



Universidad Veracruzana

**Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías**

**Región Veracruz**

Maestría en Ecología y Pesquerías

**Análisis paleoclimático de las áreas de distribución potencial  
de los corales escleractinios zooxantelados en el Corredor  
Arrecifal del Suroeste del Golfo de México**

Tesis para obtener el grado de Maestra en  
Ecología y Pesquerías

Presenta:

**Aracely Aileen Aja Arteaga**

Director:

Dr. Leonardo D. Ortiz Lozano

Julio de 2022

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”



# Universidad Veracruzana

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías  
Región Veracruz

Maestría en Ecología y Pesquerías

*Análisis paleoclimático de las áreas de distribución potencial de los corales escleractinios zooxantelados en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*

Tesis para obtener el grado de Maestra en  
Ecología y Pesquerías

Presenta:

Aracely Aileen Aja Arteaga

Director:

Dr. Leonardo D. Ortiz Lozano

Co Directora:

Dra. Ana L. Gutiérrez Velázquez

Asesor interno:

Dr. David Salas Monreal

Asesor externo:

Dr. Octavio R. Rojas Soto

# Agradecimientos

A la Universidad Veracruzana por aceptarme en el programa de maestría en Ecología y Pesquerías del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada con número 1038597, lo que permitió enfocarme en el proyecto de investigación que se presenta en este escrito.

Al proyecto Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.

Al proyecto CONACyT Ciencia Frontera 2019/39553.

Al Laboratorio de Biogeografía y Conservación del Instituto Tecnológico de México Campus Boca del Río por permitirme utilizar sus instalaciones para realizar este proyecto de investigación.

Al Centro Mexicano de Derecho Ambiental A. C. por su contribución en el proyecto del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.

A mi comité tutorial: El Dr. Octavio R. Rojas Soto y el Dr. David Salas Monreal, y en especial al Dr. Leonardo Ortiz y la Dra. Ana Lilia Gutiérrez, porque a lo largo de todos estos años me han enseñado mucho más de lo que les corresponde y les doy las gracias por la gran amistad que hemos formado.

A mi mamá Alicia Arteaga Aponte y mis hermanas Alicia Aja Arteaga y Ailet Aja Arteaga, porque durante esta experiencia siempre conté con su apoyo incondicional.

A Felipe Toro Cardona, por su paciencia y gran ayuda al momento de elaborar los modelos de esta tesis.

# Tabla de contenidos

<i>Agradecimientos</i> .....	1
<i>Tabla de contenidos</i> .....	2
<i>Resumen</i> .....	4
<i>I. INTRODUCCIÓN</i> .....	5
<i>II. ANTECEDENTES</i> .....	10
2.1 Patrones de distribución (diversidad alfa y beta) .....	10
2.2 Del concepto de nicho ecológico a los modelos de distribución de especies.....	11
2.3 Análisis paleoclimáticos: Herramientas para comprender el pasado. ....	18
2.4 Respuesta de la diversidad ante variaciones climáticas.....	19
<i>III. HIPÓTESIS</i> .....	23
<i>IV. OBJETIVOS</i> .....	23
4.1 Objetivo General.....	23
4.2 Objetivos Específicos.....	23
<i>V. MATERIAL Y MÉTODO</i> .....	24
5.1 Descripción del área de estudio .....	24
5.2 Determinar la riqueza y similitud de la composición de especies coralinas zooxanteladas que se distribuyen en la región del Gran Caribe, y su relación con el Corredor Arrecifal. ....	26
5.3 Establecer las condiciones ambientales (nichos ecológicos) de las diferentes especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México para identificar sus áreas de distribución potencial actual en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. ....	28
5.4 Realizar transferencias de los nichos de especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (hacia el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio).....	31
5.5. Analizar el efecto de la variabilidad climática (actual y pasada) sobre la distribución de los corales escleractineos zooxantelados, para identificar sus cambios espaciales potenciales a lo largo de las tres ventanas temporales. ....	32
<i>VI. RESULTADOS</i> .....	33

6.1. Determinar la riqueza y composición de especies coralinas escleractinias zooxanteladas que se distribuyen en la región del Gran Caribe, y su relación con el Corredor Arrecifal. ....	33
6.2. Establecer las condiciones ambientales (nichos ecológicos) de las diferentes especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México para identificar sus áreas de distribución potencial actual en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. ....	38
6.3. Realizar transferencias de los nichos de especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (hacia el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio). ....	42
6.4. Analizar el efecto de la variabilidad climática (actual y pasada) sobre la distribución de los corales escleractineos zooxantelados, para identificar sus cambios espaciales potenciales a lo largo de las tres ventanas temporales. ....	45
<i>VII. DISCUSIÓN</i> .....	<i>50</i>
<i>VIII. CONCLUSIONES</i> .....	<i>57</i>

## Resumen

Una de las principales interrogantes sobre la premisa del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (CASGM) es el continuo paisajístico que caracteriza la presencia de los organismos coralinos escleractinios zooxantelados que se distribuyen en esa región; dicho continuo se infiere a través de las áreas de distribución de tales organismos. En el presente trabajo, se busca responder si el continuo paisajístico que se presenta hoy en día frente a las costas de Veracruz, ha existido desde el Último Máximo Glaciar o se formó recientemente. Para ello, usando MaxEnt, se realizaron Modelos de Nicho Ecológico y de Distribución de Especies de 36 corales escleractinios zooxantelados actualmente presentes en el CASGM. Los modelos obtenidos se transfirieron a dos períodos pasados: Holoceno medio (6,500 años) y Último Máximo Glaciar (21,000 años). Los mapas de distribución potencial obtenidos permitieron analizar los patrones geográficos de dichas especies en cada periodo. La comparación entre los periodos, sugiere que la mayor parte de las áreas de distribución actualmente observadas en el CASGM, existieron al menos desde el Holoceno medio, aunque incluso algunas especies pudieron estar presentes desde el UMG.

# I. INTRODUCCIÓN

En la plataforma continental del estado de Veracruz se ha identificado una franja de 115 estructuras arrecifales (Martos, 2010; Maruri-Cruz, 2012; Cortés-Useche, 2014; Ortiz-Lozano *et al.*, 2013; Ortiz-Lozano *et al.*, 2018a; 2018b; Ortiz-Lozano *et al.*, 2019; 2020; 2021) cuyos límites van desde la laguna de Tamiahua hasta el río Tonalá; esta franja de arrecifes da lugar al Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (CASGM) (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013).

Las estructuras que componen al Corredor Arrecifal se clasifican en arrecifes bordeantes y arrecifes de plataforma; estos últimos pueden ser arrecifes emergidos (<10m de profundidad) o sumergidos (>10 m de profundidad) (Ortiz-Lozano *et al.*, 2018). La superficie de los distintos tipos de arrecifes no es homogénea; es decir, existen 77 arrecifes bordeantes y de plataforma emergidos, con una superficie aproximada de 3568 Ha, mientras que los arrecifes de plataforma sumergidos están constituidos por 38 estructuras y cubren un área de 2192 Ha (Ortiz-Lozano *et al.*, 2021).

Los arrecifes de Veracruz tienen distintos orígenes. Existen formaciones arrecifales de origen biológico (*V.gr* arrecife coralino), geológico (*V.gr* arrecife rocoso, compuesto de rocas ígneas o sedimentarias) o una combinación de ambos (*V.gr* arrecife rocoso-coralino) (Ortiz-Lozano *et al.*, 2021). De esta manera, la heterogeneidad ambiental generada por los distintos tipos de formaciones arrecifales y las corrientes marinas, dan como resultado una gran biodiversidad a nivel paisajístico. Es importante mencionar que en el medio marino las corrientes juegan un papel crucial para la conectividad, ya que facilitan la dispersión de materia biótica o abiótica, como es el caso de los organismos bentónicos con estadios larvarios (Carr *et al.*, 2017).

La conectividad es la función principal de un corredor, y es el grado en el cual los elementos del paisaje facilitan o restringen el desplazamiento de materia biótica y abiótica entre los parches coralinos. Presenta dos componentes: el estructural y el funcional (Taylor *et al.*, 1993), el primero se refiere a las características físicas del entorno que brindan conectividad en el paisaje, y el segundo, a la habilidad de las especies (o ensambles de

especies) de dispersarse a lo largo de un paisaje (*V.gr.* dispersión larvaria) (Baudry & Merriam, 1988).

En el océano, las corrientes propician la conectividad de manera horizontal, como consecuencia de los movimientos latitudinales o longitudinales de masas de agua, o de manera vertical, por el flujo de materia que desciende o asciende en los distintos estratos de profundidad (Szmant & Meadows, 2006; Shlesinger & Loya, 2021).

En el Corredor Arrecifal se han realizado diversos estudios relacionados con la conectividad: desde la conectividad oceanográfica a través de modelos de circulación de corrientes (Salas-Monreal, 2010) hasta evaluar la conectividad larvaria (San Vicente-Añorve *et al.*, 2014; Villegas-Sánchez *et al.*, 2014); también se han generado estudios que hacen aproximaciones sobre la conectividad con ayuda de modelos de nicho (Colmenares-Campos, 2020), los cuales facilitan el análisis de las condiciones ambientales donde se distribuye un organismo. Dado que la conectividad asegura la biodiversidad, es importante evaluarla desde todos sus enfoques para identificar y priorizar áreas potenciales de conservación (Balbar & Metaxas, 2019).

En los 650 km de extensión que posee el CASGM se encuentran dos Áreas Naturales Protegidas (ANP) bien definidas: en la porción norte, frente a los municipios de Tamiahua y Tuxpan, se encuentra el Área de Protección de Flora y Fauna Sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT), y en la porción centro, frente a la zona conurbada Veracruz-Boca del Río, el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV). En la porción sur, frente a la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, existe una serie de formaciones arrecifales rocosas y coralinas denominada Arrecifes de Los Tuxtlas (AT) (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013), dicho complejo arrecifal se encuentra en proceso de designación como un ANP (CONANP, 2018).

Estas áreas con protección legal se componen, en su mayoría, por arrecifes emergidos y bordeantes, dejando vulnerables a los arrecifes sumergidos que acortan las distancias entre los tres sistemas (SALT, SAV y AT) (Fig.1). Por lo anterior, es pertinente considerar al CASGM bajo una red de Áreas Marinas Protegidas, lo que permitiría cumplir con los objetivos ecológicos y sociales de manera sustentable a través de la gestión integrada de las distintas partes interesadas, en lugar de designar áreas individuales que no cumplen dichos objetivos (CMAP & IUCN, 2007).



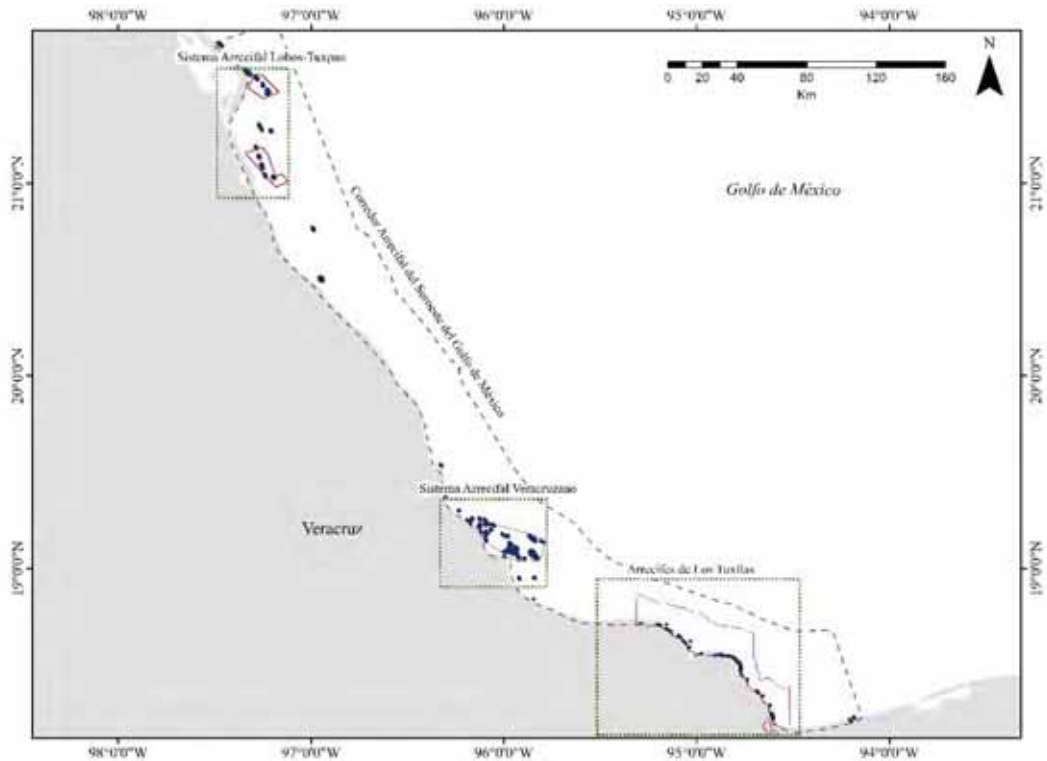


Figura 1. El Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Elaboración propia

La gran cadena de arrecifes que componen al Corredor Arrecifal brinda diversos servicios ecosistémicos como: a) soporte, ya que dentro del mismo existe una gran diversidad y productividad que permite que se realicen los procesos ecológicos adecuadamente; b) provisión, debido a que provee sustento a muchas familias de comunidades costeras cuya principal actividad para la obtención de ingresos es la pesca, así como a todas las personas que trabajan en los distintos eslabones de la cadena productiva de las pesquerías en todo el país (Ávila-Pérez, 2016); c) regulación, puesto que los arrecifes reducen la intensidad de los fenómenos hidrometeorológicos extremos que protegen la costa y la infraestructura urbana asociada, lo que permite el desarrollo de actividades económicas como el comercio marítimo; y d) culturales, dado que la heterogeneidad ambiental del Corredor genera un gran escenario paisajístico que permite realizar actividades recreativas y de esparcimiento, de igual manera, los arrecifes de Veracruz están muy relacionados con los procesos culturales de las comunidades costeras (Ortiz-Lozano *et al.*, 2018a; 2018b; 2019; Escamilla-Pérez *et al.*,

2021; Aldasoro-Said & Ortiz-Lozano, 2021). Los servicios ecosistémicos antes mencionados son producto de la conectividad, la cual se ve afectada negativamente debido a las perturbaciones continuas a estos ecosistemas arrecifales (Field & Parrot, 2017).

A pesar de la importancia del Corredor Arrecifal, estos ecosistemas son impactados continuamente por la contaminación, la pérdida de biodiversidad, la descarga de aguas residuales, el crecimiento urbano no planificado, la sobrepesca (Granados-Barba *et al.*, 2015), la navegación (Hayasaka-Ramírez & Ortiz-Lozano, 2014), la ampliación del puerto de Veracruz (Valadez-Rocha & Ortiz-Lozano, 2013), y la industria de los hidrocarburos (Ramos-Castillo, 2015; Ortiz-Lozano *et al.*, 2021).

Es importante generar un esquema legal en el que se incluyan áreas con distintos niveles de protección; es decir, zonas donde no se permitan actividades extractivas o que afecten al ecosistema y áreas de múltiples usos; de esta manera los recursos serán aprovechados de manera sustentable. De modo que, para elaborar estrategias de conservación en el CASGM, es deseable entender el sistema en su totalidad, por lo que es necesario comprender la conectividad desde todos sus enfoques.

A partir de esto, con ayuda de Modelos de Nichos Ecológicos (MNE) y de Distribución de Especies (MDE), Colmenares-Campos (2020) realizó un estudio que se basó en la modelación de variables ambientales que favorecen el desarrollo de las especies coralinas zooxanteladas en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Como resultado, se observó una franja de idoneidad ambiental para la presencia potencial de diversas especies de corales escleractineos zooxantelados frente a las costas de Veracruz.

Los MNE son herramientas que permiten reconstruir las condiciones ambientales idóneas (nichos ecológicos) de las especies (Graham *et al.*, 2004), mientras que los MDE identifican en la geografía los sitios donde se encuentran tales condiciones (Guisan & Zimmermann, 2000; Wiley *et al.*, 2003; Guisan & Thuiller, 2005). Estos modelos se basan en el concepto de nicho ecológico de Hutchinson (1957), al cual lo define como la suma de todos los factores ambientales que actúan en un organismo y que le permite subsistir indefinidamente sin la necesidad de inmigración, es decir, es una región en un espacio  $n$ -dimensional (Hutchinson, 1957).

Algunos ejemplos de la aplicación de estos modelos correlativos va desde estimar las áreas de distribución de las especies (Guisan & Zimmermann, 2000), evaluar el potencial invasor de especies no nativas (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011), abordar cuestiones de salud

pública (Liria & Navarro, 2010), la planificación de la conservación (Guisan *et al.*, 2013), y predecir o inferir los impactos del cambio climático en las distribuciones (Pearson & Dawson, 2003), ya que los modelos no obedecen a una sola escala temporal, sino que pueden proyectarse al presente o futuro, e incluso, realizar transferencias al pasado (Martínez-Meyer, 2014).

A partir del continuo de condiciones ambientales favorables actualmente para los corales escleractinios zooxantelados en el Corredor Arrecifal, y con base en la teoría de conservadurismo de nicho (que sugiere que las especies tienden a mantener sus nichos ecológicos en el tiempo (Martínez-Meyer, 2014); en el presente estudio se analizó, utilizando MNE y MDE, si los corales han mantenido áreas de distribución similares desde el Último Máximo Glacial. El entender el comportamiento pasado del continuo ambiental relacionado con el CASGM, es una herramienta útil para evaluar la influencia de las alteraciones climáticas actuales y futuras.

## II. ANTECEDENTES

### 2.1 Patrones de distribución (diversidad alfa y beta)

La biogeografía es el estudio de los patrones de distribución geográfica de los organismos y los factores que determinan esos patrones (Muller-Hohenstein, 2001). La biogeografía histórica puede contribuir a dos puntos principales de la ecología: el estudio de patrones a gran escala de riqueza de especies, y en la ecología comunitaria, la composición de las comunidades a escala local depende del conjunto de especies regionales (Wiens & Donoghue, 2004).

Comprender cómo los patrones del paisaje afectan la diversidad de especies es de gran importancia para implementar medidas de conservación (Aggemyr *et al.*, 2018). La riqueza de especies (diversidad alfa) sigue siendo el foco de los estudios biogeográficos y ecológicos del paisaje (Whittaker & Fernandez-Palacios, 2007), ya que es la medida de diversidad más fácil de recopilar en el campo (Gotelli & Chao, 2013) y es útil para comparar conjuntos de datos (Fahrig, 2017). La riqueza de especies en un lugar determinado es el resultado de tres factores: la tasa de especiación, la tasa de extinción y la dispersión de especies (McGlynn, 2010).

Los parches de hábitat con la misma riqueza pueden tener ensambles de especies completamente diferentes (Aggemyr *et al.*, 2018), por lo que diversos autores coinciden con que los cambios en la composición de las especies (diversidad beta) son más importantes e informativos del patrón y los procesos ecológicos (Ferrier, 2002; Anderson *et al.*, 2011; Hillebrand *et al.*, 2018).

Para medir la diversidad beta, los análisis requieren generalmente un marco estadístico basado en la distancia (Anderson *et al.*, 2011), pero este tipo de análisis no tienen en cuenta dos no linealidades clave que a menudo se manifiestan en las diferencias por pares (Ferrier *et al.*, 2007): **a)** muchas medidas de disimilitud ecológica están restringidas entre 0 y 1 y, por lo tanto, se saturan en un valor máximo de 1 una vez que los pares de ensamblajes son completamente diferentes (es decir, una mayor distancia ambiental entre sitios en un par no puede aumentar la disimilitud ecológica más allá de un valor de '1'), y **b)** el cambio en la composición del ensamblaje puede ocurrir más rápidamente en algunos puntos a lo largo de los gradientes ambientales que en otros (Faith & Ferrier, 2002; Fitzpatrick *et al.*, 2013).

A partir de esto, Ferrier (2002) lideró el desarrollo de modelos de disimilitud generalizada (GDM; Ferrier *et al.*, 2004; 2007). Este enfoque fue estimulado por la necesidad de mejorar la información sobre la distribución y los impulsores de la biodiversidad para informar las decisiones de conservación (Mokany *et al.*, 2022). Los GDM han sido utilizados en estudios de sistemas terrestres, así como marinos y acuáticos (Koubbi *et al.*, 2011; Leathwick *et al.*, 2010), y la mayoría de sus aplicaciones se han centrado en modelar cambios en la composición del ensamblaje (Mokany *et al.*, 2022).

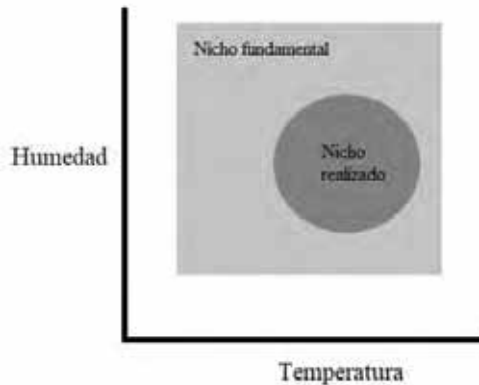
## **2.2 Del concepto de nicho ecológico a los modelos de distribución de especies.**

El término de nicho ecológico ha estado en debate por diversos autores a lo largo del tiempo (Grinnell, 1917; Elton, 1927; Hutchinson, 1957; McArthur, 1958; Chase & Leibold, 2003; Soberón 2007). El primero en atribuir un significado al concepto fue Grinnell (1917), quien lo definió como “la unidad de distribución más pequeña dentro de la cual cada especie se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales”; para este autor el nicho es una característica del ambiente y no de las especies, su definición se basa en variables no interactivas o por las cuales las especies no compiten. Por otro lado, Elton (1927) explicó que el nicho es el papel funcional de una especie en la comunidad; este concepto tiene que ver con variables que están directamente relacionadas en la vida de las especies y que son modificadas por las mismas.

Ambas interpretaciones demuestran un contexto contrario; Grinnell resalta las condiciones abióticas para el desarrollo de la especie, mientras que Elton se centra en el papel trófico e interacciones bióticas necesarias para que la especie pueda subsistir. De modo que, la ambigüedad en el concepto fue producto de que los autores no distinguieran entre las respuestas de los organismos a su entorno y los efectos de los organismos en su entorno (Chase & Leibold, 2003).

Finalmente, Hutchinson inspirado por Grinnell y Elton, propuso un nuevo enfoque al concepto de nicho ecológico. Este autor definió al nicho como “todas aquellas condiciones (bióticas y abióticas) óptimas en el hipervolumen n-dimensional, en las cuales la especie puede y podría lograr su desarrollo y subsistencia” (Hutchinson, 1957). Hutchinson afirmó que las condiciones bajo las cuales las especies podrían vivir son a menudo más amplias que las condiciones en donde en realidad viven, y esto se debe frecuentemente a las interacciones

bióticas. De este modo, se diferenciaron dos espacios: el nicho fundamental y el nicho realizado o efectivo. El primero se refiere a todo el espacio del hipervolumen n-dimensional en la ausencia de otras especies, y el segundo, a la parte del nicho fundamental en la que las especies están restringidas por las interacciones interespecíficas (Hutchinson, 1957) (Fig. 2).



**Figura 2. Gráfica que representa el nicho fundamental y realizado, compuesto por dos variables: temperatura y humedad.** Tomada de: "Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective" por Soberón, J.M. 2010.

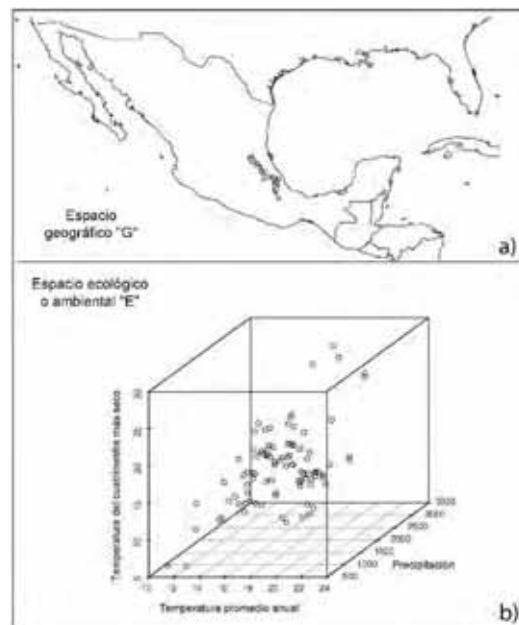
De acuerdo con Peterson *et al.* (2011) el hipervolumen n- dimensional está compuesto por variables escenopoéticas o no interactivas, y por variables bionómicas o modificables por la especie (Hutchinson, 1978). Las variables escenopoéticas son aquellas condiciones ambientales para las cuales la competencia no es relevante, su dinámica no es modificada por la presencia o ausencia de una especie en particular (*V. gr.* Temperatura, salinidad); en cambio, las variables bionómicas afectan la aptitud de la población de manera reguladora, por lo que pueden ser modificadas por la especie (*V.gr.* presencia de competidores, depredadores o mutualistas dinámicamente acoplados, o recursos) (Soberón, 2010; Peterson *et al.*, 2011).

Ambos tipos de variables pueden ser utilizados para estimar el nicho de las especies; sin embargo, la dificultad de medir las variables bionómicas ha generado que la información sobre ellas sea limitada, impidiendo su aplicación para estimar nichos ecológicos. En cambio, al considerarse como factores abióticos, las variables escenopoéticas disponen de una gran cantidad de información digitalizada, por lo que son utilizadas para generar Modelos de Nichos Ecológicos y de Distribución de Especies.

Paralelamente al concepto de nicho ecológico se encuentra el de *área de distribución*, que se define como la zona donde la especie tiene la capacidad de acceder y cuenta con las condiciones abióticas e interacciones bióticas (en todas las escalas) para el favorecimiento de su desarrollo (Mota-Vargas *et al.*, 2019). A diferencia del nicho ecológico, el área de distribución está determinada por tres factores: a) sus tolerancias ambientales (su nicho fundamental), b) las interacciones con otras especies y c) su capacidad de dispersión en períodos de tiempo (Gaston, 2003; Soberón & Peterson 2005; Soberón *et al.*, 2017). Dicho de otro modo, el área de distribución se determina por la interacción de más factores, en comparación con el nicho fundamental de la especie (Soberon & Peterson, 2005).

Para entender qué son y cómo funcionan los MNE y MDE, es fundamental hablar sobre la correspondencia a la que se refiere la dualidad de Hutchinson. Conceptualmente, esta correspondencia toma en cuenta dos espacios: el geográfico y ecológico o ambiental (Mota-Vargas *et al.*, 2019) (Fig. 3); el espacio geográfico (**G**) indica donde están ubicados los individuos en el planeta (área de distribución), y el espacio ecológico o ambiental (**E**) está representado por las variables escenopoéticas (nicho fundamental) (Colwell & Rangel, 2009). Es preciso señalar que **E** y **G** están relacionados directamente, ya que a cada punto en **G** corresponde a un punto en **E**, y un solo punto en **E** puede corresponder a muchos en el espacio **G** o a ninguno (Colwell & Rangel, 2009).

Esta correspondencia se puede estimar con ayuda de Sistemas de Información Geográfica (SIG) y variables ambientales en formato ráster, las cuales pueden ser obtenidas a través de modelos de interpolación de datos de estaciones meteorológicas: WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)), BioORACLE (<http://www.bio-oracle.org/index.php>), Chelsa (<http://chelsa-climate.org/>), o mediante los Modelos de Circulación General Oceánica Atmosférica (AOCGM, por sus siglas en inglés). El mecanismo consiste en aplicar una gradilla con una resolución dada, bajo una proyección cartográfica específica, sobre la región de interés, obteniendo los valores de las variables usadas para el espacio de nicho (Peterson *et al.*, 2011), el cual se lleva a cabo en el espacio **E**. A diferencia de los modelos de nicho que se efectúan en el espacio **E**, la modelación de áreas de distribución se lleva a cabo en el espacio **G** (Soberón *et al.*, 2017).



**Figura 3. Dualidad de Hutchinson.** Tomada de: “Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico” por Mota-Vargas *et al.* 2019.

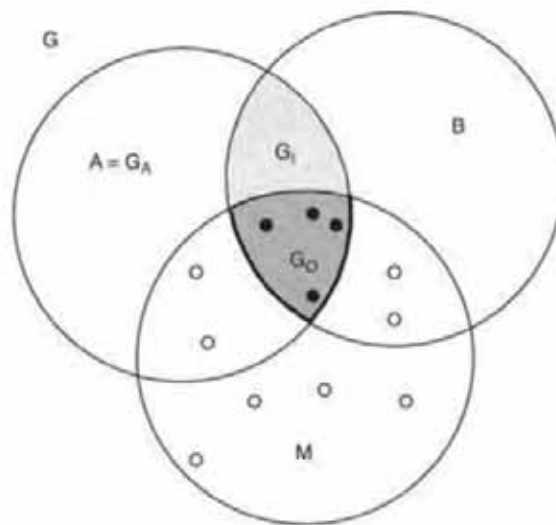
Una manera más simple de explicar esto es a través del Diagrama BAM (Soberón & Peterson, 2005) (Fig. 4): existen tres factores principales que limitan la distribución de una especie; el diagrama BAM explica, desde el espacio geográfico, que una especie tiene altas probabilidades de ser observada en aquellas regiones del planeta donde: a) estén presentes las condiciones abióticas necesarias “**A**”, b) existan las condiciones bióticas favorables “**B**”, y c) las regiones que han sido accesibles para la especie en un periodo de tiempo relevante “**M**” (Soberón *et al.*, 2017).

La intersección de estos tres factores representa el área que está siendo ocupada por la especie (**Go**), mientras que **Gi** muestra el área potencialmente invadible, es decir, una región con condiciones favorables pero que se ha mantenido fuera de las capacidades de dispersión de la especie. La unión de **Go** y **Gi** da como resultado la distribución potencial **Gp** y se define como los lugares donde existen las condiciones bióticas y abióticas idóneas para que una especie pueda vivir (Jiménez-Valverde *et al.*, 2008).

El espacio **E** y **G** se relacionan a través de los nichos y las áreas de distribución (Tabla 1). En ese sentido, cabe mencionar que para modelar las áreas de distribución de las especies se relacionan las observaciones de campo de los taxones con variables ambientales



predictivas, basadas en una respuesta estadística o teórica (Guisan & Zimmermann, 2000). Resulta entonces que cuando se utilizan algoritmos para modelar distribuciones de especies, el algoritmo combina las presencias y las capas ambientales para generar un objeto en el espacio **E**, que es posteriormente proyectado a **G** como consecuencia de la dualidad de Hutchinson (Guisan & Zimmermann, 2000; Peterson *et al.*, 2011).



**Figura 4. Diagrama BAM.** Tomada de: "Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas" por Soberón & Peterson. 2005.

Tabla 1. Descripción de los componentes del espacio geográfico y ambiental.	
Espacio G	Espacio E
A (área potencial)	N*F (nicho existente)
Go (área ocupada)	NR (nicho realizado)
Gi (área invadible)	Nicho realizado acotado por movimientos
Observaciones	Modelo de nicho. Probablemente intermedio entre N*F y NR.

Tomada de: "Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución" por Soberón *et al.* 2017.

Dentro de los algoritmos que se utilizan para la modelación de la distribución geográfica de las especies se encuentran: a) envolturas ambientales (BIOCLIM, Envelope score) (Busby, 1991; Hirzel *et al.*, 2002), b) Distancias ambientales (Euclidiana, Mahalanobis, Manhattan), c) Regresiones y clasificaciones (GAM, GLM, MARS) (Guisan & Zimmermann, 2000), c) Inteligencia artificial (Redes neuronales, Boosted Regression Trees) (Lek *et al.*, 1996), d) Algoritmos genéticos (GARP) (Stockwell, 1999), e) Estructura de varianzas (PCA), y f) Máxima Entropía (Maxent) (Phillips *et al.*, 2006).

Los distintos algoritmos trabajan de manera diferente, por ejemplo, algunos aceptan tipos de datos de entrada únicamente de presencia (BioCLIM, Malahanobis), otros de presencia y ausencia (GLM, Redes neuronales), presencia y pseudoausencia (las cuales se crean asumiendo la no presencia de la especie) (GARP), y por último, presencia con variables de entorno (es decir, la caracterización de las condiciones ambientales presentes en el área de estudio) (ENFA, Maxent) (Martínez-Meyer, 2014<sup>b</sup>; Mota-Vargas *et al.*, 2019). La selección del algoritmo depende del tipo de datos con los que se cuente (Elith *et al.*, 2006) y del funcionamiento de cada algoritmo, ya que algunos se desempeñan con mayor eficacia cuando el número y la calidad de registros es baja, mientras que otros son más robustos cuando la calidad de los datos mejora (Martínez-Meyer, 2014b).

La aplicación de MNE y MDE ha sido menos común en ambientes marinos en comparación con los terrestres (Wiley *et al.*, 2003; Saupe *et al.*, 2014; Melo-Merino *et al.*, 2020) debido a la dificultad de obtener datos representativos de las presencias de taxones marinos y los parámetros ambientales asociados a estos (Richardson & Poloczanska, 2008). No obstante, Melo-Merino *et al.* (2020) realizaron una revisión de 328 artículos relacionados con MNE y MDE en el medio marino, en la cual detallan las aplicaciones potenciales de dichas herramientas. Dentro de los trabajos con MNE y MDE que están orientados al medio marino, pocos se han centrado en invertebrados marinos (Robinson *et al.*, 2011; Russell *et al.*, 2012; Saupe *et al.*, 2014; Stranges *et al.*, 2019), a pesar de que estos grupos tienen varios atributos que los hacen muy adecuados para el modelado de distribución de especies (Robinson *et al.*, 2011); y en el caso de los corales escleractinios hermatípicos, son especies de interés que sirven para elaborar estrategias de conservación por su gran capacidad de formar ecosistemas con basta diversidad (Ortiz-Lozano *et al.*, 2009; Melo-Merino *et al.*, 2020).

Entre los trabajos con aplicación de MNE y MDE en invertebrados marinos dentro del suroeste del golfo de México, destaca el de Colmenares-Campos (2020) que realizó modelos de nicho ecológico y de distribución potencial de corales escleractineos zooxantelados registrados en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. El análisis permitió conocer cuáles son las variables con mayor influencia en los corales escleractineos zooxantelados que están presentes en el Corredor Arrecifal: Ph, salinidad, batimetría, temperatura, nutrientes, saturación de aragonita y oxígeno disuelto; también encontró que frente a las costas del estado de Veracruz existe una franja de idoneidad ambiental que permite el desarrollo de las especies coralinas. Lo anterior sentó las bases para poder denominar esta área como un corredor ecológico.

## **2.3 Análisis paleoclimáticos: Herramientas para comprender el pasado.**

El clima de la Tierra ha estado en constante cambio a lo largo de su historia. Esto ha ocasionado que las condiciones ambientales actuales y pasadas sean no análogas (William & Jackson, 2007), dando como resultado que las áreas de distribución de las especies cambien a través del tiempo.

La variabilidad climática deja evidencia en ciertos organismos (árboles, corales) o materiales (sedimentos marinos y lacustres, hielo, depósitos de cuevas y material biológico subfósil en depósitos glaciares, características erosivas y fenómenos periglaciares) (Bradley, 2015), que puede ser muestreada y analizada utilizando una variedad de métodos físicos y químicos (INECC-PNUD, 2017). A estos organismos o materiales se les conoce como paleoindicadores o proxies, y son muy útiles para reconstruir escenarios ambientales del pasado; un ejemplo de lo anterior, son los corales escleractineos (Buddemeier & Smith, 1988; Blanchon & Shaw, 1995; Blanchon *et al.*, 2009; Woodroffe & Webster, 2014).

El clima del pasado puede ser reconstruido a través de paleoindicadores y Modelos de Circulación General (CGM, por sus siglas en inglés). Los CGM se encargan de estimar la dinámica climática pasada a través de simulaciones de los procesos físicos que operan en la atmósfera, océanos y superficie terrestre (Braconnot *et al.*, 2012); actualmente, existen múltiples CGM desarrollados por varios grupos de investigación, que basan sus simulaciones en diferentes condiciones experimentales iniciales y en diversos algoritmos (Harrison *et al.*, 2016).

Hoy en día, los escenarios climáticos que se han generado están disponibles en formato ráster con distintas resoluciones, y en diversas plataformas, como: WorldClim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)), PaleoClim (<http://paleoclim.org/>), Ecoclimate ([www.ecoclimate.org](http://www.ecoclimate.org)), MARSPEC (<http://www.marspec.org/Home.html>), entre otros. De esta manera, la disponibilidad de datos paleoambientales digitalizados, aunado a los MNE y MDE, sirven como herramientas para analizar los cambios en la distribución de taxones a lo largo del tiempo (Guevara *et al.*, 2018). Estos análisis brindan información sobre donde se encontraban geográficamente las condiciones favorables para las especies en el pasado, y donde se encuentran en la actualidad; a las proyecciones resultantes de estos modelos se les conoce como análisis paleoclimáticos.

Los resultados de los análisis paleoclimáticos proporcionan información sobre los procesos biogeográficos: el intercambio de biotas, especiación, la extinción regional o global (Ricklefs & Schluter, 1993), ya que en ocasiones están influenciados por la variabilidad ambiental (Moo-Llanes *et al.*, 2020).

## **2.4 Respuesta de la diversidad ante variaciones climáticas.**

Desde que la Tierra se formó, las condiciones ambientales han estado sujetas a cambios que son derivados de variaciones orbitales (Uriarte-Cantolla, 2010) o de la alteración de gases en la atmosfera causada por microorganismos (Tang & Chen, 2013). A tales variaciones orbitales se les denominan ciclos de Milankovitch, y consisten en tres movimientos: a) precesión, que ocurre cada 21,000 años, b) oblicuidad, que tiene un periodo aproximado de 40,000 años, y c) excentricidad, con periodos de 405,000 y 100.000 años (Berger, 2021). En conjunto, estos movimientos son los responsables de que exista alternancia de etapas más frías que el clima actual ( $\sim 8$  °C menos), y etapas en las que el clima es similar o un poco más cálido que el presente (de 2 a 3 °C mayor) (Caballero *et al.*, 2010).

Como consecuencia de los movimientos de Milankovitch, el periodo Cuaternario está representado por eventos bruscos de inestabilidad climática, que afectaron a todas las latitudes con una mayor o menor intensidad (Uriarte-Cantolla, 2010). Estas afectaciones dieron lugar a cambios muy marcados en el volumen total de hielo, el nivel del mar y la temperatura global (Bradley, 2015). En este periodo, el volumen de agua de mar está determinado en gran medida por el volumen cambiante de las capas de hielo, y la redistribución asociada de la masa de hielo y agua provoca la deformación de la superficie terrestre y del geoide: el primer cambio se conoce como cambio eustático del nivel del mar, mientras que el segundo se denomina isostasia glacial e hidroisostásica o cambio geoidal (Kayanne & Hongo, 2011).

Para explicar en qué consisten los eventos de variabilidad climática durante el Cuaternario, es necesario destacar que este periodo está compuesto por dos lapsos de duración muy desigual: el Pleistoceno, que data de hace 2,6 millones de años (Kayanne & Hongo, 2011) hasta hace 11.700 años, y el Holoceno, desde hace 11.700 años hasta el presente (Uriarte-Cantolla, 2010). Es importante señalar que el periodo Cuaternario ha estado marcado por una sucesión continua de glaciaciones y períodos interglaciares, en los que

durante los periodos glaciales se acumuló una gran cantidad de nieve en latitudes bajas y medias, provocando que el nivel del mar descendiera considerablemente.

En el Cuaternario Tardío (126,000 años ap. - actual) se inició el periodo glacial más reciente, conocido como “glaciación de Wisconsin”, que dató aproximadamente de hace 75,000 a 11,000 años. Dentro de este periodo, se encuentra el Último Máximo Glacial (UMG), el cual inició hace 22,000 años. Durante el UMG, el volumen global de hielo estaba en su máximo y el nivel del mar estaba en su nivel más bajo (Mix *et al.*, 2001), lo que generó un descenso del nivel del mar de hasta 120 m en función del actual (Clark *et al.*, 2009). Posteriormente, las condiciones ambientales cambiaron hacia un clima más cálido que causó el deshielo de los casquetes polares (Valdeolmillos-Rodríguez, 2005), lo que dio inicio al periodo interglacial actual, el Holoceno.

Debido a los cambios en las condiciones ambientales, el Holoceno (11,700 ap. – 8,000 ap.) está dividido en: el Holoceno temprano (11,700-8,000 a.p.), Holoceno medio (8,000 a.p. – 3,500 a.p.), y Holoceno tardío (3,500 ap – actualidad).

Los estudios actuales demuestran que durante la transición del UMG al Holoceno los casquetes polares comenzaron a descongelarse por diversos factores: aumento de la insolación estival en el hemisferio norte, disminución del albedo, y el incremento de los gases invernadero (*V.gr.* la concentración de metano ascendió de 0,500 ppm a 0,750 ppm, al igual que la concentración de CO<sub>2</sub> incrementó de 260 ppm a 280 ppm) (Uriarte, 2010). Lo anterior, dio como resultado que el nivel del mar incrementara en episodios temporales discontinuos, lo que se denomina transgresión postglacial (Cabioch, 2011; Blanchon, 2011).

Debido a este aumento paulatino del nivel del mar, las especies marinas adoptaron estrategias para combatir al cambio climático. Algunos autores mencionan que ante cambios ambientales bruscos, los organismos ajustan su distribución a sitios donde estén las condiciones óptimas para su desarrollo (Vargas-Ángel *et al.*, 2003; Yamano, 2011; Melo-Merino, 2013). Sin embargo, en alguna situación desfavorable, esto puede llevarlas a la extinción. Por ello, se reconoce que la variabilidad climática determina, en gran medida, la presencia de las especies en la actualidad.

En el medio marino, existen especies que son más sensibles ante los cambios ambientales en comparación a otras; tal es el caso de los corales con esqueleto calcáreo o escleractinios (Hoegh- Goldberg *et al.*, 2007). Estos corales se consideran los principales formadores de arrecifes en los mares tropicales y subtropicales (Roff, 2020), y también son

muy característicos por su estrecha relación endosimbiótica con dinoflagelados fotosintéticos llamados zooxantelas (Stanley, 2003). Este eficiente mecanismo permite a los corales compensar la falta de nutrientes cuando se desarrollan en aguas oligotróficas; sin embargo, la endosimbiosis limita la distribución de los corales de este tipo a la zona fótica, en donde existe disponibilidad de luz para realizar la fotosíntesis (Stambler, 2011; Woodroffe & Webster, 2014).

La fluctuación tan marcada de las condiciones ambientales en el tiempo geológico generó que el nivel del mar aumentara, dando como resultado que la composición fisicoquímica del medio marino cambiara considerablemente. Ello deriva en que los corales migren o se desplacen (de generación en generación) a sitios donde se encuentren las condiciones ambientales que requieren. Esta migración a zonas idóneas para su supervivencia pudo estar presente dentro del mismo arrecife o entre arrecifes aledaños; de modo que, los cambios en el nivel del mar han contribuido a la composición y morfología de los arrecifes (Woodroffe & Webster, 2014).

Durante los períodos glaciales, los arrecifes de coral se forman en el borde de las plataformas continentales o insulares a 100-140 m por debajo del nivel actual del mar; el clima frío durante estos períodos suprime la formación de arrecifes de coral, especialmente en las regiones subtropicales. En cambio, en los períodos interglaciares, el aumento del nivel del mar proporciona espacio para la formación de arrecifes en las plataformas continentales o insulares, y la formación de arrecifes se ve reforzada por el clima cálido (Kayanne & Hongo, 2011).

La transgresión postglacial interactúa con los patrones de crecimiento y la historia del desarrollo de los arrecifes coralinos, ya que estos ecosistemas crecen hacia arriba para llenar el espacio de agua disponible creado por el aumento del nivel del mar (Kayanne & Hongo, 2011). Los diferentes patrones de crecimiento de los arrecifes en respuesta al cambio postglacial en el nivel del mar se pueden clasificar en: mantenimiento, recuperación y abandono (Neumann & Macintyre, 1985).

Los ecosistemas arrecifales presentaron diferentes respuestas ante el cambio del nivel del mar (Fig. 5): a) **Mantenimiento**, los arrecifes crecen a un ritmo igual al aumento del nivel del mar, por lo que mantienen la superficie superior del arrecife cerca de la superficie del mar a lo largo de su crecimiento. Estos arrecifes consisten enteramente en corales de aguas poco profundas a lo largo de su crecimiento, b) **Recuperación**, estos comienzan a crecer

desde un sitio relativamente profundo, alcanzando finalmente el nivel del mar antes o después de que el nivel del mar se haya estabilizado. Los arrecifes de recuperación consisten en facies de aguas poco profundas (corales de ramificación robusta) sustentadas por facies de aguas más profundas que generalmente consisten en corales incrustantes, y **c) abandono**, Los arrecifes que se rinden son aquellos que no pueden alcanzar el nivel del mar en aumento, y finalmente se sumergen profundamente y mueren.

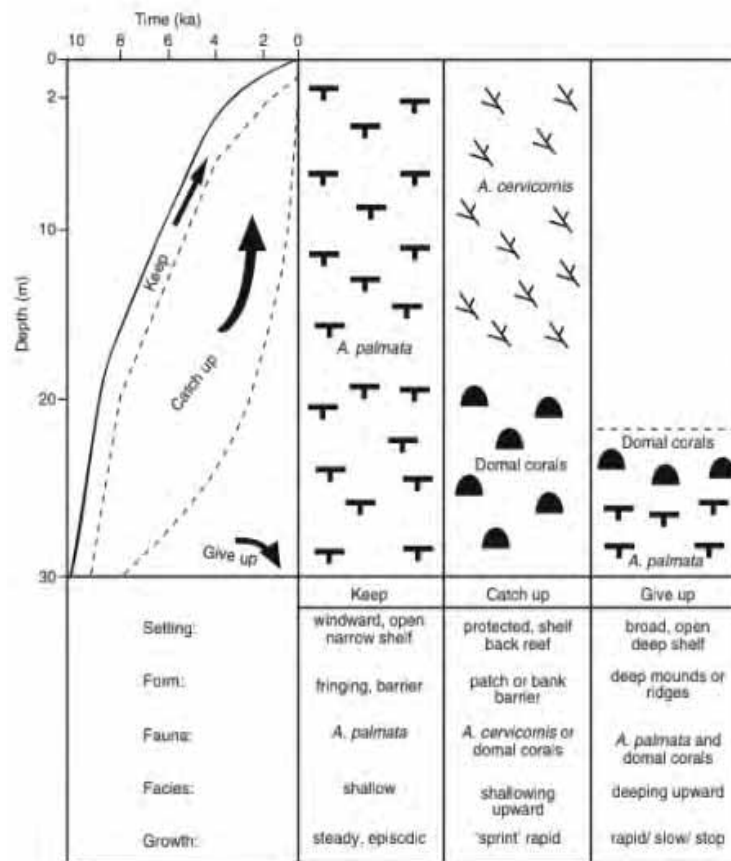


Figura 5. Respuesta de crecimiento arrecifal ante el cambio del nivel del mar postglacial. Tomada de "Sea level change and its effect on reef growth. In: Encyclopedia of modern coral reefs" por Kayanne & Hongo. 2011.



### **III. HIPÓTESIS**

Si las condiciones ambientales del suroeste del Golfo de México han cambiado desde el Último Máximo Glacial y el Holoceno Medio hasta la actualidad debido a la variabilidad climática, entonces se puede inferir que el nicho ecológico de algunas especies coralinas escleractineas se ha desplazado en la geografía, por lo que sus áreas de distribución potencial serán distintas a través del tiempo.

### **IV. OBJETIVOS**

#### **4.1 Objetivo General**

Identificar los cambios potenciales de las áreas de distribución de los corales escleractineos zooxantelados del suroeste del Golfo de México, desde el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio hasta el presente.

#### **4.2 Objetivos Específicos**

1. Determinar la riqueza y similitud de la composición de especies coralinas zooxanteladas que se distribuyen actualmente en la región del Gran Caribe y su relación con el Corredor Arrecifal.
2. Establecer las condiciones ambientales (nichos ecológicos) de las diferentes especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México para identificar sus áreas de distribución potencial actual en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.
3. Realizar transferencias de los nichos de especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (hacia el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio).
4. Analizar el efecto de la variabilidad climática (actual y pasada) sobre la distribución de los corales escleractineos zooxantelados, para identificar sus cambios espaciales potenciales a lo largo de las tres ventanas temporales

## V. MATERIAL Y MÉTODO

### 5.1 Descripción del área de estudio

Las especies coralinas escleractinias zooxanteladas con presencia en el suroeste del golfo de México presentan un rango amplio de distribución geográfica, que va desde el golfo de México hasta el Caribe, e incluso, algunas especies se distribuyen hasta la porción sur de Brasil.

Spaldin *et al.* (2007) realizaron una clasificación biogeográfica marina en la que describen parte del golfo de México, el Gran Caribe y la costa del Atlántico sudamericano hasta Brasil, como un mismo reino denominado “Atlántico Tropical”. La mayoría de las distribuciones de los organismos coralinos utilizados en este estudio se limitan al golfo de México y Caribe, áreas que en conjunto se describen como una misma provincia (Spaldin *et al.*, 2007).

El Gran Caribe es una extensa región del Atlántico occidental que ha experimentado una compleja historia geológica en la que los organismos han tenido varios patrones de colonización y extinción (Salazar-Vallejo, 2000). Esta región se comunica con el Atlántico a través de las corrientes que llegan al continente en las porciones de las Antillas, el litoral de Centroamérica y el norte de Sudamérica. Luego, las aguas resultantes del caribe entran al golfo de México para formar la corriente de Lazo que a su vez transporta material biológico de la región contigua (Salazar-Vallejo, 2000).

El golfo de México se conecta con las Antillas Mayores a través del canal de Yucatán y el Caribe Mexicano; esta región se extiende desde la península de Florida hasta la de Yucatán, y almacena  $2.3 \times 10^6$  km<sup>3</sup> de agua aproximadamente (Vázquez-Botello *et al.*, 2005). Dada su ubicación, en esta área suceden una serie de procesos físicos-químicos, que aunados a procesos geológicos e históricos, han permitido el desarrollo de una gran diversidad de ambientes costeros templados, subtropicales y tropicales (*V.gr.* cayos, islas, dunas, playas, ríos, bahías, estuarios, lagunas costeras, humedales, manglares y arrecifes), que en conjunto integran una compleja heterogeneidad ambiental (Toledo-Ocampo, 2005). Dentro de esta cuenca se descargan de  $31.6 \times 10^6$  kg s<sup>-1</sup> de agua dulce aproximadamente

provenientes de 38 sistemas fluviales, entre los que sobresalen los dos más importantes de Norteamérica: Mississippi, en los Estados Unidos; y Grijalva-Usumacinta en México (Toledo-Ocampo, 2005).

La plataforma continental del golfo de México está constituida por numerosas depresiones, lomeríos, montañas, bancos coralinos, escarpes y por algunos cañones submarinos. Entre sus rasgos geomorfológicos más relevantes se encuentran la extensión y composición de sus plataformas, las cuales son carbonatadas y terrígenas. Las primeras, se formaron al oeste de la península de la Florida y en la Sonda de Campeche, mientras que las segundas, se dieron lugar frente a las costas de Louisiana, Texas, Tamaulipas, Veracruz y Cuba (Toledo-Ocampo, 2005). Dichas características fisiográficas constituyen los ambientes que permiten la creación de las mayores formaciones arrecifales.

El estado de Veracruz presenta una plataforma continental angosta (~ 6-33 km), somera (<70 m) y sinuosa; tiene bajos, arrecifes, islas y cañones submarinos con dimensiones horizontales y profundidades variables, lo que genera una gran heterogeneidad ambiental (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013). Esta variación ambiental es el resultado de condiciones físicas oceanográficas (*V.gr.* parámetros hidrográficos, la interacción océano-atmósfera y la circulación), y la respuesta de los organismos ante las mismas, que favorecieron el desarrollo, permanencia y diversidad de los sistemas arrecifales (Salas-Pérez & Granados-Barba, 2008).

El Corredor Arrecifal se extiende desde Tamiahua hasta el Río Tonalá, Veracruz, en donde se han identificado 115 estructuras arrecifales de distintos orígenes (coralinos, rocoso-coralinos, rocosos y dunas sumergidas) (Martos, 2010; Cortés-Useche, 2014; Ortiz-Lozano *et al.*, 2013; Ortiz-Lozano *et al.*, 2018a; 2018b; Ortiz-Lozano *et al.*, 2019; 2020; 2021). Dichos arrecifes están conectados a través de corrientes marinas superficiales (Salas-Monreal, 2017); dependiendo de la temporada, las corrientes cambian su patrón de desplazamiento, en temporada de nortes, las corrientes van de norte a sur, mientras que, en surada, el patrón es de sur a norte (Zavala-Hidalgo, 2006). El efecto bidireccional de las corrientes propicia el intercambio de material biótico dentro y entre los tres sistemas arrecifales del estado de Veracruz (SALT, SAV y AT).

## **5.2 Determinar la riqueza y similitud de la composición de especies coralinas zooxanteladas que se distribuyen en la región del Gran Caribe, y su relación con el Corredor Arrecifal.**

Para analizar la relación de la riqueza de corales escleractineos zooxantelados entre estas dos áreas, se realizaron dos aproximaciones a diferentes escalas: la primera, considerando las especies de corales escleractineos zooxantelados que se distribuyen en el Gran Caribe y el Golfo de México, y la segunda, tomando en cuenta las especies cuya distribución alcanza el área del Corredor Arrecifal.

Con la finalidad de identificar a las especies coralinas escleractineas zooxanteladas que se distribuyen en cada región, se consultó: a) el Sistema Nacional de Información sobre la Biodiversidad de México (SNIB) disponible en (<https://www.snib.mx/>), b) la plataforma Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (<https://www.gbif.org/>), y c) Literatura especializada: para el Caribe y Golfo de México (Chiappone *et al.*, 1996; Hine *et al.*, 2008; Reyes *et al.*, 2010; Zlatarsky & Martínez-Estalella, 2018; Martindale *et al.*, 2021), y para el Corredor Arrecifal (Beltrán-Torres- Carricart-Ganivet, 1999; Merediz-Souza, 2000; Chávez-Ortíz, 2006; Horta-Puga & Tello-Musi, 2009; Zarco-Perelló *et al.*, 2013; González-Gándara *et al.*, 2015).

Para verificar que dichas especies son zooxanteladas y que no presentan sinonimias, se buscó la información biológica, taxonómica y de distribución de cada especie en la plataforma “World Register of Marine Species” (WoRMS). Los registros de presencia obtenidos mediante las bases de datos pasaron por diferentes filtros, y se eliminaron aquellos registros con: a) georeferenciación inválida o errónea, y b) fuera de la plataforma continental. Una vez depuradas las ocurrencias, se generaron bases de datos que consistieron en el nombre científico de cada especie y las coordenadas geográficas (x,y) de donde se reportó su presencia.

La base de datos con los registros de presencia de las especies de corales escleractinios zooxantelados del Gran Caribe se exportó al software BIODIVERSE 3.1 (Laffan *et al.*, 2010), el cual se especializa en representar las distribuciones espaciales de las especies para realizar análisis biogeográficos y ecológicos. Este programa permitió

integrar los registros de las especies de corales en gradillas georreferenciadas de 50x50 km aproximadamente (equivalente a 0.5°, 2500 km<sup>2</sup>). El tamaño de gradilla se escogió considerando esa escala como la más fina para abordar el área de interés, debido a su gran extensión. Para conocer la riqueza de especies por unidad de área, se utilizó el indicador de CHAO2, el cual realiza su estimación mediante incidencias (presencias y ausencias). Lo anterior, se realizó para abordar de manera general cómo se comporta la riqueza de especies en el Gran Caribe y el Golfo de México.

Para identificar que tan similares son las áreas coralinas entre estas regiones, en función a su composición de especies, se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos, a través del software BIODIVERSE 3.1 (Laffan *et al.*, 2010). Para esto, es necesaria la elección de una métrica que calcule el grado de (di)similitud que hay entre dos conjuntos o áreas; existen muchas métricas a escoger, y la elección de la misma depende de los datos disponibles. En el presente trabajo, se utilizó un índice de similitud cualitativo denominado índice de Jaccard, el cual evalúa el parecido de las áreas en función de la composición de especies. Para llevarlo a cabo se requieren los datos de presencia y/o ausencia de las especies.

Los resultados del análisis de conglomerados consisten en un mapa de las regiones y un dendrograma que representan el grado de diferencia en la composición de especies entre estas. Los valores que se muestran en la raíz de cada grupo del dendrograma son las longitudes de las ramas de los grupos de la biorregión, pero no representan un árbol filogenético (González-Orozco, 2021).

### **5.3 Establecer las condiciones ambientales (nichos ecológicos) de las diferentes especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México para identificar sus áreas de distribución potencial actual en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.**

Para identificar las condiciones ambientales que permiten o limitan el desarrollo de las especies coralinas zooxanteladas, primero se buscó en la literatura para reconocer los factores abióticos a una escala global (Kleypass *et al.*, 1999, Abrego *et al.*, 2021; IUCN) y local (Reyes-Bonilla *et al.*, 2007; Horta-Puga *et al.*, 2008; Melo-Marino, 2013; Calderón-Aguilera *et al.*, 2017; Colmenares-Campos, 2020).

Alternativamente, para identificar los intervalos de las condiciones ambientales de las especies coralinas escleractinias zooxanteladas que se distribuyen en el Corredor Arrecifal, se realizó una búsqueda en bases de datos que disponen de los valores en formato ráster: MARSPEC, con una resolución de 30 segundos (Sbrocco & Barber, 2013), y Bio-Oracle de 5 minutos (Assis *et al.*, 2017). Para no perder la información más detallada de MARSPEC, fue necesario modificar la resolución de las capas de Bio-ORACLE de 5 min a 30 s; este proceso de estandarización se llevó a cabo mediante el software R (librería:ráster). Se aseguró que todas las capas bioclimáticas presentaran la misma extensión geográfica, número de filas y columnas, sistema de coordenadas y resolución. Se proyectaron las capas bioclimáticas junto con los puntos de presencias, y utilizando la función *extract* de la librería ráster, se obtuvieron los valores de los píxeles coincidentes con una presencia; como resultado se extrajo el intervalo de valores de las variables en el que se encuentra la especie, el cual se exportó como un archivo de Excel. Para conocer dichos rangos, de la extracción de valores se identificaron los mínimos y máximos de cada variable por especie.

En función de las variables que más influyen en la presencia de las especies coralinas identificadas previamente, se descargaron capas bioclimáticas que representan estadísticos de las variables ambientales (valores mínimos, máximos y promedios). Para conocer si existe correlación entre las variables, mediante el software R (librería: usdm) se realizó un

análisis estadístico denominado Factor de Inflación de la Varianza (por sus siglas en inglés, VIF). El VIF es una medida de la cantidad de multicolinealidad en un set de variables predictoras (Simoes *et al.*, 2021). Un valor de VIF de 1 indica que no hay dependencia entre las variables, mientras que un valor de 10 muestra una alta colinealidad (Chatterjee & Hadi, 2000). Las variables que tuvieron un VIF igual o menor a 5 fueron seleccionadas como las variables predictoras finales que se utilizaron en el proceso de modelación.

Es necesario mencionar que para elaborar modelos de nicho ecológico y de distribución de especies, no existe un número mínimo de registros de ocurrencias por especie; sin embargo, el tamaño de muestra depende de la extensión de la distribución de la misma: especies con un amplio rango de distribución necesitarán más muestras, ya que sus rangos abarcan una mayor variabilidad ambiental (Sillero *et al.*, 2021). Los registros de ocurrencia se obtuvieron de las mismas fuentes que se citaron en el inciso 5.2. Para este estudio, se utilizaron las especies de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el CASGM, y que contaran con al menos 25 registros de ocurrencias. Se eliminaron aquellos registros que estuvieran duplicados (misma georreferenciación).

Dado que la extensión utilizada tiene influencias generalizadas en la parametrización, validación, calibración y comparación del modelo (Barve *et al.*, 2011), se seleccionó cuidadosamente el área accesible para cada especie (que corresponde con el área de estudio de cada especie y también equivalente al *entorno* usado por el algoritmo para modelar). Una manera para delimitar esta área es investigando la historia evolutiva de la especie, y tomando el conjunto de regiones bióticas dentro de las cuales se sabe que ocurre una especie (Barve *et al.*, 2011; Sillero *et al.*, 2021). Para delimitar el área accesible de cada especie, se utilizó una capa en formato vectorial de las provincias biogeográficas marinas clasificadas por Spaldin *et al.* (2007). Con ayuda de ArcGIS 10.8, se seleccionaron aquellas regiones que coincidían con la presencia de las especies para determinar el área de estudio de cada especie. Finalmente se recortaron las variables predictoras en formato ráster a cada una de las extensiones individuales.

Para modelar la distribución potencial de las especies, se empleó el algoritmo de Máxima Entropía (MaxEnt 3.3) (Phillips *et al.*, 2006). MaxEnt puede hacer predicciones o inferencias a partir de información incompleta; es decir, puede representar la idoneidad o

probabilidad de que una especie esté presente en un sitio, a partir de datos de presencia y del entorno (Phillips *et al.*, 2006; Elith *et al.*, 2011). Para la calibración del modelo se utilizó el software R con el paquete KUENM (Cobos *et al.*, 2019); este paquete genera modelos candidatos en Maxent para probar múltiples combinaciones de parámetros, incluidos distintos valores de multiplicador de regularización y diferentes conjuntos de variables de entorno (Cobos *et al.*, 2019). Para evitar modelos sobreajustados o sumamente complejos, se eligieron diferentes tipos de parametrización reduciendo los posibles errores de predictibilidad. Se emplearon tres combinaciones de clases (features): lq, lqp, q, y siete valores de regularización ( $\beta$ -regularization): 0.1, 0.25, 0.5, 0.75, 1, 2, 4. El formato de salida se seleccionó como logístico; este formato representa la idoneidad de la especie en un pixel mediante valores que van de 0 a 1. Debido a que las transferencias de los modelos al pasado se hacen a partir de los modelos del presente, los mapas en escenarios pasados son producto de esta misma parametrización.

Para cada especie se generó un número distinto de modelos candidatos. Estos modelos fueron evaluados en términos de significancia estadística (ROC parcial), habilidad predictiva (tasa de omisión  $\leq 5$ ) y complejidad del modelo (AICc), con el fin de identificar a los modelos finales. Para calcular aquellos modelos con mejor significancia estadística y con mayor habilidad predictiva, se dividieron los datos de presencia en 2 grupos: datos de entrenamiento y datos de prueba. El modelo se generó con el grupo de los datos de entrenamiento, mientras que para evaluar la significancia estadística y las tasas de omisión se utilizó el grupo de los datos de prueba; el AIC es calculado con los dos grupos (Cobos *et al.*, 2019).

Se obtuvieron modelos finales de cada especie, de los que se generaron modelos binarios. Este proceso de binarización consistió en calcular un umbral de corte que designa si la especie está presente o ausente en el área de calibración a partir de los valores de idoneidad (que van de 0 a 1). Este valor de corte se obtuvo mediante el umbral de los valores de probabilidad resultantes para cada especie usando el *10 percentil training presence*. Este umbral considera la probabilidad a la que el 10% de los registros de presencia de entrenamiento son omitidos, especialmente los valores atípicos o erróneos (Escalante *et al.*, 2013). El umbral se generó calculando la mediana de los valores de probabilidad cada



réplica del modelo final, y a partir de este umbral de probabilidad se reclasificó como presente (1) a todos los valores mayores y como ausente a los valores menores.

#### **5.4 Realizar transferencias de los nichos de especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (hacia el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio).**

Para las transferencias al pasado, se realizó una búsqueda electrónica de las variables marinas del Holoceno-Medio y el Último Máximo Glacial que estuvieran disponibles en formato ráster.

Es importante utilizar al menos dos escenarios climáticos para comparar y reconocer la variación de los modelos de circulación general en cada área de estudio, y así interpretar las diferencias entre las distribuciones generadas con los modelos de nicho ecológico (Lázaro-Guevara *et al.*, 2018). Se consultó el Proyecto de Intercomparación de Modelado Paleoclima (PMIP) (Kageyama *et al.*, 2018); el PMIP evalúa la capacidad de un modelo de reproducir el paleoclima (Zheng & Yu, 2012). Se consultó literatura especializada para identificar qué modelos climáticos son los adecuados para utilizar en este estudio (Otto-Bliesner *et al.*, 2006). Posteriormente, se descargaron los rústers marinos para el pasado, disponibles en la plataforma de MARSPEC. A tales variables se les realizó un proceso de estandarización para que su resolución fuera de 30' y se seleccionaron las variables ambientales disponibles para los periodos HM y UMG

Los mapas del pasado provienen de la transferencia de los modelos del presente incluyendo su parametrización; sin embargo, es importante mencionar que durante las transferencias, para evitar extrapolaciones artificiales hacia los valores extremos de las variables en los periodos pasados, se asignaron las opciones truncado; es decir, “no extrapolación” y “no sujeción (clampling)”.

Se generaron modelos binarios de cada especie en los tres periodos siguiendo los métodos aplicados en los mapas del presente. Por último, se sumaron los 36 modelos

binarios de cada periodo, lo que permitió abordar de manera general los cambios en la riqueza potencial de los corales escleractinos zooxantelados presentes en el CASGM.

### **5.5. Analizar el efecto de la variabilidad climática (actual y pasada) sobre la distribución de los corales escleractinos zooxantelados, para identificar sus cambios espaciales potenciales a lo largo de las tres ventanas temporales.**

Para analizar el efecto de la variabilidad climática sobre las áreas de distribución de los corales escleractinios, se realizó una sumatoria de los modelos binarios de cada especie en los tres periodos: presente, HM y UMG. Con ayuda del software R (librería: ráster) se asignaron diferentes valores de presencia a los pixeles de los modelos de cada periodo (*V.gr.* presente =1, HM=5 y UMG=10) con el objetivo de que, al realizar dicha sumatoria, se pudiera identificar la distribución potencial y el solapamiento de áreas en los diferentes tiempos de acuerdo con los valores que se obtuvieran para los pixeles que denotan presencia. Debido a los valores que se les otorgaron a los pixeles por periodos, se obtuvieron seis combinaciones distintas que describen los tiempos donde existieron áreas potenciales coincidentes en el mismo espacio (píxel) (Tabla 2).

Para las 36 especies coralinas, se identificó el número total de pixeles del modelo y los que correspondían a valores de presencia. De tal forma se estimó el porcentaje de área potencial de cada especie por periodo y con ello se analizó el efecto de la variabilidad climática. Lo anterior, permitió identificar si el área de distribución potencial de la especie aumentó, permaneció estable o disminuyó su extensión en el tiempo.

**Tabla II.** Valor y descripción de los pixeles, posterior a la sumatoria.

Valor de píxel	Periodo de presencia del área de distribución potencial (pixeles)
1	Presente
5	Holoceno medio
6	Presente y Holoceno medio
10	Ultimo Máximo Glacial
11	Presente y Ultimo Máximo Glacial
15	Ultimo Máximo Glacial y Holoceno medio
16	Todos los periodos

## **VI. RESULTADOS**

### **6.1. Determinar la riqueza y composición de especies coralinas escleractinias zooxanteladas que se distribuyen en la región del Gran Caribe, y su relación con el Corredor Arrecifal.**

De acuerdo con los resultados obtenidos, se identificaron 64 especies de corales escleractinios zooxantelados con distribución en el Gran Caribe. Mientras que en el Golfo de México, están presentes 51 especies coralinas, y en el Corredor Arrecifal, 40 especies (Tabla 3).

**Tabla III. Especies de corales escleractinios identificadas para el Gran Caribe, el Golfo de México y el Corredor Arrecifal.**

<i>Especies</i>	<i>Gran Caribe</i>	<i>Golfo de México</i>	<i>CASGM</i>
<i>Acropora cervicornis</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
<i>Acropora palmata</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
<i>Acropora prolifera</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
<i>Agaricia agaricites</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1
<i>Agaricia fragilis</i> (Dana, 1846)	1	1	1
<i>Agaricia grahamae</i> (Wells, 1973)	1	0	0
<i>Agaricia humilis</i> (Verrill, 1901)	1	1	1
<i>Agaricia lamarcki</i> (Milne Edwards & Haime, 1851)	1	1	1
<i>Agaricia tenuifolia</i> (Dana, 1846)	1	0	0
<i>Agaricia undata</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	0	0
<i>Cladocora arbuscula</i> (Le Sueur, 1820)	1	1	0
<i>Colpophyllia natans</i> (Houttuyn, 1772)	1	1	1
<i>Crispatotrochus cornu</i> (Moseley, 1880)	1	0	0
<i>Dendrogyra cylindrus</i> (Ehrenberg, 1834)	1	0	0
<i>Dichocoenia stokesii</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	1	1	1
<i>Diploria labyrinthiformis</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1
<i>Eusmilia fastigiata</i> (Pallas, 1766)	1	1	0
<i>Favia gravida</i> (Verrill, 1868)	1	0	0
<i>Favia fragum</i> (Esper, 1793)	1	1	1
<i>Helioseris cucullata</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
<i>Isophyllia rigida</i> (Dana, 1846)	1	0	0
<i>Isophyllia sinuosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	0
<i>Leptoseris cailletii</i> (Duchassaing & Michelotti, 1864)	1	0	0
<i>Madracis asperula</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	1	1	0
<i>Madracis auretenra</i> (Locke, Weil & Coates, 2007)	1	1	1
<i>Madracis carmabi</i> (Vermeij, Diekmann & Bak, 2003)	1	0	0
<i>Madracis decactis</i> (Lyman, 1859)	1	1	0
<i>Madracis formosa</i> (Wells, 1973)	1	1	0
<i>Madracis pharensis</i> (Heller, 1868)	1	1	1
<i>Madracis senaria</i> (Wells, 1973)	1	0	0
<i>Manicina areolata</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1
<i>Meandrina meandrites</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	1
<i>Montastraea cavernosa</i> (Linnaeus, 1767)	1	1	1
<i>Mussa angulosa</i> (Pallas, 1766)	1	1	1
<i>Mussismilia harttii</i> (Verrill, 1868)	1	0	0
<i>Mycetophyllia aliciae</i> (Wells, 1973)	1	1	1
<i>Mycetophyllia danaana</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	1	1	0
<i>Mycetophyllia ferox</i> (Wells, 1973)	1	1	1
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	1	1	1
<i>Mycetophyllia reesi</i> (Wells, 1973)	1	0	0

<i>Oculina diffusa</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
<i>Oculina patagonica</i> (de Angelis D'Ossat, 1908)	1	1	1
<i>Oculina robusta</i> (Pourtales, 1871)	1	1	0
<i>Oculina tenella</i> (Pourtales, 1871)	1	1	1
<i>Oculina varicosa</i> (Le Sueur, 1820)	1	1	1
<i>Orbicella annularis</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
<i>Orbicella faveolata</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
<i>Orbicella franksi</i> (Gregory, 1895)	1	1	1
<i>Porites astreoides</i> (Lamarck, 1816)	1	1	1
<i>Porites branneri</i> (Rathbun, 1888)	1	1	1
<i>Porites colonensis</i> (Zlatarski, 1990)	1	1	1
<i>Porites divaricata</i> (Le Sueur, 1820)	1	1	1
<i>Porites furcata</i> (Lamarck, 1816)	1	1	0
<i>Porites porites</i> (Pallas, 1766)	1	1	1
<i>Pseudodiploria clivosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
<i>Pseudodiploria strigosa</i> (Dana, 1846)	1	1	1
<i>Scolymia cubensis</i> (Milne Edwards & Haime, 1848)	1	1	1
<i>Scolymia lacera</i> (Pallas, 1766)	1	1	1
<i>Scolymia wellsii</i> (Laborel, 1967)	1	0	0
<i>Siderastrea radians</i> (Pallas, 1766)	1	1	1
<i>Siderastrea siderea</i> (Ellis & Solander, 1786)	1	1	1
<i>Solenastrea bournoni</i> (Milne Edwards & Haime, 1849)	1	1	0
<i>Solenastrea hyades</i> (Dana, 1846)	1	1	0
<i>Stephanocoenia intersepta</i> (Esper, 1795)	1	1	1
<b>Total</b>	<b>64</b>	<b>51</b>	<b>40</b>

Se analizó el comportamiento de la riqueza de corales escleractinios zooxantelados en el Gran Caribe y se identificaron diez zonas con una riqueza mayor o igual a 30 especies, en un área de 2,500 km<sup>2</sup>: el Sistema Arrecifal Mesoamericano, Puerto Rico, el Corredor Arrecifal, Arrecifes del Banco de Campeche (ABC), Panamá, Costa Rica, Colombia, Cuba, Jamaica y Florida; siendo el Sistema Arrecifal Mesoamericano la zona donde está la mayor concentración de especies coralinas por unidad de área (45 especies) (Fig. 6).

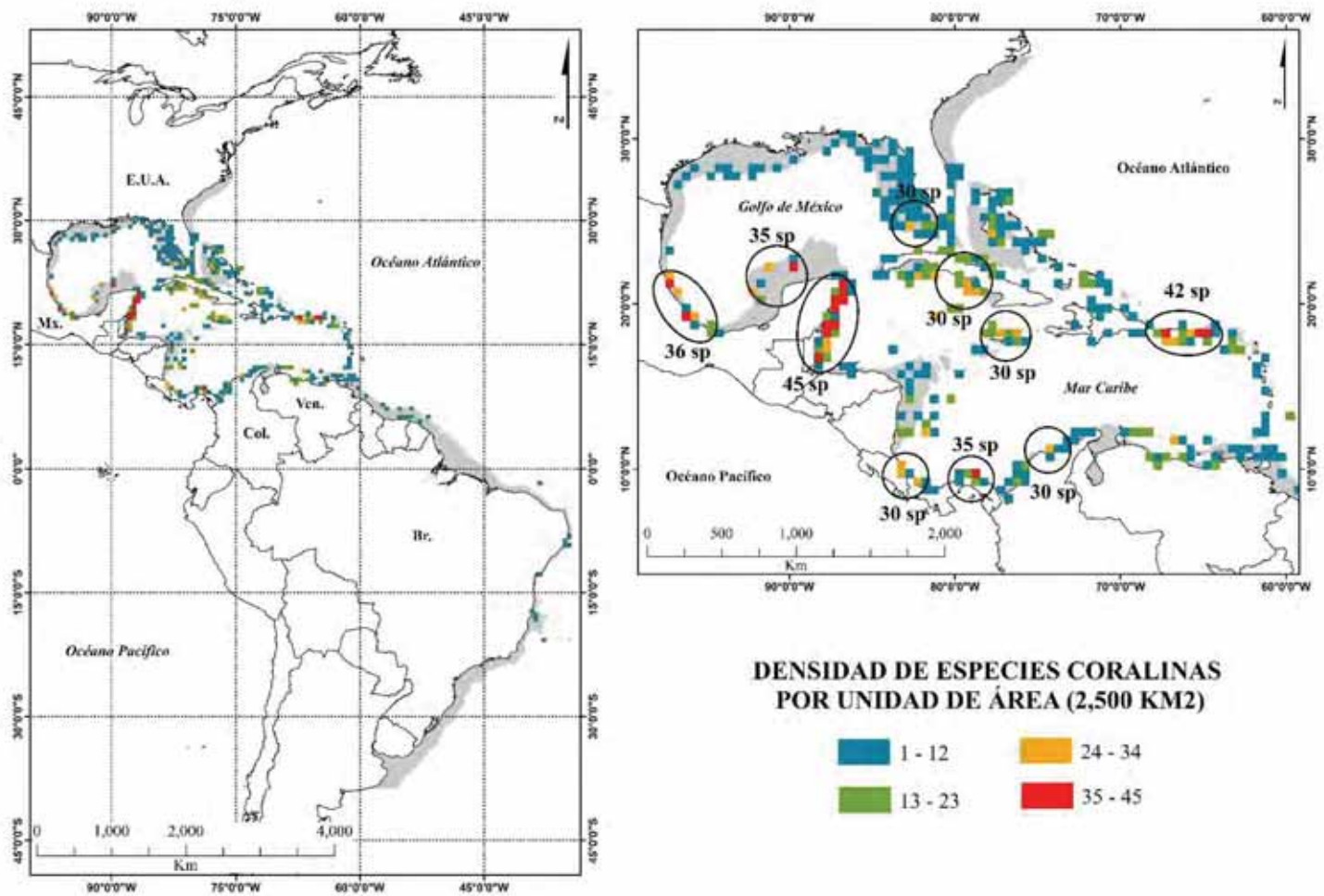


Figura 6. Análisis de riqueza CHAO 2, que muestra la concentración de especies coralinas por unidad de área (2,500 km<sup>2</sup>).

Realizando un corte en el nodo 107, con una  $L=0.55$ , el análisis de conglomerados generó seis clusters, de los cuales se observan dos agrupaciones principales: a) el Sistema Arrecifal Mesoamericano, Puerto Rico, el Corredor Arrecifal, Jamaica, Panamá y Florida, y b) Cuba, La Bahamas, parte de Panamá y ABC. En el mapa que representa las similitudes entre áreas, se observa que la agrupación del inciso “a” muestra que los sitios con mayor similitud coinciden con aquellos que tienen una mayor riqueza en el Gran Caribe y Golfo de México (Fig. 7 y 8).

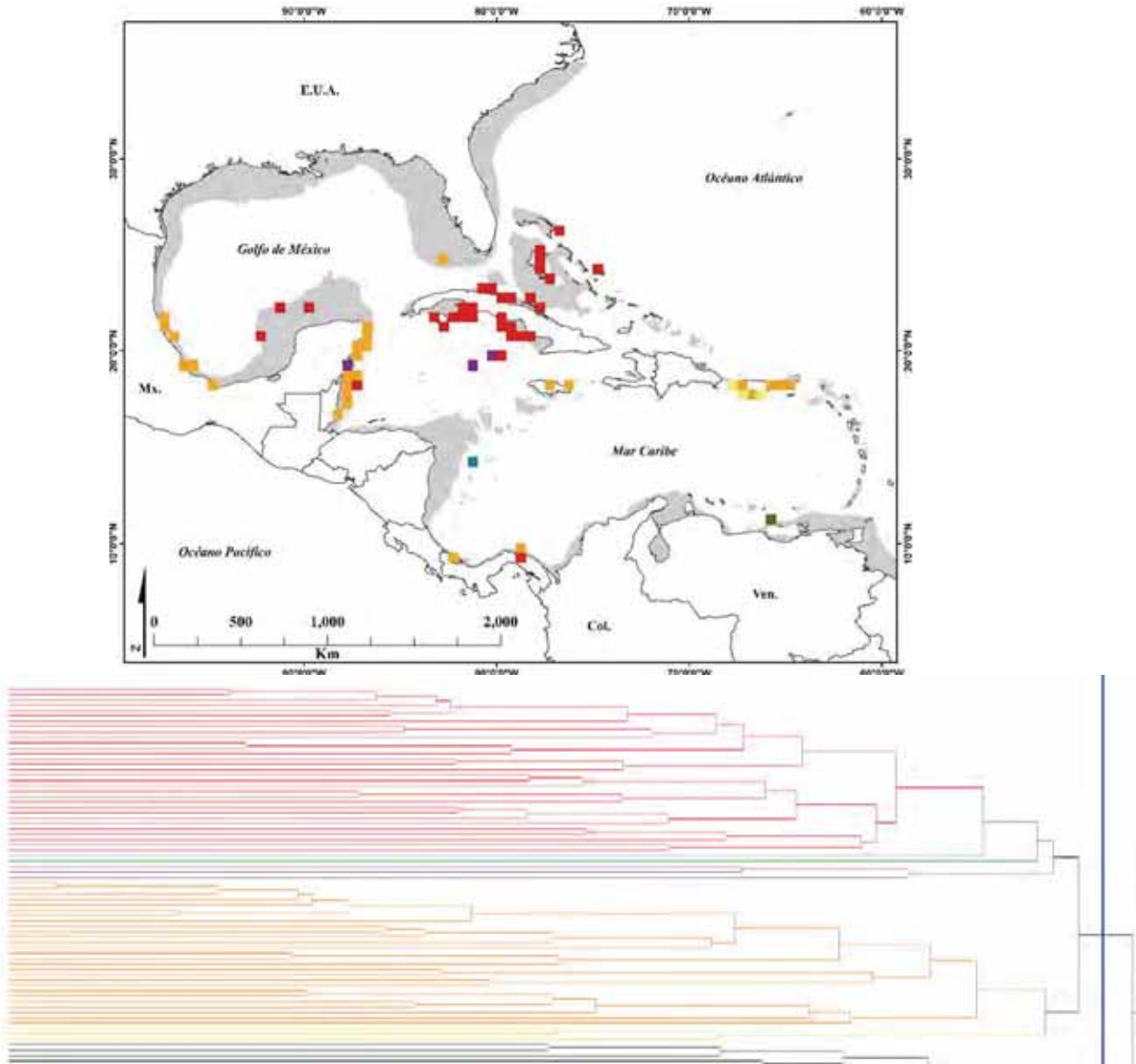


Figura 7. Imagen superior: Representación gráfica de las agrupaciones entre áreas en función a su similitud taxonómica. Imagen inferior: Recorte de dendrograma en nodo 107 con  $L=0.55$ .

## **6.2. Establecer las condiciones ambientales (nichos ecológicos) de las diferentes especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México para identificar sus áreas de distribución potencial actual en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México.**

Para este estudio, se utilizaron las condiciones ambientales de: Batimetría, salinidad, temperatura, clorofila, oxígeno disuelto, nitratos, radiación fotosintéticamente activa, potencial de hidrógeno y fosfatos; dejando de lado la saturación de aragonita, que aunque muchos autores mencionan su importancia para el desarrollo coralino (Kleypass *et al.*, 1999; Abrego, 2021), esta variable no está disponible en las plataformas de obtención de datos marinos en formato raster. Los resultados de los intervalos de dichas variables se muestran en la tabla 4.

De las 40 especies que se distribuyen en el Corredor Arrecifal, se identificaron 36 con el número suficiente de registros de ocurrencias para elaborar los modelos de nicho ecológico y de distribución de especies.

Con base en los resultados de la búsqueda de las condiciones ambientales en formato ráster en las plataformas de MARSPEC y Bio-ORACLE, se obtuvo un set de 17 variables predictoras (Tabla 5). De este grupo de 17 variables, el análisis VIF para cada especie descartó aquellas que estuvieran correlacionadas.

Se observó que, de las 36 especies utilizadas, 28 compartieron el área de accesibilidad (Gran Caribe), mientras que ocho de ellas (*Madracis decactis*, *Madracis pharensis*, *Montastraea cavernosa*, *Agaricia agaricites*, *Agaricia fragilis*, *Porites astreoides*, *Siderastrea siderea*, *Siderastrea radians*) presentaron una extensión de distribución más amplia que abarca el Golfo de México, Caribe y parte de la costa Atlántico de Sudamérica.



Tabla IV. Nichos ecológicos de los corales escleractinios zooxantelados en el CASGM.

Especie	batimetría (m)		Salinidad Superficial del mar (psu)		Temperatura superficial del mar (°C)		Clorofila (mg/m3)		Oxígeno disuelto (µmol/m3)		Nitratos (µmol/l)		Fosfatos (promedio)		Potencial de hidrógeno (promedio)		Radiación fotosintéticamente activa (promedio)	
	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.
<i>A. agaricites</i>	1	75	33.87	36.92	20.55	36.74	0.013796	1.27208	189.75911	239.24644	0	5.0149388	1.9E-05	0.023366001	0.370000005	0.897000015	0.370000005	48.437
<i>A. cervicornis</i>	1	55	33.75	37.11	21.47	30.09	0.013796	2.460467	190.33549	204.4594	0	4.9592528	0.000018	0.047182001	0.370000005	0.903999984	0.370000005	49.448002
<i>A. fragilis</i>	1	98	31.66	36.97	18.03	29.77	0.013727	1.27208	190.33549	256.12042	0	25.879648	2.8E-05	0.083122998	0.404000014	0.897000015	39.12799835	48.437
<i>A. humilis</i>	1	69	34.3	37.21	21.79	30.22	0.015103	2.788804	200.01054	221.21632	0	4.9592528	0.000023	0.052683	0.395999998	0.728999972	39.68299866	48.948002
<i>A. lamarcki</i>	1	78	34.08	36.98	18.83	30.22	0.015132	0.335174	191.03017	246.29671	0	7.7166162	0.000023	0.02506	0.39199999	0.873000026	38.56200027	47.257999
<i>A. palmata</i>	1	66	31.25	37.33	21.46	30.43	0.013796	2.478009	190.95079	230.74925	0	4.6824641	1.8E-05	0.050618999	0.370000005	0.873000026	42.82600021	58.689999
<i>C.natans</i>	1	66	33.07	37.31	21.17	30.38	0.014562	2.788804	189.75911	238.78935	0	4.9592528	0.000018	0.052683	0.370000005	0.873000026	37.83100128	48.965
<i>D. labyrinthiformis</i>	1	58	32.23	37.2	21.43	30.38	0.013796	2.788804	190.33549	226.74841	0	4.4896111	1.8E-05	0.052683	0.381000012	0.873000026	37.875	48.948002
<i>Dichocoenia stokesii</i>	1	79	30.47	37.31	18	30.22	0.013935	2.788804	188.67549	244.32367	0	12.862569	2E-05	0.052683	0.370000005	0.861000001	37.875	48.948002
<i>Helioseris cucullata</i>	1	62	33.04	36.93	18.85	30.44	0.014494	1.214099	188.67549	248.547	0	8.8705072	0.000022	0.018289	0.395999998	0.873000026	37.875	48.02
<i>Mycetophyllia aliciae</i>	1	89	32.28	37.03	20.55	30.44	0.015042	0.421772	189.84311	233.2068	0	5.0149388	0.000021	0.024287	0.381000012	0.728999972	49.44800186	58.689999
<i>Mussa angulosa</i>	1	58	32.71	37.31	15.46	30.44	0.013727	2.850052	189.84311	255.77264	0	12.357362	0.00002	0.052448001	0.370999992	0.873000026	45.93299866	58.689999
<i>Manicina areolata</i>	1	79	32.76	37.05	18.99	30.49	0.013796	2.788804	189.0412	258.47672	0	11.72576	0.000018	0.052683	0.386000007	0.873000026	45.79999924	58.689999
<i>Madracis aventenra</i>	1	51	34.3	36.74	23.18	29.35	0.214074	1.27208	193.16632	214.92303	0	4.4896111	0.000059	0.024452999	0.404000014	0.728999972	48.70399857	55.222
<i>Montastraea cavernosa</i>	1	100	32.04	37.53	19.84	30.44	0.014709	2.788804	198.90381	244.45036	0	5.1978488	0.000028	0.154165	0.39199999	0.861000001	43.51100159	58.689999
<i>Madracis decactis</i>	1	98	31.59	37.2	19.84	30.22	0.014561	1.27208	191.03017	244.45036	0	5.1117282	0.000019	0.091122001	0.384000003	0.873000026	45.93299866	58.689999
<i>Mycetophyllia ferox</i>	1	66	32.26	37.03	20.55	30.44	0.015042	0.426705	189.84311	233.2068	0	5.0149388	0.000021	0.023822	0.384000003	0.861000001	43.51100159	58.689999
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	2	79	33.23	36.97	20.55	30.22	0.015278	0.257712	189.84311	216.54488	0	1.842285	0.000021	0.003134	0.386000007	0.873000026	45.93299866	56.055
<i>Meandrina meandrites</i>	1	83	32.26	36.97	27.21	30.38	0.013796	0.80486	190.3355	237.08101	0	4.5050058	0.000018	0.024660001	0.381000012	0.873000026	43.51100159	56.884998
<i>Madracis pharensis</i>	2	97	32.87	37.28	20.8	29.61	0.015132	0.67289	191.4642	233.07004	0	6.4905481	0.00002	0.080348	0.458000004	0.736999989	49.93099976	56.884998
<i>Orbicella annularis</i>	1	99	30.9	37.36	18.17	30.44	0.014556	2.788804	188.99933	251.33453	0	10.424787	0.000019	0.052683	0.344000012	0.873000026	43.51100159	58.689999
<i>Oculina diffusa</i>	1	54	30.36	37.3	15.54	30.44	0.01341	1.483801	189.76433	262.08923	0	28.177782	0.000031	0.046767998	0.405999988	0.720000029	51.49300003	57.464001
<i>Orbicella faveolata</i>	1	51	33.15	37.2	21.43	30.45	0.014562	2.788804	189.12859	229.53487	0	4.6856389	0.000019	0.052683	0.370000005	0.873000026	43.51100159	58.689999
<i>Orbicella franksi</i>	1	58	33.16	36.98	21.43	30.23	0.015035	0.335174	190.3355	226.5318	0	4.514451	0.00002	0.024660001	0.381000012	0.713	48.42399979	56.793999
<i>Porites astreoides</i>	1	74	31.25	37.52	20.54	30.44	0.013796	2.788804	189.84311	237.08101	0	5.092442	0.000018	0.102819003	0.370000005	0.880999982	42.82600021	58.689999
<i>Porites branneri</i>	1	32	32.76	36.97	18.38	29.75	0.013679	2.788804	192.99977	243.80479	0	12.248824	0.00002	0.052683	0.395999998	0.677999973	51.84700012	56.498001
<i>Pseudodiploria clavosa</i>	1	44	32.26	37.31	20.55	30.44	0.014801	2.244778	189.84311	233.2068	0	5.0149388	0.00002	0.050046001	0.370000005	0.873000026	42.82600021	58.689999
<i>Porites colonensis</i>	2	30	33.88	36.92	22.11	29.22	0.015854	0.270021	193.13658	220.93552	0	4.0961509	0.000133	0.003744	0.404000014	0.801999986	46.62200165	54.883999
<i>Porites divaricata</i>	1	47	34.52	36.98	21.55	30.19	0.015246	0.30442	191.03017	221.63371	0	4.0961509	0.000024	0.003781	0.381000012	0.856999993	46.31299973	58.689999
<i>Porites porites</i>	1	40	30.43	37.21	16.83	30.44	0.013727	2.788804	189.0412	254.97015	0	13.266842	0.000018	0.052683	0.370000005	0.870999992	45.95899963	58.689999
<i>Pseudodiploria strigosa</i>	1	55	31.25	37.33	18.43	30.44	0.013796	2.788804	189.76433	247.39371	0	8.4819717	0.00002	0.052683	0.370000005	0.873000026	42.82600021	58.689999
<i>Scolymia cubensis</i>	1	83	33.63	37.33	16.09	29.99	0.015052	2.788804	190.45737	256.71912	0	8.8239651	0.00003	0.052683	0.395999998	0.728999972	48.70399857	57.464001
<i>Stephanocoenia intersepta</i>	1	105	32.63	37.41	16.45	30.44	0.013796	1.214099	189.84311	255.77264	0	13.266842	0.000018	0.112825997	0.370000005	0.873000026	43.84000015	58.971001
<i>Scolymia lacerata</i>	1	74	32.63	37.2	16.41	30.33	0.013727	1.134848	189.76433	255.58841	0	13.266842	0.000026	0.044172	0.407999992	0.86500001	43.84000015	57.004002
<i>Siderastrea radians</i>	1	38	31.25	37.33	16.09	30.45	0.013796	2.788804	189.0412	257.75571	0	10.922423	0.00002	0.052683	0.381000012	0.815999985	45.18600082	58.689999
<i>Siderastrea siderea</i>	2	72	32.66	37.53	16	30.38	0.013798	1.201751	190.211	259.52585	0	10.317842	0.000018	0.048758	0.370000005	0.873000026	42.82600021	58.689999

**Tabla V.** Descripción de variables predictoras para la modelación de corales escleractinios zooxantelados en el CASGM.

Código de la variable	Variable predictor	Unidad	Fuente	Resolución
bathy	Batimetría	M	MARSPEC	30s
Biogeo09	Salinidad superficial mínima del mar	UPS	MARSPEC	30s
Biogeo10	Salinidad superficial máxima del mar	UPS	MARSPEC	30s
Biogeo14	Temperatura superficial mínima del mar	°C	MARSPEC	30s
Biogeo15	Temperatura superficial máxima del mar	°C	MARSPEC	30s
Chlmax	Clorofila máxima	mg/m <sup>3</sup>	Bio-ORACLE	5 arcmin
Chlmin	Clorofila mínima	mg/m <sup>3</sup>	Bio-ORACLE	5 arcmin
Odmax	Oxígeno disuelto máxima	μmol/m <sup>3</sup>	Bio-ORACLE	5 arcmin
Odmin	Oxígeno disuelto mínimo	μmol/m <sup>3</sup>	Bio-ORACLE	5 arcmin
Odmean	Oxígeno disuelto promedio	μmol/m <sup>3</sup>	Bio-ORACLE	5 arcmin
Nitmax	Nitrato máximo	μmol/l	Bio-ORACLE	5 arcmin
Nitmin	Nitrato mínimo	μmol/l	Bio-ORACLE	5 arcmin
Parmax	Radiación fotosintéticamente activa máxima	Einstein/m <sup>2</sup> /día	Bio-ORACLE	5 arcmin
Parmean	Radiación fotosintéticamente activa promedio	Einstein/m <sup>2</sup> /día	Bio-ORACLE	5 arcmin
pH	pH	UPS	Bio-ORACLE	5 arcmin
Phosmean	Fosfatos promedio	μmol/l	Bio-ORACLE	5 arcmin
Phosmin	Fosfatos mínimos	μmol/l	Bio-ORACLE	5 arcmin

Modificado de: "Distribución potencial de corales escleractinios en el Suroeste del Golfo de México" por Colmenares-Campos (2020).

Se generaron 36 modelos específicos de distribución potencial de corales escleractinios zooxantelados, y derivado de ello, se obtuvieron 36 modelos binarios (Anexo 1). Los modelos binarios se sumaron, y el resultado mostró una concentración máxima de 36 especies en ~1 km<sup>2</sup> (ya que es la escala más fina en la que se generó el modelo), en el Golfo de México, Gran Caribe y parte de Sudamérica (Fig. 9). Para el Corredor Arrecifal la concentración máxima de especies fue de 34, en ~1 km<sup>2</sup> (Fig. 10).

**Riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados en el CASGM**

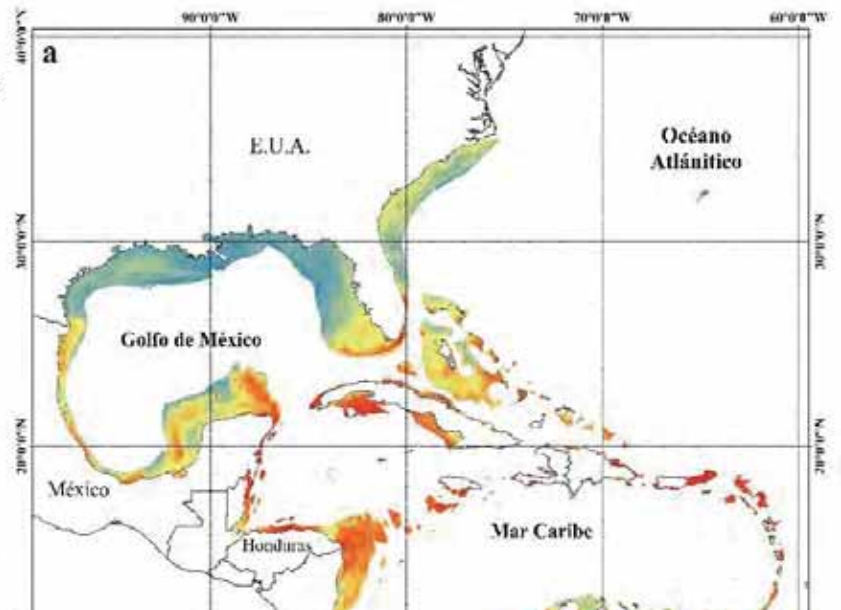


Figura 9. Representación gráfica a macro escala (Caribe y Golfo de México) de la riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el CASGM.

**Riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados presentes en el Corredor Arrecifal**

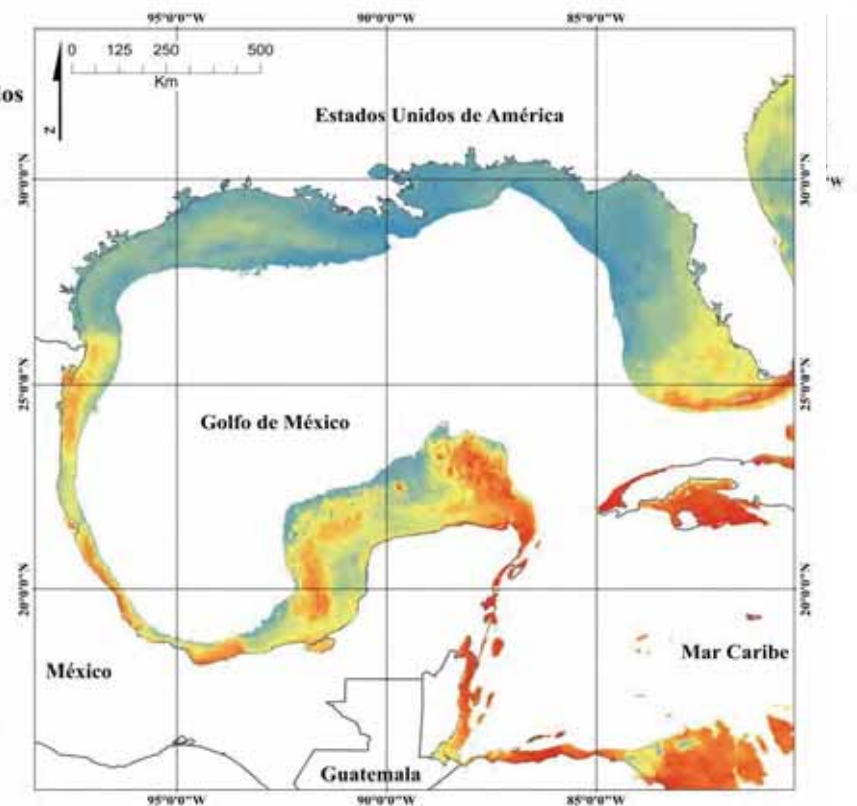
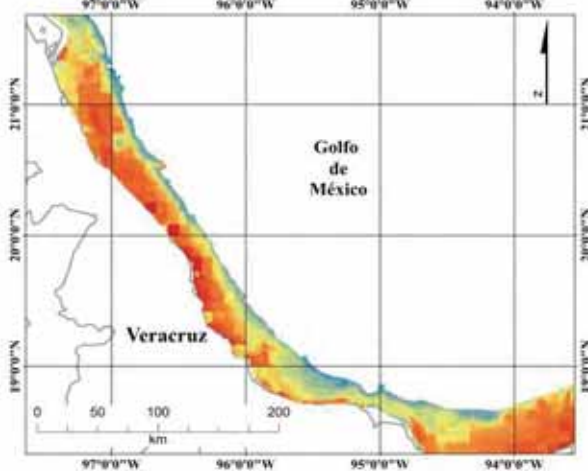


Figura 8. Representación gráfica de la riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el CASGM, escala: golfo de México-Corredor Arrecifal.

### 6.3. Realizar transferencias de los nichos de especies de corales escleractineos zooxantelados del Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México (hacia el Último Máximo Glacial y el Holoceno medio).

Con base en las consultas implementadas en el PMIP y en las bases de datos disponibles para el medio marino, se encontró información disponible para los tres periodos (presente, HM y UMG) correspondiente a las variables de temperatura y salinidad, lo que dio como resultado diez capas bioclimáticas que derivan de las mismas; tales variables fueron obtenidas en MARSPEC (Tabla 6). Se obtuvieron las mismas variables para dos escenarios climáticos: CCSM3 y Fgoals.

**Tabla VI.** Descripción de variables predictoras para la modelación y transferencia de nichos de los corales escleractinios zooxantelados presentes en el CASGM.

Código de la variable	Descripción de la variable	Unidad	Factor de escala	Resolución
biogeo08	Promedio Anual de la Salinidad Superficial del Mar	-	100×	5 arcmin
biogeo09	Salinidad mínima mensual de la superficie del mar	-	100×	5 arcmin
biogeo10	Salinidad máxima mensual de la superficie del mar	-	100×	5 arcmin
biogeo11	Rango anual de salinidad de la superficie del mar	-	100×	5 arcmin
biogeo12	Variación anual de la salinidad de la superficie del mar	-	10,000×	5 arcmin
biogeo13	Temperatura media anual de la superficie del mar	°C	100×	5 arcmin
biogeo14	Temperatura de la superficie del mar del mes más frío	°C	100×	5 arcmin
biogeo15	Temperatura de la superficie del mar del mes	°C	100×	5 arcmin
biogeo16	Rango anual de temperatura de la superficie del mar	°C	100×	5 arcmin
biogeo17	Variación anual de la temperatura de la superficie del mar	°C	10,000×	5 arcmin

Para realizar las transferencias al pasado se utilizaron las variables predictoras finales (posterior al VIF), las cuales mostraron distribuciones potenciales en tres periodos: presente, HM y UMG. Se elaboraron modelos binarios por periodo y escenario climático (Anexo 2) y se realizaron sumatorias de las 36 especies.

Derivado de este proceso, bajo el escenario climático de CCSM3, se observó que la riqueza potencial en el Corredor Arrecifal aumentó con el paso del tiempo. Durante el UMG, la concentración máxima de especies en esta área es de siete especies en 1 km<sup>2</sup>; mientras que, en el HM, se identificaron alrededor de 32 áreas de distribución potenciales solapadas. A una escala mayor, se identificó que las Antillas Menores permanecen como un área de gran riqueza potencial en los tres periodos. En el UMG, existieron tres áreas con una gran

concentración de especies: las Antillas Menores (16 especies en  $\sim 1\text{km}^2$ ), la península de Florida (14 especies) y Cuba (13 especies por unidad de área). Durante el HM, la riqueza de especies aumentó, y se vio reflejada en la plataforma continental de las islas caribeñas y el interior del Golfo de México (albergando de 32 a 35 especies por unidad de área), siendo las Antillas Menores el área con una mayor riqueza potencial, con 36 especies por unidad de área. También, se identificó que las áreas con mayor riqueza durante el HM permanecieron estables hasta el presente (Fig. 11).

Bajo el escenario climático de Fgoals, durante el UMG, se observa que la concentración máxima de especies en el CASGM es de 6 en  $1\text{ km}^2$ . En el HM, se identificaron áreas potenciales para 30 - 34 especies, las cuales siguen permaneciendo en el presente. Extendiendo el área de estudio hacia el Caribe, se identificó que, durante el UMG, existieron tres regiones con una mayor concentración de especies: la península de Florida, Cuba y las Antillas Menores. Dentro de la región de Cuba se observa una concentración máxima de 18 especies por unidad de área, mientras que, en la región de Florida, la riqueza potencial es de 16 especies. En la porción de las Antillas Menores, se observan concentraciones de 10 a 12 especies por unidad de área. Durante el Holoceno medio, se identificó una concentración máxima de 35 especies en la región de las Antillas Menores; sin embargo, todo el caribe demostró tener una riqueza potencial alta e incluso regiones del Golfo de México (Fig. 12).

**Riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados presentes en el CASGM**

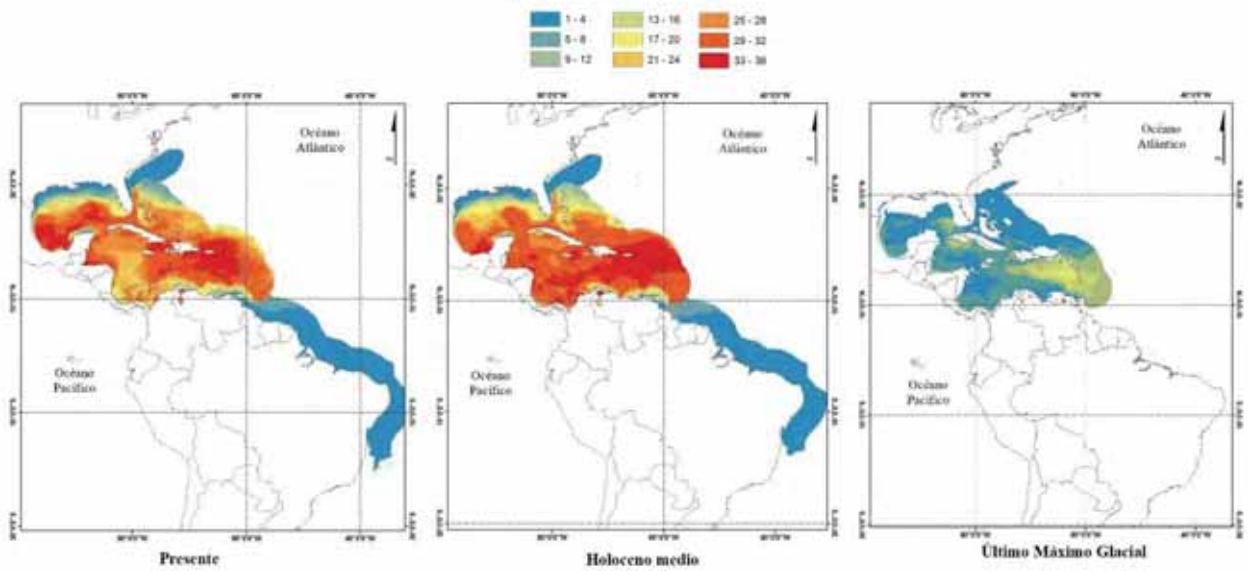


Figura 10. Riqueza potencial de corales escleractinios en los tres periodos: presente, HM y UMG, bajo el escenario climático CCSM3.

**Riqueza potencial de corales escleractinios zooxantelados presentes en el CASGM**

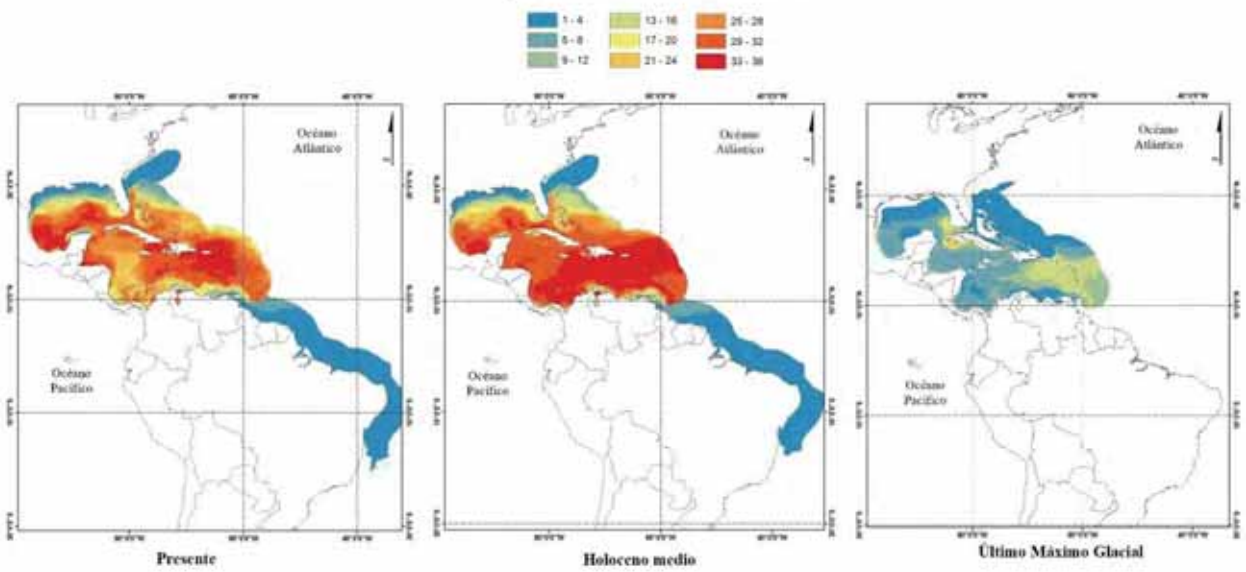


Figura 11. Riqueza potencial de corales escleractinios en los tres periodos: presente, HM y UMG, bajo el escenario climático Fgoals.

#### **6.4. Analizar el efecto de la variabilidad climática (actual y pasada) sobre la distribución de los corales escleractineos zooxantelados, para identificar sus cambios espaciales potenciales a lo largo de las tres ventanas temporales.**

Del análisis que se realizó sobre las áreas de distribución de los corales en los tres periodos, se generó una tabla con los porcentajes de las áreas potenciales de las 36 especies coralinas en cada combinación posible, en dos escenarios climáticos (Tablas 7 y 8), y de dichas tablas se elaboraron gráficas que representan los valores por periodo (Figs. 13 y 14).

Las combinaciones de periodos representan si las áreas de distribución aumentaron, disminuyeron o permanecieron estables a lo largo del tiempo. En los resultados obtenidos, se pudo identificar que la mayoría de las especies aumentaron su área de distribución desde el periodo HM al presente. Esto se pudo observar analizando las combinaciones 1, 5 y 6; y derivado de este análisis, se identificó que la combinación 6 (presente-HM) fue la que mayor porcentaje de áreas potenciales tiene para las 36 especies, en los dos escenarios climáticos.

Este enfoque cuantitativo permite apreciar la influencia de la variabilidad climática sobre las áreas de distribución de los organismos coralinos presentes en el CASGM. Los resultados obtenidos, demuestran que desde hace 6,500 años aproximadamente existe un continuo paisajístico que se representa por el solapamiento de las áreas de distribución de 36 especies coralinas.

Tabla VII. Porcentaje de las áreas potenciales de las 36 especies coralinas en cada combinación posible en el escenario climático CCSM3.

Clase	<i>Agaricia agaricites</i>		<i>Acropora cervicornis</i>		<i>Agaricia fragilis</i>		<i>Agaricia humilis</i>		<i>Agaricia lamarcki</i>		<i>Acropora palmata</i>		<i>Colpophyllia natans</i>		<i>Mycetophyllia aliciae</i>		<i>Porites porites</i>	
	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	14448	0.22990933	768447	12.02099823	700000	11.12223334	185488	3.014873308	176945	3.801106401	99414	1.482759973	473642	6.999174833	153604	2.370398811	100816	1.405063251
5	1215020	19.33376466	485744	7.598608315	171378	2.723008723	182007	2.958294047	645660	13.86997292	357213	5.327832482	515614	7.619409875	111893	1.726719578	604417	8.423703725
6	5054978	80.4363344	4767414	74.57778513	5422220	86.15313726	5784534	94.02029864	2542696	54.62182058	5595932	83.46333497	3047054	45.0273913	3023122	46.65246213	6469960	90.171233202
10	-	-	9617	0.150441006	-	-	-	-	77106	1.656379724	-	-	47219	0.697771812	-	-	-	-
11	-	-	69683	1.090067655	102	0.001620668	102	0.001657881	6058	0.130137063	-	-	7416	0.109588847	-	-	-	-
15	-	-	355	0.005553349	-	-	74	0.001202777	3406	0.07316719	6456	0.096291251	26420	0.390417655	11536	0.178022191	-	-
16	-	-	291279	4.556546311	-	-	226	0.003673345	1203221	25.84741612	645644	9.629781321	2649747	39.15624568	3179936	49.07239729	-	-
Clase	<i>Diploria labyrinthiformis</i>		<i>Dichocoenia stokesii</i>		<i>Helioseris cucullata</i>		<i>Mussa angulosa</i>		<i>Manicina areolata</i>		<i>Madracis aurentena</i>		<i>Montastraea cavernosa</i>		<i>Porites colonensis</i>		<i>Stephanocoenia intersepta</i>	
	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	473642	6.999174833	176945	3.801106401	80228	1.478066479	12268	0.163525279	53688	0.801565747	37327	3.308949331	359186	4.300326799	65833	3.30504369	59799	0.739981772
5	515614	7.619409875	645660	13.86997292	750858	13.8333006	1083419	14.44134284	234273	3.497712937	922714	81.79639062	875641	10.48354462	62814	3.153479476	2006024	24.82351201
6	3047054	45.0273913	2542696	54.62182058	4249916	78.29758164	6406415	85.39377228	2988005	44.61113207	168021	14.89466005	6979901	83.56632866	469327	23.56183433	6010022	74.37092145
10	47219	0.697771812	77106	1.656379724	-	-	15	0.000199941	15429	0.230356093	-	-	-	-	750566	37.68100226	-	-
11	7416	0.109588847	6058	0.130137063	-	-	87	0.001159659	12389	0.184968671	-	-	100	0.001197242	99895	5.015073586	100	0.001237448
15	26420	0.390417655	3406	0.07316719	1573	0.028979889	-	-	28921	0.431792634	-	-	1524	0.018245973	134144	6.734491527	413	0.005110662
16	2649747	39.15624568	1203221	25.84741612	345327	6.362071386	-	-	3365186	50.24247185	-	-	136176	1.630356702	409316	20.54907513	4787	0.059236655
Clase	<i>Madracis decactis</i>		<i>Mycetophyllia ferox</i>		<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>		<i>Meandrina meandrites</i>		<i>Madracis pharensis</i>		<i>Orbicella annularis</i>		<i>Oculina diffusa</i>		<i>Siderastrea siderea</i>		<i>Scolymia cubensis</i>	
	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	793104	10.15465314	58579	0.840235006	58579	0.840235006	20869	0.327870449	1065024	11.99333523	102058	1.435000353	4626	0.090871821	68090	0.719584883	727400	13.56724553
5	304470	3.898337723	2032997	29.16053955	2032997	29.16053955	466014	7.321492144	467732	5.267173956	882840	12.41329158	205241	4.031695526	1236540	13.06793203	280456	5.23098077
6	6697678	85.75495387	3655255	52.42959433	3655255	52.42959433	5820331	91.44254828	7074776	79.66971662	6126556	86.14327169	1856525	36.46904632	6752235	71.35858767	4294386	80.09759315
10	-	-	585	0.008391019	585	0.008391019	-	-	-	0	-	-	775338	15.230518	-	-	643	0.011993042
11	-	-	8488	0.12174866	8488	0.12174866	-	-	100	0.001126109	-	-	62692	1.231503724	100	0.001056814	1957	0.036501374
15	406	0.005198296	2441	0.03501278	2441	0.03501278	377	0.005923003	2142	0.024121263	126	0.00177164	449727	8.834308611	1218	0.012871999	2564	0.047822955
16	14594	0.186856967	1213395	17.40447865	1213395	17.40447865	57423	0.902166122	270358	3.044526816	474	0.006664741	1736538	34.112056	101882	1.076703585	54036	1.007863183
Clase	<i>Orbicella faveolata</i>		<i>Orbicella franki</i>		<i>Porites astreoides</i>		<i>Porites branneri</i>		<i>Pseudodiploria clivosa</i>		<i>Porites divaricata</i>		<i>Pseudodiploria strigosa</i>		<i>Siderastrea radians</i>		<i>Scolymia lacera</i>	
	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	102410	1.384668511	33419	0.495786431	85663	1.11642049	316823	4.300656508	19770	0.280405963	233188	3.906084978	62705	0.868113	185911	1.964734106	4857	0.064311415
5	1043366	14.10717748	1115641	16.55105388	1146303	14.93942725	92263	1.252407405	1130089	16.02851262	677643	11.3510607	1300353	18.00260496	170261	1.799342661	631289	8.358881794
6	6250118	84.50680193	5591442	82.95164647	6440339	83.93502937	1843872	25.02930695	5899613	83.67661434	3046582	51.03267829	5859978	81.12786991	8882528	93.87182956	2416400	31.99549171
10	-	-	-	-	-	0	1168547	15.86222989	-	-	138982	2.328059345	-	-	-	-	2194	0.029050699
11	100	0.001352083	102	0.001513218	100	0.00130327	1671413	22.68829345	1020	0.014467075	59367	0.994444598	102	0.001412129	-	-	8	0.000105928
15	-	-	-	-	80	0.001042616	6867	0.093214849	-	-	61113	1.023691491	-	-	3197	0.033786354	1113164	14.73937657
16	-	-	-	-	520	0.006777006	2267067	30.77389094	-	-	1752990	29.36398059	-	-	220503	2.330307322	3384402	44.81278188



**Tabla VIII.** Porcentaje de las áreas potenciales de las 36 especies coralinas en cada combinación posible en el escenario climático FGOALS.

1	14448	0.229900933	453787	7.246786003	657689	10.44599606	185590	3.016531189	176945	3.801106401	99414	1.482759973	473642	6.999174833	332943	5.12987113	982	0.012959353
5	1215020	19.33376466	355112	5.670988087	171298	2.720705734	180969	2.941422667	645660	13.86997292	357213	5.327832482	515614	7.619409875	122082	1.88099743	656514	8.66394749
6	5054978	80.4363344	5082074	81.15856719	5322300	84.53345705	5683272	92.37441265	2542696	54.62182058	5595932	83.46333497	3047054	45.0273913	2843783	43.81602951	2420275	31.94011934
10	-	-	8755	0.139813638	2387	0.037912437	-	-	77106	1.656379724	-	-	47219	0.697771812	-	-	1399	0.018462459
11	-	-	18145	0.289767957	42413	0.673640628	-	-	6058	0.130137063	-	-	7416	0.109588847	-	-	3	3.95907E-05
15	-	-	1217	0.019434974	80	0.00127063	1112	0.018074156	3406	0.07316719	6456	0.096291251	26420	0.390417655	11536	0.177742717	1113959	14.70080194
16	-	-	342817	5.47464215	99920	1.58701746	101488	1.649559337	1203221	25.84741612	645644	9.629781321	2649747	39.15624568	3179936	48.99535921	3384407	44.66366983
	<i>Diploria labyrinthiformis</i>		<i>Dichocoenia stokesii</i>		<i>Helioseris cucullata</i>		<i>Mussa angulosa</i>		<i>Manicina areolata</i>		<i>Madracis aurentenra</i>		<i>Montastraea cavernosa</i>		<i>Porites porites</i>		<i>Siderastrea radians</i>	
Clase	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	473642	6.999174833	176945	3.801106401	80228	1.478066479	64020	0.86275626	40782	0.614416691	37327	3.308949331	359186	4.300326799	598950	8.386669208	185911	1.964734106
5	515614	7.619409875	645660	13.86997292	752262	13.85916695	1000926	13.4888343	218247	3.288082965	922714	81.79639062	875641	10.48354462	570908	7.994017103	170261	1.799342661
6	3047054	45.0273913	2542696	54.62182058	4543212	83.70106903	6333958	85.3586678	6309786	95.06247444	168021	14.89466005	6979901	83.56632866	5971533	83.615113	8882528	93.87182956
10	47219	0.697771812	77106	1.656379724	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	7416	0.109588847	6058	0.130137063	-	-	-	-	-	-	-	-	100	0.001197242	-	-	-	-
15	26420	0.390417655	3406	0.07316719	169	0.003113542	708	0.009541259	-	-	-	-	1524	0.018245973	7	9.8016E-05	3197	0.033786354
16	2649747	39.15624568	1203221	25.84741612	52031	0.958583998	20792	0.280200377	68700	1.03502591	-	-	136176	1.630356702	293	0.00410267	220503	2.330307322
	<i>Madracis decactis</i>		<i>Mycetophyllia ferox</i>		<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>		<i>Meandrina meandrites</i>		<i>Madracis pharensis</i>		<i>Orbicella annularis</i>		<i>Oculina diffusa</i>		<i>Stephanocoenia intersepta</i>		<i>Siderastrea siderea</i>	
Clase	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	793104	10.15465314	61651	0.91764135	3612	0.048782603	183061	2.966569796	1065024	11.99333523	10518	0.14489635	4626	0.090871821	59799	0.739981772	68090	0.719584883
5	304470	3.898337723	1779677	26.48951688	1590629	21.48256434	272174	4.410678232	467732	5.267173956	1027970	14.1613521	205241	4.031695526	2006024	24.82351201	1236540	13.06793203
6	6697678	85.75495387	3652183	54.36074256	5748938	77.64345455	5715562	92.62275197	7074776	79.66971662	6004494	82.71812769	1856525	36.46904632	6010022	74.37092145	6752235	71.35858767
10	-	-	585	0.008707404	-	-	-	-	-	-	-	-	775338	15.230518	-	-	-	-
11	-	-	1071	0.015941248	-	-	-	-	100	0.001126109	-	-	62692	1.231503724	100	0.001237448	100	0.001056814
15	406	0.005198296	2441	0.036332947	1122	0.0151534	-	-	2142	0.024121263	1924	0.026505094	449727	8.834308611	413	0.005110662	1218	0.012871999
16	14594	0.186856967	1220812	18.17111761	59978	0.81004511	-	-	270358	3.044526816	214076	2.949118761	1736538	34.112056	4787	0.059236655	101882	1.076703585
	<i>Orbicella faveolata</i>		<i>Orbicella franksi</i>		<i>Porites astreoides</i>		<i>Porites branneri</i>		<i>Pseudodiploria clivosa</i>		<i>Porites divaricata</i>		<i>Pseudodiploria strigosa</i>		<i>Scolymia cubensis</i>		<i>Porites colonensis</i>	
Clase	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)	Píxeles	Porcentaje (%)
1	21387	0.25722669	33521	0.497299649	85663	1.11642049	282211	3.680582255	97971	1.458237484	79436	1.434693592	812662	11.7575383	729357	13.6053786	148111	11.92457722
5	1122567	13.50138843	1115521	16.54927363	1146303	14.93942725	90580	1.181339993	798798	11.88961209	305653	5.520398816	988543	14.30217259	283020	5.27943689	189792	15.28035972
6	6231272	74.94503549	5591162	82.94749254	6440339	83.93502937	1041184	13.57907153	5820484	86.63428917	1720250	31.06943515	5105433	73.86505587	4348422	81.11518451	507692	40.87483344
10	775338	9.325180144	-	-	-	-	1469259	19.16200504	-	-	83748	1.512572623	-	-	-	-	833	0.067065733
11	62692	0.754012048	-	-	100	0.00130327	1706025	22.24989579	-	-	21852	0.394668971	-	-	-	-	17520	1.410554198
15	1231	0.014805539	120	0.001780256	80	0.001042616	8550	0.111508688	170	0.002530344	55264	0.998123101	510	0.007378645	-	-	6945	0.559149481
16	99969	1.202351663	280	0.00415393	520	0.006777006	3069755	40.0355967	1030	0.01533091	3270589	59.07010774	4690	0.0678546	-	-	371172	29.88346021

## Porcentaje de cobertura de especies coralinas (CCSM3)

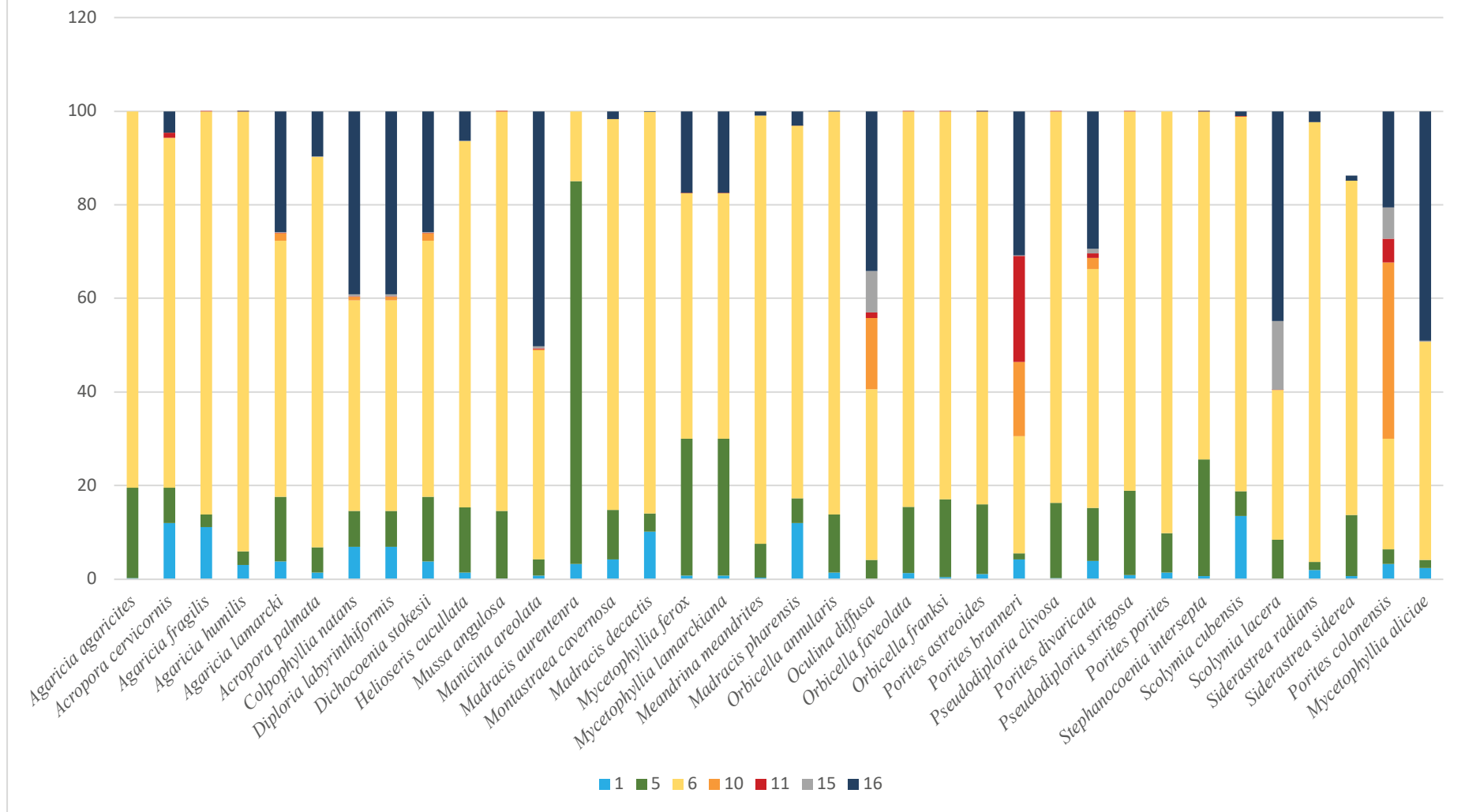


Figura 12. Porcentaje de cobertura de las 36 especies en las seis combinaciones de los periodos, bajo el escenario climático CCSM3.

## Porcentaje de cobertura de especies coralinas (CCSM3)

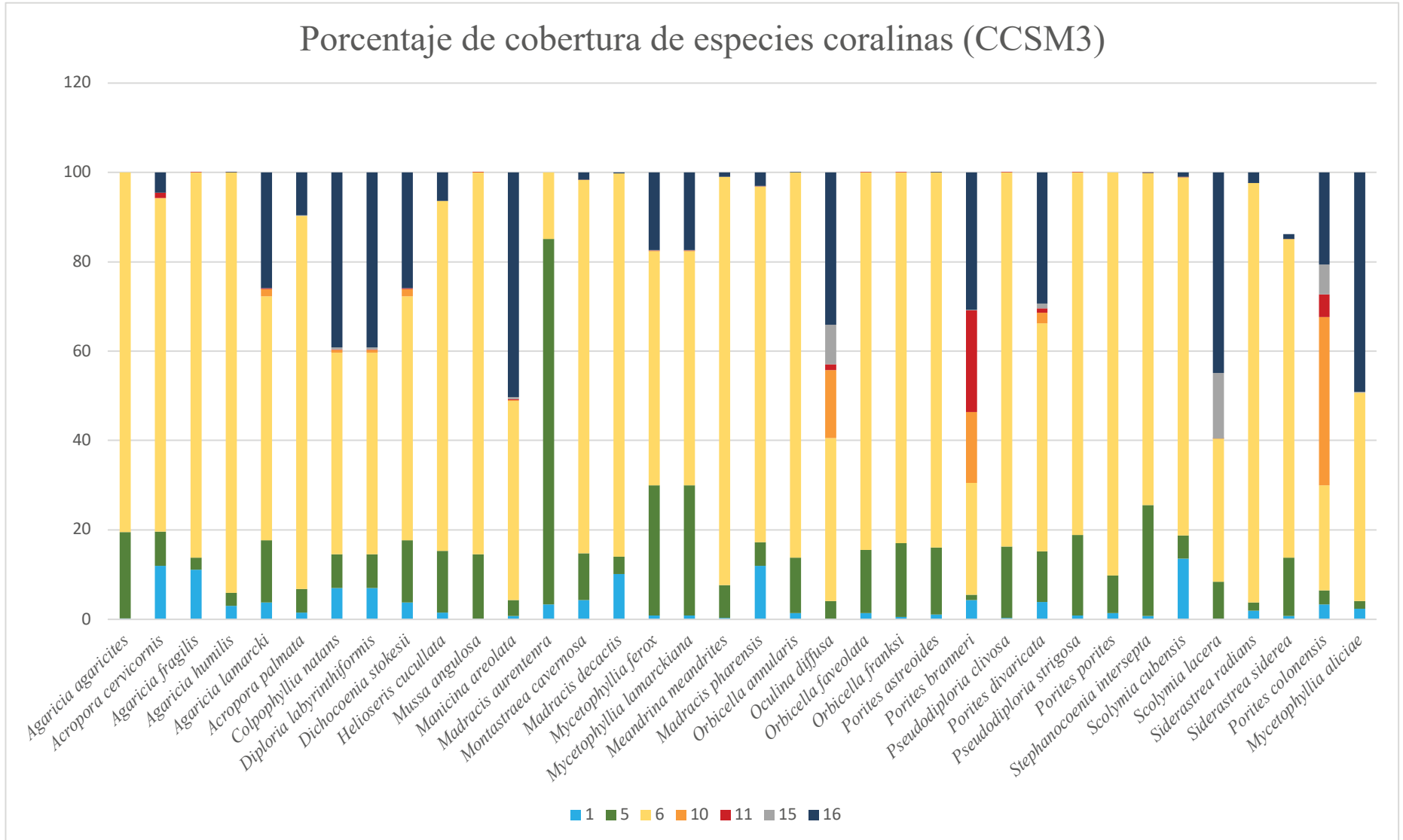


Figura 13. Porcentaje de cobertura de las 36 especies en las seis combinaciones de los periodos, bajo el escenario climático Fgoals.

## VII. DISCUSIÓN

Un primer paso en el estudio de la biodiversidad es el reconocimiento de los patrones de distribución espacial de las especies (Toledo, 1994); estos, reflejan la historia evolutiva de las especies y los procesos que han influido en ellos (Rojas-Soto *et al.*, 2003). Los patrones biogeográficos se pueden manifestar en varias formas: a través de la riqueza de especies, identificando las diferencias de esta entre un lugar y otro, o mediante las regiones o provincias biogeográficas, que son el resultado de la adaptación de los organismos al ambiente marino (Okolodkov, 2010).

Conocer la distribución de la riqueza de las especies coralinas escleractinias zooxanteladas en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México, es una forma de comprender si existe una tendencia geográfica general en el número de especies presentes en esta área. Esta tendencia puede cambiar gradualmente a lo largo de un gradiente de factores físicos (Odum & Barret, 2008), por lo cual también es necesario identificar los elementos abióticos paisajísticos que contribuyen en los procesos que afectan la biodiversidad.

Como una primera aproximación para conocer el patrón de distribución que tienen las especies presentes en el Corredor Arrecifal, fue necesario analizar inicialmente el comportamiento actual de la riqueza de especies coralinas en el espacio geográfico invadido por éstas, que en la mayoría de las especies es el Gran Caribe, aunque también existen algunas con distribución hasta Brasil. Los datos de presencia pueden utilizarse para determinar el número de especies en un área, y también pueden reflejar patrones de distribución de los organismos (Roberts *et al.*, 2002); en este trabajo, se utilizaron registros de ocurrencias para conocer la riqueza de especies coralinas escleractinias zooxanteladas que se distribuyen en el Gran Caribe, y de esta manera, determinar el comportamiento de distribución de estos organismos.

Riegl (2011) menciona que los corales se distribuyen por todo el Atlántico Occidental, pero que las formaciones arrecifales solo ocurren entre las Bermudas y Brasil; dentro de esta zona, existe un continuo arrecifal entre Florida y Colombia, con una extensión aislada al sur de Brasil. En los resultados obtenidos, se puede observar este continuo arrecifal que va desde Florida-Bermudas hasta Venezuela, con una brecha que separa las formaciones arrecifales de las Antillas Menores-Venezuela y Brasil; esta brecha se encuentra frente a las

regiones de Guyana, Suriname y Guyana Francesa. En el cuarto reporte nacional de la convención sobre la diversidad biológica (ATM, 2012) mencionan que en Surinam existen arrecifes a 100 m de profundidad que se formaron durante el periodo glacial. Los registros de ocurrencia muestran que en esta zona existe la presencia de dos especies coralinas zooxanteladas (*Cladocora arbuscula* y *Madracis asperula*), mas no un desarrollo arrecifal en el presente.

Con respecto a la riqueza de especies de corales, existe una fuerte correlación entre la complejidad estructural y la riqueza y diversidad de especies en los ecosistemas arrecifales (Yanovsky *et al.*, 2017). Algunos autores (Miloslavitch *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2008 sugieren que el Caribe es reconocido como el área más rica del Atlántico en función de las especies en sus arrecifes coralinos). Miloslavich *et al.* (2010) generaron un análisis de biodiversidad con organismos asociados a arrecifes, con la finalidad de determinar áreas con alta biodiversidad en el Caribe; este análisis puede reflejar la complejidad estructural existente en los arrecifes debida a la presencia de las especies coralinas, siendo esta una variable muy importante en la ecología de los organismos bénticos (Graham & Nash, 2012). De acuerdo con el método empleado en este estudio y la información disponible, las zonas con alta biodiversidad descritas por Miloslavich *et al.* (2010) son coincidentes con las de este trabajo, lo que refleja la gran importancia de los organismos coralinos.

A pesar de que los arrecifes coralinos no son los ecosistemas más abundantes o representativos del Golfo de México (Gil-Agudelo *et al.*, 2020), diversos autores reconocen que en esta región existen áreas con una gran diversidad de especies coralinas: el CASGM (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013; 2018), los ABC y Yucatán, Los Cayos de Florida y Cuba (Gil-Agudelo *et al.*, 2020). En los resultados de este estudio, estas mismas áreas sobresalieron por su alta riqueza de especies coralinas ( $\geq 30$  especies por unidad de área).

Una gran interrogante de la ecología temprana fue determinar porque el número de especies en un conjunto (diversidad alfa) puede variar en el espacio y el tiempo (MacArthur & Wilson, 1976). Hoy en día, algunos autores consideran que los cambios en la composición de especies (diversidad beta) son más informativos sobre el patrón y procesos ecológicos de las especies (Anderson *et al.*, 2011; Hillebrand *et al.*, 2018).

Los resultados generados del análisis de riqueza muestran que áreas con riqueza similar pueden presentar diferente composición de especies, por lo que en este estudio se generó un análisis de similitud que permitió identificar agrupaciones entre áreas del Gran

Caribe, para entender los ensambles de especies que caracterizan a las localidades de esta región.

A una escala menor, Chávez-Hidalgo (2009) elaboró un análisis de similitud de corales en el suroeste del Golfo de México y el Caribe mexicano, este análisis identificó que los arrecifes del SAV son más similares a los del Caribe mexicano que a aquellos de la plataforma yucateca. Aunque el estudio de Chávez-Hidalgo (2009) se elaboró a una escala más local, los resultados obtenidos en el presente estudio coinciden, ya que a pesar de que el Corredor Arrecifal y los ABC están más cercanos entre ellos, el análisis de este estudio demostró que existe mayor similitud entre el CASGM y el Caribe mexicano, que con los de ABC. De igual manera, Chávez-Hidalgo (2009) concluye que los ABC tienen similitud con algunas áreas del caribe mexicano (de las que se destaca el banco chinchorro); dentro de este estudio, se observó un patrón de similitud entre los ABC y el banco Chichorro. Entre los dos estudios existen diferencias metodológicas: las escalas y extensión geográfica, y los análisis que se utilizaron para identificar la similitud entre áreas (Sorensen y Jaccard); sin embargo, a pesar de ello, los resultados muestran coincidencias entre la similitud de las áreas.

A una escala mayor y centrándose en el Caribe, Miloslavich *et al.* (2010) generaron una matriz de similitud para diferentes grupos, entre ellos los corales. En dicho estudio, agruparon los países que componen al caribe en función de la ecorregión a la que pertenecen. Los resultados del estudio mostraron que la composición de especies en todo el Caribe es homogénea con la excepción de Trinidad y Tobago y Guatemala. Las agrupaciones de similitud mostraron diferencias entre grupos de áreas en función a los resultados del presente estudio, ya que en este trabajo, se demuestra que la composición de especies en el Gran Caribe es casi “homogénea” con excepción de Cuba, Las Bahamas, ABC-Yucatán y Venezuela. Esto puede deberse a que, Miloslavich *et al.* (2010) utilizaron especies de corales escleractinios (zooxantelados y azooxantelaodos), y elaboraron su análisis en el Caribe (utilizando las áreas que esta región comprende) dejando de lado al golfo de México, mientras que en este estudio la extensión geográfica es mayor: golfo de México y Caribe, por lo que el incrementar localidades puede cambiar los resultados de similitud entre las áreas.

Es importante considerar que la carencia de registros puede estar afectado por los esfuerzos de muestreo derivados de las diferencias socioeconómicas entre países (Barnes *et al.*, 2014), la falta de recursos financieros de las instituciones o incluso, por la dificultad de acceso a ciertos sitios. La creación de predictores de esta biodiversidad ha sido la forma en

que se ha tratado de lidiar con estas carencias; entre estas herramientas, los modelos de nicho ecológico y de distribución potencial son de gran utilidad, porque pueden representar las distribuciones o la riqueza potencial en áreas con un esfuerzo de muestreo heterogéneo, generando predicciones en aquellos sitios donde existe carencia de información muestreada (Hortal *et al.*, 2022).

El fundamento teórico en el que se basan estas herramientas corresponde a la teoría de nichos (De la Vega & Schilman, 2015); por lo que para generar buenas predicciones es indispensable conocer la fisiología y ecología de las especies estudiadas (Mota-Vargas *et al.*, 2019). Los intervalos ambientales pueden estar sujetos a cambios derivados de la variabilidad climática, por lo que identificar estos intervalos permite conocer donde y cuando el clima por sí solo crea límites de distribución (Louthan *et al.*, 2020).

En el presente estudio se obtuvieron los límites ambientales de los corales zooxantelados, en función de los registros de ocurrencia que se utilizaron para generar los modelos de distribución de especies. Con respecto a la batimetría, que resulta ser una variable topográfica muy importante en la distribución coralina, los resultados mostraron que la mayoría de las especies coralinas no se distribuyen a una profundidad pasada de los 100 m; las especies que sobrepasan estos límites son consideradas facultativas, ya que pueden desarrollarse con o sin zooxantelas (Dimond & Carrington, 2008). Los resultados obtenidos coinciden con Kleypass *et al.* (1999) ya que mencionan que la penetración de luz fotosintética alcanza niveles favorables para los organismos fotosintéticos hasta los 91 m (zooxantelas); los corales no facultativos, mostraron límites de distribución batimétrica a una profundidad menor de los ~90 m.

Colmenares-Campos (2020) elaboró 37 modelos de distribución potencial de especies coralinas, con los que realizó un mapa de riqueza potencial de los corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el SGM. Sus resultados mostraron una franja de idoneidad ambiental para el desarrollo coralino frente al estado de Veracruz. Dicho trabajo fue la primera aproximación que ayudó a determinar un continuo paisajístico en el CASGM. Sin embargo, en el presente estudio se elaboró un análisis de riqueza potencial con registros de las especies coralinas identificadas en los nuevos arrecifes registrados en el Corredor después del trabajo de Colmenares Campos (Ortiz-Lozano *et al.*, 2019; 2021) y con presencias actualizadas del SNIB y GBIF.

Los resultados obtenidos de este trabajo muestran un continuo ambiental favorable para la presencia de especies coralinas, que va desde la porción del sur de Texas hasta las aguas del Caribe. La diferencia de los resultados entre estos estudios puede ser debido a la actualización de los registros de ocurrencia que se utilizaron para realizar los modelos y a que estos se elaboraron con distintos softwares, lo que conlleva a metodologías diferentes: desde la parametrización hasta la evaluación del modelo (Phillips *et al.*, 2006; Cobos *et al.*, 2019).

La identificación de un continuo compuesto por un conjunto de condiciones ambientales en la actualidad, generó interrogantes sobre la influencia de la variabilidad ambiental en las áreas de distribución de los corales escleractinios zooxantelados en el pasado. Es bien sabido que durante el Cuaternario, el clima ha fluctuado considerablemente entre periodos glaciales e interglaciales (Kayanne, 2011). Al final del periodo glacial próximo pasado, el UMG, la línea de costa estaba 120 m por debajo del nivel actual y las condiciones ambientales eran completamente diferentes a las de hoy en día (Clark *et al.*, 2009); debido a esto las áreas de distribución en este periodo no coinciden con las del presente en la geografía, pero es posible que las condiciones ambientales se manifiesten en sitios donde comprenda su M.

La mayoría de los ecosistemas arrecifales actuales en el Gran Caribe se formaron hace unos 8,000 años aproximadamente, cuando el incremento en el nivel del mar se estaba desacelerando (Hubbard & Hopley, 2011; Woodroffe, 2011); sin embargo, algunos autores mencionan que desde el Pleistoceno existían arrecifes en Barbados (Antillas Menores) (Hopley & Macintyre, 2011; Hubbard & Hopley, 2011) y en los Cayos de Florida (Lidz, 2011). Esto coincide con los resultados obtenidos en el análisis de las riquezas potenciales elaboradas con las transferencias de nicho que se implementaron en este estudio: los dos escenarios climáticos mostraron una mayor acumulación de especies en estas áreas. Lidz (2011) menciona que en los Cayos de Florida existía una dominancia de corales masivos (en especial de *Orbicella annularis*), lo que implica aguas inactivas, protegidas o más profundas. Las transferencias bajo el escenario climático Fgoals de *O. annularis*, muestran una mayor idoneidad en Los Cayos de Florida y Cuba durante el UMG (Fig. 15).



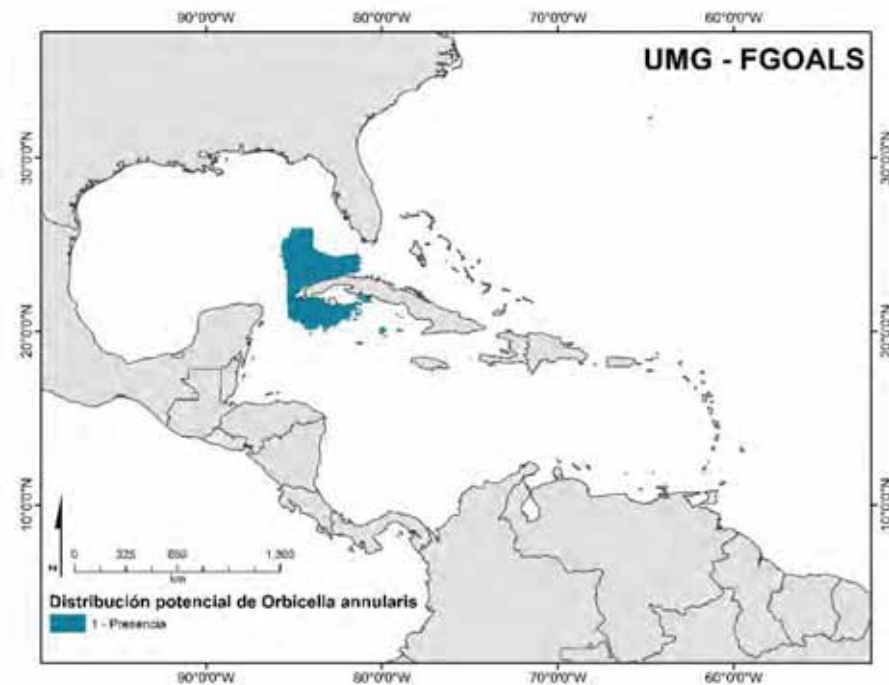


Figura 14. Distribución potencial de *O. annularis* en el periodo UMG bajo el escenario climático Fgoals.

Con respecto a Barbados, Macintyre (2007) mostró una serie de retrocesos de arrecifes dominados por *Acropora palmata* comenzando a profundidades de aproximadamente <120 m y floreciendo de 19 a 14 mil años ap., que luego quedaron varados por el pulso de agua de deshielo cuando el arrecife no pudo seguir el ritmo del aumento del nivel del mar. Lewis (1960) menciona que *A. palmata* es un componente dominante del pleistoceno en los arrecifes de Barbados, y esta especie formó los cimientos sobre los que crecieron los arrecifes modernos. En la paleodistribución obtenida de *A. palmata*, se observa que, durante el UMG, la distribución potencial estaba restringida a una gran porción del Caribe que abarca a Barbados.

Una limitante al momento de realizar transferencias de nichos al pasado en el ambiente marino es la dificultad en la obtención de coberturas de variables ambientales; la información disponible en las plataformas que contienen dichas capas se centra en las condiciones ambientales de temperatura, salinidad y batimetría (Sbrocco, 2014). A pesar de la poca disponibilidad de información marina para el pasado, las variables ambientales disponibles en estos periodos aportan gran información sobre los nichos de los corales escleractinios, ya que la temperatura, salinidad y batimetría son factores que influyen en su

distribución (Cairns *et al.*, 2009; Colmenares-Campos, 2020; Abrego *et al.*, 2021). Es importante mencionar que se eliminó el uso de la variable de batimetría para generar las transferencias de nicho, debido a que la información no está disponible para ambos periodos (UMG y HM).

Otro punto importante es la resolución en la que se encuentran las capas bioclimáticas: la resolución más fina es de 5' de grado; esto supone un problema, ya que a escalas mayores la información no está bien definida (Cromwell & Reid, 1956). Por ello, para comprender mejor los procesos biogeográficos que rigen la distribución de las especies marinas en el presente, es necesaria la disponibilidad de datos ambientales marinos del pasado con resoluciones finas.

Los resultados obtenidos en cada periodo de este análisis permiten hacer una comparación sobre la distribución potencial de los corales en tres tiempos: presente, HM y UMG. En esta comparación, se observa que el continuo de idoneidad ambiental para el desarrollo coralino en el Corredor Arrecifal se generó no antes del Holoceno, puesto que, según los modelos de distribución de especies generados en este estudio, durante el UMG no se encontraban las condiciones idóneas para las 36 especies en la región geográfica que compone al Corredor Arrecifal

Ampliando la escala del área de estudio hacia el Gran Caribe, los resultados de las transferencias al pasado coinciden con el mayor solapamiento de áreas potenciales en las Antillas Menores. Lo anterior muestra que durante el UMG estuvieron ausentes 21 especies en el área de estudio, y que con el paso del tiempo, dichas especies lograron colonizar estas zonas. Esto genera un vacío en el conocimiento de la dispersión y el área accesible de las especies de este estudio, lo que dio lugar a la interrogante: ¿Dónde estaban presentes geográficamente esas especies durante ese periodo?

Una posible respuesta ante esta interrogante es que el área de accesibilidad (M) utilizada en este estudio se vio limitada por el método empleado para su delimitación.

Considerando que el área de accesibilidad es producto de la historia biogeográfica de la especie (Mota-Vargas *et al.*, 2019) y que existe imprecisión sobre el conocimiento de las áreas de distribución de los organismos bentónicos en tiempos remotos, el área accesible se estableció en función de una base de datos con registros disponibles en la actualidad. Este método no representa los sitios donde se encontraban distribuidas las especies ausentes en el UMG, ya que se encuentran fuera del área establecida para las especies de este estudio.

## VIII. CONCLUSIONES

El Corredor Arrecifal es una de las cuatro zonas en el golfo de México que presentan una gran riqueza coralina. En el CASGM residen 40 de las 61 especies de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el Gran Caribe.

En la actualidad, el continuo de condiciones ambientales que favorece la presencia de especies coralinas zooxanteladas en el CASGM abarca una gran región desde el sur de Texas hasta el caribe mexicano. Este continuo presenta áreas de mayor riqueza específica potencial: Tamaulipas, CASGM, ABC, Yucatán y el Caribe mexicano.

La transferencia de nichos ecológicos hacia los periodos del HM y del UMG permitió identificar las áreas con mayor estabilidad climática. Las Antillas Menores y los Cayos de Florida presentaron una gran riqueza potencial en los tres periodos; de igual forma, durante el HM existió un gran desarrollo coralino en el Gran Caribe, por lo que la riqueza potencial aumentó significativamente durante este periodo.

El clima ha variado a lo largo del UMG hasta el presente, y esta variabilidad climática ha propiciado un continuo paisajístico frente a las costas de Veracruz desde el holoceno medio hasta el presente, que es coincidente con el nicho ecológico de las especies que actualmente se registran en el CASGM.

De acuerdo con la aproximación metodológica aquí planteada, sugerimos que las condiciones ambientales en el suroeste del Golfo de México han cambiado desde el UMG; y desde el HM se han modificado, lo que permitió la existencia de las condiciones ambientales óptimas (nicho ecológico) ocupado por las especies de corales actuales. Si bien estas condiciones ambientales han tenido desplazamientos geográficos, podemos afirmar que desde el HM se han mantenido abarcando las zonas de alta riqueza actual. Estos resultados permiten concluir que el CASGM es una zona relevante para el mantenimiento de la riqueza coralina moderna en el Gran Caribe.

## Referencias

- Abrego, D., E.J. Howells, S.D. Smith, J.S. Madin, B. Sommer, S. Schmidt-Roach, V.R. Cumbo, D.P. Thompson, N.L. Rosser & A.H. Baird. 2021. Factors limiting the range extension of corals into high-latitude reef regions. *Diversity*, 13(12), 632. <https://doi.org/10.3390/d13120632>.
- Aggemyr, E., A.G. Auffret, L. Jädergård & S.A. Cousins. 2018. Species richness and composition differ in response to landscape and biogeography. *Landscape ecology*, 33(12), 2273-2284.
- Aldasoro-Said, G. & L. Ortiz-Lozano. 2021. Marine resource dependence in rural coastal communities south of the Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 211, 105778.
- Anderson, M. J., T.O Crist, J.M Chase, M. Vellend, B.D. Inouye, A.L. Freestone & N.G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14(1), 19-28.
- Assis, J., L. Tyberghein, S. Bosch, H. Verbruggen, E.A. Serrão & O. De Clerck. 2018. Bio-ORACLE v2. 0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 277-284.
- Ávila-Pérez E. 2016. Heterogeneidad ambiental y factores de presión en los arrecifes de Los Tuxtlas, México. Tesis de licenciatura en Biología Marina. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Tuxpan, Ver.
- Balbar, A. C. & A. Metaxas. 2019. The current application of ecological connectivity in the design of marine protected areas. *Global Ecology and Conservation*, 17, e00569.
- Barnes, M. A., C.L. Jerde, M.E. Wittmann, W.L. Chadderton, J. Ding, J. Zhang & D.M. Lodge. 2014. Geographic selection bias of occurrence data influences transferability of invasive *Hydrilla verticillata* distribution models. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2584-2593.
- Barve N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S.P. Maher, A. Townsen-Peterson, J. Soberón & F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accesible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modeling* 222. Pp. 1810-1819.
- Baudry, J. & G. Merriam. 1988. Connectivity and connectedness: Functional versus structural patterns in landscapes. - In: Schreiber, K.-F. (ed.) *Connectivity in landscape ecology*. Proc. 2nd International Association for Landscape Ecology. Mfinstersche Geogr. Arbeiten 29. Pp. 23-28.
- Beltrán-Torres A.U., & J.P. Carricart-Ganivet. 1999. Lista revisada y clave para los corales pétreos zooxantelados (Hydrozoa: Milleporina; Anthozoa: Scleractinia) del Atlántico mexicano. *Rev. Biol. Trop.* N. 4. P. 1-15
- Blanchon, P. 2011. Meltwater pulses. In: *Encyclopedia of modern coral reefs*. Springer Netherlands. Pp.683-689.

- Blanchon, P., & J. Shaw. 1995. Reef drowning during the last deglaciation: evidence for catastrophic sea-level rise and ice-sheet collapse. *Geology*, 23(1), 4-8.
- Blanchon, P., A. Eisenhauer, J. Fietzke & V. Liebetrau. 2009. Rapid sea-level rise and reef back-stepping at the close of the last interglacial highstand. *Nature*, 458(7240), 881-884.
- Braconnot, P., S.P. Harrison, M. Kageyama, P.J. Bartlein, V. Masson-Delmotte, A. Abe-Ouchi & Y. Zhao. 2012. Evaluation of climate models using palaeoclimatic data. *Nature Climate Change*, 2(6), 417-424.
- Bradley, R.S. 2015. Paleoclimatology. Reconstructing Climates of the Quaternary. Academic Press. Pp. 667. ISBN: 978-0-12-386913-5
- Buddemeier, R. W., & S.V. Smith. 1988. Coral reef growth in an era of rapidly rising sea level: predictions and suggestions for long-term research. *Coral reefs*, 7(1), 51-56.
- Busby, J. R. 1991. BIOCLIM-a bioclimate analysis and prediction system. *Plant Prot Q*, 6, 8-9.
- Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem & B. Ortega. 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 62(3), 359-377.
- Cabioch, G. 2011. Postglacial transgression. In: Encyclopedia of modern coral reefs. Springer Netherlands. Pp. 822-825.
- Cairns, S. D., W.C. Jaap & J.C. Lang. 2009. Scleractinia (Cnidaria) of the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico origin, waters, and biota*, 1, 333-348.
- Calderon-Aguilera L. E., H. Reyes-Bonilla, C.O. Norzagaray-López & R.A. López-Pérez. 2017. Los arrecifes coralinos de México: Servicios ambientales y secuestros de carbono. Elementos para políticas públicas. Vol. 1 N. 1.
- Carr, M. H., S.P. Robinson, C. Wahle, G. Davis, S. Kroll, S. Murray & M. Williams. 2017. The central importance of ecological spatial connectivity to effective coastal marine protected areas and to meeting the challenges of climate change in the marine environment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. Vol. 27. Pp. 6-29.
- Chase, J.M. & M.A. Leibold. 2003. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago Press, Chicago. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226101811.001.0001>
- Chatterjee, S., A. S. Hadi & B. Price. 2000. Regression analysis by example. John Wiley & Sons. Inc., New York.
- Chávez-Hidalgo, A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe mexicano. Tesis de maestría. Instituto politécnico nacional. La Paz, Baja California.
- Chávez-Ortiz, E. A. 2006. Distribución e inventario de algunas especies bentónicas (hexacorales, octacorales, esponjas y especies miscelaneas) en arrecifes del Caribe Mexicano. Instituto Politécnico nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Proyecto Conabio AS018.

- Chiappone, M., K.M. Sullivan & C. Lott. 1996. Hermatypic scleractinian corals of the southeastern Bahamas: a comparison to western Atlantic reef systems. *Caribbean Journal of Science*, 32, 1-13.
- Clark P.U., A.S. Dyke & J.D. Shakun. 2009. The Last Glacial Maximum. *Science* 325: 710–714. doi: 10.1126/science.1172873.
- Cobos, M. E., A.T. Peterson, N. Barve & L. Osorio-Olvera. 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7, e6281. doi: [10.7717/peerj.6281](https://doi.org/10.7717/peerj.6281)
- Colmenares-Campos C. 2020. Distribución potencial de corales escleractinios en el Suroeste del Golfo de México. Tesis de maestría. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. Universidad Veracruzana. Veracruz. Pp. 52.
- Colwell, R. K. & T.F. Rangel. 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:19651-19658.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2018. Estudio Previo Justificativo para la declaratoria del Área de Protección de Flora y Fauna Arrecifes de los Tuxtlas. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 180 páginas incluyendo anexos.
- Cortés-Useche, C., 2014. Herramientas para incluir tres arrecifes no emergentes en el Área de Protección de Fauna y Flora – Sistema Arrecifal Lobos Tuxpan, Veracruz, México. Tesis Maestría, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Veracruzana. Tuxpan, Veracruz, México, 153 pp.
- De La Vega, G. J. & P.E. Schilman. 2015. La importancia de la fisiología en la distribución geográfica de los insectos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 74(3-4), 101-108.
- Dimond, J. & E. Carrington. 2008. Symbiosis regulation in a facultatively symbiotic temperate coral: zooxanthellae division and expulsion. *Coral Reefs*, 27(3), 601-604.
- Elith, J., H., C. Graham, R. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan & N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2), 129-151.
- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee & C.J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
- Elton, C. 1927. Animal ecology. – Sidgwick and Jackson, UK.
- Escalante, T., G. Rodríguez-Tapia, M. Linaje, P. Illoldi-Rangel & R. González-López. 2013. Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and Nearctic mammals. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 16(1), 5-17.
- Escamilla-Pérez, B. E., L. Ortiz-Lozano, D.O. Molina-Rosales & A. Espinoza-Tenorio. 2021. Cultural importance of marine resources subject to fishing exploitation in coastal communities of Southwest Gulf of Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 208, 105605.

- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **48**, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Faith D.P. & S. Ferrier. 2002. Linking species-compositional dissimilarities and environmental data for biodiversity assessment.
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic biology*, *51*(2), 331-363.
- Ferrier, S., G. Manion, J. Elith & K. Richardson. 2007. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and distributions*, *13*(3), 252-264.
- Ferrier, S., G.V. Powell, K.S. Richardson, G. Manion, J.M. Overton, T.F. Allnutt & R.S. Van Rompaey. 2004. Mapping more of terrestrial biodiversity for global conservation assessment. *BioScience*, *54*(12), 1101-1109.
- Field, R. D., & L. Parrott. 2017. Multi-ecosystem services networks: A new perspective for assessing landscape connectivity and resilience. *Ecological Complexity*, *32*, 31-41.
- Fitzpatrick, M. C., N.J. Sanders, S. Normand, J.C. Svenning, S. Ferrier, A.D. Gove & R.R. Dunn. 2013. Environmental and historical imprints on beta diversity: insights from variation in rates of species turnover along gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1768), 20131201.
- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press.
- Gil-Agudelo, D. L., C.E. Cintra-Buenrostro, J. Brenner, P. González-Díaz, W. Kiene, C. Lusic & H. Pérez-España. 2020. Coral reefs in the Gulf of Mexico large marine ecosystem: conservation status, challenges, and opportunities. *Frontiers in Marine Science*, *6*, 807.
- González Gándara, C., C. Domínguez Barradas, V. De la Cruz Francisco, F.A. Solís-Marín & J. P. Carricart-Ganivet. 2015. Esponjas, corales escleractinios, equinodermos y peces de arrecifes coralinos del norte y sur de Veracruz. Universidad Veracruzana.
- Gonzalez-Orozco, C. E. 2021. Biogeographical regionalisation of Colombia: A revised area taxonomy. *Phytotaxa*, *484*(3), 247-260.
- Gotheli N.J. & A. Chao. 2013. Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (2<sup>nd</sup> ed.). Pp. 195-211.
- Graham, C. H., S.R. Ron, J.C. Santos, C.J. Schneider & C. Moritz. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, *58*(8), 1781-1793.
- Graham, N. A. & K.L. Nash. 2012. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral reefs*, *32*(2), 315-326.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, *34*(4), 427-433.

- Guevara, L., L. León-Paniagua, J. Rios & R.P. Anderson. 2018. Variation among Global Circulation Models for reconstructions of geographic distributions at the Last Glacial Maximum: relevance for phylogeography [Variación entre Modelos de Circulación Global para reconstrucciones de distribuciones geográficas del Último Máximo Glacial: relevancia para la filogeografía]. *Ecosistemas*, 27(1).
- Guisan, A., & N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 135(2-3), 147-186.
- Guisan, A., & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 8(9), 993-1009.
- Guisan, A., R. Tingley, J.B. Baumgartner, I. Naujokaitis-Lewis, P.R. Sutcliffe, A.I. Tulloch & Y.M. Buckley. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology letters*, 16(12), 1424-1435.
- Harrison, S. P., P.J. Bartlein & I.C. Prentice. 2016. What have we learnt from palaeoclimate simulations?. *Journal of Quaternary Science*, 31(4), 363-385.
- Hayasaka-Ramírez, S. & L. Ortiz-Lozano. 2014. Anthropogenic pressure indicators associated with vessel groundings on coral reefs in a marine protected area. *Ciencias marinas*, 40(4), 237-249.
- Hillebrand, H., B. Blasius, E.T. Borer, J.M. Chase, J.A. Downing, B.K. Eriksson & A.B. Ryabov. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169-184.
- Hillebrand, H., B. Blasius, E.T. Borer, J.M. Chase, J.A. Downing, B.K. Eriksson, C.T. Filstrup, W.S. Harpole, D. Hodapp, S. Larsen, A.M. Lewandowska, E.W. Seabloom, D.B. Van de Waal, & A.B. Ryabov, A. B. 2018. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 169– 184. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12959>
- Hine, A. C., R.B. Halley, S.D. Locker, B.D. Jarrett, W.C. Jaap, D.J. Mallinson & D.F. Naar. 2008. Coral reefs, present and past, on the West Florida shelf and platform margin. In *Coral Reefs of the USA* (pp. 127-173). Springer, Dordrecht.
- Hirzel, A. H., J. Hausser, D. Chessel & N. Perrin. 2002. Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology*, 83(7), 2027-2036.
- Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez & M. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *science*, 318(5857), 1737-1742.
- Hopley, D. & I.G. Macintyre. 2011. Barbados. In *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Springer.
- Horta Puga, G. & J. L. Tello Musi. 2009. Sistema Arrecifal Veracruzano: condición actual y programa permanente de monitoreo: Primera Etapa. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM005. México D. F.



- Hortal, J., R.J. Ladle, J. Stropp & G. Tassarolo. 2022. Accounting for biogeographical ignorance within biodiversity modelling. *Earth & Environment*.
- Hubbard, D. & D. Hopley. 2011. Eastern Caribbean coral reefs. In *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Pp. 338-48. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22:415–427.
- Hutchinson, G. E. (1978). *An introduction to population ecology*. Yale University Press. No. 504: 51. Pp.271.
- Jiménez-Valverde, A., A.T. Peterson, J. Soberón, J.M. Overton, P. Aragón & J.M. Lobo. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, 13(12), 2785-2797.
- Jiménez-Valverde, A., J.M. Lobo, J. M., & J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 14(6), 885-890.
- Kageyama, M., P. Braconnot, S.P. Harrison, A.M. Haywood, J.H. Jungclaus, B.L. Otto-Bliesner, B. L. & T. Zhou. 2018. The PMIP4 contribution to CMIP6–Part 1: Overview and over-arching analysis plan. *Geoscientific Model Development*, 11(3), 1033-1057.
- Kayanne, H. & C. Hongo. 2011. Sea level change and its effect on reef growth. In: *Encyclopedia of modern coral reefs*. Springer Netherlands. Pp. 966-972.
- Kleypas J. A., J.W. McManus & L.A.B. Meñez. 1999. Environmental limits to coral reef development: Where do we draw the line? *Amer. Zool.*, 37: pp. 146-159.
- Koubbi, P., M. Moteki, G. Duhamel, A. Goarant, P.A. Hulley, R. O'driscoll & G. Hosie. 2011. Ecoregionalization of myctophid fish in the Indian sector of the Southern Ocean: results from generalized dissimilarity models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 58(1-2), 170-180.
- Laffan, S. W., E. Lubarsky & D.F. Rosauer. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, 33(4), 643-647.
- Lek, S., M. Delacoste, P. Baran, I. Dimopoulos, J. Lauga & S. Aulagnier. 1996. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology. *Ecological modelling*, 90(1), 39-52.
- Lidz, B.H. 2011. Florida keys. In *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Pp. 406-414. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Liria, J. & J.C. Navarro, J. C. 2010. Modelo de nicho ecológico en *Haemagogus Williston* (Diptera: Culicidae), vectores del virus de la fiebre amarilla. *Revista Biomédica*, 21(3), 149-161.
- Louthan, A. M., D.F. Doak & A.L. Angert. 2015. Where and when do species interactions set range limits?. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12), 780-792.
- MacArthur, R. & E. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press
- MacArthur, R. H. 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4), 599–619. <https://doi.org/10.2307/1931600>

- Martos, F.J., 2010. Evaluación de la salud de los corales del Arrecife Blake, Cazonos, Veracruz Tesis Maestría Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz.
- Maruri-Cruz, M., 2012. Evaluación de la comunidad de los corales pétreos del arrecife no emergente Oro Verde, Tuxpan, Veracruz. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. p. 80.
- McGlynn, T. 2010. Effects of biogeography on community diversity. *Nature Education*.
- Melo-Merino, S. M. 2013. Cambios potenciales en la distribución de corales arrecifales (Scleractinia) del Pacífico Oriental y Atlántico Occidental, como consecuencia del cambio climático. Tesis de maestría. *Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Mexico, DF.*
- Melo-Merino, S. M., H. Reyes-Bonilla & A. Lira-Noriega. 2020. Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415, 108837.
- Miloslavich, P., J.M. Díaz, E. Klein, J.J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J.J. Cruz-Motta, E. Weil, J. Cortes, A.C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata & Ortiz, M. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: regional estimates and distribution patterns. *PLoS one*, 5(8), e11916.
- Ministry of Labour, Technological Development and Environment (ATM). 2012. The Fourth National Report to the Convention on Biological Diversity. Paramaribo, Suriname.
- Mix, A. C., E. Bard, E. & R, Schneider. 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quaternary Science Reviews*, 20(4), 627-657.
- Mokany, K., C. Ware, S.N. Woolley, S. Ferrier & M.C. Fitzpatrick. 2022. A working guide to harnessing generalized dissimilarity modelling for biodiversity analysis and conservation assessment. *Global Ecology and Biogeography*, 31(4), 802-821.
- Moo-Llanes, D. A., A. Pech-May, A.C.M. de Oca-Aguilar, O.D. Salomón & J.M. Ramsey. 2020. Niche divergence and paleo-distributions of *Lutzomyia longipalpis* mitochondrial haplogroups (Diptera: Psychodidae). *Acta Tropica*, 211, 105607.
- Mota Vargas, C., A. Encarnación Luévano, H.M. Ortega Andrade, D.A. Prieto Torres, A. Peña Peniche & O.R. Rojas-Soto. 2019. Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Muller-Hohenstein, K. 2001. Biogeography. In: [Encyclopedia of Biodiversity \(Second Edition\)](#). 2013. Nathan, R. Academic Press. Pp. 539-561.
- Neumann, A.C. & I. Macintyre. 1985. Reef response to sea level rise: keep-up, catch-up or give-up. In: Proceedings, 5th International Coral Reef Congress (Tahiti) (Eds B. Delesalle, *et al.*), Vol. 3, pp. 105–110. International Society for Reef Studies, Antenne Museum-Ephe, Moorea, French Polynesia.
- Odum, E. & G. BARRE. 2008. Fundamentos de Ecología. Cengage Learning Editores S.A. de C.V. (5<sup>th</sup> ed.). Pp. 598. **ISBN:** 9706864709

- Okolodkov, Y. B. 2010. *Biogeografía marina*. CENTRO EPOMEX-UAC.
- Ortiz-Lozano L., A. Granados-Barba, I. Espejel. 2009. *Ecosystemic zonification as a management tool for marine protected areas in the coastal zone: Applications for the Sistema Arrecifal Veracruzano National Park, Mexico*. 52(6), 317–323. doi:10.1016/j.ocecoaman.2009.03.004
- Ortiz-Lozano L., A.L. Gutiérrez-Velázquez, C. Colmenares-Campos, A. Aja-Arteaga, V. Ramos-Castillo & L. Olivera-Vázquez. 2019. Arrecifes sumergidos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México. Segundo informe CEMDA.
- Ortiz-Lozano L., C. Colmenares-Campos & A. Gutiérrez-Velázquez. 2018b. Submerged Coral Reefs in the Veracruz Reef System, Mexico, and its implications for marine protected area management. *Ocean and Coastal Management* 158. P. 11-23.
- Ortiz-Lozano L., F. X. Martínez Esponda, M. Escorcía Quintana, G. García Maning, X. Ramos-Pedruza Ceballos & C. Colmenares Campos. 2018a. El corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México. Retos y oportunidades para su protección. 1era Ed. Centro Mexicano de Derecho Ambiental, México. 78 pp.
- Ortiz-Lozano, L., H. Pérez-España, A. Granados-Barba, C. González-Gándara, A. Gutiérrez-Velázquez & J. Martos. 2013. The Reef Corridor of the Southwest Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean & Coastal Management*, 86: 22-32.
- Ortiz-Lozano, L., A.L. Gutiérrez-Velázquez, A. Aja-Arteaga, J. Argüelles-Jiménez & V. Ramos-Castillo. 2020. Distribution, threats, and management of submerged reefs in the north of the reef corridor of the Southwest Gulf of Mexico. *Ocean & Coastal Management*.
- Otto-Bliesner, B. L., E.C. Brady, G. Clauzet, R. Tomas, S. Levis & Z. Kothavala. 2006. Last glacial maximum and Holocene climate in CCSM3. *Journal of Climate*, 19(11), 2526-2544.
- Pearson, R. G., & T.P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global ecology and biogeography*, 12(5), 361-371.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R.G. Pearson, R.P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura & M.B. Araújo. 2011.. Ecological niches and geographic distributions. In: *Ecological Niches and Geographic Distributions*. Princeton University Press.
- Phillips S. J., R.P. Anderson & R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modeling* 190. Pp 231-259.
- Ramos-Castillo V. 2015. Identificación de los factores de presión asociados a la zona Arrecifal Lobos-Tuxpan. Proyecto de Residencias Profesionales. Instituto Tecnológico de Boca del Río. Veracruz, Ver, México.
- Reyes, J., N. Santodomingo & P. Flórez. 2010. *Corales Escleractinios de Colombia*. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR.
- Reyes-Bonilla H., S. González-Romero, G. Cruz-Piñón & L.E. Calderón-Aguilera. 2007. Aspectos Bioecológicos: Corales pétreos. En: Danemann G. D. & Ezcurra E. (Eds). 2007. Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Pp. 291-317.

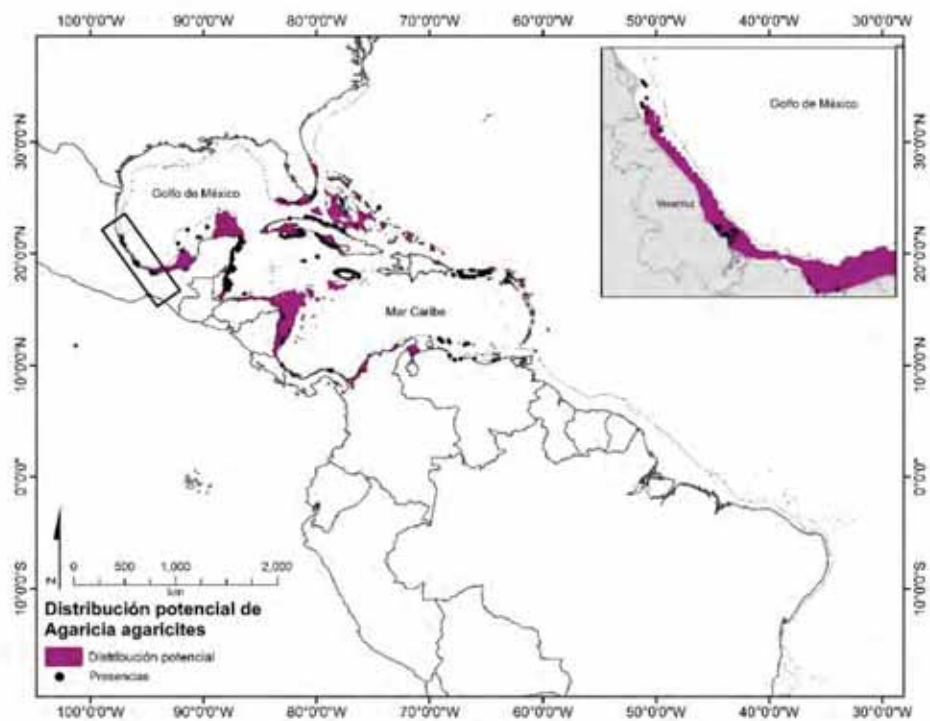
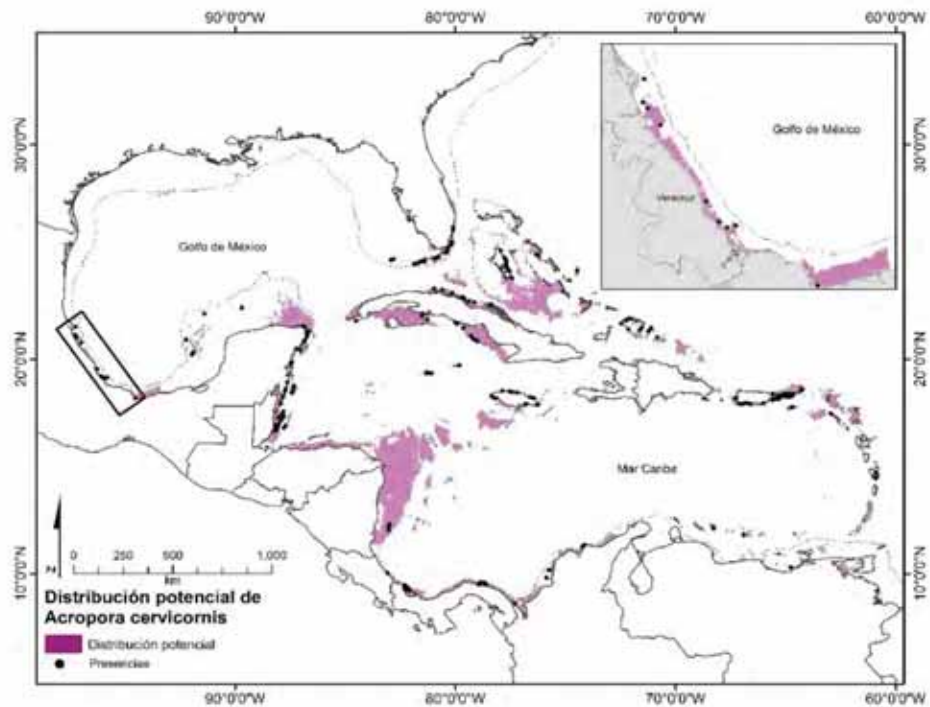
- Richardson, A. J. & E.S. Poloczanska. 2008. Under-resourced, under threat. *Science*, 320(5881), 1294-1295.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (Vol. 7). Chicago: University of Chicago Press.
- Riegl, B. 2011. Western Atlantic Caribbean, Coral reefs. In: *Encyclopedia of modern coral reefs*. Springer Netherlands. Pp.1174-1178
- Roberts, C. M. 2002. *Marine Biodiversity Hotspots and Conservation Priorities for Tropical Reefs*. *Science*, 295(5558), 1280–1284. doi:10.1126/science.1067728.
- Robinson, L. M., J. Elith, A.J. Hobday, R.G. Pearson, B.E. Kendall, H.P. Possingham & A.J. Richardson. 2011. Pushing the limits in marine species distribution modelling: lessons from the land present challenges and opportunities. *Global Ecology and Biogeography*, 20(6), 789-802.
- Roff, G. 2020. Reef accretion and coral growth rates are decoupled in Holocene reef frameworks. *Marine Geology*, 419, 106065. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2019.106065>
- Rojas-Soto, O. R., O. Alcántara-Ayala & A.G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30(3), 449-461. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00836.x>
- Russell, B. D., S.D. Connell, C. Mellin, B.W. Brook, O.W. Burnell & D.A. Fordham. 2012. Predicting the distribution of commercially important invertebrate stocks under future climate. *PLoS One*, 7(12), e46554.
- Salas-Monreal, D, J.J. Salas-Pérez, D.A. Salas-De León, M.A. Monreal-Gomez, H. Pérez-España, L. Ortiz-Lozano & C.A. Villegas-Sánchez. 2017. Corrientes superficiales dentro del corredor arrecifal del Suroeste del Golfo de México. *UVserva. Una mirada desde los observatorios*, (3).
- Salas-Pérez, J. D. J., & A. Granados-Barba. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera*, 21(3), 281-301. ISSN 0187-6236.
- San vicente-Añorve, L., J. Zavala-Hidalgo, M.E. Allende-Arandía & M. Hermoso-Salazar. 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 498, 27-41.
- Saupe, E. E., J.R. Hendricks, R.W. Portell, H.J. Dowsett, A. Haywood, S.J. Hunter & B.S. Lieberman. 2014. Macroevolutionary consequences of profound climate change on niche evolution in marine molluscs over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1795), 20141995.
- Sbrocco, E. J., & P.H. Barber. 2013. MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology: Ecological Archives E094-086. *Ecology*, 94(4), 979-979.
- Shlesinger, T. & Y. Loya. 2021. Depth-dependent parental effects create invisible barriers to coral dispersal. *Communications biology*, 4(1), 1-10.

- Sillero, N., S. Arenas-Castro, U. Enriquez-Urzelai, C.G.Vale, D. Sousa-Guedes, F. Martínez-Freiría, R. Real & A.M. Barbosa. 2021.. Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, 456, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Simoës, M., D. Romero-Alvarez, C. Nuñez-Penichet, L. Jiménez & M.E. Cobos. 2020. General theory and good practices in ecological niche modeling: a basic guide. *Biodiversity Informatics*, 15(2), 67-68. <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.13376>.
- Soberón, J. M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159-167.
- Soberón, J., & A.T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2. <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>.
- Soberón, J., L. Osorio-Olvera & T. Peterson. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88(2), 437-441.
- Spalding, M. D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M.A.X. Finlayson, B.S. Halpern, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia & J. Robertson. 2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57(7), 573-583. <https://doi.org/10.1641/B570707>.
- Stambler, N. 2011. Zooxanthellae: the yellow symbionts inside animals. In *Coral Reefs: an ecosystem in transition* (pp. 87-106). Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_7).
- Stanley, G. D. 2003. The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Science Reviews*, 60(3-4), 195-225. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(02\)00104-6](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(02)00104-6).
- Stockwell, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International journal of geographical information science*, 13(2), 143-158.
- Stranges, S., A.P. Cuervo-Robayo, E. Martínez-Meyer, H.N. Morzaria-Luna & H. Reyes-Bonilla. 2019. Distribución potencial bajo escenarios de cambio climático de corales del género Pocillopora (Anthozoa: Scleractinia) en el Pacífico oriental tropical. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90.
- Szmant, A. M., & M.G. Meadows. 2006. Developmental changes in coral larval buoyancy and vertical swimming behavior: implications for dispersal and connectivity. In *Proc 10th Int Coral Reef Symp* (Vol. 1, pp. 431-437).
- Taylor, P.D., L. Fahrig, K. Henein & G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68(3): 571-572.
- Toledo, V.M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. *Ciencias*, 34, 43-58.
- Toledo-Ocampo, A. 2005. Marco conceptual: caracterización ambiental del Golfo de México. *Golfo de México*, 25.

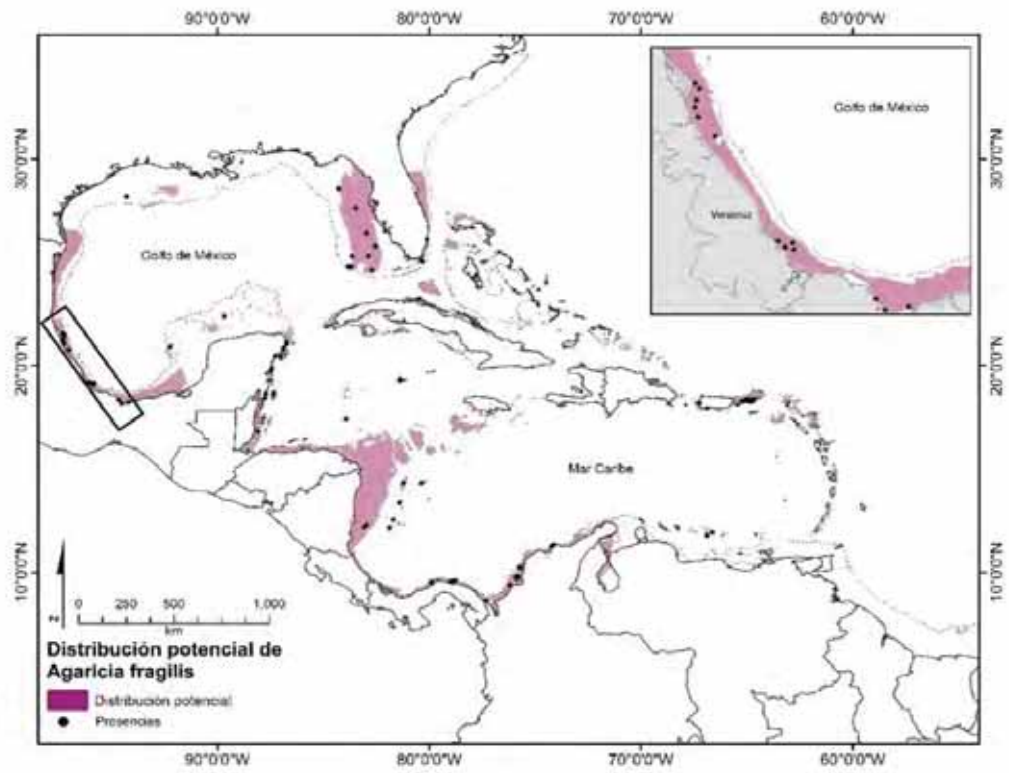
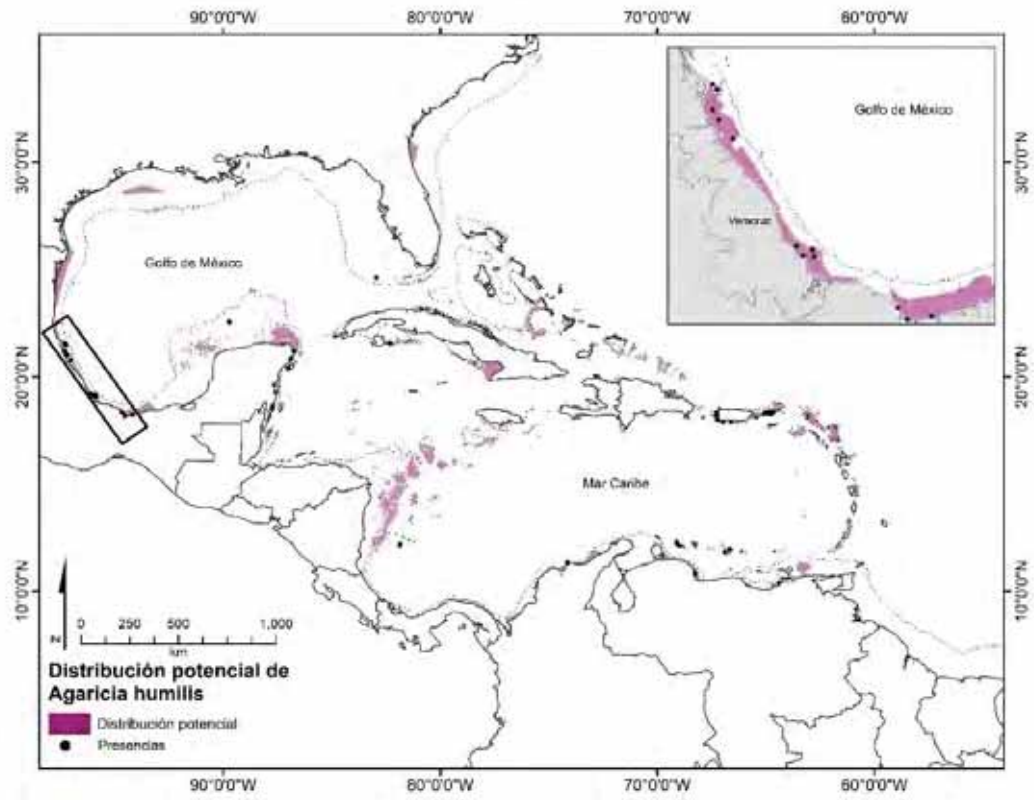
- Uriarte-Cantolla, A. 2009. Historia del clima en la Tierra. *Eusko Jaurlaritza, Gobierno Vasco*. Pp. 403.
- Valadez-Rocha, V., & L. Ortiz-Lozano. 2013. Spatial and temporal effects of port facilities expansion on the surface area of shallow coral reefs. *Environmental management*, 52(1), 250-260.
- Valdeolmillos Rodríguez, A. 2005. Registro paleoclimático y paleoambiental de los últimos 350.000 años en el Parque Nacional de las Tablas de Daimiel (Ciudad Real).
- Vallejo, S. I. S. 2000. Biogeografía marina del Gran Caribe. *Interciencia*, 25(1), 7-12.
- Vargas-Ángel, B., J.D. Thomas & S.M. Hoke. 2003. High-latitude *Acropora cervicornis* thickets off Fort Lauderdale. *Coral Reefs*, 22, 465-473. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0336-z>.
- Vázquez-Botello, A. 2005. Golfo de México: contaminación e impacto ambiental: diagnóstico y tendencias. Universidad J. Autónoma de Tabasco.
- Villegas-Sánchez, C. A., H. Pérez-España, R. Rivera-Madrid, D. Salas-Monreal & J.E. Arias-González. 2014. Subtle genetic connectivity between Mexican Caribbean and south-western Gulf of Mexico reefs: the case of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Coral Reefs*, 33(1), 241-251.
- Whittaker, R. J., & J.M. Fernández-Palacios, J. M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press.
- Wiens, J. J., & M.J. Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.
- Wiley, E. O., K.M. McNyset, A.T. Peterson, C.R. Robins & A.M. Stewart. 2003. Niche modeling perspective on geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm.
- Williams, J. W. & S.T. Jackson. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(9), 475-482.
- Woodroffe, C. D. 2011. Mid Holocene. In *Encyclopedia of Modern Coral Reefs: Structure, Form and Process*. Pp 698-700. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Woodroffe, C. D., & J.M. Webster. 2014. Coral reefs and sea-level change. *Marine Geology*, 352, 248-267.
- Yamano, H., K. Sugihara & K. Nomura. 2011. Rapid poleward range expansion of tropical reef corals in response to rising sea surface temperatures. *Geophysical Research Letters*, 38(4).
- Yanovski, R., P.A. Nelson & A. Abelson. 2017. Structural complexity in coral reefs: examination of a novel evaluation tool on different spatial scales. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 27.
- Zarco-Perelló S., M. Mascaró, R. Garza-Pérez & N. Simoes. 2013. Topography and coral community of the Sisal Reefs, Campeche Banck, Yucatán, Mexico. *Hidrología*. 23 (1): 28-41 p.
- Zavala-Hidalgo, J., A. Gallegos-García, B. Martínez-López, S.L. Morey & J.J. O'Brien. 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics*, 56: 333-338.

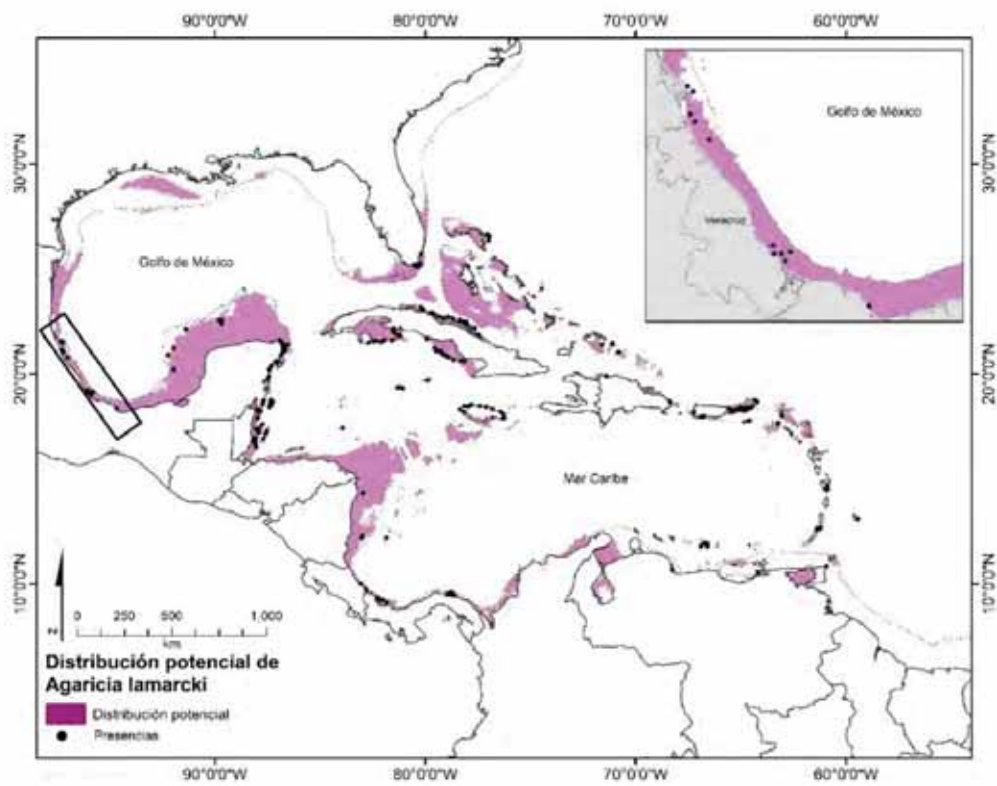
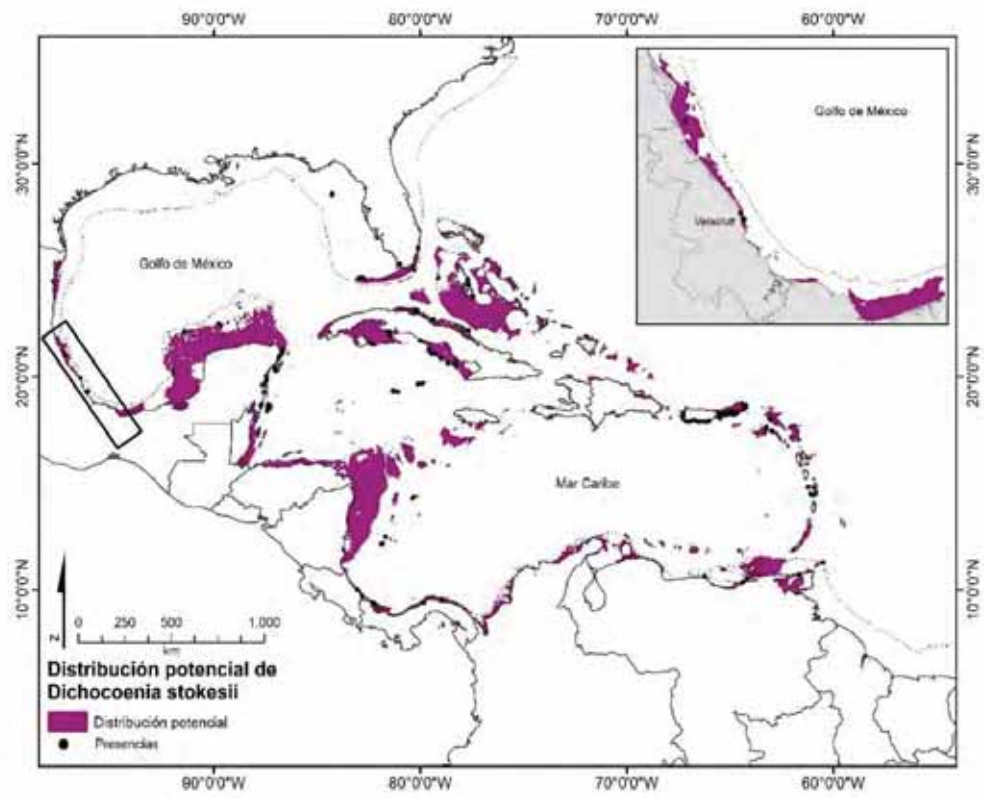
Zlatarsky, V. N., & Martínez-Estalella, N. 2018. Los escleractinios de Cuba con datos sobre sus organismos asociados. 471 pp. *Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies at Texas A&M University, Corpus Christi*.

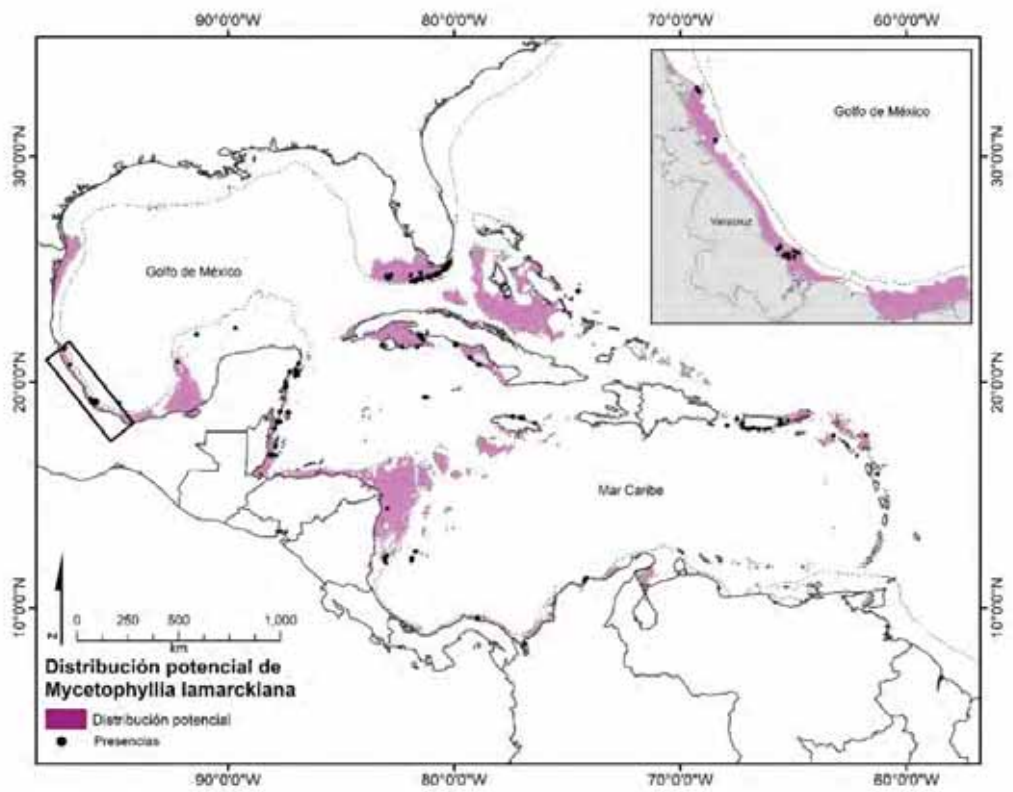
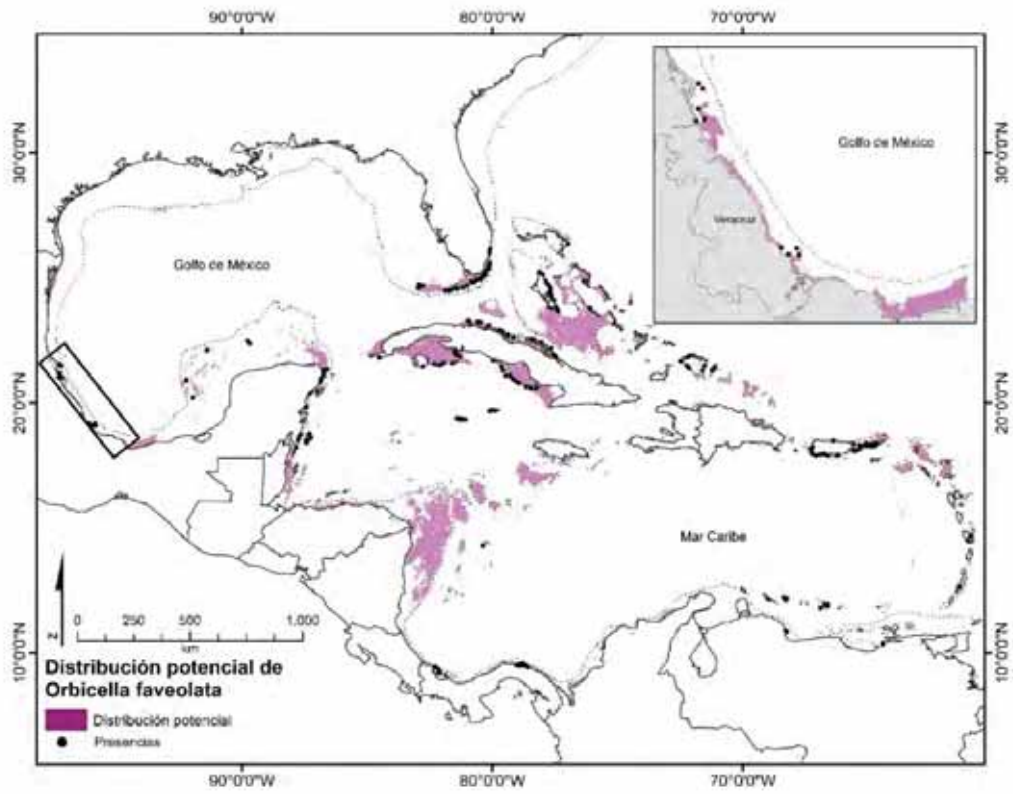
**ANEXO 1: Distribución potencial actual de 36 especies de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el CASGM.**

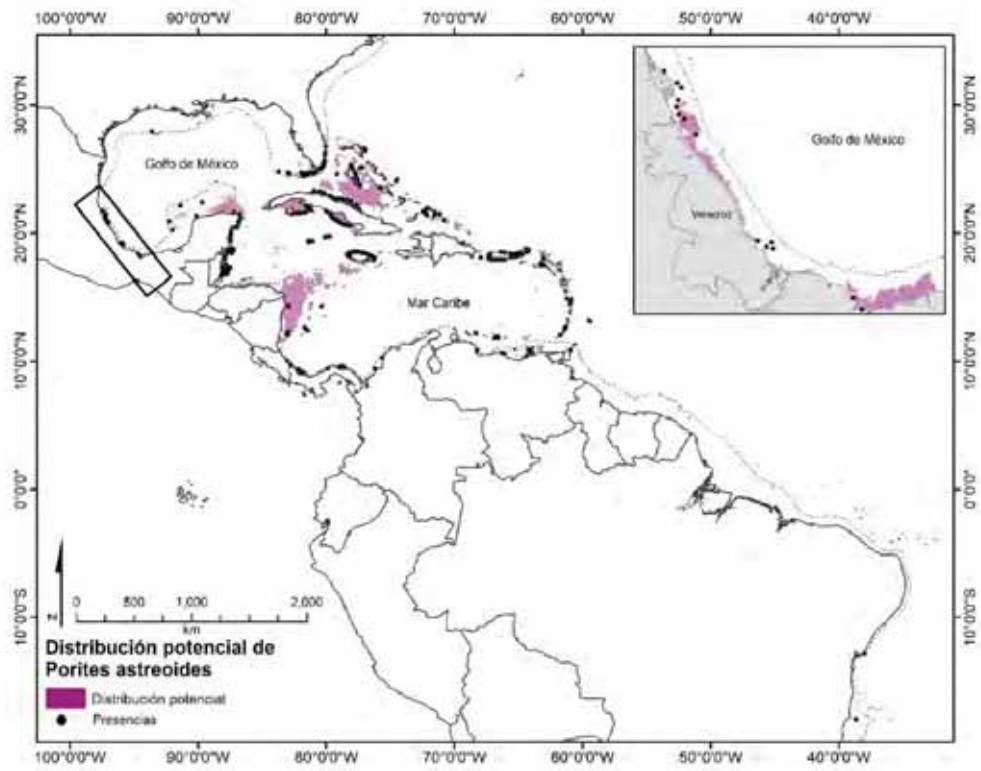
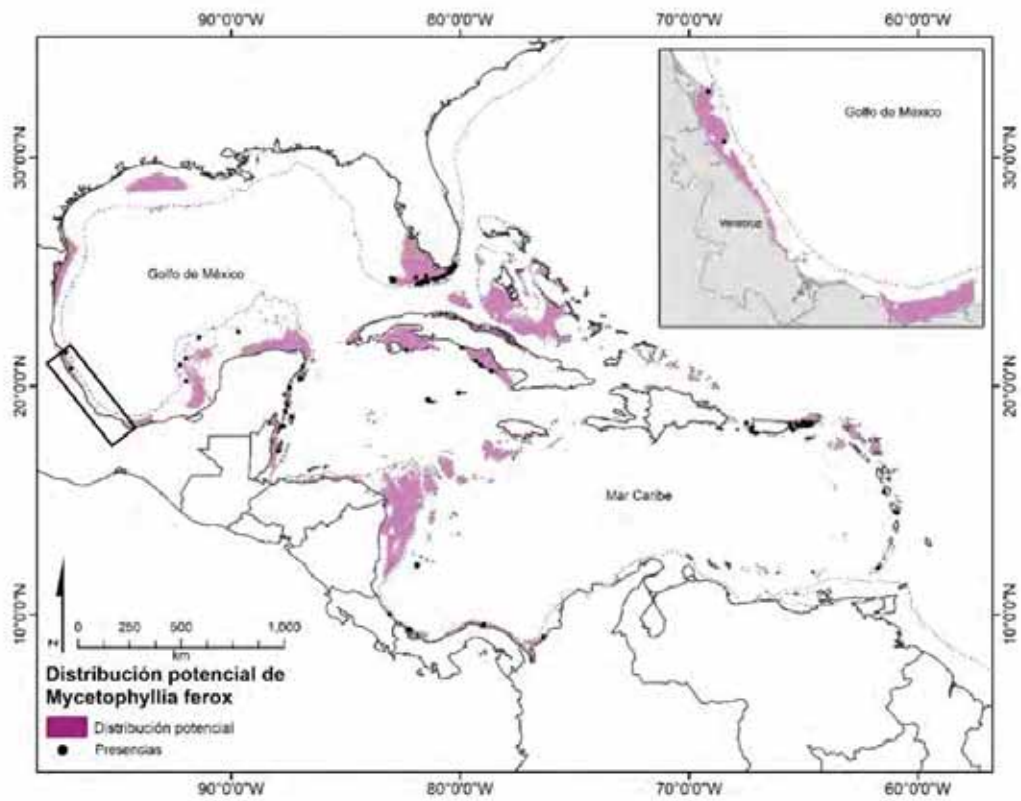


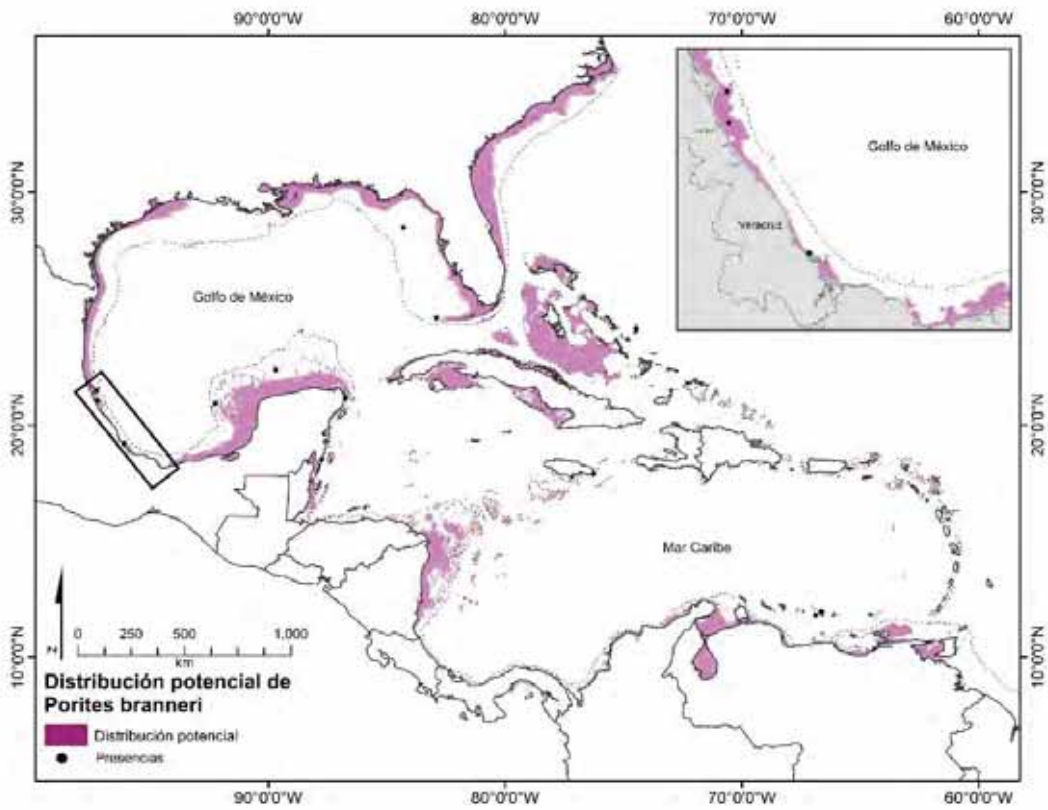
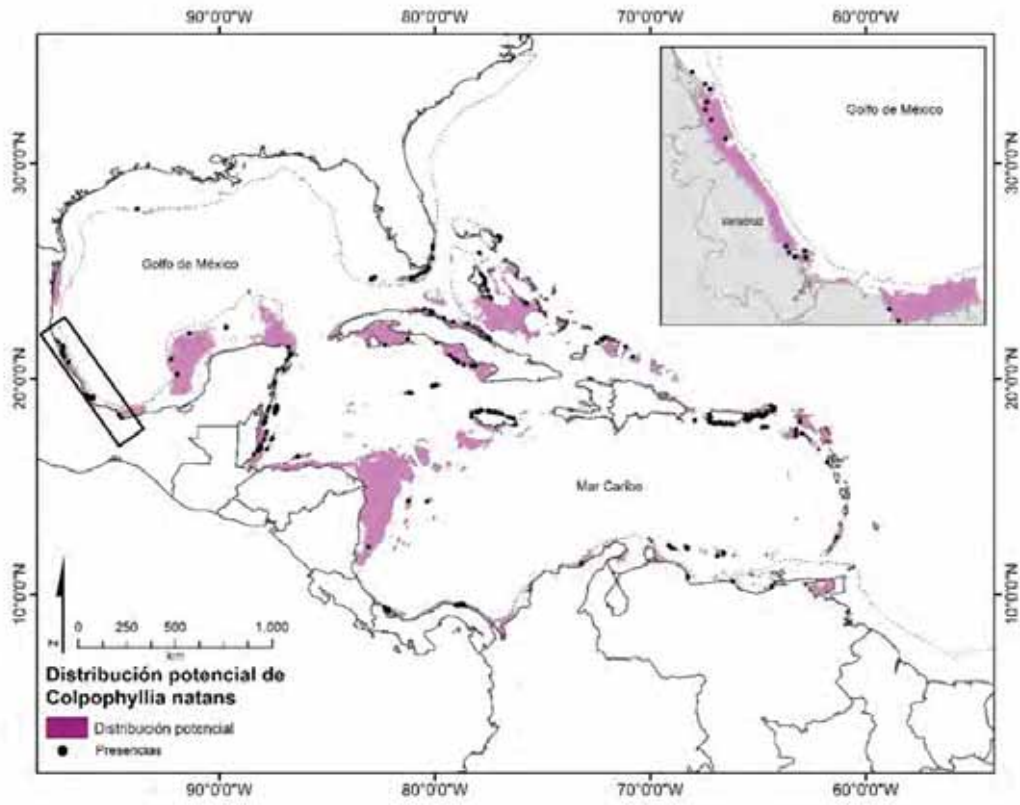


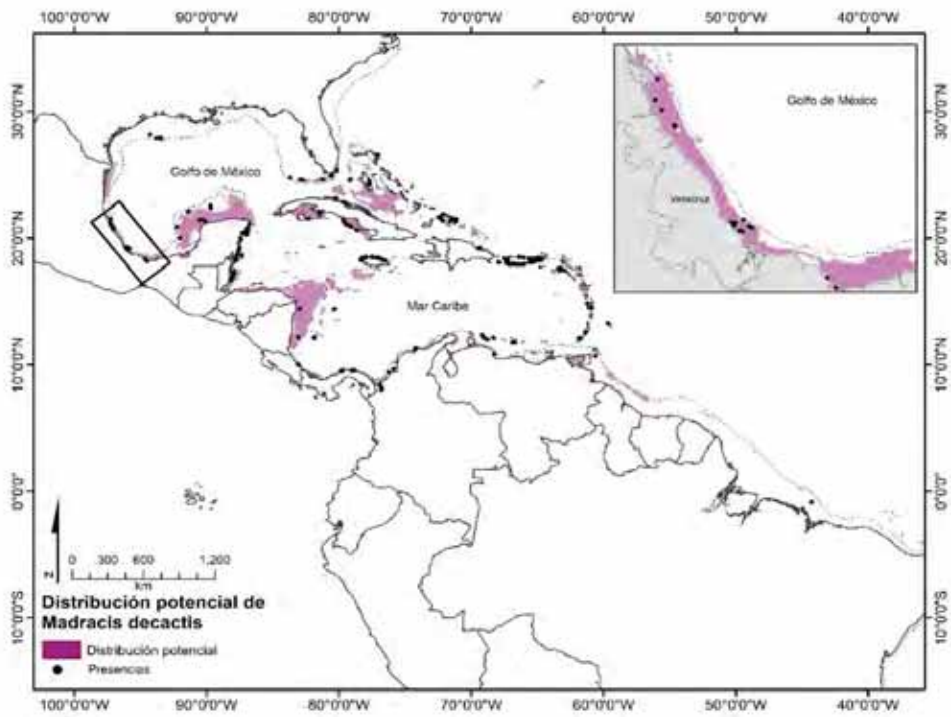
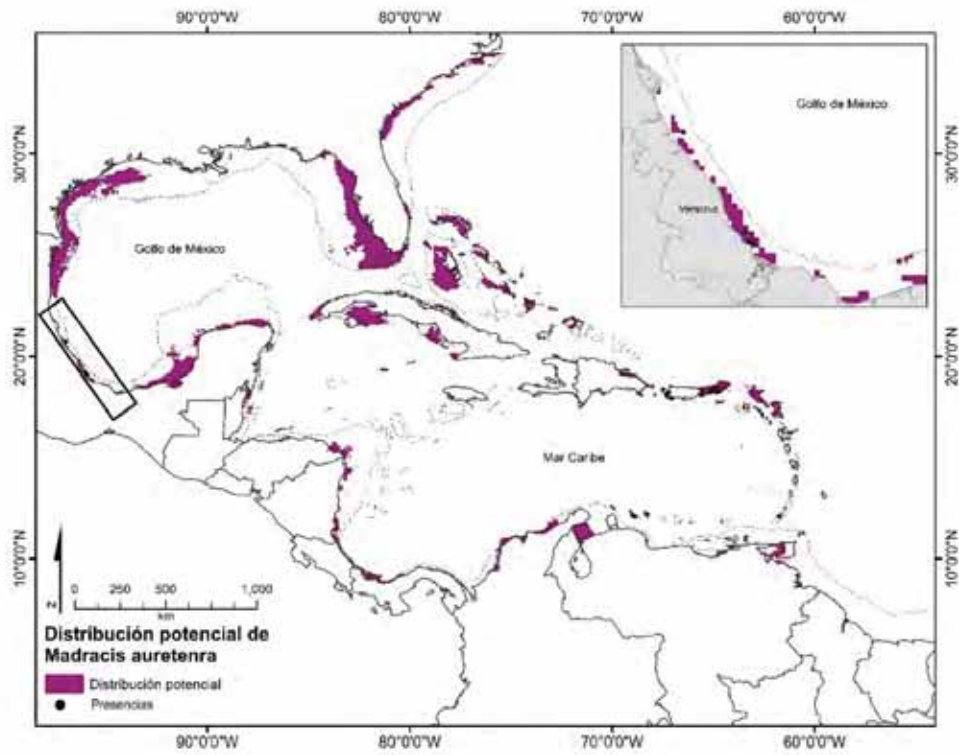


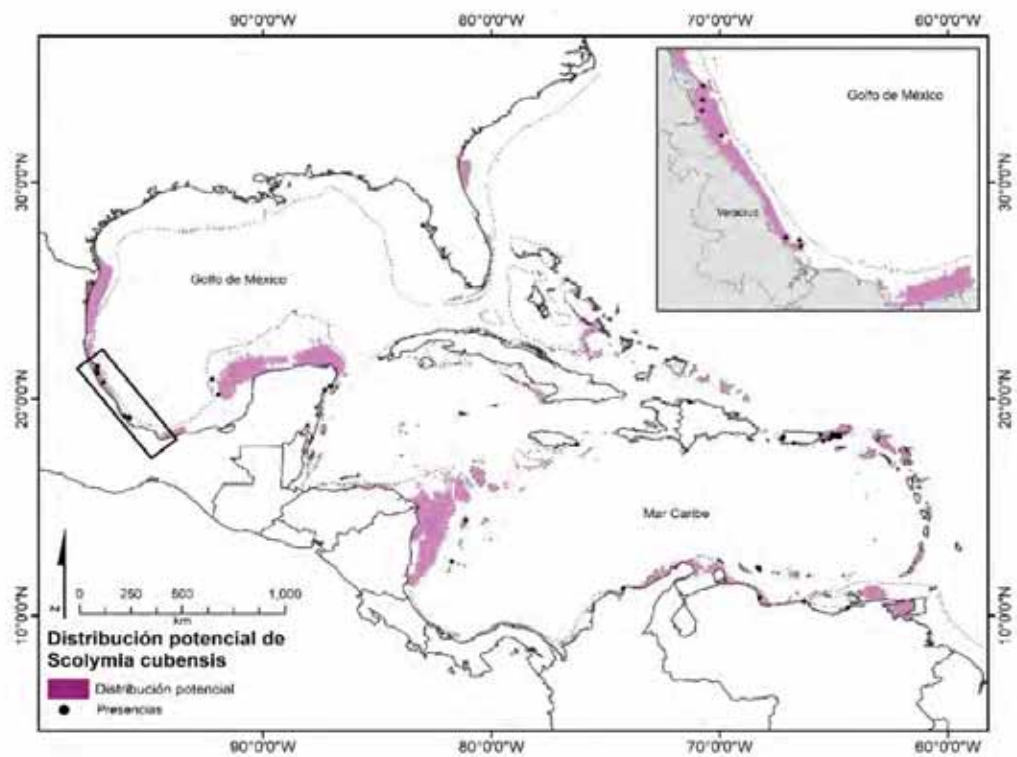
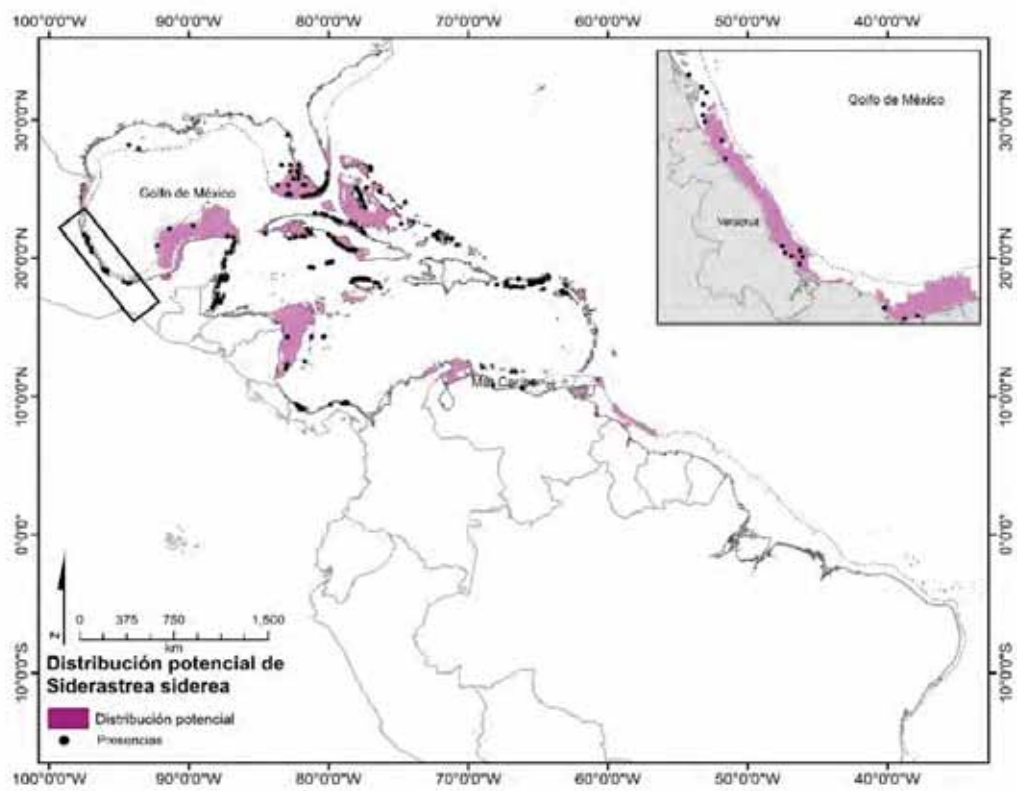


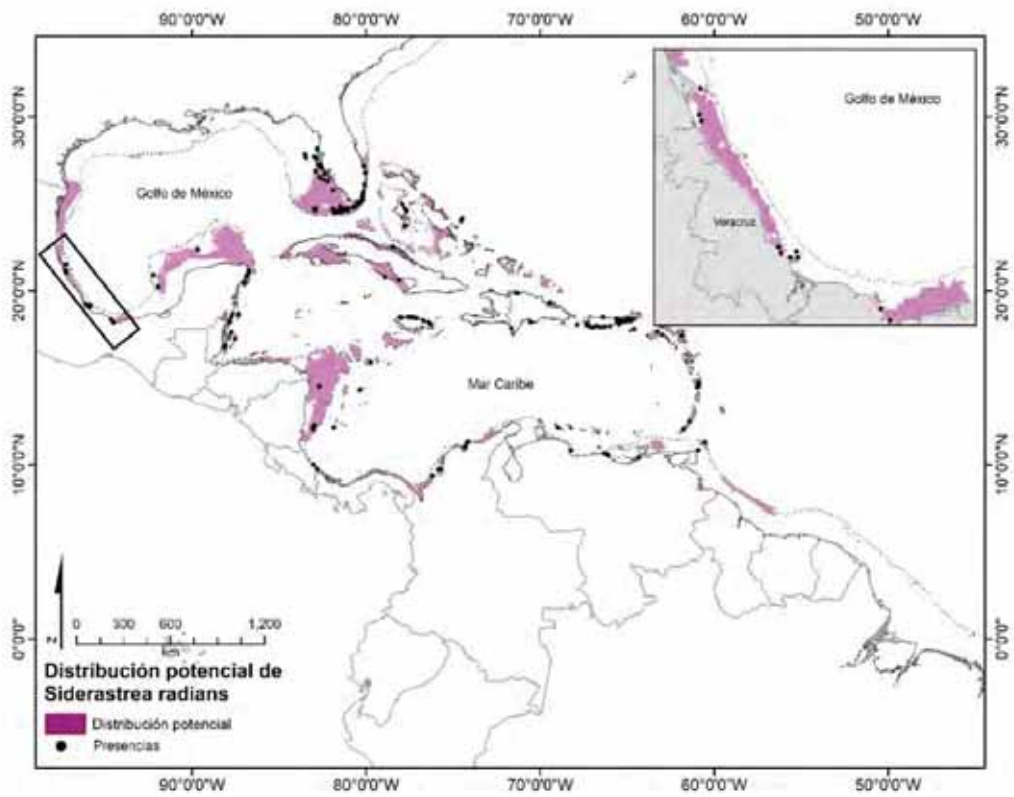
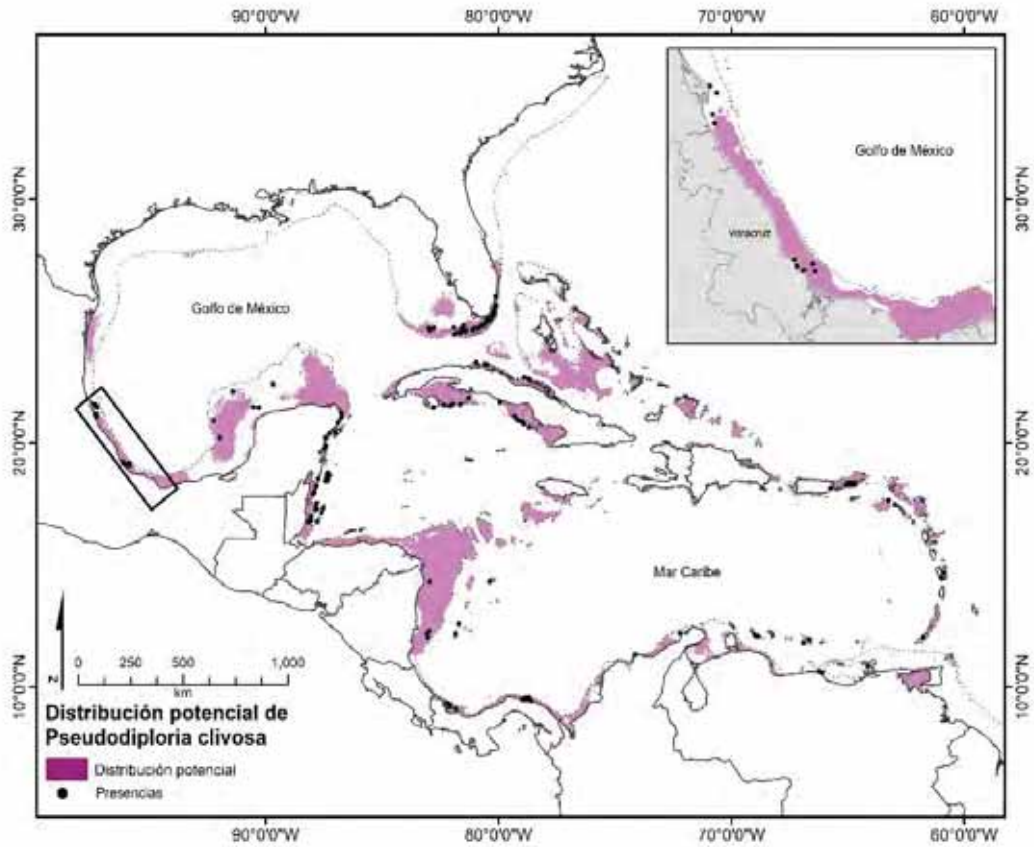




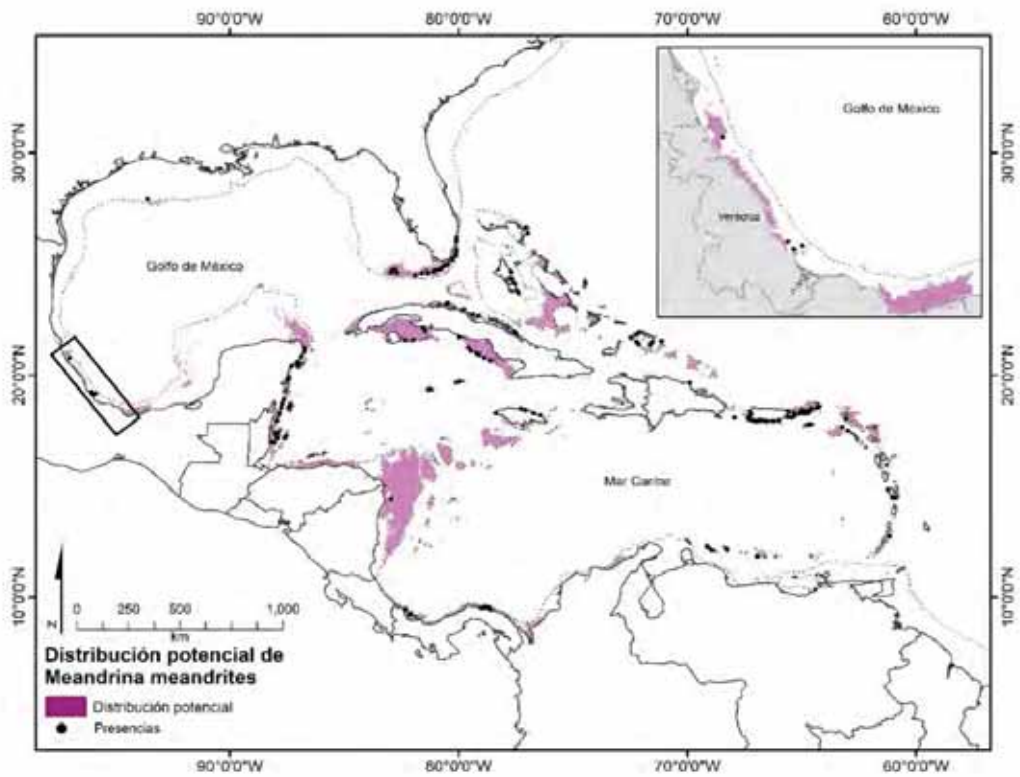
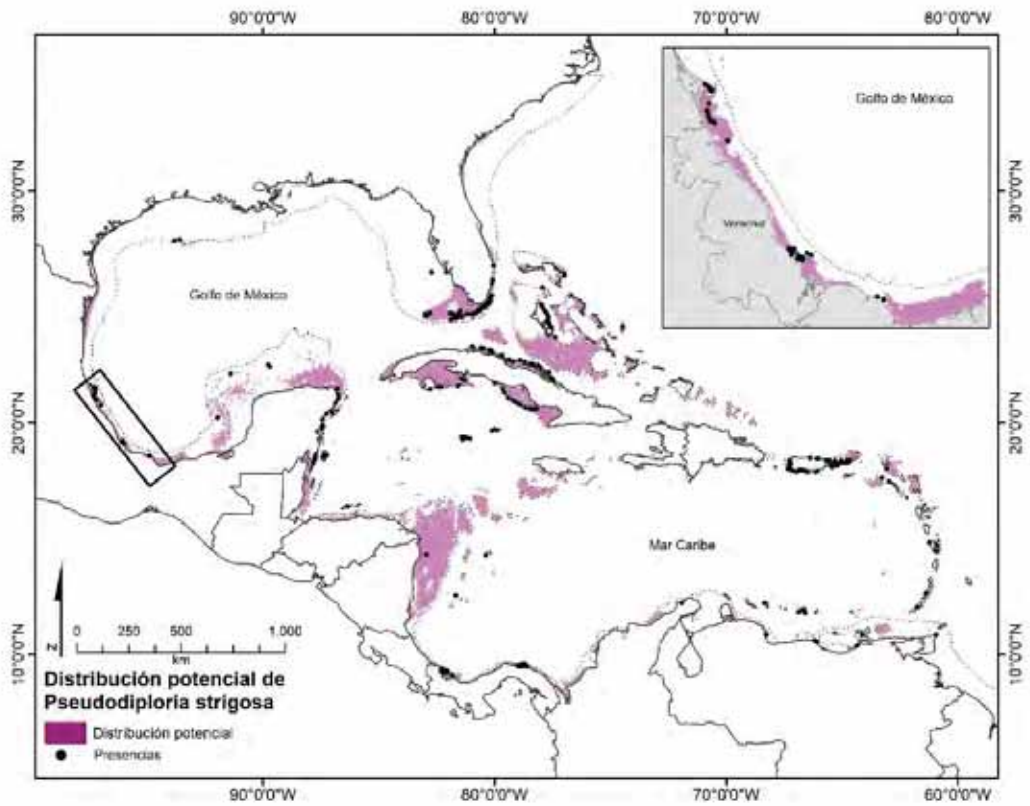


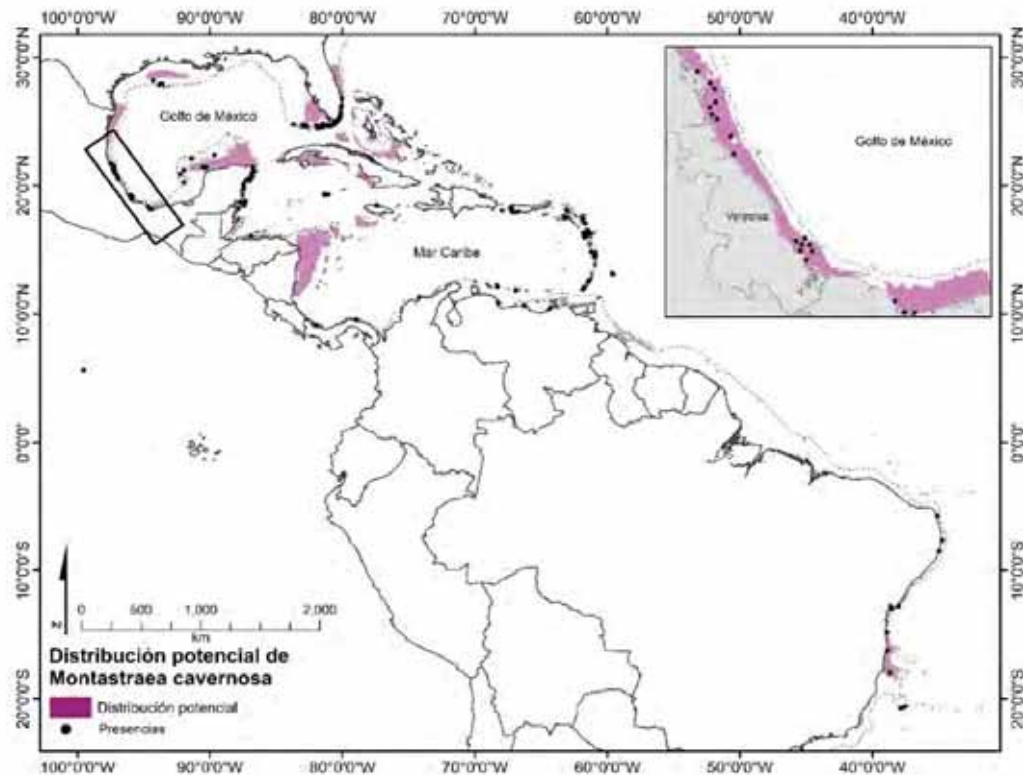
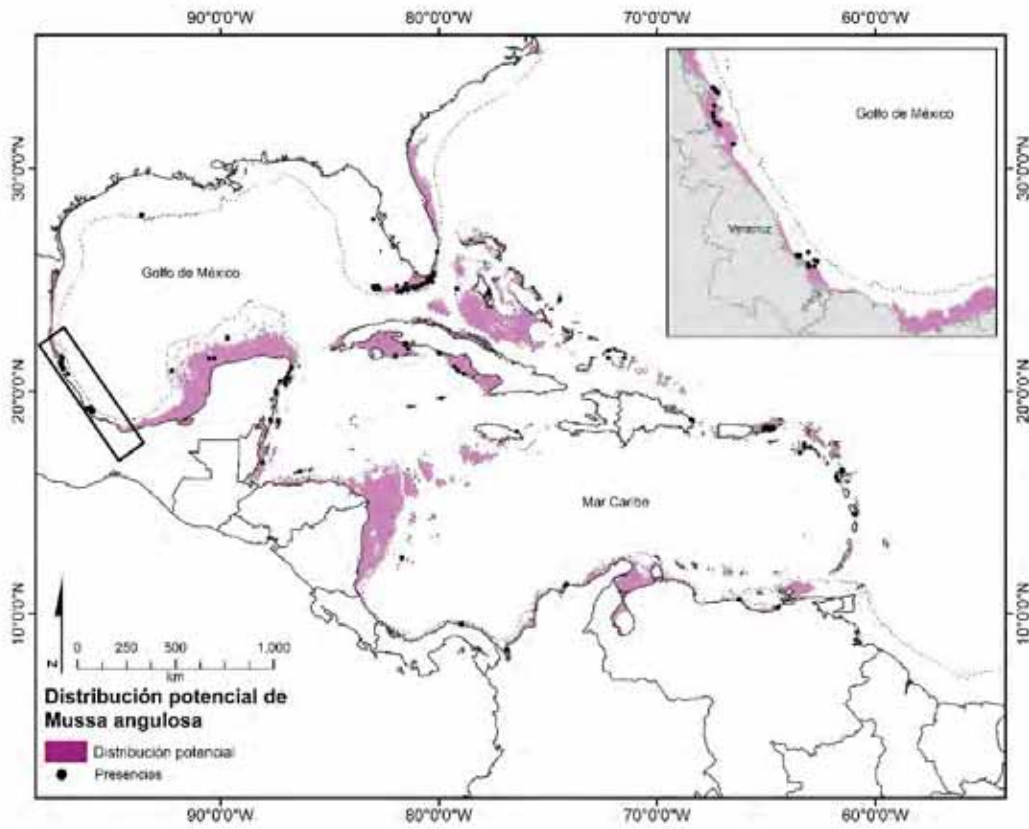


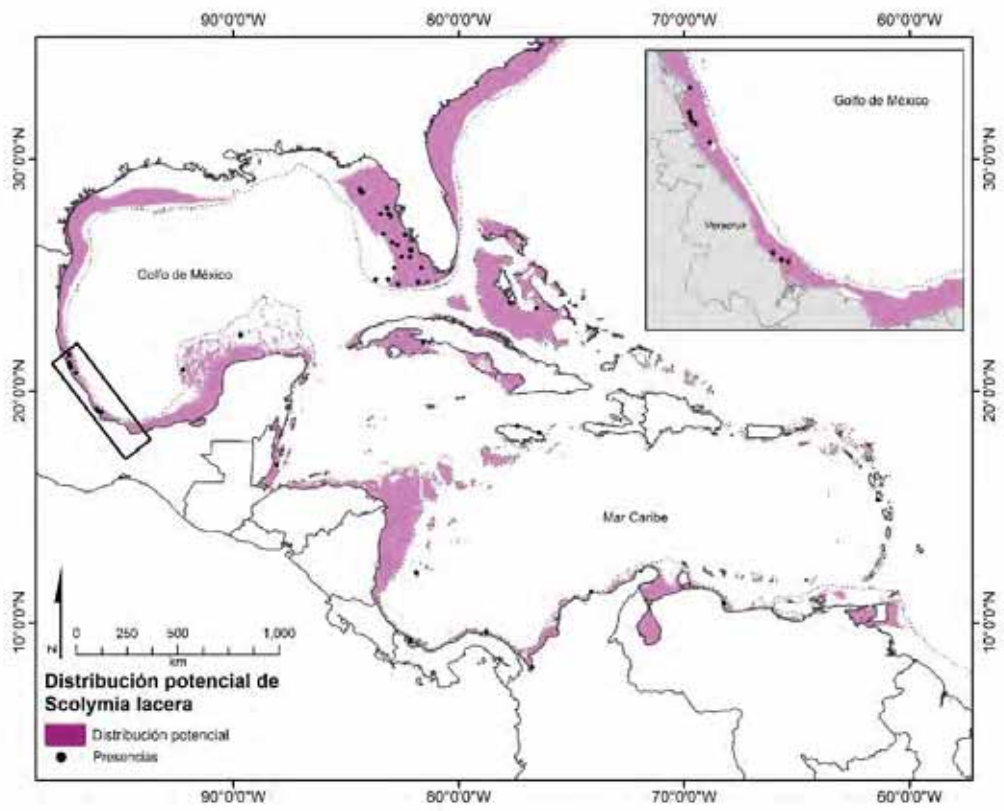
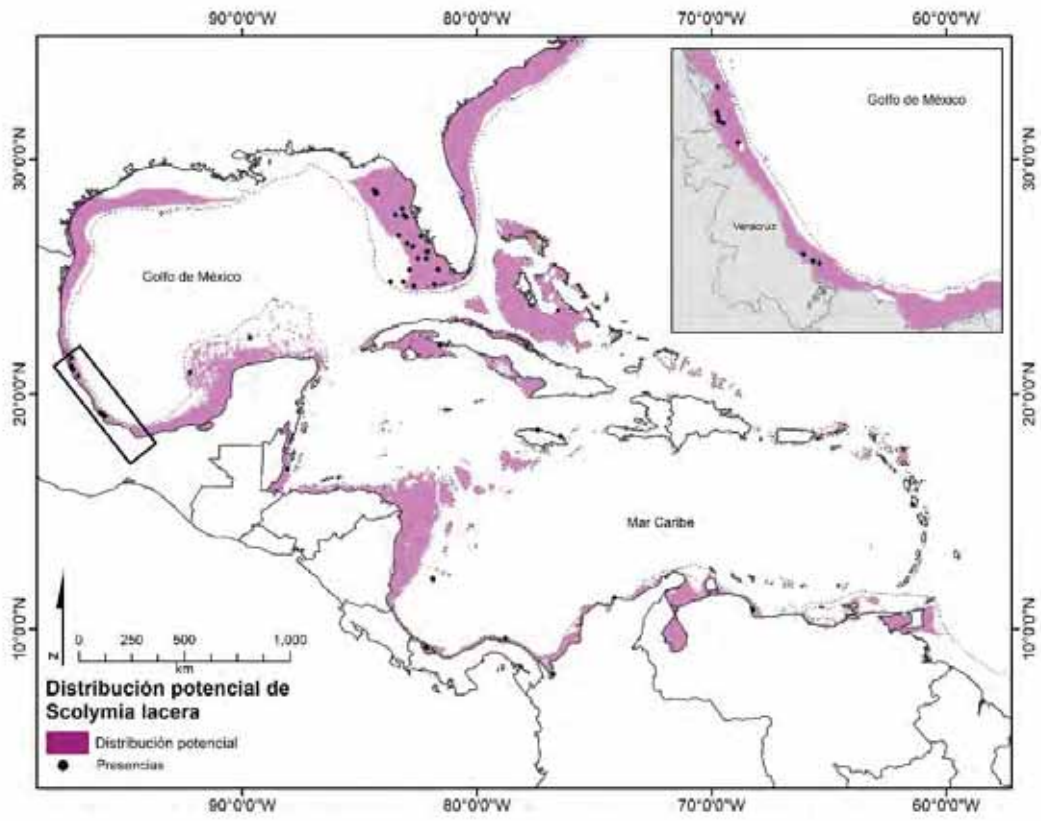


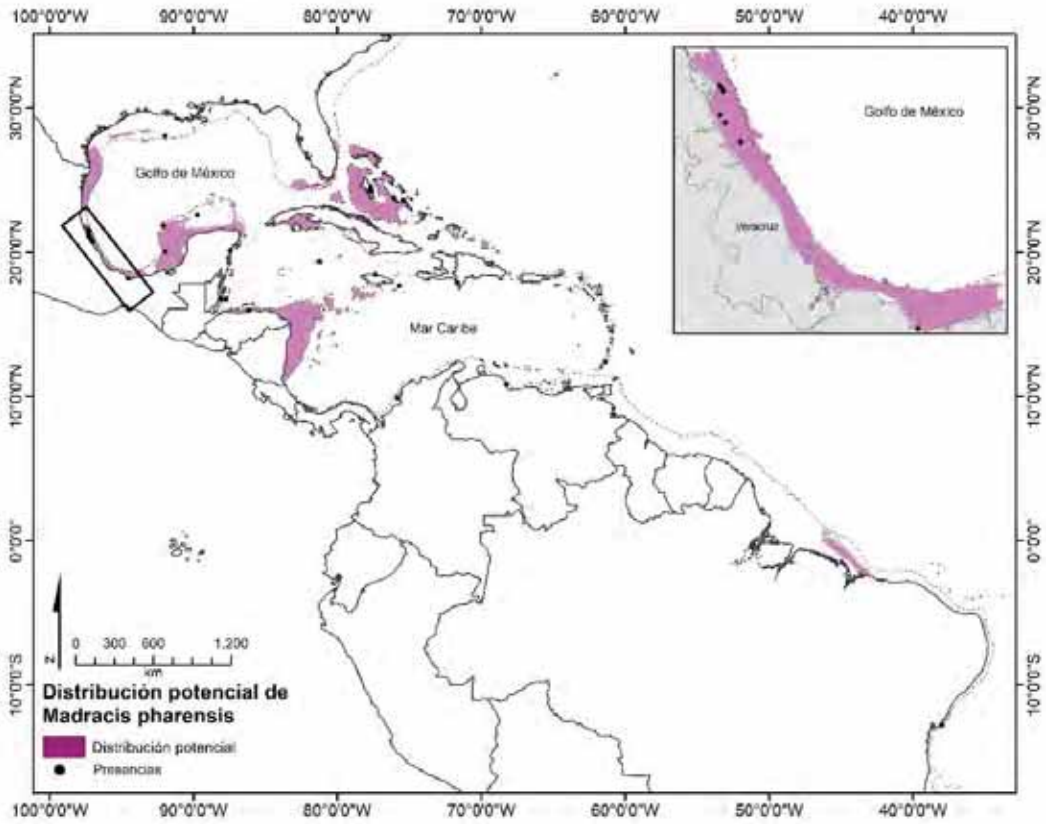
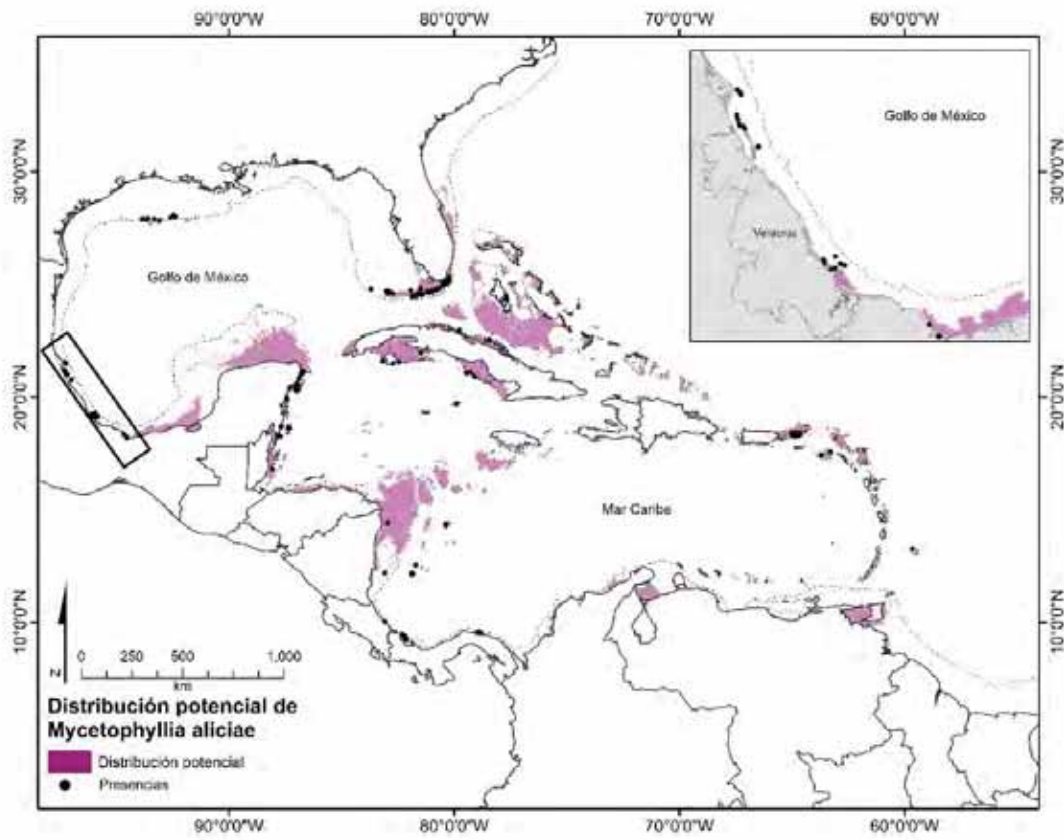


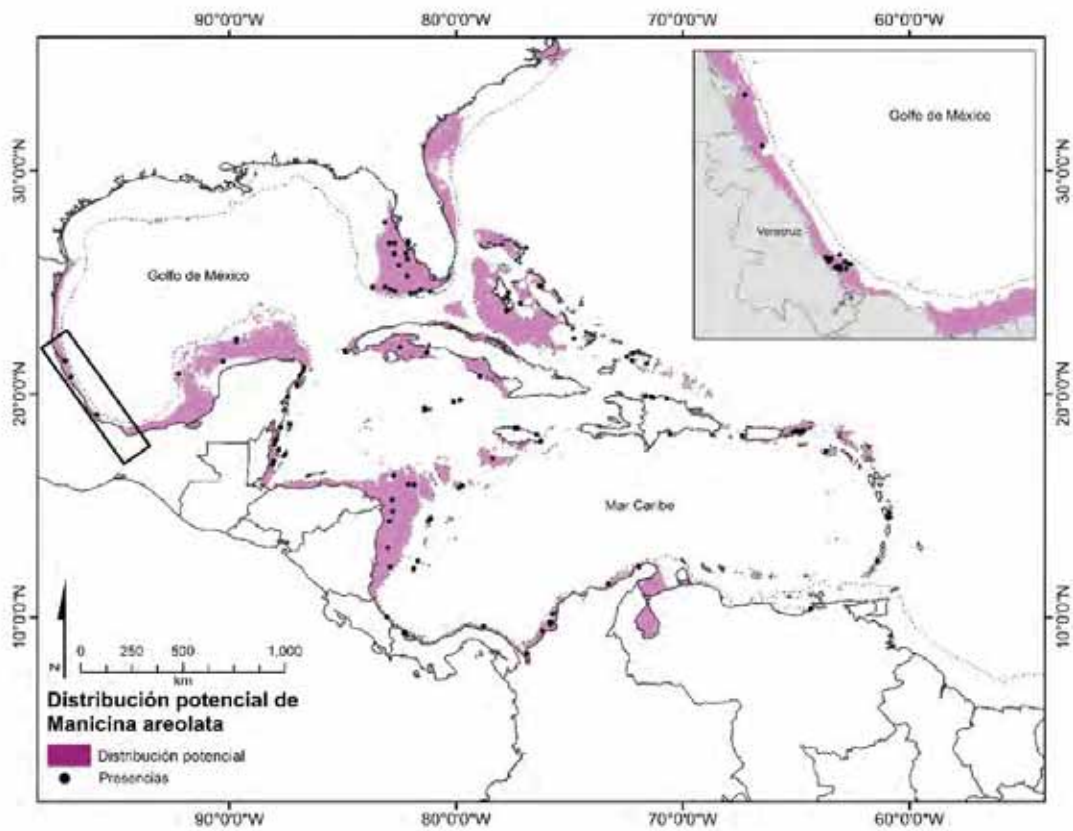
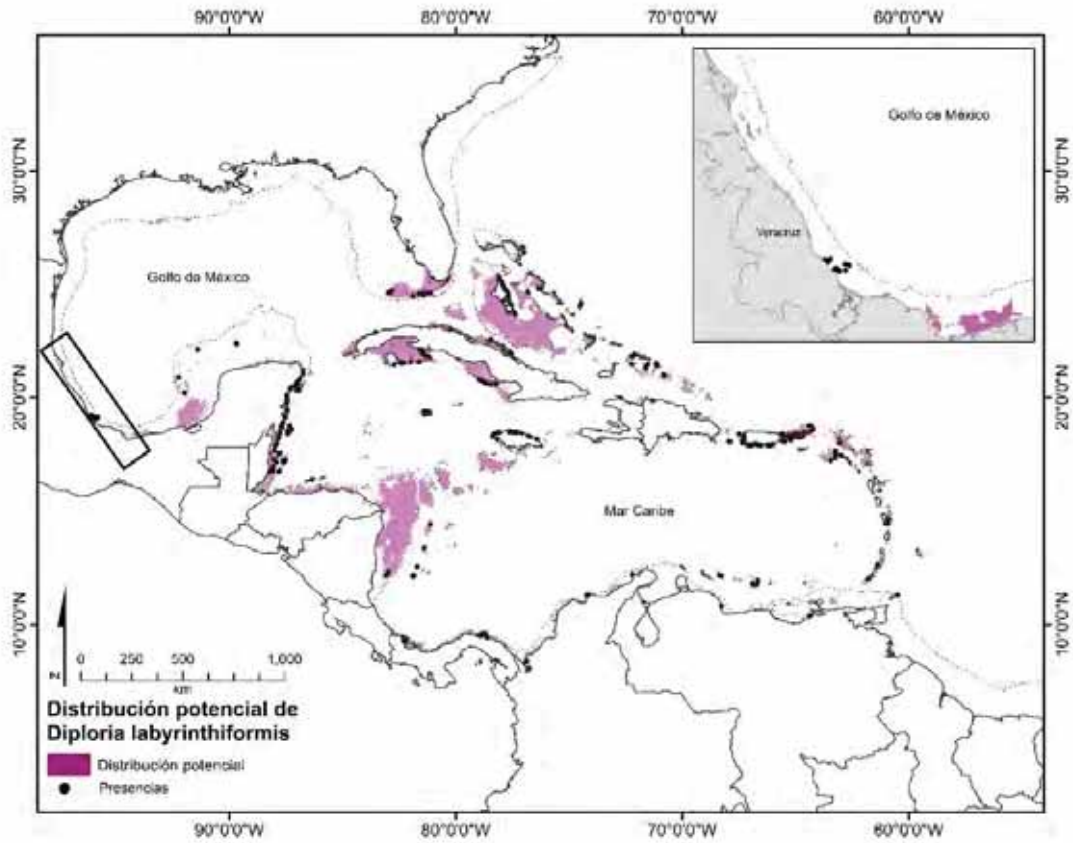


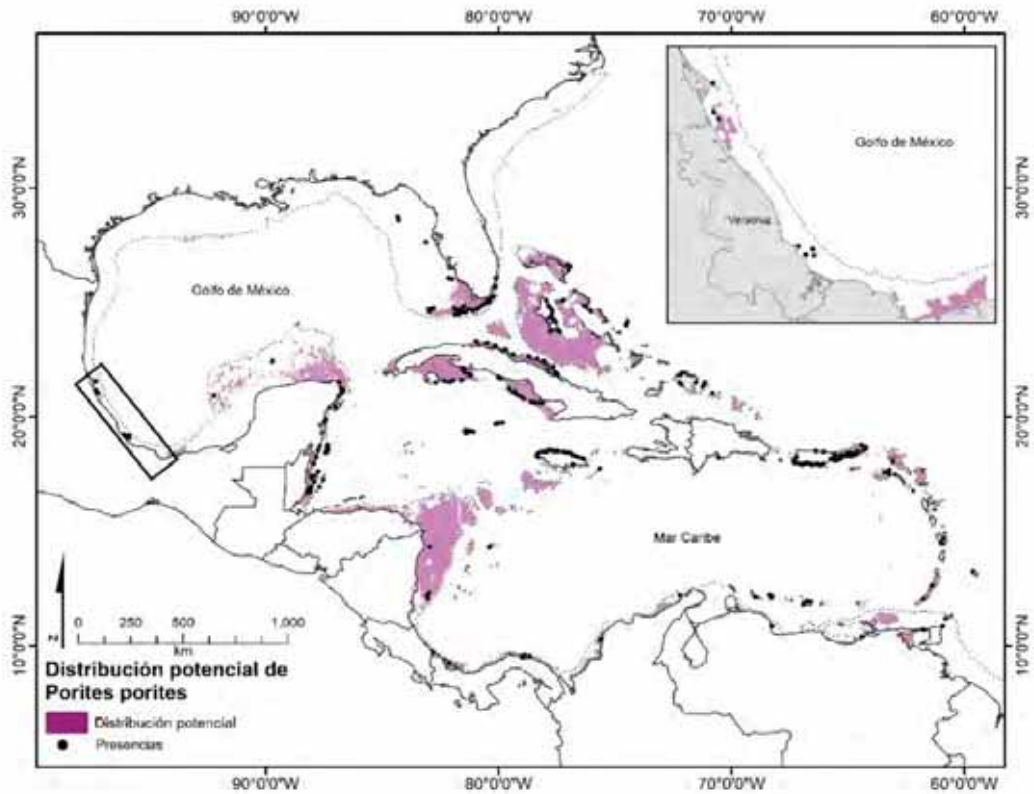
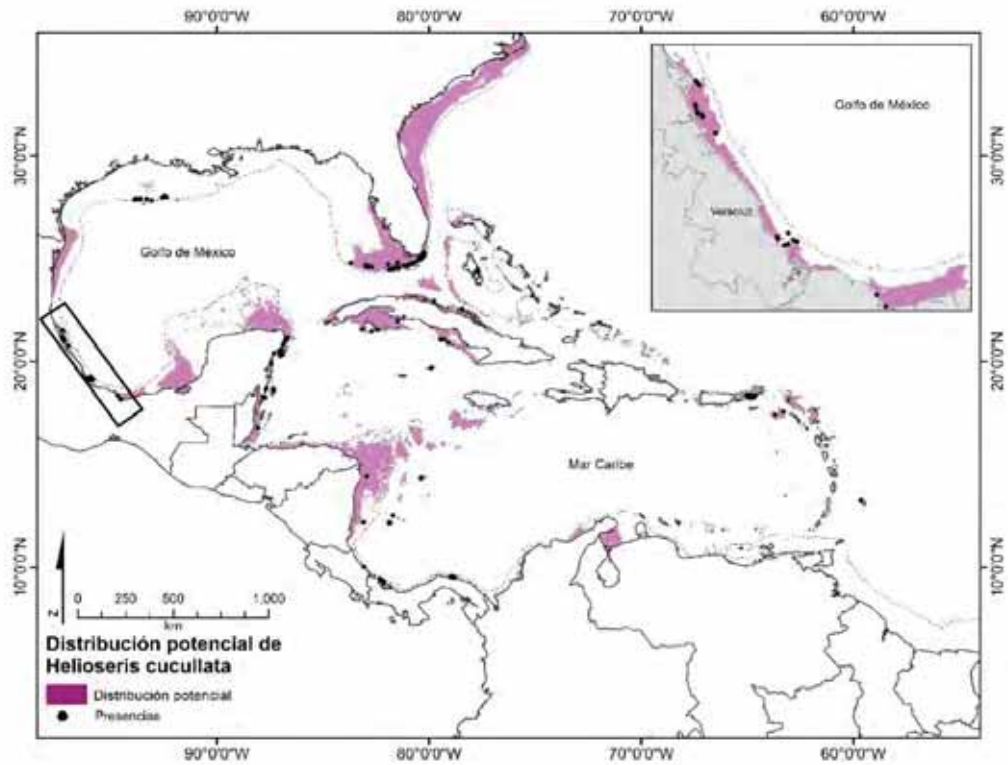


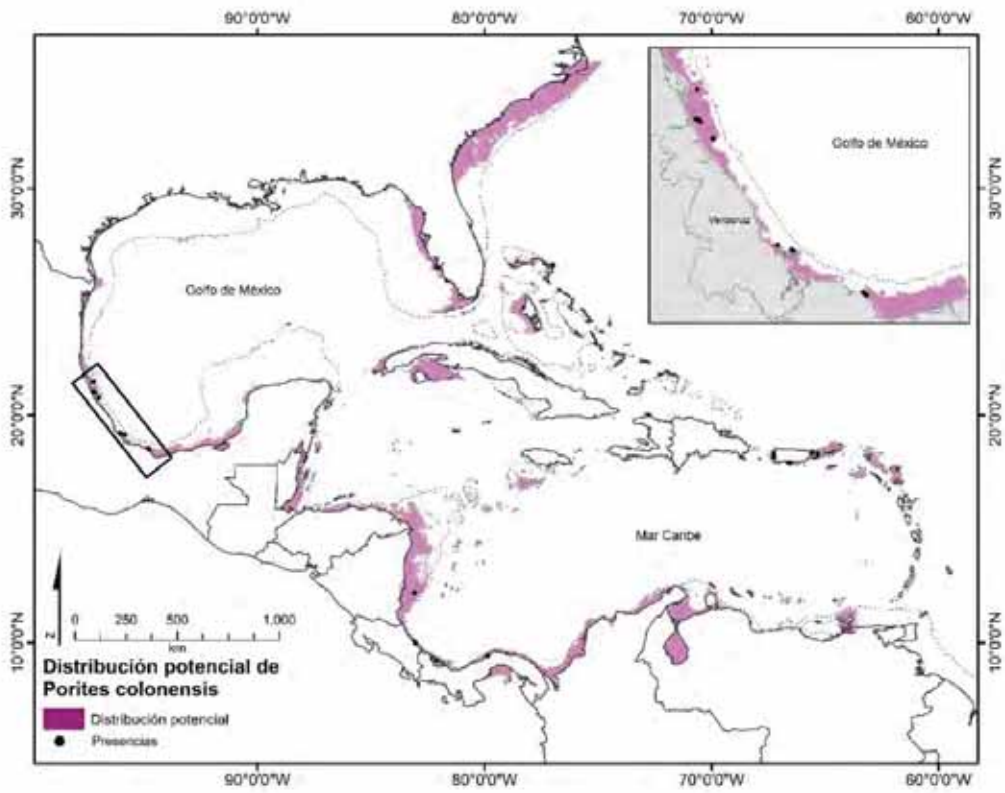
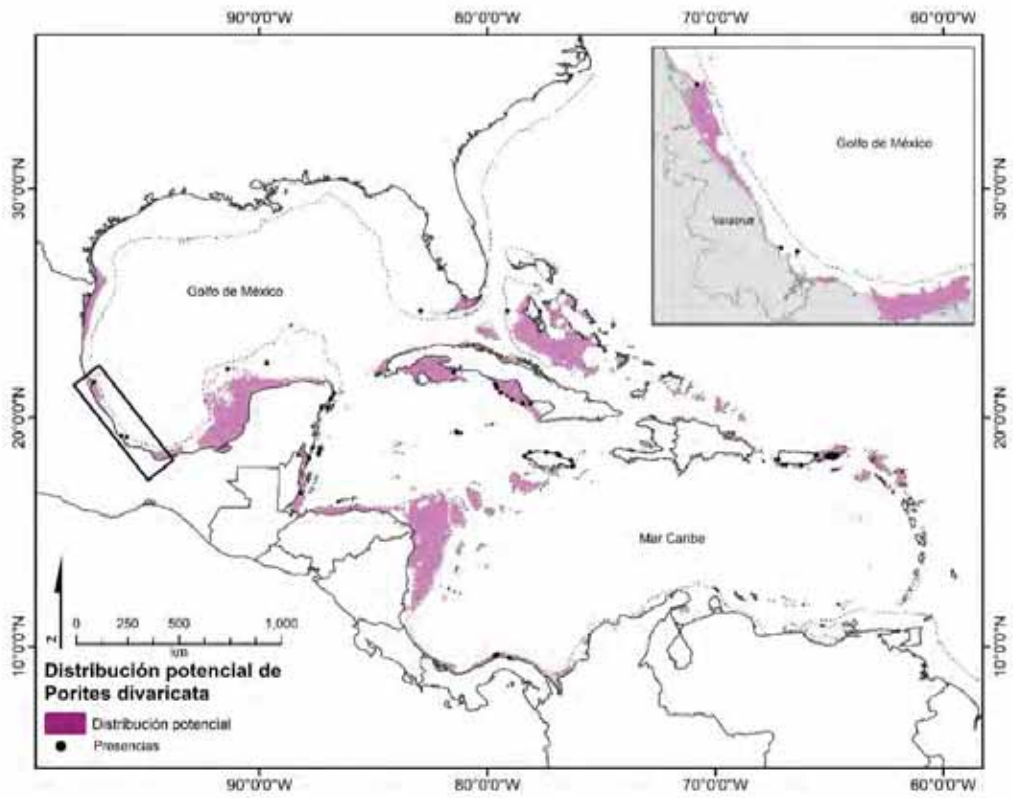


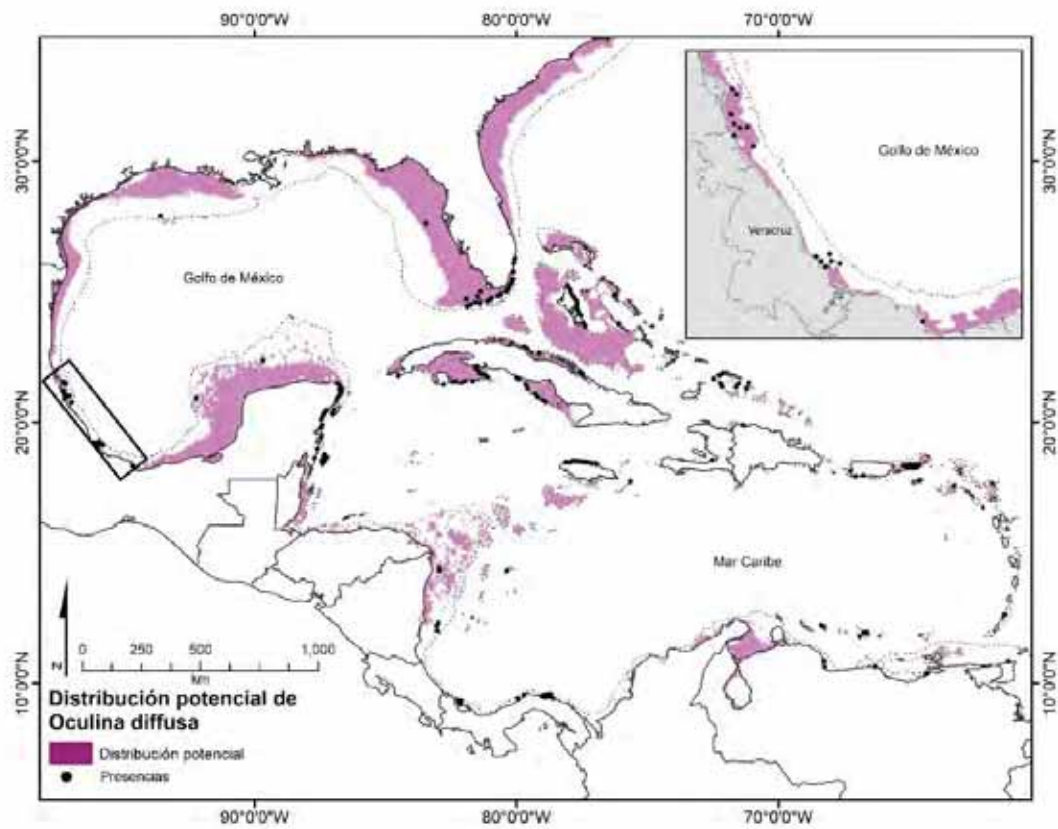
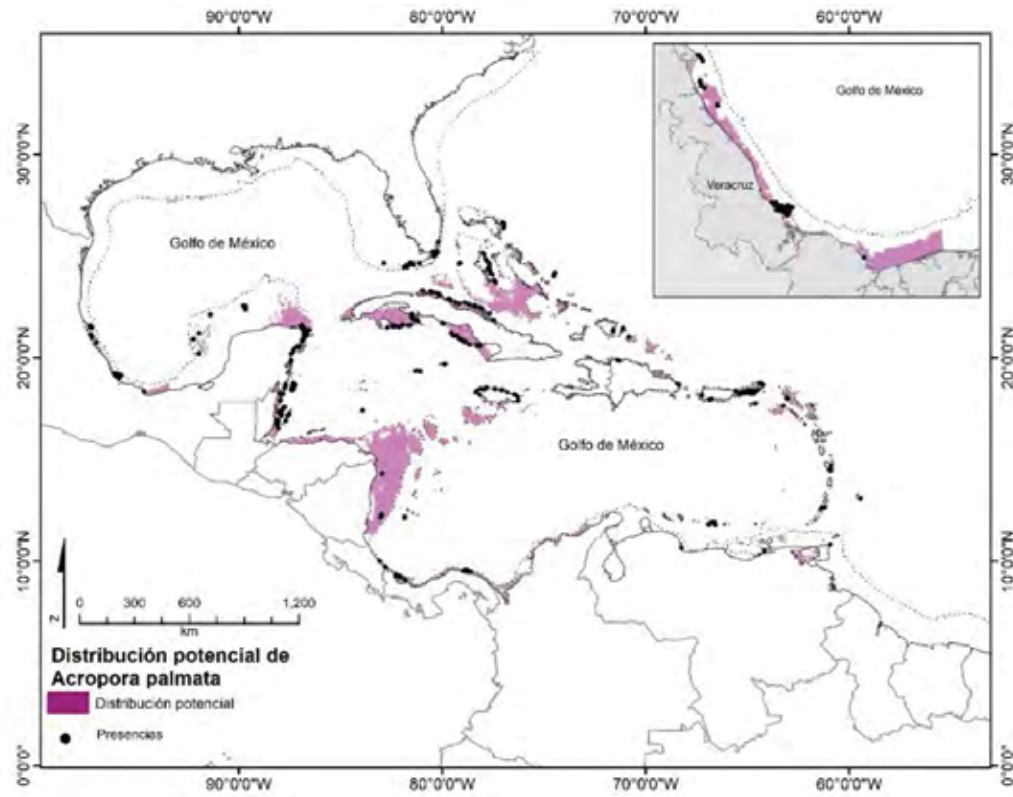




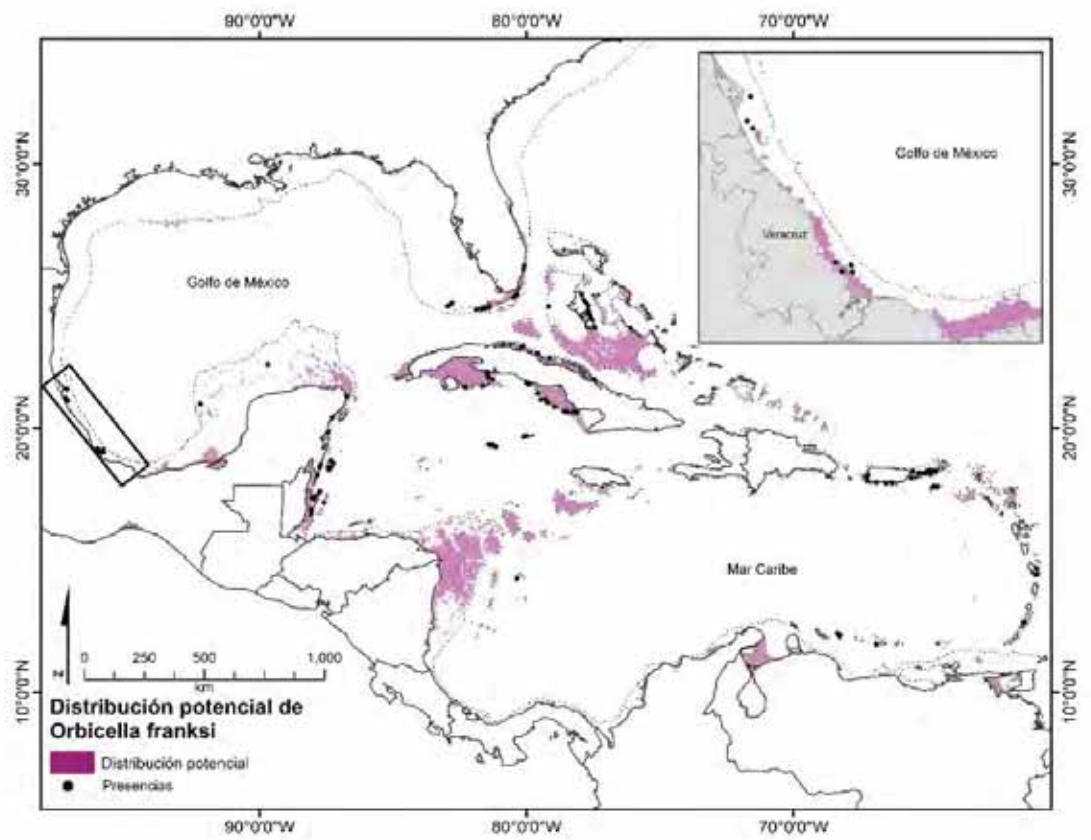
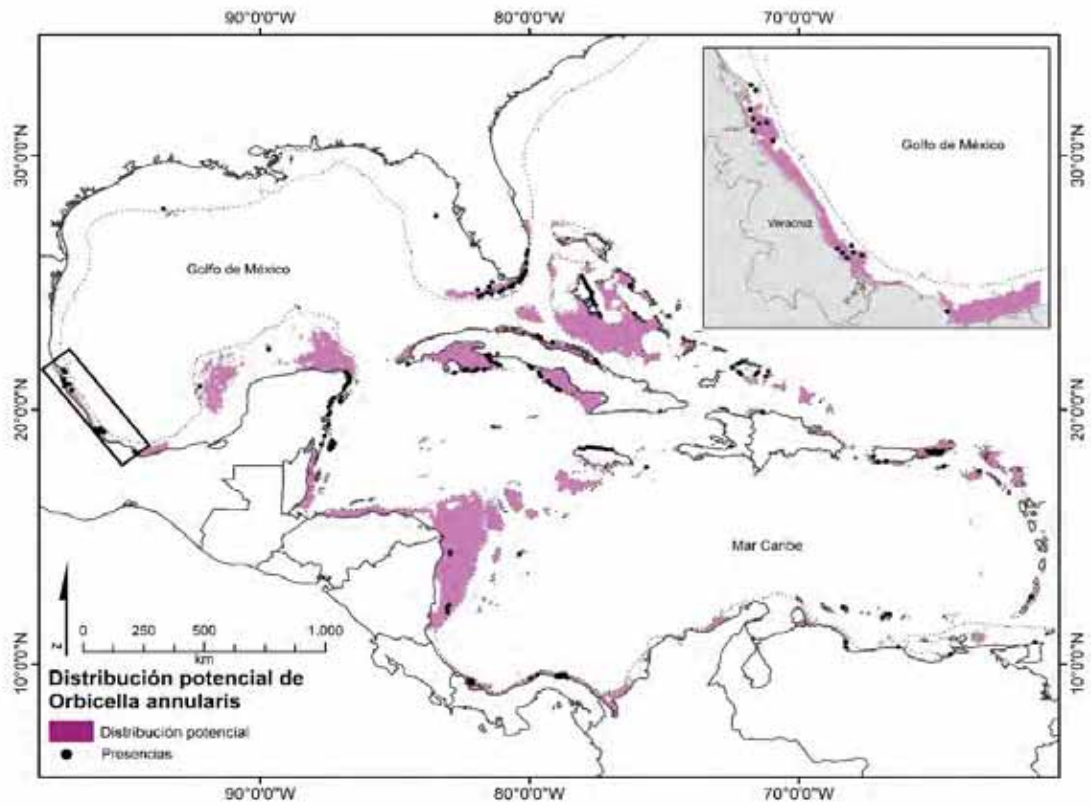




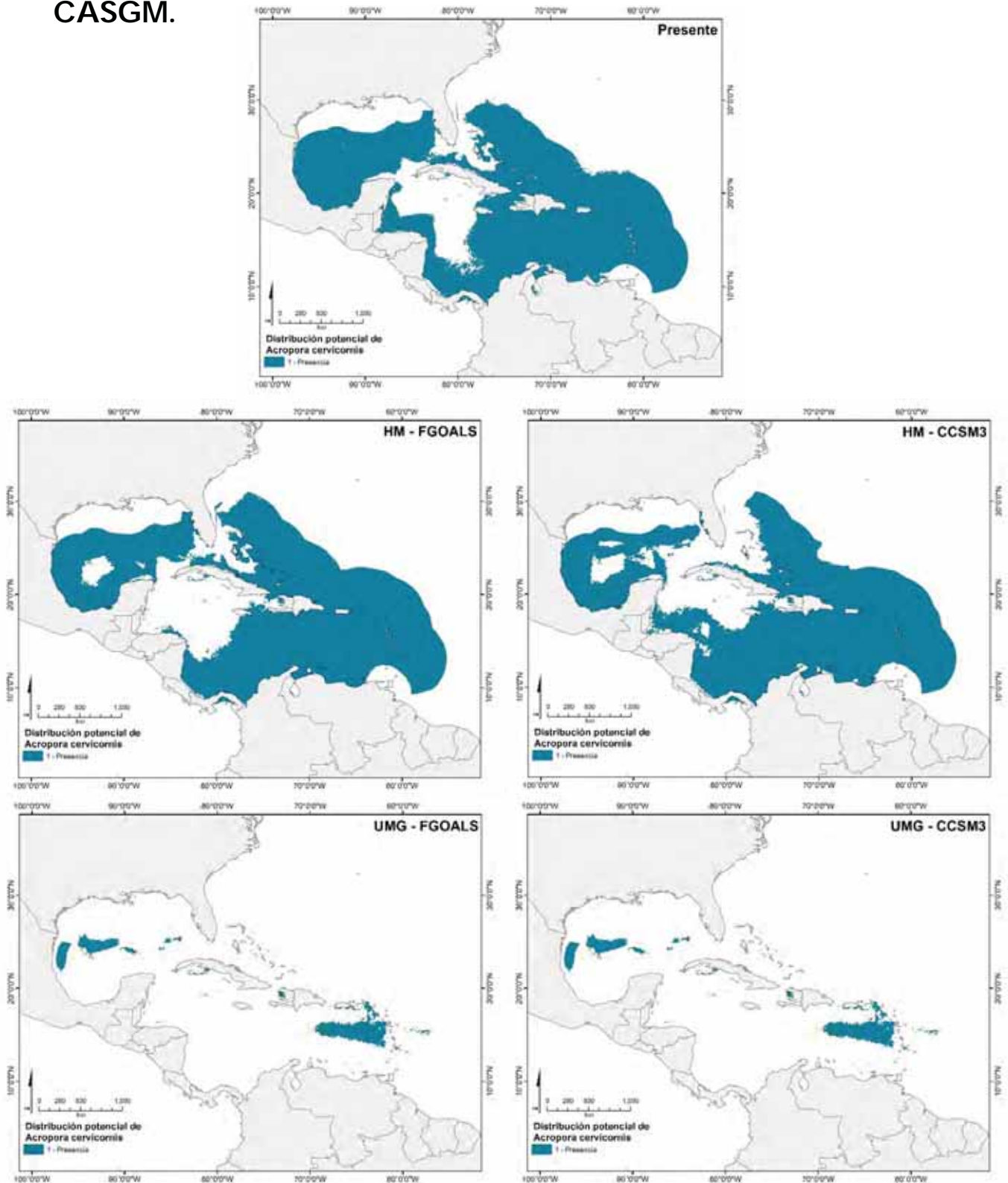


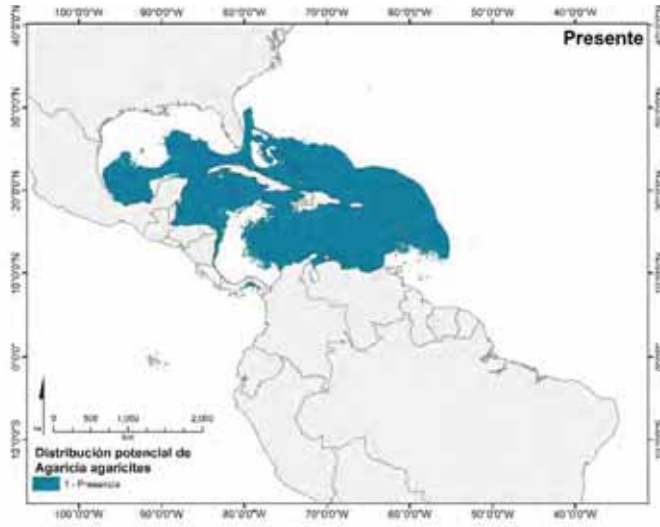


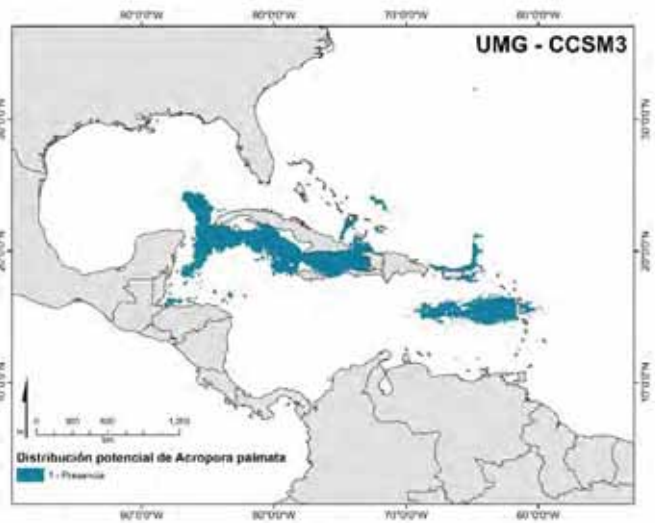
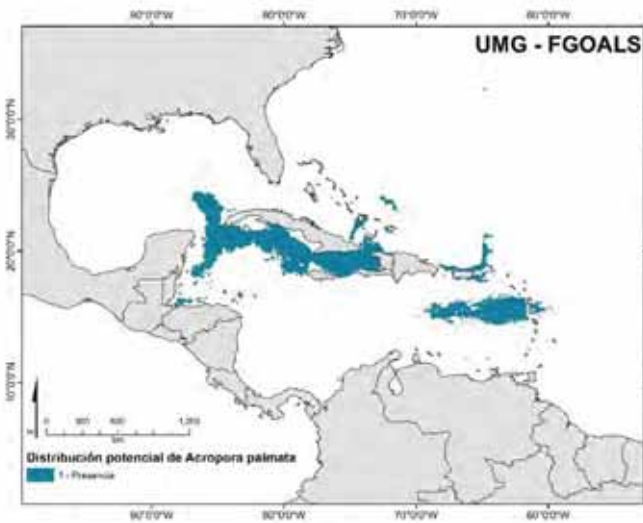
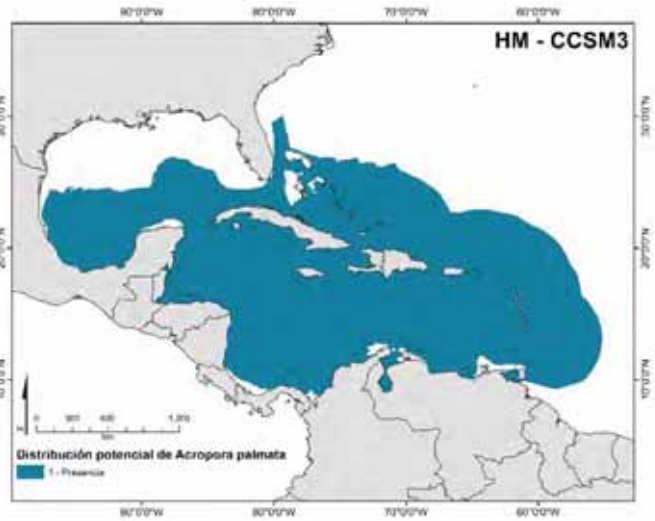
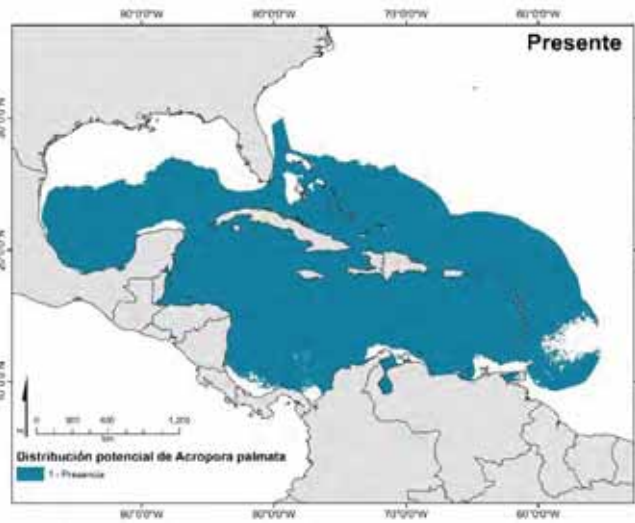




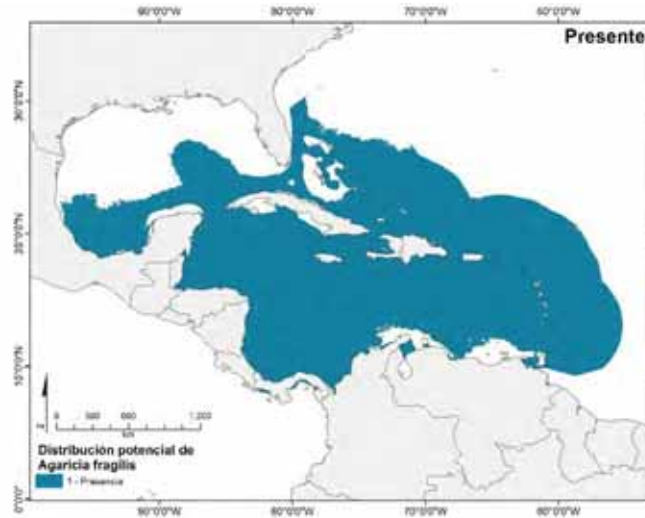
## ANEXO 2: Distribución potencial actual y pasada (HM y UMG) de corales escleractinios zooxantelados que se distribuyen en el CASGM.

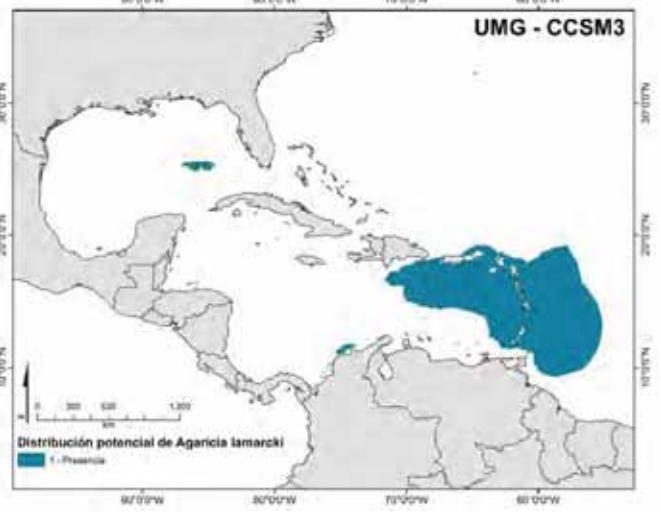
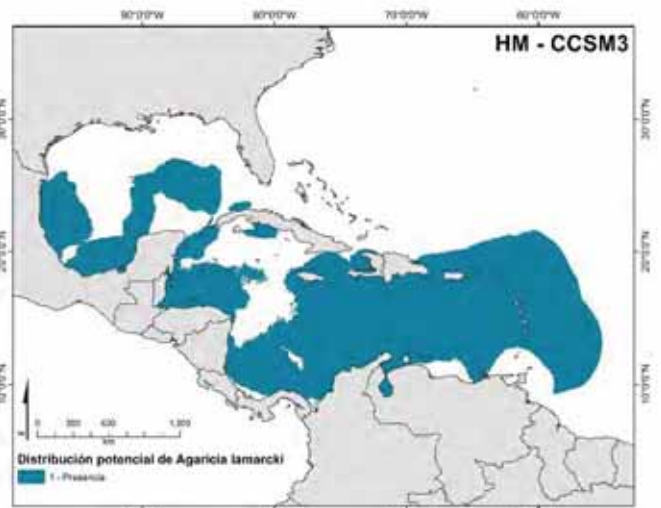
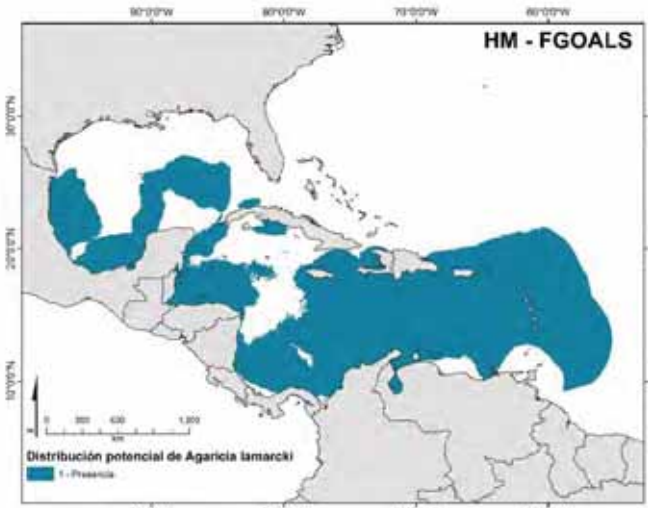
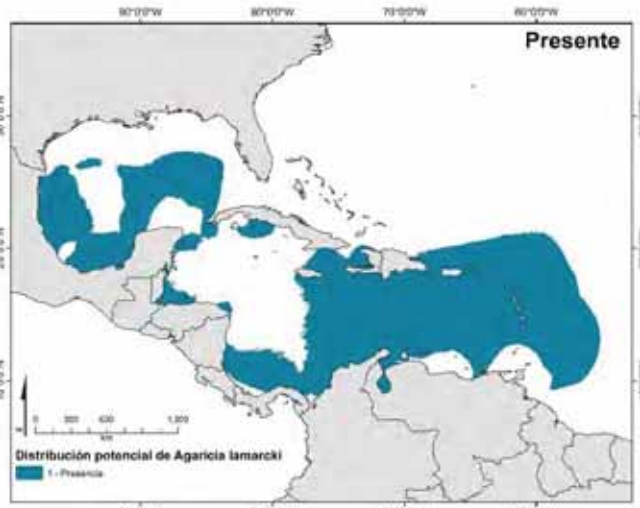


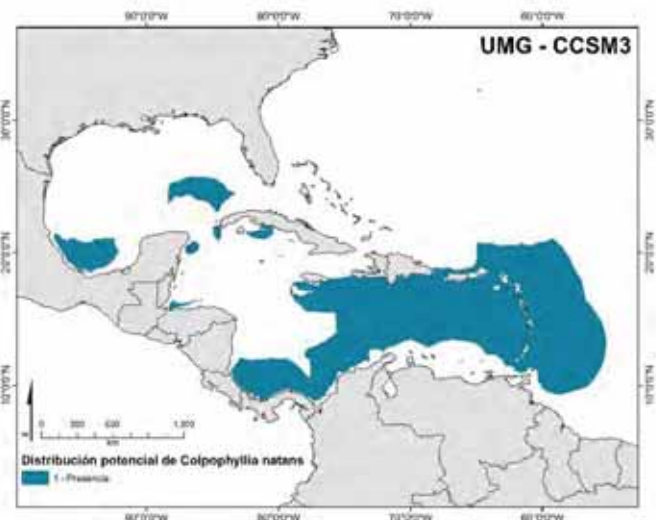
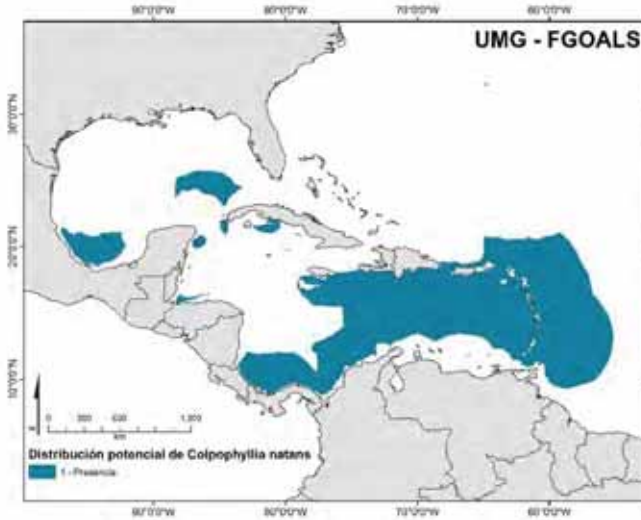
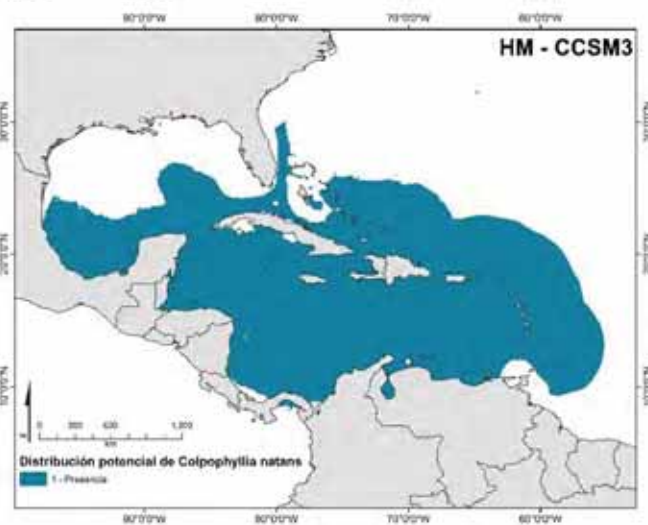
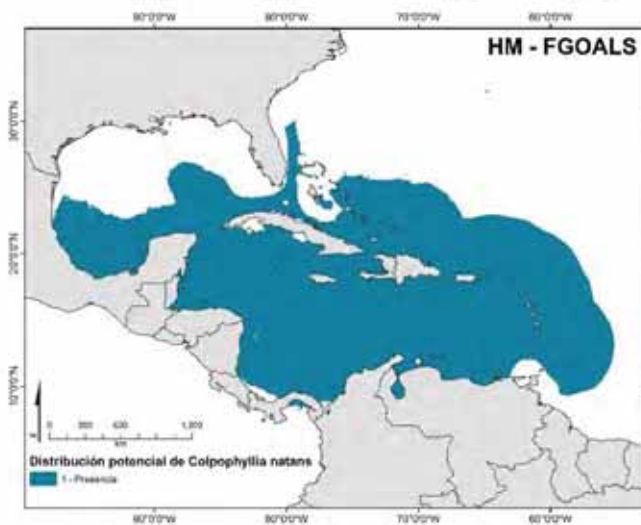
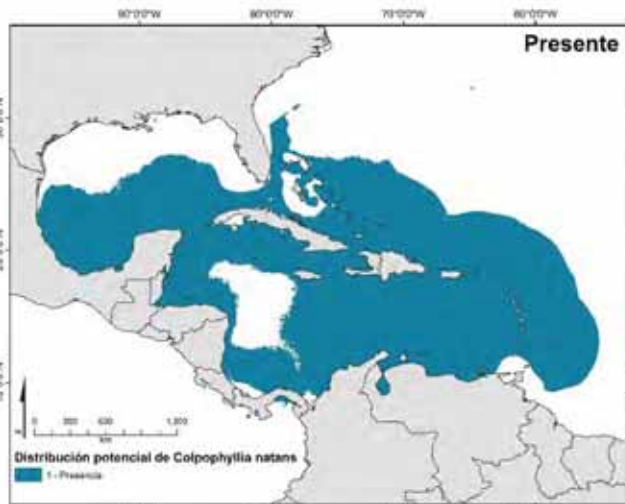




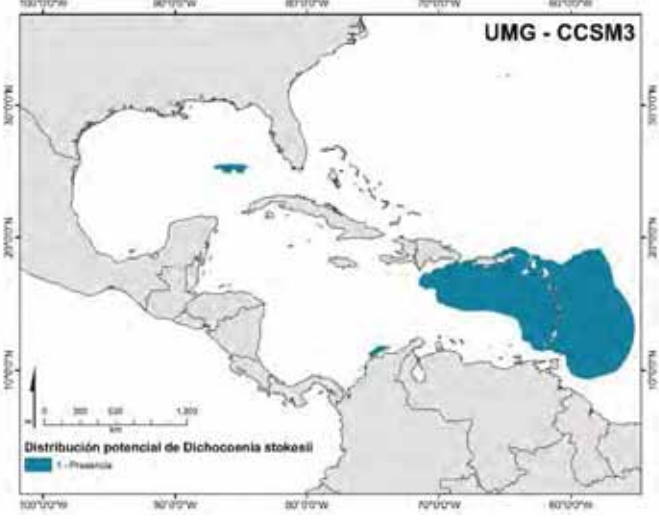
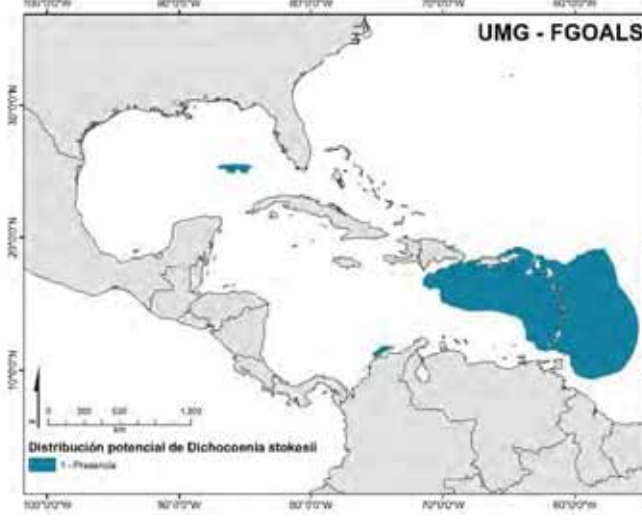
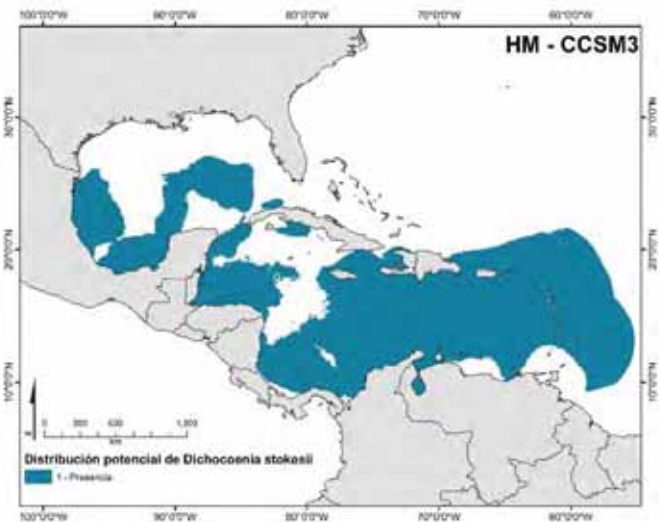
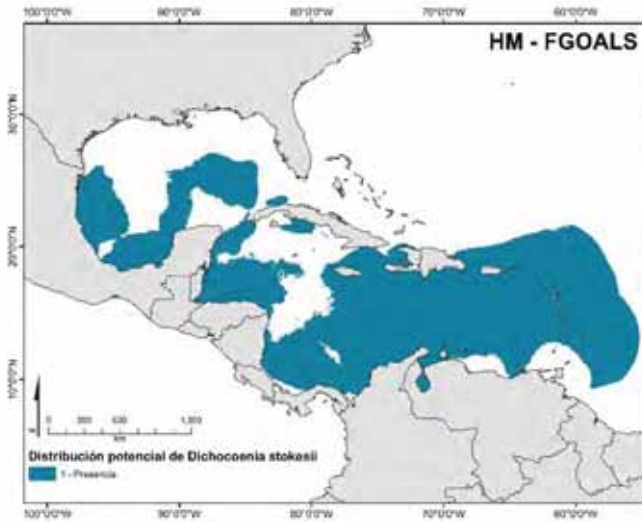
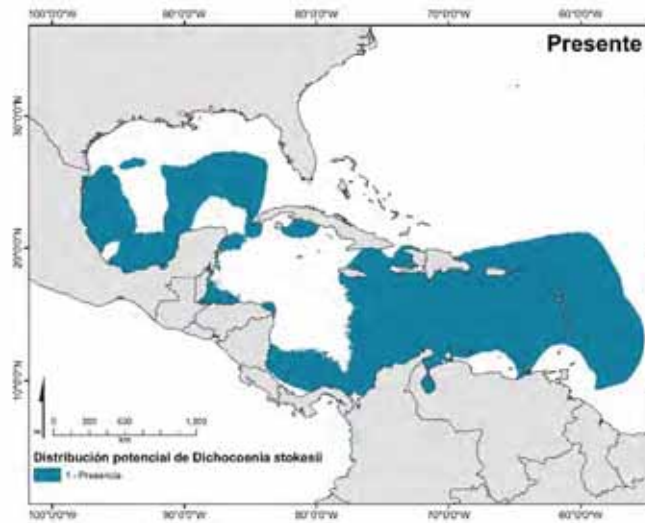


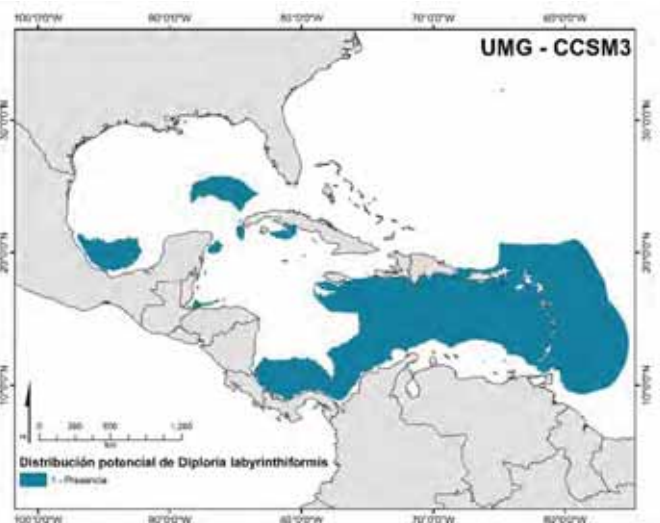
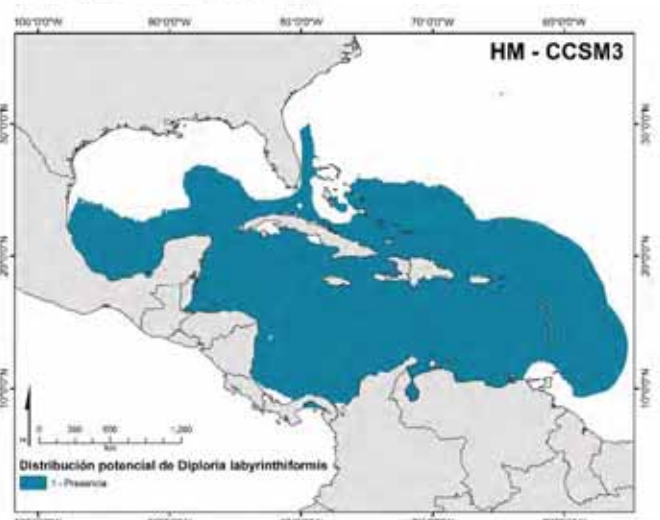


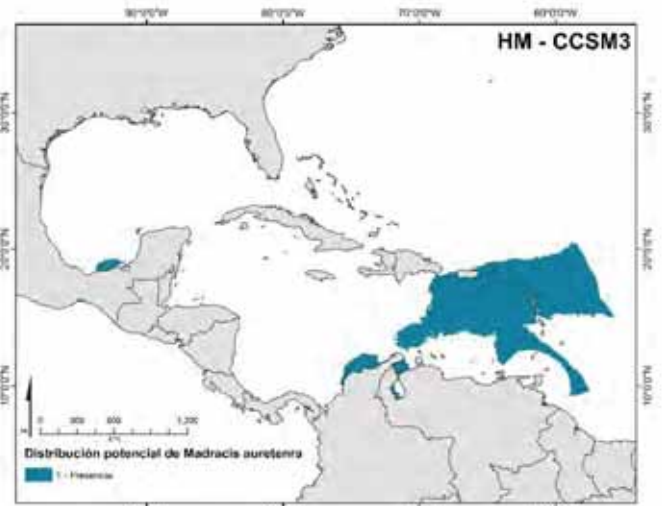
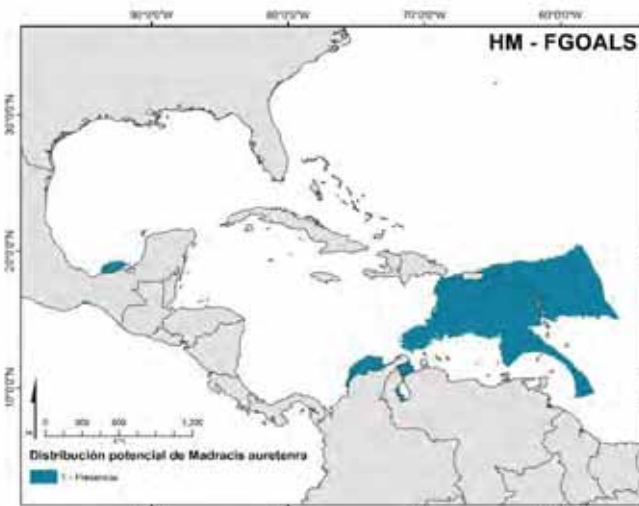
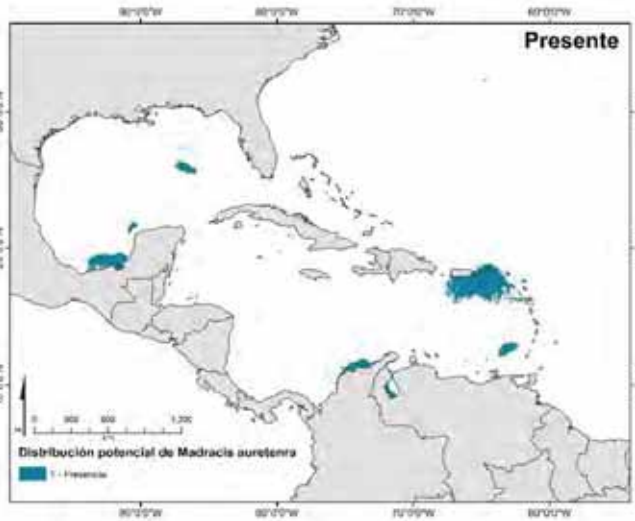


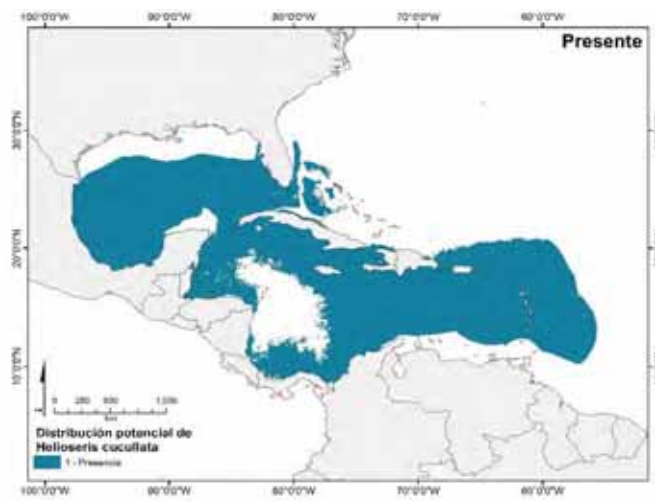




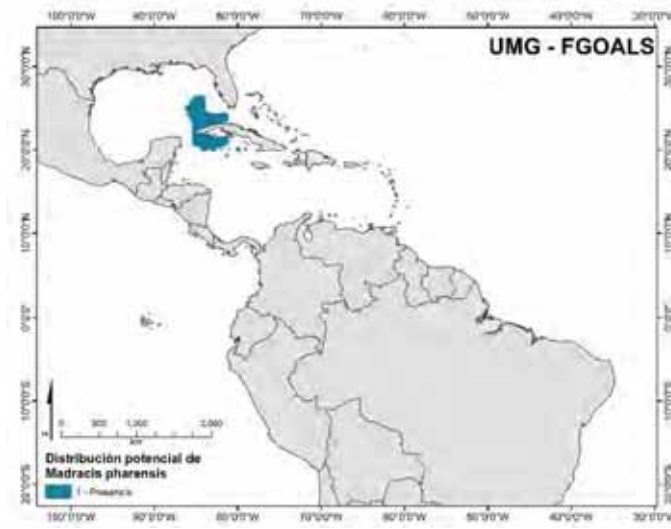


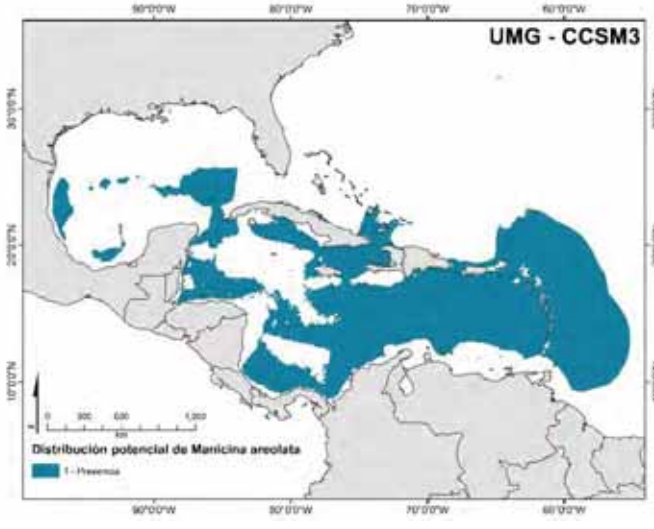
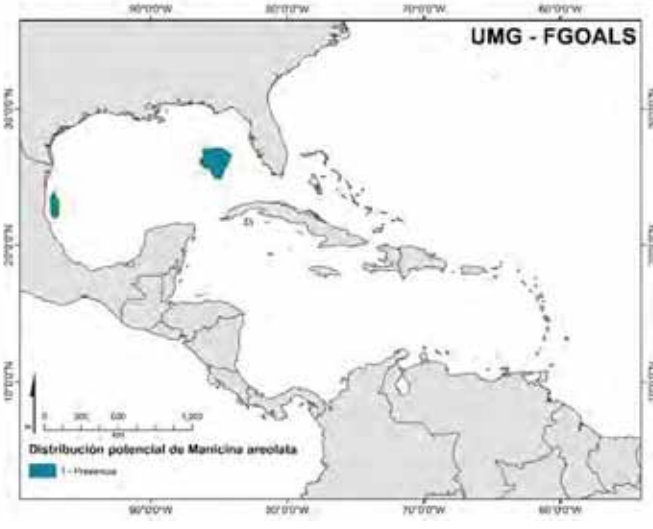
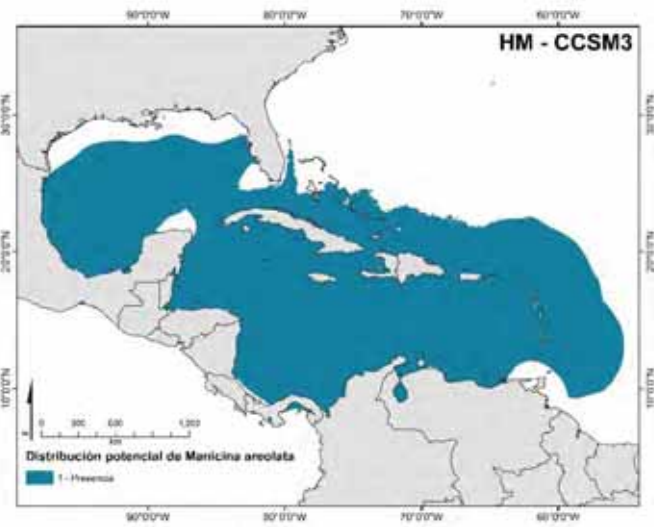
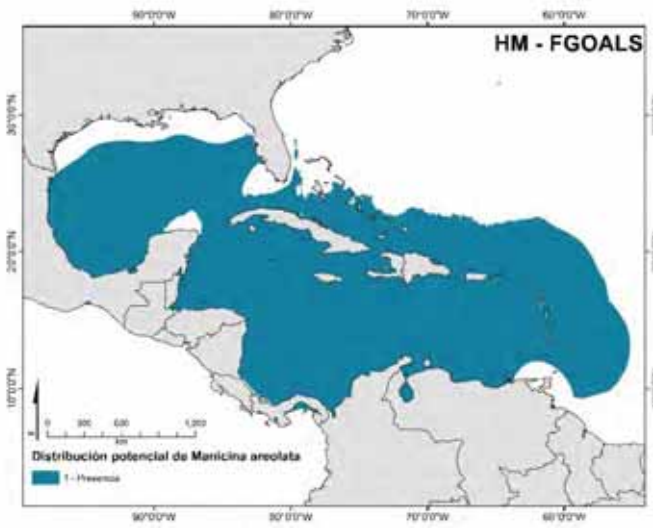
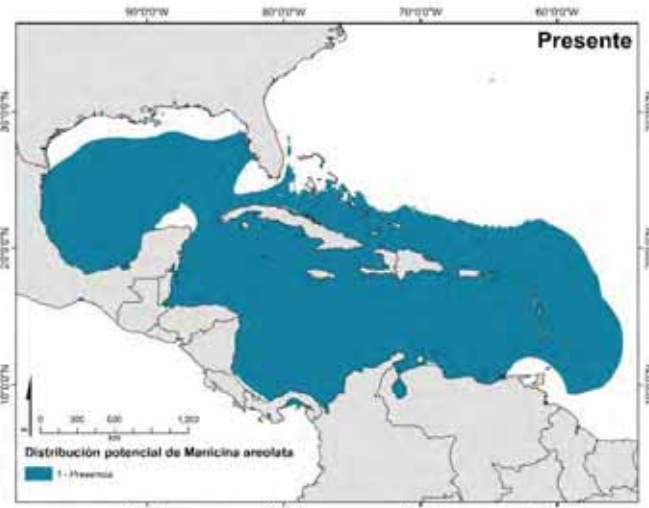






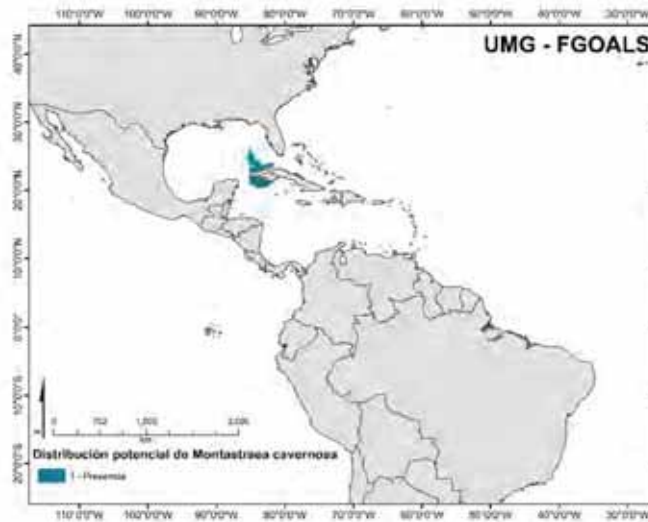


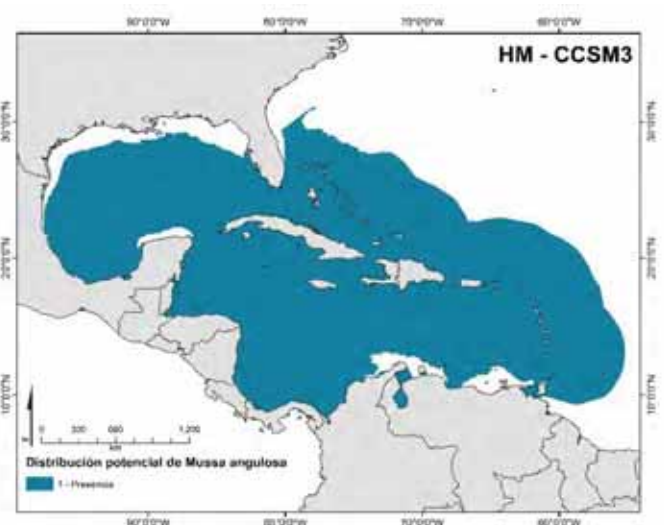


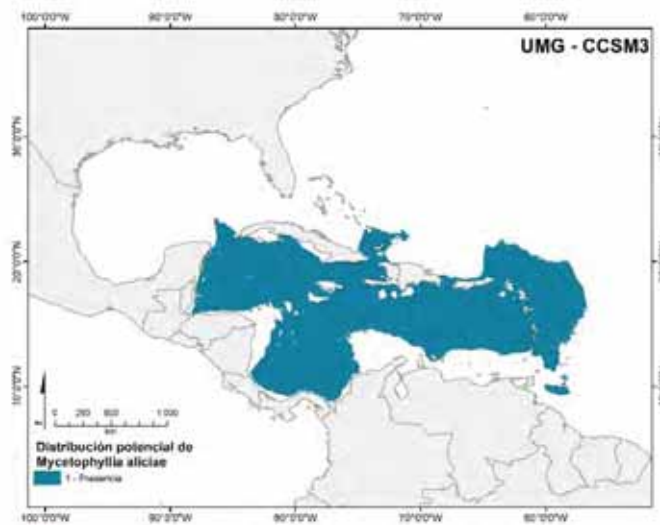
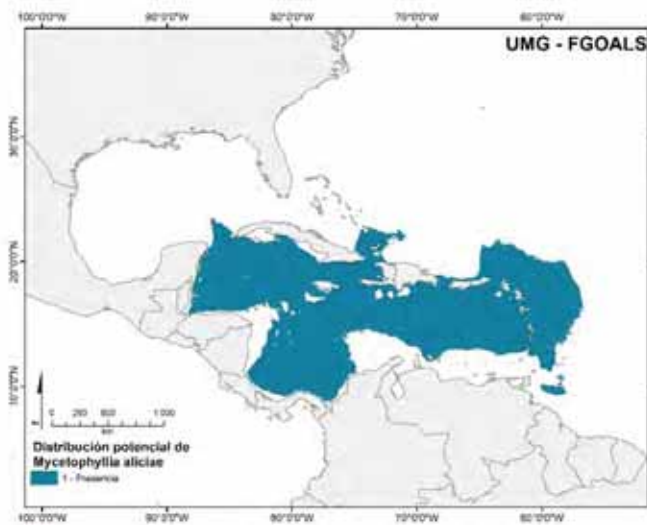
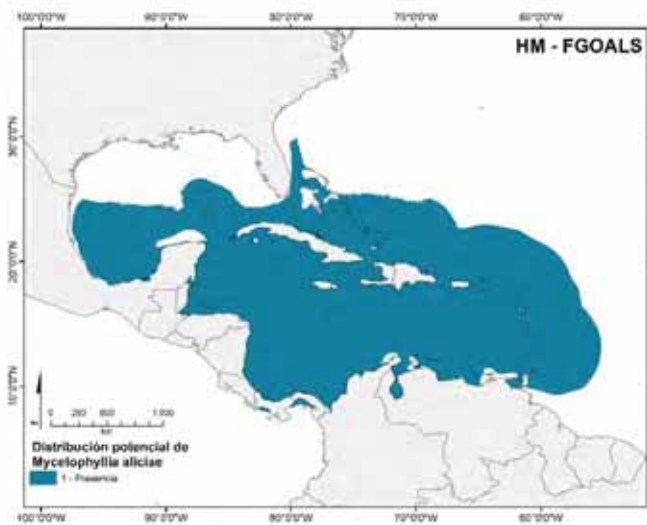
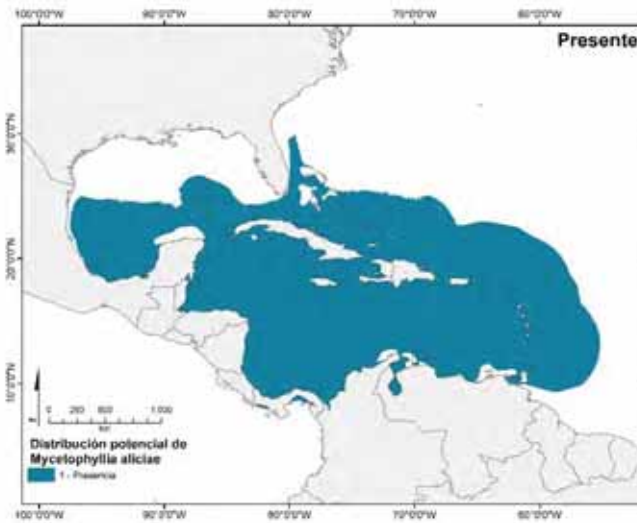


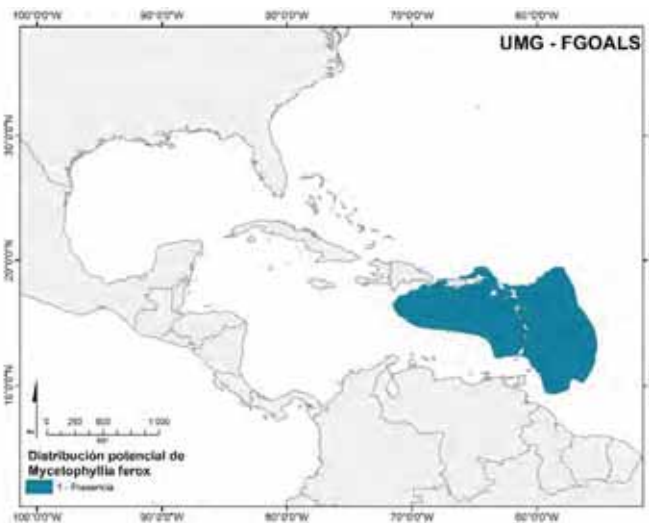
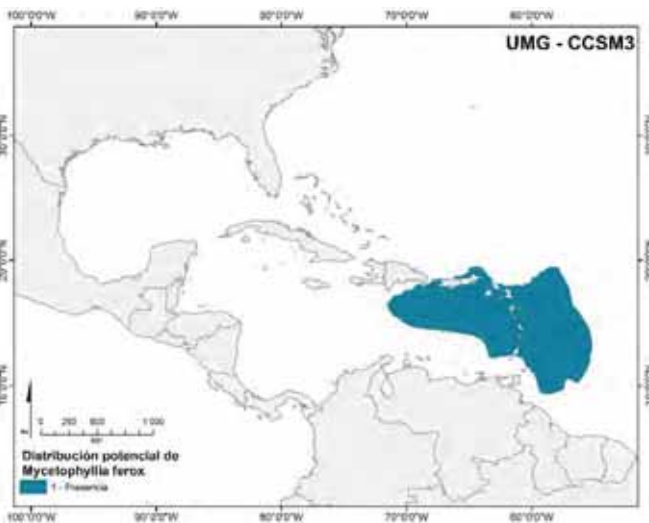
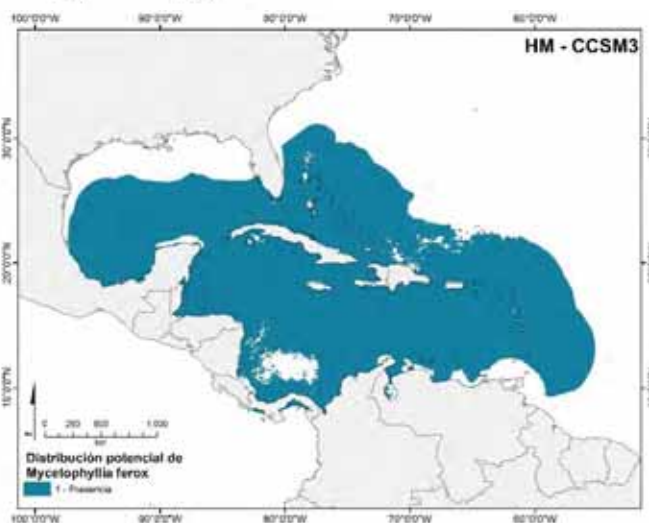
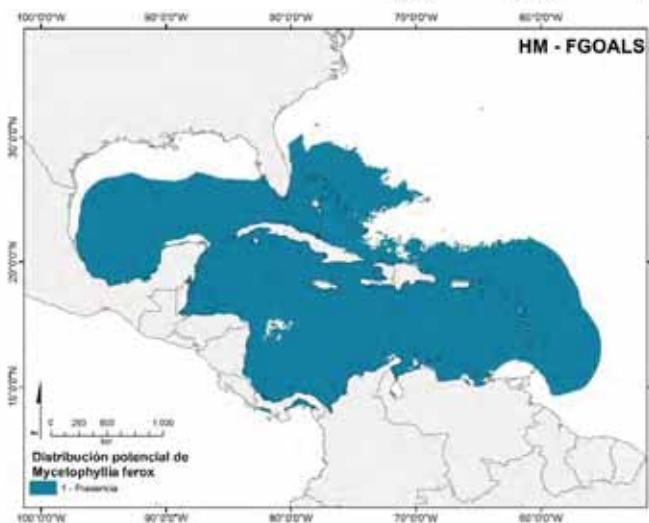
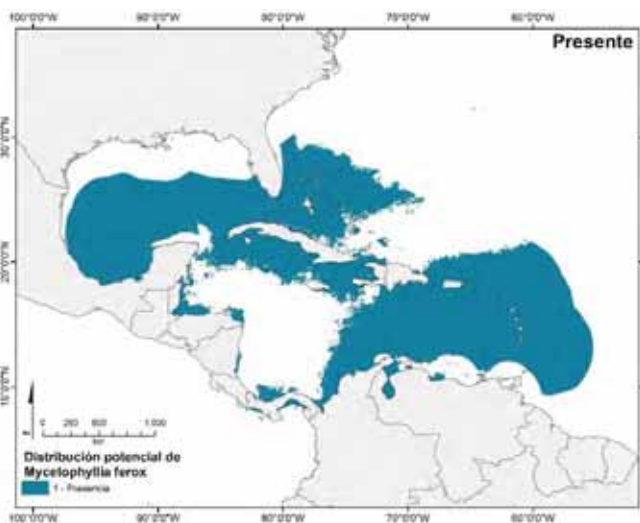


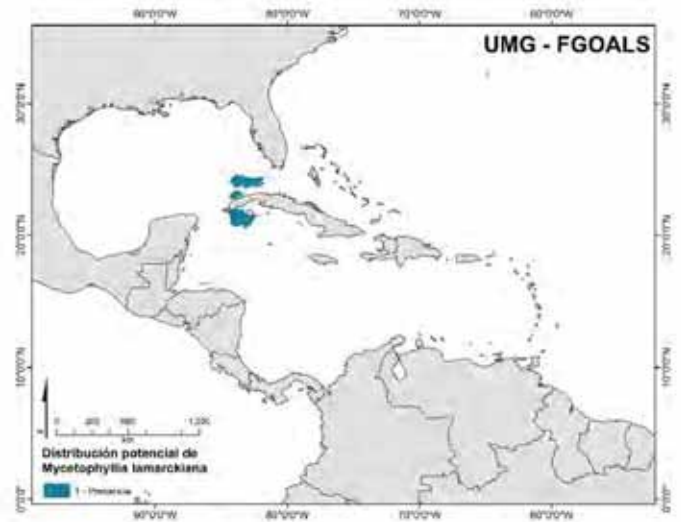
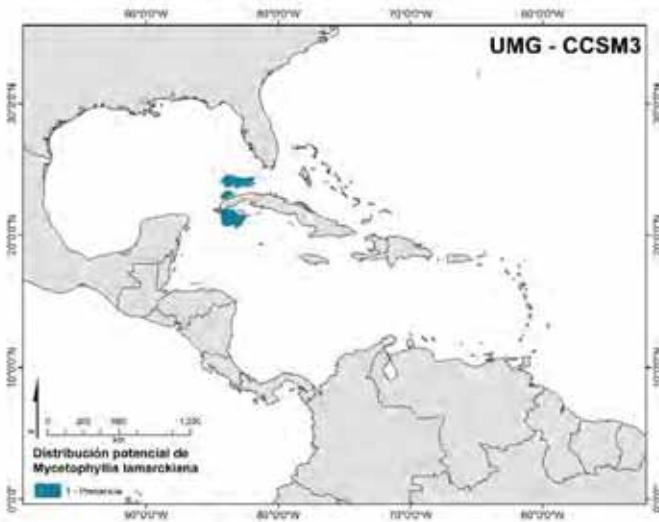
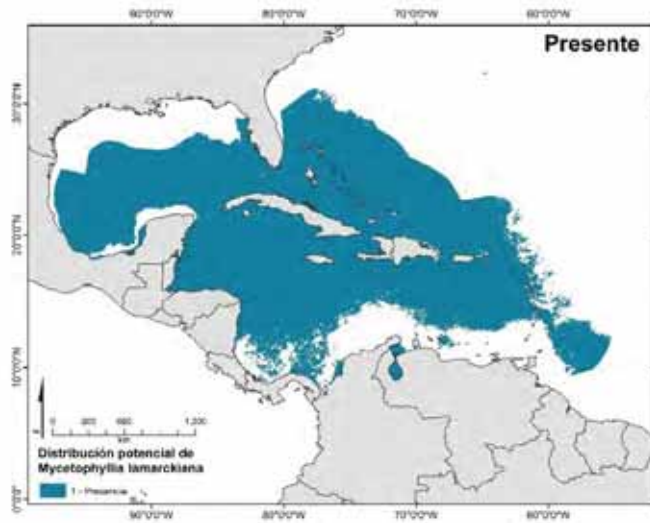


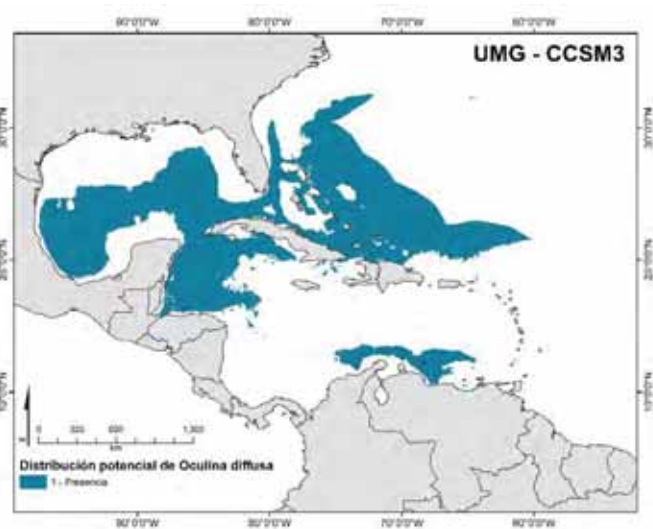
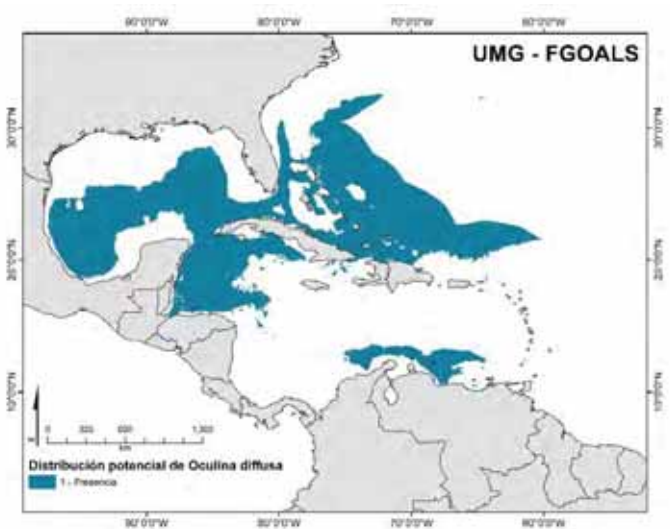
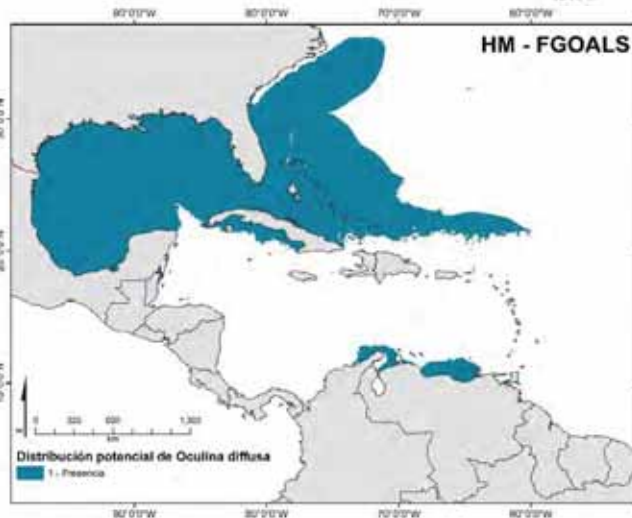
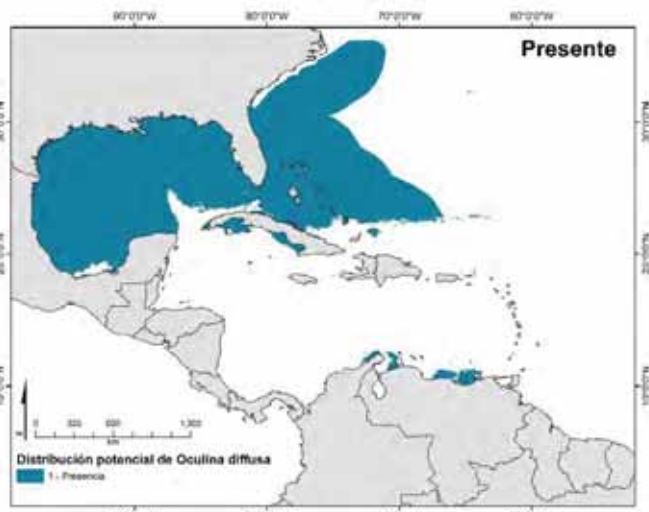


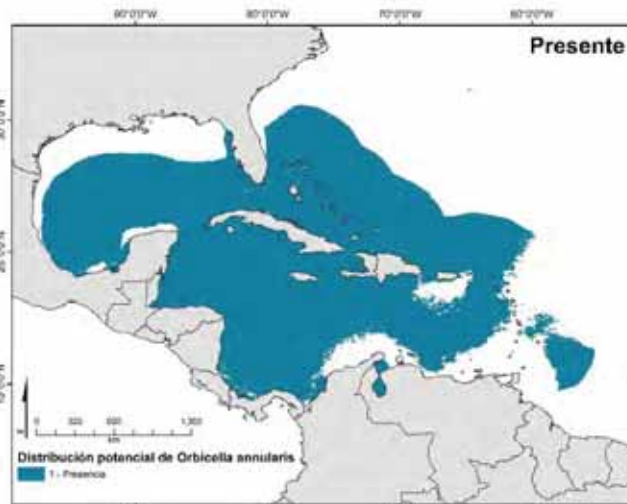


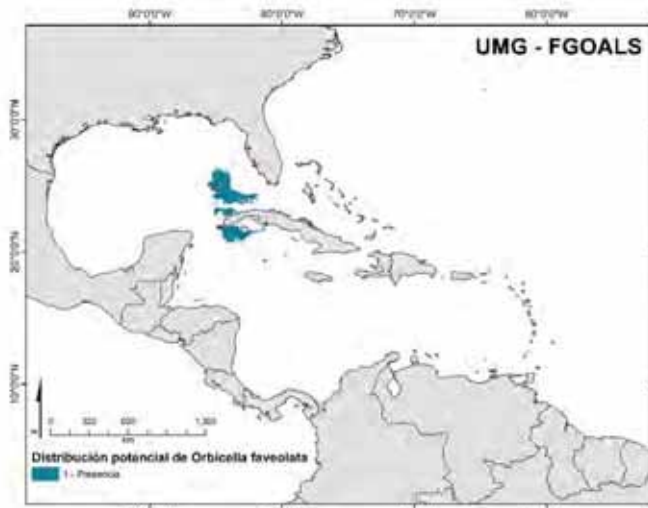
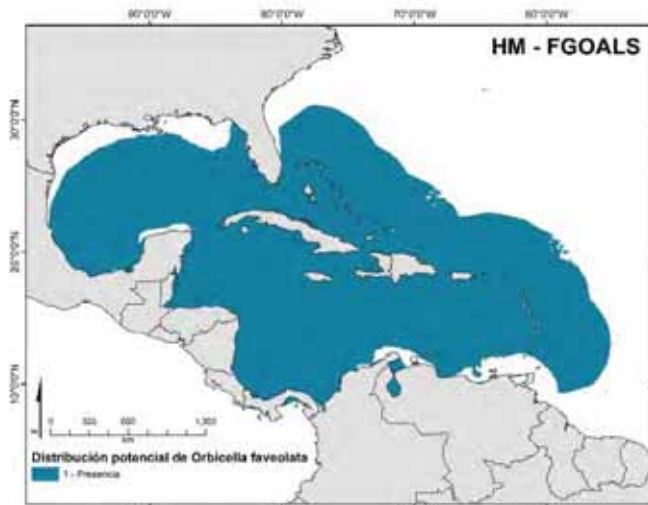
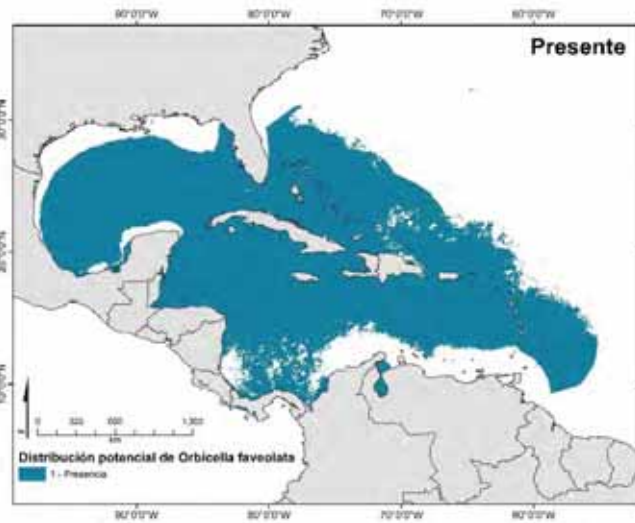






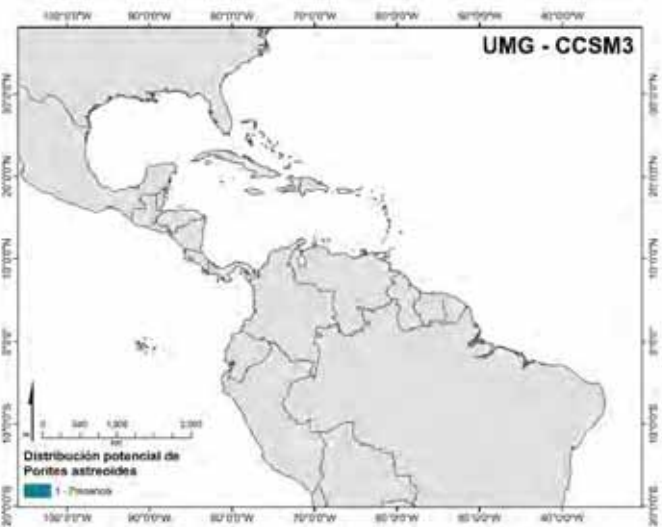
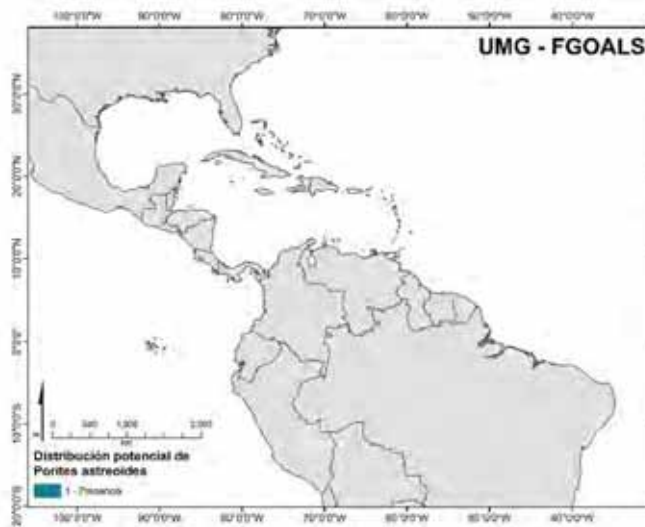


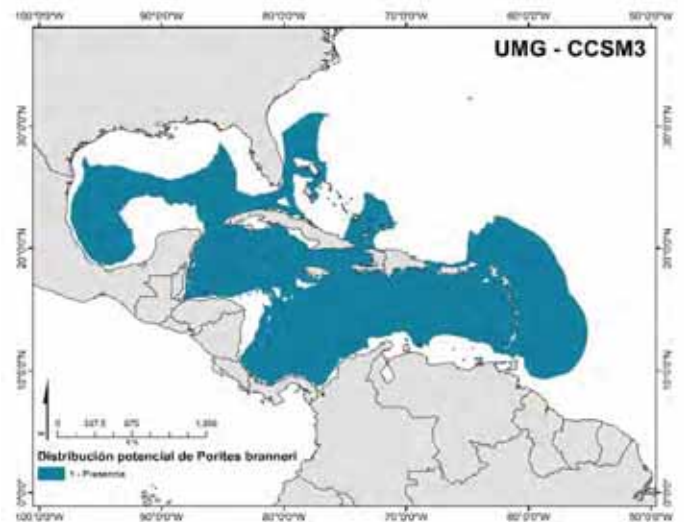
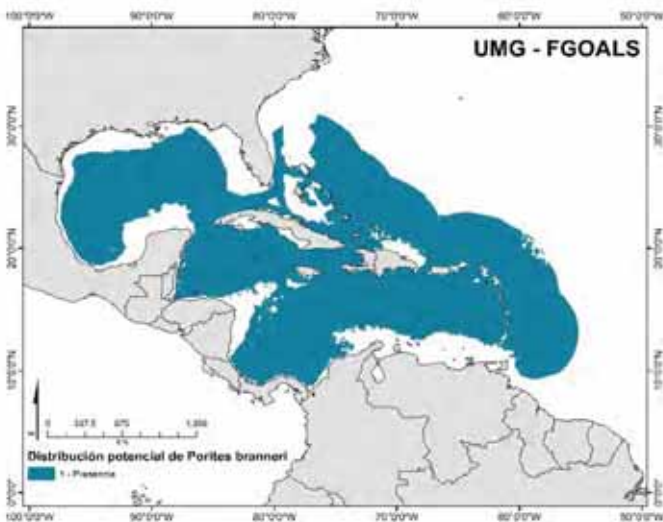
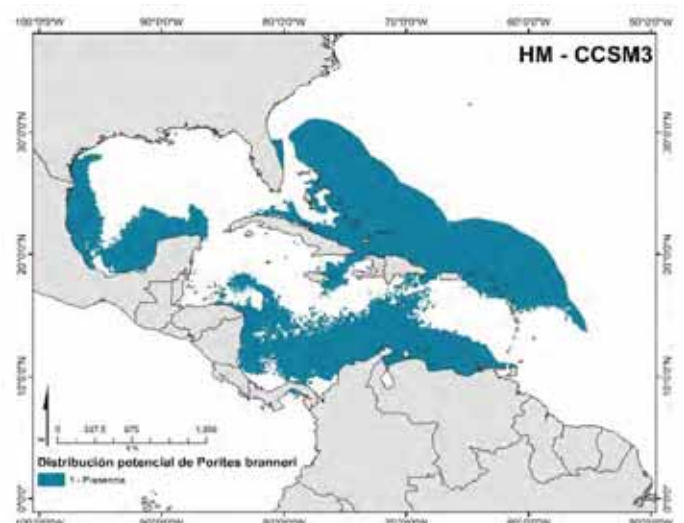
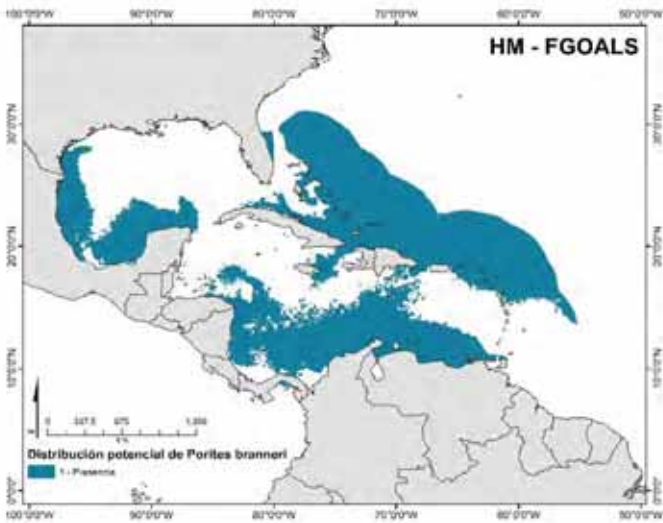


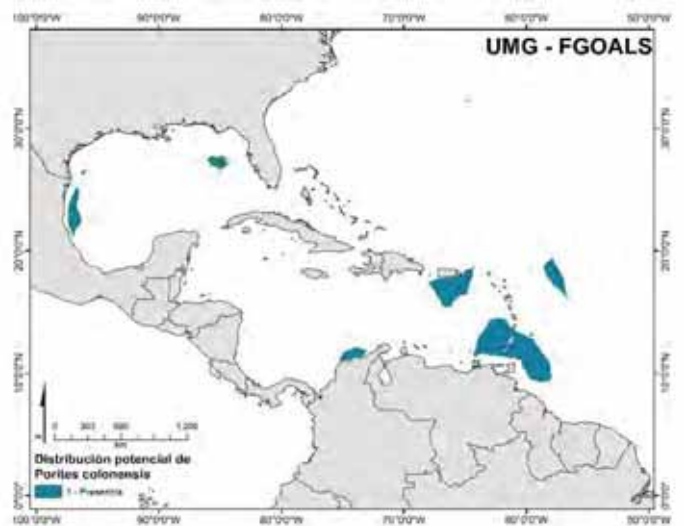
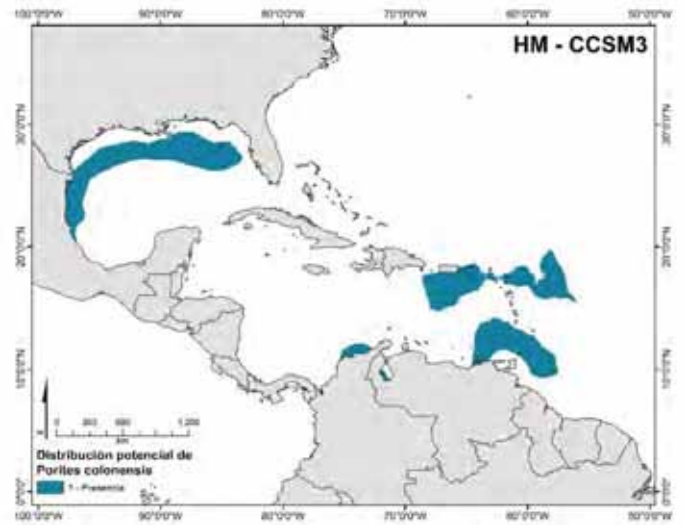
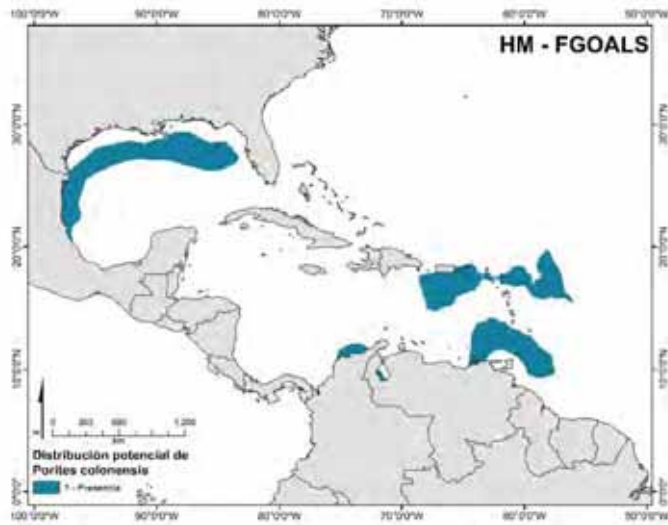
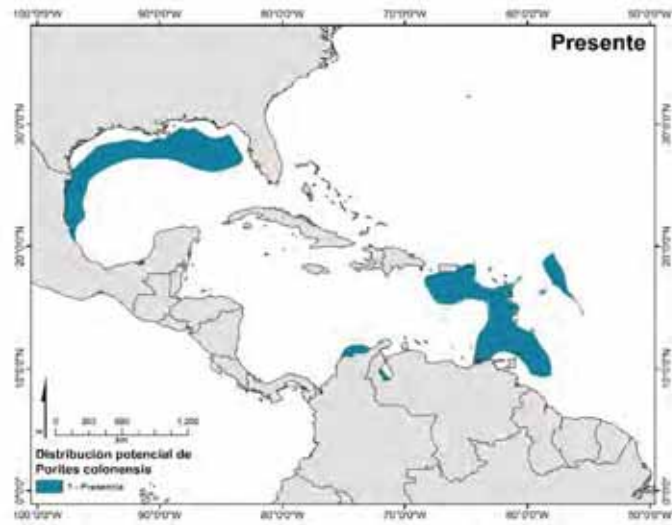


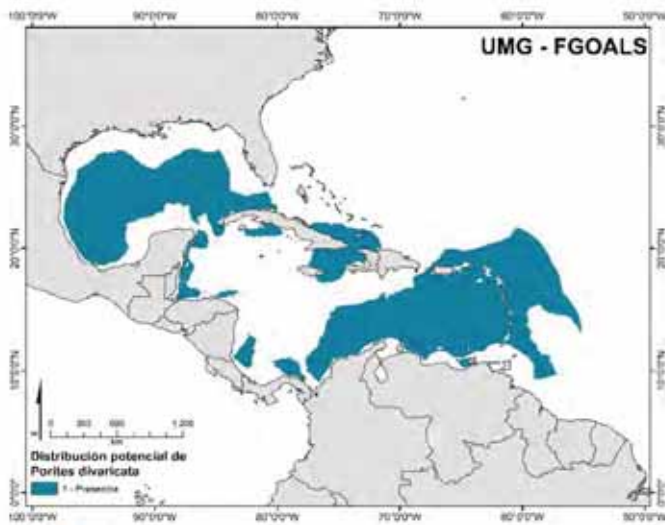
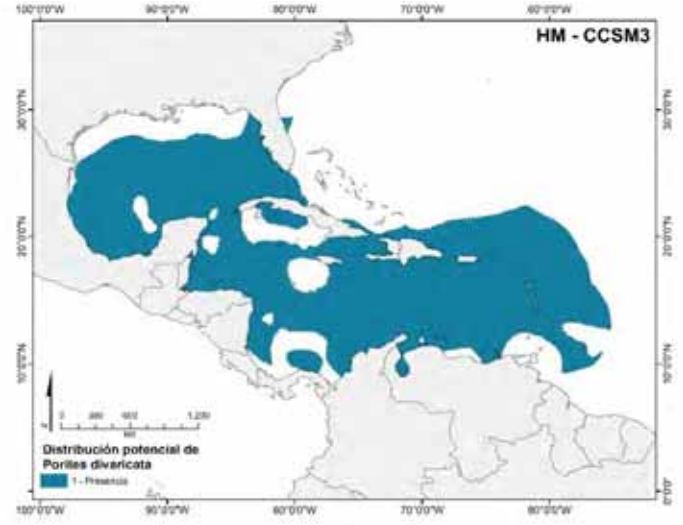
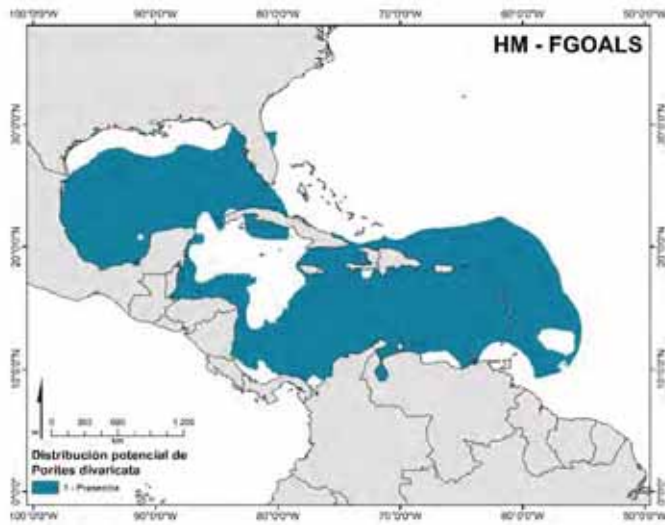
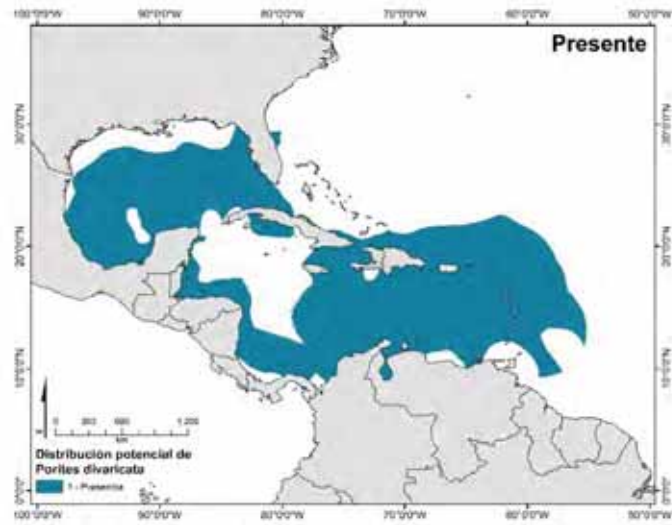


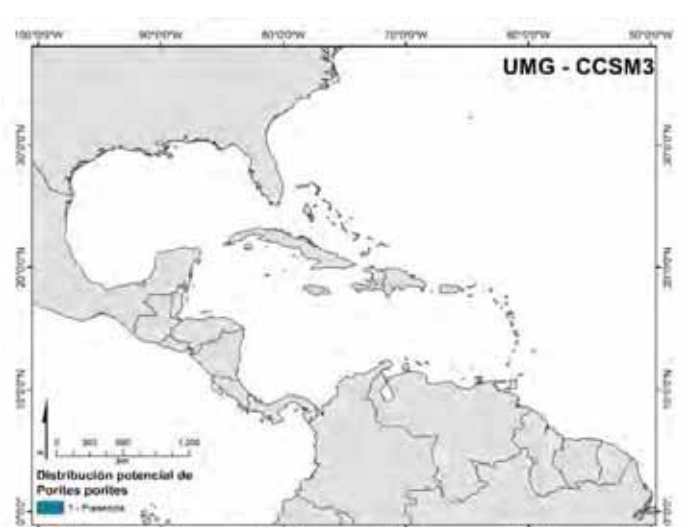
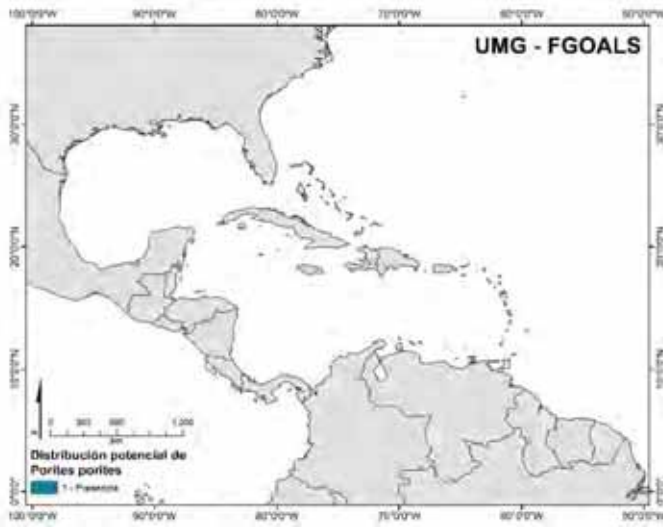


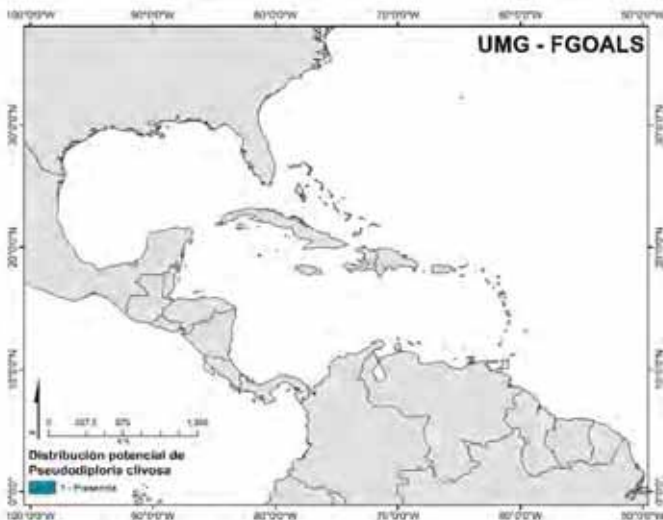
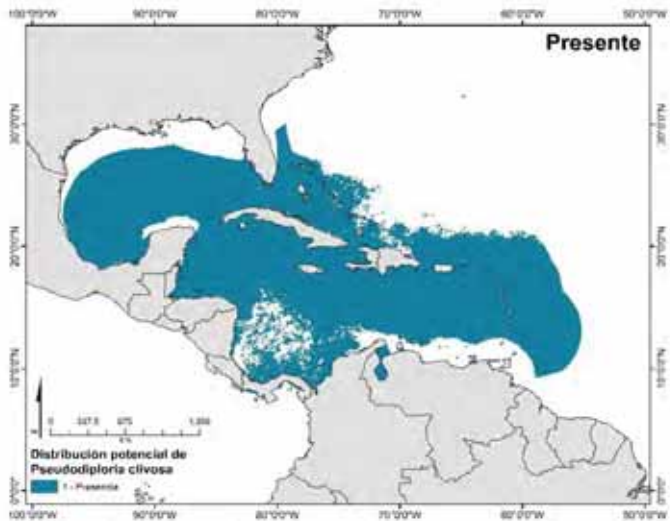


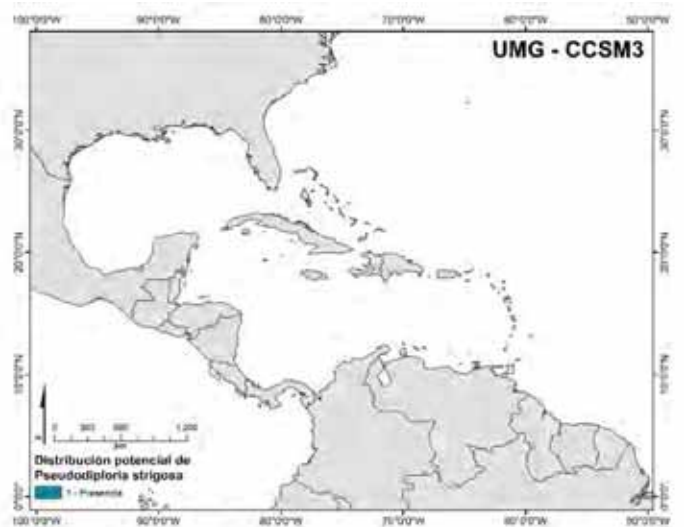
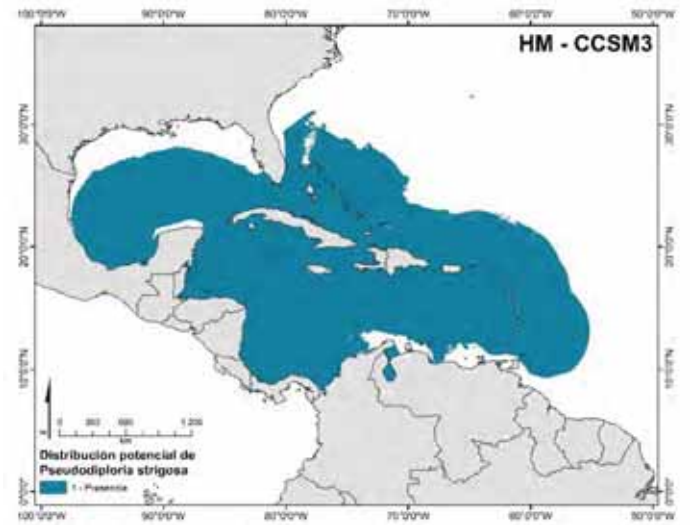
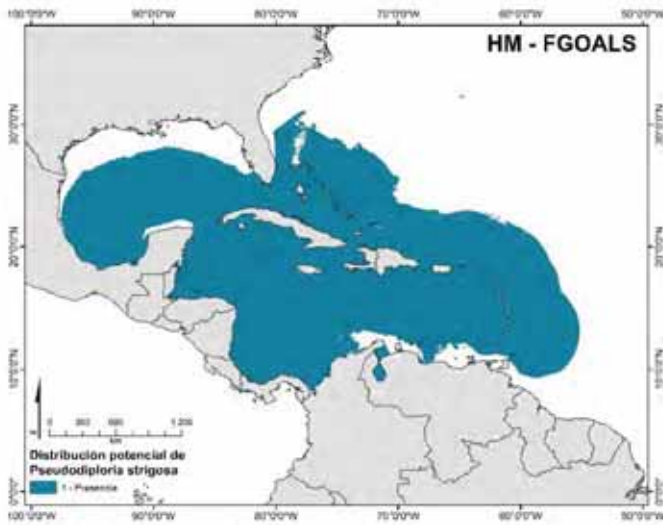
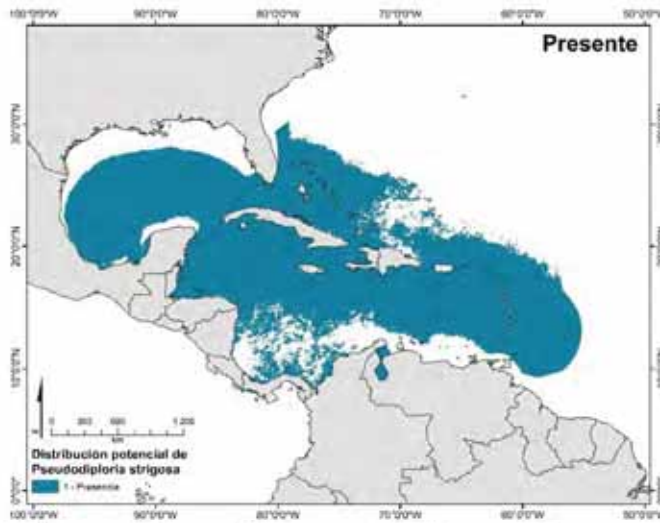




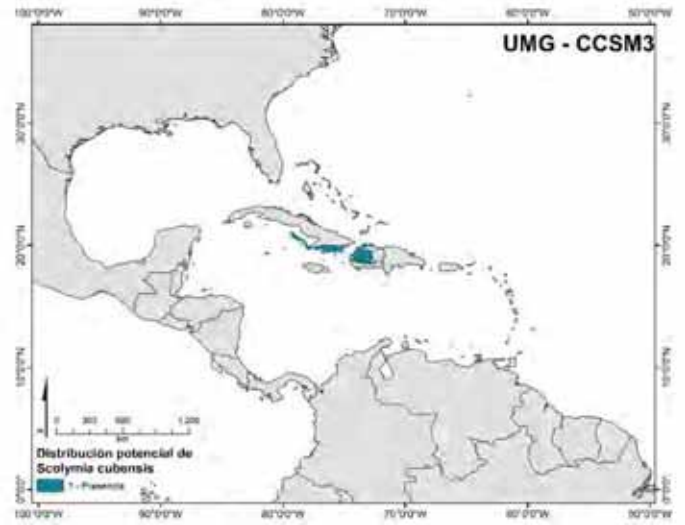
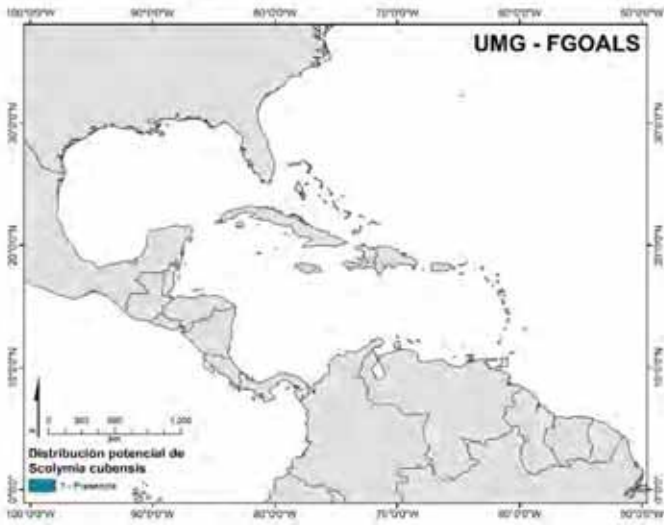
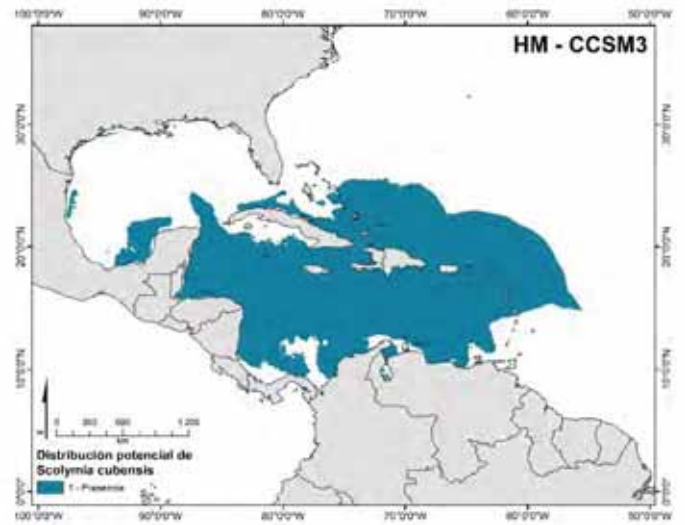
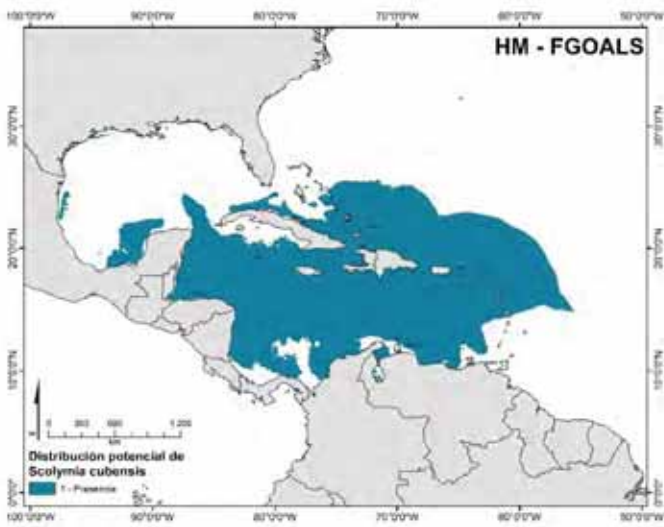
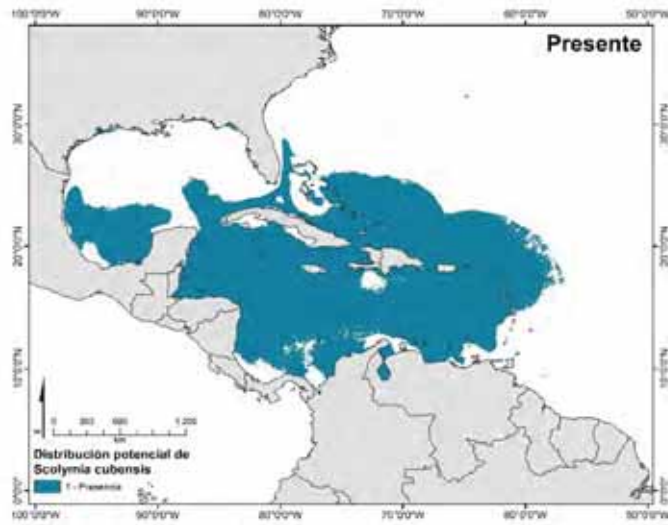


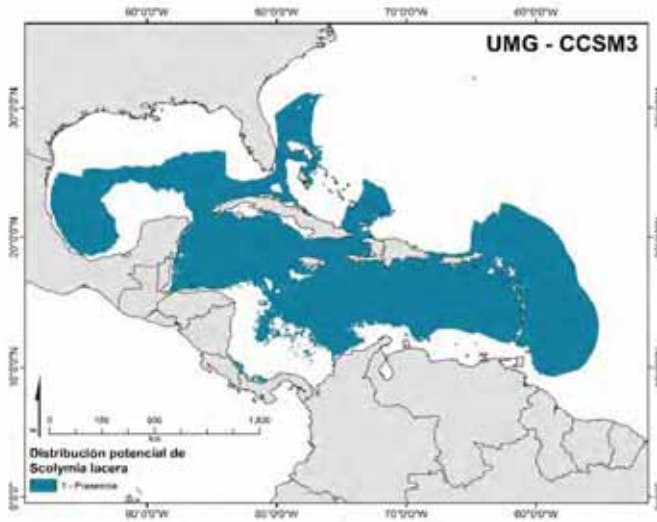
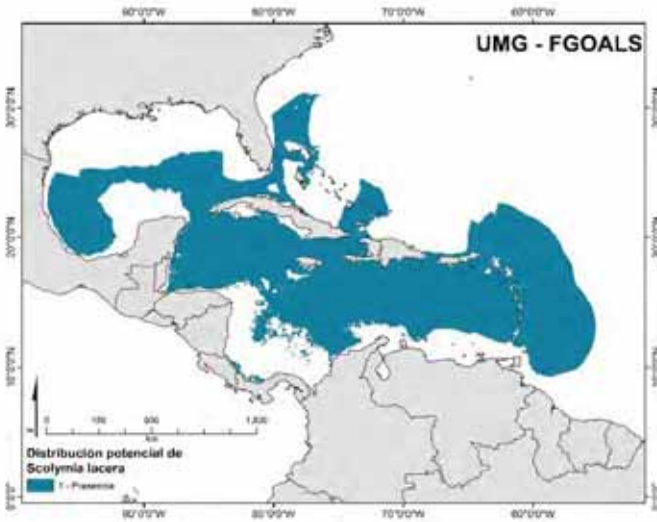
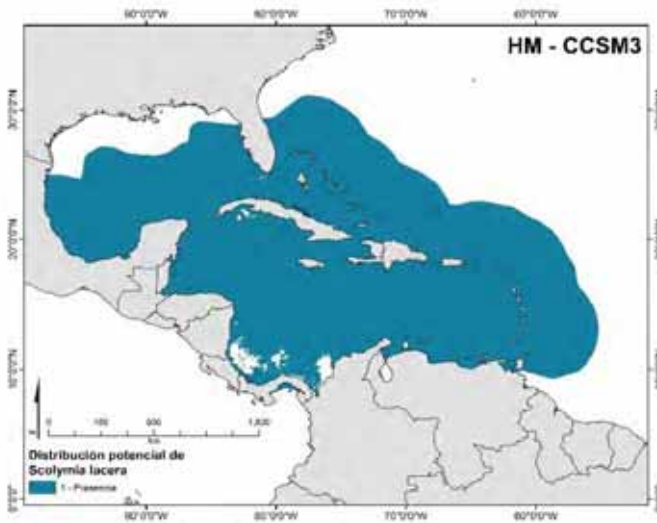
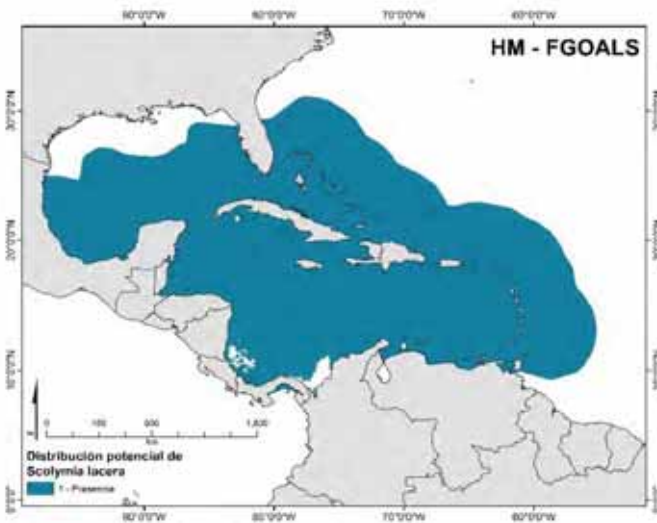
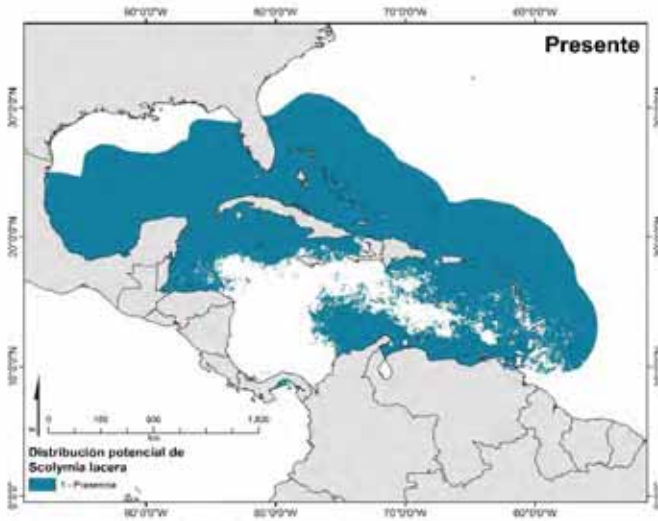


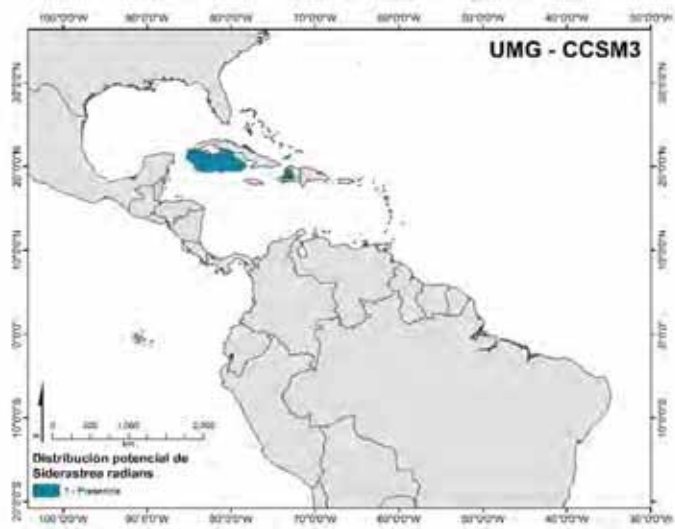
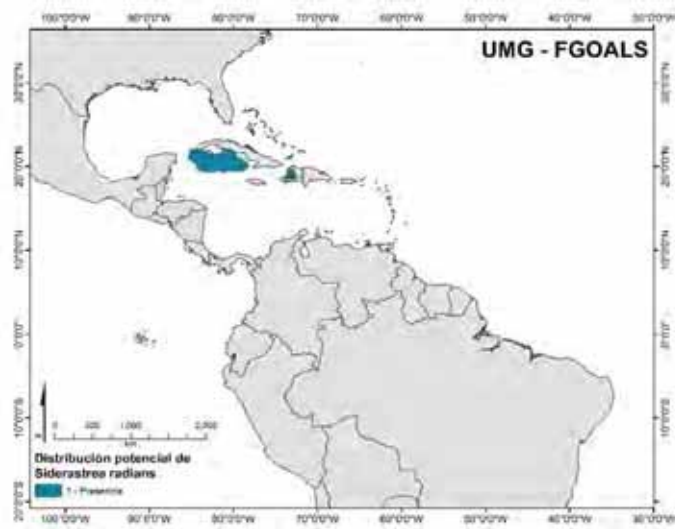


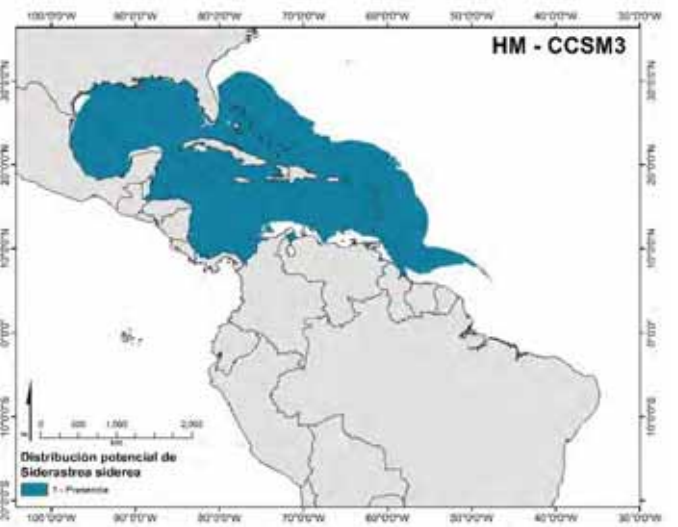
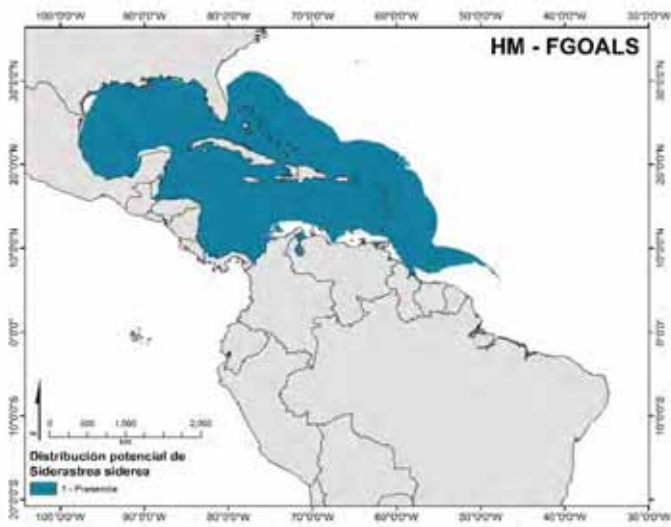


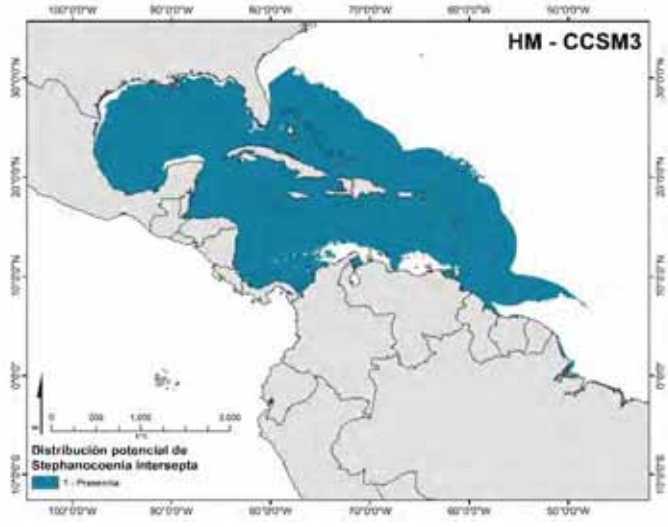
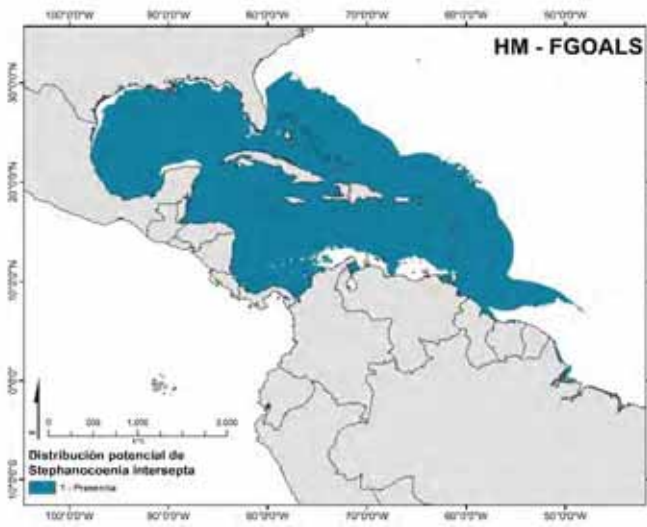












"Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz"

[www.uv.mx](http://www.uv.mx)

