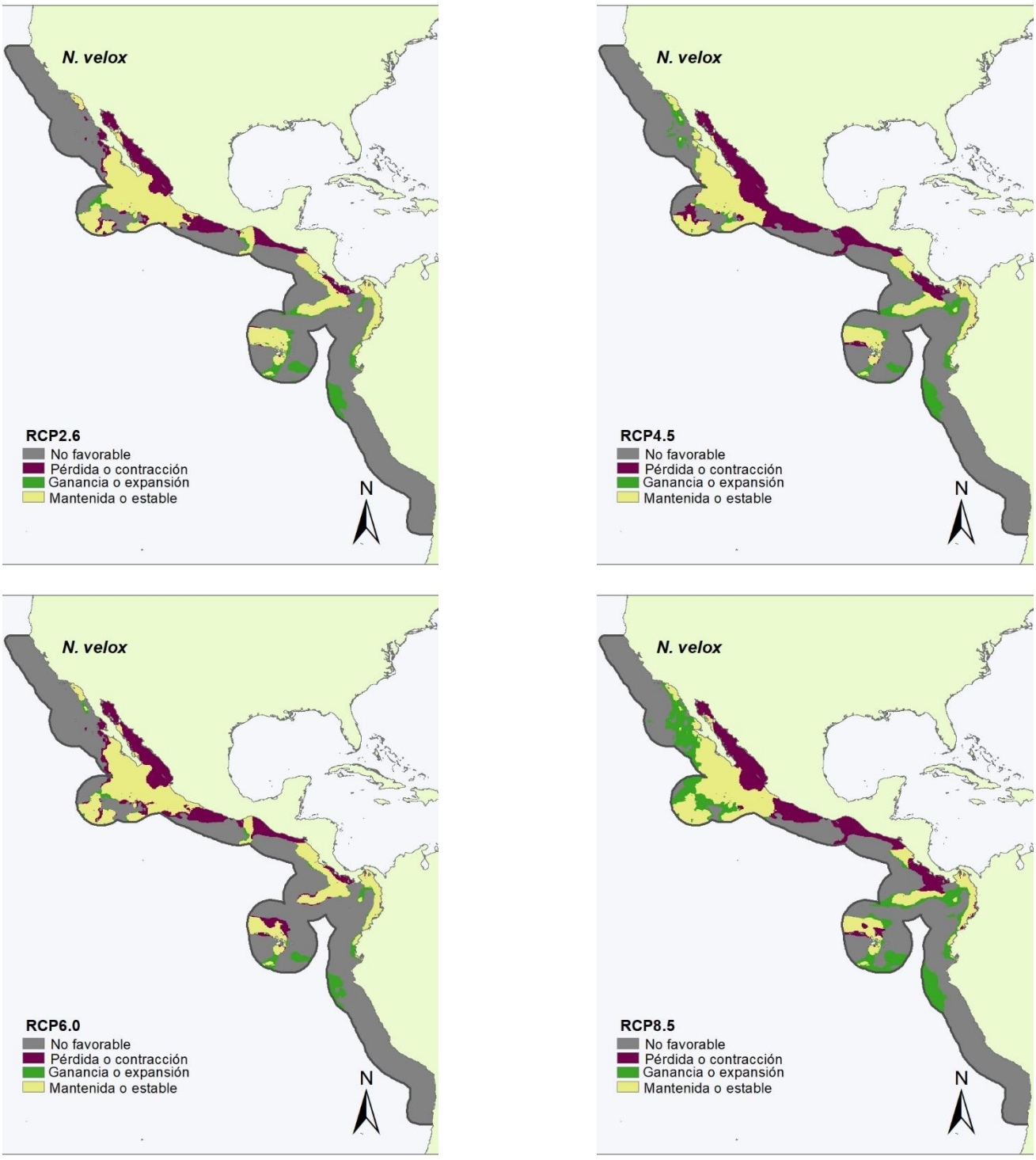


Figura 56. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Nasolamia velox para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

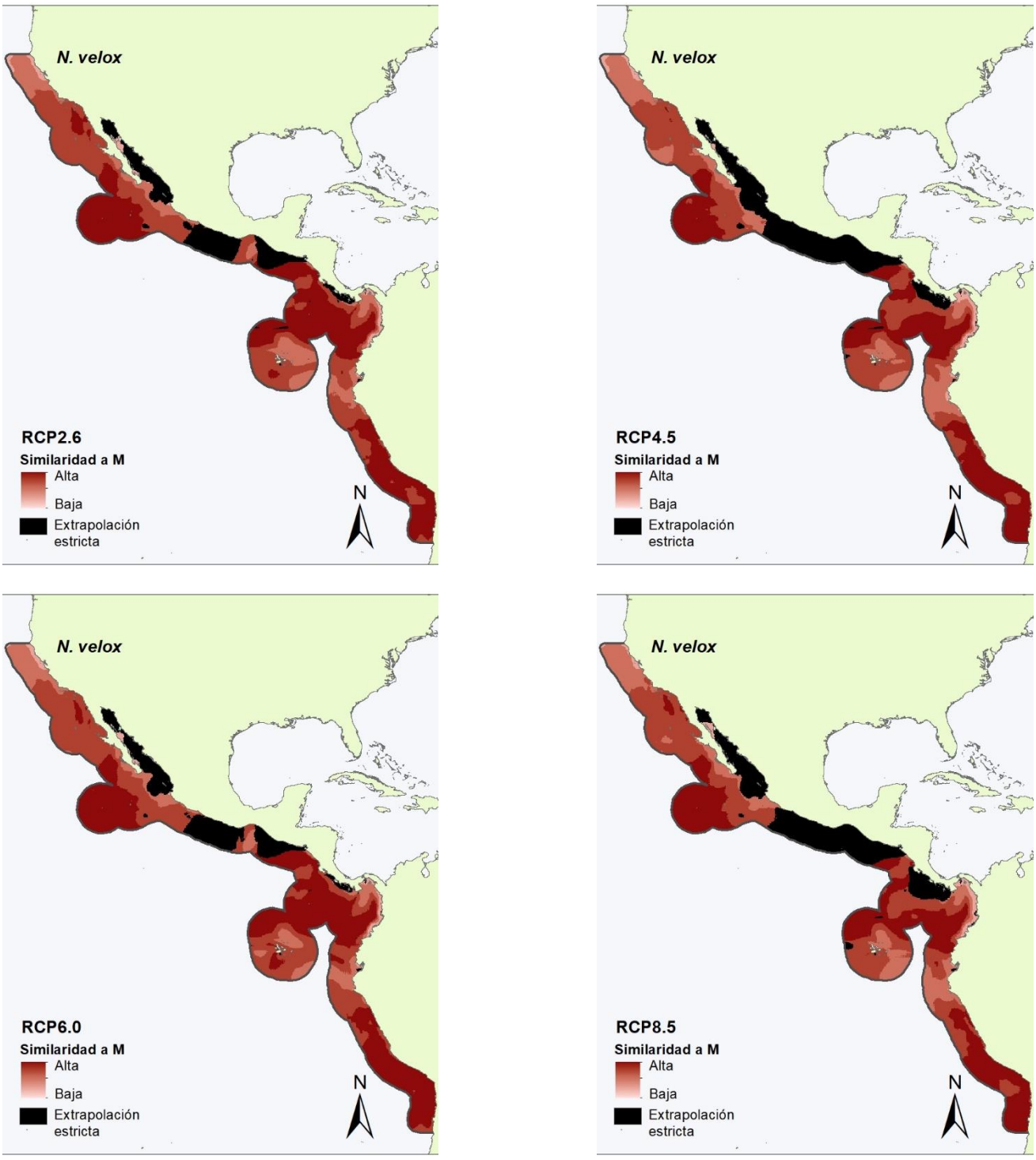


Figura 57. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Nasolamia velox del análisis MOP.

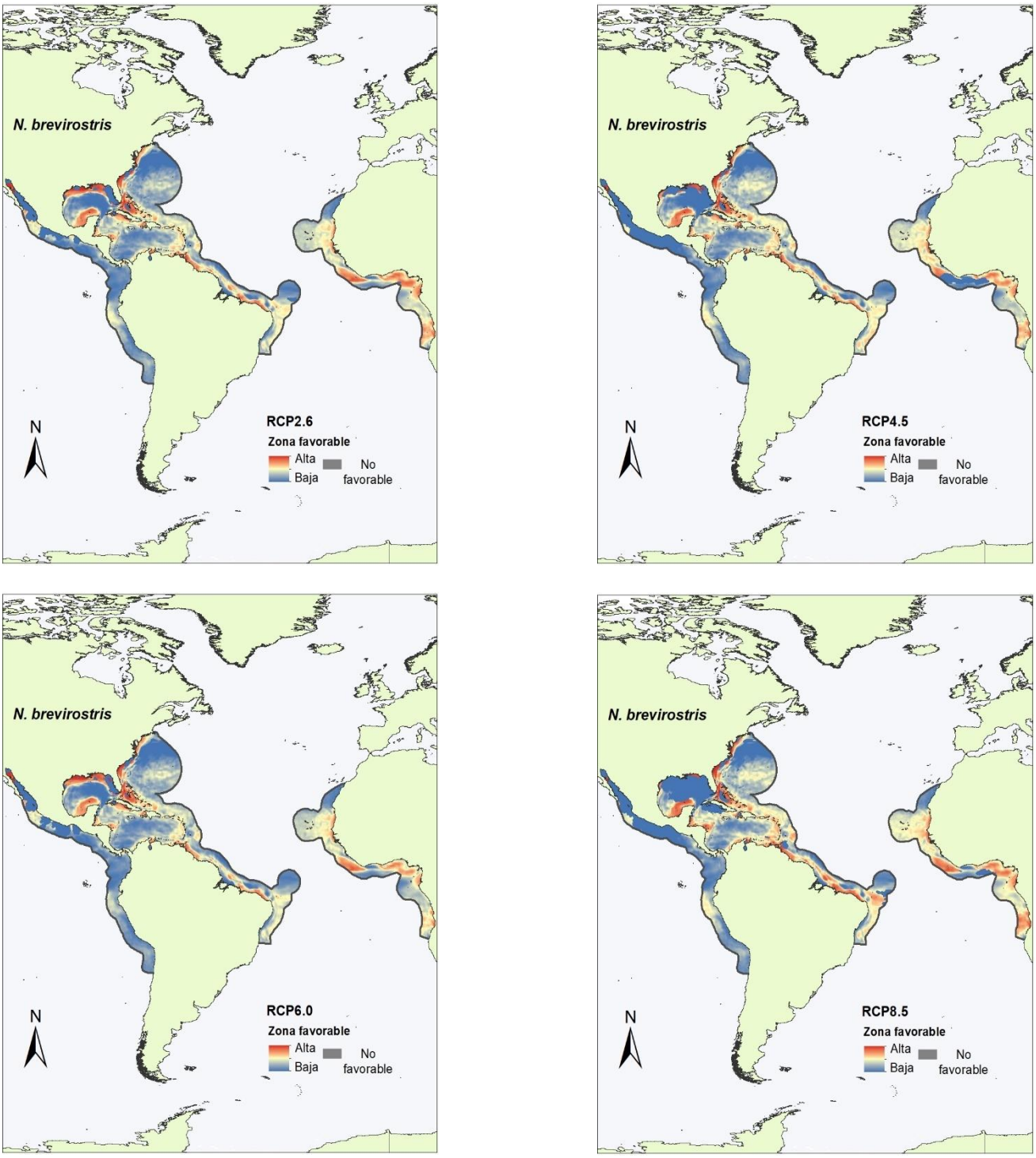


Figura 58. Modelo de nicho ecológico de Negaprion brevirostris que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

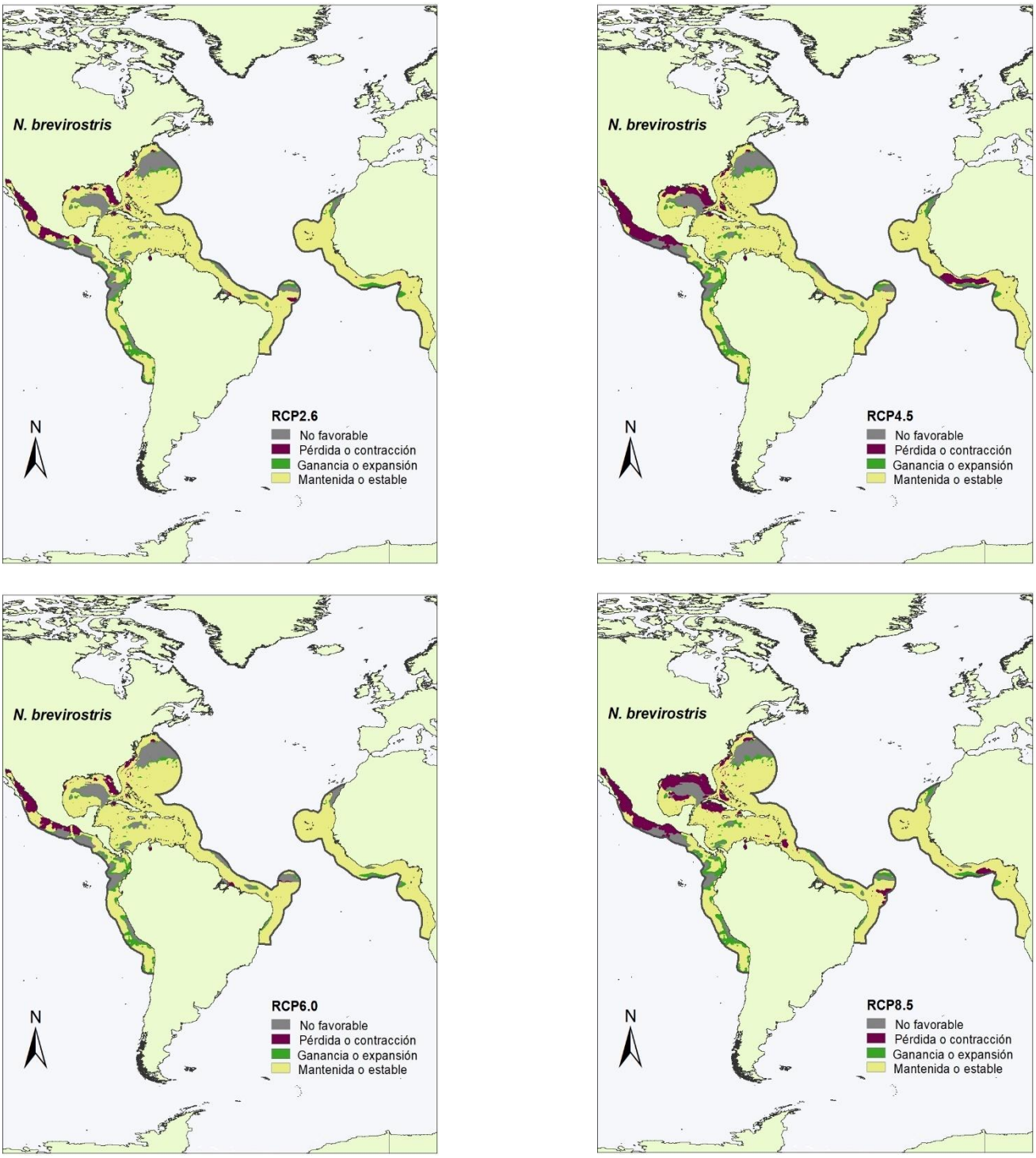


Figura 59. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Negaprion brevirostris para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

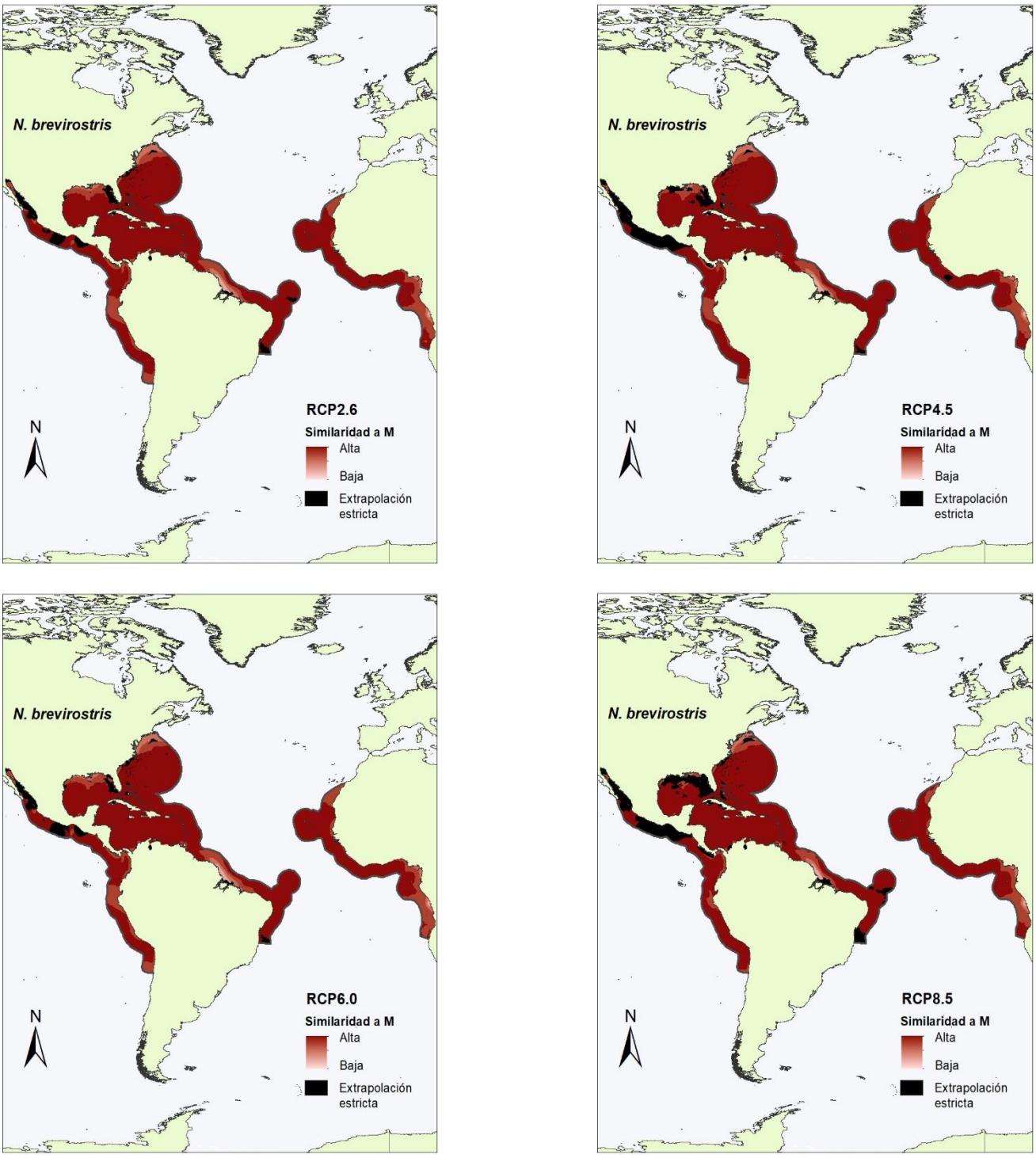


Figura 60. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Negaprion brevirostris del análisis MOP.

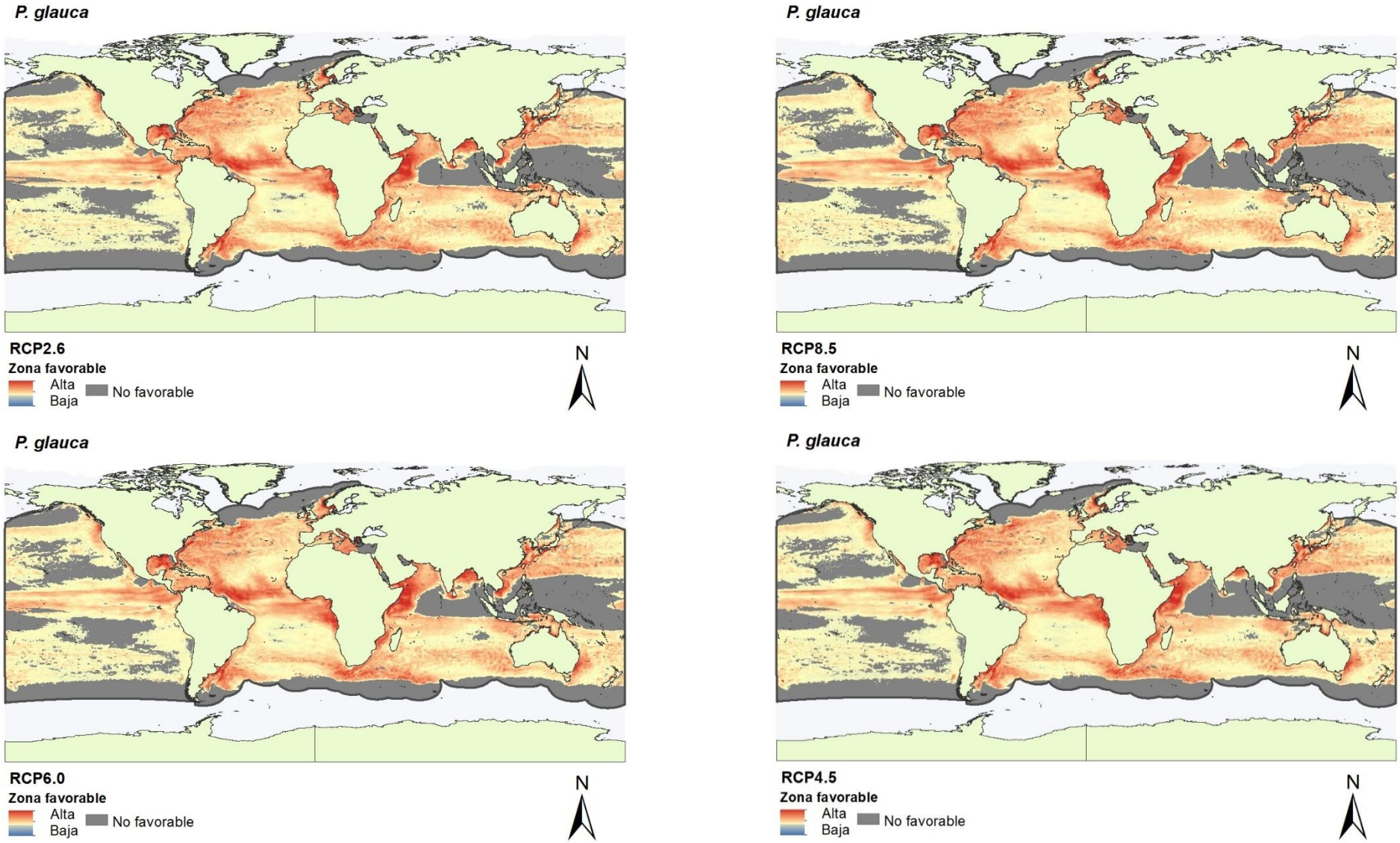


Figura 61. Modelo de nicho ecológico de Prionace glauca que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

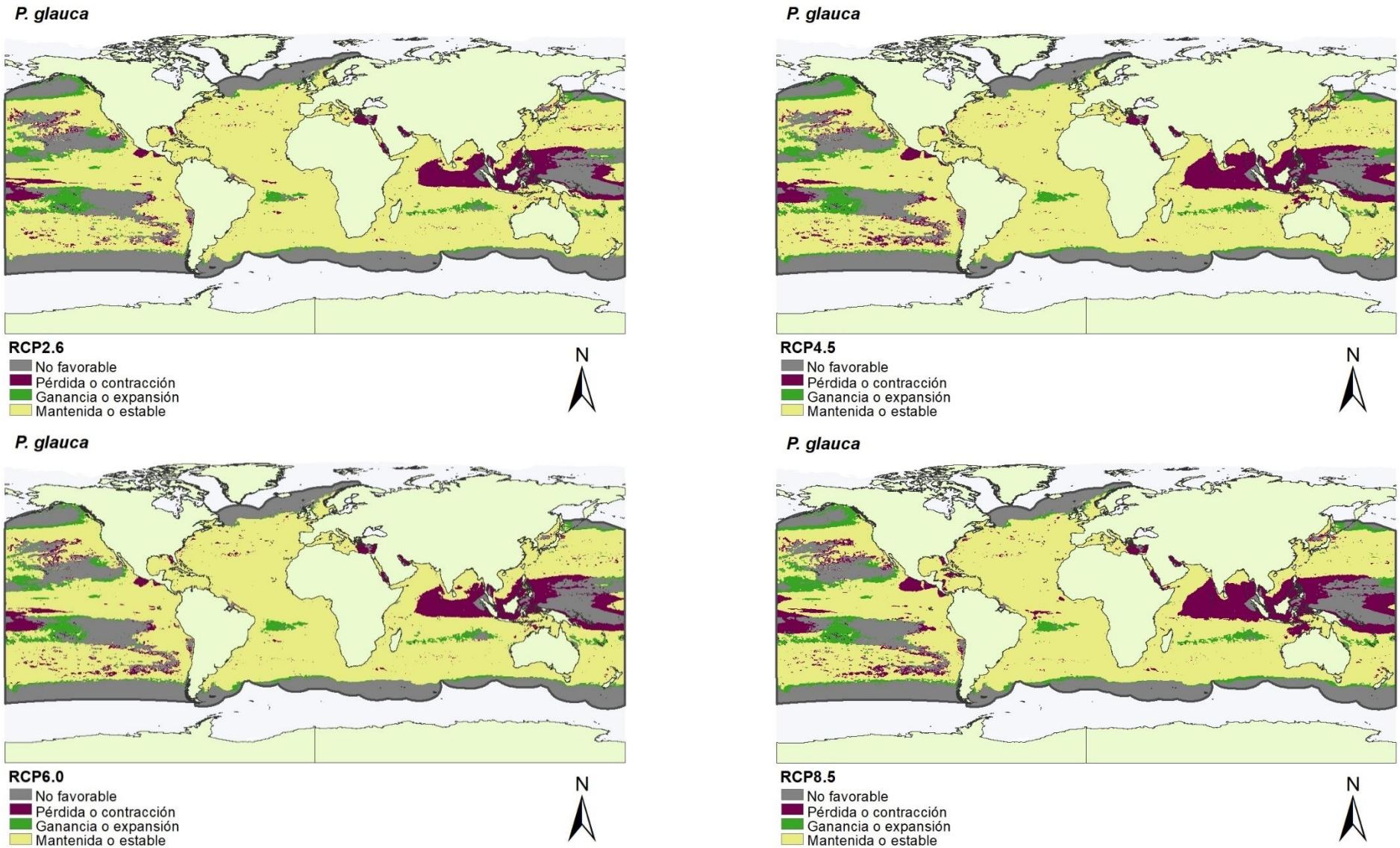


Figura 62. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Prionace glauca para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

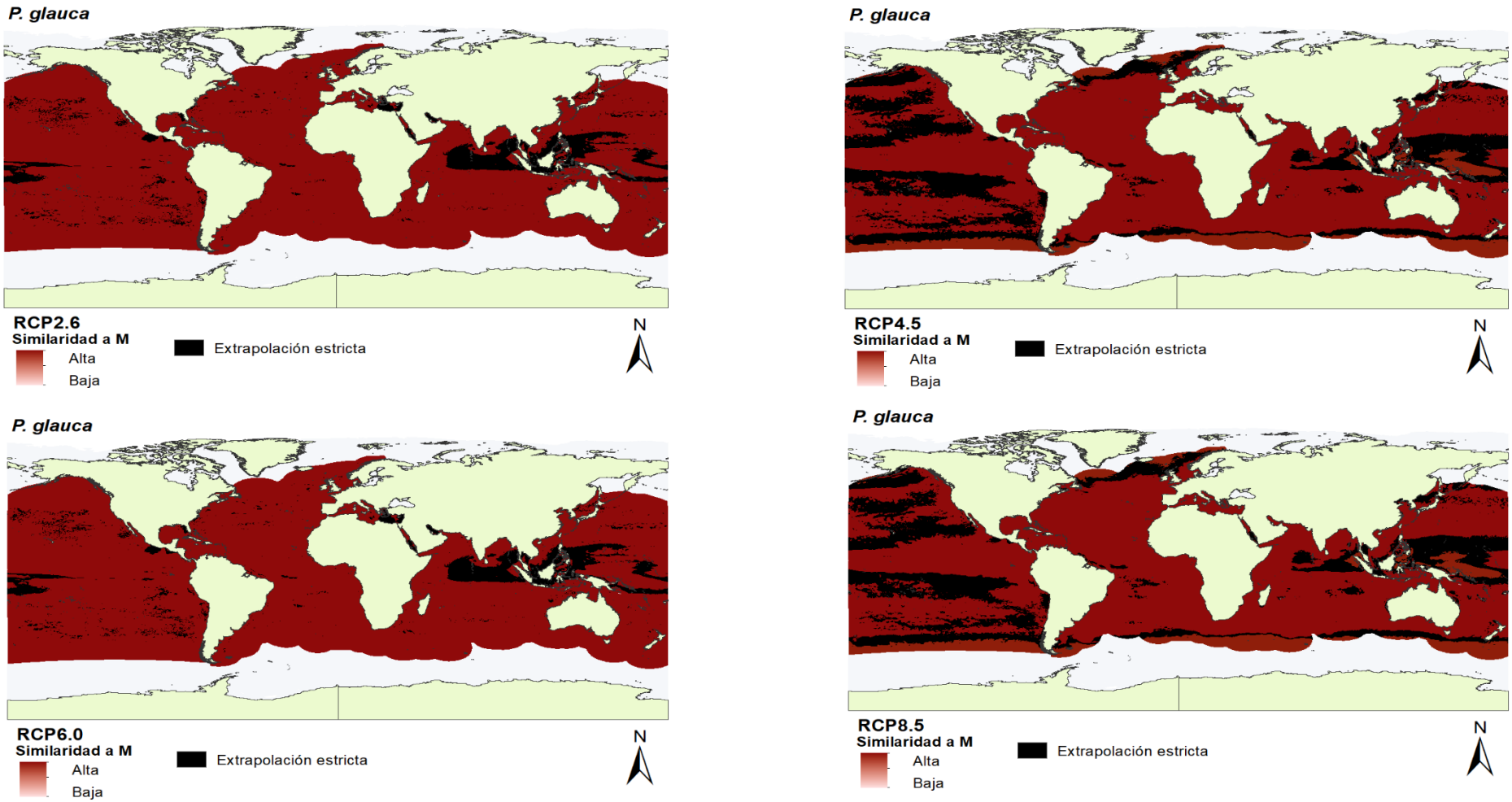


Figura 63. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Prionace glauca del análisis MOP.

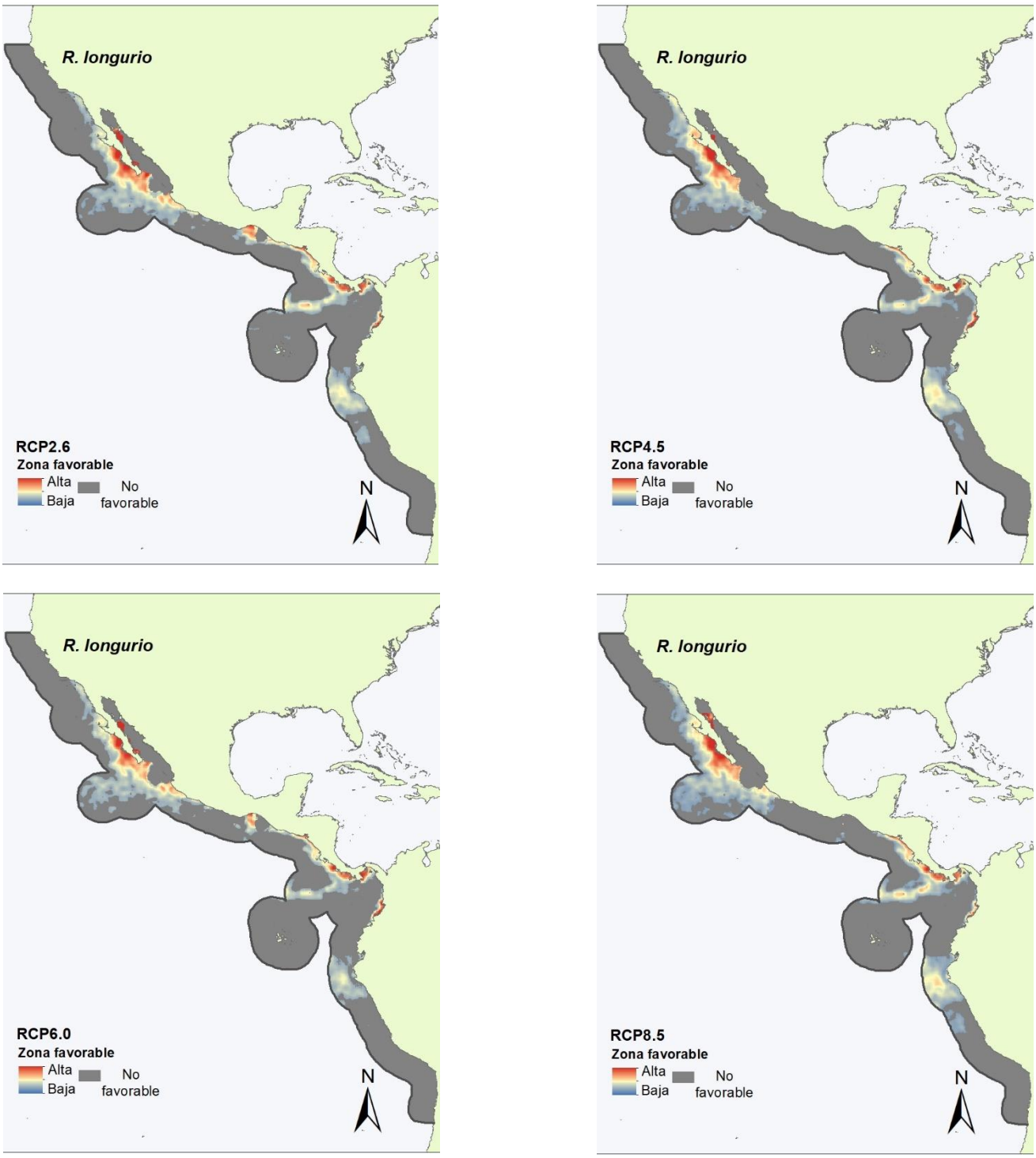


Figura 64. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon longurio que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

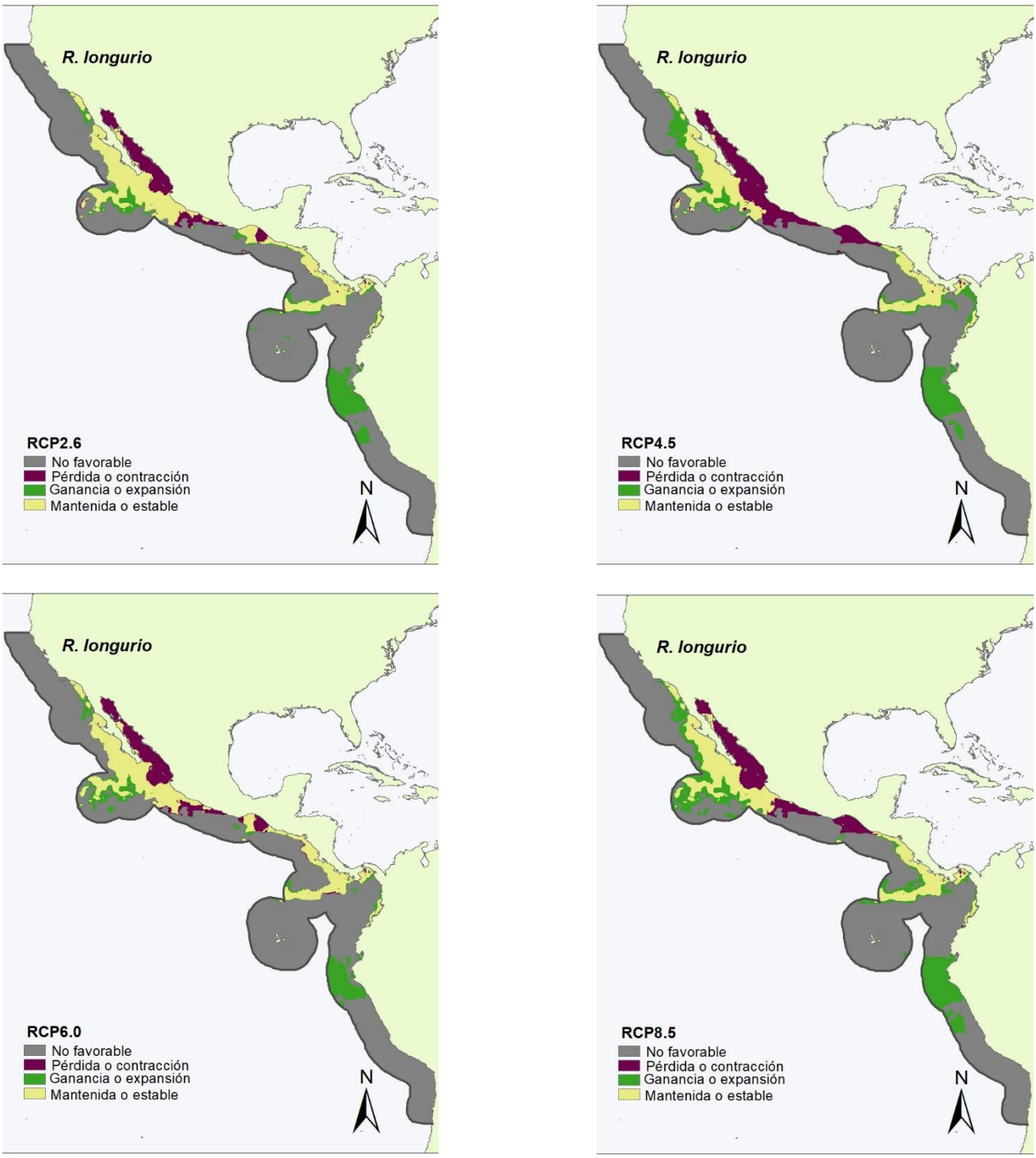


Figura 65. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Rhizoprionodon longurio para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

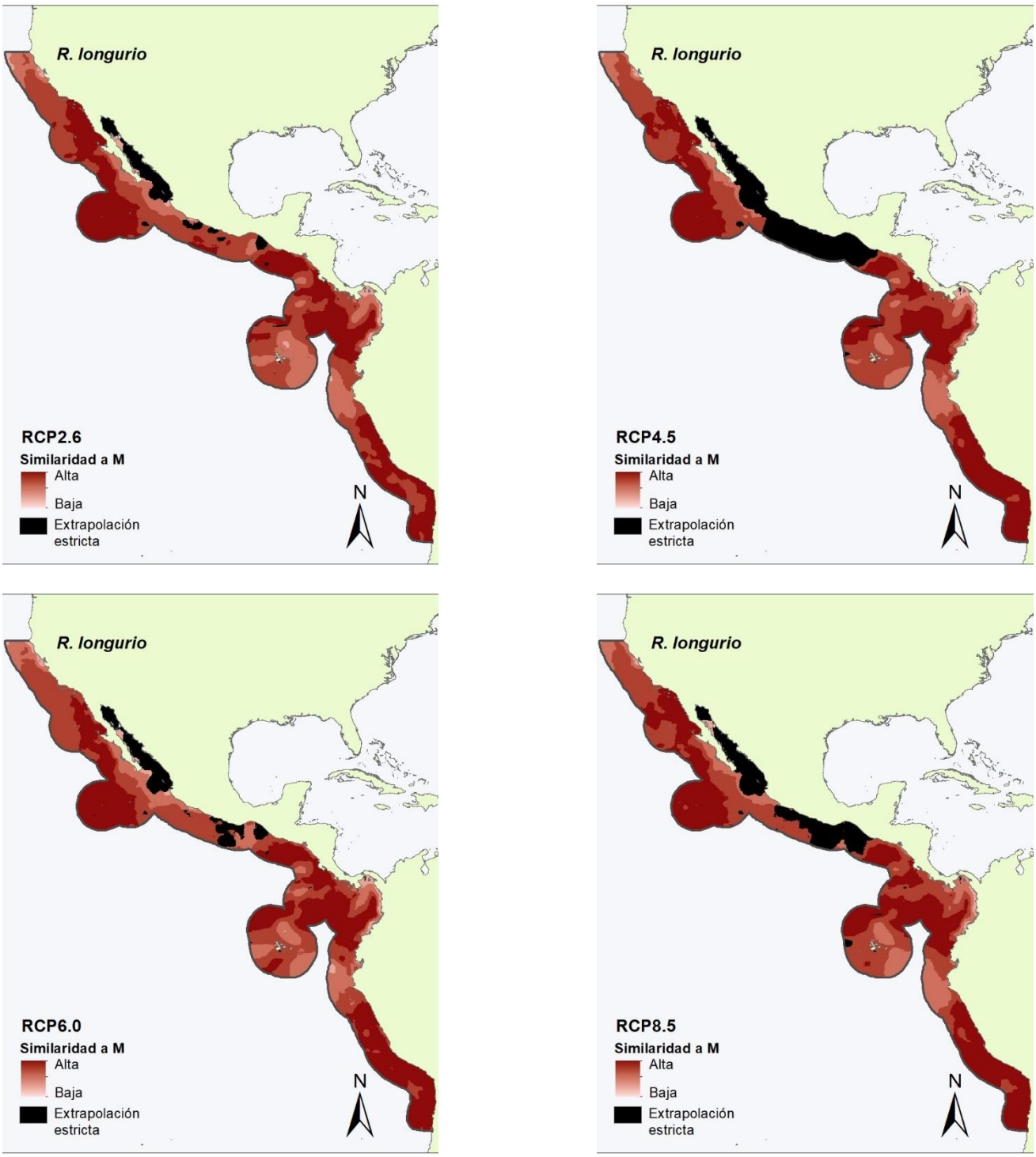


Figura 66. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Rhizoprionodon longurio del análisis MOP.

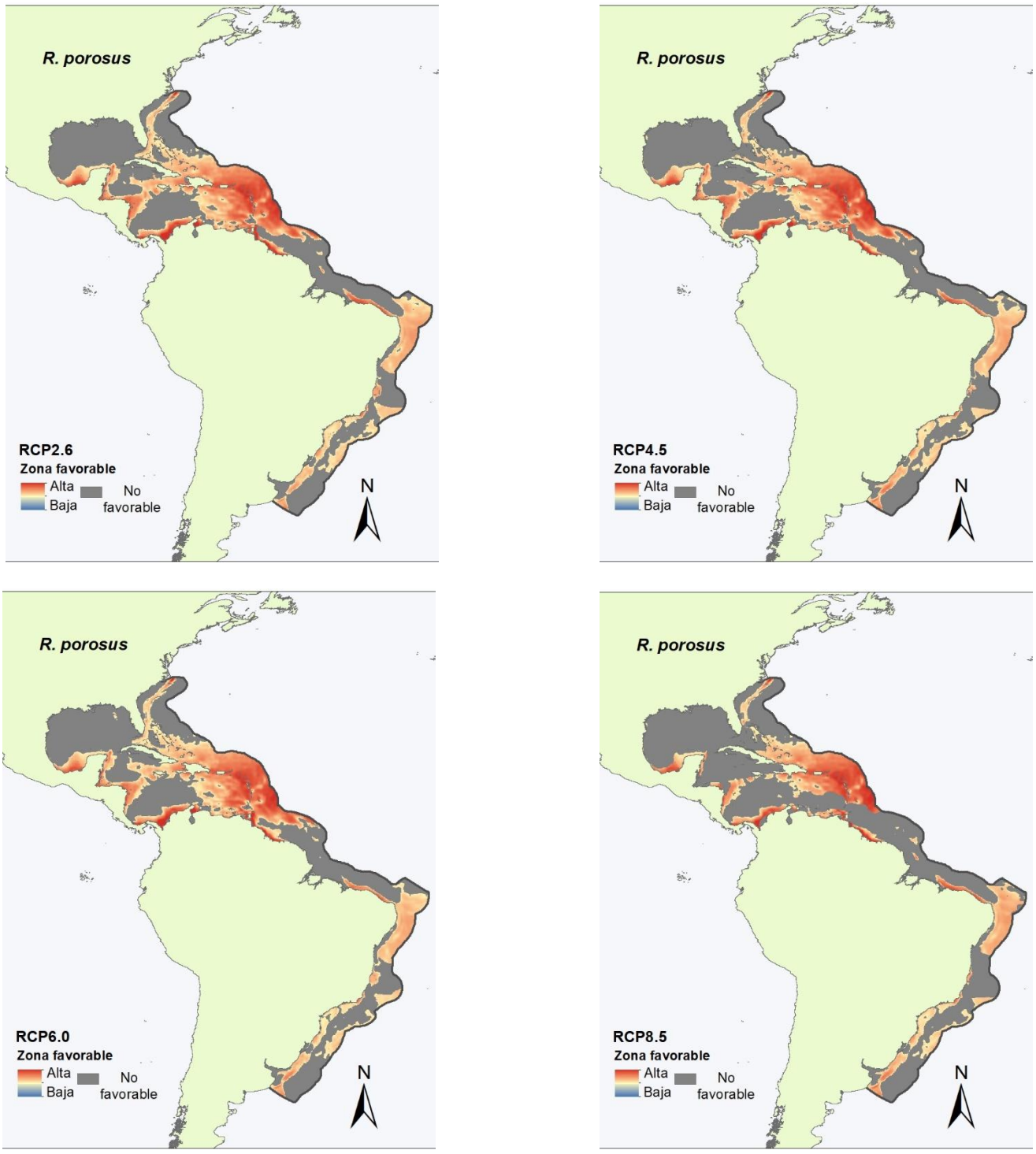


Figura 67. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon porosus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

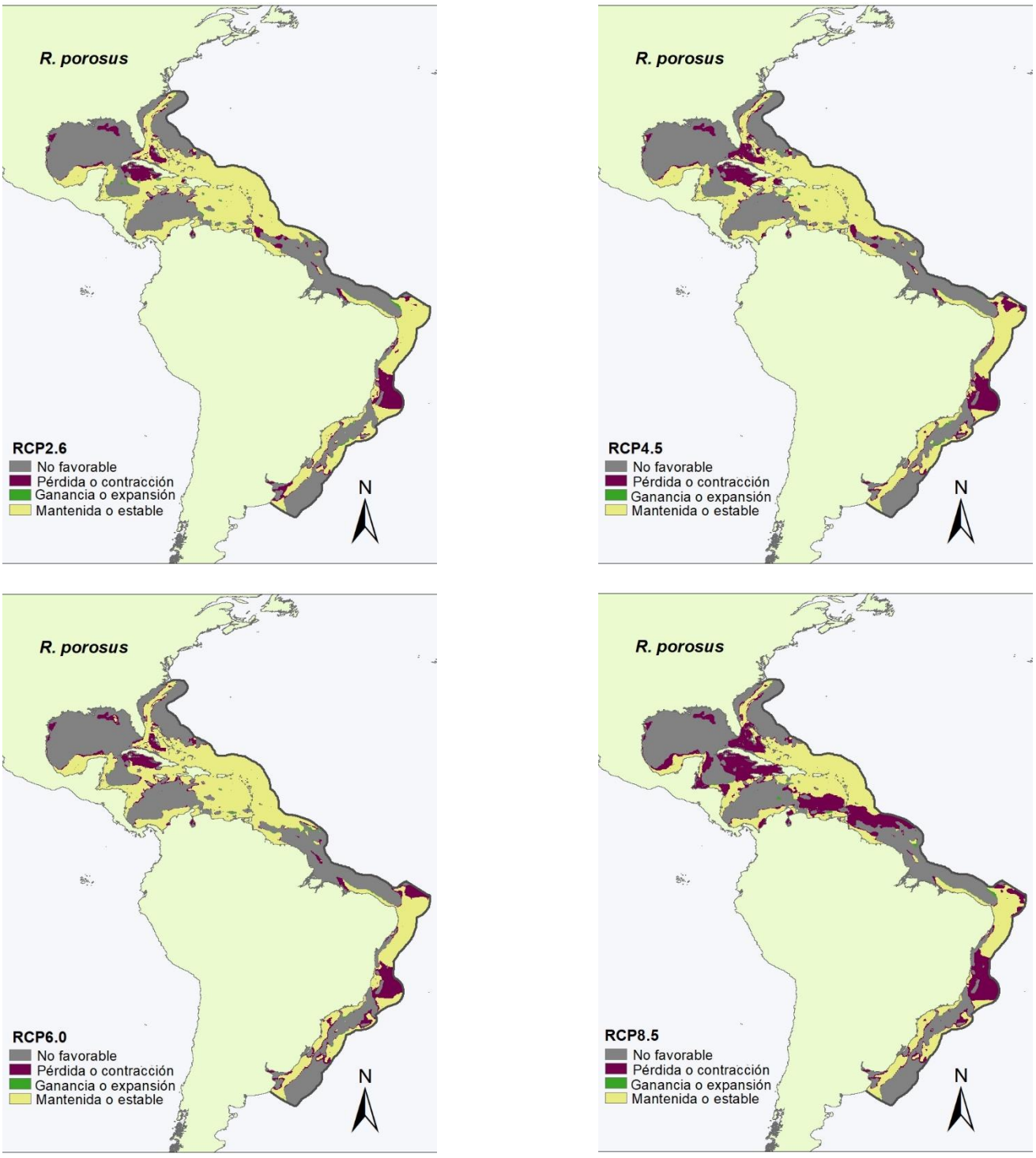


Figura 68. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Rhizoprionodon porosus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

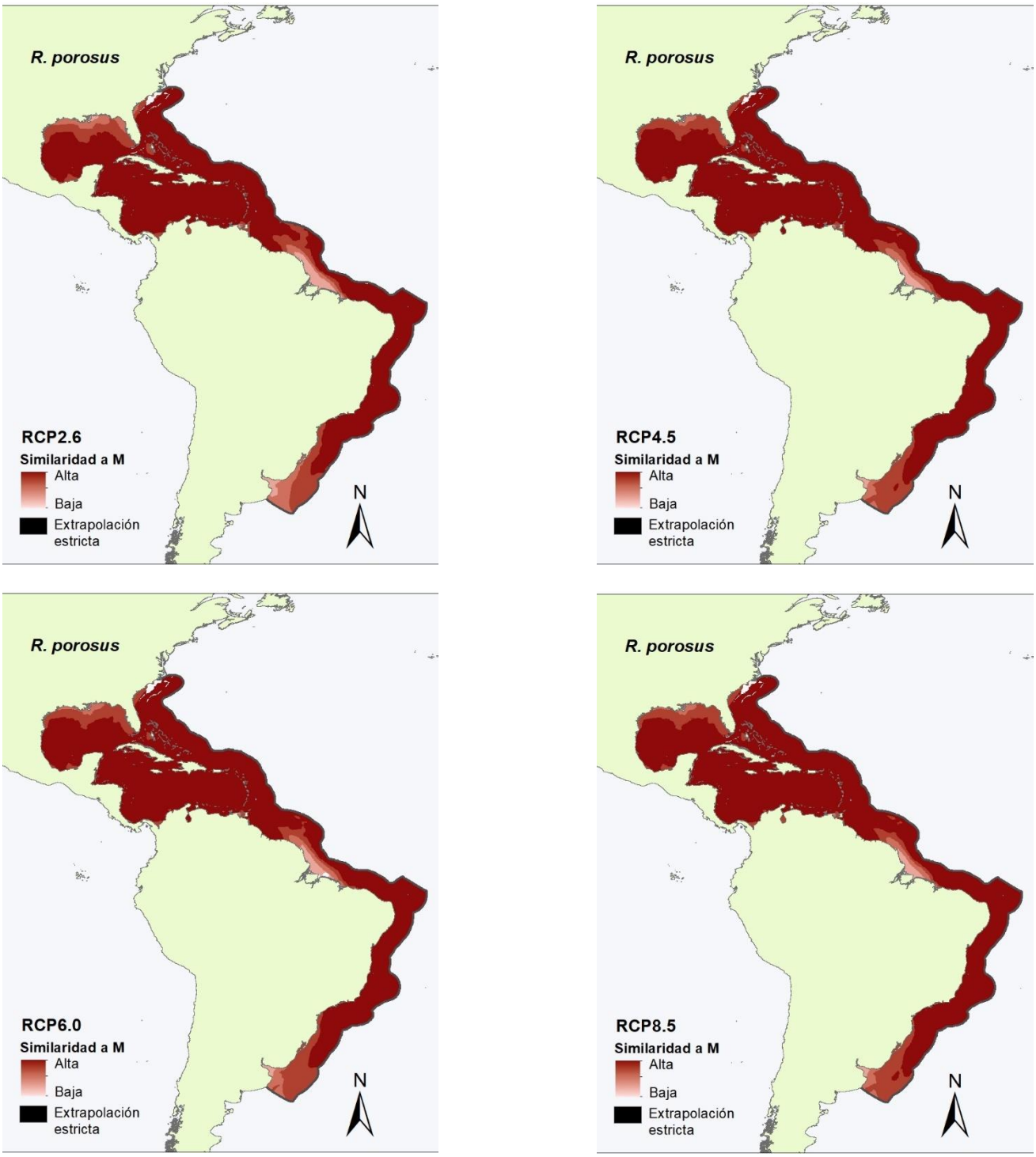


Figura 69. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Rhizoprionodon porosus del análisis MOP.

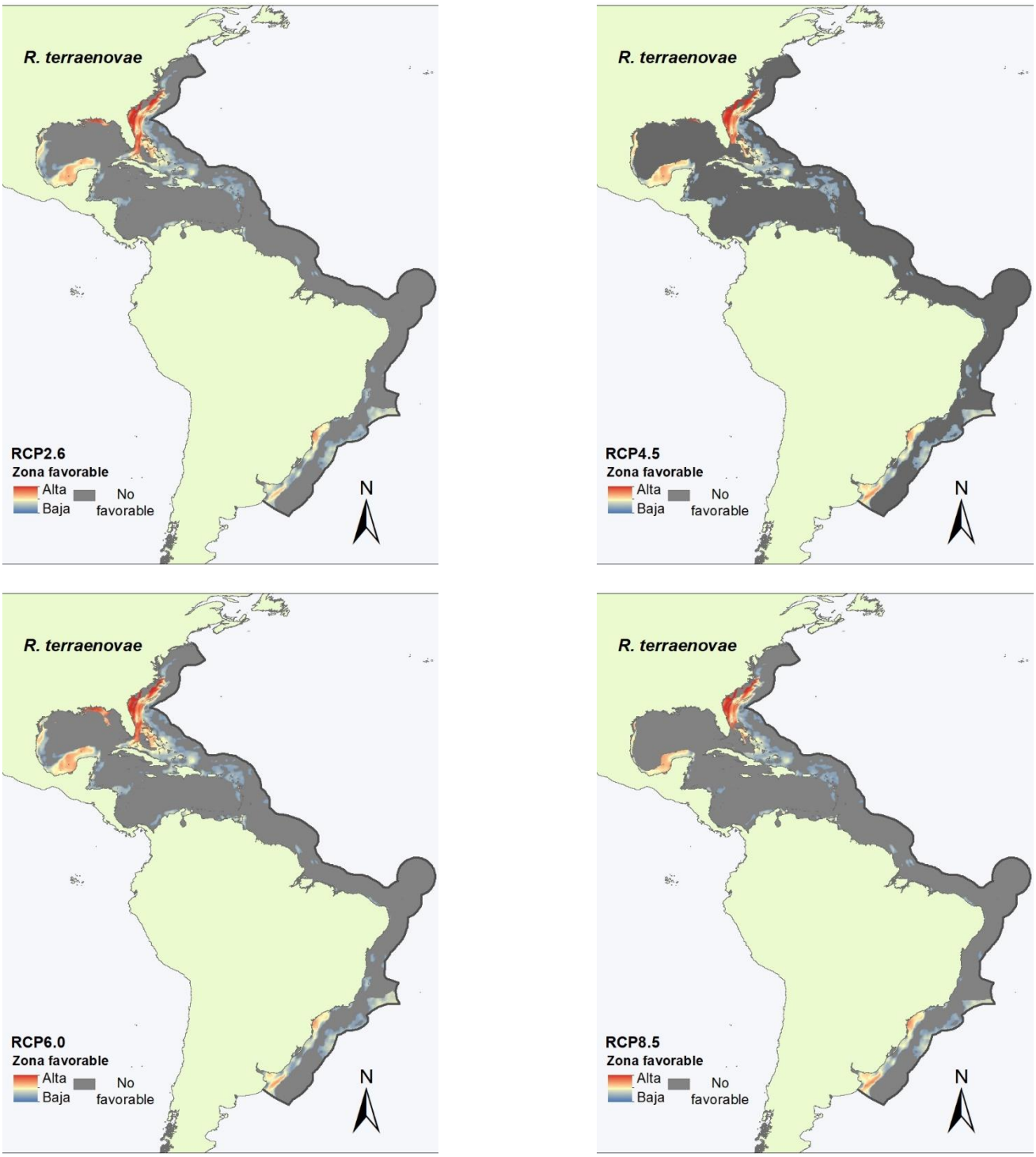


Figura 70. Modelo de nicho ecológico de Rhizoprionodon terraenovae que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

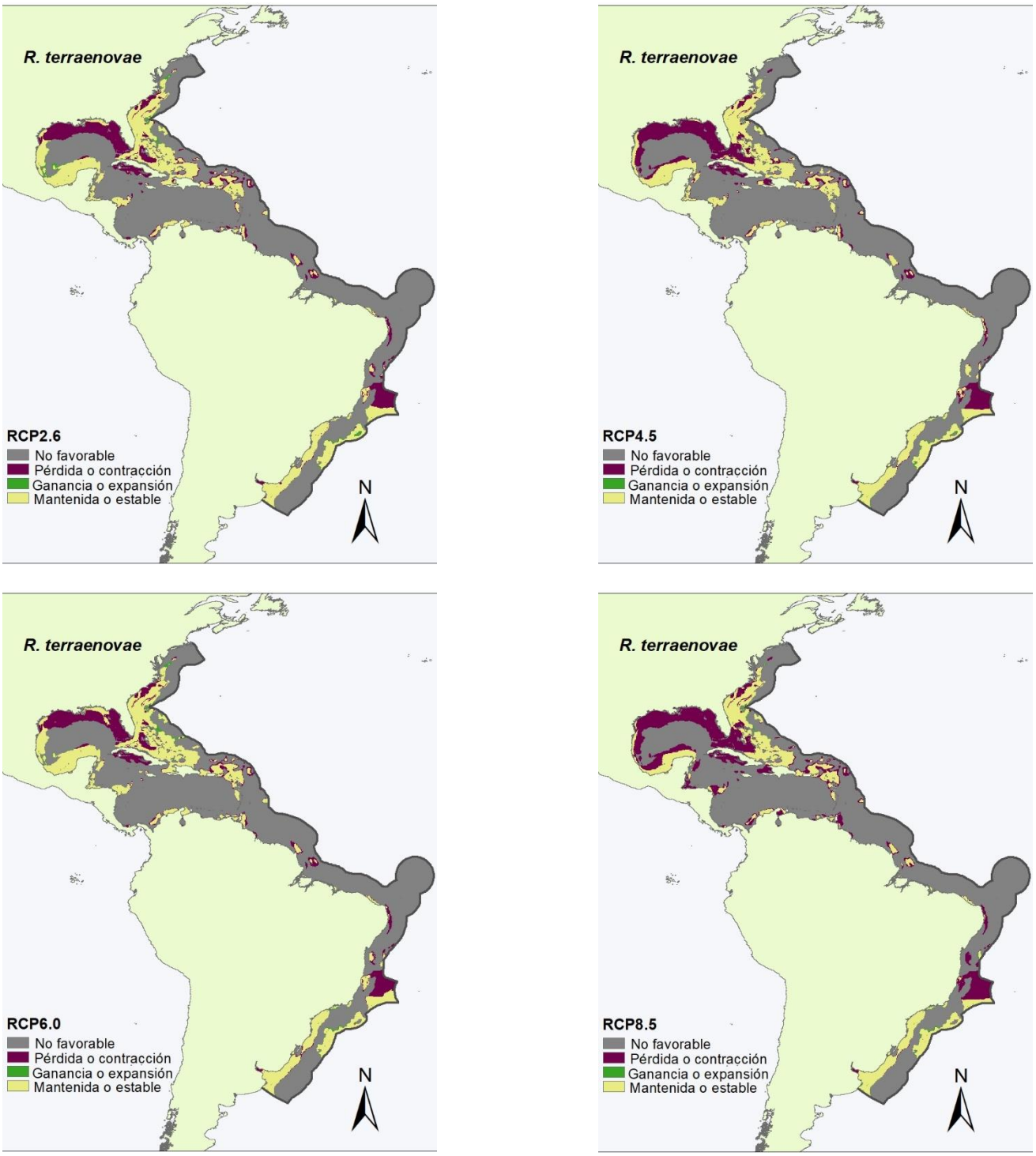


Figura 71. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Rhizoprionodon terraenovae para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

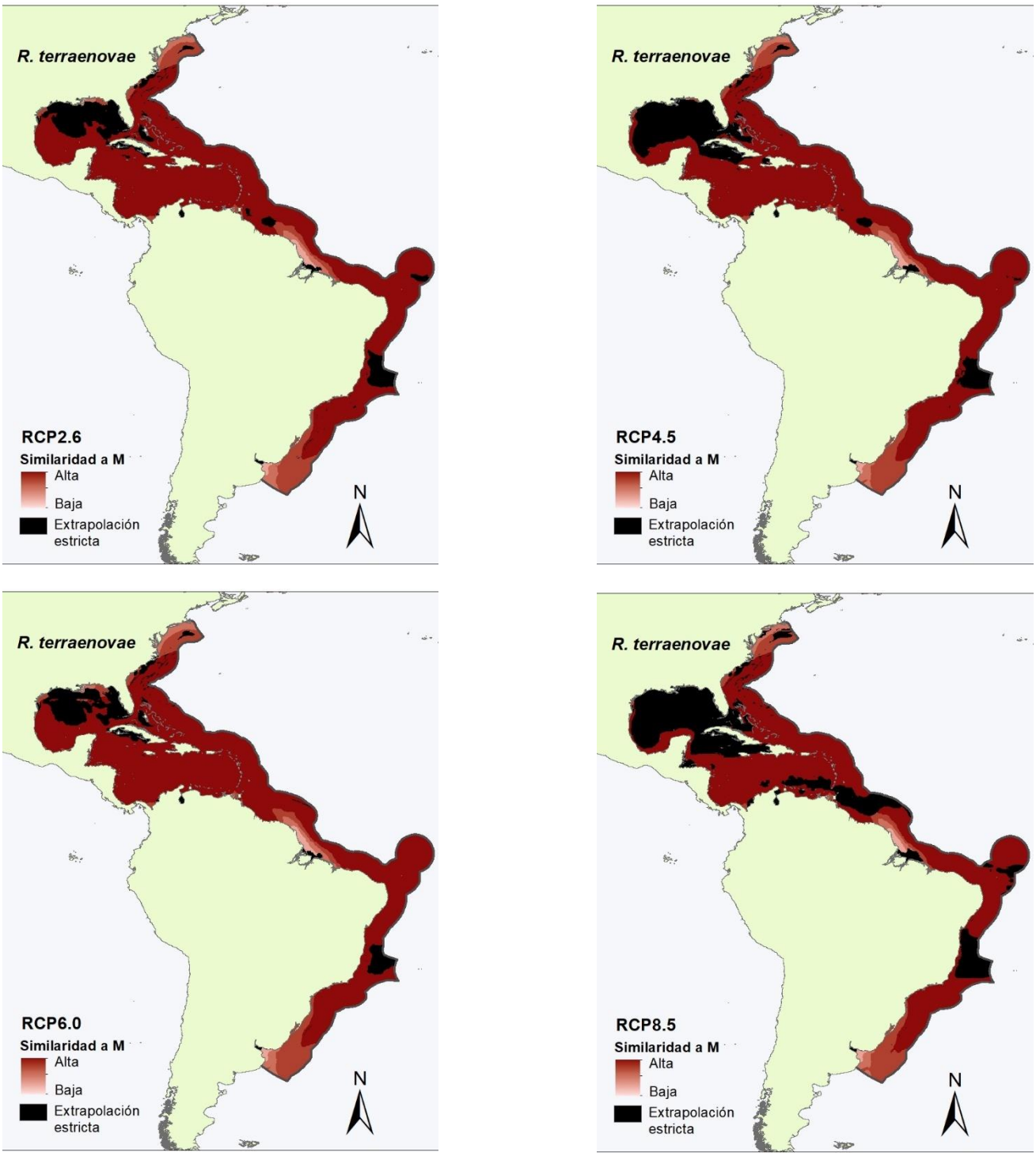


Figura 72. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Rhizoprionodon terraenovae del análisis MOP.

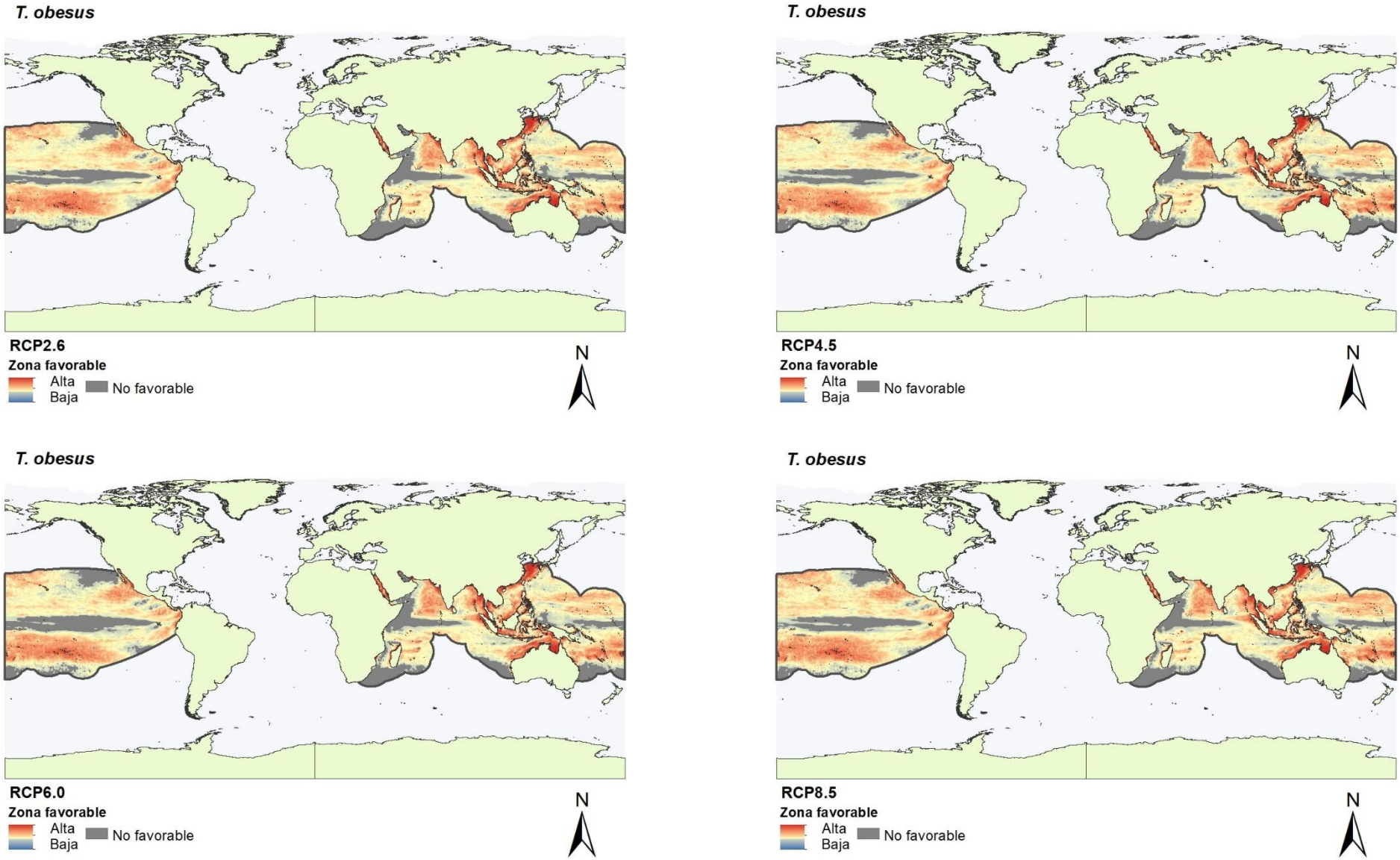


Figura 73. Modelo de nicho ecológico de Triaenodon obesus que muestra la favorabilidad ambiental estimada en MaxEnt para el año 2050 en cuatro escenarios de cambio climático y las áreas no idóneas dentro del área de la hipótesis M.

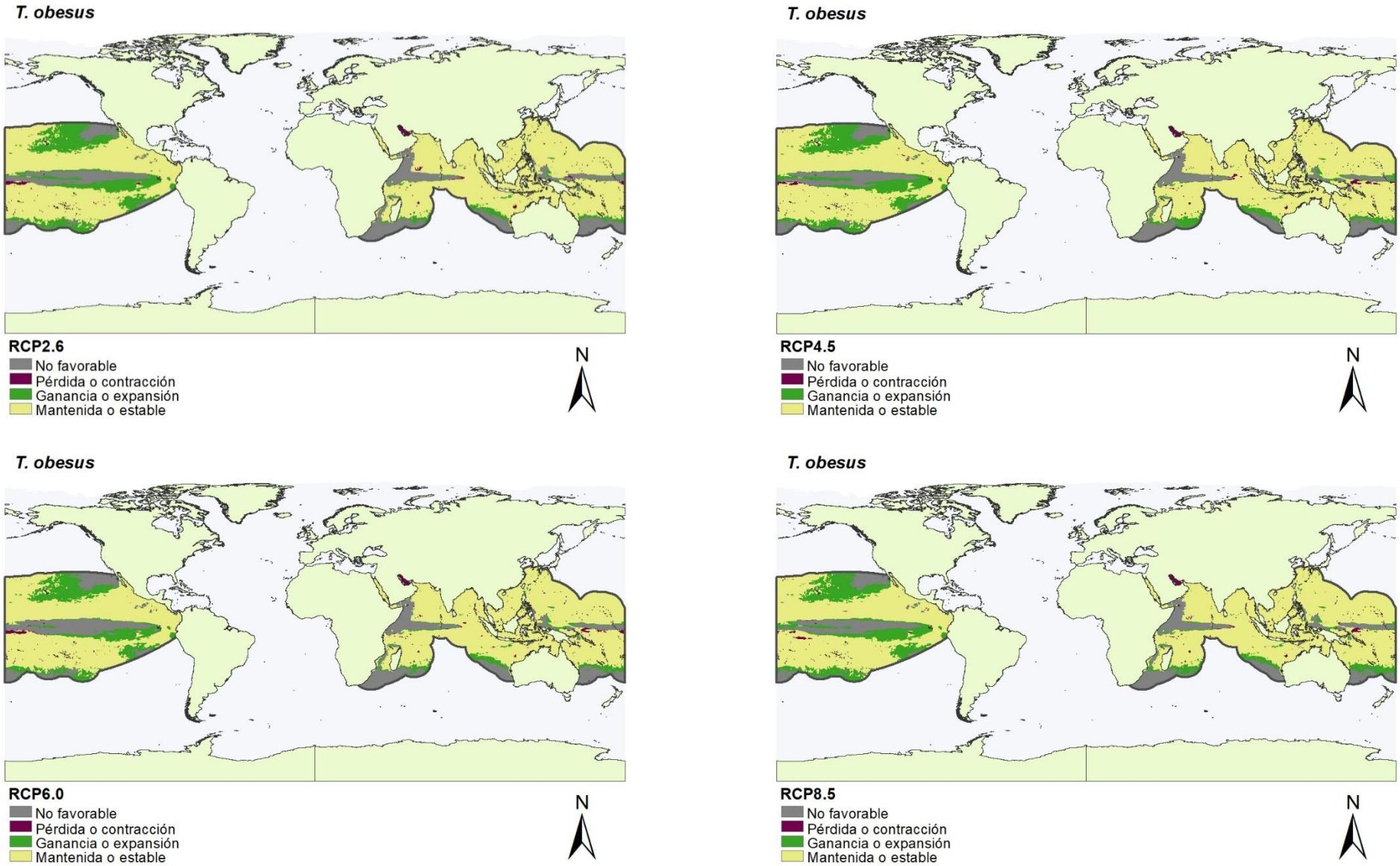


Figura 74. Ganancia, pérdida y mantenimiento de áreas ambientalmente favorables para Triaenodon obesus para el año 2050 en cuatro proyecciones climáticas (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5).

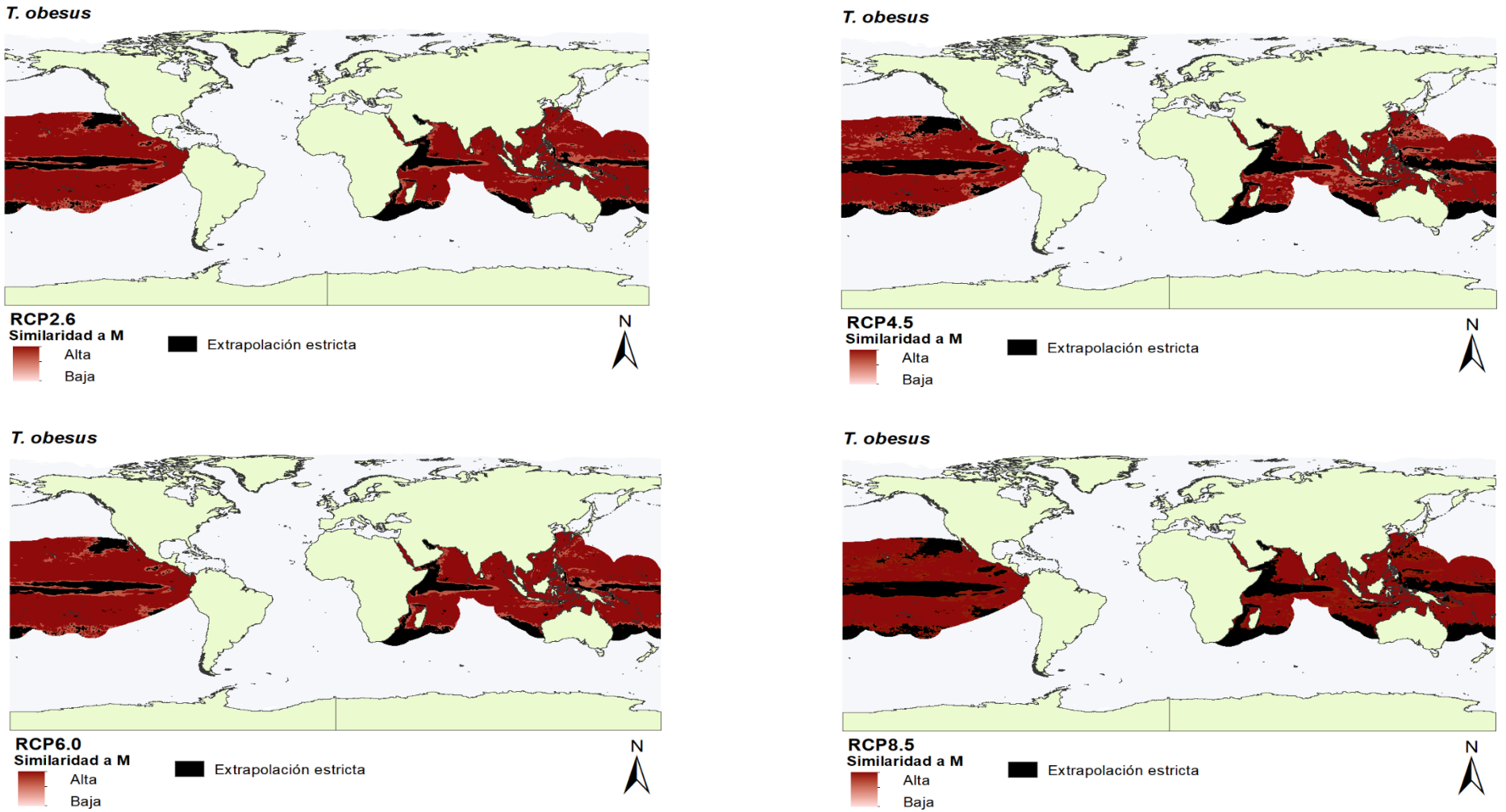


Figura 75. Mapas de riesgo de extrapolación en proyecciones futuras (RCP 2.6, 4.5, 6.0 y 8.0) de Triaenodon obesus del análisis MOP.

Artículo

frontiers in Marine Science

ORIGINAL RESEARCH
published: 27 January 2022
doi: 10.3389/fmars.2021.745501

Evaluation of Shifts in the Potential Future Distributions of Carcharhinid Sharks Under Different Climate Change Scenarios

Pedro Luis Diaz-Carballido[1], Gabriela Mendoza-González[2], Carlos Alberto Yañez-Arenas[3] and Xavier Chiappa-Carrara[3,4]**

[1] *Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico,*

[2] *CONACYT-Facultad de Ciencias, UMDI-Sisal, Universidad Nacional Autónoma de México, Mérida, Mexico,* [3] *Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico,* [4] *Escuela Nacional de Estudios Superiores–Mérida, Universidad Nacional Autónoma de México, Mérida, Mexico*

OPEN ACCESS

Edited by:
Nobuhito Mori,
Kyoto University, Japan

Reviewed by:
Oscar Sosa-Nishizaki,
Center for Scientific Research and Higher Education at Ensenada (CICESE), Mexico
Daniel Philip Crear,
National Marine Fisheries Service (NOAA), United States

***Correspondence**:
Gabriela Mendoza-González
gabriela.mendoza@ciencias.unam.mx
Xavier Chiappa-Carrara
chiappa@unam.mx

Specialty section:
This article was submitted to Coastal Ocean Processes, a section of the journal Frontiers in Marine Science

Rennceived: *22 July 2021*
Accepted: *16 December 2021*
Published: *27 January 2022*

Citation:
Diaz-Carballido PL, Mendoza-González G, Yañez-Arenas CA and Chiappa-Carrara X (2022) Evaluation of Shifts in the Potential Future Distributions of Carcharhinid Sharks Under Different Climate Change Scenarios. Front. Mar. Sci. 8:745501. doi: 10.3389/fmars.2021.745501

Climate change is currently considered one of the main phenomena affecting marine species through expansion or contraction of their distribution. Being ectothermic organisms, sharks of the family Carcharhinidae could be highly susceptible to the effects of climate change. These sharks are of great ecological importance, which is reflected in their role in the integrity of coastal and oceanic ecosystems as top predators that act to maintain the stability of the food chain, as well as providing economic value through fishing, consumption, and ecotourism. Currently, their populations are threatened by fishing pressure and anthropogenic activities, including meeting the demand for shark fins. Despite the ecological and economical importance of carcharhinid sharks, knowledge regarding how they are impacted by climate change remains scarce. Ecological niche modeling is a tool that allows analysis of future potential distributions under different climate change scenarios and could contribute to future planning activities and improved conservation outcomes for sharks. We generated models in Maxent in order to predict the potential geographic distribution of 25 carcharhinid sharks that inhabit Mexican waters, projecting this onto future climate change scenarios (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, and RCP8.5) to calculate the potential losses and gains in their distribution areas by the year 2050. The greatest shifts in suitable areas were observed for the sharks *Triaenodon obesus* (gained area) and *Carcharhinus porosus* (lost area). Overall, under all four RCP future scenarios, six species presented gains in suitable area and 19 species presented losses. The greatest loss of suitable area for carcharhinid sharks was found with RCP8.5; however, under this high-emissions global warming scenario, seven species actually showed an increase in distribution area. Our results therefore indicate that climate change could reduce suitable areas for most of the species by 2050. Assessment of the distribution of shark species under climate change is urgently required in order to prioritize conservation efforts toward the most vulnerable species and to ensure the natural function of marine ecosystems, thus maintaining the important ecosystem services they provide to human society.

Keywords: ecological niche modeling (ENM), suitable area, sharks, RCP, carcharhinid, climate change

INTRODUCTION

Climate change is currently considered one of the main phenomena that influence the phenology and physiology of some marine species, through modification of environmental variables (Parmesan and Yohe, 2003; Jones et al., 2013; Poloczanska et al., 2013). The tropical marine fauna is among the groups of animals most sensitive to climate change, since the members evolved in a relatively stable thermal environment (Rosa et al., 2014) and are expected to respond to environmental change by shifting their distributions to areas more conducive to maintaining a physiological optimum (Hobday, 2010; Tittensor et al., 2010; Cheung et al., 2012, 2015; Hazen et al., 2013; Nakamura et al., 2013; Robinson et al., 2015; Fogarty et al., 2016).

Regarding the modification of environmental variables, the global average sea surface temperature is predicted to rapidly rise by 1–3°C, as a result of the greenhouse effect (IPCC, 2013). Changes in sea surface temperature are often accompanied by variations in salinity, which is another environmental variable that could be modified by climate change. For instance, decreased salinity can be due to the melting of glaciers and ice sheets, while increased salinity can be produced by higher sea surface temperatures and evaporation (Durack et al., 2012). Variations in salinity are also related to large-scale changes in water movement and it has been speculated that increased wind stress due to climate change could lead to increased coastal currents and upwelling (Bakun, 1990).

Recent evaluations of species distribution have assessed the potential impacts of climate change on both terrestrial and marine organisms (Peterson et al., 2011; Jones et al., 2013; Wabnitz et al., 2018). One taxonomic group of marine fishes that has been put at risk by the rapid environmental modification imposed by climate change is Chondrichthyes (sharks, rays, and chimeras) (Field et al., 2009). Some studies of shark species in particular have described potential changes in their distribution in response to projected changes in climate, which are related to the reduced or increased availability of suitable habitat and poleward shifts in their distribution (Hare et al., 2016; Tanaka et al., 2021). Other studies have evaluated the potential distribution of carcharhinid sharks with climate change using species distribution modeling and generally report a reduction or shift in suitable area for future distributions under different climate change scenarios (Jones et al., 2013; Lezama-Ochoa et al., 2016; Gonzalez-Pestana, 2018; Birkmanis et al., 2020; Crear et al., 2020).

In this context, ecological niche models (ENM) can be employed to describe the geographic and ecological aspects of species and are widely used to assess potential future distributions using a correlative approach between species presence records and environmental variables (Jones and Cheung, 2015; Chefaoui et al., 2019). To assess shifts in future species distributions using ecological niche modeling, it is common to use environmental variables from different future scenarios derived from general circulation (GCMs) and atmosphere-ocean general circulation (AOGCMs) models (Wiens et al., 2009; Harris et al., 2014; Peterson et al., 2018). In the Special Report on Emissions Scenarios (SRES), the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) published a family of greenhouse gas scenarios (A1, A2, B1, and B2) that comprise storylines of different demographic, societal, economic, and technical change that assume different future increases in greenhouse gas emissions (IPCC, 2000). These initial emission scenarios were recently updated in the IPCC Fifth Assessment Report (AR5) by replacement with Representative Concentration Pathways (RCPs) that refer to radiative forcing (2.6, 4.5, 6.0, and 8.5 W/m^2 by 2,100) and represent alternative greenhouse gas concentration trajectories. These RCPs include a mitigation scenario involving an initial increase in temperature followed by a decline (RCP2.6), two intermediate scenarios (RCP4.5 and RCP6.0), and finally an extreme scenario with very high annual greenhouse gas emissions and a very marked temperatureincrease (RCP8.5) (IPCC, 2013).

The consequences of climate change could also be reflected in the integrity of the ecosystem due to the close inter-dependency between it and the sharks. This relationship signifies that, in coastal and oceanic habitats, the sharks keep the food web healthy, maintain the carbon cycle and comprise one of the largest groups of apex predators. Sharks occupy a high trophic level in marine habitats and play a key role in the structure, function, and health of marine ecosystems (Davidson and Dulvy, 2017). Food webs are essential for the stability, maintenance, and control of the populations of the commercial and non-commercial species that occupy the lower trophic levels, indirectly affecting the economy. Given all of these functions, sharks also help to preserve the stability of ecosystems (such as coral reefs) and thus maintain the provision of their ecosystem services (Motivarash et al., 2020).

In addition to the effects of climate change on sharks, populations of their functionally important species assemblages have declined because of rising fishing pressure, increasing their risk of global extinction (Pacoureau et al., 2021). The depletion of sharks could also be the result of indirect anthropogenic threats, including loss or contamination of their habitat (Worm and Tittensor, 2011; Sguotti et al., 2016). This factor can be added to the disadvantages conferred by their intrinsic low phenotypic plasticity (Rosa et al., 2014) and life history patterns (e.g., slow growth, reduced fecundity, late sexual maturity, and long gestation time) (Cortés, 2000). Carcharhinids are subject to high fishing mortality as a result of intentional and incidental capture in a variety of fisheries (Bond et al., 2012; Dulvy et al., 2014), of which there are high levels in Mexico (Sosa-Nishizaki et al., 2020). Intentional fishing of Carcharhinids is mainly conducted to obtain liver oil, cartilage, meat, or fins, for example, in the case of *Carcharhinus falciformis* and *Prionace glauca* (Camhi et al., 2008; Santana-Morales et al., 2020). Furthermore, shark cage diving is currently a prominent feature of ecotourism activities in various parts of the world, including Mexico (Haas et al., 2017; Cisneros-Montemayor et al., 2020).

The members of the Carcharhinidae family include around 12 genera and 50 species, distributed worldwide in both tropical and temperate marine waters. This study focused on 25 carcharhinid sharks that inhabit the waters of Mexico and other areas of the world (Castro, 2011; Saldaña-Ruiz et al., 2019). Of these, 16% are categorized as vulnerable (VU), 52% as near threatened (NT),

16% as data deficient (DD) and 4% as not evaluated (NE) by the International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2020).

As the climate continues to warm and change, its effects on vulnerable species should be examined via studies of ecological niche modeling (Hill et al., 2011; Bellard et al., 2012; Lezama-Ochoa et al., 2016; Davidson and Dulvy, 2017). Despite the possible impacts of climate change on shark distribution and their ecological importance and economic value, information on elasmobranch fish remains scarce (Rosa et al., 2014; Davidson and Dulvy, 2017). Knowledge of potential distribution shifts under different scenarios could support scientists and decision makers in the development of appropriate strategies to reduce climate change impacts on biodiversity through actions of early intervention, such as the design of potential protection areas that could become zones of suitable habitat under future climatic conditions (Bellard et al., 2012; Pacifici et al., 2015; Wilkening et al., 2019). The aim of this study was to use ecological niche modeling to evaluate potential changes in the global geographic distribution areas of the 25 carcharhinid sharks that inhabit Mexican waters, considering the climate change scenarios RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, and RCP8.5 for the year 2050. This information could help identify the species that are most vulnerable to climate change and quantify the percentage range of gains/losses over time in order to estimate their risk of extinction and thus inform the creation of a network of protected areas to ensure their persistence.

MATERIALS AND METHODS

Species distribution modeling through estimation of the ecological niche is a correlative approach that uses species presence records (occurrence data of the entire life stages of species) and environmental variables that describe the climatic features of the area in which the species is distributed (Soberón and Nakamura, 2009). In the following sections, we address the different steps that we used to model the potential geographic distribution of carcharhinid sharks under different climate change scenarios.

Occurrence Data

Occurrence records of the complete known distribution of the species in the coastal and marine areas of the Atlantic, Pacific, and Indian Oceans were obtained from the databases of Global Biodiversity Information Facility (GBIF[1]), speciesLink[2] , VertNet[3] and the Ocean Biogeographic Information System (OBIS[4]). We also used occurrences from Del Moral-Flores et al. (2015) and the ichthyological collections of CNPE–IBUNAM[5] and CIICMYLP-UNAM[6] . Most of the occurrence records comprised preserved specimens or human observations recorded from 1960 to 2017.

A thorough inspection of each occurrence record was conducted in R 3.4.4 (R Core Team, 2018) in order to eliminate duplicate records and those with no specified location. We also cross-checked each occurrence record with the information available in the published literature in order to eliminate those that originated outside the known distribution or within the land mask of the Global Self-Consistent, Hierarchical, High resolution Shoreline (GSHHS) database (Wessel and Smith, 1996) in a Geographic Information System (GIS) (ArcMap 10.5). To reducethe effects of sampling bias, we filtered a large number of points grouped into specific areas using the function 'GridSample' of the 'dismo' package. This function divides the area in whichthe model is calibrated (see Section "M Area" for definition of calibration area) into different grid cell sizes and selects a number of occurrences in each cell as defined by the user. In this record filtering procedure, we selected a grid cell size of one or two degrees, depending on the lower or higher number of occurrence points (respectively), and one occurrence in each cell to maintain the best visual compromise between the largest possible number of occurrence data and a suitable level of homogeneity, according to Voda et al. (2015). This record thinning procedure eliminates the number of occurrences derived from repeated sampling events in the same area (Hijmans, 2012; Hijmans and Elith, 2013), but was not applied to those species with <100 occurrence points.

Environmental Data

Since the model is correlative, the algorithm obtains the environmental information relative to each point of occurrence (species presence record) that provides an estimate of the general environmental profile of the species. For this analysis, we used the known distribution of each species (at the regional or global scale, see "M Area" Section) (**Table 1**), current environmental data layers expressed for the entire current period (2000–2014), and future climate projection layers (2040–2050) obtained from the repository Bio-ORACLE (Ocean Rasters for Analysis of Climate and Environment)[7]. These layers were developed specifically to model marine species distributions (Tyberghein et al., 2011; Assis et al., 2017). The repository contains ocean rasters for analysis of climate and environment derived from both satellite-based and *in situ* data in regular two- and three-dimensional spatial grids, at a spatial resolution of 5 arcmins (9.2 km^2). We selected environmental variables based on published information pertaining to species-habitat associations of carcharhinid sharks and their availability in the repository. Under this criterion, we used six different predictors for the variables of temperature, salinity, and current velocity, based on monthly averages for the current period: the long term average (mean); the minimum (min) and maximum (max) records; the long-term average of the minimum (ltmin) and maximum (ltmax) records per year; and range (range), which is the average of the absolute difference between the minimum and maximum records per year (Assis et al., 2017). These provide a total of 18 surface environmental variables, which we used to generate our models (**Supplementary Table 1**). In addition, we used their future projections based on the four RCP (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, and RCP8.5) for the year

[1] http://www.gbif.org
[2] www.splink.org.br
[3] www.vertnet.org
[4] www.iobis.org
[5] www.unibio.unam.mx
[6] www.icmyl.unam.mx
[7] https://www.bio-oracle.org/

TABLE 1 | List of modeled species, divided into groups according to their M area.

Group	Species	Initial	Filtered	Calibration / Evaluation	Number of MEOW and buffer	Know distribution
1	*Carcharhinus cerdale*	20	20	14/6	13	EP
	Nasolamia velox	168	63	44/19	37	EP
	Rhizoprionodon longurio	736	235	164/71	18	EP
2	*Carcharhinus acronotus*	349	102	71/31	17	WA
	Carcharhinus isodon	555	40	28/12	18	WA
	Carcharhinus perezi	306	79	55/24	18	WA
	Carcharhinus porosus	268	58	41/17	50	WA
	Rhizoprionodon porosus	185	109	74/33	20	WA
	Rhizoprionodon terraenovae	891	118	83/35	21	WA
3	*Carcharhinus brachyurus*	1718	184	129/55	144	AO, PO, MS
	Carcharhinus brevipinna	1051	194	136/58	123	AO, IP, MS
	Carcharhinus leucas	12462	86	60/26	138	CS
4	*Carcharhinus signatus*	906	119	84/35	44 + buff.	AO
	Negaprion brevirostris	5158	98	69/29	16	AO, EP
	Carcharhinus albimarginatus	4193	221	155/66	110 + buff.	IP
5	*Carcharhinus altimus*	815	213	149/64	142	CS
	Carcharhinus obscurus	2782	301	211/90	152+ buff.	CS
	Carcharhinus plumbeus	3114	300	210/90	156+ buff.	AO, IP, MS
	Triaenodon obesus	1659	137	98/39	109 + buff.	IP, EP
6	*Carcharhinus falciformis*	8185	600	421/179	182+ buff.	CL
	Carcharhinus galapagensis	587	144	101/43	170+ buff.	CL
	Carcharhinus limbatus	3609	340	239/101	173+ buff.	CS
	Carcharhinus longimanus	2334	404	283/121	168+ buff.	CS
	Galeocerdo cuvier	4939	559	391/168	174 + buff.	CS
	Prionace glauca	7119	1110	777/333	206 + buff.	CS
	TOTAL	64109	5826			

Initial number of occurrences, the number after filtering, and those used to conduct the calibration and evaluation process. Number of marine ecoregions (MEOW) usedfor constructing the M areas and including the buffer. Known distribution of species [AO (Atlantic Ocean), WA (western Atlantic), PO (Pacific Ocean), EP (eastern Pacific),IP (Indo-Pacific), MS (Mediterranean Sea), CL (Circumtropical), and CS (Cosmopolitan)].

2050. We calibrated the models of the 25 carcharhinid sharks with two different sets of variables created as potential predictors of niche models ('set_1' and 'set_2'). The former comprised all of the variables and the latter only the non-correlated variables. For 'set_2,' collinearity was reduced in order to avoid instabilityin parameter estimation and bias in the inference statistics (Dormann et al., 2012). In order to reduce collinearity among variables, we used the variance inflation factor (VIF). This factorexcludes the highly correlated predictor variables from the set through a stepwise procedure based on the square of the multiple correlation coefficient and produced by regressing one predictor variable against all other predictor variables. Predictor variables greater than 10 VIF in value were removed and used to form 'set_2.' A VIF value greater than 10 is a signal that the predictor variables have high collinearity (Montgomery and Peck, 1992). This value statistically indicates a significant multicollinearity and is used in studies of niche modeling (Naimi and Araújo, 2016; Pradhan, 2016). However, the modeling algorithm we used (MaxEnt) compensates for high collinearity of variables usinga method for regularization that addresses feature selection in order to assign relative contributions by weighting the variables throughout the analysis (Elith et al., 2011; Mendoza-González et al., 2016). For this reason, we also used 'set_1.'

M Area

The M areas represent the geographic regions where the models are calibrated (calibration area) and are accessible to a species or population via dispersal over extended time periods (Peterson and Soberón, 2012; Banks, 2017). The importance of considering the M area when estimating ecological niches has been demonstrated, since it helps when transferring correlative models to other areas and has no effect on the calibration and validation processes (Barve et al., 2011; Peterson et al., 2018). Various different approaches can be adopted in order to calibrate the study area correctly, including the use of polygons, buffers, or distances based on species dispersal ability, among others. However, the question of how to better define the calibration area remains to be addressed (Simões et al., 2020). We developedan M area for each species based on the 232 marine ecoregions for coastal and shelf areas of the world (MEOW) of Spalding et al. (2007). The criterion used to define the extent of thespecies distribution was based on ecological delimitation and

dispersal abilities for two The first case considered only the MEOW for the species that are distributed in the coastaland shelf areas, and which presented specific characteristics such as homogeneous composition of species, upwelling, nutrient inputs, temperature regimes, etc. (Spalding et al., 2007). These MEOW were selected when they contained at least one point of occurrence for each species, and they were then grouped to form the species M area (M areas independent for each species). For some sharks, the known distribution was found in small areas within the MEOW but far from their limits; however, we still considered the complete extension of the MEOW, since they are considered biogeographic units within which the sharks could spread out given their dispersal capacities. In the second case, when the occurrence points were beyond the limits of MEOW, such as for non-coastal sharks, the M area wasestimated through a 100 km radius buffer created around each occurrence, based on the dispersal ability of other pelagic and carcharhinid sharks (Speed et al., 2010; Acuña-Marrero et al., 2017; Spaet et al., 2017). Regarding the possible mobility of organisms through this region, we used a sea currents raster mask (Sun, 2018) as a basis for joining the resulting separated buffer areas with the marine ecoregions. In both cases of M area, we considered the total area of accessibility of the species (Barve et al., 2011).

Finally, we identified the following distributions for our study species: AO (Atlantic Ocean), WA (western Atlantic), PO (Pacific Ocean), EP (eastern Pacific), IP (Indo-Pacific), MS (Mediterranean Sea), CL (Circumtropical), and CS (Cosmopolitan). The number of marine ecoregions involved in constructing the M region per species, for which a buffer was applied, is shown in **Table 1**. The resulting model maps are presented in six groups depending on the M area of the species. The first three correspond to distributions only in MEOW and the second three correspond to distributions in MEOW and the generated buffers: (1) distribution in the eastern Pacific Ocean (EP), (2) distribution in the western Atlantic Ocean (WA), (3) distribution in the Mediterranean Sea and some oceans (AO, PO, MS, and IP), (4) distribution in eastern Pacific and/or Atlantic Ocean (AO, EP), (5) distribution in some ocean regions including the Mediterranean Sea (IP, CS, AO, MS, and EP), and (6) distribution in all ocean regions (Atlantic, Pacific, and Indian) including the Mediterranean Sea (with distributions CL and CS).

Construction of Models

For model calibration, we used MaxEnt 3.4.1 (Phillips et al., 2006), an algorithm based on the maximum entropy approach that is commonly used to estimate the potential distribution of species by correlating presence-only data with sets of environmental variables (Elith et al., 2010). This algorithm is very flexible and has many parameters that can be changed by users; however, the models are often constructed based on simple protocols by using the default parameter settings (i.e., auto-features) in the traditional platform, which could ultimately produce non-optimal (over-complex or over-simplistic) models. This could present a problem, particularly when dealing with a small number of occurrence points,, in wich case the recommendation is to evaluate the best potential combination of multiple parameterizations that can produce good fits for small data sets (Warren and Seifert, 2011; Radosavljevic and Anderson, 2014; Morales et al., 2017). Given the time-consuming nature of performing this task manually, we ran Maxent in R (R Core Team, 2018) using the kuenm package[8] as an automated toolthat allows users to generate many Maxent candidate models with varying calibration settings (feature classes, regularization multiplier, and sets of environmental variables) to obtain a species-specific parameterization, thus increasing the robustness of models over a much shorter time (Cobos et al., 2019). Feature classes (FC) are defined as transformations applied tothe different covariates used in models to allow modeling of complex relationships. A regularization multiplier (RM) is a parameter that adds new constraints or imposes penalties on the model to prevent over-complexity and/or overfitting (Elith et al., 2010). Prior to the calibration process, the dataset of each species was randomly partitioned into training (70%) and validation (30%) data (Mendoza-González et al., 2016). The calibration process for candidate model creation was performed with a parameter setting using the *kuenm-cal function* using a combination of 15 feature classes (all potential combinations of four feature classes: linear, quadratic, product, and hinge); nine values of the regularization multiplier (1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4, 6, and 10) and the two sets of environmental variables ('set_1' and 'set_2'). Two models were created for each parameter setting: one based on the complete filtered and thinned datasetof occurrences, and the other based only on the training data.The former is used to calculate model complexity and the latter to calculate significance and omission rates (Cobos et al., 2019). Likewise, the Jackknife function of Maxent was used to identify the percentage of contribution from each environmental variable (Phillips et al., 2006). Candidate model evaluation and best model selection were developed using the *kuenm-ceval function*.This function completes the process of calibration by evaluating and selecting models according to the following hierarchical evaluation criteria: (1) statistical significance of the model, usingthe area under the curve ratio (AUC) of the partial receiver operating characteristic (ROC) tests, with 500 iterations and 50% of the data used for bootstrapping, in which the AUC ranges from 1 to 2 (1 representing a random model, 2 representing a better than random performance); (2) model performance: predictive ability with omission rates (OR) 5%, which is our level of confidence in the training data; and (3) model complexity: basedon the Akaike Information Criterion (AIC), which indicates how well the models fit to the data while penalizing complexity to favor more parsimonious and less overfitted models. Finally, we used the *kuenm-mod function*, which generated final continuous models of probability (suitability) with the parameter sets selected as best, including one model per species that met the three hierarchical evaluation criteria (AUC, OR, and AIC) and its corresponding environmental set (1 or 2). Once the model that best projected the distributions of the current time period was determined, it was used to transfer the projections to the four RCP scenarios of the future for each species (Cobos et al., 2019).

[8] https://github.com/marlonecobos/kuenm

Projections to Future Scenarios (RCP)

The best final models per species in the current period were projected to the four RCPs (2.6, 4.5, 6.0, and 8.5) for the year 2050 using the *kuenm-cal function*. These scenarios are based on average data from different Atmosphere-Ocean General Circulation Models (AOGCMs: CCSM4, HadGEM2-ES, and MIROC5) available in Bio-ORACLE (see Text Footnote 7) (Assis et al., 2017).

Three different strategies can be used to extrapolate the models to the future: (1) truncation, which considers all conditions outside the calibration data range as unsuitable; (2) clamping, which extrapolates the marginal values in the calibration area as the prediction for more extreme conditions; and (3) actual extrapolation, which extends the response curve based on trends obtained from the calibration conditions (Qiao et al., 2019). In order to choose the optimum strategy, we calculated the climatic analogy (environmental similarity) between the present and future scenarios through the extrapolation risk in model transfers via mobility-oriented parity (MOP), which calculates the environmental difference between current (calibration region) and future (transfer region) scenarios (Owens et al., 2013). Since the MOP analysis indicated large areas of uncertainty for the projection of models under future scenarios, we used the truncated response, thus strongly reducing the combinations of environmental conditions under which models are calibrated in the present (Owens et al., 2013; Cobos et al., 2019). This step was applied using the *kuenm-mop function* implemented by kuenm (Cobos et al., 2019).

Current and future binary maps [suitable areas (1) – unsuitable areas (0)] were obtained by thresholding the final continuous models (present and future) using the criterion of 5% of allowed omission in the training presence (Cooper and Soberón, 2018). This cut-off threshold value for generating the binary maps utilizes the suitability values less than or equal to 5% in the presence points (training data) to classify absence (0) and those that exceed this value to classify presence (1). This percentage value was determined based on a fixed allowable omission error rate among the calibration data, assuming that up to 5% of the occurrence data may have included errors that misrepresented the environments used by the species. This value is considered appropriate when input data are heterogeneous and uncontrolled in origin (Anderson et al., 2003; Peterson et al., 2008; Costa et al., 2009) and is also the parameter that measures error associated with the presence localities dataset (Costa et al., 2009). Shifts in suitable areas for the current and different future scenarios were then obtained per species, through spatial analysis in a GIS (ArcMap 10.5), to produce three categories: (i) lost or contraction areas (areas suitable at present but not in the future), (ii) gained or expansion areas (areas unsuitable at present but suitable in the future), and (iii) maintained or stable suitable areas (areas suitable at present and in the future). These areas were then mapped, and percentage values for the gained, lost and maintained suitable areas for each species in each of the four future RCP scenarios calculated as the proportion of each category in relation to the total area of study, which is the M area of each species (area of category/total area * 100). We calculated the total shift of suitable areas by subtracting the loss of suitable area per species from the total percentages of gain, under all four future scenarios.

RESULTS

A total of 64,109 presence records were compiled for the 25 species of carcharhinid sharks, and 5,826 occurrences remained after data cleaning. After filtering, the occurrence records ranged from 20 (*Carcharhinus cerdale*) to 1,110 (*Prionace glauca*) (**Table 1**). The lowest number of marine ecoregions used for constructing the accessible or M area was 13 and the highest was 206, including the buffer (**Table 1**). Following calibration of the 25 species models with the two different sets of variables, the best qualified according to the metrics described in the previous section were selected to be modeled with 'set_1' (18 species: all predicted variables) and 'set_2' (seven species: non-correlated variables only, **Supplementary Table 2** and **Table 2**).

A total of 270 candidate models were created per species, considering the combinations of 15 feature classes, nine regularization multipliers and two environmental data sets. The model evaluation presented statistical significance ($P < 0.05$), with the AUC ratios of partial ROC > 1 and some close to 2, indicating good model performance. Indeed, the performance in most of our models met the defined permissible omission rate threshold or better than random expectation (omission rates ≤5%), except for *C. falciformis* (0.07), *Carcharhinus signatus* (0.08), *Galeocerdo cuvier* (0.06), and *T. obesus* (0.07) (**Table 2**). According to the jackknife test results, therewere differences among the species in terms of the relativeimportance of the environmental predictors (EP) used to construct the models. For example, the relative importance values of "Range surface temperature" (ST_range) and "Minimum surface current velocity" (CV_min) were highest in six species, "Maximum surface temperature" (ST_max) and "Average ofthe maximum records of temperature per year" (ST_ltmax) presented their highest values in three species, and "Mean surface temperature" (ST_mean) and "Range surface salinity" (SS_range) had their highest values in two species (**Table 2**). The final continuous models for the 25 species with the optimal parameterizations and the occurrences used for calibration were mapped (**Supplementary Figures 1–25**).

The mobility-oriented parity (MOP) analyses revealed areas with strict extrapolation risk or non-analogous environmental combinations for all species. For this reason, we decided to employ truncated estimates to create the future scenario maps (for all RCP scenarios) for each species. In this paper, we present the suitable areas gained, lost, and maintained, relative to the current species distribution, using binary maps only for the two most contrasting scenarios of low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emissions (**Figures 1–6**). Binary maps that present this information for all four RCP scenarios (2.6; 4.5; 6; and 8.5) are provided in 100 future maps for all species (**Supplementary Figures 26–50**).

TABLE 2 | Optimal parameters in kuenm models for each species, divided into groups according to their M area: regularization multiplier (RM), feature classes (FC) [linear (l), quadratic (q), product (p), and hinge (h)], set of environmental variables (Pred. Sets), AUC ratio of Partial ROC (AUC), omission rate accepting 5% error in training data (OR ≤ 5%).

Group	Species	RM	FC	Pred. sets	AUC ratio	OR 5%	No. of param	EP (%)
1	*C. cerdale*	1.5	lqp	set_1	1.9	0	3	ST_ltmin 27.9 %
	N. velox	1	q	set_1	1.7	0	9	ST_ltmax 33.6 %
	R. longurio	2	l	set_2	1.6	0.04	9	ST_range 37.3 %
2	*C. acronotus*	6	lqh	set_1	1.3	0.03	14	CV_min 32.7 %
	C. isodon	1.5	lq	set_1	1.8	0	10	ST_range 32 %
	C. perezi	1.5	l	set_1	1.3	0	9	CV_min 40.2 %
	C. porosus	1	q	set_1	1.4	0	14	SS_min 39.9 %
	R. porosus	1.5	q	set_1	1.2	0	9	CV_min 43.6 %
	R. terraenovae	1	lq	set_1	1.4	0.03	10	CV_min 37.6 %
3	*C. brachyurus*	6	lh	set_2	1.3	0.02	19	ST_range 50.8 %
	C. brevipinna	2.5	lph	set_1	1.2	0.03	72	CV_min 21.6 %
	C. leucas	1.5	lq	set_1	1.3	0.04	11	ST_range 39.5 %
4	*C. signatus*	3	lqp	set_1	1.1	0.08	37	SS_ltmin 17.4 %
	N. brevirostris	1	lq	set_2	1.1	0.03	11	ST_range 23.7 %
	C. albimarginatus	2	lp	set_1	1.2	0.05	35	ST_ltmax 20.1 %
5	*C. altimus*	1.5	lqh	set_1	1.2	0.05	22	SS_range 38.3 %
	C. obscurus	3	qp	set_1	1.1	0.04	35	ST_range 22.5 %
	C. plumbeus	4	lh	set_2	1.2	0.03	8	ST_max 40.1 %
	T. obesus	6	h	set_2	1.1	0.07	36	CV_min 37.7 %
6	*C. falciformis*	6	l	set_1	1.1	0.07	10	ST_mean 52.6 %
	C. galapagensis	6	h	set_1	1.1	0.05	11	ST_mean 60.8 %
	C. limbatus	6	p	set_1	1.2	0.05	29	SS_range 19.8 %
	C. longimanus	3.5	pq	set_2	1.2	0.05	38	ST_max 34.8 %
	G. cuvier	1	l	set_2	1.1	0.06	10	ST_max 42.1 %
	P. glauca	3.5	lqph	set_1	1.1	0.05	89	ST_ltmax 44.2 %

Number of parameters (No. of param.). Environmental predictor with the greatest percentage contribution to the model (EP%).

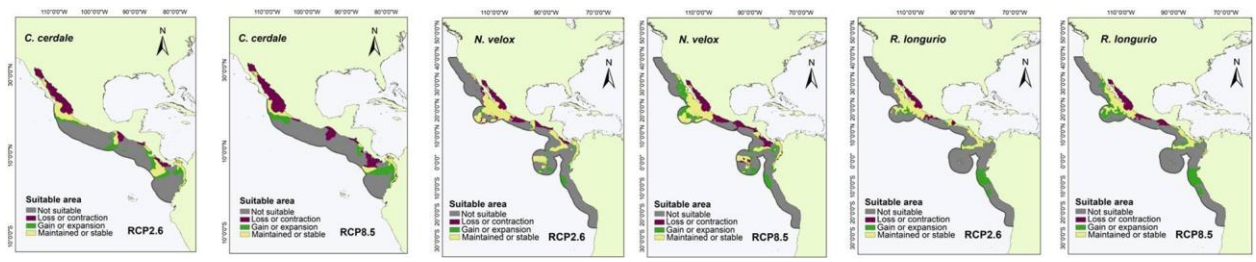


FIGURE 1 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios in species with an M area in the eastern Pacific Ocean: *Carcharhinus cerdale, Nasolamia velox,* and *Rhizoprionodon longurio*.

For the species with distribution in the eastern Pacific Ocean (EP, group one), the area of greatest loss for the three species corresponded to the Gulf of California, while those of greatest gain were closer to the equator (**Figure 1**). For the species with distribution in the western Atlantic Ocean (WA, group two), the areas of greatest loss generally occurred in the northern Gulf of Mexico, with only *Carcharhinus perezi* showing areas of considerable gain in both scenarios. For the three species with distribution in the Mediterranean Sea and some oceans (AO, PO, MS, IP, and group three), there was a very wide area of maintenance or stability. In comparison, the areas of contraction or loss were very small and corresponded to Southeast Asia (**Figure 3**). For the species with distribution in eastern Pacific and/or Atlantic Ocean (AO, EP, and group four), the areas of greatest loss generally occurred in the northern Gulf of Mexico for both species, while *C. signatus* and *Negaprion brevirostris* presented areas of loss in west Africa and in the Gulf of California, respectively (**Figure 4**). For the species with distribution in some ocean regions including the Mediterranean Sea (IP, CS, AO, MS, EP, and group five), the areas of loss for *Carcharhinus albimarginatus*, *Carcharhinus altimus*, and *Carcharhinus obscurus* were regionalized in South Asia. This is in

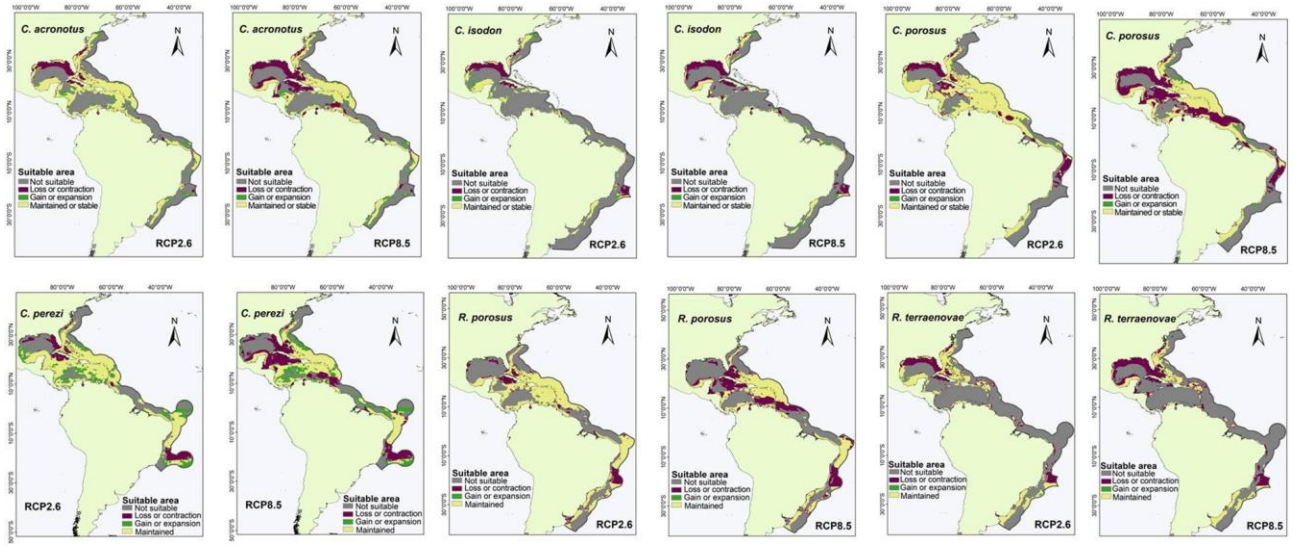


FIGURE 2 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios in species with an M area in the western Atlantic Ocean: *Carcharhinus acronotus, Carcharhinus isodon, Carcharhinus porosus, Carcharhinus perezi, Rhizoprionodon porosus,* and *Rhizoprionodon terraenovae*.

contrast to *Carcharhinus plumbeus* and *T. obesus*, which generally presented maintained and gained areas across almost all of their distribution (**Figure 5**). Similar to the previous group, for the species with distribution in all ocean regions (Atlantic, Pacific, and Indian), including the Mediterranean Sea (with distributions CL, CS, group six), the unsuitable areas were found in South Asia, except for the species *Carcharhinus longimanus* and *G. cuvier*, which presented large maintained areas. The six species in this group presented gained areas in the extreme north and south of their respective M areas (**Figure 6**).

For all of the species in general, considering the four RCP scenarios, the highest gain in suitable area was found for *T. obesus*, while the highest loss in suitable area was for *C. porosus* and the highest maintained suitable area was for *G. cuvier* (**Table 3**). Under all four RCP future scenarios, the total shifts (gain – loss) presented losses in suitable areas for 13 species but gains for six species. However, under at least one RCP future scenario, 19 species showed losses while 11 presented gains. In most species, the main future losses of suitable area were observed under the extreme scenario RCP8.5 (**Figure 7**). For sharks in group one, *C. cerdale* showed a loss of suitable area under all climate change scenarios. In group two, all of the species presented losses in suitable area, except *C. perezi*, which showed small gains in all RCP except for RCP8.5. For groups three and four, the species showed loss of suitable area, except for *Carcharhinus leucas* and *N. brevirostris*, respectively, which showed low percentages of gain in suitable areas. Groups five and six presented the species with highest percentages of gain (**Figure 7**). On average, under all four RCP future scenarios, *Carcharhinus porosus* (in group two) was the species that presented the highest losses, while *T. obesus* (in group five) presented the highest gains (**Figure 7**).

DISCUSSION

The results of this study show that most of the species presented a shift in their distribution in response to the projected changes in climate. The suitable area for carcharhinid sharks showed a general trend of decline in the future for most species, although the suitable area of some species is expected to increase. In general, the loss of suitable area is predominantly found around the equatorial band, the Gulf of Mexico, and the Indian Ocean; in contrast, the areas that present gains in suitability are predominantly on the periphery of the M areas.

Regarding changes in environmental variables and shifts in range, in our study, temperature range, and other variables related to temperature, made the highest contributions to the niche models. This supports the findings of other studies on shark distributions (Lezama-Ochoa et al., 2016; Birkmanis et al., 2020). Being ectothermic organisms, in common with other teleost fishes, the physiological functions of many sharks are controlled and determined by temperature and their thermal tolerance limits. This makes them susceptible to negative impacts as a result of climate change (Rosa et al., 2014; Schlaff et al., 2014). Unlike bony fish, the k-selected life strategy of the Chondrichthyans, characterized by long generation times and low fecundity, impedes their adaptation to rapid environmental change imposed upon them as a result of human activities (Wheeler et al., 2021). In addition, the projected negative future change (loss of suitable area) in our modeled species could be related to some theoretical expectations, in which the physiology and behavior of ectothermic and tropical species are strongly affected by temperature gradients (Chin et al., 2010; Feary et al., 2013; Rosa et al., 2014; Schlaff et al., 2014). This could be because tropical species live close to their thermal limits, and have a lower capacity for acclimation compared to temperate

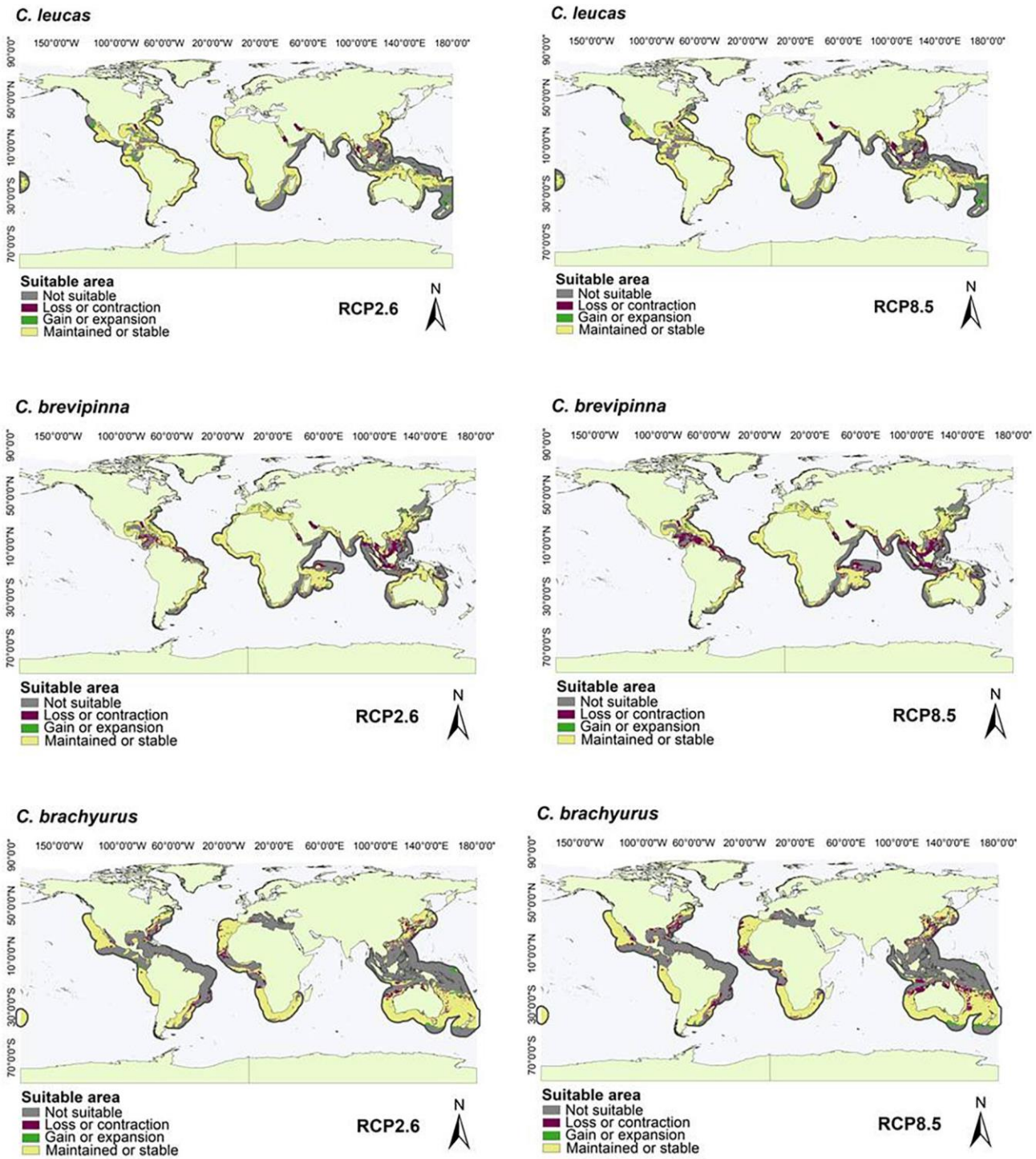


FIGURE 3 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios in species with an M area in the Mediterranean Sea and some Oceans (Atlantic, Pacific, and Indian): *Carcharhinus leucas, Carcharhinus brevipinna,* and *Carcharhinus brachyurus*.

species, implying their possible vulnerability to even slight increases in habitat temperature (Cheung et al., 2009; Comte and Olden, 2017). However, vulnerability to rising temperatures will depend mostly on the thermal tolerance and acclimation capacity of the organism in question (Rodriguez-Dominguez et al., 2019), and these are parameters that remain unknown for most species. With regard to shifts in shark distributions related to changes in salinity, the long-term impacts on sharks are not well understood. However, these impacts are known to depend on the duration of exposure. For instance, some

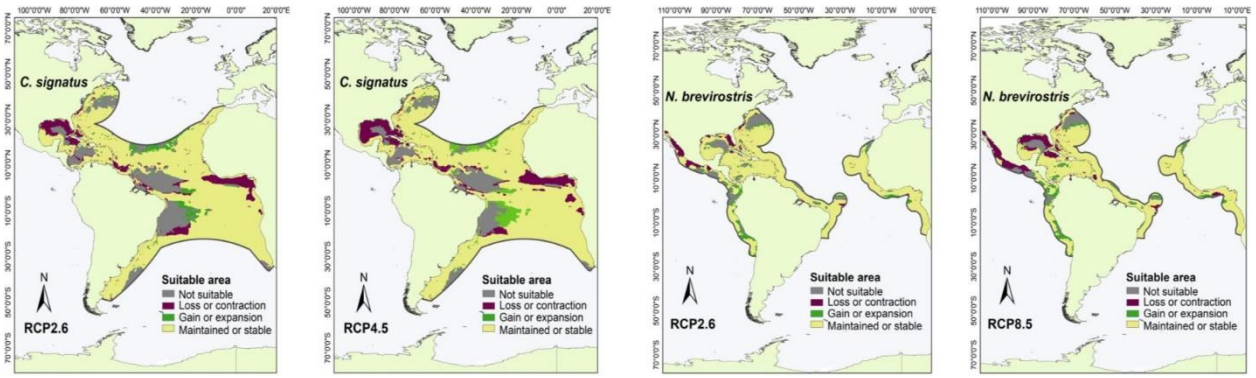


FIGURE 4 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios in species with occurrence points outside of marine ecoregions and M areas in the Pacific and/or Atlantic Ocean: *C. signatus* and *N. brevirostris*.

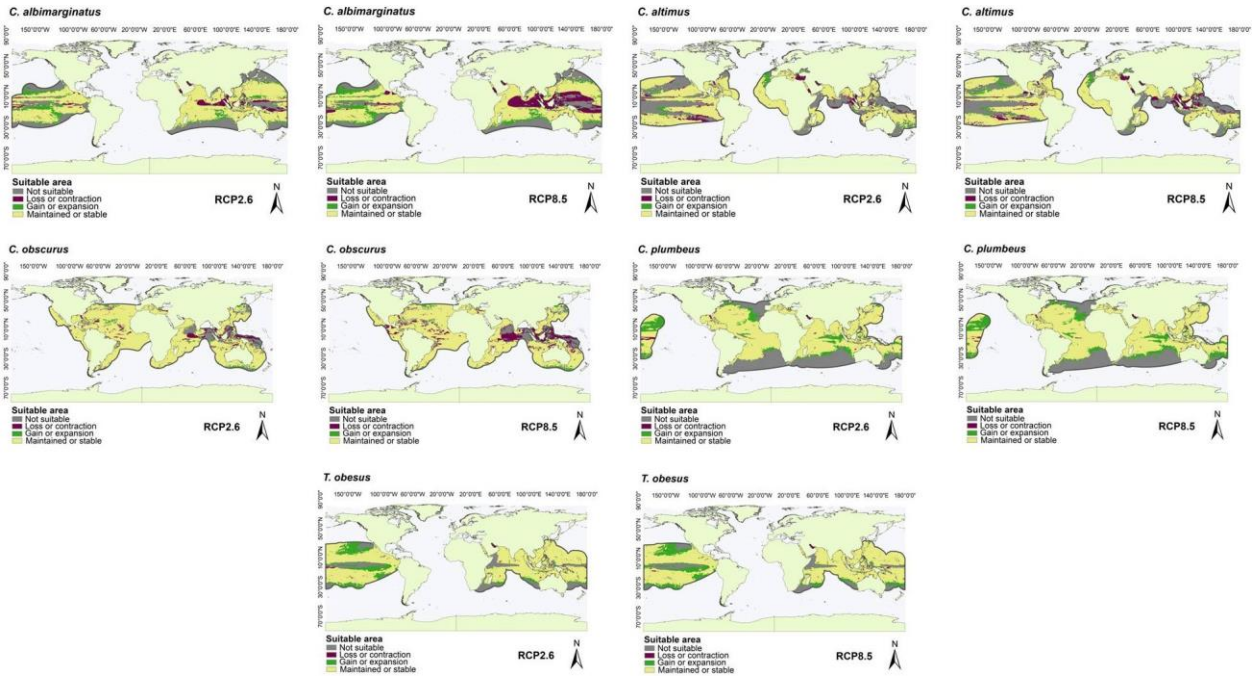


FIGURE 5 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios in species with occurrence points outside of marine ecoregions and M areas in some regions of the Oceans (Atlantic, Pacific, and Indian), including the Mediterranean Sea: *C. albimarginatus, C. altimus, C. obscurus, C. plumbeus,* and *T. obesus*.

sarks can tolerate decreased salinity, although this implies increased energy costs to maintain osmotic balance, and they tolerate increases in salinity by retaining more salts such as urea in their blood (Yates et al., 2015; Dwyer et al., 2019; Vedor et al., 2021). Such exposure to salinity levels beyond the preferred range of the sharks could affect their physiology, as well as their abundance and distribution (Drymon et al., 2013). The range of a marine fish is also influenced by ocean currents, although this aspect has received scant attention in the context of climate change (Feary et al., 2013). Distribution shifts could also be related to the oceanographic conditions of each ocean, since climate change can impact the strength, direction, and behavior of the main currents (Hoegh-Guldberg and Bruno, 2010). Ocean currents have also been describedas an oceanographic predictor for certain species of sharks, given their active behavior and use of these currents in the search for food (Bradie and Leung, 2017; Ranintyari et al., 2018;Báez et al., 2019).

A few attempts have been made to estimate the potential current or future distribution areas of carcharhinid sharks using Maxent, or other modeling approaches, in which the decrease of suitable area has also been reported. Jones et al. (2013) applied three species distribution models projected to one climate change scenario (SRES A2 to 2050), with two sets

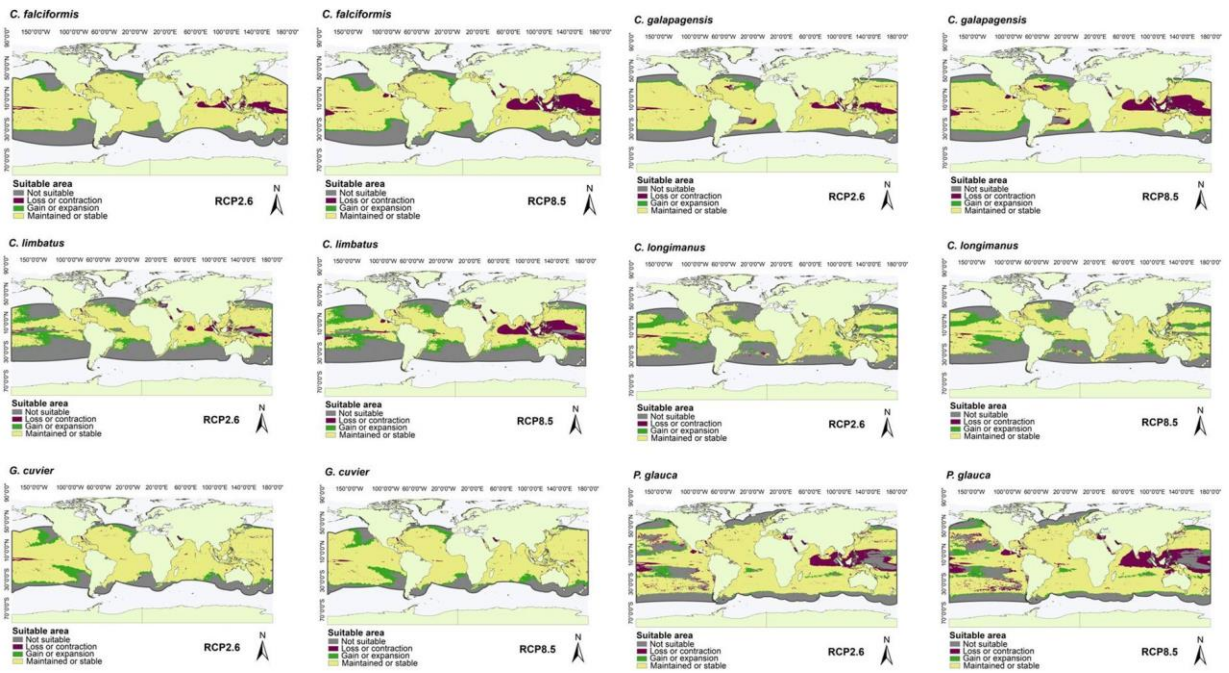


FIGURE 6 | Suitable areas maintained, gained, and lost by the year 2050 under low (RCP2.6) and high (RCP8.5) greenhouse gas emission scenarios with occurrence points outside of marine ecoregions and M areas in all regions of the oceans (Atlantic, Pacific, and Indian), including the Mediterranean Sea: C. falciformis, Carcharhinus galapagensis, C. limbatus, C. longimanus, G. cuvier, and P. glauca.

of variables to determine the potential impacts on commercial fish in the North Sea, finding a contraction in total suitable area of 11.6% for Angel sharks (*Squatina squatina*) and other elasmobranchs, such as rays. Gonzalez-Pestana (2018) predicted habitat suitability for smooth hammerheads (*Sphyrna zygaena*) under current and future climate change scenarios for the period 2040–2050, indicating that the suitable habitat for this species will shift to a more coastal distribution in the future. For carcharhinid sharks, Lezama-Ochoa et al. (2016) found that *Carcharhinus falciformis* presents losses in suitable area, under SRES A2 climate change scenarios for 2100, of 15.5% in the Atlantic Ocean, 9.9% in the Pacific Ocean, and a minimum change of 1.4% in the Indian Ocean. Our results for *C. falciformis* showed that the maximum loss in suitable area was 10% under RCP8.5 and the minimum was 4.3% under RCP2.6. Although the effects of RCP8.5 could be compared to the SRES A2 scenario of the IPCC (2013), we did not evaluate the shift in potential distribution for each ocean separately. Birkmanis et al. (2020) predicted a decrease in suitable areas for *C. falciformis* under the RCP4.5 and RCP8.5 scenarios (2050–2099) on the coast of Australia, and reported the same in this region for *C. obscurus*, *C. longimanus*, and *P. glauca*. In contrast to these results, our study found a general increase in suitable area for *C. longimanus* under all RCP scenarios. This discrepancy could be due to the fact that our study considered the known worldwide distribution, which is the same distribution that was used as the calibration and projection area. However, distribution shifts can be observed at the regional level, showing a reduction in the distribution area of this species within the Australian EEZ, EEZ, which coincides with that reported by Birkmanis et al. (2020).

The projected expansions of suitable areas for some species under the RCP8.5 and RCP4.5 scenarios may contrast with previous studies that suggest a greater contraction of suitable areas under severe future climate scenarios (Perry et al., 2005; Dulvy et al., 2008). Such differences in the predictions may be due to the thermal tolerance of the species coupled with their high capacity for movement, which provides the opportunity to move to higher latitudes and avoid the increase in water temperature. In this regard, Sunday et al. (2015) state that the high movement capacity and the latitudinal range of the species have positive relationships with their distribution area under climate change. Other studies conducted with carcharhinid sharks (Lezama-Ochoa et al., 2016; Birkmanis et al., 2020), in which no gain area was reported, contrast with our results, possibly due to the difference in the geographic regions for which modeling was conducted, the diverse size of the study areas (M area from Birkmanis et al., 2020) or the specific future scenarios used [for example, SRES A2 from Jones et al. (2013) and Lezama-Ochoa et al. (2016)]. Nevertheless, our results are congruent with some bioclimatic theories that predict an overall expansion of niches with climate change in some tropical fish (Genner et al., 2004), and also support the general trend of gain in areas as a result of climate change-induced temperature rises (i.e., poleward shifts) (Booth et al., 2011). In addition, Coro et al. (2016) found that endangered and near threatened species of some wide-range elasmobranchs, such as *Alopias vulpinus* and *Alopias pelagicus*, showed positive trend

TABLE 3 | Percentage of not suitable (NS), gained (G), lost (L), and maintained (M) areas, and total shift (TS) in the potential geographic distribution of each species under the RCP future scenarios, divided into groups according to their M area.

		RCP2.6					**RCP4.5**					**RCP6.0**					**RCP8.5**				
Group	Species	NS	G	L	M	TS	NS	G	L	M	TS	NS	G	L	M	TS	NS	G	L	M	TS
1	*C. cerdale*	60.3	10.6	13.3	15.8	-2.7	60.4	10.5	21.1	8	**-10.5**	59.4	11.4	14.3	14.8	-2.9	59.4	11.5	20.6	8.5	-9.1
	N. velox	61.3	5.3	9.4	24	-4.1	59.7	6.8	14.1	19.3	-7.3	62.9	3.7	11.4	22	-7.7	52.4	14.2	12.9	20.5	1.3
	R. longurio	67.3	9.4	5.6	17.7	3.8	65	11.7	9.7	13.6	2	69.2	7.6	6.4	16.9	1.2	61.9	14.9	8	15.3	6.9
2	*C. acronotus*	49.8	5.2	7.3	37.7	-2.1	48.1	6.9	10.2	34.9	-3.3	49.7	5.3	7.1	37.9	-1.8	49.4	5.6	15.9	29.1	**-10.3**
	C. isodon	72.6	3.6	8.4	15.4	-4.8	71.8	4.4	9.6	14.2	-5.2	72.6	3.6	7.8	16	-4.2	72.7	3.5	13	10.9	-9.5
	C. perezi	32.4	12.5	9	46.1	3.5	32.1	12.8	11.9	43.2	0.9	32.5	12.4	8	47.2	4.4	31.4	13.5	21.9	33.3	-8.4
	C. porosus	35.6	2.2	12.9	49.3	**-10.7**	36.4	1.3	16.4	45.8	**-15.1**	35.5	2.2	10.8	51.4	-8.6	35.7	2.1	28.3	33.9	**-26.2**
	R. porosus	44.8	0.7	8.8	45.8	-8.1	44.9	0.6	11.1	43.5	**-10.5**	45.0	0.4	9.5	45.1	-9.1	45.0	0.4	21.3	33.3	**-20.9**
	R. terraenovae	67.8	0.7	10.3	21.2	-9.6	68.2	0.3	12.2	19.3	**-11.9**	67.9	0.6	9.5	22	-8.9	68.2	0.4	15.8	15.7	**-15.4**
3	*C. leucas*	39.1	3.9	3.2	53.8	0.7	38.3	4.7	4.1	52.9	0.6	38.9	4.1	2.8	54.2	1.3	38.7	4.3	5.2	51.8	-0.9
	C. brachyurus	50.1	1.4	5.4	43.1	-4	49.9	1.6	7.7	40.9	-6.1	50.0	1.5	6	42.5	-4.5	50.2	1.3	8.7	39.8	-7.4
	C. brevipinna	35.2	1.6	11.2	52.1	-9.6	35.2	1.6	13.6	49.6	**-12**	35.4	1.3	10.8	52.5	-9.5	35.1	1.7	15.7	47.6	**-14**
4	*C. signatus*	16.9	3.9	9.1	70.1	-5.2	14.8	6	10.6	68.6	-4.6	18.4	2.5	7.9	71.3	-5.4	18.0	2.9	16.8	62.4	**-13.9**
	N. brevirostris	11.1	6.2	4.8	***77.9***	1.4	10.4	7	9.4	***73.3***	-2.4	12.2	5.1	4.7	***78***	0.4	10.1	7.2	11.4	***71.3***	-4.2
	C. albimarginatus	24.9	9.3	5.7	60.1	3.6	23.3	10.9	11.1	54.8	-0.2	25.0	9.2	6.6	59.3	2.6	22.0	12.2	13.9	52	-1.7
	C. altimus	31.3	3.7	5.9	59	-2.2	30.3	4.8	7.4	57.6	-2.6	30.9	4.2	6.3	58.7	-2.1	29.9	5.1	7.6	57.3	-2.5
5	*C. obscurus*	10.6	2.6	6	***80.8***	-3.4	10.4	2.8	7.9	***78.9***	-5.1	11.2	2	7.7	***79.1***	-5.7	11.1	2.1	11.6	***75.2***	-9.5
	C. plumbeus	23.9	10.9	1	64.2	9.9	21.0	13.8	0.8	64.5	**13**	23.6	11.1	0.9	64.4	10.2	21.7	13.1	0.8	64.4	**12.3**
	T. obesus	15.4	12.6	0.9	71.1	**11.7**	14.2	13.8	0.9	71.1	**12.9**	16.8	11.3	0.9	71.1	**10.4**	14.2	13.9	0.8	71.2	**13.1**
	C. falciformis	19.0	3.5	4.3	73.2	-0.8	18.3	4.2	8	69.4	-3.8	18.9	3.6	5.3	72.2	-1.7	17.9	4.6	10	67.5	-5.4
	C. galapagensis	17.6	3.7	5.1	73.6	-1.4	16.5	4.8	9.3	69.4	-4.5	17.5	3.8	6.3	72.5	-2.5	16.0	5.3	11.4	67.3	-6.1
6	*C. limbatus*	38.1	10.5	2.8	48.5	7.7	36.3	12.3	6.5	44.9	5.8	38.3	10.3	3.6	47.8	6.7	35.8	12.8	8.4	43	4.4
	C. longimanus	33.7	10.8	0.9	54.7	9.9	31.3	13.1	0.5	55	**12.6**	33.8	10.7	0.7	54.8	**10**	32.3	12.2	0.6	54.9	**11.6**
	G. cuvier	13.2	6.7	1	***79***	5.7	12.8	7.1	0.8	***79.3***	6.3	13.3	6.6	0.8	***79.2***	5.8	12.1	7.8	0.8	***79.3***	7
	P. glauca	20.0	5.1	8.1	66.8	-3	19.1	6	10.4	64.5	-4.4	20.2	4.9	8.6	66.3	-3.7	18.7	6.4	11.9	63	-5.5

M values in bold italics denote the largest maintained areas. TS values in bold font denote percentages > 10, highlighting the larger shifts (negative and positive) within each RCP scenario.

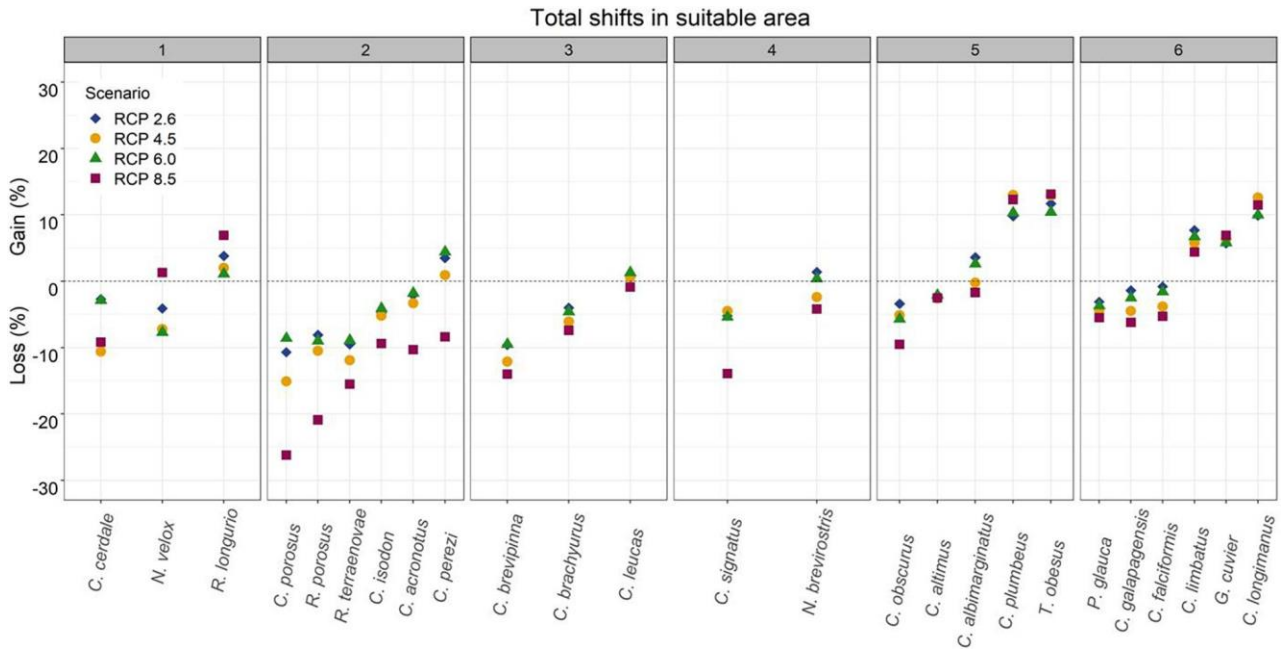


FIGURE 7 | Total shifts in suitable areas for 25 carcharhinid shark species under future climate change scenarios (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, and RCP8.5) for 2050, divided into groups according to their M area.

variation and gains in suitable area under future distribution projections in the niche models of AquaMaps for 2050[9] . This agrees with our study, in which species of wide distribution presented gains in suitable area, although one of the species of narrow distribution also showed such gains. On the other hand, large marine organisms are constrained not only by their physiological limits but also by their mobility and the accessibility of thermal refuges. This could be the reason why *Carcharhinus limbatus*, a shark with a preference for deeper waters during daylight hours, showed gains in suitable area probably through the requirement of the species to avoid the increased water temperatures (Barnes et al., 2016).

Regarding the losses and gains of suitable area found for carcharhinid sharks, the relationship between species niche properties as indicators of species sensitivity and climate change has been proved (Thuiller et al., 2005), as well as some hypotheses regarding which species will be more sensitive. For example, Rosa et al. (2014) indicated that the more active pelagic sharks would experience greater negative physiological impacts from increasing ocean temperatures than their benthic counterparts. This could be because more active pelagic lifestyles correlate with higher metabolic rates (which are temperature dependent) compared to those of the less active benthic or bathyal species. For instance, we found percentages of suitable area loss for *Rhizoprionodon terraenovae*, an obligate-ram ventilator that must move by swimming at speed or finding a swift current in which to linger in order to continually force water through its gills to breathe (Parsons and Hoffmayer, 2005), and for *Carcharhinus isodon*, wich is described as an active shark (Kells and Carpenter, 2011). Nevertheless, *C. plumbeus* is an obligate ram-ventilating apex predator that, in our study, presented gains in suitable area under all RCP scenarios (Crear et al., 2019). In contrast, we found a low percentage of loss in suitable areas presented by the sedentary species *T. obesus* (Whitney et al., 2012). There is also evidence that suggests negative effects on suitable area in species that are restricted to a single habitat throughout their life cycle, such as in the case of sharks strictly associated with coral reefs (Kibria et al., 2017; Heupel et al., 2019). This was consistent with the reef shark *C. perezi* under scenario RCP8.5, but disagrees with that found for the other scenarios and for the other reef shark *T. obesus*, which presented gains under all RCPs. With respect to these gains in suitable area, Heupel et al. (2019) state that there is a need to focus on reef sharks in order to better predict consequences for their populations, given that coral reefs are the habitats most threatened by climate change. It should also be considered that species present complex and dynamic geographical structures that are difficult to model (Coro et al., 2016).

In addition to the effect of climate change due to the physiological and biological characteristics of the species, their shifts in distribution could be related to their biological interactions with other organisms (Gervais et al., 2020), since the first response of species to altered environmental conditions is to adjust their behavior (Wong and Candolin, 2015). One such adjustment is distribution shifts in apex predators such as the large sharks (Heard et al., 2017) because novel combinations of prey species could generate reorganization of species, even

[9]www.aquamaps.org

among the trophic webs (Lurgi et al., 2012; Cameron et al., 2019). It has also been observed that expansion of the distribution range is dominated by dietary generalist species (Evans and Moustakas, 2018; Bartley et al., 2019). In our results, *G. cuvier* and *C. longimanus* (which presented the greatest gain in suitable area) have been defined as generalist predators or species that exploit abundant food resources (Matich et al., 2011). In contrast, the shark *C. leucas* presents more specialized dietary profiles (Matich et al., 2011) and, according to our results, has presented few changes in its distribution.

The occurrence of a shift in species distribution can lead to pervasive and often unexpected consequences for both biological communities and human society (Pecl et al., 2017). A change generated by the distribution or extinction of sharks, as top predators that regulate the populations of other species, could significantly affect the health of seagrass beds, coral reefs, and other vital marine habitats, with a consequently impact on the fishery and ecotourism industries and economy in some regions (Motivarash et al., 2020). Hammerschlag et al. (2019) state that researching ecosystem services and their relationship to top predators is challenging, but is nevertheless important in order to determine how changes associated with climate change in aquatic systems will affect the ecological functions and ecosystem services provided by predators.

Knowledge of the future potential distribution of vulnerable and key species such as sharks could be of value to the design of conservation programs that focus on sites that present the ecological features required by these species in order to face climate change. Niche and distribution modeling offer useful information for incorporation into strategies of environmental management, especially with regard to marine conservation and planning (Marshall et al., 2014). It is therefore important to investigate the impact of climatic change in shark distribution shifts in order to adequately assess their future management in Marine Protected Areas. This is important in terms of the protection of mobile marine species, such as chondrichthyan fishes, among others, especially if such changes require a reassessment of their interactions with fisheries (Carlisle et al., 2019).

METHODOLOGICAL CAVEATS

Predicting and mapping the contractions and expansions of suitable areas for threatened and endangered species is critical for monitoring and restoring their natural populations (De Oliveira et al., 2019). Several studies have modeled the potential future distribution of species; however, there are multiple sources of variation and uncertainty in the geographic predictions and their interpretation that are associated with the methodology (Peterson et al., 2018; Alkishe et al., 2020). To avoid this, in this study, we modeled the potential distribution of the study species based on different sets of environmental variables, a more robust metric of statistical significance such as the partial ROC, and the mobility-oriented parity (MOP) (Peterson et al., 2008; Owens et al., 2013; Cobos et al., 2019). Moreover, although there were many areas of strict extrapolation of risk conditions in the future that show a non-analog environment (MOP results), the truncated response used in our models acts to strongly reduce the combinations of environmental conditions under which models are calibrated in the present (Owens et al., 2013) and projected to future RCP scenarios, in order to reduce uncertainty (Thuiller et al., 2004). As a consequence, this study improves the general understanding of the ecological niche and potential distribution of carcharhinid sharks and estimates their distribution under the reliable climate change scenarios featured in recent literature. According to our evaluation results and expert knowledge on this group of sharks, and by modeling presence-only data, the models obtained are informative and adequately describe the current potential distributions (Cobos et al., 2019), which indicates their utility in terms of making further projections and predicting shifts in habitat suitability (Warren and Seifert, 2011).

Another caveat is related to the small sample sizes for some species of sharks used to create the niche models. In this regard, Pearson et al. (2007) emphasize that these models should only be interpreted as regions that have environmental conditions similar to those in which the species is known to occur. However, this kind of model created in Maxent has previously generated good results, even with small sample sizes (<10) (Phillips et al., 2006) such as some of those used in our study. The integration of ecologically relevant predictors and variables in a 3-dimensional space (e.g., primary productivity, dissolved oxygen throughout the water column) significantly affects shark distributions with climate change (Deutsch et al., 2015; Feitosa et al., 2020; Vedor et al., 2021). Where this information is available, it could therefore be considered to significantly increase the performance and transferability of the niche models (Regos et al., 2019). However, despite the fact that remotely sensed data has recently become more available, environmental predictors remain limited for the marine environment and therefore probably lack important ecological factors (Werkowska et al., 2016). This is a general problem for marine ecological niche modeling in contrast to 2-dimensional modeling for terrestrial species, since most oceanographic layers are only representative of the uppermost layers of the water column (Whittock et al., 2016; Assis et al., 2017; Melo-Merino et al., 2020). In addition, some studies that model future species distributions recommend the use of other variables, such as dispersal capacity, genetic adaptation, species behavioral plasticity, and biotic interactions (Robinson et al., 2011; Bentlage et al., 2013; Sirois-Delisle and Kerr, 2018; Brodie et al., 2019; Gómez-Ruiz and Lacher, 2019). Certain studies have attempted to solve this problem by using oceanographic variables at multiple depths in the current distribution (Bentlage et al., 2013; Duffy and Chown, 2017) and applying future scenarios evenly throughout the entire water column (Crear et al., 2020). However, these environmental layers are still not available in all areas and under different climate change scenarios and were therefore excluded from this study. Despite this limitation, the environmental variables that were used in this study (temperature, salinity, and current velocity) have been described as important factors that affect current marine habitats and thus future shark distributions (Rosa et al., 2014; Ranintyari et al., 2018; Vedor et al., 2021).

CONCLUSION

Our results show the usefulness of correlative models based on the ecological niche theory in terms of modeling the future potential distribution of carcharhinid sharks through presence records and environmental variables. We conclude that climate change will have important effects on the distribution of carcharhinid sharks by the year 2050, highlighting losses of suitable area for most species. The carcharhinid sharks presented the greatest loss of suitable area under the severe future climate scenario RCP8.5. The shark species with the greatest loss of suitable area was *C. porosus* and the shark with the highest gain in suitable area was *T. obesus*. Species distribution modeling approaches, such as that utilized in this study, represent an attempt to identify changes in the distribution patterns of carcharhinid sharks and can provide basic primary information of potential value to the improvement of decision-making processes in biodiversity conservation. The preservation of sharks as key elements in the present and future is important to the maintenance of ecosystem services of great value to human society, as well as to conserve the natural function of the marine ecosystems.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The original contributions presented in the study are included in the article/Supplementary Material, further inquiries can be directed to the corresponding author/s.

ETHICS STATEMENT

Ethical review and approval was not required for the animal study because we work with databases. At no time do we work with living organisms.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

PLD-C, GM-G, CY-A, and XC-C contributed to the conception and design of the study. PLD-C organized the database and performed the statistical analysis. PLD-C and GM-G wrote the drafts of the manuscript. All authors contributed to manuscript revision, read, and approved the submitted version.

FUNDING

This study was supporded by CEMIE-Océano (Mexican Centre for Innovation in Ocean Energy), project FSE-2014-06-249795 financed by CONACYT SENER Sustentabilidad Energética.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Postgraduate Program in Marine Sciences and Limnology, UNAM, the Mexican National Council of Science and Technology (CONACyT), which granted a fellowship to PLD-C, and the Mexican Centre for Innovation in Ocean Energy (CEMIE-Océano, CONACYT project 249795). We also thank Felipe Galván, Andrés Lira, and the referees for their valuable and careful suggestions that greatly contributed to improving this work. Finally, we would like to express our gratitude to Keith MacMillan for correcting the English style of the manuscript.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2021.745501/full#supplementary-material

REFERENCES

Acuña-Marrero, D., Smith, A. N. H., Hammerschlag, N., Hearn, A., Anderson, M. J., Calich, H., et al. (2017). Residency and movement patterns of an apex predatory shark (*Galeocerdo cuvier*) at the Galapagos Marine Reserve. *PLoS One* 12:e0183669. doi: 10.1371/journal.pone.0183669

Alkishe, A., Cobos, M. E., Peterson, A. T., and Samy, A. M. (2020). Recognizing sources of uncertainty in disease vector ecological niche models: an example with the tick. *Rhipicephalus sanguineus* sensu lato. *Perspect. Ecol. Conserv.* 18, 91–102. doi: 10.1016/j.pecon.2020.03.002

Anderson, R. P., Lew, D., and Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol. Model.* 162, 211–232. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00349-6

Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrao, E. A., and De Clerck, O. (2017). Bio-ORACLE v2.0: extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 277–284. doi: 10.1111/geb.12693

Báez, J. C., Barbosa, A. M., Pascual, P., Ramos, M. L., and Abascal, F. (2019). Ensemble modeling of the potential distribution of the whale shark in the Atlantic Ocean. *Ecol. Evol.* 10, 175–184. doi: 10.1002/ece3.5884

Bakun, A. (1990). Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* 247, 198–201. doi: 10.1126/science.247. 4939.198

Banks, W. E. (2017). The application of ecological niche modeling methods to archaeological data in order to examine culture-environment relationships and cultural trajectories. *Quaternaire* 28, 271–276. doi: 10.4000/quaternaire.7966

Barnes, C. J., Butcher, P. A., Macbeth, W. G., Mandelman, J. W., Smith, S. D. A.,and Peddemors, V. M. (2016). Movements and mortality of two commercially exploited carcharhinid sharks following longline capture and release off eastern Australia. *Endanger. Species Res.* 30, 193–208. doi: 10.3354/esr0 0730

Bartley, T. J., McCann, K. S., Bieg, C., Cazelles, K., Granados, M., Guzzo, M. M.,et al. (2019). Food web rewiring in a changing world. *Nat. Ecol. Evol.* 3, 345–354. doi: 10.5281/zenodo.1158733

Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., et al. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecol. Model.* 222, 1810–1819. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011

Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., and Courchamp, F. (2012).Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377.doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x

Bentlage, B., Peterson, A. T., Barve, N., and Cartwright, P. (2013). Plumbingthe depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 952–961. doi: 10.1111/ geb.12049

Birkmanis, C. A., Freer, J. J., Simmons, L. W., Partridge, J. C., and Sequeira, A. M. M. (2020). Future distribution of suitable habitat for pelagic sharks in Australia under climate change Models. *Front. Mar. Sci.* 7:570. doi: 10.3389/ fmars.2020.00570

Bond, M. E., Babcock, E. A., Pikitch, E. K., Abercrombie, D. L., Lamb,
N. F., and Chapman, D. D. (2012). Reef sharks exhibit site-fidelity and higher relative abundance in marine reserves on the Mesoamerican Barrier Reef. *PLoS One* 7:e32983. doi: 10.1371/journal.pone.003 2983

Booth, D. J., Bond, N., and Macreadie, P. (2011). Detecting range shifts among Australian fishes in response to climate change. *Mar. Freshw. Res.* 62, 1027– 1042. doi: 10.1071/mf10270

Brodie, S. J., Thorson, J. T., Carroll, G., Hazen, E. L., Bograd, S. J., Haltuch, M. A.,et al. (2019). Trade-offs in covariate selection for species distribution models: a methodological comparison. *Ecography* 42, 1–14. doi: 10.1111/ecog.04707

Bradie, J., and Leung, B. (2017). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *J. Biogeogr.* 44, 1344– 1361. doi: 10.1111/jbi.12894

Cameron, E. K., Sundqvist, M. K., Keith, S. A., CaraDonna, P. J., Mousing,
E. A., Nilsson, K. A., et al. (2019). Uneven global distribution of food web studies under climate change. *Ecosphere* 10:e02645. doi: 10.1002/ecs2. 2645

Camhi, M. D., Pikitch, E. K., and Babcock, E. A. (2008). *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. Oxford: Blackwell Publishing, 536.

Carlisle, A. B., Tickler, D., Dale, J. J., Ferretti, F., Curnick, D. J., Chapple, T. K., et al. (2019). Estimating space use of mobile fishes in a large marine protected area with methodological considerations in acoustic array design. *Front. Mar. Sci.* 6:256. doi: 10.3389/fmars.2019.00256

Castro, J. I. (2011). *The Sharks of North America*. Oxford: Oxford University Press,613.

Chefaoui, R. M., Serebryakova, A., Engelen, A. H., Viard, F., and Serrão, E. (2019). Integrating reproductive phenology in ecological niche models changed the predicted future ranges of a marine invader. *Divers. Distrib.* 25, 688–700. doi: 10.1111/ddi.12910

Cheung, W. W. L., Brodeur, R. D., Okey, T. A., and Pauly, D. (2015). Projecting future changes in distributions of pelagic fish species of Northeast Pacific shelf seas. *Prog. Oceanogr.* 130, 19–31. doi: 10.1016/j.pocean.2014. 09.003

Cheung, W. W. L., Meeuwig, J. J., Feng, M., Euan, H., Lam, V. W. H., Langlois, T., et al. (2012). Climate-change induced tropicalisation of marine communities in Western Australia. *Mar. Freshw. Res.* 63, 415–427. doi: 10.1071/MF11205

Cheung, W. W. L., Sarmiento, J. L., Kearney, K., Watson, R., and Pauly, D. (2009). Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish Fish.* 10, 235–251. doi: 10.1111/j.1467-2979.2008.00315.x

Chin, A., Kyne, P. M., Walkers, T. I., and McAuley, R. B. (2010). An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. *Glob. Change Biol.* 16, 1936–1953. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02128.x

Cisneros-Montemayor, A. M., Becerril-García, E. E., Berdeja-Zavala, O., and Bocos,
A. (2020). Shark ecotourism in Mexico: scientific research, conservation, and contribution to a Blue Economy. *Adv. Mar. Biol.* 85, 71–92. doi: 10.1016/bs. amb.2019.08.003

Cobos, M. E., Peterson, A. T., Barve, N., and Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent.*PeerJ* 7:e6281. doi: 10.7717/peerj.6281

Comte, L., and Olden, J. D. (2017). Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes. *Nat. Clim. Change* 7, 718–722. doi: 10.1038/ NCLIMATE3382

Cooper, J. C., and Soberón, J. (2018). Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution models performance. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27, 156–165. doi: 10.1111/geb.12678

Coro, G., Magliozzi, C., Ellenbroek, A., Kaschner, K., and Pagano, P. (2016). Automatic classification of climate change effects on marine species distributions in 2050 using the AquaMaps model. *Environ. Ecol. Stat.* 23, 155–180. doi: 10.1007/s10651-015-0333-8

Cortés, E. (2000). Life history patterns, correlations in sharks. *Rev. Fish. Sci. Aquac.*
8, 299–344. doi: 10.1080/10408340308951115

Costa, G. C., Nogueira, C., Machado, R. B., and Colli, G. R. (2009). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: a field evaluation in a biodiversity hotspot. *Biodivers. Conserv.* 19, 883–899. doi:10.1007/s10531-009-9746-8

Crear, D. P., Brill, R. W., Bushnell, P. G., Latour, R. J., Schwieterman, G. D., Steffen,
R. M., et al. (2019). The impacts of warming and hypoxia on the performance of an obligate ram ventilator. *Conserv. Physiol.* 7:coz026. doi: 10.1093/conphys/ coz026

Crear, D. P., Latour, R. J., Friedrichs, M. A. M., St-Laurent, P., and Weng, K. C. (2020). Sensitivity of a shark nursery habitat to a changing climate. *Mar. Ecol.Prog. Ser.* 652, 123–136. doi: 10.3354/meps13483

Davidson, L. N. K., and Dulvy, N. K. (2017). Global marine protected areas to prevent extinctions. *Nat. Ecol. Evol.* 1:0040. doi: 10.1038/s41559-016-0040

De Oliveira, U. D. R., Gomes, P. B., Silva Cordeiro, R. T., De Lima, G. V., and Pérez,
C. D. (2019). Modeling impacts of climate change on the potential habitat of an endangered Brazilian endemic coral: discussion about deep sea refugia. *PLoS One* 14:e0211171. doi: 10.1371/journal.pone.0211171

Del Moral-Flores, L. F., Morrone, J. J., Alcocer-Durand, J., Espinosa-Pérez, H., and Pérez-Ponce de León, G. (2015). Lista patrón de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali) de México. *Arx. Misc. Zool.* 13,47–163. doi: 10.32800/amz.2015.13.0047

Deutsch, C., Ferrel, A., Seibel, B., Portner, H. O., and Huey, R. B. (2015). Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. *Science* 348, 1132– 1136. doi: 10.1126/science.aaa1605

Dormann, C. F., Schymanski, S. J., Cabral, J., Chuine, I., Graham, C., Hartig, F., et al. (2012). Correlation and process in species distribution models: bridging a dichotomy. *J. Biogeogr.* 39, 2119–2131. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02659.x

Drymon, J. M., Carassou, L., Powers, S. P., Grace, M., Dindo, J., and Dzwonkowski,
B. (2013). Multiscale analysis of factors that affect the distribution of sharks throughout the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 111, 370–380. doi: 10.7755/ FB.111.4.6

Duffy, G. A., and Chown, S. L. (2017). Explicitly integrating a third dimension in marine species distribution modelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 564, 1–8. doi: 10.3354/meps12011

Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison,
L. R., et al. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *Elife* 3:e00590. doi: 10.7554/eLife.00590

Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S., and Skjoldal,
H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage:a biotic indicator of warming seas. *J. Appl. Ecol.* 45, 1029–1039. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x

Durack, P. J., Wijffels, S. E., and Matear, R. J. (2012). Ocean salinities reveal strong global water cycle intensification during 1950 to 2000. *Science* 336, 455–458. doi: 10.1126/science.1212222

Dwyer, R. G., Campbell, H. A., Cramp, R. L., Burk, C. L., Micheli-Campbell, M. A., Pillans, R. D., et al. (2019). Niche partitioning between river shark species is driven by seasonal fluctuations in environmental salinity. *Funct. Ecol.* 34, 2170–2185. doi: 10.1111/1365-2435.13626

Elith, J., Kearney, M., and Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shiftingspecies. *Methods Ecol. Evol.* 1, 330–342. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00036.x Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudik, M., Chee, Y. E., and Yates, C. J. (2011).A statistical explanation of Maxent for ecologist. *Divers. Distrib.* 17, 43–57. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x

Evans, M. R., and Moustakas, A. (2018). Plasticity in foraging behaviour as a possible response to climate change. *Ecol. Informatics.* 47, 61–66. doi: 10.1016/j.ecoinf.2017.08.001

Feary, D. A., Pratchett, M. S., Emslie, M. J., Fowler, A. M., Figueira, W. F.,and Luiz, O. J. (2013). Latitudinal shifts in coral reef fishes: why some species do and others do not shift. *Fish Fish.* 15, 593–615. doi: 10.1111/faf. 12036

Feitosa, L. M., Martins, L. P., Junior, L. A. S., and Lessa, R. P. (2020). Potential distribution and population trends of the smalltail shark *Carcharhinus porosus* inferred from species distribution models and

historical catch data. *Aquat. Conserv.* 30, 882–891. doi: 10.1002/aqc.3293

Field, I. C., Meekan, M. G., Buckworth, R. C., and Bradshaw, C. J. A. (2009). Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Adv. Mar. Biol.* 56, 275–363. doi: 10.1016/S0065-2881(09)56004-X

Fogarty, H. E., Buroows, M. T., Pecl, G. T., Robinson, L. M., and Poloczanska,

E. S. (2016). Are fish outside their usual ranges early indicators of climate- driven range shifts? *Glob. Change Biol.* 23, 2047–2057. doi: 10.1111/gcb. 13635

Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A., et al. (2004). Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271,655–661. doi: 10.1098/rspb.2003.2651

Gervais, C. R., Huveneers, C., Rummer, J. L., and Brown, C. (2020). Population variation in thermal response to climate change reveals differing sensitivity in a benthic shark. *Glob. Change Biol.* 27, 108–120. doi: 10.1111/GCB.15422

Gómez-Ruiz, E. P., and Lacher, T. E. Jr. (2019). Climate change, range shifts, and the disruption of a pollinator-plant complex. *Sci. Rep.* 9:14048. doi: 10.1038/ s41598-019-50059-6

Gonzalez-Pestana, A. (2018). *Habitat Suitability of Juvenile Smooth Hammerhead Shark (Sphyrna zygaena) off Northern Peru.* Ph.D. thesis, Douglas, QLD: James Cook University.

Haas, A. R., Fedler, T., and Brooks, E. J. (2017). The contemporary economic value of elasmobranchs in The Bahamas: reaping the rewards of 25 years of stewardship and conservation. *Biol. Conserv.* 207, 55–63. doi: 10.1016/j.biocon.2017.01.007

Hammerschlag, N., Schmitz, O. J., Flecker, A. S., Lafferty, K. D., Sih, A., Atwood,

T. B., et al. (2019). Ecosystem function and services of aquatic predators in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.* 34, 369–383. doi: 10.1016/j.tree.2019. 01.005

Hare, J. A., Morrison, W. E., Nelson, M. W., Stachura, M. M., Teeters, E. J., Griffis,

R. B., et al. (2016). A vulnerability assessment of fish and invertebrates to climate change on the Northeast U.S. continental shelf. *PLoS One* 11:e0146756. doi: 10.1371/journal.pone.0146756

Harris, R. M. B., Grose, M. R., Lee, G., Bindoff, N. L., Porfirio, L. L., and Fox- Hughes, P. (2014). Climate projections for ecologist. *Wires Clim. Change* 5, 621–637. doi: 10.1002/wcc.291

Hazen, E. L., Jorgensen, S., Rykaczewski, R. R., Bograd, S. J., Foley, D. G., Jonsen,

I. D., et al. (2013). Predicted habitat shifts of Pacific top predators in a changing climate. *Nat. Clim. Chang.* 3, 234–238. doi: 10.1038/nclimate1686

Heard, M., Rogers, P. J., Bruce, B. D., Humphries, N. E., and Huveneers, C. (2017). Plasticity in the diel vertical movement of two pelagic predators (*Prionace glauca* and *Alopias vulpinus*) in the southeastern Indian Ocean. *Fish. Oceanogr.* 27, 199–211. doi: 10.1111/fog.12245

Heupel, M. R., Papastamatiou, Y. P., Espinoza, M., Green, M. E., Simpfendorfer,

C. A., Hays, G. C., et al. (2019). Reef shark science–key questions and future directions. *Front. Mar. Sci.* 6:12. doi: 10.3389/fmars.2019.00012

Hijmans, R. J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. *Ecology* 93, 679–688. doi: 10.2307/23143954

Hijmans, R. J., and Elith, J. (2013). *Dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3*. Available online at https://CRAN.R-project.org/package=dismo. (Accessed 25 September 2019)

Hill, J. K., Griffiths, H. M., and Thomas, C. D. (2011). Climate change and evolutionary adaptations at species' range margins. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 143–159. doi: 10.1146/annurev-ento-120709-144746

Hobday, A. J. (2010). Ensemble analysis of the future distribution of large pelagic fishes off Australia. *Prog. Oceanogr.* 86, 291–301. doi: 10.1016/j.pocean.2010.04.023

Hoegh-Guldberg, O., and Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328, 1523–1528. doi: 10.1126/science.1189930

IPCC (2000). *Special Report on Emissions Scenarios: A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, eds N. Nakićenović and R. Swart (Cambridge: University Press).

IPCC (2013). "2013: Technical Summary," in *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, eds T. F. Stocker, Q. Dahe, G.-K. Plattner, L. V. Alexander, S. K. Allen, N. L. Bindoff, et al. (Cambridge: Cambridge University Press), 33–115. doi: 10.1017/BO9781107415324.005

IUCN (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Available online at: www.iucnredlist.org (accessed September 25, 2020).

Jones, M. C., and Cheung, W. W. L. (2015). Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES J. Mar. Sci.* 72, 741–752. doi: 10.1093/icesjms/fsu172

Jones, M. C., Dye, S. R., Fernandes, J. A., Frolicher, T. L., Pinnegar, J. K., Warren, R., et al. (2013). Predicting the impact of climate change on threatened species in UK waters. *PLoS One* 8:e54216. doi: 10.1371/journal.pone.0054216

Kells, V. A., and Carpenter, E. (2011). *A Field Guide to Coastal Fishes*. Baltimore, MD: The John Hopkins University Press.

Kibria, G., Haroon, A. K. Y., and Nugegoda, D. (2017). *Climate Change and its Effects on Global Shark Fisheries*. doi: 10.13140/RG.2.2.15363.81441

Lezama-Ochoa, N., Murua, H., Chust, G., Van Loon, E., Ruiz, J., Hall, M., et al. (2016). Present and future potential habitat distribution of *Carcharhinus falciformis* and *Canthidermis maculata* by-catch species in the tropical tuna purse-seine fishery under climate change. *Front. Mar. Sci.* 3:34. doi: 10.3389/ fmars.2016.00034

Lurgi, M., Bernat, C. L., and Montoya, J. M. (2012). Novel communities from climate change. *Philos. Trans. R. Soc. B* 367, 2913–2922. doi: 10.1098/rstb.2012. 0238

Marshall, C. E., Glegg, G. A., and Howell, K. L. (2014). Species distribution modelling to support marine conservation planning: the next steps. *Mar. Policy* 45, 330–332.

Matich, P., Heithaus, M. R., and Layman, C. A. (2011). Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J. Anim. Ecol.* 80, 294–305. doi: 10.1111/j.1365-2656.2010. 01753.x

Melo-Merino, S. M., Reyes-Bonilla, H., and Lira-Noriega, A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: a literature review and spatial analysis of evidence. *Ecol. Model.* 415:108837. doi: 10.1016/j.ecolmodel

Mendoza-González, G., Martínez, M. L., Rojas-Soto, O., Téllez-Valdés, O., and Arias-Del Razo, I. (2016). Priority areas for conservation of beach and dune vegetation of the Mexican Atlantic coast. *J. Nat. Conserv.* 33, 25–34. doi: 10. 1016/j.jnc.2016.04.007

Montgomery, D. C., and Peck, E. A. (1992). *Introduction to Linear Regression Analysis*. New York, NY: Wiley.

Morales, N. S., Fernández, I. C., and Baca-González, V. (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ* 5:e3093. doi: 10.7717/peerj.3093

Motivarash, Y. B., Fofandi, D. C., Dabhi, R. M., Makrani, R. A., and Tanna, P. D. (2020). Importance of sharks in ocean ecosystem. *J. Entomol. Zool. Stud.* 8, 611–613.

Naimi, B., and Araújo, M. B. (2016). sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. *Ecography* 39, 368–375. doi: 10.1111/ecog.01881

Nakamura, Y., Feary, D. A., Kanda, M., and Yamaoka, K. (2013). Tropical fishes dominate temperate reef fish communities within western Japan. *PLoS One* 8:e81107. doi: 10.1371/journal.pone.0081107

Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., et al. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecol. Model.* 263, 10–18. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011

Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Kovacs,

K. M., et al. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nat. Clim. Change* 5, 215–224. doi: 10.1038/NCLIMATE2448

Pacoureau, N., Rigby, C. L., Kyne, P. M., Sherley, R. B., Winker, H., Carlson, J. K., et al. (2021). Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* 589, 567–571. doi: 10.5281/zenodo.4135325

Parmesan, C., and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. doi: 10.1038/nature01286

Parsons, G. R., and Hoffmayer, E. R. (2005). Seasonal changes in the distribution and relative abundance of the atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the North Central Gulf of Mexico. *Copeia* 4, 914–920.

Pearson, G. R., Raxworthy, C. J., Nakamura, M., and Peterson, A. T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* 34, 102–117. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x

Pecl, G. T., Araujo, M. B., Bell, J., Blanchard, J., Bonebrake, T. C., Chen, I.,et al. (2017). Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being. *Science* 355:eaai9214. doi: 10.1126/science.aai9214

Perry, A., Low, P. J., Ellis, J. R., and Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:5730. doi: 10.1126/science.1111322

Peterson, A. T., Papes, M., and Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Model.* 213, 63–72. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008

Peterson, A. T., and Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Nat. Conserv.* 10, 102– 107. doi: 10.4322/natcon.2012.019

Peterson, A. T., Sóberon, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., et al. (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions*.Princeton, NJ: Princeton University Press.

Peterson, T. A., Cobos, M. E., and Jiménez-García, D. (2018). Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1429, 66–77. doi: 10.1111/nyas.13873

Phillips, S. J., Anderson, R. P., and Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190, 231–259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., et al. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nat. Clim. Change* 3, 919–925. doi: 10.1038/nclimate1958

Pradhan, P. (2016). Strengthening MaxEnt modelling through screening of redundant explanatory bioclimatic variables with variance inflation factor analysis. *Researcher* 8, 29–34. doi: 10.7537/marsrsj080516.05

Qiao, H., Feng, X., Escobar, L. E., Peterson, A. T., Soberón, J., Zhu, G., et al. (2019). An evaluation of transferability of ecological niche models. *Ecography*42, 521–534.

R Core Team (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
Vienna: The R Foundation for Statistical Computing.

Radosavljevic, A., and Anderson, R. P. (2014). Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *J. Biogeogr.* 41,629–643. doi: 10.1111/jbi.12227

Ranintyari, M., Sunarto, M., Syamsuddin, L., and Astuty, S. (2018). Effects of oceanographic factors on spatial distribution of whale shark in Cendrawasih Bay National Park, West Papua. *Environ. Earth Sci.* 149:012050. doi: 10.1088/1755-1315/149/1/012050

Regos, A., Gangne, L., Alcaraz-Segura, D., Honrado, J. P., and Domínguez, J. (2019). Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. *Sci. Rep.* 9:4221. doi: 10.1038/ s41598-019-40766-5

Robinson, L. M., Elith, J., Hobday, A. J., Pearson, R. G., Kendall, B. E., Possingham,
H. P., et al. (2011). Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 789–802.

Robinson, L. M., Hobday, A. J., Possingham, H. P., and Richardson, A. J. (2015). Trailing edges projected to move faster than leading edges for large pelagic fish habitats under climate change. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 113,225–234. doi: 10.1016/j.dsr2.2014.04.007

Rodriguez-Dominguez, A., Connell, S. D., Leung, J. Y. S., and Nagelkerken, I. (2019). Adaptive responses of fishes to climate change: feedback between physiology and behaviour. *Sci. Total Environ.* 692, 1242–1249. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.07.226

Rosa, R., Baptista, M., Lopes, V. M., Pegado, M. R., Paula, R., Trübenbach, K., et al. (2014). Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 281:1738. doi: 10.1098/rspb.2014.1738

Saldaña-Ruiz, L. E., García-Rodríguez, E., Pérez-Jiménez, J. C., Tovar-Ávila, J., and Rivera-Téllez, E. (2019). Biodiversity and conservation of sharks in Pacific Mexico. *Adv. Mar. Biol.* 83, 11–60. doi: 10.1016/bs.amb.2019.08.001

Santana-Morales, O., Cartamil, D., Sosa-Nishizaki, O., Zertuche-Chanes, R., Hernández-Gutiérrez, E., and Graham, J. B. (2020). Artisanal elasmobranch fisheries of northwestern Baja California, Mexico. *Cienc. Mar.* 46, 1–18. doi: 10.7773/cm.v46i1.3023

Schlaff, A. M., Heupel, M. R., and Simpfendorfer, C. A. (2014). Influence of environmental factors on shark and ray movement, behaviour and habitat use: a review. *Rev. Fish Biol. Fish.* 24, 1089–1103. doi: 10.1007/s11160-014- 9364-8

Sguotti, C., Lynam, C. P., García-Barreras, B., Ellis, J. R., and Engelhard, G. H. (2016). Distribution of skates and sharks in the North Sea: 112 years of change. *Glob. Change Biol.* 22, 2729–2743. doi: 10.1111/gcb.13316

Simões, M., Romero-Alvarez, D., Nuñez-Penichet, C., Jiménez, L., and Cobos,
M. E. (2020). General theory and good practices in ecological niche modeling: a basic guide. *Biodivers. Informatics* 15, 67–68. doi: 10.17161/bi.v15i2.13376

Sirois-Delisle, C., and Kerr, J. T. (2018). Climate change-driven range losses among bumblebee species are poised to accelerate. *Sci. Rep.* 8:14464. doi: 10.1038/ s41598-018-32665-y

Soberón, J., and Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 19644–19650.

Sosa-Nishizaki, O., García-Rodríguez, E., Morales-Portillo, C., Pérez-Jiménez, J. C., Rodríguez-Medrano, M. C., Bizzarro, J. J., et al. (2020). Fisheries interactions and the challenges for target and nontargeted take on shark conservation in theMexican Pacific. *Adv. Mar. Biol.* 85, 39–69. doi: 10.1016/bs.amb.2020.03.001

Spaet, J. L. Y., Lam, C. H., Braun, C. D., and Berumen, M. L. (2017). Extensive use of mesopelagic waters by a Scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in the Red Sea. *Anim. Biotelemetry* 5:20. doi: 10.1186/s40317-017-0135-x

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. doi: 10.1641/B570707

Speed, C. W., Field, I. C., Meekan, M. G., and Bradshaw, C. J. A. (2010). Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 408, 275–293. doi: 10.3354/meps08581

Sun, C. (2018). *US DOC/NOAA/NESDIS National Centers for Environmental Information NCEI Standard Product: Global Ocean Currents Database (GOCD)*. Silver Spring, MD: NOAA.

Sunday, J. M., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Hill, N., Holbrook, N. J., et al. (2015). Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecol. Lett.* 18, 944–953. doi: 10.1111/ele. 12474

Tanaka, K. R., Van Houtan, K. S., Mailander, E., Dias, B. S., Galginaitis, C., O'Sullivan, J., et al. (2021). North Pacific warming shifts the juvenile range ofa marine apex predator. *Sci. Rep.* 11:3373. doi: 10.1038/s41598-021-82424-9

Thuiller, W., Brotons, L., Araújo, M. B., and Lavorel, S. (2004). Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography* 27, 165–172. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03673.x

Thuiller, W., Lavorel, S., and Araújo, M. B. (2005). Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 347–357. doi: 10.1111/j.1466-822x.2005.00162.x

Tittensor, D. P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H. K., Ricard, D., Vanden, B. E., et al. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466, 1098–1101. doi: 10.1038/nature09329

Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., and Clerck,
O. D. (2011). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species.
Glob. Ecol. Biogeogr. 21, 272–281. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00656.x

Vedor, M., Queiroz, N., Mucientes, G., Couto, A., Da Costa, I., Dos Santos, A., et al. (2021). Climate-driven deoxygenation elevates fishing vulnerability for the ocean's widest ranging shak. *Elife* 10:e62508. doi: 10.7554/eLife.62508

Voda, R., Dapporto, L., Dinca, V., and Vila, R. (2015). Why do cryptic species tend not to co-occur? A Case study on two cryptic pairs of butterflies. *PLoS One* 10:e0117802. doi: 10.1371/journal.pone.0117802

Wabnitz, C. C. C., Lam, V. W. Y., Reygondeau, G., The, L. C. L., Al-Abdulrazzak, D., Khalfallah, M., et al. (2018). Climate change impacts on marine biodiversity, fisheries and society in the Arabian Gulf. *PLoS One* 13:e0194537. doi: 10.5061/dryad.mt588k1

Warren, D. L., and Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol. Appl.* 21, 335–342. doi: 10.1890/10-1171.1

Werkowska, W., Márquez, A. L., Real, R., and Acevedo, P. (2016). A practical overview of transferability in species distribution modelling. *Environ. Rev.* 25,127–133. doi: 10.1139/er-2016-0045

Wessel, P., and Smith, W. H. F. (1996). A global, self-consistent, hierarchical, high-resolution shoreline database. *J. Geophys. Res. Atmos.* 101, 8741–8743. doi: 10.1029/96JB00104Wheeler, C. R., Rummer, J. L., Bailey, B., Lockwood, J., Vance, S., and Mandelman,
J. W. (2021). Future thermal regimes for epaulette sharks (*Hemiscyllium ocellatum*): growth and metabolic performance cease to be optimal. *Sci. Rep.* 11:454. doi: 10.1038/s41598-020-79953-0

Whitney, N. M., Robbins, W. D., Schultz, J. K., Bowen, B. W., and Holland,
K. N. (2012). Oceanic dispersal in a sedentary reef shark (*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. *J. Biogeogr.* 39, 1144–1156. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011. 02660.x

Whittock, P. A., Pendoley, K. L., and Hamann, M. (2016). Using habitat suitability models in an industrial setting: the case for internesting flatback turtles. *Ecosphere* 7, 1–19. doi: 10.1002/ecs2.1551

Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A., and Snyder, M. A. (2009). Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 19729–19736. doi: 10.1073/pnas. 0901639106

Wilkening, J., Pearson-Prestera, W., Mungi, N. A., and Bhattacharyya, S. (2019). Endangered species management and climate change: when habitat conservation becomes a moving target. *Wildl. Soc. Bull.* 43, 11–20. doi: 10.1002/ wsb.944

Wong, B. B. M., and Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behav. Ecol.* 26, 665–673. doi: 10.1093/beheco/ aru183

Worm, B., and Tittensor, D. P. (2011). Range contraction in large pelagic predators.
Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 108, 11942–11947. doi: 10.1073/pnas.1102353108

Yates, P. M., Heupel, M. R., Tobin, A. J., and Simpfendorfer, C. A. (2015). Ecological drivers of shark distributions along a tropical coastline. *PLoS One* 10:e0121346.doi: 10.1371/journal.pone.0121346

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's Note: All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2022 Diaz-Carballido, Mendoza-González, Yañez-Arenas and Chiappa-Carrara. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

(*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. *J. Biogeogr.* 39, 1144–1156. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011. 02660.x

Whittock, P. A., Pendoley, K. L., and Hamann, M. (2016). Using habitat suitability models in an industrial setting: the case for internesting flatback turtles. *Ecosphere* 7, 1–19. doi: 10.1002/ecs2.1551

Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A., and Snyder, M. A. (2009). Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 19729–19736. doi: 10.1073/pnas. 0901639106

Wilkening, J., Pearson-Prestera, W., Mungi, N. A., and Bhattacharyya, S. (2019). Endangered species management and climate change: when habitat conservation becomes a moving target. *Wildl. Soc. Bull.* 43, 11–20. doi: 10.1002/ wsb.944

Wong, B. B. M., and Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behav. Ecol.* 26, 665–673. doi: 10.1093/beheco/ aru183

Worm, B., and Tittensor, D. P. (2011). Range contraction in large pelagic predators. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 11942–11947. doi: 10.1073/pnas.1102353108

Yates, P. M., Heupel, M. R., Tobin, A. J., and Simpfendorfer, C. A. (2015). Ecological drivers of shark distributions along a tropical coastline. *PLoS One* 10:e0121346.doi: 10.1371/journal.pone.0121346

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's Note: All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2022 Diaz-Carballido, Mendoza-González, Yañez-Arenas and Chiappa-Carrara. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Referencias

Aburto-Oropeza, O., B. Erisman, G. R. Galland, I. Mascareñas-Osorio, E. Sala y E. Ezcurra. (2011). Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. PLoS One, 6 e23601.

Austin, M. P. (2002), Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological modelling, 157(2-3): 101-118.

Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth y P. M. Anastácio. (2017). Ensemble forecasting of Corbicula fluminea worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. Marine and Freshwater Ecosystems. 27(3): 675-684.

Cordier, J.M., R. Loyola, O. Rojas-Soto y J. Nori. (2020). Modeling invasive species risk from established populations: Insights for management and conservation. Perspectives in Ecology and Conservation. 18(2):132-138.

Acuña-Marrero, D., A.N.H. Smith, N. Hammerschlag, A. Hearn, M.J. Anderson, H. Calich, M.D.M. Pawley, C. Fischer y P. Salinas-de-León. (2017). Residency and movement patterns of an apex predatory shark (*Galeocerdo cuvier*) at the Galapagos Marine Reserve. PLoS ONE 12(8): 1-20.

Adhikari, D., Z. Reshi, B.K. Datta, S.S. Samant, A. Chettri, K. Upadhaya, M.A. Shah, P.P. Singh, R. Tiwary, K. Majumdar, A. Pradhan, M.L. Thakur, N. Salam, Z. Zahoor, S. H. Mir, Z.A. Kaloo y S.K. Barik. (2018). Inventory and characterization of new populations through ecological niche modelling improve threat assessment. Current Science, 3(14): 519-531.

Aiello-Lammens, M.E., R.A. Boria, A. Radosavljevic, B. Vilela y R.P. Anderson. (2015). spThin: and R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. Ecography, 38: 541 - 545.

Albarrán, I. (2010). Aplicación de modelos de nicho ecológico como instrumento para predecir la distribución potencial de algunas especies de aves en las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA´s). Tesis de doctorado. FPC de la Universidad Politécnica de Cataluña, España.

Alejo-Plata, M.C., S.C. Ramos y J.L. Cruz-Ruiz. (2006). La pesquería del tiburón en Salina Cruz, Oaxaca, México. Ciencia y Mar, (30): 37-51.

Allnutt, T.F., T.R. McClanahan, S. Andréfouet, M. Baker, E. Lagabrielle, C. McClennen, A., J.M. Rakotomanjaka, T. F. Tianarisoa, R. Watson y C. Kremen. (2012). Comparison of Marine Spatial Planning Methods in Madagascar Demonstrates Value of Alternative Approaches. Plos One, 7(12): e28969.

Anderson, R., D. Lew y A. Peterson. (2003). Evaluating predictive models of species distributions: criteria for selecting optimal models. Ecological Modeling, 162: 211-232.

Anderson, R.P y A. Raza. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. Biogeography, 37, 1378-1393.

Anderson, R.P. (2012). Harnessing the world's biodiversity data: promise and peril in ecological niche modelling of species distributions. Annals of the New York Academy of Sciences, 1260:66-80.

Anderson, R.P. y E. Martinez-Meyer. (2004). Modelling species geographic distribution for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. Biological Conservation, 116:167-179.

Anderson, R.P. y I. González. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with MaxEnt. Ecological Modelling, 222(15):2796-2811.

Andrzejaczek, S., A.C. Gleiss, L.K.B. Jordan, C.B. Pattiaratchi, L.A. Howey, E.J. Brooks y M.G. Meekan. (2018). Temperature and the vertical movements of oceanic whitetip sharks, *Carcharhinus longimanus*, Scientific Reports, 8:8351.

Assael, S.A. (2012). Factors Influencing Long Distance Movements of Tiger Sharks, *Galeocerdo cuvier*. Open Access Theses. https://scholarlyrepository.miami.edu/oa_theses/641.

Assis, J., L. Tyberghein, S. Bosch, H. Verbruggen, E.A. Serrão, O. De Clerck. (2017). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. Global Ecology Biogeography, 27:277-284.

Azab, A.M., H.M.M.K. Allah, M.M.H. Sarhan y M.A.M. El-Tanakh. (2019). Carcharhinid shark species (Family Carcharhinidae), with special reference to the first records in the Egyptian Mediterranean Waters, Alexandria, Egypt. Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries, 23(3): 545–559.

Báez J.C., A.M. Barbosa, P. Pascual, M.L. Ramos y F. Abascal. (2019). Ensemble modeling of the potential distribution of the whale shark in the Atlantic Ocean. Ecology and Evolution, 10: 175-184.

Bakun, A. (1990). Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science, 247: 198-201.

Bansemer, C.S. y M.B. Bennett (2011). Sex- and maturity-based differences in movement and 514 migration patterns of grey nurse shark, *Carcharias taurus*, along the eastern coast of 515 Australia. Marine Freshwater Research, 62: 596-606.

Barange, M. y R.I. Perry. (2009). Repercusiones físicas y ecológicas del cambio climático en la pesca de captura marina y continental y en la acuicultura. En K. Cochrane, C. De Young, D. Soto y T. Bahri (eds). Consecuencias del cambio climático para la pesca y la acuicultura:

visión de conjunto del estado actual de los conocimientos científicos. FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura, No 530. Roma, FAO: 7-118.

Barnes C.J., P.A. Butcher, W.G. Macbeth, J.W. Mandelman, S.D.A. Smith y V.M. Peddemors. (2016). Movements and mortality of two commercially exploited carcharhinid sharks following longline capture and release off eastern Australia. Endangered Species Research, 30: 193-208.

Barreto, R.R, R.P. Lessa, F.H Hazin y F.M. Santana. (2011). Age and Growth of the Blacknose Shark, Carcharhinus Acronotus (Poey, 1860) off the Northeastern Brazilian Coast. Fisheries Research 110(1): 170–76. http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2011.04.003.

Barve, N. y Barve, V. (2013). ENMGadgets: tools for pre and post processing in ENM workflows; https://github.com/vijaybarve/ENMGadgets.

Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S.P. Maher, A.T. Peterson, J. Soberón y F. Villalobos. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. Ecological Modelling. 222(11): 1810-1819.

Becerril-García, EE, T.C. Cota-lucero y F. Galván-Magaña. (2018). Northernmost Record of *Triaenodon obesus* (Rüppell,1837) in the Eastern Tropical Pacific. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 18(6): 833–35.

Bentlage, B., A.T. Peterson, N. Barve y P. Cartwright (2013). Plumbing the depths: extending ecological niche modelling and species distribution modelling in three dimensions. Global Ecology and Biogeography, 22: 952-961.

Bestion, E. y J. Cote. (2018). Species Responses to Climate Change: Integrating individual-based ecology into community and ecosystem studies. Encyclopedia of the Anthropocene 2: 139–47. http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-809665-9.09801-3.

Birkmanis, C.A., J.J. Freer, L.W. Simmons, J.C. Partridge y A.M.M. Sequeira (2020). Future distribution of suitable habitat for pelagic sharks in Australia under climate change Models. Frontiers in Marine Science, 7:570.

Bond, M.E., E. Tolentino, S. Mangubhai y L.A. Howey. (2015). Vertical and horizontal movements of a silvertip shark (*Carcharhinus albimarginatus*) in the Fijian archipelago. Animal Biotelemetry, 3:1-7.

Bonfil, R., S. Clarke y H. Nakano. (2008). The Biology and Ecology of the Oceanic Whitetip Shark, *Carcharhinus longimanus*. In: Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation (eds. Camhi, M.D., K. Pikitch y E.A. Babcock) Blackwell Publishing, Oxford, UK, (11): 128-139.

Booth, D.J., D. Feary, D. Kobayashi, O. Luiz y Y. Nakamura. (2017). Tropical Marine Fishes and Fisheries and Climate Change. Climate Change Impacts on Fisheries and Aquaculture: A Global Analysis 2(1): 875–96.

Booth, D.J., N. Bond, y P. Macreadie. (2011). Detecting range shifts among Australian fishes in response to climate change. Marine and Freshwater Research. 62: 1027-1042.

Bosch, S. L. Tyberghein, K. Deneudt, F. Hernandez y O. De Clerck. (2017). In Search of Relevant Predictors for Marine Species Distribution Modelling Using the MarineSPEED Benchmark Dataset. Diversity and Distributions 24(2): 1–14.

Bradie, J. y B. Leung. (2017). A Quantitative Synthesis of the Importance of Variables Used in MaxEnt Species Distribution Models. Journal of Biogeography 44(6): 1344–61.

Bravo-Cadena, J., G. Sánchez-Rojas, S.M Gelviz-Gelvez. (2011). Estudio de la distribución de las especies frente al cambio climático. Cuadernos de Biodiversidad, 35:12-18.

Brock, R.J., E. Kenchington y A. Martínez Arroyo. (2012). Directrices científicas para la creación de redes de áreas marinas protegidas en un contexto de cambio climático, Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal, Canadá, 2012.

Broennimann, O., W. Thuiller, G. O. Hughes, G. F. Midgley, J. R. M. Alkemade y A. Guisan (2006). Do geographic distribution, niche property and life form explain plants' vulnerability to global change?. Global Change Biology, 12(6), 1079-1093.

Brown C.J., M.I. O'connor, E.S. Poloczanska, D.S. Schoeman, L.B. Buckley, M.T. Burrows, C.M. Duarte, B.S. Halpern, J.M. Pandolfi, C. Parmesan y A.J. Richardson. (2016). Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. Global Change Biology, 22:1548-1560.

Brusca, R.C., L.T. Findley, P.A. Hastings, M.E. Hendrickx, J.T. Cosio y A. M. Vander Heiden. (2005). Macrofaunal diversity in the Gulf of California. In: Cartron, J.L.E., Ceballos, G., Felger, R.S. (Eds.), Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. Oxford University Press, New York, pp. 179–203.

Calich, H. (2016). Identifying Suitable Habitat for Three Highly Migratory Sharks (Great Hammerhead, Tiger, and Bull) and Assessing Their Spatial Vulnerability to Commercial Longline Fishing in the Southwest Atlantic Ocean and Gulf of Mexico. Tesis de maestría. University of Miami Scholarly Repository. Miami, EUA.

Calich, H., M. Estevanez y N. Hammerschlag. (2018). Overlap between highly suitable habitats and longline gear management areas reveals vulnerable and protected regions for highly migratory sharks. Marine Ecology Progress Series, 602: 183-195.

Cameron, E.K., M.K. Sundqvist, S.A. Keith, P.J. CaraDonna, E.A. Mousing, K. A. Nilsson, D.B. Metcalfe y A.T. Classen. (2019). Uneven global distribution of food web studies under climate change. Ecosphere. 10: e02645.

Camhi, M.D., S.V. Valenti, S.V. Fordham, S.L. Fowler y C. Gibson. (2008). The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays: Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red

List Workshop. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. Newbury, UK. 78p.

Capapé, C., F. Hemida, A.A. Seck, Y. Diatta, Y. Diatta y J. Zaouali. (2013). Distribution and reproductive biology of the spinner shark, *Carcharhinus brevipinna* (Müller y Henle, 1841) (Chondrichthyes: Carcharhinidae). Israel Journal of Zoology, 49(4): 269-286.

Cárdenas-Palomo, N., J. Herrera-Silveira, I. Velázquez-Abunader, O. Reyes y U. Ordoñez. (2015). Distribution and feeding habitat characterization of whale sharks *Rhincodon typus* in a protected area in the north Caribbean. Sea Journal of Fish Biology, 86, 668-686.

Carlson, J.K. y G.R. Parsons. (2001). The effects of hypoxia on three sympatric shark species: physiological and behavioral responses. Environmental Biology of Fishes, 61: 427–433.

Carrier, J.C., Musick, J.A., Heithaus, M.R. y M.R. Heithaus. (2004). Biology of Sharks and Their Relatives. CRC Press, Boca Raton, FL. 79-114 p.

Carvalho, F.C, D.J. Murie, F.H.V. Hazin, B. Leite-Mourato y G.H. Burgess. (2011). Spatial Predictions of Blue Shark (*Prionace Glauca*) Catch Rate and Catch Probability of Juveniles in the Southwest Atlantic. Journal of Marine Science, 68(5): 890–900.

Castellanos-Betancourt, J. (2013). Catálogo de aletas, tronchos y cabezas de tiburones en el pacífico mexicano. México: SAGARPA: Instituto Nacional de Pesca.

Castillo-Torres, P.A, E. Martínez-Meyer, F. Córdova-Tapia y L. Zambrano. (2017). Potential distribution of native freshwater fish in Tabasco, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad, 88(2): 415-424.

Castro, J.I. (1993). The Shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. Environmental Biology of Fishes, 38: 37- 48.

Castro, J.I. (2011). The Sharks of North America. Oxford University Press, 640 pp.

Castro, R., C.A. Collins, T.A. Rago, T. Margolina, y L.F. Navarro-Olache. (2017). Currents, transport, and thermohaline variability at the entrance to the Gulf of California (19–21April 2013). Ciencias Marinas, 43(3): 173–190.

Chefaoui, R.M., A. Serebryakova, E. Aschwin, H. Viard, F. Serrão y A. Ester. (2019). Integrating Reproductive Phenology in Ecological Niche Models Changed the Predicted Future Ranges of a Marine Invader. Biodiversity Research, 25(5): 688–700.

Cheung, W.L., V.W.Y. Lam, J.L. Sarmiento, K. Kearney, R. Watson, D. Pauly. (2009). Projecting Global Marine Biodiversity Impacts under Climate Change Scenarios. Fish and Fisheries, 10(3): 235–51.

Chin, A., P.M. Kyne, T.I. Walkers y R.B. McAuley. (2010). An integrated risk assessment for climate change: analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef. Global Change Biology, 16: 1936-1953.

Cianfrani, C., G.L. Lay, L. Maiorano, H.F. Satizábal, A. Loy y A. Guisan. (2011). Adapting global conservation strategies to climate change at the European scale: The otter as a flagship species. Biological Conservation, 144: 2068-2080.

CIIFEN. (2014). Metodología para la Estimación de Vulnerabilidad en Ecuador, Perú y Bolivia, Proyecto Información de cambio climático y biodiversidad para el fomento de políticas públicas de conservación y adaptación en la región de los Andes Tropicales, 1-67.

Clarke, S.C., E.J. Milner-Gulland, T. Bjorndal. (2007). Social, economic and regulatory drivers of the shark fin trade. Marine Resource Economics, 22: 305-327.

Cobos, M.E, A.T. Peterson, L. Osorio-Olvera y D. Jiménez-García. (2019a). An exhaustive analysis of heuristic methods for variable selection in ecological niche modeling and species distribution modeling. Ecological Informatics, 53: 1-10. https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.100983.

Cobos, M.E., A.T. Peterson, N. Barve y L. Osorio-Olvera. (2019b) Kuenm: and R package for detailed development of ecological niche models using MaxEnt. PeerJ, 7: e6281.

Compagno, L.J.V. (1984). FAO Species Catalogue, Vol. 4, Parts 1 and 2. Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO Fish. Synop. (125) Vol. 4, 655 pp.

Compagno, L.J.V., D. Didier y G. Burgess. (2005). Chapter 2 Classification of Chondrichthyan Fish. In S. L. Fowler, R. D. Cavanagh, M. Camhi, G. H. Burgess, G. M. Cailliet, S. V. Fordham, C. A. Simpfendorfer y J. A. Musick (Eds.), Sharks, Rays and Chimaeras: The Status of the Chondrichthyan Fishes (pp. 4-11). Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN SSC Shark Specialist Group.

Compagno, L.J.V., F. Krupp y W. Schneider. (1995). Tiburones, 648-743. En: Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (Eds.) Guía para la Identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. II. Vertebrados- parte I. FAO. Roma, Italia.

Compagno, L.J.V., M. Dando y S. Fowler. (2005). Sharks of the world (cover as Princeton Field Guide. Sharks of the World.). Princeton University Press, Princeton, 368 p.

Comte, L. y J.D. Olden. (2017). Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes. Nature Climate Change, 7: 718-722.

CONANP-SEMARNAT. (2016). Programa de Acción para la Conservación de Tiburones y Rayas en Áreas Naturales Protegidas. Programa de Conservación de Especies en Riesgo. México D.F. 46 pp.

CONAPESCA. (2017). Anuario Estadístico de Acuacultura y Pesca, Estadística de acuacultura y pesca relativa a los principales aspectos económicos y sociales. México: sagarpa. http://www.conapesca.sagarpa.gob. mx/wb/cona/cona_anuario_estadistico_de_pesca.

CONAPESCA-INP. (2004). Plan de Acción Nacional para el Manejo y Conservación de Tiburones, Rayas y Especies Afines en México. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca e Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Mazatlán, México 80.

Cooper, J. C. y Soberón, J. (2018). Creating individual accessible area hypotheses improves stacked species distribution models performance. Global Ecology and Biogeography, 27(1): 156-165.

Corgos, A. y A. Rosende-pereiro. (2016). First Record of the Whitetip Reef Shark, *Triaenodon obesus* from the Coast of Jalisco, Western Mexico Mainland. Marine Biodiversity Records 9(66): 7–9. http://dx.doi.org/10.1186/s41200-016-0069-7.

Coro, G. C. Magliozzi, A. Ellenbroek, K. Kaschner, P. Pagano. (2016). Automatic Classification of Climate Change Effects on Marine Species Distributions in 2050 Using the AquaMaps Model. Environmental and Ecological Statistics 23(1):155–80.

Corro-Espinosa, D., J.F. Márquez-Farías y A. Muhlia-Melo. (2011). Talla de madurez del tiburón bironche *Rhizoprionodon longurio* en el golfo de California, México. Ciencias Marinas, 37(2):201-214.

Cortés, E. (2000). Life history patterns and correlations in sharks. Reviews in Fisheries Science, 8, 299-344.

Cortés-Fuentes, C. (2018). Distribución espaciotemporal y preferencias ambientales de tiburones en el área natural protegida Archipiélago de Revillagigedo. Tesis de Maestría, Centro de investigaciones biológicas del Noreste-CIBNOR, Baja California Norte, México.

Costa, G.C., C. Nogueira, R.B. Machado y G.R. Colli. (2009). Sampling bias and the use of ecological niche modeling in conservation planning: A field evaluation in a biodiversity hotspot. Biodiversity and Conservation, 19: 883-899.

Crear, D.P., R.J. Latour, M.A.M. Friedrichs, P. St-Laurent y K.C. Weng. (2020). Sensitivity of a shark nursery habitat to a changing climate. Marine Ecology Progress Series. 652: 123-36.

Cruz, A., S.R. Soriano, H. Santana, C.E. Ramírez y J.J. Valdéz. (2010). La pesquería de tiburones oceánicos-costeros en los litorales de Colima, Jalisco y Michoacán. Revista de Biología Tropical. 59(2):655-667.

Cruz-Cárdenas G., L. López-Mata, J.L. Villaseñor y Ortiz E. (2014a). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. Revista Mexicana de Biodiversidad, 85:189-199.

Cruz-Cárdenas, G., J.L Villaseñor, L. López-Mata, E. Martínez-Meyer, E. Ortiz. (2014b). Selección de predictores ambientales para el modelado de la distribución de especies en MaxEnt. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, (2):188-201.

Cruz-Cárdenas, G., L. López, J.T. Silva, N. Bernal-Santana, F. Estrada-Godoy, J.A. López-Sandoval. (2016). Potential distribution model of Pinaceae species under climate change scenarios in Michoacán. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, 22(2):135-148.

Cuervo-Robayo, A.P., L.E. Escobar, L.A. Osorio-Olvera, J. Nori, S. Varela, E. Martínez-Meyer, Jorge Velásquez-Tibatá, C. Rodríguez-Soto, M. Munguía, N.P. Castañeda-Álvarez, A. Lira-Noriega, M. Soley-Guardia, J.M. Serra-Díaz, A.T. Peterson. (2017). Introducción a los análisis espaciales con énfasis en Modelos de nicho ecológico. Biodiversity Informatics, 12:45-57.

Cuevas, J.M. (2016). Herramientas para la conservación de los condrictios costeros del mar argentino. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Argentina.

Curtis, T.H., D.H. Adams y G.H. Burgess. (2011). Seasonal Distribution and Habitat Associations of Bull Sharks in the Indian River Lagoon, Florida: A 30-Year Synthesis. Transactions of the American Fisheries Society, 140:1213-1226.

D'Alberto, B.M., A. Chin, J.J. Smart, L. Baje, W.T. White y C.A. Simpfendorfer. (2017). Age, growth and maturity of oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*) from Papua New Guinea. Marine and Freshwater Research, 68:1118-1129.

Daigle, R. M., A. Metaxas, A. C. Balbar, J. McGowan, E. A. Treml, C. D. Kuempel, H. P. Possingham y M. Beger. (2019). Operationalizing ecological connectivity in spatial conservation planning with Marxan Connect. Methods in Ecology and Evolution, 11(4):570–579.

Davidson, L.N.K, M.A Krawchuk y N.K. Dulvy. (2016). Why have global shark and ray landings declined: improved management or overfishing? Fish and fisheries, 17:438-458.

Davidson, L.N.K. y Dulvy, N.K. (2017). Global marine protected areas to prevent extinctions. Nature Ecology & Evolution, 1(2):1-6.

Dawson, T.P., S.T. Jackson, J.I. House, I.C. Prentice y G.M. Mace. (2011). Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. Science 332:53-58.

De Oliveira, G., T.F. Rangel, M. Souza Lima-Ribeiro, L.C. Terribile y J.A. Felizola Diniz-Filho. (2014). Evaluating, partitioning, and mapping the spatial autocorrelation component in ecological niche modeling: a new approach based on environmentally equidistant records. Ecography, 37: 637-647.

Del Moral-Flores, L.F. y G. Pérez Ponce de León. (2013). Tiburones, rayas y quimeras de México. CONABIO. Biodiversitas, 111:1-16.

Del Moral-Flores, L.F., J.J. Morrone, D.J. Alcocer, H. Espinosa-Pérez y G. Pérez-Ponce De León (2016). Listado anotado de los tiburones, rayas y quimeras (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Holocephali) de México. v1.0. Natural History Museum of Barcelona. En:

http://datos.gbif.es/generic-hub/occurrences/search?qdata_resource_uid:dr204. Última consulta: 10 de junio de 2016.

Delavenne, J, K. Metcalfe, R. J. Smith, S. Vaz, C. S. Martin, L. Dupuis, F. Coppin y A. Carpentier. (2012). Systematic conservation planning in the eastern English Channel: comparing the Marxan and Zonation decision-support tools. Journal of Marine Science, 69(1): 75 –83.

Dell'Apa, A., D. Kimmel y S. Clo. (2012). Trends of fish and elasmobranch landings in Italy: associated management implications. Journal of Marine Science 69:1045-1052.

Deutsch, C., A. Ferrel, B. Seibel, H.O. Portner y R.B. Huey. (2015). Climate change tightens a metabolic constraint on marine habitats. Science 348: 1132-1136.

Do Amaral, K., D.J. Alvares, L. Heinzelmann, M. Borges-Martins, S. Siciliano y I.B. Moreno. (2015). Ecological niche modeling of *Stenella* dolphins (Cetartiodactyla: Delphinidae) in the southwestern Atlantic Ocean. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 472:166-179.

Dockerty, T., A. Lovett y A. Watkinson. (2003). Climate change and nature reserves: examining the potential impacts, with examples from Great Britain. Global Environmental Change, 13: 125-135.

Domingo, A., P. Miller, R. Forselledo, M. Pons y L. Berrondo. (2007). Abundancia del tiburón loco (*Carcharhinus longimanus*) en el Atlántico Sur. Collective Volume of Scientific Papers. ICCAT, 60(2):561-565.

Driggers, W., E.R. Hoffmayer, E.L. Hickerson, T.L. Martin y C.T. Gledhill. (2011). Validating the Occurrence of Caribbean Reef Sharks, *Carcharhinus perezi* (Poey), (Chondrichthyes: Carcharhiniformes) in the Northern Gulf of Mexico, with a Key for Sharks of the Family Carcharhinidae Inhabiting the Region. Zootaxa 2933: 65–68.

Drymon J.M., L. Carassou, S.P. Powers, M. Grace, J. Dindo y B. Dzwonkowski. (2013). Distributions of Sharks across a Continental Shelf in the Northern Gulf of Mexico. Fishery Bulletin, 111:370-380.

Drymon J.M., S.P. Powers, J. Dindo, B. Dzwonkowski y T.A. Henwood. (2010). Multiscale analysis of factors that affect the distribution of sharks throughout the northern Gulf of Mexico. Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science 2:440-450.

Drymon, J.M., M.J. Ajemian y S.P Powers. (2014). Distribution and dynamic habitat use of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a highly stratified northern Gulf of Mexico estuary. PLOS ONE 9: e97124.

Duffy, G.A. y S.L. Chown. (2017). Explicitly integrating a third dimension in marine species distribution modelling. Marine Ecology Progress Series, 564: 1-8.

Dulvy, N.K, S.I. Rogers, S. Jennings, V. Stelzenmüller, D. R. Dye, R Stephen, R. Skjoldal y R. Hein. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. Journal of Applied Ecology 45(4): 1029–39.

Dulvy, N.K., C.A. Simpfendorfer, L.N.K. Davidson, S.V. Fordham, A. Brautigam, G. Sant y D.J. Welch. (2017). Challenges and Priorities in Shark and Ray Conservation Current Biology, 27.

Dulvy, N.K., S.L. Fowler, J.A. Musick. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. eLIFE 3:1-34.

Durack, P.J., S.E. Wijffels y R.J. Matear. (2012). Ocean Salinities Reveal Strong Global Water Cycle Intensification During 1950 to 2000. Science, 336, 455-458.

Durán-Puga, N., J.L. Loya-Olguin, J.A. Ruiz-Corral, D.R. González-Eguiarte, J.D. García-Paredes y S. Martínez-González. (2016). Impactos del cambio climático en la distribución potencial de *Morus alba* L. en México. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas, 13:2511-2521.

Dwyer, R.G., H.A. Campbell, R.L. Cramp, C.L. Burk, M.A. Micheli-Campbell, R.D. Pillans, J.L. Barry y C.E. Franklin. (2019). Niche partitioning between river shark species is driven by seasonal fluctuations in environmental salinity. Functional Ecology, 34: 2170-2185.

Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Echography, 29: 129-151.

Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee y C.J. Yates. (2011). A statistical explanation of MaxEnt for ecologist. Diversity and Distributions 17:43-57.

Escobar, L.E., H. Qiao, J. Cabello y A.T. Peterson. (2018). Ecological niche modeling re-examined: A case study with the Darwin's fox. Ecology and Evolution, 8:4757-4770.

Espinoza M, Farrugia TJ, Lowe CG (2011) Habitat use, movements and site fidelity of the gray smooth-hound shark (*Mustelus californicus* Gill 1863) in a newly restored southern California estuary. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 401:63-74.

Feary, D.A., M.S. Pratchett, M.J. Emslie, A.M. Fowler, W.F. Figueira, O.J. Luiz. (2013). Latitudinal shifts in coral reef fishes: Why some species do and others do not shift. Fish and Fisheries, 15(4): 1–23.

Feitosa, L.M., L.P. Martins, L.A.S. Junior y R. P. Lessa. (2020). Potential distribution and population trends of the smalltail shark *Carcharhinus porosus* inferred from species distribution models and historical catch data. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 1-10.

Felicísimo, Á. M. (2011). Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 2. Flora y vegetación. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid, 552 p.

Feria, A.T.P., G. Sánchez-Rojas, R. Ortiz-Pulido, J. Bravo-Cadena, E. Calixto Pérez, J. M. Dale, J.N. Duberstein. P. Illoldi-Rangel. C.Lara y J. Valencia-Herverth. (2013). Estudio del cambio

climático y su efecto en las aves en México: enfoques actuales y perspectivas futuras. Huitzil, 1(4):47-55.

Flores-Martínez, I.A., Y.E. Torres-Rojas, F. Galván-Magaña y J. Ramos-Miranda. (2017). Diet comparison between silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) off the south-west coast of Mexico. Marine Biological Association of the United Kingdom, 97(2):337-345.

Fortunati, L., G. Garofalo y R. Demontis. (2002). TSDV: A GIS tool for inspecting trawl survey data. ICES J. Bulletin of Marine Science. 59: 168-178.

Freer, J.J. J.C. Partridge, G.A. Tarling, A. Geraint, M.A. Collins, M.J. Genner. (2018). Predicting ecological responses in a changing ocean: the effects of future climate uncertainty. Marine Biology 165(1): 1–18.

Freer, J.J., G.A. Tarling, M.A. Collins, J.C. Partridge y M.J. Genner. (2019). Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. Biodiversity Research 25(8): 1–14.

French, G.C.A., J. Bluemel y D. Rowat. (2013). Developing appropriate conservation measures for the seasonal whale shark feeding aggregation in Seychelles using ecological modeling tools. PeerJPrePrints. Recuperado el 3 de marzo de 2017 de: https://peerj.com/preprints/125v1/.

Froeschke J, Stunz GW, Wildhaber ML (2010) Environmental influences on the occurrence of coastal sharks in estuarine waters. Marine Ecology Progress Series, 407: 279-292.

Gallo-Reynoso, J. P., A. Figueroa, M.P Blanco-Parra. (2005). Los tiburones de Isla Guadalupe. En: K. Santos-del-Prado y E. Peters (comps.). Isla Guadalupe. Hacia su restauración y conservación. Instituto Nacional de Ecología, D.F., México.

Galván-Tirado, C., F. Galván-Magaña y R.I. Ochoa-Báez. (2015). Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southern Mexican Pacific. Journal of the Marine Biological Association, 95(3):561-567.

García-Cortés, B.A Ramos-Cartelle, I. González-González, y J. Mejuto. (2012). Biological observations of oceanic whitetip shark (*Carcharhinus longimanus*) on spanish surface longline fishery targeting swordfish in the Indian ocean over the period 1993-2011. Coruña, Spain.

García-Núñez, N.E. (2008). Tiburones: conservación, pesca y comercio internacional. Edición bilingüe. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 117 pp.

Gaston, K.J. (2009). Geographic range limits of species. Proceeding of the royal society B, biological sciences, 276:1391-1393.

Gaston, K.J. y R.A. Fuller. (2009). The sizes of species' geographic ranges. Journal of Applied Ecology, 46:1-9.

Genner, M.J., D.W. Sims, V.J. Wearmouth, E.J. Southall, A.J. Southward, P.A. Henderson y S.J. Hawkins. (2004). Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 271, 655-661.

Genner, M.J., D.W. Sims, V.J. Wearmouth, E.J. Southall, A.J. Southward, P.A. Henderson y S.J. Hawkins. (2004). Regional Climatic Warming Drives Long-Term Community Changes of British Marine Fish. The Royal Society 271(1539): 655–61.

Gervais, C.R., C. Huveneers, J.L. Rummer y C. Brown. (2020). Population variation in thermal response to climate change reveals differing sensitivity in a benthic shark. Global Change Biology 27:108-120. Goberville, E., Beaugrand G., Hautek-eete N-C, Piquot Y y Luczak C. (2015). Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. Ecology and Evolution, 5(5): 1100-1116.

Godínez-Padilla, C.J y J.L. Castillo-Géniz. (2016). Distribución y abundancia de elasmobranquios capturados por la flota comercial escamera de mediana altura de San Felipe, Baja California, México. Ciencia Pesquera, 24(1):27-44.

Gómez-Ruiz, E.P y T.E. Lacher. (2019). Climate Change, Range Shifts, and the Disruption of a Pollinator-Plant Complex. Scientific Reports 9(14048): 1–10.

González-Ocampo H.A.; P. Cortés-Calva; L.I. Íñiguez Dávalos, A. Ortega-Rubio. (2014). Las áreas naturales protegidas de México. Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes. 60,7-15.

Graham, C.T. y C. Harrod. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. Journal of Fish Biology, 74: 1143-1205.

Guisan, A. y N.E. Zimmermann. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling, 135:147−186.

Guisan, A. y U. Hofer. (2003). Predicting reptile distributions at the mesoscale: relation to climate and topography. Journal of Biogeography, 30:1233-1243.

Guisan, A. y W. Thuiller. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. Ecology Letters, 8:993−1009.

Guisan, A., O. Broennimann, R. Engler, M. Vust, N.G. Yoccoz, A. Lehmann y N.E. Zimmermann. (2006). Using niche-based models to improve the sampling of rare species. Conservation Biology, 20(2): 501-511.

Guisande, C., B. Patti, A. Vaamonde, A. Manjarrés-Hernández, P. Pelayo-Villamil, E. García-Rosello, J. González-Dacosta, J. Heine y C. Granado-Lorencio. (2013). Factors Affecting Species Richness of Marine Elasmobranchs. Biodiversity and Conservation 22(8): 1703–14.

Hacohen-Domené, A., R.O. Martínez-Rincón, F. Galván-Magaña, N. Cárdenas-Palomo, R. Parra-Venegas, B. Galván-Pastoriza, A.D.M. Dove. (2015). Habitat suitability and environmental

factors affecting whale shark (*Rhincodon typus*) aggregations in the Mexican Caribbean. Environmental Biology of Fishes, 98(8): 1953–1964.

Hammerschlag, N. (2006). Osmoregulation in Elasmobranchs: A Review for Fish Biologists, Behaviourists and Ecologists. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 39(3): 209–28.

Hammerschlag, N., O.J. Schmitz, A.S. Flecker, K.D. Lafferty, A. Sih, T.B. Atwood, A.J. Gallagher, D.J. Irschick, R. Skubel y S.J. Cooke. (2019). Ecosystem Function and Services of Aquatic Predators in the Anthropocene. Trends in Ecology & Evolution. 34(4): 369-383.

Heath, M R *et al*. 2012. "Review of Climate Change Impacts on Marine Fi Sh and Shell Fi Sh around the UK and Ireland." Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecoystems 22(3): 337–67.

Heithaus, M.R., B.K. Delius, A.J. Wirsing y M.M. Dunphy-Daly. (2009). Physical factors influencing the distribution of a top predator in a subtropical oligotrophic estuary. Limnology and Oceanography, 54(2): 472-482.

Heupel, M.R, J.K. Carlson y C.A. Simpfendorfer. (2007). Shark Nursery Areas: Concepts, Definition, Characterization and Assumptions. Marine Ecology Progress Series 337: 287–97.

Heupel, M.R. and Simpfendorfer, C.A. (2015). Long-term movement patterns of a coral reef predator. Coral Reefs 34:679-691.

Heupel, M.R. y C.A Simpfendorfer. (2008). Movement and distribution of young bull sharks *Carcharhinus leucas* in a variable estuarine environment. Acuatic Biology 1(3): 277–89.

Heupel, M.R., Y.P. Papastamatiou, M. Espinoza, M.E. Green y C.A. Simpfendorfer. (2019). Reef Shark Science – Key Questions and Future Directions. Frontiers in Marine Science, 6 (12):1-14.

Heupel, M.R., Y.P. Papastamatiou, M. Espinoza, M.E. Green, C.A. Simpfendorfer, A. Colin, C. Hays, C. Graeme y M.B. Bennett. (2019). Reef Shark Science – Key Questions and Future Directions. 6: 1–14.

Hijmans, R. J. (2012). Cross-validation of species distribution models: removing spatial sorting bias and calibration with a null model. Ecology, 93(3): 679-688.

Hijmans, R.J. y J. Elith. (2013). Dismo: species distribution modeling with R. R proyect, species distribution modeling with R.

Hoegh-Guldberg, O. y J.F. Bruno. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. Science, 328, 1523-1528.

Hoffmayer, E.R., J.S Franks, W.B Driggers, J.A. Mckinney, J.M. Hendon, J.M. Quattro. (2014). Habitat, movements and environmental preferences of dusky sharks, *Carcharhinus obscurus*, in the northern Gulf of Mexico. Marine Biology, 161(4): 911-924

Holland, K.N., B.M. Wetherbee, C.G. Lowe y C.G. Meyer. (1999). Movements of tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*) in coastal Hawaiian waters. Marine Biology, 134: 665-673.

Hopkins, T.E y J.J. Cech Jr. (2003). The influence of environmental variables on the distribution and abundance of three elasmobranchs in Tomales Bay, California. Environmental Biology of Fishes 66: 279-291.

Howey, L.A., B.M. Wetherbee, E.R. Tolentino y M.S. Shivji. (2017). Biogeophysical and physiological processes drive movement patterns in a marine predator. Movement Ecology, 5:16.

Hoyos-Padilla, M., P. Ceballos-Vázquez & F. Galván- Magaña. (2012). Reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Chondrichthyes: Carcharninidae) off the west coast of Baja California Sur, Mexico. Aqua, International Journal of Ichthyology, 18:1-15.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution, 15:56-61.

Hyatt, M. W, P.A. Anderson y P.M. O'Donnell. (2018). Influence of Temperature, Salinity, and Dissolved Oxygen on the Stress Response of Bull (*Carcharhinus leucas*) and Bonnethead (*Sphyrna tiburo*) Sharks after Capture and Handling. Journal of Coastal Research, 34(4): 818-827.

Ibarra-Montoya, J. L., G. Rangel-Peraza, F. A. González-Farias, J. Anda, M. E. Zamudioreséndiz, E. Martínez-Meyer, H. Macias-Cuellar. (2012). Uso del modelado de nicho ecológico como una herramienta para predecir la distribución potencial de *Microcystis sp*. (cianobacteria) en la Presa Hidroeléctrica de Aguamilpa, Nayarit, México. Ambiente y Agua, 7(1):218-234.

Illoldi-Rangel, P. y T. Escalante. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. Biogeografía, 3:7-12

INAPESCA. (2014). Temporada de veda para la captura de tiburones en el golfo de México y mar Caribe. Dirección General Adjunta de Investigación Pesquera en el Atlántico.

INEGI. (2015). Anuario estadístico y geográfico de los Estados Unidos Mexicanos 2014. Recuperado el 18 de abril de 2019 de: http://www3.inegi.org.mx/sistemas/biblioteca/ficha.aspx?upc=702825063979.

IPCC. (2002). Cambio Climático y Biodiversidad. Unidad de Apoyo Técnico del Grupo de Trabajo II del IPCC Gitay, H., A. Suárez, R. Watson y D. Dokken. Unidad de Apoyo Técnico del Grupo de Trabajo II del IPCC. IPCC, Ginebra, Suiza.

IPCC. (2007). Cambio climático: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza.

IPCC. (2013). Cambio Climático 2013 bases físicas: contribución del grupo de trabajo I al quinto informe de evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. Reino Unido y Nueva York.

IPCC. (2014). Climate Change 2014 Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

Iqbal, M., E. Nurnawati, A. Setiawan, D. Zulkifli, I. Yustian. (2019). First photographic inland records of bull shark *Carcharhinus leucas* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae) in Sumatran waters, Indonesia. Ecologica Montenegrina, 22:171-76.

IUCN. (2015). Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. Recuperado el 10 de septiembre de 2018 de: http://www.iucnredlist.org.

IUCN. (2018). Applying IUCN's Global Conservation Standards to Marine Protected Areas (MPA). Delivering Effective Conservation Action Through MPAs, to Secure Ocean Health & Sustainable Development, Version 1.0. IUCN, Gland, Switzerland. 4 pp.

IUCN-SSG. (2019). Extinction Risk and Conservation of the World's Sharks and Rays. Analysis from the IUCN Shark Specialist Group. https://www.iucnssg.org/uploads/5/4/1/2/54120303/rl_assessment_results_190124.pdf.

Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson y E. Al. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. Science. 293(5530):629-637.

Jiménez-Valverde, A., J.M. Lobo y J. Hortal. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. Diversity and Distributions, 14: 885-890.

Jones, M.C., S.R. Dye, J.A. Fernandes, T.L. Frölicher, J.K. Pinnegar, R. Warren y W.W.L. Cheung. (2013). Predicting the Impact of Climate Change on Threatened Species in UK Waters. PLoS ONE 8(1):1-13.

Júnior, T.V., C.M. Vooren y R.P. Lessa. (2009). Feeding strategy of the night shark (*Carcharhinus signatus*) and scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) near seamounts off northeastern Brazil. Brazilian Journal of Oceanography, 57(2):97-104.

Kajiura, S.M. y S.L. Tellman. (2016). Quantification of massive seasonal aggregations of blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) in southeast Florida. PLoS ONE, 11(3).

Kaschner K., D. P. Tittensor, J. Ready, T. Gerrodette y B. Worm. (2011). Current and future patterns of global marine mammal biodiversity. PLoS One 6: e19653.

Kells, V.A. y E.A Carpenter. (2011). Field Guide to Coastal Fishes. The John Hopkins University Press, Baltimore.

Kibria, G., AK.Y. Haroon y D. Nugegoda. (2017). Climate change and its effects on global shark fisheries. Reporte técnico, Recuperado el 11 de septiembre de 2018 de: https://www.researchgate.net/publication/321299439_Climate_change_and_its_effects_on_global_shark_fisheries.

Klein, C.J., C.J. Brown, B.S. Halpern, D.B. Segan, J. McGowan, M. Beger, y J.E.M. Watson (2015). Shortfalls in the global protected area network at representing marine biodiversity. Scientific Reports, 5:17539.

Knudby, A., C. Roelfsema, M. Lyons, S. Phinn y S. Jupiter. (2011) Mapping fish community variables by Integrating field and satellite data, object-based image analysis and modeling in a traditional Fijian fisheries management area. Remote Sensing 3, 460–483.

Komoroske, L., y R. Lewison (2015). Addressing fisheries bycatch in a changing world. Frontiers in Marine Science, Global Change and the Future Ocean, (2)83:1-11.

Küpper, F.C. y N.A. Kamenos. (2018). The future of marine biodiversity and marine ecosystem functioning in UK coastal and territorial waters (including UK Overseas Territories) - with an emphasis on marine macrophyte communities. Botanica Marina, 61(6): 521-535.

Lara-Lara, J.R., V. Arenas Fuentes, C. Bazán Guzmán, V. Díaz Castañeda, E. Escobar Briones, C. García Abad, G. Gaxiola Castro, G. Robles Jarero, R. Sosa Ávalos y L.A. Soto González. (2008). Los ecosistemas marinos. In: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), (Ed.), Capital Natural de México. In: vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 135–159.

Lara-Lizardi, F., M. Hoyos-Padilla, J.T. Ketchum y F. Galván-Magaña. (2017). Range Expansion of the whitenose shark, *Nasolamia velox*, and Migratory Movements to the Oceanic Revillagigedo Archipelago (West Mexico). Journal of the Marine Biological Association 98(4): 949–53.

Lauria, V., M. Gristina, M.J. Attrill, F. Fiorentino y G. Garofalo. (2015). Predictive habitat suitability models to aid conservation of elasmobranch diversity in the central Mediterranean Sea. Scientific Reports, 5:1-16.

Leathwick J., A. Moilanen, M. Francis, J. Elith, P. Taylor, K. Julian, T. Hastie y C. Duffy. (2008). Novel methods for the design and evaluation of marine protected areas in offshore waters. Conservation Letters 1: 91–102.

Leathwick, J.R., J. Elith, M.P. Francis, T. Hastie y P. Taylor. (2006). Variation in demersal fish species richness in the oceans surrounding New Zealand: An analysis using boosted regression trees. Marine Ecology Progress Series, 321: 267–281.

Lemoine, N., B. Bauer, M. Peintinger y K. Böhning-Gaese. (2007). Effects of Climate and Land-Use Change on species Abundance in a Central European Bird Community. Conservation Biology. 21:495-503.

Lessa, R., F. Marcante Santana y P. Renato. (1999). Age, growth and stock structure of the oceanic whitetip shark, *Carcharhinus longimanus*, from the southwestern equatorial Atlantic. Fisheries Research, 42: 21-30.

Lezama-Ochoa, N., H. Murua, G. Chust, E. VanLoon, J. Ruiz, M. Hall, P. Chavance, A. Delgado De Molina y E. Villarino. (2016). Present and future potential habitat distribution of *Carcharhinus falciformis* and *Canthidermis maculata by*-catch species in the tropical tuna purse-seine fishery under climate change. Frontiers in Marine Science, Global Change and the Future Ocean, 34(3): 1-16.

Londoño-Murcia, M.C. y V. Sánchez-Cordero. (2011). Distribución y conservación de especies amenazadas en Mesoamérica, Chocó y Andes tropicales. Revista Mexicana de Biodiversidad, 3(82):

López-Sandoval, J.A., L. López-Mata, G. Cruz-Cárdenas, H. Vibrans, O. Vargas y M. Martínez. (2015). Modelado de los factores ambientales que determinan La distribución de especies sinantrópicas de Physalis. Botanical Sciences 93 (4): 755-764.

Lorente, I., D. Gamo, J.L. Gómez, R. Santos, L. Flores, A. Camacho, L. Galindo, J. Navarro. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. Ecosistemas 13(1):103-110.

Lucifora, L. O., V.B. García y B. Worm. (2011). Global Diversity Hotspots and Conservation Priorities for Sharks. PLoSOne, 6(5): e19356.

Lucifora, L.O., S.A. Barbini, E.E. Di Giácomo, J.A. Waessle y D.F. Figueroa. (2015). Estimating the geographic range of a threatened shark in a data-poor region: *Cetorhinus maximus* in the South Atlantic Ocean. Current Zoology, 61(5):811-826.

Lurgi, M., C.L. Bernat y J.M. Montoya. (2012). Novel communities from climate change. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 367: 2913-2922.

Maciel-Mata, C. A., N. Manríquez-Morán, P. Octavio-Aguilar y G Sánchez-Rojas. (2015). Geographical distribution of the species: a concept review. Acta Universitaria, 25(2), 3-19.

MacKeracher, T., A. Diedrich y C.A. Simpferndorfer. (2018). Sharks, rays and marine protected areas: A critical evaluation of current perspectives. Fish and Fisheries. 1:1-13.

Magurran, A.E. (2004). Measuring biological diversity. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing, 256 pp.

March, I.J., M.A. Carvajal, R.M. Vidal, J.E. San Román, G. Ruiz. (2009). Planificación y desarrollo de estrategias para la conservación de la biodiversidad, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, (2): 545-573.

Margules, C. y R. L. Pressey. (2000). Systematic Conservation Planning. Nature,405(6783):243-253.

Martin, C.S., S. Vaz, J.R. Ellis, V. Lauria, F. Coppin y A. Carpentier. (2012). Modelled distributions of ten demersal elasmobranchs of the eastern English Channel in relation to the environment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 418-419: 91-103.

Martínez-Meyer, E. (2005). Climate change and biodiversity: Some considerations in forecasting shifts in species› potential distributions. Biodiversity Informatics, 2: 45-55.

Martínez-Meyer, E., A.P. Cuervo-Robayo y G.A. Ortiz-Haro. (2016). Modelación de la distribución potencial actual y futura de las especies invasoras de mayor riesgo para México. CONABIO-GEF-PNUD.

Mateo, R.G., Á.M Felicísimo y J. Muñoz. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. Revista Chilena de Historia Natural, 84:217-240.

Matich, P., M.R. Heithaus y C. A. Layman. (2011). Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. Journal of Animal Ecology, 80, 294-305.

McCallister, M.F.R. y J. Gelsleichter. (2014). Abundance and distribution of sharks in northeast Florida waters and identification of potential nursery habitat. Marine and Coastal Fisheries, 5: 200-210.

McClellan, C. M., T. Brereton, F. Dell'Amico, D. G. Johns y A. C. Cucknell (2014). Understanding the Distribution of Marine Megafauna in the English Channel Region: Identifying Key Habitats for Conservation within the Busiest Seaway on Earth. PLoS ONE 9(2): e89720.

McKinney, J. A., R.E. Hoffmayer, W. Wu, R. Fulford, J.M. Hendon. (2012). Feeding habitat of the whale shark *Rhincodon typus* in the northern Gulf of Mexico determined using species distribution modelling. Marine Ecology Progress Series, 458:199-211.

Melo-Merino, S.M., H. Reyes-Bonilla y A. Lira-Noriega. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. Ecological Modelling, 415: 108837.

Mendonca, F.F., C. Oliveira, G. Burgess, R. Coelho, A. Piercy, O.B.F. Gadig y F. Foresti (2010). Species Delimitation in Sharpnose Sharks (Genus *Rhizoprionodon*) in the Western Atlantic Ocean Using Mitochondrial DNA. Conservation Genetics 12(1): 193–200.

Mendoza-González, G., M.L. Martínez, O. Rojas-Soto, O. Téllez-Valdés y I Arias-Del Razo. (2016). Priority areas for conservation of beach and dune vegetation of the Mexican Atlantic coast. Journal for Nature Conservation, 33:25-34.

Meyers, E.K.M., F. Tuya, J. Barker, D.J. Alvarado, J. Juan Castro-Hernández, R. Haroun, D. Rödder. (2007). Population structure, distribution and habitat use of the Critically Endangered Angelshark, *Squatina squatina*, in the Canary Islands. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 1-12.

Micheli, F., A. Saenz-Arroyo, A. Greenley, L. Vazquez, J.A Espinoza-Montes, M. Rosseto, G.A. De Leo. (2012) Evidence that marine reserves enhance resilience to climatic impacts. PLoS ONE, 7(7): e40832.

Mirzaei, R., M.R. Hemami, A. E. Sari, H.R. Rezaei y A.T. Peterson. (2017). Using ecological niche modeling to determine avian richness hotspots. Global Journal of Environmental Science and Management, 3(2): 131-142.

Moilanen, A., B. J. Anderson, F. Eigenbrod, A. Heinemeyer, D. B. Roy, S. Gillings, P.R. Armsworth, J.K. Gaston y C. D. Thomas. (2011). Balancing alternative land uses in conservation priorization. Ecological Applications, 21, 1419-1426.

Moilanen, A., L. Meller, J. Leppänen, F. Montesino-Pouzols, A. Arponene y H. Kujala. (2014). Spatial conservation planning methods and software ZONATION version 3 .1 user manual. Biodiversity Conservation Informatics Group Department of Biosciences, University of Helsinki, Helsinki. Finland.

Montgomery, D.C. y E.A. Peck. (1992). Introduction to Linear Regression Analysis. New York: Wiley.

Morales, N., I. Fernandez y V. Baca. (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. PeerJ, 5: e3093.

Morales, N.S. (2012). Modelos de distribución de especies: Software MaxEnt y sus aplicaciones en Conservación. Revista Conservación Ambiental, 1(2):1-15.

Mumby, P.J. y A.R. Harborne. (2010). Marine reserves enhance the recovery of corals on Caribbean reefs. PLoS ONE 5: e8657.

Munday, P.L., D.L. Dixson, M.I. McCormick, M. Meekan, M.C.O. Ferrari y D.P. Chivers. (2010). Replenishment of Fish Populations Is Threatened by Ocean Acidification. Proceedings of the National Academy of Sciences 107(29): 12930–12934.

Murchie, K.J., E. Schwager, S.J. Cooke, A.J. Danylchuk, S.E. Danylchuk, T.L. Goldberg, C.D. Suski y D.P. Philipp. (2010). Spatial Ecology of Juvenile Lemon Sharks (*Negaprion brevirostris*) in Tidal Creeks and Coastal Waters of Eleuthera, The Bahamas. Environmental Biology of Fishes 89(1): 95–104.

Muscarella, R. P.J. Galante, M. Soley-Guardia, R.A. Boria, J.M. Kass, M. Uriarte, R.P. Anderson. (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.

Musick, J.A y Musick, S. (2011). Sharks: FAO Fisheries and Aquaculture Reviews and Studies. Rome, FAO. 13p.

Musick, J.A. (2005). Management of sharks and their relatives (elasmobranchii). Fisheries Society, 1:1-6.

Naimi, B. (2015). usdm: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. URL https://CRAN.Rproject.org/package=usdm. R package version 1.1-15. [p498].

Naimi, B. y Araújo, M. B. (2016). sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling. Ecography, 39.

Narváez-Romero, C., C. Reyes-Puig, D. Valle y J. Brito. (2018). New records and estimation of the potential distribution of the Stump-Tailed Porcupine *Coendou rufescens*. THERYA, 9(2): 1-10.

Navia, A.F. y P.A. Mejía-Falla. (2016). Fishing effects on elasmobranchs from the Pacific Coast of Colombia. Universitas Scientiarum 21(1):9-22.

Norris, R.D. (2000). Pelagic species diversity, biogeography, and evolution. Paleobiology 26, 236-258.

Oh, B.Z.L., A.M.M. Sequeira, M.G. Meekan, J.L.W. Ruppert y J.J. Meeuwig. (2016). Predicting occurrence of juvenile shark habitat to improve conservation planning. Conservation Biology, 00(0): 1-11.

Okey, T.A., S. Agbayani y H.M. Alidina. (2015). Mapping ecological vulnerability to recent climate change in Canada's Pacific marine ecosystems. Ocean & Coastal Management, 106:35-48.

Oliveira, U.D.R., P.B. Gomes, R.T. Silva, G.V. Lima y C.D. Pérez. (2019). Modeling Impacts of Climate Change on the Potential Habitat of an Endangered Brazilian Endemic Coral: Discussion about Deep Sea Refugia. PLoS ONE 14(5): 1–24.

Ortega, L.A., M.R, Heupel, P.V. Beynen y P.J. Motta. (2009). Movement patterns and water quality preferences of juvenile bull sharks (*Carcharhinus leucas*) in a Florida estuary. Environmental Biology of Fishes, 84: 361-373.

Osorio-Olvera, L., V. Barve, N. Barve y J. Soberón. (2016). nichetoolbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.1.6.0. https://github.com/luismurao/nichetoolbox.

Ovando, X.M.C., M.J. Miranda, R. Loyola y M.G. Cuezzo. (2019). Identifying priority areas for invertebrate conservation using land snails as models. Journal for Nature Conservation, 50: 125707.

Oviedo, J.L, L. González, K. Ramírez y L.E. Martínez-Cruz. (2009). Presencia de *Isurus oxyrhincus* (marrajo dientuso) y *Prionace glauca* (tintorera) en la pesquería ribereña de elasmobranquios en el golfo de México. Collective Volume of Scientific Papers, 64(5):1644-1649.

Owens, H.L., L.P. Campbell, L.L. Dornak, E.E. Saupe, N. Barve, J. Soberón. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. Ecol Modell, 263:10-8.

Paredes-García, D. M., A. Ramírez-Bautista y M. A. Martínez-Morales. (2011). Distribución y representatividad de las especies del género *Crotalus* en las áreas naturales protegidas de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:689-700.

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 37: 637-66.

Parmesan, C. y Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature,421: 37-42.

Parsons, G.R. y E.R. Hoffmayer. (2005). Seasonal changes in the distribution and relative abundance of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* in the North Central Gulf of Mexico. Copeia, 4(1):914-920.

Patrizzi, N. S. y R. Dobrovolski. (2018). Integrating climate change and human impacts into marine spatial planning: A case study of threatened starfish species in Brazil. Ocean and Coastal Management, 161: 177–188.

Pazmiño, D A., G.E. Maes, M.E. Green, C.A. Simpfendorfer, E.M. Hoyos-Padilla, C.J.A. Duffy, C.G. Meyer, S.E. Kerewath, P. Salinas-de-León, L. Herweden. (2018). Strong Trans-Pacific Break and Local Conservation Units in the Galapagos Shark (*Carcharhinus galapagensis*) Revealed by Genome-Wide Cytonuclear Markers. Heredity 120(5): 407–21

Pearson, R.G y T.P. Dawson. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. Global Ecology & Biogeography, 12, 361-371.

Pearson, R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura y A.T. Peterson. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography, 34: 102-117.

Pearson, R.G., T.P. Dawson y C. Lin. (2004). Modelling species distributions in Britain: and hierarchical integration of climate and land-cover data. Ecography, 27:285-298.

Pecl, G.T., M.B. Araujo, J. Bell, J. Blanchard, T.C. Bonebrake, Chen, I., et al (2017). Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. Science. 355:eaai9214.

Pennino, M., F. Muñoz, D. Conesa, A. Lopez-Quilez y J.M. Bellido. (2013). Modelling sensitive elasmobranch habitats. Journal of Sea Research. 83:209-218.

Perry, A.L., P.J. Low P.J., J.R. Ellis y J.D. Reynolds. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science, 308(5730): 1912-1915.

Pestana, A.G. (2019). Habitat Suitability of Juvenile Smooth Hammerhead Shark (Sphyrna zygaena) off northern Peru. Tesis de Maestría. James Cook University, Australia.

Peterson, A.T y J. Soberón. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. Brazilian Journal of Nature Conservation, 10(2):102-107.

Peterson, A.T. y Y. Nakazawa. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modeling: An example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. Global Ecology and Biogeography 17: 135-144.

Peterson, A.T., J. Soberón, R.G. Pearson, R. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M.B. Araujo. (2011). Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, Princeton, 328 p.

Peterson, A.T., J. Soberón, V. y Sánchez-Cordero. (1999). Conservation of ecological niches in evolutionary time. Science, 285:1265-1267.

Peterson, A.T., M. Papes y J. Soberón. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecological Modelling, 213, 63-72.

Peterson, A.T., M. Papes y J. Soberón. (2015). Mechanistic and correlative models of ecological niches. Europen Journal of Ecology, 1(2):28-38.

Peterson, A.T., V. Sánchez-Cordero, E. Martínez-Meyer y A.G. Navarro-Sigüenza. (2006). Tracking population extirpations via melding ecological niche modeling with landcover information. Ecological Modelling, 195:229-236.

Phillips, S.J. y M. Dudík. (2008). Modelling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehnsive ealuation. Ecography, 31:161-175.

Phillips, S.J., M. Dudík, R.E. Schapire. (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, 655-662.

Phillips, S.J., R.P. Anderson, R.E. Schapire. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190:231-259.

Pires, N.M., R.C. Garla y A.R. Carvalho. (2016). The economic role of sharks in a major ecotourism archipelago in the western South Atlantic. Marine Policy, 72:13-39.

Pistevos, J.C.A., I. Nagelkerken, T. Rossi, M. Olmos y S.D Connell y D. Sean. (2015). Ocean Acidification and Global Warming Impair Shark Hunting Behaviour and Growth. Scientific Reports 5(1–10). http://dx.doi.org/10.1038/srep16293.

Platell, M.E. y I.C. Potter. (2001). Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 261: 31-54.

Pliscoff, P. y T. Fuentes-Castillo. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. Revista de Geografía Norte Grande, 48: 61-79.

Poloczanska, E.S., C.J. Brown, W.J. Sydeman, W. Kiessling, D.S. Schoeman, P.J. Moore, K. Brander, J.F. Bruno, L.B. Buckley, M.T. Burrows, C.M. Duarte, B.S. Halpern, J. Holding, C.V. Kappel, M.I. O'Connor, J.M. Pandolfi, C. Parmesan, F. Schwing, S.A. Thompson y A.J. Richardson, (2013). Global imprint of climate change on marine life. Nature Climate Change, (3):919-925.

Pörtner, H.O. (2010). Oxygen- and capacity- limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate related stressor effects in marine ecosystems. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 213:881-893.

Pratt, H.L.Jr., y J.G. Casey. (1990). Shark reproductive strategies as a limiting factor in directed fisheries, with a view of Holden's method of estimating growth parameters. U.S. Dep. Commer. The NOAA Technical Report NMFS, 90:97-109.

Queiroz, N., F.P. Lima, A. Maia, P.A. Ribeiro, J.P. Correia y A.M. Santos. (2005). Movement of blue shark, *Prionace glauca*, in the north-east Atlantic based on mark recapture data. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 85: 1107-1112.

Queiroz, N., N.E. Humphriesa, G. Mucientesb, N. Hammerschlag, F.P. Lima, K.L. Scalese, P.I. Miller, L.L. Sousaa, R. Seabra, y D.W. Sims. (2016). Ocean-wide tracking of pelagic sharks reveals extent of overlap with longline fishing hotspots. Proceedings of the National Academy of Sciences, 113: 1582–1587.

Quesada-Quirós, M., L.G. Acosta-Vargas, D. Arias-Aguilar y A. Rodríguez-González. (2016). Modelación de nichos ecológicos basado en tres escenarios de cambio climático para cinco especies de plantas en zonas altas de Costa Rica. Revista Forestal Mesoamericana Kurú, 34(14):1-12.

R Development Core Team. (2018). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Radosavljevic, A. y R.P. Anderson. (2014). Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. Journal of Biogeography, 41: 629-643.

Ranintyari, M., M. Sunarto, L. Syamsuddin y S. Astuty. (2018). Effects of Oceanographic Factors on Spatial Distribution of Whale Shark in Cendrawasih Bay National Park, West Papua. Environmental Earth Sciences 149(1): 1–9.

Real, R., A.L. Márquez, J. Olivero y A. Estrada. (2010). Species distribution models in climate change scenarios are still not useful for informing policy planning: an uncertainty assessment using fuzzy logic. Ecography, 33: 304-314.

Regos, A., L. Gagne, D. Alcaraz-Segura, J. P. Honrado y J. Domínguez. (2019). Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. Scientific Reports, 9(4221): 1-14.

Ren, Z., D. Wang, A. Ma, J. Hwang, A. Bennett, H.J.W. Sturrock, J. Fan, W. Zhang, D. Yang, X. Feng, Z. Xia, X-N. Zhou y J. Wang. (2016). Predicting malaria vector distribution under climate change scenarios in China: Challenges for malaria elimination. Scientific Reports, 6:1-13.

Richardson, D. M. y Whittaker, R. J. (2010). Conservation biogeography-foundations, concepts and challenges. Diversity and Distributions, 16:3, 313-320.

Richardson, D.M., D.M. Iponga, N. Roura-Pascual, R.N. Krug, S.J. Milton, G.O. Hughes, y W.Thuiller. (2010). Accommodating scenarios of climate change and management in modelling the distribution of the invasive tree *Schinus molle* in South Africa. Ecography, (3):1049-1061.

Robbins, R.L. (2007). Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands South Australia. Journal of Fish Biology, 70: 1350-1364.

Robertson, D. y G. Allen. (2008). Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: un sistema de información en línea. Versión 1.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá., Recuperado el 15 de junio de 2017, http://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/thefishes/taxon/87.

Robinson, L.M., J. Elith, A.J. Hobday, R.G. Pearson, B.E. Kendall, H.P. Possingham y A.J. Richardson. (2011). Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. Global Ecology and Biogeography, 20:789-802.

Rodriguez-Dominguez, A., S.D. Connell, J.Y.S. Leungand y I. Nagelkerken. (2019). Adaptive responses of fishes to climate change: Feedback between physiology and behaviour. Science of the Total Environment. 692, 1242-1249.

Roff, George., C. Doropoulos, A. Rogers,Y-M Bozec, N.C. Krueck, E. Aurellado, M. Priest, C. Birrell y P.J. Mumby. (20116). The Ecological Role of Sharks on Coral Reefs. Trends in Ecology & Evolution, 31(5):395-407.

Rojas, J. (2012). Análisis de las amenazas e implicaciones del cambio climático sobre los tiburones. Tropical Journal of Environmental Eciences, 44(2): 33-48.

Rojas, J.R. (2012). Análisis de Las Amenazas e Implicaciones Del Cambio Climático Sobre Los Tiburones. Tropical Journal of Environmental Sciences. 44(2):33–48.

Rosa, R., J.L. Rummer y P.L. Munday. (2017). Biological Responses of Sharks to Ocean Acidification. Biology Letters. 13(3): 1–7.

Rosa, R., M. Baptista, V.M. Lopes, M.R. Pegado, J.R. Paula, K. Tru¨benbach, M.C. Leal, R. Calado y T. Repolho. (2014). Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival. Proceedings of the Royal Society of London, 281(1793): 2-7.

SAGARPA. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. (2015). Modificación a la Norma Oficial Mexicana NOM-029-PESC-2006. Pesca responsable de tiburones y rayas: Especificaciones para su aprovechamiento. Publicada el 11 de febrero de 2015 en el Diario Oficial de la Federación, primera sección. Texto vigente.

Saldaña-Ruiz, L. E., E. García-Rodríguez, J. C. Pérez-Jiménez, J. Tovar-Ávila y E. Rivera-Téllez. (2019). Biodiversity and conservation of sharks in Pacific Mexico. Advances in Marine Biology, 83:11-60.

Sale, P.F., R.K. Cowen, B.S. Danilowicz, G.P. Jones, J.P. Kritzer, K.C. Lindeman, S. Planes, N.V.C. Polunin, G.R. Russ, Y.J. Sadovy y R.S. Steneck. (2005). Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. Trends in Ecology & Evolution, 20(2): 74-80.

Salinas de León, P., D. Acuña-Marrero, E. Rastoin, A. M. Friedlande, M. K. Donovan y E. Sala. (2016). Largest global shark biomass found in the northern Galapagos Islands of Darwin and Wolf. PeerJ, 4:e1911.

Sánchez, P., S. Ahamed, F. Carré, A.E. Hartemink, J. Hempel, J. Huising, P. Lagacherie, A.B. Mcbratney, N.J. Mckenzie, M. Mendonça-santos L., B. Minasny, L. Montanarella, P. Okoth. (2009). Digital Soil Map of the World. Science (80). 325: 6-7.

Sbroco, E.J. y P.H. Barber. (2013). MARSPEC: Ocean Climate Layers for Marine Spatial Ecology. Ecology 94(4):979-979.

Schlaff, A.M, M.R. Heupel y C. Simpfendorfer. (2014). Influence of Environmental Factors on Shark and Ray Movement, Behaviour and Habitat Use: A Reviews in Fish Biology and Fisheries, 24(4): 1089–1103.

Schmiing, M., H. Diogo, R. Serrao-Santos y P. Alfonso. (2014). Assessing hotspots within hotspots to conserve biodiversity and support fisheries management. Marine Ecology Progress Series, 513:187-199.

Sellas, A., K. Bassos-Hull, J.C. Pérez-Jiménez, J.A. Angulo-Valdés, M.A. Bernal y R.E. Hueter. (2015). Population Structure and Seasonal Migration of the Spotted Eagle Ray, *Aetobatus narinari*. Journal of Heredity, 106(3):266-275.

Sequeira, A., C. Medellin, D, Rowat, M.G. Meekan y C.J.A. Bradshaw. (2012). Ocean-Scale prediction of whale shark distribution. Diversity and Distributions, 18(5):504-518.

Sguotti, C., C.P. Lynam, B. García-Carreras, J.R. Ellis y G.H. Engelhard. (2016). Distribution of skates and sharks in the North Sea: 112 years of change. Global Change Biology, 22: 2729-2743.

Shipley, O.N., J.W. Brownscombe, A.J. Danylchuk, S.J. Cooke, O.R. O'Shea y E.J. Brooks. (2017). Fine-scale movement and activity patterns of Caribbean reef sharks (*Carcharhinus perezi*) in the Bahamas. Environmental Biology of Fishes,

Shoou-Jeng, J., C. Jun-Hsu, C. Chien-Pang y K.M. Liu. (2005). Age, Growth, and Reproduction of the Spinner Shark, *Carcharhinus Brevipinna*, in the Northeastern Waters of Taiwan. Zoological studies 44(1): 102–10.

Siders, Z.A., A.J. Westgate, D.W. Johnston, L.D. Murison y H.N. Koopman. (2013). Seasonal Variation in the Spatial Distribution of Basking Sharks (*Cetorhinus maximus*) in the Lower Bay of Fundy, Canada. PLoS ONE 8(12):1-11.

Sillero, N. (2011). What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecological Modelling, 222: 1343-1346.

Simpfendorfer, C. y G.H. Burgess. (2009). *Carcharhinus leucas*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.2. En: www.iucnredlist.org. Fecha de consulta: 04 abril de 2017.

Simpfendorfer, C.A. y P.M. Kyne. (2009). Limited potential to recover from overfishing raises concerns for deep-sea sharks, rays and chimaeras. Environmental Conservation, 36:97-103.

Simpfendorfer, C.A., B.G Yeiser, T.R. Wiley, G.R. Poulakis, P.W. Stevens y M.R. Heupel. (2011). Environmental influences on the spatial ecology of juvenile smalltooth sawfish (*Pristis pectinata*): results from acoustic monitoring. PLoS ONE, 6(2):1-12.

Sims, D.W. (2003). Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behavior and habitat selection of free-ranging sharks. Journal of Fish Biology, 63: 53−73.

Sirois-Delisle, C. y J.T. Kerr. (2018). Climate Change-Driven Range Losses among Bumblebee Species Are Poised to Accelerate. Scientific Reports 8(14464): 1–10. http://dx.doi.org/10.1038/s41598-018-32665-y.

Sleeman, J.C., M.G. Meekan, S.G. Wilson, J.J. Polovina, J.D. Stevens, G.S. Boggs, J.A. Corey, F.G. Bradshaw. (2010). To go or not to go with the flow: Environmental influences on whale shark movement patterns, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 390:84-98.

Smale, D.A., T. Wernberg, E. C. J. Oliver, M. Thomsen, B.P. Harvey, S.C. Straub, M. T. Burrows, L. V. Alexander, J. A. Benthuysen, M. G. Donat, M. Feng, A. J. Hobday, N. J. Holbrook, S. E. Perkins-Kirkpatrick, H. A. Scannell, A. S. Gupta, B. L. Payne y P. J. Moore. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. Nature Climate Change, 9, 306-312: 306-12.

Smith, W.D., J.J. Bizarro y G.M. Cailliet. (2009). La pesca artesanal de elasmobranquios en la costa oriental de Baja California, México: Características y consideraciones de manejo. Ciencias Marinas, 35(2):209-236.

Soberón, J. (2007). Grinellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. Ecology Letters, 10:1115-1123.

Soberón, J. y A.T. Peterson. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics, 2:1-10.

Soberón, J. y A.T. Peterson. (2011). Desplazamientos en el nicho y la anisotropía del espacio ambiental: una nota precautoria. Revista Mexicana de Biodiversidad, 82:1348-1355.

Soberón, J. y M. Nakamura. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 17:19644-19650.

Soberón, J., L. Osorio-Olvera y T. Peterson. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. Revista Mexicana de Biodiversidad, 88:437-441.

Soriano-Velásquez, S.R, D. Acal-Sánchez, J. L. Castillo-Géniz y C. E. Ramírez-Santiago. (2006). Tiburón del golfo de Tehuantepec. In: Arreguín, S.F., Meléndez, M.J., Gómez-Humarán, M.I., Solana, S.R., Rangel, D.C. (Eds.), Sustentabilidad y Pesca Responsable de México, Evaluación y Manejo 1999–2000. Instituto Nacional de Pesca, México, pp. 325–364.

Soriano-Velásquez, S.R., D.E. Acal-Sánchez, J.L. Castillo-Géniz, N. Vázquez-Gómez y C.E. Ramírez-Santiago. (2006). Tiburón del golfo de Tehuantepec, 323-360 p. En: Sustentabilidad y Pesca Responsable en México. Arreguín-Sánchez, F., L.F. Beléndez-Moreno, I. Méndez Gómez-Humarán, R. Solana-Sansores y M. Rangel-Dávalos (eds.) Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA, México.

Sosa-Nishizaki, O., E. Fulong-Estrada, J.A. Reyes-Gonzales y J.C. Pérez-Jiménez. (2002). Blue shark (*Prionace glauca*) fishery in Baja California, México: an example of artisanal and middle scale fisheries interaction. Science Council Research Document NAFO 02/140.

Spaet, J.L.Y, C.H. Lam, C.D. Braun y M.L Berumen. (2017). Extensive use of mesopelagic waters by a Scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) in the Red Sea. Animal Biotelemery, 5:20.

Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia y J. Robertson. (2007). Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coast and shelf areas. BioScience, 57: 573-583.

Speed, C.W., I.C. Field, M.G. Meekan y C.J.A. Bradshaw. (2010). Complexities of coatal shark movemnts ans their implications for management. Marine Ecology Progress Seriess, (408):275-293.

Speed, C.W., I.C. Field, M.G. Meekan y C.J.A. Bradshaw. 2010. “Complexities of Coastal Shark Movements and Their Implications for Management.” Marine Ecology Progress Series 408(1): 275–93.

Speed, C.W., M.G. Meekan, I.C. Field, C.R. McMahon, C.J.A. Bradshaw. (2012). Heat-seeking sharks:support for behavioural thermoregulation in reef sharks. Marine Ecology Progress Series, 463:231-244.

Stevens, J.D., R. Bonfil, K. Dulvy y P.A. Walker. (2000). The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (Chondrichthyans) and the implications for marine ecosystems. Journal of Marine Science, 57:476-494.

Stoklosa, J., C. Daly, S. D. Foster, M. B. Ashcroft y D. I. Warton. (2015). A climate of uncertainty: accounting for error in climate variables for species distribution models. Methods in Ecology and Evolution, 6(4): 412–423.

Sun, C. (2018). US DOC/NOAA/NESDIS National Centers for Environmental Information NCEI Standard Product: Global Ocean Currents Database (GOCD). NOAA: Silver Spring.

Sunday, J.M., A.E. Bates y N.K. Dulvy. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. Natur Climate Change, 2(9):686-690.

Sweetman, A.K., A.R. Thurber, C.R. Smith, L.A. Levin, C. Morall, C-L Wei, A.J. Gooday, D.O.B. Jones, M. Rex, M. Yasuhara, J. Ingels, H. A. Ruhl, C.A. Frieder, R. Danovaro, L. Würzberg, A.

Baco, B. M. Grupe, A. Pasulka, K.S. Meyer, K.M. Dunlop, L-A Henry, J.M. Roberts. (2017). Major impacts of climate change on deep-sea benthic ecosystems. Elementa: Science of the Anthropocene, 4(5):1-23.

Tavares, R., M. Ortiz y F. Arochac. (2012). Population structure, distribution and relative abundance of the blue shark (*Prionace glauca*) in the Caribbean Sea and adjacent waters of the North Atlantic. Fisheries Research, 137-152.

Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M.F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips, S.E. Williams. (2004). Extinction risk from climate change. Nature 427 (6970): 145-148.

Thuiller, W., L. Brotons, M.B. Araújo y S. Lavorel. (2004). Effects of Restricting Environmental Range of Data to Project Current and Future Species Distributions. Ecography 27(2): 165–72.

Thuiller, W., S. Lavorel, y M.B. Araújo. (2005). Niche Properties and Geographical Extent as Predictors of Species Sensitivity to Climate Change. Global Ecology and Biogeography 14(4): 347–57.

Tittensor, D.P., C. Mora, W. Jetz, H.K. Lotze, D. Ricard, B.E. Vanden y B. Worm. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. Nature 466(7310): 1098-101.

Tovar-Ávila J., J.L. Castillo-Géniz. (2016). Tiburones mexicanos de importancia pesquera en la CITES. Instituto Nacional de Pesca. México. 95p.

Trasviña, A., D. Lluch-Cota, A.E. Filonov y A. Gallegos. (1999). Oceanografía y el Niño. In: Magaña, R.V. (Ed.), Los Impactos de El Niño en México. UNAM, México, pp. 69–101.

Tyberghein, L., H. Verbruggen, K. Pauly, C.Troupin, F. Mineur y O. De Clerck. (2012). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. Global Ecology and Biogeography, 1-10.

Urcádiz-Cázares, F. J. (2018). Valoración del espacio marino en la bahía de la paz mediante el modelado de nicho ecológico de peces: una estrategia de conservación. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas- CICIMAR, Baja California Sur, México.

Van Vuuren, D.P., E.J. Kainuma, M. Riahi, K. Thomson, A. Hibbard, K. Hurtt, G.C. Kram, T. Krey, V. Lamarque, J.F. Masui, T. Meinshausen, M. Nakicenovic, N. Smith, S.J. Rose, S.K. (2011). The representative concentration pathways: An overview. Climatic Change, 109(1): 5-31.

Vandeperre, F., A. Aires-Da-Silva, C. Lennert-Cody, R.S Santos y P. Afonso. (2016). Essential pelagic habitat of juvenile blue shark (*Prionace glauca*) inferred from telemetry data. Limnology and Oceanography, 61(5): 1605-1625.

Vandeperre, F., A. Aires-da-Silva, J. Fontes, M. Santos, R. Serra˜o Santos y P. Afonso. (2014). Movements of Blue Sharks (*Prionace glauca*) across Their Life History. PLoS ONE 9(8):1-14.

Varela, S., R.G. Mateo, R. García-Valdés y F. Fernández-González. (2014). Macroecología y ecoinformática: sesgos, errores y predicciones en el modelado de distribuciones. Ecosistemas 23(1):46-53.

Veach, V., E. Di Minin, F.M. Pouzols y A. Moilanen. (2017). Species richness as criterion for global conservation area placement leads to large losses in coverage of biodiversity. Diversity and Distributions, 23(7):715–726.

Vedor, M., N. Queiroz, G. Mucientes, A. Couto, I. Da Costa, A. Dos Santos, F. Vandeperre, J. Fontes, P.A. Rui Rosa, N.E. Humphries y D.W. Sims. (2021). Climate-driven deoxygenation elevates fishing vulnerability for the ocean's widest ranging shak. eLife 10: e62508.

Vié, J. C., C. Hilton-Taylor y S. N. Stuart. (2009). Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. Gland, Switzerland: IUCN.

Vignaud, T., E. Clua, J. Mourier, J. Maynard y S. Planes. (2013). Microsatellite Analyses of Blacktip Reef Sharks (*Carcharhinus melanopterus*) in a Fragmented Environment Show Structured Clusters. PLoS ONE, 4(8): e61067.

Villarino, E., G.Chust, P. Licandro, M. Butenschön, L. Ibaibarriaga, M. Kreus. (2015). Modelling the future biogeography of North Atlantic zooplankton communities in response to climate change. Ecology Progress Series, 531:121-142.

Voda, R., L. Dapporto, V. Dinca, R. Vila. (2015). Why Do Cryptic Species Tend Not to Co-Occur? A Case Study on Two Cryptic Pairs of Butterflies. PLoS ONE 10(2): 1-18.

Wabnitz, C.V., W.Y. Lam, G. Reygondeau, L.C. L. Teh, D. Al-Abdulrazzak, M. Khalfallah, D. Pauly, M.L.D. Palomares y D. Zeller. (2018). Climate Change Impacts on Marine Biodiversity, Fisheries and Society in the Arabian Gulf. PLoS ONE 13(5): 1–26.

Ward-Paige, C.A., G.L. Britten, D.M. Bethea y J.K. Carlson. (2015). Characterizing and predincting essencial habitat freatures for juvenile coastal sharks. Marine Ecology, 36(3):419-431

Warren, D.L., A.N. Wright, S.N. Seifert y H.B. Shaffer. (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.

Warren, D.L., N. Matzke, M. Cardillo, J. Baumgartner, L. Beaumont, N. Huron, M. Simões, Teresa L. Iglesias, and R. Dinnage. (2019). ENMTools (Paquete de software). URL: https://github.com/danlwarren/ENMTools. doi:10.5281/zenodo.3268814

Warren, D.L., R. E. Glor y M. Turelli. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution, 62(28):68-2883.

Warren, D.L., R. E. Glor y M. Turelli. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies 728 of environmental niche models. Ecography 33: 607–611.

Warren, D.L., y S.N. Seifert. (2011). Ecological Niche Modeling in MaxEnt: The Importance of Model Complexity and the Performance of Model Selection Criteria. Ecological Applications 21(2): 335–42.

Watson, J., T. Essington, C. Lennert-Cody y M. Hall. (2009). Trade-offs in the design of fishery closures: management of silky shark by catch in the Eastern Pacific Ocean tuna fishery. Conservation Biology, 23(3): 626- 635.

Weigmann, S. (2016). Annotated checklist of the living sharks, batoids, and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. Journal of Fish Biology, 88: 837–1037.

Werkowska, W., A.L. Márquez, R. Real y P. Acevedo. (2016). A practical overview of transferability in species distribution modelling. Environmental Reviews. 25, 127-133.

Wernberg, T., B.D. Russell, P.J. Moore, S.D. Ling, D.A. Smale, A. Campbell, M.A. Coleman, P.D. Steinberg, G.A. Kendrick y S.D. Connell. (2011). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 400:7-16.

Werry, J.M, Y.S. Lee, J.C. Lemckert, N.M. Otway. (2012). Natural or Artificial? Habitat-Use by the Bull Shark, *Carcharhinus leucas*. PLoS ONE 7(11): e49796.

Werry, J.M., S.Y. Lee, N.M. Otway, Y. Hu y W. Sumpton. (2011). A multifaceted approach for quantifying the estuarine-nearshore transition in the life cycle of the bull shark, *Carcharhinus leucas*. Marine and Freshwater Research, 62:1421-1431.

Werry, J.M., W. Sumpton, N.M. Otway, S.Y. Lee, J.A. Haig, D.G. Mayer, F. Ferretti, (2018). Rainfall and sea surface temperature: key drivers for occurrence of bull shark, *Carcharhinus leucas*, in beach areas. Global Ecology and Conservation, 15:1-14.

Wetherbee, B.M, G.L. Crow y C.G. Lowe. (1996). Biology of the Galapagos Shark, *Carcharhinus Galapagensis*, in Hawaii. Environmental Biology of Fishes 45: 299–310.

Wetherbee, B.M. y E. Cortes. (2004). Food consumption and feeding habits. In: Carrier, J.C., J.A. Musick, M.R. Heithaus. Biology of sharks and their relatives. Boca Raton, FL: CRC Press, 223-244.

Wheeler, C.R., J.L. Rummer, B. Bailey, J. Lockwood, S. Vancen y J.W. Mandelman. (2021). Future thermal regimes for epaulette sharks (Hemiscyllium ocellatum): growth and metabolic performance cease to be optimal. Scientific Reports, 11:454.

White, C.F. K. Lyons, S.J. Jorgensen, J. O´Sullivan, C. Winkler, K.C. Weng y C.G. Lowe. (2019). Quantifying Habitat Selection and Variability in Habitat Suitability for Juvenile White Sharks. PLoS ONE 14(5): 1–20.

White, T. D., A. B. Carlisle, D. A. Kroodsma, B. A. Blocka, R. Casagrandi, G. A. De Leo, M. Gatto, F. Michelia, D. J. McCauley. (2017). Assessing the effectiveness of a large marine protected area for reef shark conservation. Biological Conservation, 207: 64-71.

Whitney, N.M., W.D. Robbins, J.K. Schultz, B.W. Bowen y K.N. Holland. (2012). Oceanic dispersal in a sedentary reef shark (*Triaenodon obesus*): genetic evidence for extensive connectivity without a pelagic larval stage. Journal of Biogeography, 39: 1144-1156.

Whittock, P.A., K.L. Pendoley y M. Hamann. (2016). Using habitat suitability models in an industrial setting: The case for internesting flatback turtles. Ecosphere, 7: 1-19.

Wiley, E.O., K.M. Mcnyset, A.T. Peterson, C.R. Robins, A.M. Stewart. (2003). Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. Oceanography, 120-127.

Wong, B.B. M y U. Candolin. (2015). Behavioral responses to changing environments. Behavioral Ecology, 26, 665-673.

Yañez-Arenas, C., R. Guevara, E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y J. M. Lobo. (2014). Predicting species abundances from occurrence data: effects of sample size and bias. Ecological Modelling, 294:36-41.

Yates, P.M, M.R. Heupel, A.J. Tobin y C.A. Simpfendorfer. (2012). Diversity in Young Shark Habitats Provides the Potential for Portfolio Effects. Marine Ecology Progress Series 458: 269–81.

Yates, P.M., M.R. Heupel, A.J. Tobin y C.A. Simpfendorfer. (2015). Ecological Drivers of Shark Distributions along a Tropical Coastline. PLoS ONE, 10(4): e0121346.

Zambrano, L., E. Martínez-Meyer, N. Menezes y A.T. Peterson. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 63:903-1910.

Zar, J. H. (1999). Bioestatistical Analysis. 4 ed. Prentice Hall EUA. 663 pp.