



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y RIQUEZA DE LOS QUITONES
(MOLLUSCA, POLYPLACOPHORA) A LO LARGO DE UN
GRADIENTE LATITUDINAL DEL PACÍFICO MEXICANO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

FÁTIMA POULETT LÓPEZ LARA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. JAZMÍN DENE B ORTIGOSA GUTIÉRREZ**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mis padres,
por ser las primeras personas en confiar en mí y apoyarme en cada paso.
¡Gracias!

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Deneb Ortigosa por dirigir y asesorar este trabajo.

A mis sinodales, por enriquecer este trabajo con sus contribuciones.

Al M. en C. Carlos Manuel Patrón Rivero y al M. en C. Kevin Alejandro López Reyes por todo lo que me enseñaron para la elaboración de este trabajo, por sus consejos, su tiempo y su paciencia.

A los profesores y compañeros del taller “Moluscos de México” de la Facultad de Ciencias e impartido en la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología, UNAM por todo el aprendizaje adquirido durante la última etapa de la carrera.

A mis padres, que siempre se esforzaron por hacer posibles cada uno de mis deseos y aspiraciones, pero sobre todo por enseñarme a ser una buena persona desde su ejemplo.

A mis hermanas, gracias por acompañarme desde siempre y ser un gran ejemplo de esfuerzo y perseverancia.

A toda mi familia, abuelitas, abuelitos, tías, primas y primos, por brindarme un lugar seguro y por todo su cariño.

A Benjamín, por acompañarme incondicionalmente, por todos los momentos felices que pasamos juntos durante mi estancia en la facultad y por brindarme tu cariño y apoyo en los momentos difíciles. Gracias por estar para mí siempre.

A mis amigos Jorge, Natalia, Genaro y Areli que han estado desde el primer semestre, la carrera no habría sido lo mismo sin ustedes. Gracias por todos los momentos que pasamos juntos, los divertidos y los no tan divertidos.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	6
Patrones de distribución y riqueza	6
Modelos de Nicho Ecológico	9
JUSTIFICACIÓN	12
OBJETIVOS	14
Objetivo general	14
Objetivos particulares	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Área de estudio.....	15
Base de datos.....	18
Determinación del área accesible.....	19
Predictores ambientales.....	20
Partición de datos.....	21
Modelación.....	22
Importancia relativa de las variables.....	24
Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal	26
RESULTADOS	28
Base de datos.....	28
Modelado de nicho ecológico	34
Importancia relativa de las variables.....	37
Especie.....	37
Género	40
Familia.....	41
Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal	43
DISCUSIÓN	47
Base de datos.....	47
Modelado de nicho ecológico	49

Importancia relativa de las variables.....	53
Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal	55
CONCLUSIONES	60
ANEXOS	73
Anexo 1. Lista de especies modeladas con los valores de los criterios de evaluación para obtener los modelos finales.....	73
Anexo 2. Valores del porcentaje de contribución por especie.....	82
Anexo 3. Valores de la permutación de la importancia por especie.....	85
Anexo 4. Gráficas de los valores obtenidos de los umbrales naturales de Jenks.	88
MATERIAL SUPLEMENTARIO	90

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	15
Figura 2. Ecorregiones del PM	18
Figura 3. Métodos de partición utilizados para la modelación	22
Figura 4. Registros puntuales de los quitones del PM (puntos rojos)	29
Figura 5. Mapa de idoneidad ambiental de la especie <i>Lepidozonia serrata</i>	34
Figura 6. Importancia relativa de las variables por especie.....	39
Figura 7. Importancia relativa de las variables por género.....	41
Figura 8. Importancia relativa de las variables por familia	42
Figura 9. Mapa binario de la especie <i>Lepidozonia serrata</i>	44
Figura 10. Mapa final de riqueza de los quitones del PM.....	44
Figura 11. Correlación de Spearman	46

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Grupo de variables con la descripción de las variables individuales que la conforman	26
Cuadro 2. Especies de quitones reportadas para el PM ordenada taxonómicamente con número de registros espacialmente únicos	30
Cuadro 3. Resumen de las evaluaciones del modelado de nicho ecológico.....	35
Cuadro 4. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de especie ...	38
Cuadro 5. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de género	40
Cuadro 6. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de familia ...	42
Cuadro 7. Valores obtenidos de la correlación de Spearman por cada grado de latitud del PM	45

RESUMEN

Los gradientes latitudinales son patrones biogeográficos que cuantifican las formas en que la diversidad taxonómica, funcional, filogenética o genética cambia con la posición latitudinal en la superficie de la Tierra. En las últimas décadas, el modelado de nicho ecológico (MNE) es una herramienta ampliamente utilizada que predice la idoneidad geográfica para la presencia de un grupo biológico en función de las variables ambientales del sitio o la zona, asimismo facilita la determinación de patrones de distribución y riqueza potencial. Los quitones son moluscos intermareales con distribución asociada, principalmente, al tipo de sustrato, a las mareas y a la temperatura. En el presente trabajo fueron reconocidos por primera vez los patrones de distribución y riqueza de los quitones a través de un gradiente latitudinal del Pacífico mexicano (PM). Fue elaborada una base de datos con información de 98 especies y un total de 2,251 registros únicos. Se modelaron el 85% del total de especies de quitones que se distribuyen en el PM, utilizando diez variables ambientales para las especies que se distribuyen de 0 a 200 m y 9 para aquellas que se encuentran entre los 200 y 4,000 m. Los modelos fueron elaborados con la paquetería *kuenm* en R, mediante el cual fue obtenida la caracterización ambiental y la identificación de patrones ecológicos. Finalmente, el análisis de apilamiento (S-SDM) identificó 1) que la zona de mayor riqueza es al norte del PM, sobre todo la costa del golfo de California y 2) un gradiente latitudinal inverso.

Palabras clave: nicho, golfo de California, variables ambientales, invertebrados marinos.

INTRODUCCIÓN

En las últimas dos décadas, diferentes campos de la biología, como la ecología, biogeografía y conservación, muestran la existencia de un vacío de información acerca de patrones espaciales a grandes escalas y para grandes grupos (Rodríguez *et al.*, 2017). Uno de los patrones que es considerado más relevante, es el *gradiente latitudinal*, el cual se refiere a la relación inversamente proporcional entre la riqueza de especies y la latitud. Su importancia radica en la cuantificación de las formas en que la diversidad taxonómica, funcional, filogenética o genética cambia con la posición latitudinal en la superficie de la Tierra y eso permite mejorar los esfuerzos de conservación para que sean más apropiados a la realidad actual (Willing & Presley, 2018).

Sin embargo, la forma en que se distribuyen las especies de manera local a lo largo del gradiente no es la misma para todos los taxones (Kessler *et al.*, 2012); por ejemplo, múltiples grupos de plantas y animales han mostrado un patrón geográfico con una relación inversa entre la riqueza y la latitud (Yasuhara *et al.*, 2012; Cuevas *et al.*, 2020; Sharifian *et al.*, 2020) y otros una relación directa (Valdovinos *et al.*, 2003; Buckley & Jetz, 2010; Rivadeneira *et al.*, 2011). En este sentido, en el continente Americano, la información para los quitones acerca de este patrón de diversidad se encuentra incompleta y sesgada al Pacífico sur (Lancellotti & Vásquez, 2000; Navarrete-Zañartu, 2020; Tavera-Martínez, 2022).

Una manera de aproximar este patrón es a través del modelado de nicho ecológico (MNE) que, a partir del entendimiento de la relación entre el nicho ecológico de las especies y su expresión geográfica, se ha demostrado que tener mejores modelos de distribución de especies permite realizar análisis cada vez más refinados acerca de patrones de diversidad (Peterson *et al.*, 2002). En México, los estudios macroecológicos que incluyen el análisis de

un gradiente latitudinal de riqueza de especies han sido de índole descriptiva (Escobar-Briones *et al.*, 2008; Pompa *et al.*, 2011; Rosales-Nanduca *et al.*, 2011) y han permitido inferir algunas de las causas asociadas a la estructura y a la variación geográfica de las comunidades (Rodríguez *et al.*, 2017). Actualmente, la macroecología incluye enfoques de modelación estocástica y mecanística, como modelos computacionales de simulación orientados a patrones y basados en procesos, además de su enfoque descriptivo y correlativo inicial (Villalobos & Rangel, 2014). Con respecto a esto, el MNE es una herramienta que permite predecir la idoneidad ambiental de una región o zona geográfica en la que habitan las especies, en función de las variables ambientales dadas (Phillips *et al.*, 2006), lo que a su vez facilita la determinación de patrones de distribución y riqueza potencial. A pesar de que el MNE ha sido utilizado previamente para determinar los patrones latitudinales con diferentes taxones, éstos se han enfocado a especies terrestres o especies marinas de importancia comercial y no existe a la fecha, una aproximación para los quitones.

Los quitones (clase Polyplacophora) son moluscos que se distribuyen generalmente en el litoral de las playas rocosas de todo el mundo, sin embargo, también existen registros en aguas profundas, habitando desde los 0 a los 5 000 metros de profundidad (Kaas & Van Belle, 1985). La mayor diversidad se encuentra en aguas cálidas (Liuzzi, 2014); no obstante, también pueden vivir en mares fríos, desde 0° hasta 35 °C (OBIS, <https://obis.org/>). Hasta el 2021, se han descrito aproximadamente 3,334 especies (MolluscaBase eds.).

Entre las condiciones que permiten el establecimiento de estos organismos son la presencia de un sustrato duro, generalmente de tipo rocoso, que suministre resguardo ante la desecación (Fitzgerald, 1975) y el estrés térmico (Burnaford, 2004), así como un área de apareamiento y alimento (Eernisse & Reynolds, 1994). La distribución geográfica de los quitones también está asociada a otras características importantes como las mareas, la

temperatura, la exposición a la insolación, las concentraciones de sal y de dióxido de carbono (Carter, 1988), como principales mecanismos de dispersión que adopta el grupo. La capacidad de dispersión durante el período larvario de los quitones es limitada, ya que la mayoría de las especies conocidas tienen un desarrollo que involucra un estadio de larva trocófora lecitotrófica con un intervalo de duración de algunas horas a pocos días (Yearsley & Sigwart, 2011).

La mayoría de los quitones son micrófagos, se pueden alimentar de diatomeas y detritos, algunas especies son capaces de alimentarse de algas grandes, mientras que otras se alimentan de pequeños organismos invertebrados, como crustáceos e incluso de otros moluscos (Eernisse & Reynolds, 1994). Como la mayoría de los moluscos, poseen una rádula, la cual es una estructura quitinosa utilizada en la alimentación, está provista de 25 a 150 hileras transversales de dientes; cada hilera está constituida por 17 dientes y presentan un diente central o raquídeo y ocho pares de dientes laterales. Entre éstos destaca el segundo par lateral, conocido como dientes mayores denticulares por ser más grandes y presentar cúspides provistas de incrustaciones de hierro (en forma de magnetita) y sílice (Liuzzi, 2014). Esta peculiaridad de poder biomineralizar el hierro y el sílice del ambiente y usarlos para recubrir los dientes es, hasta el momento, único en el grupo de los moluscos. Ésta biomineralización confiere dureza en la rádula y prolonga el período de vida útil de los dientes de acuerdo con la cantidad y tipo de mineral sintetizado por el organismo (García-Ríos, 2006). Los minerales se obtienen a través del alimento ingerido y una vez que la porción orgánica y la porción inorgánica, son sintetizadas y distribuidas a distintas partes del organismo (Brooker & Shaw, 2012).

El presente trabajo es el primer estudio que tiene como objetivo estimar a través del MNE la distribución de 98 especies que habitan en el Pacífico mexicano (PM), las cuales

corresponden al 96 % del total de especies de quitones, descritas y registradas hasta el 2016, que se distribuyen ampliamente en el PM (Reyes-Gómez, 2016) y el 3 % de las especies de todo el mundo. Para ello, se generaron modelos especie-específicos que maximizaran la capacidad del algoritmo y con los cuales se reconocieron patrones de distribución y riqueza de los quitones a lo largo de un gradiente latitudinal ($32.513587^{\circ}\text{N}$, $116.948318^{\circ}\text{O}$; $14.305918^{\circ}\text{N}$; $92.164172^{\circ}\text{O}$) del PM.

ANTECEDENTES

Patrones de distribución y riqueza

La diversidad biológica comprende toda la variedad de elementos bióticos, desde genes hasta ecosistemas, la cual está distribuida de manera heterogénea en la Tierra como resultado de la influencia de factores bióticos, abióticos, áreas invadibles, procesos históricos y disponibilidad de recursos que intervienen con diferente intensidad y a diferente escala (Soberón & Peterson, 2005). En ecología y biogeografía, uno de los retos más importantes es identificar cuáles son los patrones que determinan la distribución de la biodiversidad en el planeta (García *et al.*, 2014). Estos análisis de distribuciones geográficas están basados en localidades individuales y registros puntuales de las especies (Navarro *et al.*, 2003).

Por lo tanto, la latitud es importante para la biodiversidad. La generalidad es que la riqueza de especies disminuye conforme hay cercanía a los polos (mayores latitudes) (Gastón & Spicer, 2007). Múltiples estudios han registrado la existencia de este gradiente para mamíferos, aves, reptiles, anfibios, peces, invertebrados marinos, plantas vasculares, entre otros (Willing *et al.*, 2003; Duchêne & Cardillo, 2015; Willing & Presley, 2018; Cuevas *et al.*, 2020).

Un estudio realizado por Chaudhary y colaboradores (2016), en el cual analizaron estudios previos de gradientes latitudinales marinos a escala global, reveló que el comportamiento del gradiente varía dependiendo del grupo y de la zona geográfica en donde se distribuyen las especies, en la mayoría de los casos para moluscos y otros invertebrados, no se observó ningún patrón con respecto al gradiente latitudinal de riqueza. Sin embargo, a lo largo de la costa del Pacífico oriental ha sido señalada la presencia de dos patrones de diversidad de moluscos muy contrastantes entre los hemisferios norte y sur (Valdovinos *et*

al., 2003). En el hemisferio norte, la diversidad de especies muestra el patrón clásico, con un fuerte incremento desde los polos hacia el Ecuador (Roy *et al.*, 1998); en contraste, en el hemisferio sur, la diversidad muestra una tendencia inversa, incrementando desde el norte de la provincia Magallánica hacia el sur (Valdovinos *et al.*, 2003). No obstante, Ibáñez y colaboradores (2019) realizaron un estudio con cefalópodos en todo el Pacífico oriental, los principales resultados muestran alta riqueza en los trópicos disminuyendo hacia los polos, dicha riqueza la asociaron a las variables ambientales evaluadas (temperatura superficial, salinidad y oxígeno disuelto), siendo el principal predictor la temperatura superficial.

En lo que se refiere a poliplacóforos específicamente, los patrones de distribución y riqueza basados en un gradiente latitudinal tienden a ser inversos. Ibáñez y colaboradores (2016) describen la faunística y ecología de los poliplacóforos en la Provincia Panameña, reportando una baja diversidad de quitones (2 a 4 especies por localidad) comparada con otros ecosistemas rocosos como los de Baja California y Chile donde se han encontrado hasta 9 y 12 especies de quitones en sitios contiguos. Navarrete y colaboradores (2020) llevaron a cabo un estudio en el que se compararon los datos de distribución de 8 949 individuos de la clase Polyplacophora a lo largo del sureste del Pacífico, basado en una revisión bibliográfica de la literatura y de ejemplares de colecciones científicas; asimismo, realizaron un análisis filogenético para probar diferencias entre los conjuntos de datos y entre ecorregiones marinas. Cada conjunto de datos mostró un patrón de riqueza latitudinal distinto: la riqueza de especies aumentó hacia el polo sur y disminuyó hacia el Ecuador, según el conjunto de datos bibliográficos; mientras que el conjunto de datos basados en especímenes de colecciones mostró un patrón en forma de campana, donde la riqueza aumentaba a los 33°S. De acuerdo con el análisis que se realizó entre ecorregiones marinas, el patrón de riqueza para los dos conjuntos de datos coincidió en el mismo rango latitudinal (26°S-33°S).

Para el PM, la mayoría de los estudios con poliplacóforos están enfocados a estimar la diversidad, abundancia y riqueza de las especies a escala local (Flores-Rodríguez *et al.*, 2007; García-Ríos & Álvarez-Ruiz, 2007; Stebbins & Eernisse, 2009; Flores-Garza *et al.*, 2010; Reyes-Gómez *et al.*, 2010; Flores-Garza *et al.*, 2012; Torreblanca-Ramírez *et al.*, 2012; Reyes-Gómez *et al.*, 2022). Los trabajos de Reyes-Gómez (1999, 2004, 2016) han sido una contribución importante para el estudio de la clase Polyplacophora en México, en ellos se presenta una lista actualizada de las especies de quitones en las costas mexicanas que incluye 102 especies agrupadas en seis provincias biogeográficas marinas. Por otro lado, Kelly y Eernisse (2007) realizaron un estudio de genética de poblaciones y filogeografía para determinar patrones genéticos a gran escala, con 28 especies de quitones, a lo largo de la costa del PM, los resultados revelaron que las especies que se encontraban en latitudes menores tendían a tener poblaciones más aisladas. Esto debido, como ellos mencionan, a que la temperatura de la superficie del mar contribuye a una mayor duración de las larvas entre especies lecitotróficas, lo que a su vez permite una correlación positiva entre el flujo de genes y la latitud, porque a mayor aislamiento entre las poblaciones mayor especiación, lo que contribuye al aumento de diversidad de especies observada en latitudes cercanas al ecuador (Kelly & Eernisse, 2007).

Zamorano y Hendrickx (2009) llevaron a cabo un análisis latitudinal y batimétrico de la comunidad de moluscos de mar profundo en el golfo de California, en el cual se recopiló un total de 614 registros, correspondientes a 225 especies, de las cuales solo se consideraron ocho especies de poliplacóforos; los principales resultados mostraron que la riqueza de especies disminuye con la profundidad, aunque no se menciona un gradiente latitudinal. Alarcón (2014) elaboró un estudio en el que, además de actualizar la lista de especies para la clase Polyplacophora en México, realizó un análisis de relación entre la latitud y la

profundidad con respecto a la abundancia de especies en cuatro ecorregiones marinas de todo el país, la ecorregión del golfo de California presentó la mayor riqueza de especies, sin embargo, a pesar de que se presentaron un número de especies comunes entre los estados de Baja California y Baja California Sur que componen esta ecorregión, existieron diferencias en las especies que se distribuyen en cada estado; asociado a que en la costa de cada estado hay faunas de diferentes quitones. Encontró una correlación positiva entre la latitud y la abundancia de los poliplacóforos.

Modelos de Nicho Ecológico

Los modelos de nicho ecológico (MNE) son un método basado en la relación entre los registros de presencia de las especies y las características ecológicas del sitio donde han sido observadas. El objetivo de estos estudios es generalmente predecir la distribución geográfica de las especies, así como conocer los requerimientos ecológicos para su establecimiento (Peterson, 2006) y tienen aplicación en algunas áreas como conservación, ecología, evolución, biogeografía, epidemiología, entre otros (Phillips *et al.*, 2006).

Para realizar el modelado, se necesita elegir el algoritmo adecuado tomando en cuenta los parámetros necesarios y elaborar análisis previos para reducir errores en el modelo resultante, por ejemplo, disminuir la autocorrelación espacial de los registros de presencia y la correlación entre las variables ambientales utilizadas (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014), así como tener presentes los supuestos (el equilibrio y saturación del hábitat, la capacidad de dispersión de la especie, las interacciones bióticas y la adaptación y evolución del nicho) e incertidumbres del modelado que pueden ser del algoritmo, de los datos de registro y de la escala (Wiens *et al.*, 2009).

Uno de los algoritmos más empleados en los últimos años es MaxEnt (Maximum Entropy Modelling) (Phillips & Dudik, 2008), el cual se volvió popular por ofrecer algunas ventajas como que solo requiere datos de presencia e información ambiental del área de estudio, con tamaños de muestra pequeños, desde cinco registros únicos (Phillips *et al.*, 2006). Sin embargo, se ha expresado preocupación por la susceptibilidad de MaxEnt a la autocorrelación espacial, mencionada anteriormente, debido a la distribución irregular de los registros de presencia (Veloz, 2009; Anderson & Gonzalez, 2011; Merckx *et al.*, 2011). Además, MaxEnt tiende a sobreajustar los modelos a los datos (Halvorsen *et al.*, 2015). Por lo que, Halvorsen y colaboradores (2016) sugieren aplicar un procedimiento en el que se tome el control sobre el importante proceso de transformación de las variables explicativas en variables derivadas y, sobre todo, en la selección del modelo final. También recomiendan utilizar un criterio estricto de evaluación del rendimiento del modelo.

Melo-Merino y colaboradores (2020) realizaron una revisión bibliográfica de 328 artículos sobre MNE en especies marinas publicados entre 1990 y 2016, encontrando que el 48 % de los estudios fueron a escalas locales, con un *hotspot* de esfuerzo de investigación en el océano Atlántico norte, resultando que las áreas menos estudiadas son el noroeste del océano Pacífico y el océano Índico. Los grupos más estudiados son peces, mamíferos marinos y moluscos; sin embargo, los estudios considerados para este último grupo están enfocados en especies de las clases Bivalvia y Cephalopoda por su importancia comercial. Por ejemplo, en un estudio se examinó la utilidad de los modelos de índice de idoneidad del hábitat y los modelos de dispersión de partículas para proyectar el hábitat adecuado para los bivalvos no nativos *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) y *Theora lubrica* (Gould, 1861) en Nueva Zelanda (Inglis *et al.*, 2006). En España, Bidegain y colaboradores (2013), utilizaron MNE combinados con modelos de seguimiento de partículas para estudiar el transporte de larvas,

el comportamiento de asentamiento y la mortalidad posterior al asentamiento de las almejas *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) y *Ruditapes philippinarum* (A. Adams & Reeve, 1850) para identificar el hábitat óptimo para el asentamiento y evaluar la relación entre el desove y los viveros. Elsäßer y colaboradores (2013) combinaron modelos de nicho y dispersión de partículas para identificar áreas adecuadas para la translocación de ejemplares adultos, que podrían representar sitios de restauración para arrecifes biogénicos formados por el mejillón *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) en Irlanda del Norte. Fordham y colaboradores (2013) modelaron los rangos de distribución futuros y abundancia de dos especies de abulón: *Haliotis rubra* Leach, 1814 y *Haliotis laevigata* Donovan, 1808, combinando los procesos demográficos y las respuestas fisiológicas con factores climáticos. Assis y colaboradores (2015) combinaron modelos de nicho con simulaciones de partículas lagrangianas de la especie *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 para evaluar su distribución actual y evaluar los efectos de la capacidad de dispersión y el medio ambiente, como controles sobre su potencial de propagación, ya que es una especie invasora en el sur de África. En otro estudio, se analizaron las respuestas energéticas a la temperatura de dos mejillones, ecológica y económicamente importantes: *M. edulis* Linnaeus, 1758 y *M. galloprovincialis* para comprender las distribuciones potenciales actuales y futuras (Fly *et al.*, 2015). En cuanto a cefalópodos, se han utilizado modelos para determinar los factores que limitan la distribución de las especies (Lauria *et al.*, 2015). Solo existe un estudio en gasterópodos, para analizar la relación entre la estructura filogenética y los patrones de distribución de 129 especies bentónicas del océano Atlántico (Carranza *et al.*, 2011).

JUSTIFICACIÓN

Los quitones habitan en todos los mares del mundo, pero el Indo-Pacífico y el Pacífico Oriental Tropical son consideradas las regiones con mayor riqueza. Sin embargo, hasta el momento, muchas especies presentan una distribución geográfica restringida, debido a su escasa movilidad y a la corta duración de su fase larval; otras se encuentran limitadas a ciertos hábitats y son consideradas endémicas (Sliker, 2000), por lo que determinar los factores que influyen en los patrones de distribución de las especies es uno de los retos más importantes dentro de la biogeografía, específicamente para este grupo biológico.

En ecología y biogeografía, uno de los patrones más estudiados es el gradiente latitudinal de diversidad biológica; sin embargo, este gradiente se ha demostrado que no es una generalidad para todos los taxones biológicos (Morales-Castilla & García-Valdés, 2014). Existen grupos de especies que siguen patrones distintos, e incluso contrarios (Hawkins & Lawton, 1995), es decir, que la riqueza de especies aumenta hacia latitudes altas y no como sugiere el patrón general, en donde la riqueza aumenta hacia latitudes cercanas a los trópicos. Algunos estudios de poliplacóforos en el Pacífico sur sugieren la formulación de nuevas hipótesis relacionadas con los mecanismos asociados a las variaciones de diversidad, que a su vez reflejan la necesidad de utilizar herramientas complementarias a la cuantificación de riqueza para entender los procesos en la conformación del patrón actual (Navarrete-Zañartu, 2020). En los últimos años, el uso de MNE para determinar los patrones y procesos asociados a la distribución observada de las especies ha aumentado de manera exponencial. Sin embargo, los estudios que utilizan como herramienta el MNE están enfocados a especies terrestres, y en el caso de especies marinas, a aquellas que son de importancia comercial. Por

este motivo, el presente trabajo surge como una necesidad de iniciar el estudio de MNE en la clase Polyplacophora para determinar su distribución a lo largo del PM.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar los patrones de distribución y riqueza de la clase Polyplacophora a lo largo de un gradiente latitudinal en el PM.

Objetivos particulares

- Identificar las características ambientales que permiten el establecimiento y distribución de los quitones en el PM.
- Estimar las variables ambientales con mayor importancia relativa en la distribución de los quitones del PM.
- Determinar qué tipo de gradiente latitudinal presentan los quitones del PM.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Pacífico mexicano (PM) es un área que comprende desde el sur del Río Colorado, Baja California ($32.513587^{\circ}\text{N}$; $116.948318^{\circ}\text{O}$) hasta el estado de Chiapas, en la frontera con Guatemala ($14.305918^{\circ}\text{N}$; $92.164172^{\circ}\text{O}$) (CONABIO, 2007) (Fig. 1). Geológicamente, de manera general, el PM en la región costera noroccidental de la península de Baja California, en dirección de norte a sur se compone de rocas tipo ígneas, metamórficas y depósitos de aluvi3n. En la zona oceánica, adem3s de las anteriores, se pueden encontrar arenas (Espinosa, 2004).

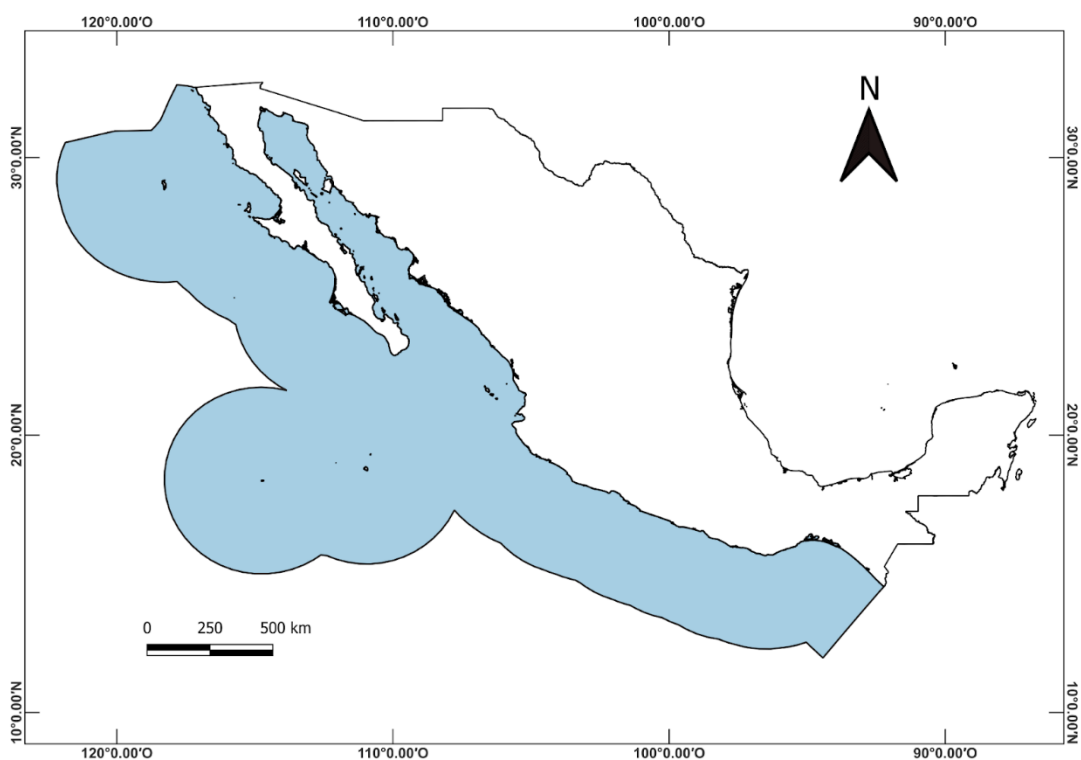


Figura 1. Área de estudio (PM en azul).

Wilkinson y colaboradores (2009) regionalizaron la zona marina de América del Norte, encontrando 4 ecorregiones marinas en el PM: 1) Pacífico sudcaliforniano, 2) Golfo de

California, 3) Pacífico transicional mexicano y 4) Pacífico centroamericano, las cuales fueron delimitadas a partir de características físicas, oceanográficas y biológicas. A continuación, se describen las características más importantes de cada una de estas ecorregiones de acuerdo a Wilkinson y colaboradores (2009):

Pacífico sudcaliforniano: región que se extiende a lo largo de la costa del Pacífico desde el cabo San Lucas, en el extremo sur de la península de Baja California, hasta el norte de punta Concepción, California. La confluencia de la corriente de California, de aguas frías templadas y ricas en nutrientes, y de las aguas cálidas del sur la convierten en una compleja zona de transición biótica, caracterizada por una diversidad de especies relativamente alta; siendo el límite septentrional del rango de distribución de muchas especies de latitudes bajas y el límite meridional de la distribución de muchas especies de latitudes altas. La productividad es moderadamente elevada debido a los sistemas de surgencia costera que transportan nutrientes a la superficie cerca de la orilla. El clima varía de árido a semiárido y el aporte de agua dulce a la costa es escaso.

Golfo de California: es un mar largo y estrecho, parcialmente cerrado, que se extiende a lo largo de más de nueve grados de latitud, limitado por los estados costeros de Sonora, Sinaloa y Nayarit al este, la península de Baja California al oeste y el delta del río Colorado al norte. Conocido por sus elevados niveles de biodiversidad y elevada productividad primaria, resultantes de la combinación de su topografía, latitud meridional y sistemas de surgencia. El efecto moderador del océano Pacífico sobre el clima se reduce en gran medida por una cadena montañosa casi interrumpida de 1,000 a 3,000 metros de altura a lo largo de la península de Baja California. El clima de la región es, por lo tanto, más continental que oceánico, hecho que contribuye a los amplios gradientes de temperatura, tanto anual como diurna, registrados.

Pacífico transicional mexicano: las aguas costeras de Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca y la punta del extremo más meridional de Baja California Sur forman parte de esta región. Posee una plataforma submarina estrecha que cae abruptamente a grandes profundidades oceánicas cerca de la costa. Está cortada por varios cañones y por la trinchera mesoamericana, fosa que se sumerge a profundidades de entre 4,000 y 5,000 metros. Además, la región está salpicada de numerosos montes submarinos, incluidos un sistema de dorsales y un conjunto de conos volcánicos que han emergido desde las profundidades del océano. También posee una amplia diversidad de sistemas costeros y, por consiguiente, una gran diversidad de especies. Se considera un mar tropical afectado en el invierno por la influencia del extremo sur de la corriente de California, que lo transforma estacionalmente en mar subtropical.

Pacífico centroamericano: las aguas que bordean a los estados mexicanos de Oaxaca y Chiapas forman parte de esta región. Es considerada como un mar tropical durante todo el año ya que está libre de la influencia de aguas más frías del norte. Se trata de una región de productividad superficial elevada que experimenta una alta variabilidad estacional debido a las surgencias y que está fuertemente influenciada por la descarga de agua dulce proveniente de lagunas costeras y de sistemas fluviales presentes en las zonas costeras en Chiapas, así como los vientos provenientes del golfo de México. Sin embargo, la región se caracteriza por presentar aguas someras con un contenido mínimo de oxígeno. Durante la temporada de nortes, el golfo de Tehuantepec actúa como un detonador del ciclo de nutrientes y fitoplancton, lo que enriquece las aguas adyacentes mar adentro. En épocas del año en que el golfo se comporta como un ecosistema tropical, hay una reducida biomasa de fitoplancton y se registra una baja productividad primaria.

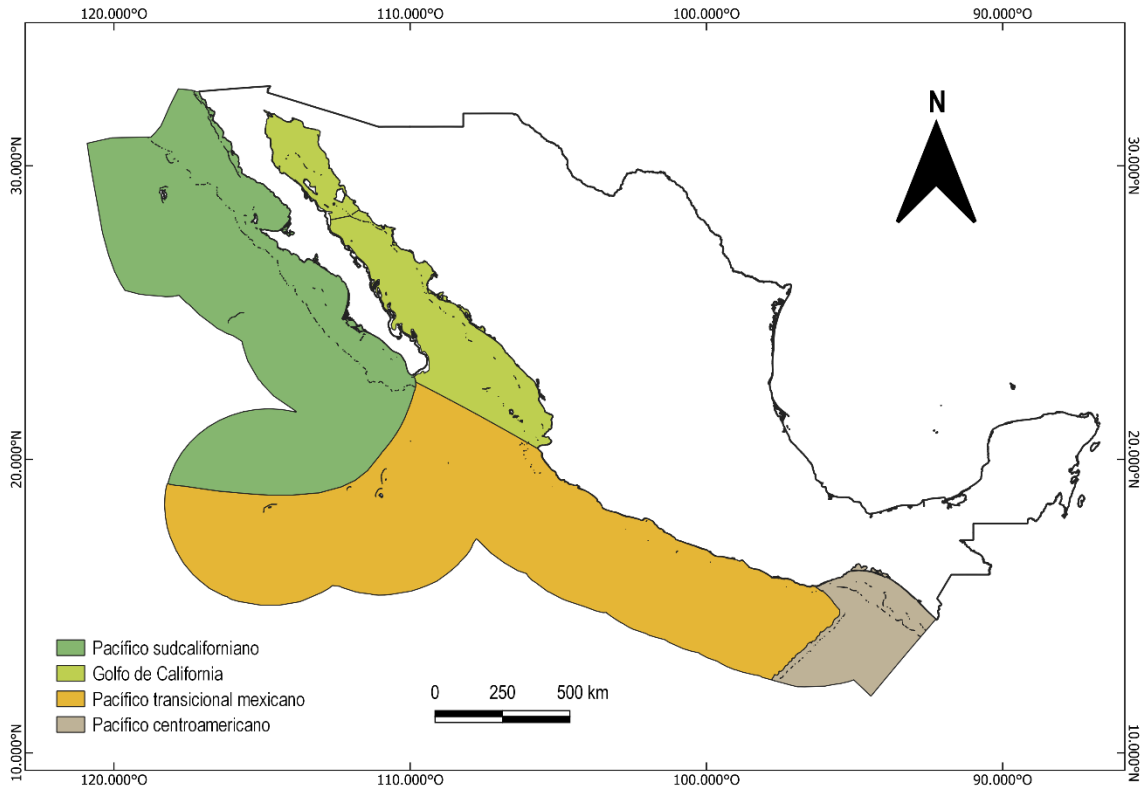


Figura 2. Ecorregiones del PM (Wilkinson et al., 2009).

Base de datos

Fue realizada una revisión de la distribución geográfica completa de las 100 especies de quitones que se distribuyen en el PM del 15 de abril de 2020 al 19 de junio de 2021, en Global Biodiversity Information Facility (GBIF, <https://www.gbif.org>), Ocean Biogeographic Information System (OBIS, <https://obis.org>), Naturalista (<https://www.naturalista.mx>), así como en publicaciones y colecciones biológicas disponibles en línea: Portal de Datos Abiertos, UNAM (<https://datosabiertos.unam.mx/>), Colección Nacional de Moluscos (CNMO) y Colección Regional de Invertebrados Marinos (CRIM), Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Malacology Collection (<http://clade.ansp.org/collections>), Florida Museum of Natural History, Invertebrate Zoology Collection (<http://specifyportal.flmnh.ufl.edu/iz/>), y Bailey-Matthews National Shell Museum,

Mollusks Collection (<https://webportal.specifycloud.org/shellmuseum/>). Se usaron como palabras clave los nombres válidos de las especies y las sinonimias de acuerdo con los datos de World Register of Marine Species (WoRMS), y tomando como criterio de exclusión aquellos registros sin localidad explícita. Con los datos biológicos recopilados: familia, género, especies, localidad, estado, profundidad, latitud y longitud, se generó una base de datos en MS Excel 2010. Los registros que no contaban con datos de latitud y longitud explícitos, pero que sí mencionaban la suficiente información para ubicar la referencia fueron georreferidos usando Google Earth 7.1.4.1529. Posteriormente, se realizó la depuración de la base de datos eliminando los registros duplicados, así como aquellos errores de georreferenciación, por ejemplo, ocurrencias fuera del área geográfica conocida para cada especie. Asimismo, se utilizó la paquetería *GridSample* (Thomson *et al.*, 2017) en R 4.1.2 para minimizar el sesgo de los datos hacia zonas más muestreadas.

Determinación del área accesible

El espacio hipotético de accesibilidad histórica se refiere a la región ecológica accesible para la especie desde su origen, o a través de medios antropogénicos u otros medios de inducción (M; *sensu*, Soberón & Peterson, 2005). Este se determinó para cada especie mediante la superposición de sus ocurrencias con las provincias biogeográficas marinas del mundo (Spalding *et al.*, 2007) a través de R versión 4.1.2. ya que proporcionan una buena resolución espacial, además su definición de ecorregiones como las unidades de escala más pequeña, las describe como unidades fuertemente cohesivas, lo suficientemente grandes como para abarcar procesos ecológicos o de historia de vida para la mayoría de las especies sedentarias,

pero que no dependen de altos niveles de endemismo como determinante clave (Alvarez-Cerillo *et al.*, 2017).

Predictores ambientales

Se utilizaron diez variables ambientales: temperatura, salinidad, velocidad de las corrientes, nitrato, fosfato, silicato, oxígeno molecular disuelto, hierro, clorofila y calcita para las especies de aguas poco profundas, es decir, aquellas que se distribuyen en un rango de profundidad de 0 a 200 metros; y nueve variables ambientales: temperatura, salinidad, velocidad de las corrientes, nitrato, fosfato, silicato, oxígeno molecular disuelto, hierro, clorofila para las especies de grandes profundidades. Esto debido a que no todas las variables están disponibles a distintas profundidades. Fueron obtenidas las medias a una resolución de 5 minutos de arco (-10 km²) en Marine Data Layers for Ecological Modelling Bio-ORACLE versión 2.2. (Assis *et al.*, 2018; Tyberghein *et al.*, 2012). Las variables se utilizaron de acuerdo con la profundidad reportada para cada especie, con el objetivo de obtener la distribución más acertada de ellas.

Para cada especie, las variables fueron recortadas con base en el polígono obtenido previamente como hipótesis de accesibilidad histórica, es decir, la M, a través de R 4.1.2. Finalmente, para disminuir la colinealidad y dimensionalidad de las variables, se eliminaron para cada especie, las variables que tuvieran una correlación de Pearson por pares >0.8 (Feng *et al.*, 2019). De acuerdo con este análisis y el conocimiento de los requerimientos ecológicos, se utilizaron diferentes variables para cada una de las especies.

Partición de datos

Para la calibración y evaluación de los modelos, se realizó una partición de los datos de presencia en puntos de entrenamiento (train), aquellos usados para calibrar los modelos y puntos de evaluación (test), utilizados para evaluar las predicciones y obtener el modelo final (Mota-Vargas *et al.*, 2020). Este procedimiento se llevó a cabo a partir de dos métodos: 1) para las especies de 5 a 9 registros puntuales se utilizó el método de Jackknife. Este método también se conoce como “ $n-1$ jackknife” (Fig. 2A, Peterson *et al.*, 2011), y funciona a partir de que cada punto de ocurrencia es evaluado a por el resto como entrenamiento de una iteración, se ejecuta un total de n modelos y las métricas de evaluación se resumen en estas iteraciones (Muscarella *et al.*, 2014). Es utilizado para desarrollar una prueba que evalúa la importancia estadística de los modelos de nicho ecológico realizados a partir de un número pequeño de registros de ocurrencia (Peterson *et al.*, 2007). Y 2) Para las especies con 10 o más registros se utilizó “checkerboard” (Fig. 2B), un método de partición que implica agregar el medio ambiente original a cuadrículas de entrada, como en un tablero de ajedrez, en función de los factores de agregación definidos por el usuario. En este caso se utilizó una sola celda para dividir las localidades de ocurrencia en dos contenedores. Es recomendado para obtener una buena estimación de todos los ambientes en el área de estudio y para distribuciones actuales, ya que es bueno en interpolaciones (Muscarella *et al.*, 2014). Lo anterior se realizó con la intención de obtener los mejores modelos con configuraciones no predeterminadas.

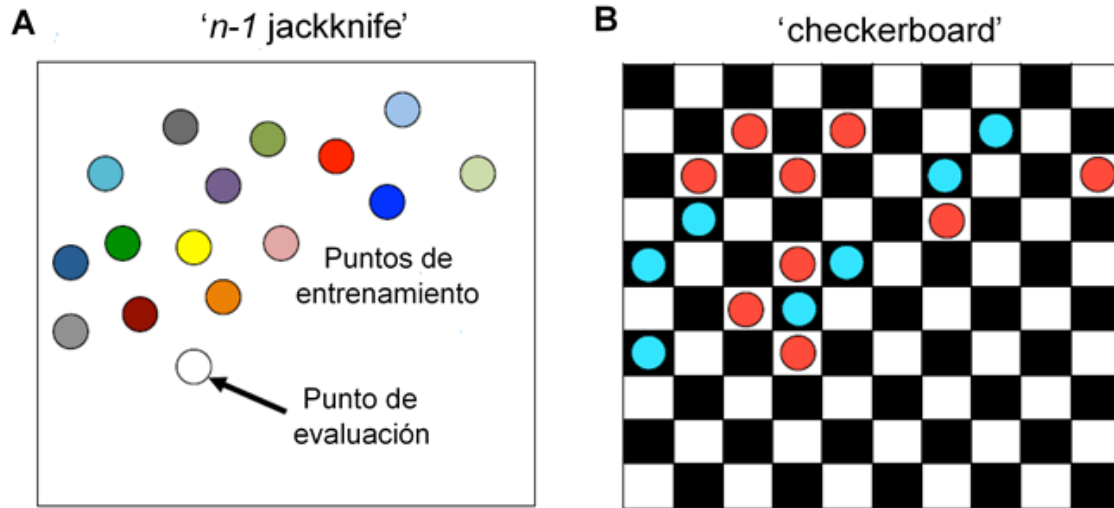


Figura 3. Métodos de partición utilizados para la modelación. (a) Con el método de ‘n-1 jackknife’ cada uno de los puntos de ocurrencia (n) se utilizan para probar una vez (en este caso, el punto blanco), mientras que todas las demás se utilizan para entrenamiento de esa iteración (puntos de colores). (b) En ‘checkerboard’ se agrega el medio ambiente original a una cuadrícula de entrada donde una sola celda se utiliza para dividir los puntos de ocurrencia en dos contenedores (azul o rojo). Modificado de Muscarella *et al.* (2014).

Modelación

Se utilizó la metodología de Patrón-Rivero (2021) en la que se empleó el algoritmo MaxEnt 3.4.3 (Maximum Entropy Modelling, Phillips *et al.*, 2006) a través de la paquetería *kuenm* de R. Este paquete implementa tres fases cruciales en el modelado: 1) la calibración, 2) la creación y evaluación del modelo final y 3) el análisis de riesgo de extrapolación (Cobos *et al.*, 2019).

La calibración de los modelos se realizó en dos pasos: primero, se construyó una serie de modelos candidatos utilizando distintas combinaciones en la configuración y parámetros de MaxEnt, así como los puntos de entrenamiento y distintos conjuntos de variables para cada especie obtenidos de análisis previos. Para cada configuración de parámetros, se creó un modelo basado en el conjunto completo de ocurrencias, y otro basado solo en los datos de entrenamiento.

Posteriormente, para la selección del modelo, se evaluaron todos los modelos candidatos de cada especie con sus respectivos puntos de evaluación. A partir de estas evaluaciones se obtuvo un subconjunto de modelos por especie que cumplieron en orden jerárquico tres criterios: 1) significancia estadística, 2) capacidad predictiva y 3) complejidad. Es decir, los modelos fueron filtrados para detectar primero aquellos que son estadísticamente significativos con cocientes de área bajo la curva (AUC) > 0.5 de acuerdo a la prueba de la ROC parcial (Receiver Operating Characteristic, por sus siglas en inglés), que consiste en trazar la proporción de presencias conocidas que se predicen presentes (falsos negativos) frente a la proporción de ausencias conocidas que se predicen presentes (falsos positivos) (Peterson *et al.*, 2008), considerando que los valores de AUC cercanos a 1 demuestran que se trata de una buena predicción del modelo (Araujo & Guisan, 2006). Luego se seleccionaron aquellos modelos con significancia estadística, que además fueron capaces de predecir más del 90 % de los registros de evaluación (modelos con una tasa de omisión menor que 0.10). Finalmente, entre los modelos candidatos con significancia estadística y una tasa de omisión baja, se utilizó el criterio de información de Akaike, corregido para muestras pequeñas (AICc), que conservaron los modelos con mejor ajuste y menor número de parámetros (modelos con valores AICc menores a 2 unidades) (Radosavljevic & Anderson, 2014).

Con las combinaciones de parámetros que cumplieron los tres criterios de evaluación (Anexo 1), se construyó un conjunto final de modelos, usando los registros únicos completos bajo la funcionalidad bootstrap de MaxEnt, realizando 10 réplicas. Se obtuvo la mediana y el rango de las réplicas en las que el algoritmo utilizó correctamente las funciones, de manera que se pudo representar en un mapa final la consistencia y variación en la estimación de idoneidad predichas por el algoritmo (Patrón-Rivero, 2021).

Importancia relativa de las variables

Las variables ambientales fueron clasificadas en diez grupos, añadiendo tanto las de aguas superficiales como las de aguas profundas a cada grupo (Cuadro 1). Para cada grupo se calculó la mediana del porcentaje de contribución (PC), el cual mide el aumento de probabilidad asociada con reglas de modelado basadas en cada variable ambiental y luego lo divide por la ganancia total en probabilidad, para calcular el porcentaje de la ganancia total asociada a cada variable (Phillips, 2011). También se obtuvo la mediana de la permutación de la importancia (PI), que aleatoriza los valores para cada variable ambiental entre las presencias y los puntos de *background* para hacer que esa variable no sea informativa y luego mide la caída resultante en el área bajo la curva de las réplicas conservadas de los modelos. Cuanto mayor es la caída más importante es esa variable en la calidad general del modelo (Phillips, 2011). Los valores crudos del PC y la PI por especie se encuentran incluidos en el Anexo 2, los cuales fueron obtenidos a través del algoritmo MaxEnt.

Existe una discusión para determinar si el PC o la PI es más informativa en la importancia relativa de las variables. Halvorsen (2013) realizó una revisión de 87 publicaciones en las que se utilizó MaxEnt para modelos de distribución, se aplicó una simulación con dos conjuntos de datos para demostrar que el PC es informativo para determinar la importancia relativa de las variables, aunque estas simulaciones se basaron en su mayoría en variables no correlacionadas. Sin embargo, Phillips (2011) considera que el PC es poco fiable ya que depende del camino tomado para llegar al modelo óptimo; si las variables ambientales están correlacionadas, no habrá múltiples rutas al mismo modelo, lo cual representa porcentajes de contribución inestables. Searcy y Shaffer (2016), realizaron un estudio práctico en el que se evaluó el rango de MaxEnt en el impacto de las variables

ambientales, en función de su importancia en la determinación de los límites del área de distribución de las especies, para lo cual utilizaron tres diferentes métricas: la PI desde el modelo básico, el PC del modelo informado y la PI del modelo informado. Se encontró que la PI proporciona una clasificación mucho más precisa que el PC, sin embargo, resaltaron la importancia de considerar que, en el caso de estudios de MNE, donde se utiliza por ejemplo el análisis de componentes principales para generar variables ambientales, el PC fue una mejor opción. Otros autores sugieren que debido a que el PC es el primero en la lista de los datos de salida de MaxEnt, la mayoría de los estudios que analizan la importancia de las variables han optado por utilizarlo (Blach-Overgaard *et al.*, 2010; Millar & Blouin-Demers, 2012; Warren *et al.*, 2014). En el presente trabajo se utilizó el promedio entre PC y PI para representar la importancia relativa de las variables ambientales como sugieren estudios más recientes (Anadón *et al.*, 2015; Becerra-López *et al.*, 2020; Patrón-Rivero, 2021). Este procedimiento se aplicó a distintos niveles taxonómicos: especie (76 especies), género (19 géneros) y familia (9 familias) para determinar si los resultados fueron dependientes de la escala taxonómica. Asimismo, se obtuvo la representatividad de las variables, es decir, la cantidad de veces que cierta variable fue considerada para la construcción de los modelos finales, este parámetro solo fue empleado a nivel de especie.

Finalmente, las variables se separaron en dos grupos (alta importancia relativa y baja importancia relativa) con base en los umbrales naturales de Jenks, calculados con la función *getJenksBreaks* de la paquetería “BAMMtools” (Rabowsky *et al.*, 2014) para determinar cuáles fueron las variables que influyen en la distribución de cada grupo taxonómico (Patrón-Rivero, 2021).

Cuadro 1. Grupo de variables con la descripción de las variables individuales que la conforman. Modificado de Patrón-Rivero (2021).

Variable	Código	Descripción de variables
Calcita	Cal	Promedio superficial de la concentración de calcita
Clorofila	Chlor	Promedio superficial de la concentración de clorofila Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de clorofila
Velocidad de las corrientes	CVel	Promedio superficial de la velocidad de las corrientes Promedio de la profundidad bentónica media de la velocidad de las corrientes
Oxígeno molecular disuelto	DOxy	Promedio superficial del oxígeno molecular disuelto Promedio de la profundidad bentónica media del oxígeno molecular disuelto
Hierro	Iron	Promedio superficial de la concentración de hierro Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de hierro
Nitratos	Nitra	Promedio superficial de la concentración de nitratos Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de nitratos
Fosfatos	Phos	Promedio superficial de la concentración de fosfatos Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de fosfatos
Salinidad	Sal	Promedio superficial de salinidad Promedio de la profundidad bentónica media de salinidad
Silicatos	Sil	Promedio superficial de la concentración de silicatos Promedio de la profundidad bentónica media de la concentración de silicatos
Temperatura	Temp	Promedio superficial de temperatura Promedio de la profundidad bentónica media de temperatura

Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal

Para obtener el mapa final de riqueza, se generaron los modelos binarios (presencia/ausencia) a partir de los modelos generados en MaxEnt, con el objetivo de eliminar sobrepredicción que pudiera oscurecer los patrones de distribución (Estrada *et al.*, 2012). El umbral seleccionado para las especies con 5 a 9 registros fue el 10 % del total de los registros de

presencia, mientras que para las especies con 10 o más registros fue el 10 % de presencia de los puntos de entrenamiento, lo cual implica un 10 % de omisión de los datos con los que fue generado el modelo. Seguido de esto, se realizó una compilación de todos los mapas binarios de las especies a través de la paquetería “ntbox” de R 4.1.2.

Posteriormente, la información obtenida del mapa final de riqueza fue convertida a puntos, a través de la función *rasterToPoints* de la paquetería “raster” en R versión 4.1.2., la cual sirvió para calcular la riqueza máxima, la riqueza mínima, la media, la mediana y la desviación estándar de la riqueza por cada grado de latitud de todo el PM. Por último, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman, un método no paramétrico ampliamente utilizado para evaluar la correlación de variables cuantitativas que no cuentan con una distribución normal en los datos (Roy-García *et al.*, 2019), con el objetivo de identificar algún patrón entre la latitud y la riqueza de los quitones del PM.

RESULTADOS

Base de datos

Se generó una base de datos con 2 244 registros puntuales, obtenidos de 3 814 registros totales para 98 especies (cuadro 2), lo que equivale al 96 % de las 102 especies de quitones que se localizan en el PM registradas por Reyes-Gómez (2016), y el 3 % de las 3 334 especies reportadas para todo el mundo (MolluscaBase eds., 2021).

El 14.28 % de las especies tuvieron menos de cinco registros, el 14.28 % entre cinco y nueve registros, y el 71.42 % tuvo 10 registros o más. La especie con mayor número de ocurrencias fue *Chaetopleura lurida* (G. B. Sowerby, 1832) con 191 registros totales y 94 registros puntuales, mientras que la especie con menor número de ocurrencias fue *Deshayesiella spicata* (S. S. Berry, 1919) con solo 1 registro, el cual fue obtenido del artículo de la descripción de la especie (Sirenko & Clark, 2008) (Cuadro 2).

Cabe destacar que la base de datos contiene 34 especies endémicas reportadas para el PM (Reyes-Gómez, 2004), entre las que destacan *Chiton articulatus* (Sowerby, 1832) y *Chiton virgulatus* (Sowerby, 1840) por su importancia comercial en el país (González, 1993). Asimismo, el 35% de las especies endémicas del PM se distribuyen en el golfo de California, mientras que las especies *Callistochiton leei* (Ferreira, 1979) y *Lepidozona guadalupensis* (Ferreira, 1978) son endémicas específicamente de la Isla de Guadalupe, Baja California (Ortiz-Sartorius, 2022) y *Lepidozona clarionensis* (Ferreira, 1983) de la Isla Clarión de las Islas Revillagigedo (Reyes-Gómez, 2004). Por otro lado, también se encuentran enlistadas especies de las que sólo se conoce la localidad tipo como *Ferreiraella scrippsiana* (Ferreira, 1980) que se distribuye al suroeste de Cabo San Lucas, Baja California Sur, e *Ischnochiton chaceorum* (Kaas & Van Belle, 1990), *Lepidozona sirenkoi* (Kaas & Van Belle, 1990) y

Lepidozona tenuicostata (Kaas & Van Belle, 1990) que se distribuyen en Puerto Peñasco, Sonora.

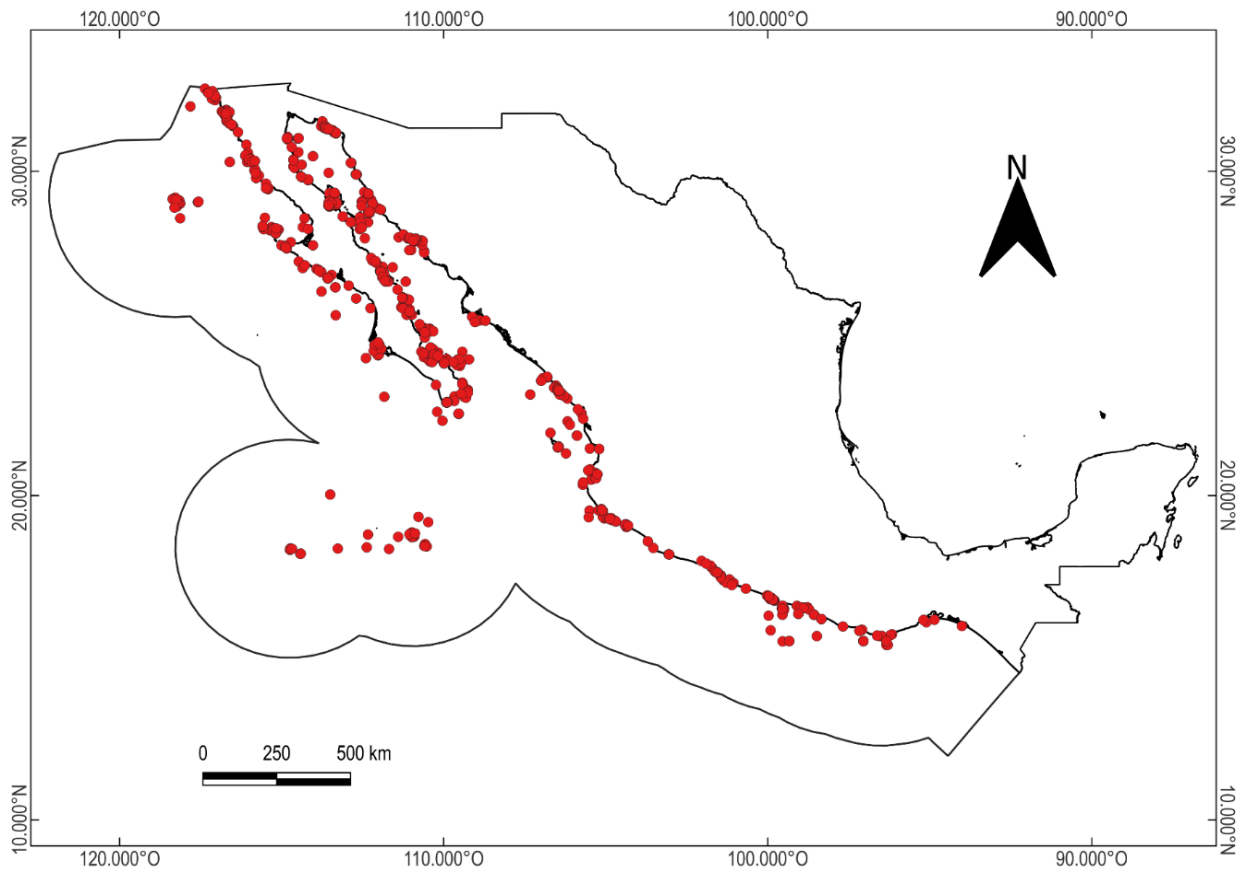


Figura 4. Registros puntuales de los quitones del PM (puntos rojos).

Cuadro 2. Especies de quitones reportadas para el PM ordenada taxonómicamente, con número de registros espacialmente únicos.

Familia	Género	Especie	Número de registros totales	Número de registros puntuales
Acanthochitonidae	<i>Acanthochitona</i>	<i>Acanthochitona angelica</i> Dall, 1919	15	8
		<i>Acanthochitona avicula</i> (Carpenter, 1857)	54	26
		<i>Acanthochitona burghardtae</i> R.N. Clark, 2000	3	3
		<i>Acanthochitona exquisita</i> (Pilsbry, 1893)	36	26
		<i>Acanthochitona hirudiniformis</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	30	27
	<i>Acanthochitona imperatrix</i> Watters, 1981	4	4	
	<i>Americhiton</i>	<i>Americhiton arragonites</i> (P. P. Carpenter, 1857)	42	31
Callistoplacidae	<i>Callistochiton</i>	<i>Callistochiton asthenes</i> (S. S. Berry, 1919)	11	6
		<i>Callistochiton colimensis</i> (A. G. Smith, 1961)	28	21
		<i>Callistochiton crassicosatus</i> Pilsbry, 1893	33	22
		<i>Callistochiton decoratus</i> Carpenter (in Pilsbry), 1893	46	24
		<i>Callistochiton elenensis</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	83	56
		<i>Callistochiton expressus</i> (Carpenter, 1865)	26	18
		<i>Callistochiton leei</i> A. J. Ferreira, 1979	8	4
	<i>Callistochiton palmulatus</i> Carpenter (in Dall), 1879	42	26	
	<i>Callistoplax</i>	<i>Callistoplax retusa</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	91	49
Chaetopleuridae	<i>Chaetopleura</i>	<i>Chaetopleura gemma</i> Dall, 1879	42	31
		<i>Chaetopleura hanselmani</i> (A. J. Ferreira, 1982)	40	23
		<i>Chaetopleura lanuginosa lanuginosa</i> (Dall, 1879)	15	13
		<i>Chaetopleura lanuginosa mixta</i> (Dall, 1919)	20	17
		<i>Chaetopleura lurida</i> (G. B. Sowerby, 1832)	191	94
		<i>Chaetopleura shyana</i> A. J. Ferreira, 1983	13	8
		<i>Chaetopleura unilineata</i> Leloup, 1954	62	36
Chitonidae	<i>Chiton</i>	<i>Chiton albolineatus</i> Broderip & G. B. Sowerby I, 1829	120	36
		<i>Chiton articulatus</i> G. B. Sowerby I, 1832	163	62
		<i>Chiton virgulatus</i> G. B. Sowerby II, 1840	59	38
		<i>Tonicia</i>	<i>Tonicia forbesii</i> Carpenter, 1857	76

Familia	Género	Especie	Número de registros totales	Número de registros puntuales
Ferreiridae	<i>Ferreiraella</i>	<i>Ferreiraella scrippsiana</i> (A. J. Ferreira, 1980)	6	4
Ischnochitonidae	<i>Ischnochiton</i>	<i>Ischnochiton carolianus</i> A. J. Ferreira, 1984	19	12
		<i>Ischnochiton chaceorum</i> Kaas & Van Belle, 1990	7	3
		<i>Ischnochiton guatemalensis</i> Thiele, 1909	12	9
		<i>Ischnochiton muscarius</i> Reeve, 1847	131	49
		<i>Ischnochiton rhodolithophilus</i> R. N. Clark, 2000	12	4
		<i>Ischnochiton tomhalei</i> R. N. Clark, 2000	17	8
		<i>Ischnochiton tridentatus</i> Pilsbry, 1893	66	41
	<i>Lepidozона</i>	<i>Lepidozона allynsmithi</i> A. J. Ferreira, 1974	29	22
		<i>Lepidozона clarionensis</i> A. J. Ferreira, 1983	17	10
		<i>Lepidozона clathrata</i> (Reeve, 1847)	31	25
		<i>Lepidozона cooperi</i> (Carpenter (in Dall), 1879)	31	23
		<i>Lepidozона crockeri</i> (Willett in Hertlein & A. M. Strong, 1951)	10	7
		<i>Lepidozона formosa</i> A. J. Ferreira, 1974	10	10
		<i>Lepidozона guadalupensis</i> A. J. Ferreira, 1978	8	5
		<i>Lepidozона laurae</i> A. J. Ferreira, 1985	11	8
		<i>Lepidozона mertensii</i> (Middendorff, 1847)	62	43
		<i>Lepidozона pectinulata</i> (Carpenter, 1893)	38	28
		<i>Lepidozона radians</i> (Carpenter, 1892)	24	19
		<i>Lepidozона retiporosa</i> (Carpenter, 1864)	48	39
		<i>Lepidozона rothi</i> A. J. Ferreira, 1983	6	4
		<i>Lepidozона scrobiculata</i> (Middendorff, 1847)	16	12
		<i>Lepidozона serrata</i> (Carpenter, 1864)	54	34
		<i>Lepidozона sirenkoi</i> Kaas & Van Belle, 1990	10	2
		<i>Lepidozона skoglundi</i> A. J. Ferreira, 1986	12	4
		<i>Lepidozона stohleri</i> A. J. Ferreira, 1985	12	8
		<i>Lepidozона subtilis</i> Berry, 1956	25	16
		<i>Lepidozона tenuicostata</i> Kaas & Van Belle, 1990	8	4
<i>Lepidozона willetti</i> (S. S. Berry, 1917)	15	13		

Familia	Género	Especie	Número de registros totales	Número de registros puntuales
	<i>Stenoplax</i>	<i>Stenoplax boogii</i> (Haddon, 1886)	45	31
		<i>Stenoplax circumsenta</i> Berry, 1956	25	13
		<i>Stenoplax conspicua</i> (Dall, 1879)	59	34
		<i>Stenoplax corrugata</i> (Carpenter, 1892)	22	16
		<i>Stenoplax fallax</i> (Carpenter, 1892)	30	11
		<i>Stenoplax heathiana</i> Berry, 1946	36	19
		<i>Stenoplax limaciformis</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	139	85
		<i>Stenoplax magdalenensis</i> (Hinds, 1845)	74	39
		<i>Stenoplax mariposa</i> (Dall, 1919)	35	29
		<i>Stenoplax rugulata</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	25	16
		<i>Stenoplax sonora</i> Berry, 1956	30	16
Lepidochitonidae	<i>Cyanoplax</i>	<i>Cyanoplax beanii</i> (Carpenter, 1857)	39	32
		<i>Cyanoplax berryana</i> (Eernisse, 1986)	15	12
		<i>Cyanoplax corteziana</i> (R. N. Clark, 2000)	11	6
		<i>Cyanoplax dentiens</i> (A. Gould, 1846)	62	44
		<i>Cyanoplax hartwegii</i> (Carpenter, 1855)	68	26
		<i>Cyanoplax keepiana</i> (Berry, 1948)	20	18
Leptochitonidae	<i>Deshayesiella</i>	<i>Deshayesiella spicata</i> (S. S. Berry, 1919)	1	1
	<i>Leptochiton</i>	<i>Leptochiton belknapi</i> (Dall, 1878)	20	20
		<i>Leptochiton incongruus</i> (Dall, 1908)	6	5
		<i>Leptochiton nexus</i> Carpenter, 1864	19	15
		<i>Leptochiton rugatus</i> (Carpenter, 1892)	79	59
	<i>Oldroydia</i>	<i>Oldroydia percrassa</i> (Dall, 1894)	12	11
Mopaliidae	<i>Dendrochiton</i>	<i>Dendrochiton flectens</i> (Carpenter, 1864)	37	27
		<i>Dendrochiton gothicus</i> (Carpenter, 1864)	10	7
		<i>Dendrochiton lirulatus</i> Berry, 1963	7	4
		<i>Dendrochiton thammoporus</i> (S. S. Berry, 1911)	23	13
	<i>Mopalia</i>	<i>Mopalia acuta</i> (Carpenter, 1855)	5	4

Familia	Género	Especie	Número de registros totales	Número de registros puntuales
		<i>Mopalia ciliata</i> (G. B. Sowerby, 1840)	108	68
		<i>Mopalia imporcata</i> Carpenter, 1864	26	25
		<i>Mopalia lignosa</i> (Gould, 1846)	103	55
		<i>Mopalia lionota</i> Pilsbry, 1918	17	9
		<i>Mopalia muscosa</i> (Gould, 1846)	115	56
		<i>Mopalia porifera</i> Pilsbry, 1893	20	16
	<i>Placiphorella</i>	<i>Placiphorella hanselmani</i> R. N. Clark, 1994	6	4
		<i>Placiphorella mirabilis</i> R. N. Clark, 1994	10	8
		<i>Placiphorella pacifica</i> Berry, 1919	37	33
		<i>Placiphorella velata</i> (Carpenter MS, Dall, 1879)	72	40
Tonicellidae	<i>Lepidochitona</i>	<i>Lepidochitona salvadorensis</i> García-Ríos, 2006	27	18
	<i>Nuttallina</i>	<i>Nuttallina californica</i> (Reeve, 1847)	172	62
		<i>Nuttallina crossota</i> Berry, 1956	26	15
	<i>Tonicella</i>	<i>Tonicella venusta</i> R. N. Clark, 1999	21	15
Total=			3814	2244

Modelado de nicho ecológico

De las 98 especies con registros, solo fueron modeladas 84 especies ya que el resto tuvieron menos de 5 registros (cuadro 2). De éstas, se obtuvieron los mapas de idoneidad ambiental para 76 especies. La idoneidad ambiental se refiere a las condiciones ambientales favorables para la presencia de las especies. En la figura 5 es mostrada la especie *Lepidozona serrata* (Carpenter, 1864), donde los valores de idoneidad ambiental van de 0 a 1, aquellos valores más cercanos a 1 (colores cálidos) son más idóneos para la especie. En este caso la zona de mayor idoneidad ambiental, es decir, donde se localizan las condiciones ambientales que permiten la presencia de la especie, se presenta en las costas del norte del golfo de California, así como en las de Guerrero y Oaxaca. En general, las zonas de mayor idoneidad ambiental para la mayoría de las especies fueron el golfo de California y la costa occidental de la Península de Baja California. El resto de los mapas para cada especie se encuentran en el material suplementario.

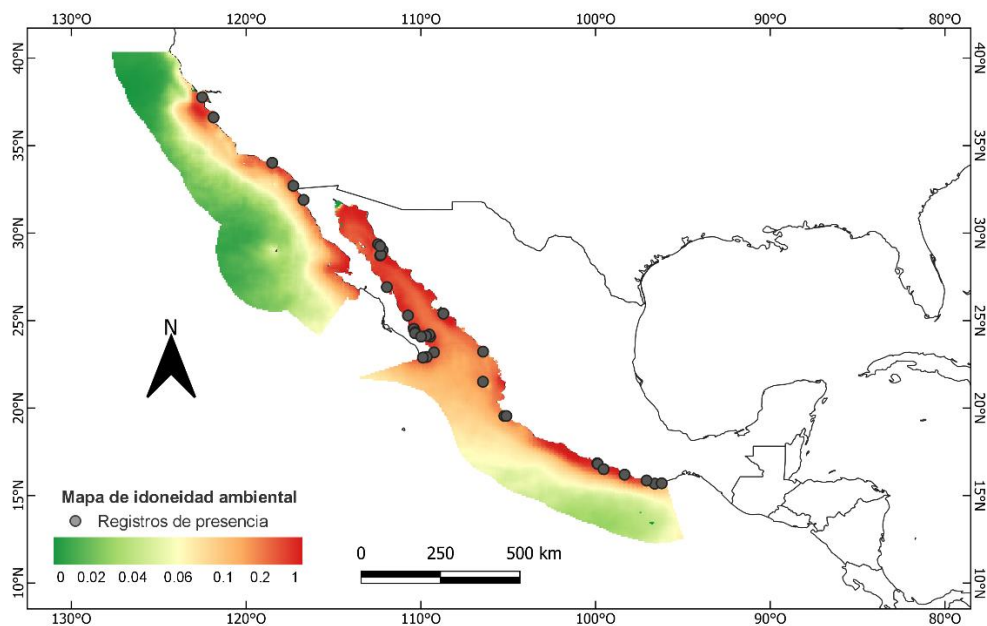


Figura 5. Mapa de idoneidad ambiental de la especie *Lepidozona serrata*. Valores de 0 (verde) a 1 (rojo).

Debido a que en la construcción de los modelos es requerida una selección de las variables que contribuyen a la presencia de las especies, para algunas de ellas, ninguna variable previamente seleccionada contribuía en su distribución, por este motivo no se pudo realizar el mapa de idoneidad ambiental para ocho especies: *Acanthochitona angelica* Dall, 1919, *Callistochiton asthenes* (S. S. Berry, 1919), *Chaetopleura unilineata* Leloup, 1954, *Lepidozonia Formosa* A. J. Ferreira, 1974, *Lepidozonia guadalupensis*, *Lepidozonia willetti* (S. S. Berry, 1917), *Leptochiton nexus* Carpenter, 1864 y *Stenoplax corrugata*. (Carpenter, 1892). La mediana del cociente de AUC de todas las especies fue >1, indicando que los modelos fueron mejores a lo esperado al azar.

En general, los valores finales de la tasa de omisión (TO) fueron <0.10, a excepción de cuatro especies (*Callistochiton crassicosatus* Pilsbry, 1893, *Callistoplax retusa* (G. B. Sowerby I, 1832), *Lepidozonia mertensii* (Middendorff, 1847) y *Leptochiton rugatus* (Carpenter, 1892), en las que fueron iguales a 0.10 y 24 especies presentaron un error de omisión (Cuadro 3). Todos los valores obtenidos por modelo y por especie se encuentran en el Anexo 1.

Cuadro 3. Resumen de las evaluaciones del modelado de nicho ecológico. M= Número de modelos finales, mAUCr= Mediana del cociente del AUCr, mTO= Mediana de la tasa de omisión. *indica un error de omisión >10 %

Especie	M	mAUCr	mTO
<i>Acanthochitona angelica</i>	4	1.81	0
<i>Acanthochitona avicula</i>	1	1.68	0.08
<i>Acanthochitona exquisita</i>	2	1.53	0.08
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i>	9	1.24	0.15*
<i>Americhiton arragonites</i>	4	1.73	0.03
<i>Callistochiton asthenes</i>	8	1.35	0.5*
<i>Callistochiton colimensis</i>	3	1.71	0.22*
<i>Callistochiton crassicosatus</i>	11	1.93	0.10
<i>Callistochiton decoratus</i>	1	1.90	0.08
<i>Callistochiton elenensis</i>	1	1.67	0.17*
<i>Callistochiton expressus</i>	6	1.39	0.5*

<i>Callistochiton palmulatus</i>	1	1.88	0
<i>Callistoplax retusa</i>	2	1.72	0.10
<i>Chaetopleura gemma</i>	1	1.59	0.08
<i>Chaetopleura hanselmani</i>	1	1.62	0.09
<i>Chaetopleura lanuginosa lanuginosa</i>	12	1.87	0
<i>Chaetopleura lanuginosa mixta</i>	1	1.64	0
<i>Chaetopleura. lurida</i>	5	1.67	0.09
<i>Chaetopleura shyana</i>	4	1.89	0
<i>Chaetopleura unilineata</i>	1	1.74	0.17*
<i>Chiton albolineatus</i>	4	1.74	0.06
<i>Chiton articulatus</i>	1	1.79	0.08
<i>Chiton virgulatus</i>	4	1.82	0.06
<i>Cyanoplax beanii</i>	4	1.44	0
<i>Cyanoplax berry</i>	2	1.92	0
<i>Cyanoplax corteziana</i>	13	1.77	0
<i>Cyanoplax dentiens</i>	1	1.70	0.14*
<i>Cyanoplax hartwegii</i>	2	1.23	0.23*
<i>Cyanoplax keepiana</i>	1	1.93	0
<i>Dendrochiton flectens</i>	2	1.70	0.08
<i>Dendrochiton gothicus</i>	50	1.87	0
<i>Dendrochiton thammoporus</i>	7	1.78	0
<i>Ischnochiton carolianus</i>	3	1.66	0
<i>Ischnochiton guatemalensis</i>	6	1.97	0
<i>Ischnochiton muscarius</i>	2	1.80	0.05
<i>Ischnochiton tomhalei</i>	3	1.84	0
<i>Ischnochiton tridentatus</i>	1	1.74	0.19*
<i>Lepidozona allynsmithi</i>	2	1.51	0.13*
<i>Lepidozona clarionensis</i>	2	1.93	0
<i>Lepidozona clathrata</i>	4	1.69	0.38*
<i>Lepidozona cooperi</i>	5	1.49	0.40*
<i>Lepidozona crockeri</i>	16	1.72	0
<i>Lepidozona formosa</i>	5	1.79	0
<i>Lepidozona guadalupensis</i>	1	1.98	0
<i>Lepidozona laurae</i>	6	1.58	0
<i>Lepidozona mertensii</i>	2	1.56	0.10
<i>Lepidozona pectinulata</i>	1	1.86	0.08
<i>Lepidozona radians</i>	3	1.87	0
<i>Lepidozona retiporosa</i>	6	1.58	0.41*
<i>Lepidozona scrobiculata</i>	9	1.94	0
<i>Lepidozona serrata</i>	1	1.63	0.13*
<i>Lepidozona stohleri</i>	1	1.99	0
<i>Lepidozona subtilis</i>	14	1.59	0
<i>Lepidozona willetti</i>	2	1.65	0
<i>Lepidochitona salvadorensis</i>	4	1.69	0.44*
<i>Leptochiton belknapi</i>	15	1.38	0.13*
<i>Leptochiton incongruus</i>	2	1.90	0
<i>Leptochiton nexus</i>	3	1.41	0.20*

<i>Leptochiton rugatus</i>	3	1.44	0.10
<i>Mopalia ciliata</i>	1	1.77	0.07
<i>Mopalia imporcata</i>	2	1.70	0
<i>Mopalia lignosa</i>	1	1.72	0.08
<i>Mopalia lionota</i>	1	1.86	0
<i>Mopalia muscosa</i>	1	1.77	0.04
<i>Mopalia porifera</i>	3	1.86	0
<i>Nuttallina californica</i>	2	1.54	0.08
<i>Nuttallina crossota</i>	10	1.84	0
<i>Oldroydia percrassa</i>	2	1.62	0.20*
<i>Placiphorella mirabilis</i>	7	1.92	0
<i>Placiphorella pacifica</i>	4	1.38	0.07
<i>Placiphorella velata</i>	1	1.61	0.07
<i>Stenoplax boogii</i>	3	1.10	0.13
<i>Stenoplax circumsenta</i>	1	1.70	0
<i>Stenoplax conspicua</i>	2	1.74	0.06
<i>Stenoplax corrugata</i>	2	1.46	0.14*
<i>Stenoplax fallax</i>	1	1.78	0.40*
<i>Stenoplax heathiana</i>	1	1.83	0
<i>Stenoplax limaciformis</i>	1	1.48	0.08
<i>Stenoplax magdalenensis</i>	2	1.68	0.05
<i>Stenoplax mariposa</i>	4	1.84	0.04
<i>Stenoplax rugulata</i>	30	1	0.14*
<i>Stenoplax sonorana</i>	4	1.67	0.29*
<i>Tonicia forbesi</i>	1	1.26	0.14*
<i>Tonicella venusta</i>	6	1.68	0

Importancia relativa de las variables

La contribución de las variables está representada a través de un *heatmap* por cada nivel taxonómico, en los cuales a mayor intensidad en la escala de color (Máx.), mayor es la contribución de la variable. Por el contrario, a menor intensidad (Mín.), menor es la contribución de la variable (Fig. 4, 5 y 6).

Especie

A nivel de especie, la representatividad varió entre 16 (temperatura) y 70 (velocidad de las corrientes), es decir, que la variable menos utilizada para la construcción de los modelos finales fue la temperatura, y la más utilizada fue la velocidad de las corrientes. La variable

de mayor contribución fue la concentración de silicatos (Media= 14.362, DE= 19.546) en la especie *Lepidozonia scrobiculata* (Middendorff, 1847), mientras que la que tuvo menor contribución fue la calcita (Media= 3.039, DE= 5.757) en *Lepidozonia stohleri* A. J. Ferreira, 1985 (Fig. 6). Los valores de los *breaks* obtenidos de los umbrales de Jenks fueron 1.493313, 13.195379 y 32.691600, a partir de éstos se obtuvo que los fosfatos, el oxígeno, la clorofila, la temperatura y el hierro fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 4).

Cuadro 4. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de especie. n= Número de veces que cierta variable fue utilizada para la construcción de modelos finales, Max= Máximo, Min= Mínimo, Media= Media, Mediana= Mediana, DE= Desviación estándar, IR= Importancia relativa, A= Variables con alta importancia relativa, B= Variables con baja importancia relativa.

Variable	n	Max	Min	Media	Mediana	DE	IR
Cal	68	40.543	0.031	3.039	1.493	5.757	B
Chlor	35	92.192	0.229	27.354	17.812	27.577	A
CVel	70	77.712	0.084	13.285	7.440	15.647	B
DOxy	25	41.098	0.141	16.458	16.007	10.676	A
Iron	51	76.078	0.301	31.964	32.692	23.842	A
Nitra	25	86.176	0.989	20.427	10.538	21.972	B
Phos	44	95.157	0.641	21.600	13.195	22.039	A
Sal	37	40.115	0.066	9.7642	5.601	9.343	B
Sil	41	95.291	0.217	14.361	5.881	19.545	B
Temp	16	71.953	2.928	25.076	18.683	19.843	A

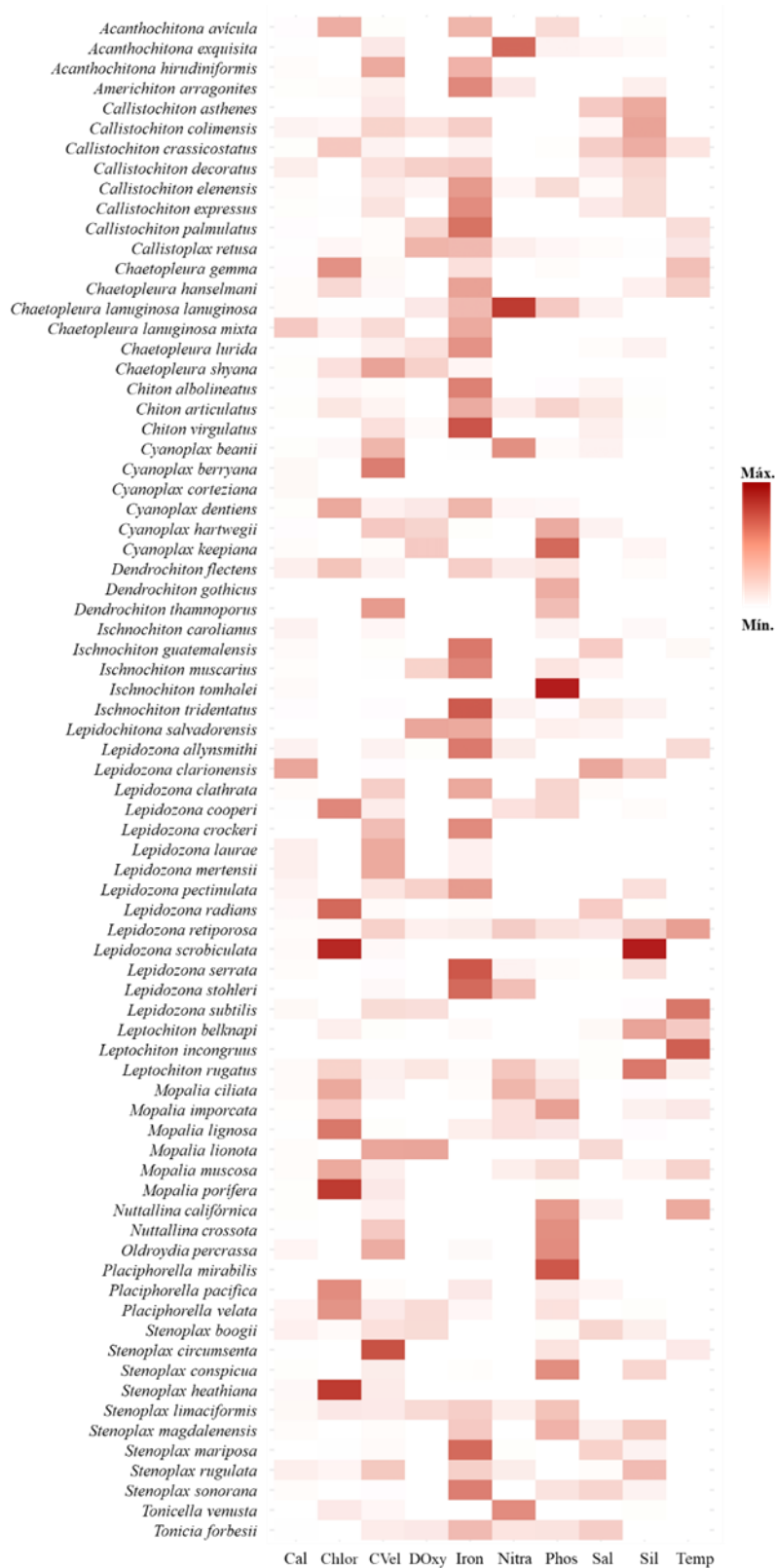


Figura 6. Importancia relativa de las variables por especie. Máx.= variable de mayor contribución, Mín.= variable de menor contribución.

Género

A nivel de género, la variable de mayor contribución fue el hierro (Media= 23.037, DE= 19.812) y la de menor contribución fue la calcita (Media= 1.188, DE= 1.003). La clorofila tuvo mayor contribución en los géneros *Mopalia* y *Placiphorella*, mientras que en los géneros *Callistoplax* y *Leptochitona* la variable de mayor contribución fue el oxígeno, para los géneros *Acanthochitona*, *Americhiton*, *Callistochiton*, *Chaetopleura*, *Chiton*, *Ischnochiton* y *Tonicia* fue el hierro, para *Tonicella* fueron los nitratos, para *Nuttallina* y *Oldroydia* los fosfatos, y para *Leptochiton* los silicatos (Fig. 7). En este caso, los valores de los *breaks* obtenidos de los umbrales de Jenks fueron 1.13095, 10.57770 y 19.75143; de acuerdo con esos valores, los nitratos, el hierro y la temperatura fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de género. Max= Máximo, Min= Mínimo, Media= Media, Mediana= Mediana, DE= Desviación estándar, IR= Importancia relativa, A= Variables con alta importancia relativa, B= Variables con baja importancia relativa.

Variable	Max	Min	Media	Mediana	DE	IR
Cal	3.868	0.067	1.187	1.131	1.003	B
Chlor	49.179	0.229	13.653	7.557	17.890	B
CVel	37.877	0.539	8.242	6.864	8.510	B
DOxy	40.651	1.295	15.671	7.577	17.194	B
Iron	57.595	0.151	23.037	17.512	19.812	A
Nitra	52.616	7.290	18.190	10.538	19.340	A
Phos	52.655	0.765	15.252	9.404	16.675	B
Sal	22.478	1.161	5.476	2.832	6.660	B
Sil	41.288	0.264	8.017	1.219	13.426	B
Temp	23.917	11.418	18.362	19.751	6.364	A

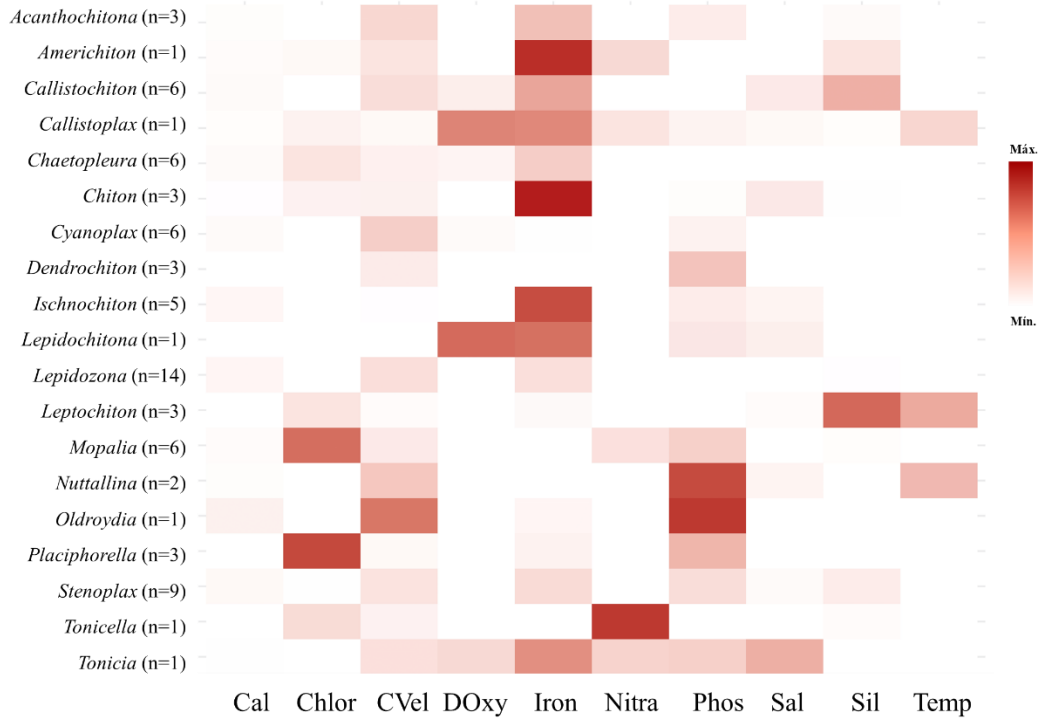


Figura 7. Importancia relativa de las variables por género. n= número de especies que se modelaron por género, Máx.= variable de mayor contribución, Mín.= variable de menor contribución.

Familia

En cuanto al nivel taxonómico de familia, la variable de mayor contribución fue el hierro (Media= 20.906, DE= 15.508) y la de menor contribución fue la salinidad (Media= 3.228, DE= 3.447). La clorofila tuvo mayor contribución en la familia Mopaliidae, mientras que el oxígeno tuvo mayor contribución en Lepidochitonidae; en las familias Acanthochitonidae, Callistoplacidae, Chaetopleuridae y Chitonidae la variable de mayor contribución fue el hierro, para la familia Tonicelidae fueron los fosfatos y para Leptochitonidae los silicatos (Fig. 8). Los valores de los *breaks* obtenidos de los umbrales de Jenks para este nivel taxonómico fueron 0.861325, 5.436725 y 13.584238; a partir de estos valores, el oxígeno, la temperatura y el hierro fueron clasificadas con alta importancia relativa (Cuadro 6).

Cuadro 6. Resumen del análisis de importancia relativa de variables a nivel de familia. Max= Máximo, Min= Mínimo, Media= Media, Mediana= Mediana, DE= Desviación estándar, IR= Importancia relativa, A= Variables con alta importancia relativa, B= Variables con baja importancia relativa.

Variable	Max	Min	Media	Mediana	DE	IR
Cal	2.067	0.241	0.969	0.893	0.554	B
Chlor	31.008	0.275	6.836	2.343	10.922	B
CVel	11.032	3.924	6.315	5.338	2.588	B
DOxy	16.338	1.093	7.076	5.437	6.830	A
Iron	47.952	1.859	20.906	13.584	15.508	A
Nitra	5.269	2.664	3.594	2.849	1.453	B
Phos	26.415	0.381	8.913	4.878	9.314	B
Sal	9.335	0.000	3.228	1.995	3.447	B
Sil	20.644	0.225	6.262	0.861	9.584	B
Temp	16.111	8.842	12.476	12.476	5.140	A

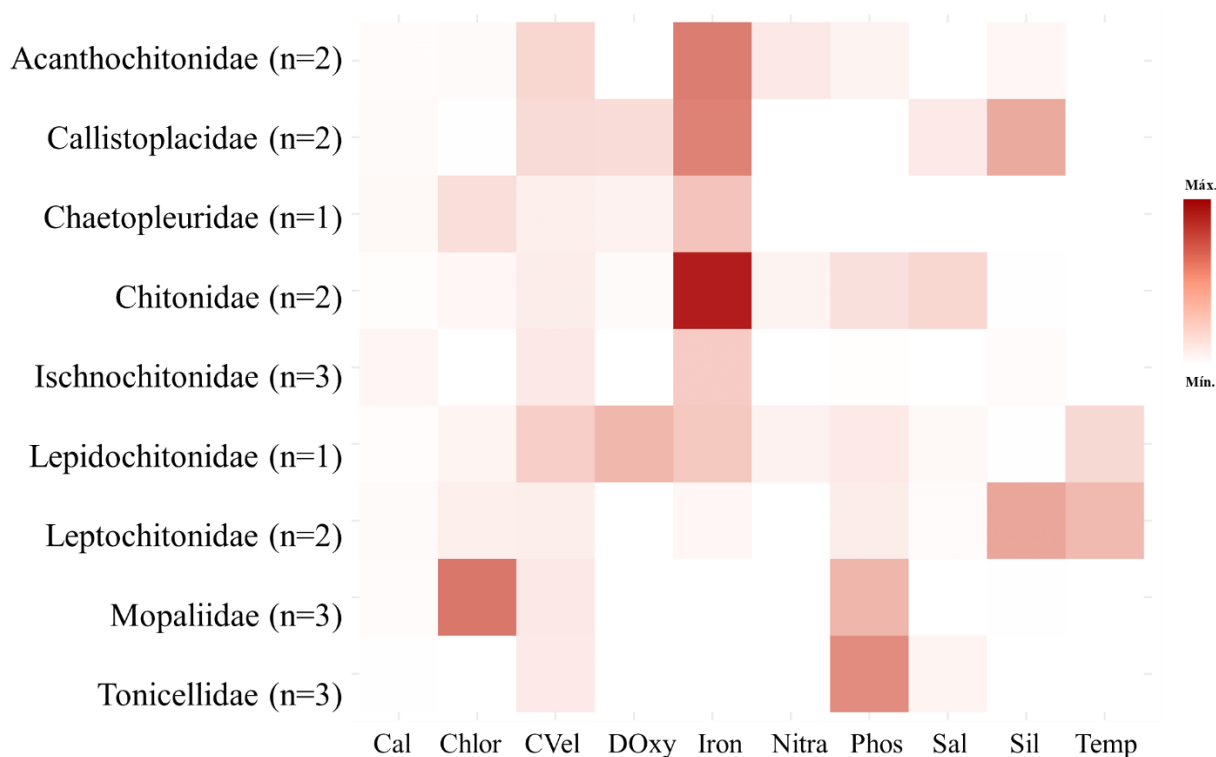


Figura 8. Importancia relativa de las variables por familia. n= número de géneros que se modelaron por familia, Máx.= variable de mayor contribución, Mín.= variable de menor contribución.

Los valores crudos y por especie del porcentaje de contribución y de la permutación de la importancia se encuentran en los Anexos 2 y 3, respectivamente. Mientras que las gráficas de los umbrales naturales de Jenks, que muestran los valores de los breaks por cada nivel taxonómico, se encuentran en el anexo 4.

Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal

Con respecto a los mapas de idoneidad ambiental, se obtuvieron 84 mapas de 76 especies, ya que para algunas de ellas se realizaron los modelos con las variables superficiales, así como con las variables del mar profundo y, en esos casos, se obtuvieron dos mapas por especie. A partir de estos, se obtuvieron 84 mapas binarios (Fig. 9), los cuales se sumaron para obtener el mapa final de riqueza (Fig. 10). La riqueza varió a lo largo del PM en un intervalo de 4 a 50 especies, es decir, que el menor número de especies fue de 4 ubicado a 13° de latitud, mientras que a 28° de latitud se encontró el máximo de riqueza con 50 especies. También se puede observar en el mapa que el intervalo de menor número de especies (de 0 a 10) se encuentra lejos de la costa, mientras que el intervalo de mayor número de especies se ubica mucho más cerca de la costa. Por lo tanto, se identificó que la zona de mayor riqueza se localiza en el norte del PM, sobre todo en la costa del golfo de California y en la costa occidental de Baja California, lo cual coincide con las zonas de mayor idoneidad ambiental.

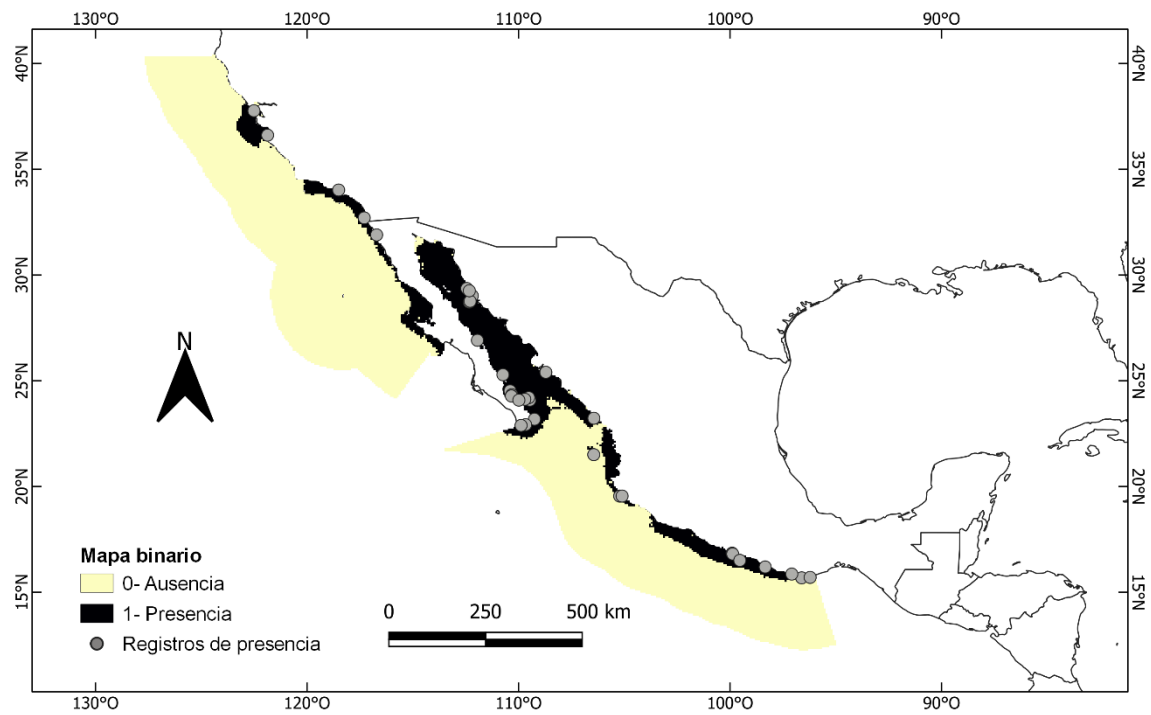


Figura 9. Mapa binario de la especie *Lepidozonia serrata*.

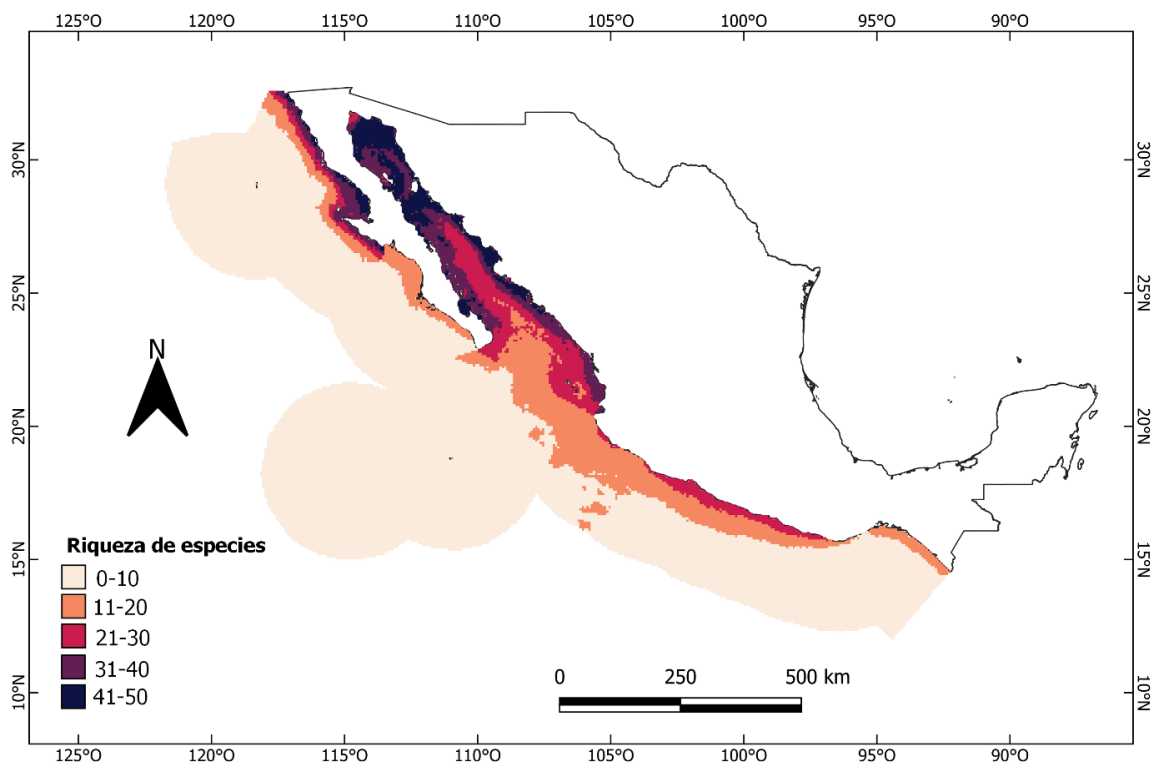


Figura 10. Mapa final de riqueza de los quitones del PM.

En cuanto a la correlación de Spearman, se obtuvo que la riqueza de las especies de quitones del PM está correlacionada positivamente con la latitud. Todos los valores del coeficiente de correlación (ρ) fueron positivos: el valor más alto fue el del promedio de riqueza ($\rho=0.93$), seguido de la desviación estándar ($\rho=0.89$), mientras que el valor más bajo fue la mediana ($\rho=0.62$). Los valores de la riqueza máxima ($\rho=0.85$) y mínima ($\rho=0.89$) fueron relativamente similares, es decir, que la riqueza aumentó hacia los polos, encontrando 44 especies como riqueza máxima a 32° de latitud, y disminuyó hacia el Ecuador, con una riqueza máxima de 5 especies a 12° de latitud. Sin embargo, el mayor número de especies (50), se encontró en los 28° de latitud (Cuadro 7). Gráficamente también se observa una tendencia de correlación positiva (Fig. 11), a pesar de que los puntos en algunos casos se encuentran más dispersos que otros, por ejemplo, en la riqueza máxima, mínima y la mediana.

Cuadro 7. Valores obtenidos de la correlación de Spearman por cada grado de latitud del PM. Latitud= Grado de latitud, Max= Riqueza máxima, Min= Riqueza mínima, Media= Promedio de riqueza, Mediana= Mediana de riqueza, DE= Desviación estándar, ρ = Coeficiente de correlación de Spearman.

Latitud	Max	Min	Media	Mediana	DE
12	5	0	1.486175	1	0.616211
13	4	0	1.836773	2	0.9813273
14	13	0	3.226277	3	1.942028
15	26	0	5.386421	5	4.965699
16	28	0	5.636956	0	7.139837
17	29	0	5.298614	1	7.087588
18	27	0	4.520992	1	5.565538
19	26	0	4.152973	1	5.675262
20	41	0	5.152712	1	7.094035
21	40	0	9.704146	8	9.621619
22	39	1	11.84387	10	9.271545
23	41	1	12.28042	7	11.16864
24	49	1	14.95061	7	14.73258
25	47	1	12.18332	4	13.67296

26	47	2	12.24715	4	13.57331
27	48	2	13.30293	4	15.09347
28	50	1	14.53392	4	15.09347
29	47	1	12.92342	4	16.80198
30	46	1	15.82552	4	15.1415
31	45	3	24.22251	22	17.39928
32	44	13	26.2125	24	9.06753
rho=	0.8451545	0.8872154	0.9298701	0.6178308	0.8892498

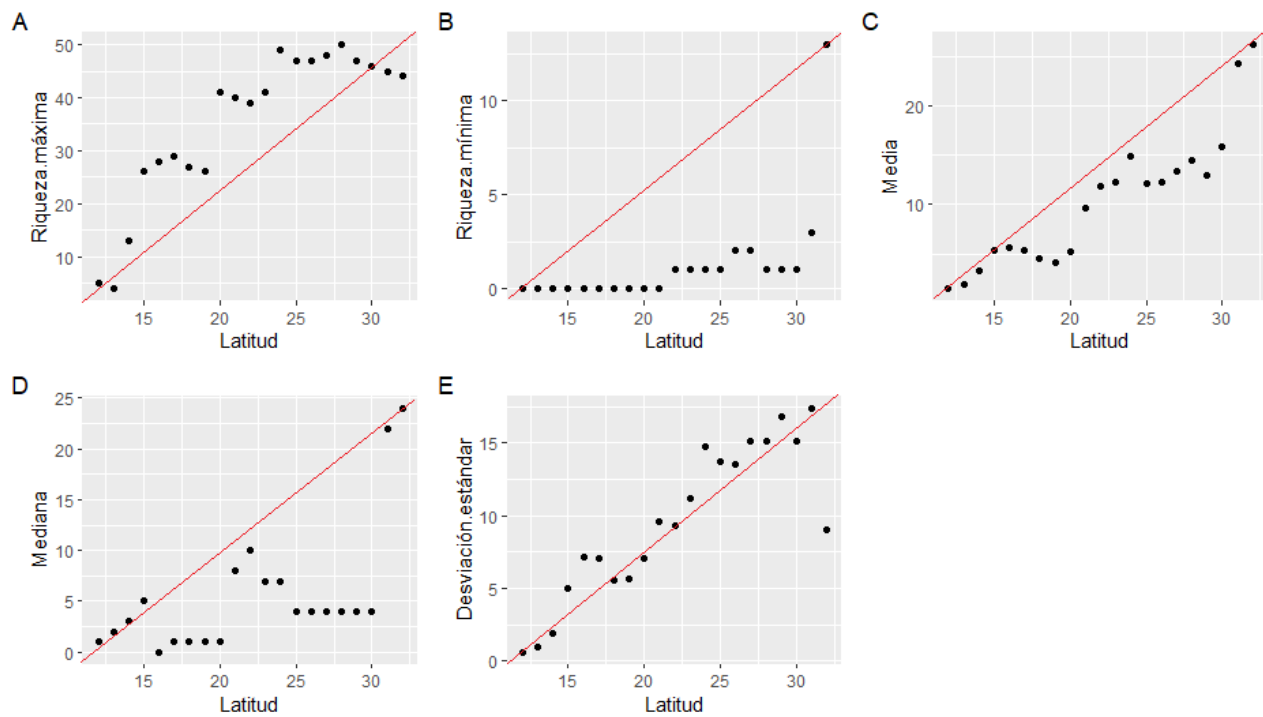


Figura 11. Correlación de Spearman entre la latitud y A. la riqueza máxima, B. la riqueza mínima, C. la media, D. la mediana y E. la desviación estándar.

DISCUSIÓN

Base de datos

La base de datos generada de las especies de quitones registradas en el PM y utilizada en este trabajo, demuestra la importancia de las herramientas relacionadas con la informática de la biodiversidad aumentando la disponibilidad de los datos y la información para su recopilación y análisis posteriores, a partir de la integración de los datos primarios (registros de colectas) en bases de datos estandarizadas (Rodríguez *et al.*, 2017) y que ha sido un reto en los últimos 25 años (Jiménez *et al.*, 2019). La base de datos resultado de este trabajo es valiosa, la búsqueda de las especies que se distribuyen en el PM estuvo basada en el listado taxonómico de Reyes-Gómez (2016). Sin embargo, la plataforma WoRMS fue indispensable para confirmar la taxonomía y nomenclatura actualizada de las especies, ya que algunos de los nombres han cambiado. Además, no se consideraron aquellas especies que generaban cierta incertidumbre en la denominación del nombre preciso en los repositorios de búsqueda (*Callistochiton sp.* y *Lepidochitona sp.*) por ser nuevas especies, a pesar de ser descritas por la misma autora.

Para este trabajo específicamente, el repositorio que sirvió como guía para la construcción de la base de datos fue el de GBIF, seguido del Portal de Datos Abiertos, UNAM. GBIF tiende a tener errores en la clasificación taxonómica de las especies o no cuenta con los datos completos. Este fue uno de los problemas al momento de recopilar y depurar la base de datos, mucha de la información que se encuentra disponible para quitones está incompleta o es inexistente. Para algunas especies, como *Deshayesiella spicata* que solo tiene un registro, y por tal motivo, fue imposible continuar con los análisis posteriores debido

a esta problemática. De tal forma que es necesario seguir promoviendo el uso y mejoramiento de los sistemas de información biológica.

Esto coincide con el estudio reciente de Marcer y colaboradores (2022), quienes analizaron los registros de ocurrencia de algunas especies obtenidos de GBIF, para identificar la incertidumbre asociada a la disponibilidad de los datos espaciales a través de la geografía, la resolución espacial y la taxonomía. Concluyeron que la disponibilidad y la calidad de los datos difieren entre distintas regiones del mundo: en México, el 76.6 % de los registros que se encuentran en el portal están georreferenciados, y el 7.1 % son registros con incertidumbre. Esto depende, en parte, del esfuerzo de muestreo que se realiza para cada especie o grupo taxonómico, pero sobre todo del repositorio donde se encuentren alojados los datos.

Para complementar la información, fueron de mucha utilidad los registros contenidos en colecciones y en la literatura científica, los cuales proporcionaron una gran cantidad de información de la distribución completa para las especies de quitones que se localizan en el PM, lo cual coincide con otros estudios en los que se resalta la importancia de las colecciones científicas por ser un acervo de información primaria para generar el conocimiento de la riqueza biológica y su distribución geográfica (Escalante *et al.*, 2000, Sánchez-Cordero *et al.*, 2001, Navarro *et al.*, 2003, Swing *et al.*, 2014, Trujillo-Trujillo *et al.*, 2014, Rodríguez *et al.*, 2017). No obstante, durante la construcción de la base de datos se observó un desbalance entre la distribución de la diversidad biológica y el almacenamiento de información derivada de ésta. Por un lado, la mayor riqueza de especies y presencia de taxones endémicos está en los trópicos, mientras que la información sobre biodiversidad se encuentra en el hemisferio norte, principalmente en Estados Unidos y Europa, como describen Navarro y colaboradores (2002).

La falta de georreferencias para algunos registros en todas las fuentes de información consultadas fue otra de las dificultades que se presentó en la elaboración de este apartado. En este caso, fue necesario el uso de SIG para georreferenciar los datos, debido a que la mayoría de los registros no presentaban datos de coordenadas geográficas pero sí contaban con información del lugar de avistamiento haciendo referencia a la localidad y, en algunos casos, también se contaba con otra información de utilidad, como la profundidad a la que se encontraba el individuo o la distancia a la costa, tal información fue contrastada con los registros que sí estaban georreferenciados de la literatura.

A pesar de las limitaciones que se encontraron para la construcción de la base de datos, se realizó un gran esfuerzo por contar con la información suficiente para cada una de las especies, con el objetivo de obtener información confiable que pueda ser utilizada en este y otros estudios. Es importante estar familiarizado con la distribución de las especies en cuestión para poder establecer los criterios adecuados de selección de la información que será utilizada en análisis posteriores.

Modelado de nicho ecológico

El presente trabajo es el primero en determinar la idoneidad ambiental de los quitones del PM a través de los MNE. Los modelos obtenidos presentaron un desempeño alto de acuerdo con los resultados de las evaluaciones (los valores de la mediana del cociente de AUC mayor a 1 y los valores finales de la tasa de omisión menores a 0.10), a pesar de que la mayoría de las especies tenían un número pequeño de registros de presencia (mínimo de cinco registros). La selección de los mejores predictores y parámetros en MaxEnt permitió construir modelos fiables, y los resultados concuerdan con otros estudios mostrando que el uso de entornos

específicos para las especies aumenta la robustez de los modelos (Shcheglovitova & Anderson, 2013; Radosavljevic & Anderson, 2014; Marcela-Jiménez *et al.*, 2021).

Los MNE han sido aplicados para responder a una gran variedad de preguntas biológicas (Mota-Vargas *et al.*, 2019). En este caso, fueron útiles para la descripción de la distribución geográfica de las especies de quitones del PM, así como para el reconocimiento de patrones de diversidad. Sin embargo, es importante considerar que esta herramienta es sólo una aproximación a esa información y depende de la interpretación biológica, así como de la calidad de los datos biológicos, que generalmente son pocos, debido a que existen demasiadas zonas en el PM que han sido poco o nada muestreadas. Por ejemplo, el sur en comparación al norte es una zona con menor número de registros y de estudios relacionados con la riqueza y diversidad de quitones, puesto que el golfo de California y la costa occidental de la península de Baja California han sido las zonas que mayor esfuerzo de muestreo, tanto oceanográfico como biológico (Zamorano *et al.*, 2007). Por tal motivo, la depuración de la base de datos a través de la paquetería *GridSample* de R, fue un paso fundamental antes de iniciar con el proceso del modelado.

En cuanto al incremento de la potencia de las computadoras y el mejoramiento de los algoritmos, la paquetería *kuenm* permite calibraciones detalladas de los modelos, contribuyendo en la selección del mejor rendimiento entre conjuntos complejos y numerosos de parámetros, basado en la importancia, la capacidad predictiva y el nivel de complejidad. A diferencia de otros paquetes similares, este ofrece un proceso más riguroso en la evaluación del modelo, que incluye ROC, pero con una métrica más robusta que la ROC tradicional, y automatiza la selección del mejor modelo. Además, permite a los usuarios probar distintos conjuntos de variables ambientales, que se pueden utilizar para probar hipótesis de contribución de las variables, como en el presente trabajo, o para probar entre distintas áreas

de calibración. Asimismo, automatiza procesos en el MNE que no han sido automatizados antes, por ejemplo, la creación del modelo final usando múltiples opciones de extrapolación y transfiriendo modelos a varios escenarios en el momento. Por lo que, el uso de esta paquetería fue una buena opción para crear los modelos y obtener resultados robustos, reduciendo la incertidumbre de los datos de entrada en la medida de lo posible (Cobos *et al.*, 2019).

La distribución modelada para las especies *Americhiton arragonites* (P. P. Carpenter, 1857), *Callistochiton elenensis* (G. B. Sowerby I, 1832), *C. retusa*, *C. lurida*, *C. hanselmani*, *Chiton albolineatus* Broderip & G. B. Sowerby I, 1829, *C. articulatus*, *Ischnochiton muscarius* Reeve, 1847, *Lepidochitona salvadorensis* García-Ríos, 2006, *Stenoplax limaciformis* (G. B. Sowerby I, 1832) y *Tonicia forbesii* Carpenter, 1857 coincidieron con la distribución reportada en el estudio de Reyes-Gómez y colaboradores (2022). Asimismo, en ese estudio destacan las especies *C. albolineatus*, *C. articulatus* e *I. muscarius* debido a que se reportan como especies endémicas de la subprovincia mexicana del PM, distribuyéndose desde Mazatlán hasta Oaxaca, con una abundancia de 27 %, 29 % y menos del 2 % respectivamente, en las zonas de muestreo ubicadas en el estado de Guerrero, describiendo que se observaron quitones adultos de la especie *C. articulatus* sobre bloques de roca expuestos, entre grietas y en pozas de marea, mientras que los quitones más pequeños se observaron en el estrato submareal somero (5 m), sobre pequeñas rocas y enterrados en la arena. Este tipo de estudios realizados en campo brindan un análisis más profundo de las características ambientales que determinan la distribución de las especies, complementando la modelación de la distribución geográfica, sin embargo, no fue posible obtener información de este tipo para todas las especies de poliplacóforos consideradas en este estudio.

Por ejemplo, para las especies *L. guadalupensis* y *C. leei*, categorizadas como especies endémicas de la isla Guadalupe en Baja California por Reyes-Gómez (2004), Bedolla-Guzmán (2011) y Ortiz-Sartorius (2022) no existe más información. En general, existe una carencia de estudios sobre la biodiversidad, particularmente de la vida marina, para la Isla Guadalupe, debido a la dificultad de acceso a la isla (López-Fuerte *et al.*, 2015). No obstante, en el análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja California, México realizado por Bedolla-Guzmán (2011) se hace mención de la importancia del estudio de los invertebrados marinos en los ecosistemas insulares dado que presentan una línea de costa principalmente rocosa, además son de crucial importancia para la diversidad global ya que contienen especies endémicas y son áreas primordiales de crianza para diversas especies marinas (Whittaker, 1998; Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Como es el caso de la isla Guadalupe, que está influenciada por la corriente de California y se caracteriza por presentar baja temperatura y salinidad (Simpson, 1987). Y es la única que presenta endemismos de poliplacóforos en comparación con el resto de las islas que se localizan en el golfo de California.

Por otro lado, el golfo de California es reconocido como uno de los cinco mares más productivos y biológicamente diversos del mundo, con un alto número de endemismos en varios grupos taxonómicos (Tovar-Hernández *et al.*, 2014). En cuanto a macroinvertebrados, contiene cerca de 5 000 especies endémicas (Brusca & Hendrickx, 2010). Sin embargo, no hay datos específicos para los quitones que se distribuyen en esa zona.

Finalmente, las zonas anteriormente mencionadas coinciden con las zonas de mayor idoneidad ambiental para los poliplacóforos del PM obtenidas del modelado de nicho ecológico. Las cuales presentan una característica en común, la presencia del sustrato rocoso, que es una de las condiciones más importantes para el establecimiento de los quitones

(Eernisse & Reynolds, 1994). Con base en distintas regionalizaciones que se han propuesto a lo largo del tiempo (Spalding *et al.*, 2007; Lara-Lara *et al.*, 2008; Wilkinson *et al.*, 2009; de la Lanza-Espino *et al.*, 2013), las zonas descritas con mayor presencia de sustrato rocoso son: la costa occidental y la costa oriental de la península de California, así como la región del alto golfo de California. En este sentido, estas zonas se caracterizan por presentar otras características como baja temperatura en la superficie del mar, así como alta salinidad (Wilkinson *et al.*, 2009), las cuales también favorecen el establecimiento de estos organismos sobre todo durante su desarrollo larvario.

Importancia relativa de las variables

El hierro fue la variable de mayor contribución para los tres niveles taxonómicos (especie, género y familia), sin embargo, en cuanto a las variables determinadas con alta importancia, la temperatura fue la más importante en términos generales, seguida del oxígeno molecular disuelto y el hierro, lo cual coincide con los siguientes trabajos previos desarrollados: Belanger y colaboradores (2012) identificaron a la temperatura media de la superficie del mar como el predictor ambiental individual más importante de la estructura biogeográfica de los bivalvos; Bradie y Leung (2016) encontraron que la temperatura y, en menor medida, la batimetría y salinidad fueron las variables de mayor contribución en los modelos de distribución de especies marinas incluyendo moluscos, equinodermos, cnidarios, artrópodos y anélidos. Bosch y colaboradores (2018) observaron que la temperatura fue la variable más importante para explicar la distribución de múltiples taxones marinos. En los poliplacóforos, la temperatura juega un papel importante en el desarrollo, se ha observado que tiene un efecto inverso sobre los tiempos de desarrollo larval (Zimmerman & Pechenik, 1991) y sobre la

supervivencia de la larva, puesto que desarrolla una larva trocófora lecitotrófica (Yearsley & Sigwart, 2011), que se caracteriza por encontrarse en mares de bajas temperaturas y profundos, con capacidad de dispersión corta (Gutierrez-Aguirre, 2007), influyendo directamente en su distribución. A su vez, la temperatura determina parcialmente la concentración de gases disueltos en el mar, incluyendo el oxígeno y el dióxido de carbono, que también influyen en la distribución de las especies marinas (Alvarado & Aguilar, 2009), a mayor temperatura menor cantidad de oxígeno disuelto en el agua. Se han estudiado las respuestas fisiológicas de algunos invertebrados marinos ante los efectos combinados de temperatura y oxígeno molecular disuelto (Puente-Carreón, 2009; Calderón-Liévanos, 2015; García-Parra *et al.*, 2017) reconociendo a este último como la variable ambiental más limitante en las especies marinas, sin embargo, se desconocen los límites de tolerancia específicos de los quitones ante estas variables ambientales, por lo que es necesario realizar estudios de este tipo para complementar la información que se presenta en este trabajo.

Por otro lado, el hierro es tóxico en altas concentraciones (a partir de 20 mg/kg), pero en los océanos, la escasez de hierro disuelto tiende a ser un problema mayor. Marchetti y Maldonado (2016) reconocieron ampliamente que las bajas concentraciones de hierro disuelto desempeñan un papel en la limitación del crecimiento del fitoplancton marino, sobre todo en las regiones con alto contenido de nitratos y clorofila, que constituyen una cuarta parte de la superficie del océano abierto (Sarmiento & Gruber, 2006). En estas regiones, el nitrato persiste en concentraciones relativamente altas en la superficie del océano durante todo el año sin causar fuertes fluctuaciones del fitoplancton (Moore *et al.*, 2013), contrario a lo que sucede en las regiones costeras adyacentes, en las que las altas concentraciones de nitrato conducirían rápida absorción por el fitoplancton rico en clorofila. Existen pocos estudios que consideran que organismos multicelulares podrían afectar el ciclo del hierro, no

obstante, todos esos estudios se centran en el papel de los animales en la modificación de la limitación de hierro del fitoplancton, más que en el impacto de la disponibilidad de hierro en los propios animales (Galbraith *et al.*, 2019). Para los quitones específicamente, el hierro forma parte de la rádula, Shaw (2007) realizó un estudio experimental en el cual somete a quitones de la especie *Acanthopleura hirtosa* (Verco, 1906) recién extraídos del estrato intermareal a una dieta baja en hierro durante tres meses, los resultados mostraron que la rádula de los quitones con dieta baja en hierro tenía pocos dientes biomineralizados y sin la dureza típica encontrada en el grupo control, por lo que la importancia de esta variable es vital en la anatomía de estos organismos y en su alimentación, ya que si la rádula no está biomineralizada los dientes no pueden llevar a cabo su función, haciendo la ingesta de alimento muy difícil o casi nula, provocando que el estado funcional del organismo comience a decaer (Steneck & Watling, 1982).

Debido a que este trabajo es el primero en estimar de manera cuantitativa la importancia de las variables para todo el grupo de quitones y a diferentes niveles taxonómicos, no se pueden comparar nuestros resultados de importancia con trabajos previos para el grupo. Finalmente, debido a la falta de información ecológica, resulta complicado interpretar los resultados obtenidos, especialmente a nivel de especie.

Patrones de riqueza con respecto a un gradiente latitudinal

Los patrones de riqueza de los quitones del PM sugieren por primera vez un gradiente latitudinal inverso, los cuales concuerdan con el estudio de Navarrete y colaboradores (2020), en el que se describe que la riqueza de los quitones en el Pacífico sureste aumenta hacia los polos y disminuye hacia los trópicos, pero contrario a lo que sugiere el patrón

general de gradiente latitudinal, donde las zonas de riqueza alta se encuentran cercanas al ecuador, es decir, a latitudes bajas (Morales-Castilla & García-Valdés, 2014). Sin embargo, es importante mencionar que en la propuesta de Navarrete y colaboradores (2020) se describen dos resultados de riqueza, dependiendo del sitio de donde se obtuvieron los registros de las especies, reconociendo que el patrón de riqueza pudiera estar asociado al esfuerzo de muestreo ya que, por un lado, los registros basados en la bibliografía sugieren un gradiente en aumento hacia latitudes mayores, y por otro, los registros obtenidos de colecciones científicas exhibieron un patrón en forma de campana alcanzando su máximo de riqueza a latitudes medias; en este estudio resultó algo similar puesto que, a pesar de que la correlación de Spearman fue positiva, en algunos parámetros no fue constante, es decir, que mientras la riqueza máxima de especies aumentaba constantemente hacia latitudes mayores, la mediana fue inconsistente, arrojando valores sin secuencia alguna, aunque el mayor número de especies se encontró en los grados de latitud más altos en todos los parámetros. Por este motivo, se considera importante extender la escala geográfica tanto al norte como al sur del PM para cuantificar la riqueza por grado de latitud, con el objetivo de obtener resultados más precisos, no obstante, los resultados de este estudio resaltan la importancia de describir los patrones y procesos que afectan los gradientes latitudinales en la riqueza de las especies.

Otros estudios han demostrado que la típica disminución de la riqueza de especies hacia latitudes altas observada en la mayoría de los grupos taxonómicos (Roy *et al.*, 1998, 2000; Macpherson, 2002; Hillerbrand, 2004) presenta varias excepciones entre los organismos marinos bentónicos (Myers, 1996; Clark & Crame, 1997; Valdovinos *et al.*, 2003). Los factores causales propuestos para explicar los patrones latitudinales inversos de la riqueza en estos grupos taxonómicos difieren entre regiones, lo que complica aún más el

problema de identificar los procesos generales que subyacen a estos patrones (Blackburn & Gaston, 2003). Sin embargo, se ha demostrado que el modo de desarrollo larvario es un atributo crítico de la historia de vida de las especies marinas con consecuencias ecológicas, biogeográficas y evolutivas, debido a que afecta la dinámica de la población, el potencial en las tasas de dispersión, la especiación y extinción, así como el tamaño del rango de distribución (Fernández *et al.*, 2009). Por lo tanto, los gradientes latitudinales de riqueza de especies de invertebrados marinos están ligados a los patrones de diversidad del modo de desarrollo larvario, que a su vez es clave para explicar su distribución.

Los invertebrados marinos muestran una enorme diversidad de modos de desarrollo larvario, que de acuerdo con su estrategia de alimentación se pueden clasificar en términos generales en: larva alimentaria (planctotrófica) o no alimentaria (lecitotrófica) (Poulin *et al.*, 2001). Los quitones presentan un desarrollo larvario que involucra atravesar un estadio de larva trocófora lecitotrófica en un intervalo de algunas horas a pocos días (Yearsley & Sigwart, 2011), estas larvas son independientes del alimento en el plancton porque tienen sus propias reservas y son abundantes en latitudes altas (Ockelmann, 1965; Pearse, 1994; Pappalardo, 2013), sin embargo, la temperatura también podría afectarlas negativamente a través del aumento de la duración larval; por un lado, el agua con bajas temperaturas disminuye la tasa de desarrollo de las especies planctotróficas de zooplancton (Gillooly *et al.*, 2002), lo que a su vez aumenta el tiempo de residencia de las larvas en el plancton (O'Connor *et al.*, 2007), mientras que su efecto en las especies con desarrollo directo o larvas lecitotróficas, como en el caso de los poliplacóforos, puede ser positivo debido a que favorece la concentración del oxígeno, y es reconocido que el oxígeno disuelto es un factor limitante que afecta la capacidad reproductiva (Brante *et al.*, 2003), además se ha descrito que puede ser una barrera para la dispersión de especies que no toleren condiciones de hipoxia. Por lo

que los resultados del presente trabajo coinciden con los de Fernández y colaboradores (2009), donde se concluye que la temperatura de la superficie del mar es un factor determinante detrás de los gradientes de diversidad, pero con efectos opuestos sobre diferentes grupos. En los poliplacóforos del PM los patrones de distribución se ven influenciados por los mecanismos de dispersión que adopta el grupo, en este caso, la capacidad de dispersión durante el período larval, en el que algunas macroalgas laminares, también llamadas *kelps*, constituyen uno de los medios de dispersión para los quitones, ya que son conjuntamente transportados por las corrientes oceánicas cuando se desplazan a la deriva (Fraser *et al.*, 2011).

En este sentido, las características ecológicas planteadas para las ecorregiones del PM propuestas por Wilkinson y colaboradores (2009) describen que las zonas de mayor idoneidad ambiental identificadas en este trabajo coinciden con las zonas donde confluyen corrientes de agua fría y templada con las corrientes de aguas cálidas. Por ejemplo, en la ecorregión denominada Pacífico sudcaliforniano, confluye la corriente de California con la corriente Ecuatorial, lo que provoca una alta diversidad biológica. En el caso de los quitones, podría generar un beneficio para el transporte de las larvas que, a diferencia del trabajo de Kelly y Eernisse (2007) en el que sugieren que la temperatura a latitudes menores contribuye a una mayor duración de las larvas entre especies lecitotróficas; el establecimiento de un mayor número de especies de poliplacóforos en esta zona podría estar relacionado con el constante movimiento de las aguas marinas que a su vez generan una mayor concentración de nutrientes inorgánicos, lo que contribuye al aumento de la diversidad de especies. Lo mismo sucede con la zona del golfo de California, la disipación de la energía mareomotriz es más fuerte en el Alto Golfo y alrededor de las grandes islas. La amplitud de la marea, que en la porción septentrional del golfo puede alcanzar hasta siete metros, y las mareas mixtas

tienen el efecto neto de transportar agua fría y rica en nutrientes a la superficie donde se distribuyen los organismos de este grupo.

CONCLUSIONES

En esta tesis se identificó por primera vez la existencia de un gradiente latitudinal inverso en la riqueza de especies de quitones que se distribuyen en el PM, obteniendo mayor número de especies a latitudes cercanas a los polos y menor número de especies a latitudes cercanas al ecuador. Los mapas de idoneidad ambiental fueron fundamentales para determinar los patrones de riqueza de los quitones del PM ya que proporcionan información complementaria a la que nos sugieren los registros de presencia, pues además de obtener el número de especies por grado de latitud, se obtuvo una aproximación hacia las condiciones ambientales que permiten el establecimiento de las especies de quitones que se distribuyen en el PM. De esta manera, se identificó que las zonas de mayor idoneidad ambiental se localizan al norte del PM para la mayoría de las especies, determinando que la temperatura fue la variable de mayor importancia relativa en términos generales, seguida del hierro y el oxígeno molecular disuelto, sugiriendo que la temperatura es un factor determinante en su distribución debido al modo de desarrollo larvario que presenta el grupo. Aunque también el hierro es determinante debido a su importancia en el proceso de biomineralización que realizan los quitones para la conformación de la rádula.

Los patrones de riqueza y distribución resultan ser útiles para determinar áreas de conservación. En el caso particular de los poliplacóforos, éstos son un importante eslabón en las cadenas tróficas por ser consumidores primarios y el alimento de numerosas especies de peces. Sin embargo, es necesario complementar estos trabajos con otros de distintos enfoques (genético, ecológico, fisiológico, etc.) para el estudio de los invertebrados marinos, específicamente de moluscos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alarcón, E. (2014). Sistemática y distribución de los quitones (Mollusca: Polyplacophora) de México. (Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal).
- Alvarado, J. J., & Aguilar, J. F. (2009). Batimetría, salinidad, temperatura y oxígeno disuelto en aguas del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 57, 19-29.
- Álvarez-Cerrillo, L., Valentich-Scott, P., & Newman, W. (2017). A remarkable infestation of epibionts and endobionts of an edible chiton (Polyplacophora: Chitonidae) from the Mexican tropical Pacific. *The Nautilus*, 131(1), 87-96.
- Anadón, J. D., Graciá, E., Botella, F., Giménez, A., Fahd, S., & Fritz, U. (2015). Individualistic response to past climate changes: niche differentiation promotes diverging Quaternary range dynamics in the subspecies of *Testudo graeca*. *Ecography*, 38(9), 956-966.
- Anderson, R. P., & Gonzalez Jr, I. (2011). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: an implementation with Maxent. *Ecological Modelling*, 222(15), 2796-2811.
- Araujo, M. B., & A. Guisan. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33, 1677–1688.
- Assis, J., Zupan, M., Nicastro, K. R., Zardi, G. I., McQuaid, C. D., & Serrao, E. A. (2015). Oceanographic conditions limit the spread of a marine invader along southern African shores. *PLoS One*, 10(6).
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E. A., & De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 277-284.
- Becerra-López, J. L., Rosales-Serna, R., Ehsan, M., Becerra-López, J. S., Czaja, A., Estrada-Rodríguez, J. L., Romero-Méndez, U., Santana-Espinosa, S., Reyes-Rodríguez, C. M., Ríos-Saucedo, J. C., & Domínguez-Martínez, P. A. (2020). Climatic change and habitat availability for three sotol species in México: a vision towards their sustainable use. *Sustainability*, 12(8), 3455.
- Bedolla-Guzman, Y. R. (2011). Análisis de la distribución geográfica de los macroinvertebrados del intermareal rocoso de las islas del Pacífico del estado de Baja California, México. (Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, México).
- Belanger, C. L., Jablonski, D., Roy, K., Berke, S. K., Krug, A. Z., & Valentine, J. W. (2012). Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(35), 14046-14051.
- Bidegain, G., Bárcena, J. F., García, A., & Juanes, J. A. (2013). LARVAHS: predicting clam larval dispersal and recruitment using habitat suitability-based particle tracking model. *Ecological Modelling*, 268, 78-92.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J. C., Dransfield, J., Greve, M., & Balslev, H. (2010). Determinants of palm species distributions across Africa: the relative roles of climate,

non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography*, 33(2), 380-391.

- Blackburn, T. & Gaston, K.J. (2003). Macroecology and conservation biology. *Macroecology: Concepts and Consequences*. Blackwell Science, Oxford, 345-367.
- Bosch, S., Tyberghein, L., Deneudt, K., Hernandez, F., & De Clerck, O. (2018). In search of relevant predictors for marine species distribution modelling using the MarineSPEED benchmark dataset. *Diversity and Distributions*, 24(2), 144-157.
- Bradie, J., & Leung, B. (2016). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*, 44(6), 1344-1361.
- Brante, A., Fernández, M., Eckerle, L., Mark, F. & Pörtner, H. O. (2003). Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation. *Marine Ecology Progress Series*, 251, 221–232.
- Brooker, L. R., & Shaw, J. A. (2012). The chiton radula: a unique model for biomineralization studies. *Advanced topics in biomineralization*, 1, 65-84.
- Brusca, R. C., & Hendrickx, M. E. (2010). Invertebrate biodiversity and conservation in the Gulf of California. *The Gulf of California Biodiversity and Conservation*. Tucson: The University of Arizona Press and The Arizona-Sonora Desert Museum, 72-95.
- Buckley, L. B., & Jetz, W. (2010). Lizard community structure along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 358-365.
- Bullock, R. C. (1985). The *Stenoplax limaciformis* (Sowerly, 1832) species complex in the New World (Mollusca: polyplacophora: ischnochitonidae). *The Veliger*, 27(3), 291-307.
- Burnaford, J. L. (2004). Habitat modification and refuge from sublethal stress drive a marine plant-herbivore association. *Ecology* 85(10), 2837-2849.
- Calderón-Liévanos, S. (2015). Respuestas fisiológicas del abulón azul (*Haliotis fulgens*, Philippi 1845) por efecto combinado de hipoxia y estrés térmico. (Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C).
- Carranza, A., Defeo, O., & Arim, M. (2011). Taxonomic relatedness and spatial structure of a shelf benthic gastropod assemblage. *Diversity and Distributions*, 17(1), 25-34.
- Carter, R. (1988). Coastal Environments. Academic Press. London. 617 pp.
- Chaudhary, C., Saeedi, H., & Costello, M. J. (2016). Bimodality of latitudinal gradients in marine species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(9), 670-676.
- Chelazzi, G., Focardi, S., Deneubourg, J. L., & Innocenti, R. (1983). Competition for the home and aggressive behaviour in the chiton *Acanthopleura gemmata* (Blainville) (Mollusca: Polyplacophora). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14(1), 15-20.
- Clark, R. N. (1994). Review of the genus *Placiphorella* (Dall, 1879), ex Carpenter MS (Polyplacophora: Mopaliidae) with descriptions of two new species. *The Veliger*, 37(3), 290-311.
- Clark, A. & Crame, J. A. (1997). Species richness, latitude and time: patterns in the shallow sea. In: Marine Biospecies Richness (eds Ormond, R. F., Gage, J. D. & Angel, M. V.). Cambridge University Press, Cambridge, 122–147.

- Cobos, M. E., Peterson, A. T., Barve, N., & Osorio-Olvera, L. (2019). kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281.
- CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA. (2007). Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad marina de México: océanos, costas e islas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy-Programa México, Pronatura, A.C. México, D.F.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Villaseñor, J. L., & Ortiz, E. (2014). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(1), 189-199.
- Cuevas, E., Doussang, D., Cevitanes, A., & Quirici, V. (2020). Hemosporidios aviáres y gradientes latitudinales: oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América. *Ecosistemas*, 29(2), 1974-1974.
- de la Lanza Espino, G., Pérez, M. A. O., & Pérez, J. L. C. (2013). Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*, 2013(81), 33-50.
- Duchêne, D. A., & Cardillo, M. (2015). Phylogenetic patterns in the geographic distributions of birds support the tropical conservatism hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1261-1268.
- Eernisse, D. J. & Reynolds, P. D. (1994). Polyplacophora. In: Harrison, F. W. & Kohn, A. J. (eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates. Volume 5. Mollusca I*. Wiley-Liss, New York. 55-110.
- Elsäßer, B., Fariñas-Franco, J. M., Wilson, C. D., Kregting, L., & Roberts, D. (2013). Identifying optimal sites for natural recovery and restoration of impacted biogenic habitats in a special area of conservation using hydrodynamic and habitat suitability modelling. *Journal of Sea Research*, 77, 11-21.
- Escalante, T., Llorente, J., Espinosa, D., & Soberón, J. (2000). Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24(92), 325-341.
- Escobar-Briones, E. G., Gaytán-Caballero, A., & Legendre, P. (2008). Epibenthic megacrustaceans from the continental margin, slope and abyssal plain of the southwestern Gulf of Mexico: Factors responsible for variability in species composition and diversity. *Deep Sea Research Part II: topical studies in oceanography*, 55(24-26), 2667-2678.
- Espinosa, H. (2004). El pacífico mexicano. *Ciencias*, (076). 14-21.
- Estrada, Y. Q., Luna, R. A., & Escalante, T. (2012). Patrones de distribución de los mamíferos en la provincia Oaxaca-Tehuacanense, México. *Therya*, 3(1), 33-51.
- Feng, X., Park, D. S., Liang, Y., Pandey, R., & Papeş, M. (2019). Collinearity in ecological niche modeling: Confusions and challenges. *Ecology and Evolution*, 9(18), 10365-10376.
- Fernández, M., Astorga, A., Navarrete, S. A., Valdovinos, C., & Marquet, P. A. (2009). Deconstructing latitudinal species richness patterns in the ocean: does larval development hold the clue? *Ecology Letters*, 12(7), 601-611.

- Fitzgerald, W. J. (1975). Movement patterns and phototactic response of *Mopalia ciliata* and *Mopalia muscosa* in Marin County, California. *The Veliger* 18(1), 37-39.
- Flores-Garza, R., Galeana-Rebolledo, L., García-Ibáñez, S., Flores-Rodríguez, P., & Torreblanca-Ramírez, C. (2010). Diversidad y estructura de la comunidad de Polyplacophora en el mesolitoral rocoso, Acapulco, Guerrero, México. *Perspectiva en Malacología Mexicana. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa*, 141-152.
- Flores-Garza, R., Galeana-Rebolledo, L., & Torreblanca-Ramírez, C. (2012). Polyplacophora species richness, composition and distribution of its community associated with the intertidal rocky substrate in the marine priority region No. 32 in Guerrero, Mexico. *Open Journal of Ecology*, 2(04), 192-201.
- Flores-Rodríguez, P., Flores-Garza, R., García-Ibáñez, S., & Valdés-González, A. (2007). Variación en la diversidad malacológica del mesolitoral rocoso en Playa Troncones, La Unión, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 33-40.
- Fly, E. K., Hilbish, T. J., Wetthey, D. S., & Rognstad, R. L. (2015). Physiology and biogeography: the response of European mussels (*Mytilus spp.*) to climate change. *American Malacological Bulletin*, 33(1), 136-149.
- Fordham, D. A., Brook, B. W., Caley, M. J., Bradshaw, C. J. A., & Mellin, C. (2013). Conservation management and sustainable harvest quotas are sensitive to choice of climate modelling approach for two marine gastropods. *Diversity and Distributions*, 19(10), 1299-1312.
- Fraser, C. I., Nikula, R., & Waters, J. M. (2011). Oceanic rafting by a coastal community. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 649-655.
- Galbraith, E. D., Le Mézo, P., Solanes Hernandez, G., Bianchi, D., & Kroodsma, D. (2019). Growth limitation of marine fish by low iron availability in the open ocean. *Frontiers in Marine Science*, 6, (509), 1-13.
- García, M. D. J. C., Pérez, R. A. P., De la Cruz, J. A. A., Carrizosa, K. S., Martínez, L. D. J., Enríquez, P. A. C., & Mihart, M. G. H. (2014). Gradientes en biodiversidad: el caso de la latitud. *Kuxulkab*, 15(28).
- García-Parra, J. A., Ruiz-Velazco, J. M. J., Domínguez-Ojeda, D., Nieto-Navarro, J. T., & López-Sánchez, J. A. (2017). Efecto de los cambios ambientales de la temperatura y oxígeno disuelto en la producción semi-intensiva de camarón *Litopenaeus vannamei*. *Acta Pesquera*, 3(6), 60-75.
- Garcia-Rios, C. I. (2006). A new species of *Lepidochitona* (Mollusca: Polyplacophora). *Veliger*, 48(3), 206-214.
- García-Ríos, C. I., & Álvarez Ruiz, M. (2007). Comunidades de quitones (Mollusca: Polyplacophora) de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 55(1), 177-182.
- Gaston, J. K., & Spicer, I. J. (2007). Biodiversidad. Ed. Acribia, SA. *Zaragoza, España*.
- Gillooly, J., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, V. M., & Brown, J. H. (2002). Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417(6884), 70-73.

- González, N. E. (1993). Moluscos endémicos del Pacífico de México. En: *Biodiversidad marina y costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y CIQRO, México*, 223-252.
- Gutiérrez-Aguirre, M. A. (2007). Factores bióticos y abióticos que determinan el asentamiento de meroplancton. *Teoría y Praxis*, 4, 89-97.
- Halvorsen, R. (2013). A strict maximum likelihood explanation of MaxEnt, and some implications for distribution modelling. *Sommerfeltia*, 36(1), 1-132.
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Bryn, A., & Bakkestuen, V. (2015). Opportunities for improved distribution modelling practice via a strict maximum likelihood interpretation of MaxEnt. *Ecography*, 38(2), 172-183.
- Halvorsen, R., Mazzoni, S., Dirksen, J. W., Næsset, E., Gobakken, T., & Ohlson, M. (2016). How important are choice of model selection method and spatial autocorrelation of presence data for distribution modelling by MaxEnt? *Ecological Modelling*, 328, 108-118.
- Hawkins, B. A., & Lawton, J. H. (1995). Latitudinal gradients in butterfly body sizes: is there a general pattern? *Oecologia*, 102(1), 31-36.
- Hillebrand, H. (2004). On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192-211.
- Ibáñez, C. M., Braid, H. E., Carrasco, S. A., López-Córdova, D. A., Torretti, G., & Camus, P. A. (2019). Zoogeographic patterns of pelagic oceanic cephalopods along the eastern Pacific Ocean. *Journal of Biogeography*, 46(6), 1260-1273.
- Ibáñez, C., Sellanes, J., & Pardo-Gandarillas, M. C. (2016). Diversidad de poliplacóforos tropicales del sur de la Provincia Panameña. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(4), 807-814.
- Inglis, G. J., Hurren, H., Oldman, J., & Haskew, R. (2006). Using habitat suitability index and particle dispersion models for early detection of marine invaders. *Ecological Applications*, 16(4), 1377-1390.
- Jiménez, L., Soberón, J., Christen, J. A., & Soto, D. (2019). On the problem of modeling a fundamental niche from occurrence data. *Ecological Modelling*, 397, 74-83.
- Kaas P. & Van Belle. R. A. (1985). Monograph of living chitons (Mollusca: Polyplacophora). Volume 1, Order Neoloricata: Lepidopleurina. E.J. Brill, Leiden. pp 240.
- Kass, P. & Van Belle. R. A. (1987). Monograph of Living Chitons (Mollusca: Polyplacophora). Vol. 3. Suborder Ischnochitonidae. Chaetopleuridae and Ischnochitonidae. Addition to vols. 1 and 2. 301 pp., 117 frgs., 52 maps. E.J. Brill Backhuys, Leiden. Publisher. *One*, 6(5).
- Kelly, R. P., & Eernisse, D. J. (2007). Southern hospitality: a latitudinal gradient in gene flow in the marine environment. *Evolution*, 61(3), 700-707.
- Kessler, M., Grytnes, J. A., Halloy, S. R., Kluge, J., Krömer, T., León, B., Macía, M. J. & Young, K. R. (2012). Gradientes de diversidad vegetal: patrones y procesos locales. En: Cambio climático y biodiversidad en los Andes Tropicales, Capítulo 14: 235-253.

- Lancellotti, D. A., & Vasquez, J. A. (2000). Zoogeografía de macroinvertebrados bentónicos de la costa de Chile: contribución para la conservación marina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73(1), 99-129.
- Lara-Lara, J.R., Arenas, V., Bazán, C., Díaz, V., Escobar, E., De la Cruz, M., Gaxiola, G., Robles, G., Sosa, R., Soto, L. A., Tapia, M. & Valdez-Holguín, J. E. (2008). Los ecosistemas marinos, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 135-159.
- Lauria, V., Power, A. M., Lordan, C., Weetman, A., & Johnson, M. P. (2015). Spatial transferability of habitat suitability models of *Nephrops norvegicus* among fished areas in the Northeast Atlantic: sufficiently stable for marine resource conservation? *PLoS One*, 10(2), 1-19.
- Liuzzi, M.G. (2014). Polyplacophora. En: Los invertebrados marinos. *Calcagno, J.A.* Ed. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires, 119-131.
- López-Fuerte, F. O., Siqueiros-Beltrones, D. A., & Yabur, R. (2015). First record of benthic diatoms (Bacillariophyceae and Fragilariophyceae) from isla Guadalupe, Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 281-292.
- Macpherson, E. (2002). Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1501), 1715-1720.
- Marcela-Jiménez, L. M., Simões, N., & Yáñez-Arenas, C. (2021). Where is the genus *Elysia* in the western Atlantic? Potential distribution, species richness and representation in marine protected areas. *Journal of Molluscan Studies*, 87(1), eyab003.
- Marcer, A., Chapman, A. D., Wieczorek, J. R., Xavier Picó, F., Uribe, F., Waller, J., & Ariño, A. H. (2022). Uncertainty matters: ascertaining where specimens in natural history collections come from and its implications for predicting species distributions. *Ecography*, e06025.
- Marchetti, A. & Maldonado, M. T. (2016) Iron. In: Borowitzka MA, Beardall J, Raven J (eds) The physiology of microalgae. *Springer, Dordrecht*, 233–279.
- Melo-Merino, S. M., Reyes-Bonilla, H., & Lira-Noriega, A. (2020). Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415, 108837.
- Merckx, B., Steyaert, M., Vanreusel, A., Vincx, M., & Vanaverbeke, J. (2011). Null models reveal preferential sampling, spatial autocorrelation and overfitting in habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, 222(3), 588-597.
- Millar, C. S., & Blouin-Demers, G. (2012). Habitat suitability modelling for species at risk is sensitive to algorithm and scale: a case study of Blanding's turtle, *Emydoidea blandingii*, in Ontario, Canada. *Journal for Nature Conservation*, 20(1), 18-29.
- MolluscaBase eds. (2021). MolluscaBase. Polyplacophora. Consultado en: <http://molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=55> on 2022-07-13.
- Moore, C., Mills, M., Arrigo, K., Berman-Frank, I., Bopp, L., Boyd, P. (2013). Processes and patterns of oceanic nutrient limitation. *Nature Geoscience*, 6, 701–710.
- Morales-Castilla, I., & García-Valdés, R. (2014). Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla? *Ecosistemas*, 23(1), 4-12.

- Mota-Vargas, C., Encarnación-Luévano, A., Ortega-Andrade, H. M., Prieto-Torres, D. A., Peña-Peniche, A., & Rojas-Soto, O. R. (2019). Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México*, 39-63.
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1198-1205.
- Myers, A. A. (1996). Species and generic gamma-scale diversity in shallow-water marine amphipoda with particular reference to the Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 76(1), 195-202.
- Navarrete, A. H., Sellanes, J., Pardo-Gandarillas, M. C., Sirenko, B., Eernisse, D. J., Camus, P. A., Ojeda, F. P. & Ibáñez, C. M. (2020). Latitudinal distribution of polyplacophorans along the South-eastern Pacific coast: unravelling biases in geographical diversity patterns. *Marine Biodiversity*, 50(4), 1-12.
- Navarrete-Zañartu, A. H. (2020). Diversidad de los poliplacóforos costeros del Pacífico sureste: desenmascarando un patrón latitudinal inverso de riqueza de especies. (Tesis de doctorado, Pontificia Universidad Católica de Chile).
- Navarro, A. G., Peterson, A. T., & Gordillo-Martínez, A. (2002). A Mexican case study on a centralised database from world natural history museums. *Data Science Journal*, 1, 45-53.
- Navarro, A. G., Peterson, A. T., Nakazawa, Y., & Liebig-Fossas, I. (2003). Colecciones biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, 115-122.
- Ockelmann, K. W. (1965). Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. In *Proceedings of the First European Malacological Congress, 1962* (pp. 25-53). Conchological Society of the Great Britain and Ireland and the Malacological Society of London.
- O'Connor, M. I., Bruno, J. F., Gaines, S. D., Halpern, B. S., Lester, S. E., Kinlan, B. P., & Weiss, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(4), 1266-1271.
- Ortiz-Sartorius, A., Correa-Sandoval, F., Ávila, S. P., Santamaría-Del-Ángel, E., Montaña-Moctezuma, G., & Mejía-Trejo, A. (2022). Comparación de métodos de muestreo de macrofauna bentónica en el intermareal rocoso de Isla Guadalupe, México. *Brazilian Journal of Animal and Environmental Research (BJAER)*, 5(1), 58-73.
- Pappalardo, M. P. (2013). Factores que afectan los patrones de distribución del modo de desarrollo larval en invertebrados marinos. (Tesis de doctorado del Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad Católica de Chile. Facultad de Ciencias Biológicas).
- Patrón-Rivero, C. M. (2021). Análisis global de los límites del nicho térmico y la influencia de variables ambientales para explicar las distribuciones de las serpientes marinas. (Tesis de maestría. Posgrado Ciencias del Mar y Limnología, UNAM).

- Pearse, J.S. (1994) Cold-water echinoderms break Thorson's rule. Reproduction, larval biology and recruitment of the deep-sea (ed. by C.M. Young and K.J. Eckelberger). Columbia University Press, New York. 26-43 pp.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M. A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R. H., & Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 416(6881), 626-629.
- Peterson, A. T. (2006). Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3, 59-72.
- Peterson, A., Papeş, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30(4), 550-560.
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63-72.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). Ecological niches and geographic distributions (MPB-49). In *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J. (2005). A brief tutorial on Maxent. *AT&T Research*, 190(4), 231-259.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(2), 161-175.
- Pompa, S., Ehrlich, P. R., & Ceballos, G. (2011). Global distribution and conservation of marine mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), 13600-13605.
- Poulin, E., Boletzky, S. V., & Feral, J. P. (2001). Combined ecological factors permit classification of developmental patterns in benthic marine invertebrates: a discussion note. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 257(1), 109-115.
- Puente-Carreón, E., (2009). Respuestas fisiológicas de juveniles de camarón blanco *litopenaeus vannamei*, a condiciones oscilantes de oxígeno disuelto y temperatura. (Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S., México, xiii, 152 h).
- Rabosky, D. L., Grundler, M., Anderson, C., Title, P., Shi, J. J., Brown, J. W., Huang, H. & Larson, J. G. (2014). BAMM tools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 701-707.
- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629-643.
- Reyes-Gómez, A. (1999). Sistemática de los quitones (Mollusca: Polyplacophora) de la Colección Nacional de Moluscos del Instituto de Biología UNAM. (Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal).
- Reyes-Gómez, A. (2004). Chitons in Mexican waters. *Bollettino Malacologico*, 5, 69-82.

- Reyes-Gómez A. (2016). Chitons: The Polyplacophora from the Mexican Pacific. *The Festivus. A publication of the San Diego Shell Club*. Special Issue. ISSN 0738-9388, 2-51.
- Reyes-Gómez, A., Barrientos-Lujan, N., Medina-Bautista, J., & Ramírez-Luna, S. (2010). Chitons from the coralline area of Oaxaca, Mexico (Polyplacophora). *Bollettino Malacologico*, 46, 111-125.
- Reyes-Gómez, A., Flores-Garza, R., Galeana-Rebolledo, L., Hernández-Vera, G., Galván-Villa, C. M., Torreblanca-Ramírez, C., Flores-Rodríguez, P., García-Ibáñez, S., & Ríos-Jara, E. (2022). Intertidal chitons (Mollusca: Polyplacophora) from the rocky coastline of Guerrero, México, with the description of a new species. *Zootaxa*, 5155(4), 451-492.
- Rivadeneira, M. M., Thiel, M., González, E. R., & Haye, P. A. (2011). An inverse latitudinal gradient of diversity of peracarid crustaceans along the Pacific Coast of South America: out of the deep south. *Global Ecology and Biogeography*, 20(3), 437-448.
- Rodríguez, P., Villalobos, F., Sánchez-Barradas, A., & Correa-Cano, M. E. (2017). La macroecología en México: historia, avances y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 52-64.
- Rosales-Nanduca, H., Gerrodette, T., Urbán-R, J., Cárdenas-Hinojosa, G., & Medrano-González, L. (2011). Macroecology of marine mammal species in the Mexican Pacific Ocean: diversity and distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 431, 281-291.
- Roy, K., Jablonski, D., & Valentine, J. W. (2000). Dissecting latitudinal diversity gradients: functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1440), 293-299.
- Roy, K., Jablonski, D., Valentine, J. W., & Rosenberg, G. (1998). Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(7), 3699-3702.
- Roy-García, I., Rivas-Ruiz, R., Pérez-Rodríguez, M., & Palacios-Cruz, L. (2019). Correlation: not all correlation entails causality. *Revista Alergia México (Tecamachalco, Puebla, Mexico: 1993)*, 66(3), 354.
- Sánchez-Cordero, C. V., Townsend, A., & Escalante, P. (2001). El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. En: Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. H. Hernández, 359-379.
- Sarmiento, J., & Gruber, N. (2006). *Ocean Biogeochemical Dynamics*. Oxford: Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400849079>.
- Searcy, C. A., & Shaffer, H. B. (2016). Do ecological niche models accurately identify climatic determinants of species ranges? *The American Naturalist*, 187(4), 423-435.
- Sharifian, S., Kamrani, E., & Saeedi, H. (2020). Global biodiversity and biogeography of mangrove crabs: temperature, the key driver of latitudinal gradients of species richness. *Journal of Thermal Biology*, 92, 102692.

- Shaw, J. A. (2007). Biomineralization processes in the radula teeth of the chiton *Acanthopleura hirtosa* (Mollusca: Polyplacophora) (Tesis de doctorado. Universidad de Murdoch, Oeste de Australia).
- Shcheglovitova, M., & Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 269, 9-17.
- Simpson, W. (1987). Workplace location, residential location, and urban commuting. *Urban Studies*, 24(2), 119-128.
- Sirenko, B. (2015). Shallow and deep-sea chitons of the genus *Leptochiton* (Gray, 1847) (Mollusca: Polyplacophora: Lepidopleurida) from Peruvian and Chilean waters. *Zoofaxa*, 2, 151-202.
- Sirenko, B., & Clark, R. (2008). *Deshayesiella spicata* (Berry, 1919) (Mollusca: Polyplacophora), a valid species. *Ruthenica*, 18(1), 1-7.
- Sliker, F.J.A. (2000) Chitons of the world: An illustrated synopsis of recent Polyplacophora *L'Informatore Piceno* Ed., Ancona, Italy 160 pp.
- Soberón, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., Halpern, B. S., Jorge, M. A., Lombana, A., Lourie, S. A., Martin, K. D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C. A. & Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583.
- Stebbins, T. D., & Eernisse, D. J. (2009). Chitons (Mollusca: Polyplacophora) known from benthic monitoring programs in the Southern California Bight. *The Festivus*, 41(6), 53-100.
- Steneck, R. S., & Watling, L. (1982). Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: a functional group approach. *Marine Biology*, 68(3), 299-319.
- Swing, K., Denkinger, J., Carvajal, V., Encalada, A., Silva, X., Coloma, L. A., Guerra, J.F., Campos-Yáñez, F., Zak, V., Riera, P., Rivadeneira, J. F., & Valdebenito, H. (2014). Las colecciones científicas: percepciones y verdades sobre su valor y necesidad. *Bitácora Académica*, 1, 46 pp.
- Tavera-Martínez, L. (2022). Distribución espacial y procesos biogeográficos que subyacen en el gradiente latitudinal de los foraminíferos bentónicos y planctónicos de Chile. (Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción, Chile).
- Thomson, D. R., Stevens, F. R., Ruktanonchai, N. W., Tatem, A. J., & Castro, M. C. (2017). GridSample: an R package to generate household survey primary sampling units (PSUs) from gridded population data. *International Journal of Health Geographics*, 16(1), 1-19.
- Torreblanca-Ramírez, C., Flores-Garza, R., Flores-Rodríguez, P., García-Ibáñez, S., & Galeana-Rebolledo, L. (2012). Riqueza, composición y diversidad de la comunidad de moluscos asociada al sustrato rocoso intermareal de playa Parque de la Reina, Acapulco, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47(2), 283-294.
- Tovar-Hernández, M. A., Yáñez-Rivera, B., Villalobos-Guerrero, T. F., Aguilar-Camacho, J. M., Ramírez-Santana, I. D., Low Pfeng, A., & Peters, E. (2014).

Invertebrados marinos exóticos en el Golfo de California. En: Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México, 381-409.

- Trujillo-Trujillo, E., Triviño, P. A. V., & Fajardo, L. V. S. (2014). Clasificación, manejo y conservación de colecciones biológicas: una mirada a su importancia para la biodiversidad. *Momentos de Ciencia*, 11(2), 97-106.
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2), 272-281.
- Valdovinos, C., Navarrete, S. A., & Marquet, P. A. (2003). Mollusk species diversity in the Southeastern Pacific: why are there more species towards the pole? *Ecography*, 26(2), 139-144.
- Veloz, S. D. (2009). Spatially autocorrelated sampling falsely inflates measures of accuracy for presence-only niche models. *Journal of Biogeography*, 36(12), 2290-2299.
- Villalobos, F., & Rangel, T. F. (2014). Geographic patterns of biodiversity. In: *Frontiers in ecology, evolution and complexity*. Mexico City, CopIt-arXives, 1-11.
- Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N., & Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions*, 20(3), 334-343.
- Watters, G. T. (1990). A review of the recent eastern Pacific Acanthochitoninae (Mollusca: Polyplacophora: Cryptoplacidae) with the description of a new genus, *Americhiton*. *The Veliger*, 33(3), 241-271.
- Whittaker, R. J., & Fernández-Palacios, J. M. (2007). *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press. 402 pp.
- Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A., & Snyder, M. A. (2009). Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(2), 19729-19736.
- Wilkinson, T., Wiken, E., Bezaury-Creel, J., Hourigan, T., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L., Madden, C., Morgan, L., & Padilla, M. (2009). *Ecorregiones marinas de América del Norte*. Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal, Canadá. 200 pp.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 273-309.
- Willig, M. R., & Presley, S. J. (2018). Latitudinal gradients of biodiversity: theory and empirical patterns. *The Encyclopedia of the Anthropocene (DellaSala, DA, and MI Goldstein, eds.)*, 3, 13-19.
- Yasuhara, M., Hunt, G., Dowsett, H. J., Robinson, M. M., & Stoll, D. K. (2012). Latitudinal species diversity gradient of marine zooplankton for the last three million years. *Ecology letters*, 15(10), 1174-1179.
- Yearsley, J. M., & Sigwart, J. D. (2011). Larval transport modeling of deep-sea invertebrates can aid the search for undiscovered populations. *PLoS One*, 6(8), e23063.

- Zamorano, P., & Hendrickx, M. E. (2009). Análisis latitudinal y batimétrico de la comunidad de moluscos de mar profundo en el golfo de California, México. *Brenesia*, 71(72), 41-54.
- Zamorano, P., Hendrickx, M. E., & Toledano-Granados, A. (2007). Distribution and ecology of deep-water mollusks from the continental slope, southeastern Gulf of California, Mexico. *Marine Biology*, 150(5), 883-892.
- Zimmerman, K. M., & Pechenik, J. A. (1991). How do temperature and salinity affect relative rates of growth, morphological differentiation, and time to metamorphic competence in larvae of the marine gastropod *Crepidula plana*? *The Biological Bulletin*, 180(3), 372-386.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies modeladas con los valores de los criterios de evaluación para obtener los modelos finales.

Especie	Modelo	AUCr	TO	delta AICc
<i>Acanthochitona angelica</i>	M_1_F_1_set1	1.8061	0	0.7756
	M_1_F_1_set3	1.8468	0	0
	M_1_F_1_set5	1.8060	0	0.7788
	M_1_F_1_set7	1.7667	0	0.0018
<i>Acanthochitona avicula</i>	M_1_F_p_set1	1.6832	0.0833	0
<i>Acanthochitona exquisita</i>	M_1_F_1_set6	1.5226	0.0769	0
	M_4_F_lq_set6	1.5425	0.0769	1.5036
<i>Acanthochitona hirudiniformis</i>	M_1_F_1_set6	1.2391	0.1538	0
	M_1_F_1_set5	1.2362	0.1538	0.0674
	M_1_F_lp_set6	1.2413	0.1538	0.2474
	M_1_F_lp_set5	1.2722	0.1538	0.3139
	M_1_F_lq_set9	1.2509	0.1538	1.7173
	M_3_F_lq_set5	1.2261	0.1538	1.8669
	M_2_F_1_set6	1.2594	0.1538	1.8809
	M_3_F_lq_set6	1.2388	0.1538	1.9135
<i>Americhiton arragonites</i>	M_2_F_1_set5	1.2709	0.1538	1.9421
	M_1_F_qp_set1	1.7518	0.0666	0
	M_1_F_lp_set4	1.7409	0.0666	0.0720
	M_1_F_p_set1	1.6980	0	1.2964
<i>Callistochiton asthenes</i>	M_1_F_qp_set3	1.7100	0	1.7522
	M_1_F_q_set2	1.5154	0.5	5.0605
	M_1_F_q_set6	1.4414	1	5.0605
	M_1_F_lq_set11	1.3520	0.5	5.0986
	M_1_F_lq_set12	1.3520	0.5	5.0986
	M_1_F_lq_set8	1.3315	1	5.0986
	M_1_F_q_set11	1.3520	0.5	5.0986
	M_1_F_q_set12	1.3520	0.5	5.0986
<i>Callistochiton colimensis</i>	M_1_F_q_set8	1.3315	1	5.0986
	M_3_F_qp_set4	1.7219	0.2222	0
	M_3_F_lqp_set4	1.7100	0.2222	2.48E-08
<i>Callistochiton crassicosatus</i>	M_1_F_q_set1	1.6430	0.2222	0
	M_1_F_p_set3	1.9117	0.10	0
	M_1_F_1_set3	1.9299	0.10	0.1395
	M_1_F_q_set3	1.9285	0.10	0.2017
	M_1_F_lq_set3	1.9342	0.10	0.8136
	M_2_F_p_set3	1.9290	0.10	1.0035
	M_3_F_q_set3	1.9253	0.10	1.0235
	M_3_F_p_set3	1.9076	0.10	1.0440
	M_4_F_lp_set3	1.9146	0.10	1.7752
	M_2_F_q_set3	1.9325	0.10	1.8509
M_2_F_lp_set4	1.8423	0.10	0	

	M_2_F_p_set4	1.8138	0.10	2.32E-05
<i>Callistochiton decoratus</i>	M_1_F_p_set3	1.8960	0.0833	0
<i>Callistochiton elenensis</i>	M_1_F_p_set3	1.6705	0.1666	0
<i>Callistochiton expressus</i>	M_2_F_lq_set1	1.3729	0.5	0
	M_2_F_lq_set2	1.3971	0.5	0.0144
	M_2_F_lq_set3	1.3878	0.5	0.0458
	M_3_F_lq_set1	1.3936	0.5	1.0856
	M_3_F_lq_set3	1.3858	0.5	1.1285
	M_3_F_lq_set2	1.3485	0.5	1.1336
<i>Callistochiton palmulatus</i>	M_1_F_lq_set4	1.8843	0	0
<i>Callistoplax retusa</i>	M_1_F_lqp_set1	1.7235	0.0952	0
	M_1_F_qp_set1	1.7217	0.0952	0.6276
<i>Chaetopleura gemma</i>	M_1_F_p_set4	1.5914	0.0833	0
<i>Chaetopleura hanselmani</i>	M_1_F_p_set4	1.6191	0.0909	0
<i>Chaetopleura lanuginosa lanuginosa</i>	M_2_F_p_set2	1.8800	0	0
	M_2_F_lp_set2	1.8789	0	0
	M_1_F_p_set2	1.8993	0	0.5654
	M_1_F_lp_set2	1.9095	0	0.5654
	M_3_F_p_set2	1.8813	0	1.2100
	M_3_F_lp_set2	1.8808	0	1.2100
	M_2_F_l_set4	1.8664	0	1.7343
	M_2_F_l_set8	1.8629	0	1.7343
	M_2_F_lp_set2	1.8268	0	0
	M_2_F_lqp_set2	1.8297	0	1.71E-08
	M_2_F_p_set2	1.8408	0	0.5299
	M_2_F_qp_set2	1.8305	0	0.5300
<i>Chaetopleura lanuginosa mixta</i>	M_1_F_p_set1	1.6383	0	0
<i>Chaetopleura lurida</i>	M_3_F_lqp_set4	1.6880	0.0851	0
	M_3_F_qp_set4	1.6681	0.0851	0.0011
	M_3_F_qp_set2	1.6941	0.0851	0.2817
	M_3_F_lqp_set2	1.6712	0.0851	0.2880
	M_3_F_lqp_set1	1.6718	0.0851	1.9430
<i>Chaetopleura shyana</i>	M_1_F_l_set1	1.8723	0	0
	M_1_F_l_set1	1.9036	0	0
	M_1_F_q_set6	1.8710	0	1.8490
	M_2_F_l_set6	1.9238	0	1.7757
<i>Chaetopleura unilineata</i>	M_4_F_lq_set2	1.7405	0.1666	0
<i>Chiton albolineatus</i>	M_1_F_lq_set2	1.7035	0.0555	0
	M_2_F_lp_set1	1.7375	0.0555	1.5205
	M_2_F_lqp_set1	1.7341	0.0555	1.5345
	M_2_F_qp_set1	1.7378	0.0555	1.6511
<i>Chiton articulatus</i>	M_1_F_qp_set2	1.7913	0.0769	0
<i>Chiton virgulatus</i>	M_4_F_l_set2	1.8213	0.0555	0
	M_4_F_l_set1	1.8236	0.0555	0.9201
	M_4_F_l_set3	1.8047	0.0555	0.9381
	M_4_F_l_set4	1.8166	0.0555	0.9516
<i>Cyanoplax beanii</i>	M_1_F_q_set2	1.4388	0	0

	M_3_F_q_set2	1.4396	0	1.1738
	M_2_F_q_set2	1.4359	0	1.1853
	M_4_F_q_set2	1.4513	0.0714	1.6161
<i>Cyanoplax berry</i>	M_2_F_qp_set2	1.9469	0	0
	M_1_F_q_set5	1.8940	0	0.5108
<i>Cyanoplax corteziana</i>	M_1_F_l_set4	1.7719	0	1.41E-09
	M_1_F_lp_set14	1.8332	0	0.5809
	M_1_F_lp_set4	1.7734	0	0.2173
	M_1_F_lq_set4	1.7722	0	0
	M_1_F_lqp_set4	1.7734	0	0.2173
	M_1_F_p_set10	1.8279	0	1.0315
	M_1_F_p_set14	1.8332	0	0.5809
	M_1_F_qp_set10	1.8279	0	1.0315
	M_2_F_l_set4	1.7706	0	0.7963
	M_2_F_l_set8	1.6015	0	1.4778
	M_2_F_lq_set4	1.7700	0	0.7963
	M_3_F_l_set3	1.6076	0	1.0234
	M_3_F_lq_set4	1.7655	0	1.9010
<i>Cyanoplax dentiens</i>	M_1_F_lq_set1	1.6976	0.1428	0
<i>Cyanoplax hartwegii</i>	M_4_F_l_set6	1.2769	0.2307	0
	M_3_F_p_set6	1.1906	0.2307	0.1279
<i>Cyanoplax keepiana</i>	M_1_F_p_set2	1.9306	0	0
<i>Dendrochiton flectens</i>	M_2_F_lqp_set3	1.7304	0.0769	0
	M_1_F_qp_set3	1.6600	0.0769	0.5449
<i>Dendrochiton gothicus</i>	M_1_F_l_set10	1.8583	0	0.1902
	M_1_F_l_set2	1.8748	0	0.1902
	M_1_F_l_set5	1.8717	0	0.1902
	M_1_F_l_set7	1.8750	0	0.1902
	M_1_F_l_set9	1.8686	0	0.1902
	M_1_F_lp_set10	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lp_set2	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lp_set3	1.8434	0	1.3092
	M_1_F_lp_set5	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lp_set7	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lp_set8	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lp_set9	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lq_set10	1.8564	0	0.1902
	M_1_F_lq_set5	1.8747	0	0.1902
	M_1_F_lq_set7	1.8747	0	0.1902
	M_1_F_lq_set9	1.8719	0	0.1902
	M_1_F_lqp_set10	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set3	1.8434	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set5	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set7	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set8	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set9	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_p_set1	1.8483	0	0.0004

	M_1_F_p_set4	1.8483	0	0
	M_1_F_p_set6	1.8483	0	0.0004
	M_1_F_q_set10	1.8627	0	1.2682
	M_1_F_q_set5	1.8753	0	1.2682
	M_1_F_q_set7	1.8753	0	1.2682
	M_1_F_q_set8	1.8493	0	1.2682
	M_1_F_q_set9	1.8753	0	1.2682
	M_1_F_qp_set4	1.8485	0	0.6011
	M_1_F_qp_set6	1.8483	0	0.0004
	M_2_F_l_set1	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set10	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set2	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set3	1.8334	0	1.3092
	M_2_F_l_set4	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set5	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set6	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set7	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set8	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_l_set9	1.8745	0	1.3092
	M_2_F_lq_set10	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set3	1.8434	0	1.3092
	M_2_F_lq_set4	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set5	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set6	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set7	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set8	1.8753	0	1.3092
	M_2_F_lq_set9	1.8753	0	1.3092
	M_1_F_lqp_set10	1.7882	0	0
	M_2_F_lq_set16	1.7819	0	0.0454
	M_2_F_lq_set13	1.7639	0	0.0611
	M_2_F_lq_set10	1.7765	0	0.0757
	M_2_F_lq_set6	1.7718	0	1.2408
	M_2_F_lq_set3	1.7858	0	1.2578
	M_1_F_p_set13	1.7682	0	1.6212
	M_2_F_l_set4	1.6225	0	0
	M_1_F_qp_set3	1.6588	0	1.3536
	M_1_F_p_set5	1.7471	0	1.7910
	M_1_F_l_set11	1.9495	0	1.7825
	M_1_F_lqp_set9	1.9729	0	0
	M_1_F_qp_set9	1.9729	0	1.29E-07
	M_2_F_l_set1	1.9654	0	1.3050
	M_2_F_p_set9	1.9740	0	1.9072
	M_2_F_qp_set9	1.9742	0	1.9072
	M_1_F_lq_set1	1.8077	0.0476	0
	M_1_F_lq_set3	1.7895	0.0476	1.9161
	M_1_F_lq_set3	1.8418	0	0.0002
	M_1_F_lq_set4	1.8421	0	0

	M_1_F_lq_set6	1.8418	0	0
<i>Ischnochiton tridentatus</i>	M_1_F_lq_set3	1.7430	0.1875	0
<i>Lepidozона allynsmithi</i>	M_2_F_p_set4	1.4891	0.125	0
	M_2_F_lp_set4	1.5241	0.125	0.0941
<i>Lepidozона clarionensis</i>	M_1_F_lq_set3	1.9288	0	0
	M_1_F_q_set3	1.9291	0	0.6394
<i>Lepidozона clathrata</i>	M_1_F_l_set1	1.6905	0.375	0
	M_2_F_l_set1	1.5731	0.375	0.3788
	M_1_F_l_set3	1.6829	0.375	1.7920
	M_1_F_l_set5	1.6918	0.375	1.9252
<i>Lepidozона cooperi</i>	M_2_F_p_set2	1.7702	0.4	0
	M_2_F_p_set1	1.8154	0.4	0.0541
	M_2_F_lq_set3	1.2736	0.4	0.0855
	M_1_F_q_set3	1.1885	0.4	1.0971
	M_1_F_q_set1	1.4878	0.4	1.0972
<i>Lepidozона crockeri</i>	M_1_F_lp_set4	1.7178	0	0
	M_1_F_lp_set6	1.7178	0	0
	M_1_F_lp_set7	1.7178	0	0
	M_1_F_lp_set8	1.7178	0	0
	M_1_F_lqp_set4	1.7178	0	0
	M_1_F_lqp_set6	1.7178	0	0
	M_1_F_lqp_set7	1.7178	0	0
	M_1_F_lqp_set8	1.7178	0	0
	M_1_F_p_set4	1.7178	0	0
	M_1_F_p_set6	1.7178	0	0
	M_1_F_p_set7	1.7178	0	0
	M_1_F_p_set8	1.7178	0	0
	M_1_F_qp_set4	1.7178	0	0
	M_1_F_qp_set6	1.7178	0	0
	M_1_F_qp_set7	1.7178	0	0
	M_1_F_qp_set8	1.7178	0	0
<i>Lepidozона formosa</i>	M_1_F_lq_set4	1.8012	0	0
	M_1_F_l_set1	1.7860	0	0.1956
	M_1_F_l_set4	1.7965	0	0.1985
	M_2_F_lq_set1	1.7882	0	1.6310
	M_2_F_lq_set4	1.7806	0	1.6336
<i>Lepidozона guadalupensis</i>	M_2_F_lq_set3	1.9848	0	2.5773
<i>Lepidozона laurae</i>	M_1_F_l_set1	1.5794	0	0.5751
	M_1_F_l_set3	1.5846	0	0.5751
	M_1_F_p_set7	1.6388	0	0.9890
	M_2_F_l_set7	1.5711	0	0
	M_3_F_lq_set7	1.5629	0	0.8669
	M_3_F_q_set7	1.5714	0	0.8494
<i>Lepidozона mertensii</i>	M_3_F_l_set1	1.5496	0.10	0
	M_3_F_l_set2	1.5722	0.10	0.0168
<i>Lepidozона pectinulata</i>	M_1_F_lqp_set3	1.8578	0.0833	0
<i>Lepidozона radians</i>	M_1_F_p_set2	1.8711	0	0

	M_1_F_1_set2	1.8765	0	1.1151
	M_2_F_lp_set2	1.8710	0	1.2057
<i>Lepidozона retiporosa</i>	M_2_F_1_set2	1.5722	0.4117	0
	M_1_F_1_set3	1.5765	0.4117	0.2800
	M_2_F_1_set3	1.5790	0.4117	0.5005
	M_3_F_1_set3	1.5838	0.4117	0.8311
	M_4_F_1_set3	1.5821	0.4117	1.2751
	M_1_F_p_set2	1.4152	0.1176	0
<i>Lepidozона scrobiculata</i>	M_1_F_1_set5	1.9393	0	0
	M_1_F_q_set2	1.9346	0	0.3333
	M_1_F_qp_set5	1.9410	0	0.9665
	M_1_F_lqp_set5	1.9406	0	0.9674
	M_2_F_lq_set5	1.9414	0	1.0193
	M_1_F_lq_set7	1.9379	0	1.0934
	M_4_F_1_set1	1.8562	0	0
	M_3_F_1_set1	1.8593	0	0.7780
	M_3_F_lq_set1	1.8540	0	1.5927
<i>Lepidozона serrata</i>	M_1_F_lq_set3	1.6386	0.1333	0
<i>Lepidozона stohleri</i>	M_1_F_p_set3	1.9922	0	0
<i>Lepidozона subtilis</i>	M_3_F_q_set1	1.5912	0	0
	M_3_F_q_set4	1.5909	0	0
	M_3_F_lq_set1	1.5859	0	9.54E-09
	M_3_F_lq_set4	1.5962	0	9.54E-09
	M_3_F_q_set3	1.5934	0	1.49E-08
	M_3_F_q_set6	1.6058	0	1.49E-08
	M_3_F_lq_set3	1.5956	0	1.49E-08
	M_3_F_lq_set6	1.5921	0	1.49E-08
	M_2_F_1_set3	1.5978	0	0.5093
	M_2_F_1_set6	1.6050	0	0.5093
	M_2_F_1_set1	1.5894	0	0.5093
	M_2_F_1_set4	1.5919	0	0.5093
	M_1_F_p_set1	1.5189	0	1.0893
	M_1_F_p_set4	1.5114	0	1.0893
<i>Lepidozона willetti</i>	M_1_F_lq_set4	1.6541	0	0
	M_1_F_lq_set3	1.6392	0	0.0006
<i>Lepidochitona salvadorensis</i>	M_1_F_1_set1	1.7302	0.4444	0
	M_1_F_1_set2	1.7337	0.4444	0
	M_1_F_qp_set3	1.6433	0.4444	1.7135
	M_1_F_lp_set3	1.6544	0.4444	1.7349
<i>Leptochiton belknapi</i>	M_1_F_1_set4	1.4066	0.125	0
	M_1_F_qp_set3	1.3576	0.125	0.4383
	M_1_F_p_set3	1.2914	0.125	0.5152
	M_1_F_p_set10	1.3771	0.125	1.0187
	M_1_F_lp_set10	1.4257	0.125	1.0187
	M_3_F_lq_set3	1.4062	0.125	1.0461
	M_3_F_lq_set1	1.4205	0.125	1.0544
	M_2_F_qp_set3	1.3633	0.125	1.0815

	M_3_F_lq_set8	1.4113	0.125	1.4720
	M_3_F_lq_set6	1.4343	0.125	1.4744
	M_1_F_q_set3	1.4077	0.125	1.8446
	M_2_F_lp_set7	1.3377	0.125	0
	M_2_F_p_set7	1.3526	0.125	1.9E-09
	M_2_F_p_set8	1.2874	0.125	0.8664
	M_2_F_lp_set8	1.2982	0.125	0.8664
<i>Leptochiton incongruus</i>	M_1_F_l_set11	1.8914	0	0.2466
	M_1_F_l_set5	1.9127	0	0.2690
<i>Leptochiton nexus</i>	M_1_F_l_set5	1.4082	0.20	0
	M_1_F_l_set4	1.4117	0.20	0.0265
	M_1_F_l_set6	1.4138	0.20	0.0295
<i>Leptochiton rugatus</i>	M_2_F_lq_set2	1.3878	0.1034	0
	M_2_F_lq_set1	1.4389	0.1034	0.1825
	M_2_F_lqp_set1	1.5653	0.1034	0
<i>Mopalia ciliata</i>	M_2_F_q_set3	1.7742	0.0714	0
<i>Mopalia imporcata</i>	M_2_F_l_set5	1.7015	0	0
	M_3_F_lq_set5	1.7034	0	0.0395
<i>Mopalia lignosa</i>	M_1_F_lq_set3	1.7244	0.08	0
<i>Mopalia lionota</i>	M_1_F_l_set2	1.8587	0	0
<i>Mopalia muscosa</i>	M_1_F_lqp_set6	1.7705	0.0384	0
<i>Mopalia porifera</i>	M_2_F_lq_set1	1.8619	0	0
	M_3_F_lq_set1	1.8672	0	1.1378
	M_1_F_l_set1	1.8590	0	1.8603
<i>Nuttallina californica</i>	M_1_F_p_set7	1.5708	0.08	0
	M_3_F_p_set7	1.4991	0.08	1.8359
<i>Nuttallina crossota</i>	M_2_F_p_set4	1.8409	0	0
	M_2_F_lp_set4	1.8347	0	0
	M_2_F_l_set9	1.8520	0	0.1440
	M_1_F_p_set4	1.8289	0	0.1645
	M_1_F_q_set7	1.8431	0	0.6446
	M_2_F_lp_set5	1.8403	0	0.9903
	M_2_F_l_set2	1.8503	0	1.1494
	M_2_F_lq_set7	1.8349	0	1.6964
	M_2_F_l_set5	1.8445	0	1.7968
	M_2_F_p_set1	1.8146	0	1.9003
<i>Oldroydia percrassa</i>	M_1_F_l_set5	1.6232	0.20	0
	M_1_F_l_set6	1.6238	0.20	0.0030
<i>Placiphorella mirabilis</i>	M_1_F_lp_set6	1.9222	0	0
	M_1_F_lp_set8	1.9218	0	1.6774
	M_1_F_p_set6	1.9222	0	2.17E-08
	M_1_F_p_set8	1.9218	0	1.6774
	M_2_F_lp_set6	1.9147	0	1.8640
	M_2_F_lq_set8	1.9211	0	1.8682
	M_2_F_p_set6	1.9147	0	1.8640
<i>Placiphorella pacifica</i>	M_2_F_l_set6	1.3635	0.0714	0
	M_2_F_l_set8	1.3425	0.0714	0.2836

	M_2_F_p_set8	1.3973	0.0714	0.6136
	M_2_F_p_set4	1.4020	0.0714	0.6263
<i>Placiphorella velata</i>	M_1_F_qp_set1	1.6114	0.0666	0
<i>Stenoplax boogii</i>	M_2_F_qp_set2	1.0999	0.1333	0
	M_2_F_p_set2	1.0901	0.1333	0.0003
	M_2_F_l_set2	1.1210	0.1333	0.8652
<i>Stenoplax circumscuta</i>	M_2_F_lp_set6	1.6955	0	0
<i>Stenoplax conspicua</i>	M_2_F_l_set1	1.6910	0.0625	0
	M_1_F_qp_set5	1.7989	0.0625	1.1729
<i>Stenoplax corrugata</i>	M_2_F_l_set1	1.4388	0.1428	0
	M_1_F_l_set1	1.4902	0.1428	1.5506
<i>Stenoplax fallax</i>	M_3_F_l_set1	1.7787	0.40	0
<i>Stenoplax heathiana</i>	M_1_F_qp_set1	1.8308	0	0
<i>Stenoplax limaciformis</i>	M_1_F_lp_set1	1.4802	0.0789	0
<i>Stenoplax magdalenensis</i>	M_1_F_l_set1	1.6986	0.0526	0
	M_1_F_l_set2	1.6703	0.0526	0.9250
<i>Stenoplax mariposa</i>	M_3_F_lq_set2	1.8476	0	0
	M_3_F_lq_set3	1.8423	0	0.0009
	M_1_F_p_set3	1.8316	0.0833	1.1835
	M_1_F_qp_set3	1.8202	0.0833	1.5348
<i>Stenoplax rugulata</i>	M_3_F_qp_set2	1.0031	0.1428	0
	M_3_F_lqp_set2	1.0031	0.1428	2.96E-08
	M_3_F_qp_set6	1.0031	0.1428	0.0010
	M_3_F_lqp_set6	1.0031	0.1428	0.0010
	M_3_F_qp_set5	1.0031	0.1428	0.0021
	M_3_F_lqp_set5	1.0031	0.1428	0.0021
	M_4_F_q_set1	1.0031	0.1428	0.0939
	M_4_F_lq_set1	1.0031	0.1428	0.0939
	M_4_F_q_set3	1.0031	0.1428	0.0948
	M_4_F_q_set4	1.0031	0.1428	0.0948
	M_4_F_lq_set3	1.0031	0.1428	0.0948
	M_4_F_lq_set4	1.0031	0.1428	0.0948
	M_4_F_q_set2	1.0031	0.1428	0.1015
	M_4_F_lq_set2	1.0031	0.1428	0.1015
	M_4_F_q_set6	1.0031	0.1428	0.1025
	M_4_F_lq_set6	1.0031	0.1428	0.1025
	M_4_F_q_set5	1.0031	0.1428	0.1034
	M_4_F_lq_set5	1.0031	0.1428	0.1034
	M_3_F_p_set1	1.0252	0.1428	0.3759
	M_3_F_qp_set1	1.0031	0.1428	0.3759
	M_3_F_lp_set1	1.0226	0.1428	0.3759
	M_3_F_lqp_set1	1.0031	0.1428	0.3759
	M_3_F_p_set3	1.0232	0.1428	0.3765
	M_3_F_qp_set3	1.0031	0.1428	0.3765
	M_3_F_lp_set3	1.0252	0.1428	0.3765
	M_3_F_lqp_set3	1.0031	0.1428	0.3765
	M_3_F_p_set4	1.0216	0.1428	0.3766

	M_3_F_qp_set4	1.0031	0.1428	0.3766
	M_3_F_lp_set4	1.0238	0.1428	0.3766
	M_3_F_lqp_set4	1.0031	0.1428	0.3766
<i>Stenoplax sonorana</i>	M_1_F_lq_set2	1.6358	0.2857	0
	M_1_F_lq_set3	1.7011	0.2857	0.0007
	M_1_F_lq_set4	1.6271	0.2857	0.0013
	M_1_F_p_set2	1.7107	0.2857	1.9784
<i>Tonicia forbesi</i>	M_3_F_lq_set2	1.2556	0.1428	0
<i>Tonicella venusta</i>	M_1_F_lq_set5	1.6740	0	0
	M_1_F_lq_set7	1.6766	0	0.0039
	M_1_F_lq_set8	1.6655	0	0.1005
	M_1_F_lq_set6	1.6710	0	0.1041
	M_1_F_lq_set3	1.7117	0	1.7715
	M_1_F_lq_set1	1.6856	0	1.7815

Anexo 2. Valores del porcentaje de contribución por especie.

Especie	Cal	Chlor	CVel	DOxy	Iron	Nitra	Phos	Sal	Sil	Temp
Acan_avi	0.6569	41.87325	1.2688	0	23.3056	0	23.4176	0	0.91005	0
Acan_exqui	0.4307	0	13.3129	0	0	72.7342	1.198	0.8103	1.672	0
Acan_hirudi	3.33415	0	19.101	0	57.4949	0	0	0	0	0
Ameri_arrago	1.5987	3.0675	11.2607	0	39.8605	6.0569	0	0	7.187	0
Callisto_asthe	0	0	10.2164	0	0	0	0	25.2872	28.267	0
Callisto_coli	8.4471	3.262175	17.190075	11.3259	24.170875	0	0	8.32275	40.7115	0
Callisto_crassi	1.88365	22.179925	3.41755	0	6.5175	0	0.3254	44.5555	24.737275	21.001475
Callisto_deco	6.1824	0	23.6347	8.8624	22.07755	0	0	19.7104	19.02055	0
Callisto_elenen	2.03525	0	12.64585	7.74135	31.9419	5.61475	28.30225	4.0285	8.2008	0
Callisto_expre	1.6063	0.27025	23.6307	0	34.35885	0	0	11.2898	19.5611	0
Callisto_palmu	1.4366	0	0.811	10.0241	71.7987	0	0	0	0	14.5774
Callistoplax_retu	0.56795	4.68645	3.00855	32.67685	25.3349	5.6988	5.91275	3.3004	0.465	17.6833
Chaeto_gem	0.9778	44.5655	2.2486	0	10.1507	0	2.6629	0	0	39.5516
Chaeto_hansel	1.4717	12.7674	4.0948	0	32.8679	0	0	0	2.7216	40.5625
Chaeto_lanu_lanu	0.53245	0.3447	0.464625	19.5544	28.7457	76.1751	29.1892	11.4243	0	0
Chaeto_lanu_mix	19.3809	12.76765	33.19475	0	25.59125	0	0	0	0	0
Chaeto_luri	0.5391	0	6.6072	9.7217	36.4779	0	0	2.8059	7.2602	0
Chaeto_shy	1.71615	23.3502	41.347875	35.183	2.0416	0	0	0	0	0
Chi_albo	0.5723	5.73065	2.1946	0	47.42095	0	0.3689	9.5585	0.43735	0
Chi_articu	0.99385	18.69935	6.8901	0	29.2927	1.9721	18.0276	20.9317	2.04805	0
Chi_virgu	0.2191	0	4.88435	0.7738	82.30785	0	0	11.31945	0.4955	0
Cyano_beanii	1.4791	3.8532	36.7618	0	0.6026	42.5279	3.0929	7.4129	0	0
Cyano_berry	5.62655	0	51.10055	0	0	0	0	0	0	0
Cyano_corte	5.3201	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyano_den	1.935	37.8463	5.5379	5.1794	44.3683	2.60105	2.86045	0	0	0
Cyano_hart	0.5586	0	9.27465	38.97965	0.6369	0	38.67625	10.3073	0	0
Cyano_keep	1.0128	0	1.9678	47.34185	0	0	45.3245	0	3.96565	0

Dendro_flect	3.2851	20.8762	6.3192	0	30.8528	3.0447	24.6655	0	3.2251	0
Dendro_gothi	0	0	0	0	0	0	74.8669	0	0	0
Dendro_thamno	0	0	37.5579	0	0	0	32.4859	0	0	0
Isch_caro	4.4809	0	7.1014	0	0	0	7.6565	0	5.6741	0
Isch_guate	3.4386	0	1.5982	0	40.19375	0	0	45.3703	0	2.93165
Isch_musca	0.6134	0	0.1836	23.0938	54.4043	0	12.3233	4.2719	0	0
Isch_tomh	4.2254	0	0	0	0	0	92.9768	0	0	0
Isch_trid	1.8328	0	0.595	0	72.1492	1.1445	0.6526	16.2265	4.3678	0
Lepido_allyns	5.8761	0	8.8412	2.3444	37.1301	8.3406	0	0	0	32.2066
Lepido_clario	57.6113	0	1.10245	0	0	0	0	34.5642	8.52515	0
Lepido_clathra	2.5004	0	14.416	0	51.2918	0	22.1091	1.0976	0	0
Lepido_coope	0.4876	48.42425	8.20585	0	0	26.5385	14.3221	0	1.9173	0
Lepido_crocke	0	0	37.913	0	44.8125	0	0	0	0	0
Lepido_laurae	4.9719	0	46.9294	0	4.2879	0	0	0	0	0
Lepido_merten	4.9719	0	46.9294	0	4.2879	0	0	0	0	0
Lepido_pecti	5.9124	0	22.4253	19.1145	38.46425	0	0	0	13.726	0
Lepido_radians	3.0629	46.508	0.8329	0	1.6615	0	0	46.6346	0.2708	0
Lepido_retipo	1.31745	2.752475	17.2547	13.0901	13.6784	7.6349	21.9634	19.3246	44.152	9.4603
Lepido_scrob	3.78745	87.8715	3.8802	0	0	0	0	0	92.7362	0
Lepido_serra	2.789	0	1.6435	0	75.87975	2.4563	0.80835	0.23875	16.18435	0
Lepido_stohleri	0.02675	0	4.5626	0	50	45.42155	0	0	0	0
Lepido_subti	2.9215	0	20.0335	29.9665	0	0	0	0	0.5036	44.2722
Lepidochi_salva	0.17835	0	0	43.7346	26.2643	0	12.9047	9.361	0	0
Lepto_belk	0	4.7935	1.0793	0	1.4805	0	0	5.56	37.66995	20.9026
Lepto_incon	0	0	0	0	0	0	0	1.5475	0	75.13775
Lepto_ruga	1.9259	22.412325	6.274975	9.13975	3.196575	20.11705	9.7723	1.1388	43.9332	6.2896
Mopa_ciliata	2.03205	59.451	6.56055	0	3.7176	17.21575	7.72445	0	1.39815	0
Mopa_impor	1.2799	31.7312	0.0207	0	0	13.4793	38.5672	0	9.5751	5.0183
Mopa_lig	1.05635	71.94555	1.4326	0	11.30595	3.1686	5.3376	0	1.75895	0

Mopa_liono	2.7681	0	57.0416	36.2864	0	0	0	7.3326	0	0
Mopa_musco	2.09815	37.30215	6.9963	0	0	5.7079	10.9118	0	5.15265	32.8578
Mopa_pori	2.399	82.8657	11.7805	0	0	0	0.2219	0	0	0
Nutta_cali	1.09625	0	5.45085	0	0	0	37.42095	11.15835	0	44.52685
Nutta_crosso	0.418	0	14.6736	0	0	0	40.0253	0	0	0
Oldroy_perc	4.90815	0	34.6148	0	3.7559	0	57.3531	0	0	0
Placi_mirabi	0.0659	0	0	0	0	0	50	0	0	0
Placi_paci	0	44.7164	0.9785	0	5.2371	0	5.2306	7.6945	0	0
Placi_velata	4.1444	37.7598	9.4125	15.7596	3.2504	0	26.3949	0	0.8794	0
Steno_boogii	6.852	2.2107	12.9866	23.832	0	0	0.5494	24.12	5.0281	0
Steno_circum	0.1569	0	70.2325	0	0	0	14.7594	0.0017	0	14.8496
Steno_cons	1.36435	0	14.64615	0	0.5441	0	32.0894	0	20.2989	0
Steno_heathi	2.5243	77.9491	17.71325	0	0	0	0	0	0	0
Steno_limaci	3.9406	8.0343	10.64275	19.73245	24.88925	4.35925	27.04505	0	0	0
Steno_magda	3.4116	0	3.36425	0	18.69335	0	34.849	8.6695	27.72225	0
Steno_mari	0.2236	0.2796	4.314	0	43.252	1.1089	0	41.3994	6.6395	0
Steno_rugu	8.8164	6.30465	35.09985	0.18625	0	17.3621	0	2.57615	29.6546	0
Steno_sono	2.0957	0	1.7076	0	42.0663	0	9.2232	38.8364	5.229	0
Toni_forbe	0.3529	0	14.4993	7.6174	23.1059	15.7024	5.15545	30.8792	0	0
Toni_venus	0	8.82885	4.7101	0	0	39.74765	0	0	1.773	0

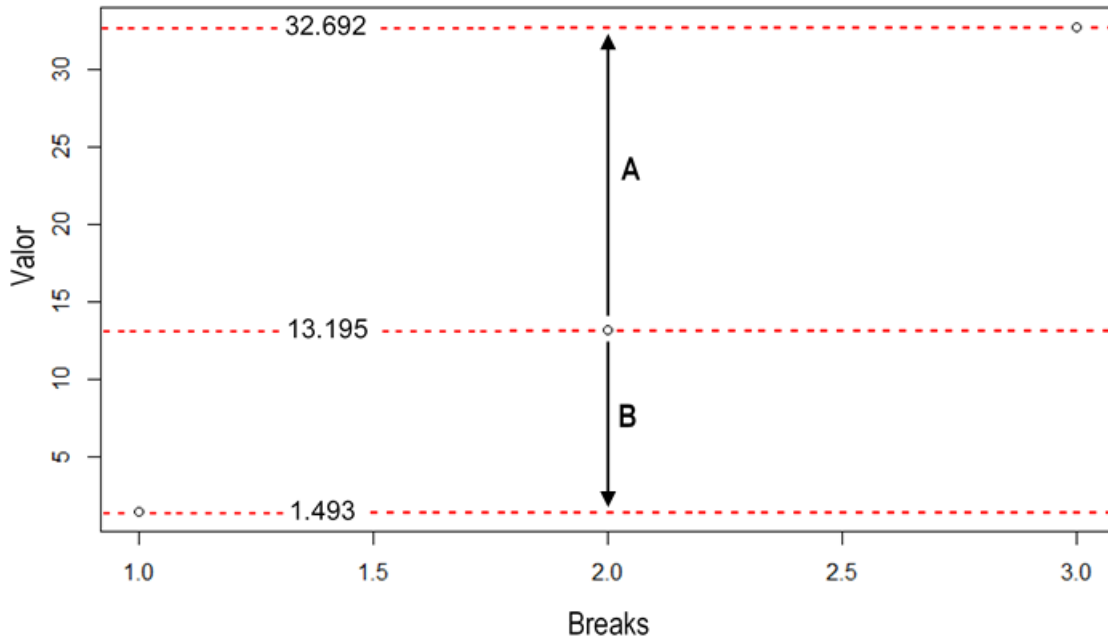
Anexo 3. Valores de la permutación de la importancia por especie.

Especie	Cal	Chlor	CVel	DOxy	Iron	Nitra	Phos	Sal	Sil	Temp
Acan_avi	0.78395	33.1785	0.7643	0	44.5052	0	9.7608	0	1.6247	0
Acan_exqui	0.0719	0	8.5298	0	0	63.7016	9.998	7.086	2.7612	0
Acan_hirudi	0.5841	0	58.75425	0	11.7195	0	0	0	0	0
Ameri_arrago	0.7334	0.7384	3.9198	0	68.9198	15.0185	0	0	7.8864	0
Callisto_asthe	0	0	9.879	0	0	0	0	23.4231	49.7974	0
Callisto_coli	1.8605	3.4369	23.615	13.5429	19.98565	0	0	0.0089	43.841725	0
Callisto_crassi	0.20675	29.1569	7.7304	0	3.426725	0	0.9564	0.0503	49.902125	4.1824
Callisto_deco	10.2749	0	4.68625	34.1505	25.5237	0	0	0.56625	17.0896	0
Callisto_elenen	1.02105	0	6.2997	1.7878	60.9388	2.09145	3.67405	0.3928	23.87015	0
Callisto_expre	0.793	0.83015	1.75335	0	71.0406	0	0	8.5895	12.8156	0
Callisto_palmu	0	0	2.1889	26.0008	55.9679	0	0	0	0	16.7485
Callistoplax_retu	0.1555	2.55225	0.7516	35.39945	40.0483	8.88195	0.80995	0.2381	0.25365	5.15265
Chaeto_gem	0.9371	55.7288	3.8722	0	18.1326	0	0.783	0	0	18.7362
Chaeto_hansel	2.1708	22.8567	1.1233	0	52.2175	0	0	0	10.3044	2.4457
Chaeto_lanu_lanu	2.8917	0.512	0.09195	1.83765	36.095825	96.178	18.7317	0	0	0
Chaeto_lanu_mix	30.20965	0.6107	0	0	52.89605	0	0	0	0	0
Chaeto_luri	0.0365	0	7.973	18.2975	62.9663	0	0	0.2707	4.5021	0
Chaeto_shy	0.33305	4.1272	42.529125	7.3143	6.29285	0	0	0	0	0
Chi_albo	0.2436	1.04175	0.66025	0	67.76985	0	1.16165	0.11795	0.0319	0
Chi_articu	1.05015	3.77835	2.78565	0	47.3247	16.1398	22.90545	1.55335	0.2273	0
Chi_virgu	0	0	23.0151	3.59965	69.84875	0	0	3.53645	0	0
Cyano_beanii	0.5849	1.6737	30.3741	0	0	59.0779	5.3194	3.7899	0	0
Cyano_berry	0.61725	0	68.25245	0	0	0	0	0	0	0
Cyano_corte	1.354	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyano_den	0.55975	41.89785	7.73645	16.50625	22.6373	4.2015	2.3672	0	0	0
Cyano_hart	1.0733	0	40.5844	0.14025	2.0455	0	38.3216	0.5566	0	0
Cyano_keep	2.18065	0	1.4943	0	0	0	89.8012	0	4.44815	0

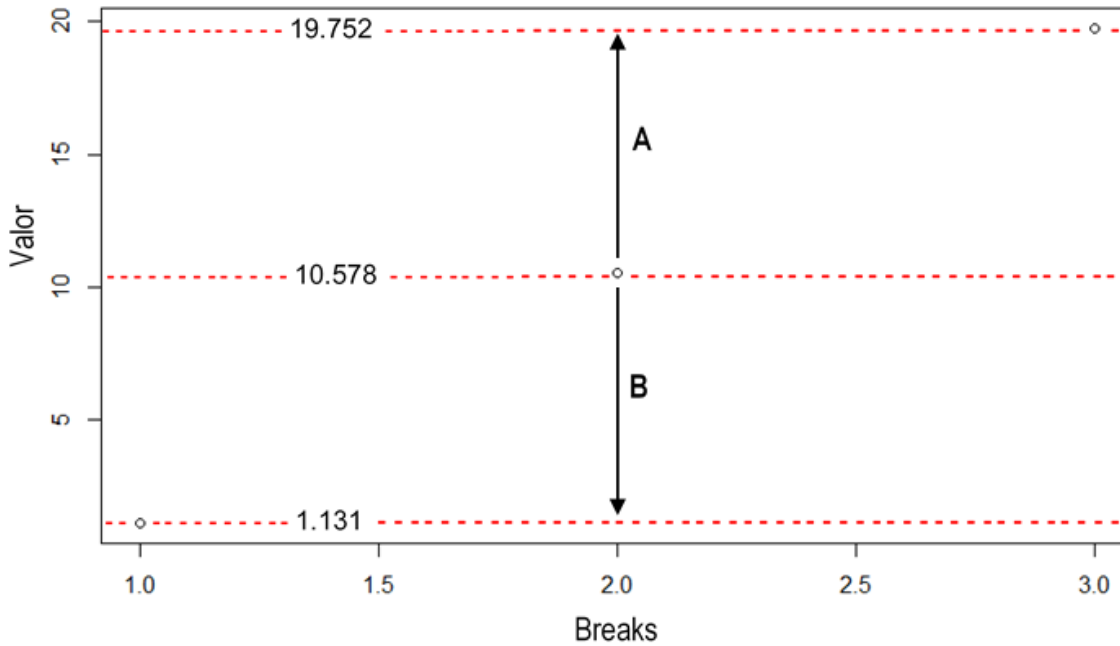
Dendro_flect	11.4257	34.3934	4.8315	0	13.226	15.9645	0	0	0.2281	0
Dendro_gothi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dendro_thamno	0	0	54.0845	0	0	0	27.7465	0	0	0
Isch_caro	5.2682	0	0.1756	0	0	0	2.9278	0	0	0
Isch_guate	0.6116	0	0.64645	0	81.92275	0	0	1.392	0	2.9254
Isch_musca	0.6121	0	0.4829	17.788	55.355	0	11.4919	4.4623	0	0
Isch_tomh	0	0	0	0	0	0	97.3378	0	0	0
Isch_trid	0.0542	0	1.2528	0	76.0838	8.6715	0.9735	6.366	6.3822	0
Lepido_allyns	4.1268	0	2.1228	0.0865	84.1391	8.8946	0	0	0	1.4675
Lepido_clario	23.47545	0	0.663	0	0	0	0	45.66525	31.75665	0
Lepido_clathra	0.4448	0	30.0705	0	27.9189	0	16.2496	2.5691	0	0
Lepido_coope	0.1778	61.1641	10.01395	0	0	0.00515	23.2406	0	0.861	0
Lepido_crocke	0	0	22.2054	0	61.1968	0	0	0	0	0
Lepido_laurae	9.5257	0	30.4973	0	9.1245	0	0	0	0	0
Lepido_merten	9.5257	0	30.4973	0	9.1245	0	0	0	0	0
Lepido_pecti	3.55455	0	2.49955	23.1642	51.81425	0	0	0	15.557	0
Lepido_radians	2.1059	88.3264	3.6088	0	1.987	0	0	0.2633	0.1634	0
Lepido_retipo	1.46035	1.8872	25.131075	0.5266	3.1673	38.41765	3.7183	0.45735	1.4674	78.6375
Lepido_scrob	0.3341	96.51335	1.81155	0	0	0	0	0	97.8467	0
Lepido_serra	0.23905	0	0	0	73.8426	8.7719	2.73215	0.15105	14.26325	0
Lepido_stohleri	0.0349	0	1.1191	0	84.48815	12.9016	0	0	0	0
Lepido_subti	3.6395	0	12.6626	0.5006	0	0	0	0	1.0004	80.2364
Lepidochi_salva	0	0	0	37.5678	52.3559	0	0.90695	0.0225	0	0
Lepto_belk	0	10.3212	1.1375	0	2.6717	0	0	0.4718	44.90585	26.9308
Lepto_incon	0	0	0	0	0	0	0	0.77375	0	68.7694
Lepto_ruga	2.4843	18.165125	7.815575	13.68105	1.50895	31.68945	7.4752	1.181	78.1974	10.3212
Mopa_ciliata	2.2572	20.6062	3.63155	0	0	50.20165	23.42795	0	0.2103	0
Mopa_impор	0.0012	14.9184	0.1483	0	0	14.93	48.506	0	2.6721	16.7925
Mopa_lig	0	51.60985	0.92185	0	3.95345	24.5037	17.54075	0	0.0191	0

Mopa_liono	0.1433	0	24.3238	45.9098	0	0	0	27.5774	0	0
Mopa_musco	1.604	41.83695	7.36525	0	0	9.4375	21.2305	0	3.94915	8.1999
Mopa_pori	0.1099	90.1686	8.9124	0	0	0	1.9766	0	0	0
Nutta_cali	1.0954	0	7.71355	0	0	0	54.4278	0	0	34.47885
Nutta_crosso	0.3679	0	33.9798	0	0	0	62.5378	0	0	0
Oldroy_perc	2.82825	0	41.1401	0	1.2494	0	47.9568	0	0	0
Placi_mirabi	0.0689	0	0	0	0	0	99.6246	0	0	0
Placi_paci	0	60.5984	2.6301	0	16.3112	0	13.961	0.0868	0	0
Placi_velata	4.5232	60.7033	10.8317	17.7362	3.6043	0	0.3435	0	1.3396	0
Steno_boogii	6.166	2.1131	16.1414	8.1825	0	0	1.6454	13.0651	10.627	0
Steno_circum	0.5015	0	85.1925	0	0	0	9.584	0.1313	0	4.5907
Steno_cons	1.3141	0	2.3757	0	0.63455	0	72.04885	0	17.2165	0
Steno_heathi	3.18705	94.3115	0.9614	0	0	0	0	0	0	0
Steno_limaci	2.34255	13.95615	9.2997	14.6739	19.54455	10.72195	28.82185	0	0	0
Steno_magda	0.5825	0	0.0582	0	29.7106	0	34.61375	3.74995	22.51905	0
Steno_mari	0.0644	0.178	0.3256	0	90.6811	0.8702	0	0	3.9592	0
Steno_rugu	6.4789	2.201	15.7052	0.0955	43.0692	0	0	0.8436	31.60655	0
Steno_sono	0.9697	0	0	0	74.93	0	16.5853	0	5.3127	0
Toni_forbe	0.134	0	2.9502	13.1601	39.2423	8.68415	20.8877	14.07625	0	0
Toni_venus	0	10.44285	2.05305	0	0	65.4854	0	0	0.5677	0

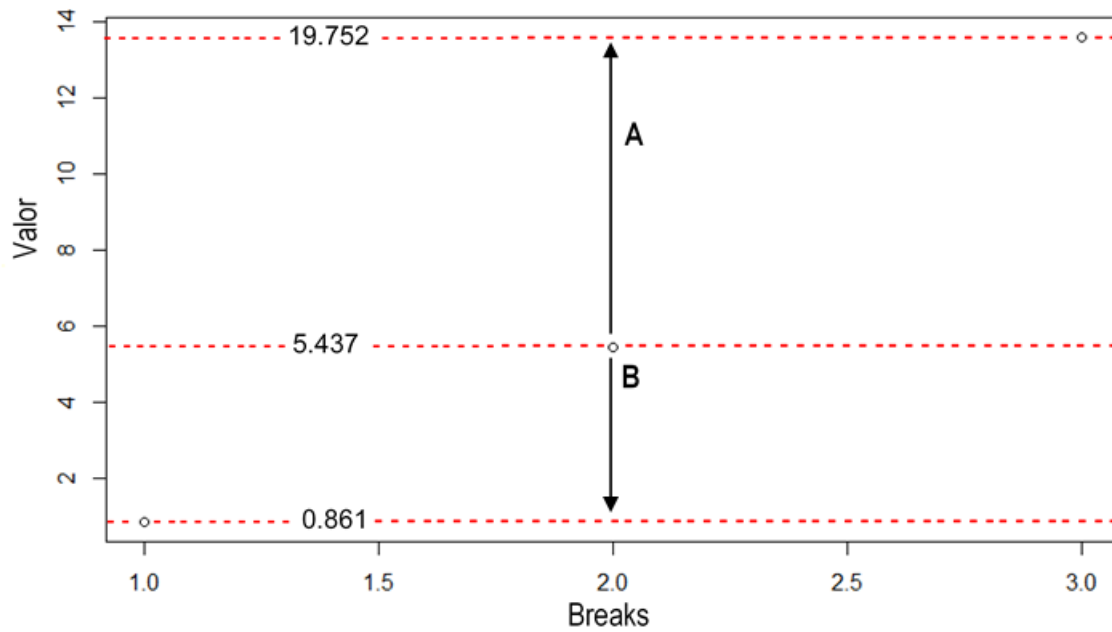
Anexo 4. Gráficas de los valores obtenidos de los umbrales naturales de Jenks.



A. Umbrales naturales de Jenks a nivel de especie; número de breaks: 3. Alta importancia relativa (A) valores ≤ 13.195 ; Baja importancia relativa (B) valores > 13.195



B. Umbrales naturales de Jenks a nivel de género; número de breaks: 3. Alta importancia relativa (A) valores ≤ 10.578 ; Baja importancia relativa (B) valores > 10.578 .



C. Umbrales naturales de Jenks a nivel de familia; número de breaks: 3. Alta importancia relativa (A) valores ≤ 5.437 ; Baja importancia relativa (B) valores > 5.437 .

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Mapas de idoneidad ambiental y mapas binarios de todas las especies modeladas disponibles en: <https://n9.cl/11uqsy>