



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

**MODELACIÓN DE LA CONECTIVIDAD ENTRE POBLACIONES DE ESPECIES CLAVE
DE CORALES Y PECES EN LOS ARRECIFES DE CORAL DEL ATLÁNTICO
MEXICANO**

TESIS

QUE PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

DIANA MARGARITA CARRILLO GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. MELANIE KOLB

INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ERIK CORIA MONTER

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DRA. LAURA CARRILLO BIBRIEZCA

EL COLEGIÓ DE LA FRONTERA DEL SUR

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE DEL 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

**MODELACIÓN DE LA CONECTIVIDAD ENTRE POBLACIONES DE ESPECIES CLAVE
DE CORALES Y PECES EN LOS ARRECIFES DE CORAL DEL ATLÁNTICO
MEXICANO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

DIANA MARGARITA CARRILLO GARCÍA

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. MELANIE KOLB

INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DR. JOAQUÍN RODRIGO GARZA PÉREZ

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. ERIK CORIA MONTER

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM

DRA. LAURA CARRILLO BIBRIEZCA

EL COLEGIÓ DE LA FRONTERA DEL SUR

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE DEL 2022

ÍNDICE

Agradecimientos	1
Dedicatoria	2
Introducción	1
Marco teórico	2
Conectividad en ecosistemas arrecifales	2
Modelos biofísicos de dispersión	4
Parámetros biológicos.....	4
Teoría de grafos e indicadores de conectividad.....	6
Antecedentes	7
Justificación	9
Preguntas de investigación e hipótesis	12
Objetivos	14
Objetivo general.....	14
Objetivos específicos.....	14
Métodos	14
Área de estudio	14
Modelo biofísico para simular la dispersión de larvas	17
Tasa de asentamiento y competencia de las larvas	17
Curva de supervivencia de larvas	18
Parámetros de modelación	18
Insumos	19
Parámetros biológicos y parámetros de modelación	22
Resultados	29
Conectividad <i>Porites astreoides</i>	31
Conectividad <i>Acropora palmata</i>	34
Conectividad <i>Orbicella annularis</i>	37
Conectividad de <i>Epinephelus striatus</i>	40
Conectividad de <i>Mycteroperca microlepis</i>	41
Consideraciones adicionales	50

Conclusiones	52
Referencias bibliográficas	54

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Medidas de redes y su definición.	6
Tabla 5. Indicadores de conectividad considerados en programas de monitoreo de arrecifes coralinos presentados en (Obura & Grimsditch, 2009).	9
Tabla 2. Parámetros biológicos de especies de coral para medir la conectividad.....	22
Tabla 3. Parámetros biológicos de especies de peces para medir la conectividad.	23
Tabla 4. Parámetros de modelación utilizados.	27
Tabla 6. Métricas de grafos obtenidos de la modelación de conectividad de larvas.	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Marco conceptual y metodológico de este estudio para evaluar la conectividad de especies clave coralinas y de peces en el Atlántico mexicano.....	3
Figura 2. Área de estudio con hábitat arrecifal (en negro), pastos marinos (verde) y principales corrientes marinas y otras características oceanográficas como remolinos.	16
Figura 3. Hábitat arrecifal o parches arrecifales y batimetría en el Atlántico mexicano.	21
Figura 4 . Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de enero a abril del 2018.....	24
Figura 5 Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de mayo a agosto 2018.....	25
Figura 6 Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de septiembre a noviembre del 2018.	26
Figura 7. Conectividad de <i>Porites astreoides</i> del 2017 al 2019.....	32
Figura 8. Centralidad de los parches arrecifales de <i>Porites astreoides</i> del 2017 al 2019	33
Figura 9. Conectividad de <i>Acropora palmata</i> del 2017 al 2019	35
Figura 10. Centralidad de los parches arrecifales de <i>Acropora palmata</i> del 2017 al 2019	36
Figura 11. Conectividad de <i>Orbicella annularis</i> del 2017 al 2019	38
Figura 12. Centralidad de los parches arrecifales de <i>Orbicella annularis</i> del 2017 al 2019	39
Figura 13 . Conectividad de <i>Epinephelus striatus</i> del 2017 al 2019.....	40
Figura 14. Centralidad de los parches arrecifales de <i>Epinephelus striatus</i> del 2017 al 2019.	41
Figura 15. Conectividad de <i>Mycteroperca microlepis</i> del 2017 al 2019.	42

Agradecimientos

Quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México por la educación y las oportunidades a las que me ha permitido acceder.

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por abrirme un espacio para estudiar un posgrado, por la flexibilidad para estudiar de manera virtual.

Al CONACYT por la beca otorgada que me permitió solventar mis gastos y concentrarme en mi posgrado.

Al Instituto de Geografía de la UNAM, por bríndame un espacio de trabajo y prestarme una computadora.

A mi tutora la Dra. Melanie Kolb por la dirección de mi tesis, por el apoyo brindado previo al inicio de la maestría y por otorgarme una oportunidad laboral.

A los miembros del comité tutorial y del jurado, Dra. Laura Carrillo Bibriezca, Dr. Joaquín Rodrigo Garza Pérez, Dr. Lorenzo Álvarez Filip, Dr. Erick Coria Monter por la revisión de mi proyecto cada semestre, por la retroalimentación y llevar a cabo el proceso de manera fluida y amable.

Al Dr. Ángel Ruiz Angulo por su valioso apoyo para dar culminación a esta tesis.

Al Dr. Jacobo Santander Monsalvo por su apoyo con artículos y comentarios.

Al Dr. Leopoldo Galicia Sarmiento por permitirme un espacio de retroalimentación en su seminario.

A Ricardo por sus comentarios a mi tesis y su apoyo amable.

A Abi, Mauricio, Carlos y Fernando por sus comentarios en el seminario.

A Juan, Ileana, Balam y Lalo por haberme apoyado con dudas en los momentos desesperantes del trabajo con sistemas de información geográfica.

Dedicatoria

A mí, Diana por no desistir, por saber pedir ayuda y seguir aprendiendo a poner límites.

A mi mamá Teresa por su trabajo y amor durante todos estos años, por su dedicación en mi educación desde mi niñez y apoyarme el estudio de un posgrado. A mi papá Jaime por estar presente todo este tiempo, por su cariño, paciencia y trabajo constante. A mi hermano Daniel por darme las palabras que necesitaba su apoyo con Sissi y Costa. A mi tía Mago y Eduardo por estar al pendiente de nuestra familia siempre.

A mi compañero en la vida Adrián por ayudarme a percibir otra realidad, por el amor, la diversión, las risas, por prestarme su computadora, por su ayuda en las figuras y recuperar los archivos de virus, por las rayas para encontrar a nemo jaja, el baile y las palabras de apoyo.

A mi gata y perrita por ser una motivación para seguir adelante y por ser mis compañeras todo este tiempo.

A mis amigos: Ami por acompañarme en todo el proceso previo al ingreso a la maestría. A Carol por su enorme paciencia conmigo, por sus palabras de apoyo durante todo este tiempo y abrirme las puertas de su casa con tanto cariño. A Fer por escucharme, y por ayudarme con dudas de la tesis a pesar de estar tan ocupada. A Rosa, Paty, May y Aurora por regalarme su confianza, consejos y retroalimentación en mi proceso de tesis y en la vida, por todo su acompañamiento en una etapa tan complicada, muchas gracias. A Laura y Julio por su comunicación y apoyo en tareas durante esa etapa tan complicada en la pandemia. Gracias por escucharme.

A Brenda, Paty 1, Paty 2, Isabel, Maru y Karina por ser unos ángeles en la Tierra y ayudarnos con el cuidado de mi tía.

A mis terapeutas Oscar, Mabel, Berenice y Luci por su acompañamiento cada quien en su momento respectivo.

A Ricardo por sus comentarios a mi tesis y su apoyo amable. A Abi por su apoyo alegre y amable para culminar esta tesis. A Juan, Ileana, Balam y Lalo por haberme apoyado con dudas en los momentos desesperantes del trabajo con sistemas de información geográfica.

A la Tierra y el mar por los recursos brindados, por ser inspiración y un espacio para buscar mi paz.

Introducción

Los arrecifes de coral son ecosistemas de un alto valor ecológico y económico. Son hábitat para una gran diversidad de especies marinas y proveen múltiples servicios ecosistémicos, tales como aporte de nutrientes a las redes tróficas, fijación de carbono, protección de la costa, recursos pesqueros, recursos turísticos, provisión de sustancias de uso farmacológico, y valores culturales para las comunidades (Brander *et al.*, 2012). Sin embargo, actividades humanas como el desarrollo costero, uso del suelo agrícola, la sobreexplotación pesquera y el cambio climático han causado la degradación de los arrecifes coralinos (Mora, 2008). Se ha reportado que 75 % de los arrecifes a nivel mundial se encuentran en riesgo de perder su integridad ecosistémica y se espera que, de seguir la tendencia actual, más del 90 % de los arrecifes estarán en riesgo en el 2050. La degradación de los arrecifes del Caribe se ha visto reflejada en una disminución de la cobertura coralina de 34.8 % en 1970 a 19.1 % en 2011 (J. Jackson *et al.* 2014).

La conectividad en un hábitat determinado de arrecifes coralinos se da por medio de la dispersión de larvas entre arrecifes; así como por el asentamiento exitoso, la supervivencia y el hábitat disponible. En los arrecifes coralinos, la conectividad provee el suplemento de larvas para el repoblamiento de corales y peces, de especial importancia en los arrecifes degradados. La conectividad se refiere al movimiento de organismos entre poblaciones que incluye la etapa de larva y el movimiento en la etapa adulta para organismos móviles (Cowen, 2009)

Diversos organismos arrecifales, entre ellos los corales y peces presentan un estadio larvario pelágico con un alto potencial de transporte por medio de las corrientes marinas. Las corrientes influyen en la distancia de dispersión y la dirección de las larvas desde el momento en que son liberadas al plancton hasta el momento en que se adhieren a un sustrato. Las corrientes son clave para mantener la conectividad entre meta-poblaciones. (Metaxas & Saunders, 2009).

Marco teórico

Conectividad en ecosistemas arrecifales

La conectividad es un proceso esencial para la persistencia de los ecosistemas, ya que influye en el mantenimiento de poblaciones en declive a través del suplemento de individuos (Calabrese & Fragan), en la colonización de hábitat desocupado, la propagación de enfermedades y en el mantenimiento de los servicios ambientales (Fletcher & Fortin, 2019). El estudio de la conectividad se ha dividido en dos principales componentes. La conectividad estructural y la conectividad funcional. La primera se refiere al estudio de la configuración del paisaje y la probabilidad de que los individuos puedan alcanzar diferentes fragmentos de hábitat. La conectividad funcional por su parte considera el comportamiento y respuesta de los individuos a los elementos y condiciones del paisaje. Considera la distancia de dispersión y la supervivencia de los organismos y lo integra a nivel poblacional (Gerber *et al.*, 2014).

Treml *et al.* 2015 ha descrito cuatro etapas de la conectividad entre poblaciones de los organismos marinos (figura 1). En la primera etapa algunas larvas o gametos son liberados. Los parámetros importantes son las tasas reproductivas, la abundancia de los adultos, la fecundidad, la calidad de los huevos y el éxito de fertilización. La segunda etapa de conectividad es el transporte y movimiento. La trayectoria de la dispersión está determinada por el potencial de advección, la turbulencia de las corrientes, la movilidad y el comportamiento de los individuos. La transición por este estado depende de la supervivencia de las larvas, las tasas de desarrollo, capacidad sensorial y movilidad, capacidades que determinan el comportamiento y factores extrínsecos como el rol de las corrientes y la estructura espacial del ambiente (Paris *et al.* 2009).

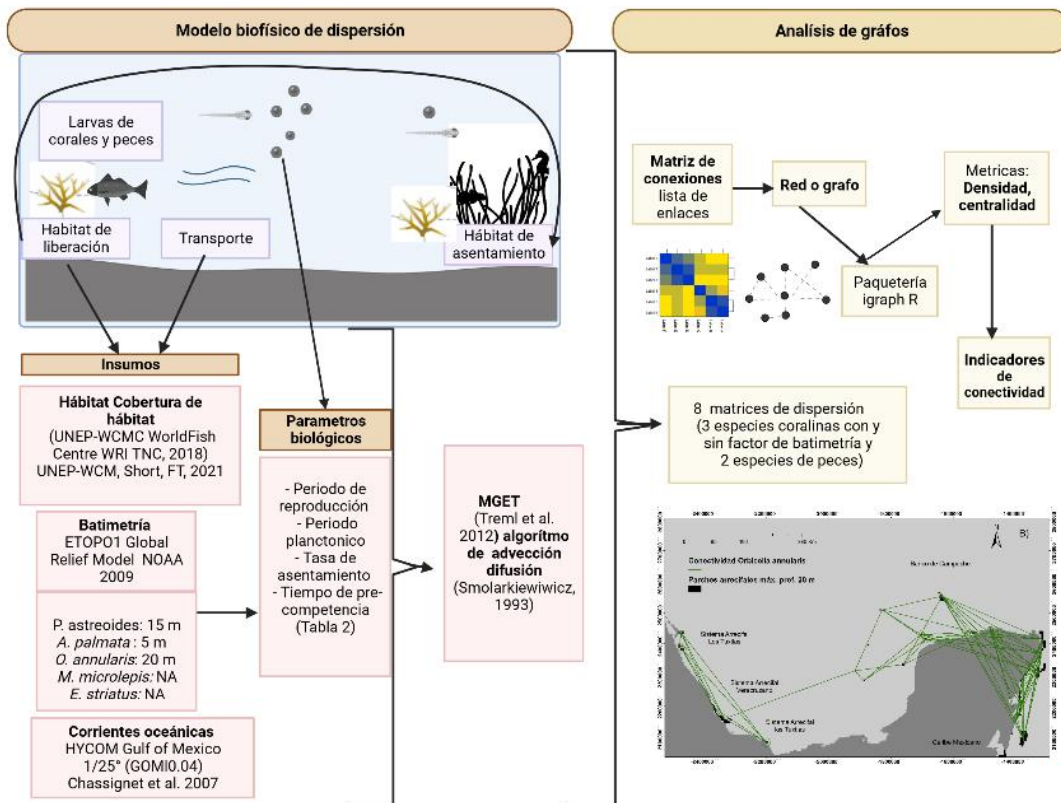


Figura 1 Marco conceptual y metodológico de este estudio para evaluar la conectividad de especies clave coralinas y de peces en el Atlántico mexicano. (Elaboración propia a partir de Tremi et al. 2015).

La tercera etapa de conectividad es el asentamiento, la dispersión culmina cuando las larvas se asientan en un parche de hábitat adecuado. Este proceso implica un cambio de hábitat para la larva, en el cual diversos factores intrínsecos (competencia de asentamiento, comportamiento, movilidad y capacidad sensorial) y factores extrínsecos (calidad y estructura del hábitat) los cuales afectan la supervivencia de las larvas.

La cuarta etapa de conectividad corresponde al reclutamiento y se refiere a la maduración de las larvas asentadas hasta que son capaces de reproducirse y de esta forma, contribuir al crecimiento de la subpoblación y al flujo genético. Ello depende de factores intrínsecos como es el fenotipo y supervivencia de los individuos. Los factores extrínsecos son la dinámica ecológica en la comunidad (competencia y depredación), calidad de hábitat y disturbios y la condición y fenotipo del individuo (Tremi et al., 2015).

Modelos biofísicos de dispersión

Los modelos biofísicos de dispersión de larvas incorporan los principales factores biológicos y oceanográficos que afectan a las larvas y que permiten predecir sus patrones de dispersión (Soria *et al.* 2012). Los factores biológicos incluyen características de las larvas y de la reproducción de las especies estudiadas. Para las larvas se toma en cuenta el periodo planctónico, el tiempo de pre-competencia, el comportamiento y movilidad en la columna de agua, la mortalidad y capacidad de detección del hábitat para el asentamiento. Para los adultos progenitores se considera el tipo y periodo de reproducción (Trembl *et al.*, 2015). Los insumos físicos se refieren a las corrientes marinas y el hábitat donde los progenitores producen larvas y donde estas pueden asentarse. Los factores oceanográficos incluyen la temperatura y la velocidad y dirección de las corrientes (Trembl *et al.*, 2008) y se obtienen a través de modelos de circulación marina. Dichos modelos cuentan con datos de los campos de velocidades de varios años por lo que se puede simular la dispersión para condiciones oceanográficas de diferentes periodos de tiempo, y con ello obtener las respuestas de dispersión y la variación en dichos periodos (Nolasco *et al.*, 2018).

Parámetros biológicos

Tipo de reproducción

Los corales se pueden reproducir sexual y asexualmente. En la reproducción asexual se producen módulos genéticamente idénticos que prolongan la supervivencia de un genotipo. En la reproducción sexual, se divide a su vez a los corales en incubadores y liberadores de gametos. Las larvas de los corales incubadores toman las zooxantellas directamente de la colonia parental. La fertilización es interna y por lo general el asentamiento de las larvas es rápido. La reproducción de los corales liberadores de gametos se da con una frecuencia anual o bianual (Barnes, 1987). Las larvas resultantes toman zooxantellas de la columna de agua después de ser fertilizadas en el exterior. En este último

tipo de reproducción las larvas tienden a tener mayor distancia de dispersión y asentamiento retardado (Goodbody-Gringley & de Putron, 2016).

Por su parte, la reproducción de varias especies de peces arrecifales en el Caribe incluidos la mayoría de los meros y pargos medianos y grandes sucede en agregaciones masivas de desove que se forman en momentos y lugares específicos cada año, (Heyman, 2008). por lo que el movimiento de las larvas será distinto de acuerdo con la ubicación del sitio de agregación y las condiciones oceanográficas de estos sitios Por ello es deseable incluir los sitios de agregación en los modelos biofísicos de estas especies. (Swearer *et al.*, 2019).

Periodo planctónico de las larvas

El periodo planctónico de las larvas (PLD, por sus siglas en inglés) se refiere al tiempo que transcurre desde que el embrión es lanzado a la columna de agua hasta que se asienta en el hábitat (Cowen, 2007). Incluye un periodo de pre-competencia y un periodo de post-competencia. Durante el periodo de pre-competencia las larvas no son capaces de asentarse y dependen del desarrollo larvario. (Cowen, 2002). La duración de las larvas y el tiempo de competencia son parámetros que determinan el potencial de dispersión, afectando por lo tanto la conectividad (Miller *et al.*, 2020). Cuanto mayor es el PLD mayor es la capacidad de dispersión (Shanks *et al.*, 2003). Cuando más grande es la tasa de asentamiento, menor es la cantidad de larvas disponibles para la dispersión. Cuanto menor es el tiempo de pre-competencia, mayor es la capacidad de dispersión. Así mismo, diferentes factores ambientales pueden afectar el desarrollo larvario, como p. ej. la temperatura. Entre mayor temperatura, mayor crecimiento y menor tiempo de desarrollo. La disponibilidad de alimento es otro de los factores importantes para el desarrollo larvario (Metaxas & Saunders, 2008).

Mortalidad de larvas

La primera causa de mortalidad de larvas es la depredación. Los depredadores incluyen una gran variedad de taxa (Metaxas & Saunders, 2008). La información para cada especie de este parámetro es limitada, por lo que se han utilizado aproximaciones; por ejemplo,

Holstein *et al.* 2014 parametrizaron el modelo para que 50 % de las larvas sin asentarse sobrevivieran después del máximo del PLD. Schill *et al.* (2015) usaron un factor del 20 % a la cantidad de larvas asentadas por cada paso de tiempo cada 24 horas.

Capacidad de movimiento de las larvas

Las larvas de corales y peces presentan movilidad limitada, y en específico las larvas de peces pueden presentar movimiento vertical y horizontal (Hawes *et al.* 2020; Leis & McCormik, 2002). Este comportamiento ha sido poco estudiado para las diferentes especies de peces arrecifales. En los modelos biofísicos se han incorporado algunas aproximaciones con base en muestreos de larvas en el campo, o bien, se opta por una simulación con larvas pasivas (Swearer *et al.*, 2019).

Teoría de grafos e indicadores de conectividad

La teoría de grafos es una rama de las matemáticas planteada desde 1735 cuyo objetivo ha sido estudiar diferentes tipos de redes (Saidur-Rahman, 2017). Su campo de aplicación incluye diferentes ciencias, como la química, computación, ciencias sociales y ciencias ambientales. Una de sus aplicaciones en ecología ha sido representar la estructura de redes ecológicas mostrando el intercambio de organismos entre parches de hábitat en el paisaje (Almany *et al.* 2009). La teoría de grafos se enfoca en estudiar las relaciones entre los elementos de la red y sus patrones. La red se representa gráficamente mapeando los nodos y las conexiones entre ellos (Gross *et al.*, 2018). Ello tiene la ventaja de resaltar patrones que no se verían con otro tipo de análisis. Otra de las formas de representación de una red es por medio de una matriz, en la cual se tiene la misma información que el grafo, pero es más útil para realizar operaciones computacionales (Lazega *et al.*, 1995). A partir de la gráfica se pueden obtener indicadores que describen la configuración espacial de la red, la interacción entre todos los elementos de la red; así como el cambio de estas dos primeras características según la configuración espacial y tamaño de red (Cantwelp & Forman, 1993). Algunas de las medidas que pueden obtenerse se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Medidas de redes y su definición.

Concepto	Definición	Citas
Red	Conjunto de nodos cuyos bordes están conectados a través de flujo e interacciones	Lazega <i>et al.</i> 1995
Nodo	Los elementos básicos de un grafo que pueden representar un parche de hábitat en el paisaje	Minor & Urban, 2007.
Densidad de la red	Proporción de conexiones actuales respecto a las conexiones posibles en una red. Una alta densidad de red corresponde a aquella red cuyo número de conexiones es cercano al número máximo de conexiones posibles.	Lazega <i>et al.</i> 1995
Centralidad	Es una medida de la frecuencia en que un nodo actúa como puente o intermediario a lo largo del camino más corto entre otros nodos. Un valor de centralidad alto en los nodos implica que éstos son críticos para mantener la conectividad.	Freeman, 1977; Minor & Urban, 2007.

Antecedentes

La conectividad en ecosistemas arrecifales ha sido estudiada por medio de diferentes métodos directos e indirectos. Éstos incluyen el rastreo visual de larvas, marcaje de larvas, métodos genéticos y modelos biofísicos de dispersión (Swearer *et al.* 2019).

Debido a la complejidad del proceso de dispersión y los factores físicos y biológicos implicados, la mayoría de los estudios se basan en métodos empíricos indirectos, de los cuales destacan los modelos biofísicos, en los cuales 75% de los estudios de dispersión de larvas de organismos marinos se han basado desde 1980 (Trembl *et al.* 2015).

Para el Pacífico se encuentran estudios como el de Lequeux *et al.* 2018, donde se simularon dos escenarios de periodo planctónico para corales. En este estudio se muestra que la red de áreas marinas protegidas en el Pacífico ecuatorial del este se encuentra relativamente bien conectada y que las islas Malpelo y Gorgona son importantes como puntos intermedios para la conexión de la red.

Entre los estudios que han evaluado la conectividad de organismos arrecifales en el Caribe y Golfo de México se encuentran estudios con aproximaciones genéticas (M. Jackson *et al.* 2014) y estudios con modelos biofísicos de la dispersión de larvas (Cowen *et al.* 2006;

Holstain *et al.* 2014; Schill *et al.* 2015). Cowen *et al.* (2006) modelaron la dispersión de larvas de peces a una resolución de 8 km y encontraron 4 zonas como importantes para la conectividad en el Caribe: el Caribe oriental, Caribe occidental, las Bahamas y el Giro de Colombia y Panamá, y que estas zonas debían estar conectadas en su interior por “escalones” intermedios. Holstain *et al.* (2014) incluyeron larvas de peces y corales a una resolución de 900 m y obtuvieron dos patrones de conectividad contrastantes: una red con pocas conexiones para la especie coralina *Porites asteroides* y una red con muchas conexiones para el pez *Thalassoma bifasciatum*.

Para el Arrecife Mesoamericano Mayorga-Adame (2015) modeló la dispersión de larvas del género de corales *Acropora* con un periodo pelágico de 12 días y el género de peces *Acanthurus* con un periodo pelágico de 50 a 72 días y una resolución del modelo hidrodinámico de 2 km. Los patrones de conectividad mostraron conexiones entre arrecifes de Belice y arrecifes del Caribe mexicano, así como una discontinuidad en la conectividad del centro al norte del Caribe mexicano. Se identificó que, para el Arrecife Alacranes al norte de la península de Yucatán, el aporte de larvas del Caribe es bajo.

Por su parte, Martínez *et al.* 2019 evaluaron la conectividad de la red de áreas marinas protegidas del Sistema Arrecifal Mesoamericano para los peces *Epinephelus striatus* y *Lutjanus analis* con una resolución de 9 km encontrando 4 zonas: región sur con bajo grado de conectividad, región sur 2 con alta tasa de reclutamiento, región 3 como sumidero de larvas y región 4 que conecta a Yucatán con Florida. Por medio de métodos genéticos, Villegas-Sánchez (2014) mostró que el flujo genético para el pez *Stegastes partitus* de Banco Chinchorro y Cozumel con Puerto Morelos es restringido, a pesar de su cercanía pero que existe cierta conexión con arrecifes más lejanos como el arrecife Anegada de adentro en el Golfo de México.

Los cambios en procesos de recolonización como la fecundidad, la dispersión de larvas y el reclutamiento han sido señalados como determinantes para los cambios de fase en composición de especies y abundancia; sin embargo, los programas de monitoreo no miden

procesos complejos como la conectividad (Lam *et al.* 2017; Carrillo-García & Kolb, 2022). La escala de las relaciones población-reclutamiento para especies y grupos funcionales importantes sigue siendo poco conocida (Hughes *et al.* & Tanner, 2000).

Algunos indicadores para la conectividad han sido propuestos en el programa de monitoreo propuesto por la IUCN para evaluar la resiliencia de los arrecifes coralinos (Obura & Grimsditch, 2009); sin embargo, siguen en desarrollo y no han sido medidos sistemáticamente con fines de monitoreo (Carrillo-García & Kolb, 2022).

Tabla 2. Indicadores de conectividad considerados en programas de monitoreo de arrecifes coralinos presentados en (Obura & Grimsditch, 2009).

Indicador	Cuantificación
Capacidad de auto-reclutamiento	Paisaje en 1km
Capacidad de recibir gametos externos (pequeña escala)	Conectancia de los sistemas arrecifales en una escala de 10 km
Capacidad de recibir gametos externos (gran escala)	Distancia al arrecife/sistema arrecifal más cercano en 100 km
Tendencia de las corrientes a mantener la conectividad entre arrecifes	Características del flujo, lineal, giros, contracorrientes
Barreras antropogénicas y naturales	Distancia a la barrera, tamaño y naturaleza de la barrera

Justificación

Los arrecifes coralinos están siendo amenazados por diferentes factores de presión: el desarrollo costero, uso del suelo agrícola, la sobreexplotación pesquera y el cambio climático (Mora, 2008), lo cual los pone como ecosistemas en alto riesgo de desaparecer. Las acciones de conservación para los arrecifes coralinos son urgentes para evitar la pérdida de estos ecosistemas, su biodiversidad y los servicios ecosistémicos que proveen a la población. Los arrecifes del Golfo de México también han sido afectados perdiendo cobertura coralina pasando de 34.1% en 1965 a 17.2% en 1999 (Jackson *et al.*, 2014). En el Caribe mexicano los arrecifes coralinos han sido expuestos al desarrollo costero intensivo (Rioja-Nieto & Álvarez-Filip, 2019). En el diseño de áreas marinas protegidas se ha

considerado a la conectividad de los ecosistemas protegidos como un criterio crucial para su efectividad, ya que al incorporar la conectividad se puede establecer una red de áreas protegidas interconectadas para el intercambio de larvas, y también como una fuente de reclutas para las áreas de pesca (Green *et al.*, 2015).

Además, disciplinas como la restauración ecológica en arrecifes coralinos han reconocido la pertinencia de incorporar la conectividad como criterio para planear la recuperación de las poblaciones que se han visto disminuidas (Doropoulos & Babcock, 2018). El estudio de la conectividad puede ser de utilidad para seleccionar los arrecifes que serán restaurados mediante el trasplante de fragmentos coralinos. Ello acorde con las premisas de conservación, por ejemplo, si un área grande ha sido impactada por un disturbio, la estrategia adecuada sería seleccionar arrecifes con alta conectividad. En otro caso, si se requiere restaurar los arrecifes de una localidad, la selección de arrecifes con mayor retención de larvas sería la decisión óptima (Doropoulos & Babcock, 2018).

A pesar de que en años recientes se han llevado a cabo diversos estudios sobre la conectividad arrecifal en el Caribe y que se utilizan diferentes protocolos de monitoreo diseñados por organizaciones como *Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment* (AGRRA), entre otras, no se han incorporado medidas de conectividad de manera sistemática en el monitoreo de los arrecifes del Atlántico mexicano (Carrillo-García & Kolb 2022). Ello puede ser debido a la complejidad de medir la conectividad y la necesidad de validar las mediciones y modelos para poder ser aplicados en estas áreas.

Las especies para esta investigación fueron seleccionadas basadas en dos criterios de interés para el manejo de los arrecifes coralinos: 1) influyen de manera significativa en su integridad ecosistémica por representar procesos ecológicos como son proporcionar la estructura arrecifal y hábitat para especies arrecifales, así como un papel en la cadena alimenticia y 2) sus características biológicas permiten representar diferentes estrategias de reproducción y desarrollo larvario, pudiendo así simular escenarios con características funcionales diversas. *A. palmata*, y *O. annularis* son especies coralinas constructoras del

arrecife que brindan refugio a diferentes especies arrecifales. *A. palmata* está clasificada como en riesgo crítico por la IUCN y es una especie sujeta a protección especial por la NOM-059 (Norma Oficial Mexicana). Su PLD es de 20 días (Baums *et al.*, 2006). *O. annularis* también es una especie considerada en riesgo crítico por la IUCN y como amenazada por la NOM-059. El PLD de esta especie es de 30 días (Holstein *et al.* 2014). *P. astreoides* es una especie oportunista cuya reproducción sucede varios meses al año, con una alta tolerancia a condiciones de estrés como p. ej. una tasa de sedimentación elevada, y con un PLD de 7 días (Holstein *et al.*, 2014). A lo largo del Caribe del 30 al 72% de cobertura coralina es ocupada por esta especie oportunista (Edmunds, 2010). Lo cual ha resultado en una disminución en la complejidad topográfica y en las tasas de calcificación. El pez mero (*E. striatus*) es un depredador tope y una especie de interés comercial, cuyas poblaciones se encuentran en declive con una reducción de 90% de individuos en las agregaciones reproductivas (Sadovy *et al.* 2018), por ello ha sido catalogada como en riesgo crítico por la IUCN. Su PLD es de 42 días (Colín, 1997). *M. microlepis* también es una especie de interés comercial y sus poblaciones han disminuido de un 30 a 60 % (Eschmeyer *et al.* 2018). Su PLD es de 33 días (Karnauskas *et al.*, 2013).

Las especies coralinas formadoras de arrecifes presentan una zonación determinada por los gradientes de variables físicas, químicas y biológicas (Baird *et al.* 2003), y una diferente tolerancia al cambio en estos factores, por lo que tienden a presentarse en mayor abundancia en intervalos de profundidad determinados. Uno de los factores físicos determinantes de dicha zonación es la luz, la cual varía con la profundidad y su disponibilidad permite que exista la relación simbiótica entre los corales y las algas zooxantellas. Dicha relación permite que los corales tengan una alta tasa metabólica (Jordán-Dhalgren, 1993).

Hasta el momento, la mayoría de los modelos biofísicos de dispersión incluyen todo el hábitat arrecifal como sitios de liberación y asentamiento de larvas y han incorporado poco el factor de batimetría para designar el hábitat de asentamiento y solo algunos han

incorporado la presencia de especies para designar sitios de liberación de larvas (Grüs *et al.* 2014; Drury *et al.* 2018, entre otros). De acuerdo con Paris *et al.* 2009 es recomendable obtener información del hábitat adecuado para el asentamiento de las larvas e integrar la mayor cantidad de factores posibles con el fin de generar una mejor aproximación a la conectividad en los modelos biofísicos de dispersión. En el presente estudio, se incluye el factor de batimetría como una variable para designar el hábitat arrecifal disponible para la liberación y asentamiento de larvas. Para ello, del hábitat arrecifal obtenido de (<https://data.unep-wcmc.org/datasets/1>) se seleccionaron los arrecifes cuya profundidad coincide con el rango de distribución de mayor abundancia reportados en la literatura para cada especie (Grotsky & Jeon, 2009; Reed, 1985; Goreau & Wells 1967; Lang, 2003). Esto para mejorar los resultados de modelación de los patrones de conectividad, ya que en general en la literatura no se ha tomado en cuenta este factor, llevando a una sobre estimación de la conectividad larval por considerar todo el rango de profundidad como hábitat idóneo, cuando en la realidad no es así.

De esta manera, se identifican los arrecifes que contribuyen más a la conectividad en el Atlántico mexicano, considerando el rango de profundidad de mayor abundancia para cada especie como parámetro de modelación y una resolución espacial de 4 km (la resolución más fina posible con datos de acceso libre). De esta forma se propondrán medidas de conectividad que puedan ser utilizadas para acciones de conservación en las cuales la conectividad es un criterio de gran relevancia, tales como la creación de refugios pesqueros, actividades de restauración de arrecifes, entre otras.

Preguntas de investigación e hipótesis

- ¿Cuál es la contribución de los arrecifes a la conectividad de las diferentes especies estudiadas?

Hipótesis:

La contribución será definida en función de su centralidad. De tal manera que los parches arrecifales presentan diferente centralidad para la conectividad larvaria que

dependerá con la cantidad de larvas emitidas (fuente), por la cantidad de larvas recibidas (sumideros) y a su ubicación en el sistema de corrientes (flujo). La configuración de la red y los parches arrecifales de mayor centralidad cambiarán al incorporar la batimetría como un criterio para el hábitat disponible para las especies coralinas.

- ¿De qué forma las características funcionales de las larvas influyen en los patrones de conectividad de las especies estudiadas?

Hipótesis:

Bajo las mismas condiciones de modelación y campo de velocidades se espera que: Las larvas de *P. astreoides* presentan un PLD y periodo de pre-competencia corto (7 y 2 días respectivamente) y una tasa de asentamiento más grande respecto a las otras especies coralinas estudiadas (0.9), por lo que presentará menor capacidad de dispersión y autoreclutamiento.

Las larvas de *A. palmata* presentan un PLD y un periodo de pre-competencia intermedio (20 y 3 días respectivamente). La tasa de asentamiento de sus larvas es de 0.83, por lo que se espera que tendrán una capacidad de dispersión intermedia y podrá presentar autoreclutamiento.

Las larvas de *O. annularis* presentan un periodo pelágico y periodo de pre-competencia mayores (30 y 6 días respectivamente) y una tasa de asentamiento intermedia (0.55), debido a su mayor PLD se espera que sus larvas tendrán distancias de dispersión mayores respecto a las otras especies coralinas.

Las larvas de *E. striatus* presentan el PLD más grande (42 días) respecto a las especies estudiadas y se espera que sus larvas también tengan amplia capacidad de dispersión hacia arrecifes corriente arriba al norte del área de estudio de acuerdo con el sistema de corrientes principal.

Las larvas de *M. microlepis* por su parte, tienen un PLD de 33 días, por lo que en comparación con *E. striatus* la capacidad de dispersión sea menor

Objetivos

Objetivo general

Generar un modelo de conectividad entre las poblaciones de especies clave de corales y peces con características funcionales contrastantes en los arrecifes coralinos del Atlántico mexicano, identificando fuentes, flujos y áreas destinatarias, así como su ubicación respecto a las corrientes principales.

Objetivos específicos

- Modelar la dispersión larvaria de las especies de corales: *A. palmata*, *O. annularis* y *P. astreoides* y de peces *E. striatus* y *M. microlepis* en los arrecifes coralinos del Atlántico mexicano.
- Identificar la contribución diferencial de los parches arrecifales a la conectividad de las especies estudiadas en Atlántico mexicano de acuerdo con su ubicación respecto a las corrientes y la batimetría para las especies coralinas
- Desarrollar criterios de conectividad de los arrecifes coralinos del Atlántico mexicano para calcular un indicador de conectividad

Métodos

Área de estudio

El Atlántico mexicano comprende del sur del Golfo de México (GM) al Caribe mexicano (CM). En el GM, se encuentran el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), el sistema Arrecifal Lobos-Tuxpan (SALT), el Sistema Arrecifal los Tuxtlas (SAT) y los arrecifes del Banco de Campeche (BC) (figura 1). En el Caribe mexicano se encuentran arrecifes de borde e insulares que forman parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano.

La temperatura en la superficie del GM va de los 28 a 29 °C en verano y se incrementa hacia el sur debido al flujo de las aguas cálidas del Caribe.

Las masas de agua en la capa superior del GM son el Agua superficial del Caribe, Agua común del Golfo de México, Agua Subtropical, y Agua Tropical del Atlántico Central. Estas masas de agua son transportadas desde el Caribe al GM por la corriente de Yucatán (Portella et al., 2018). La masa de agua común del GM de los 125 a los 250 m y el agua subtropical subsuperficial contribuyen a la mayor cantidad de nutrientes (De la Lanza Espino & Gómez-Rojas, 2004).

La Corriente del Caribe y la Corriente del Golfo son los principales sistemas de corrientes que influye en la región (figura 2). La corriente del Caribe al pasar por la península de Yucatán recibe el nombre de la Corriente de Yucatán. La corriente de Yucatán intensifica su flujo hacia el norte y entra al GM a través del Canal de Yucatán con velocidades de más de 2 m/s, una vez dentro del GM se convierte en la Corriente del Lazo (Carrillo et al., 2015). Esta corriente desprende giros anticiclónicos con un periodo de aproximadamente 9.5 meses. La corriente al pasar por la Florida se le conoce como la Corriente del Florida dirigiéndose hacia el Atlántico Norte formando parte de la corriente del Golfo (Zavala-Hidalgo *et al.* 2006). Se presenta una estacionalidad de los vientos superficiales que influyen en la circulación del Golfo de México. En los meses de otoño a invierno, la dirección de las corrientes superficiales en la plataforma de Tamaulipas Veracruz. es hacia el sureste, y en primavera la dirección es hacia el norte (figura 2) (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). En primavera y verano la Corriente de Lazo penetra más hacia el norte, mientras que en otoño e invierno se repliega hacia Cuba dando origen al gran giro anticiclónico, con un diámetro de 300 km. El cual una vez formado, se desplaza hacia el oeste. En las zonas de las plataformas costeras de Texas-Luisiana, Florida y la Bahía de Campeche se observan giros ciclónicos. Principalmente durante el otoño la Bahía de Campeche presenta una circulación ciclónica (Díaz-Flores *et al.* 2017). El giro en esta bahía tiene un tamaño aproximadamente de 100 km (Díaz-Flores *et al.* 2017).

El flujo en la costa de Quintana Roo es predominantemente hacia el norte debido a la corriente de Yucatán con una intensificación de esta al pasar por el Canal de Cozumel y el Canal de Yucatán. Sin embargo, existen variaciones en su intensidad ya que está modulada por el paso de remolinos de mesoescala, la incidencia de la corriente del Caribe (corriente Cayman). Adicionalmente, otro aspecto oceanográfico importante es el giro de submesoescala al sur de Cozumel. Todas estas características en el campo de corrientes influyen en la dispersión de las larvas de los organismos que habitan en la región (Carrillo *et al.* 2017).

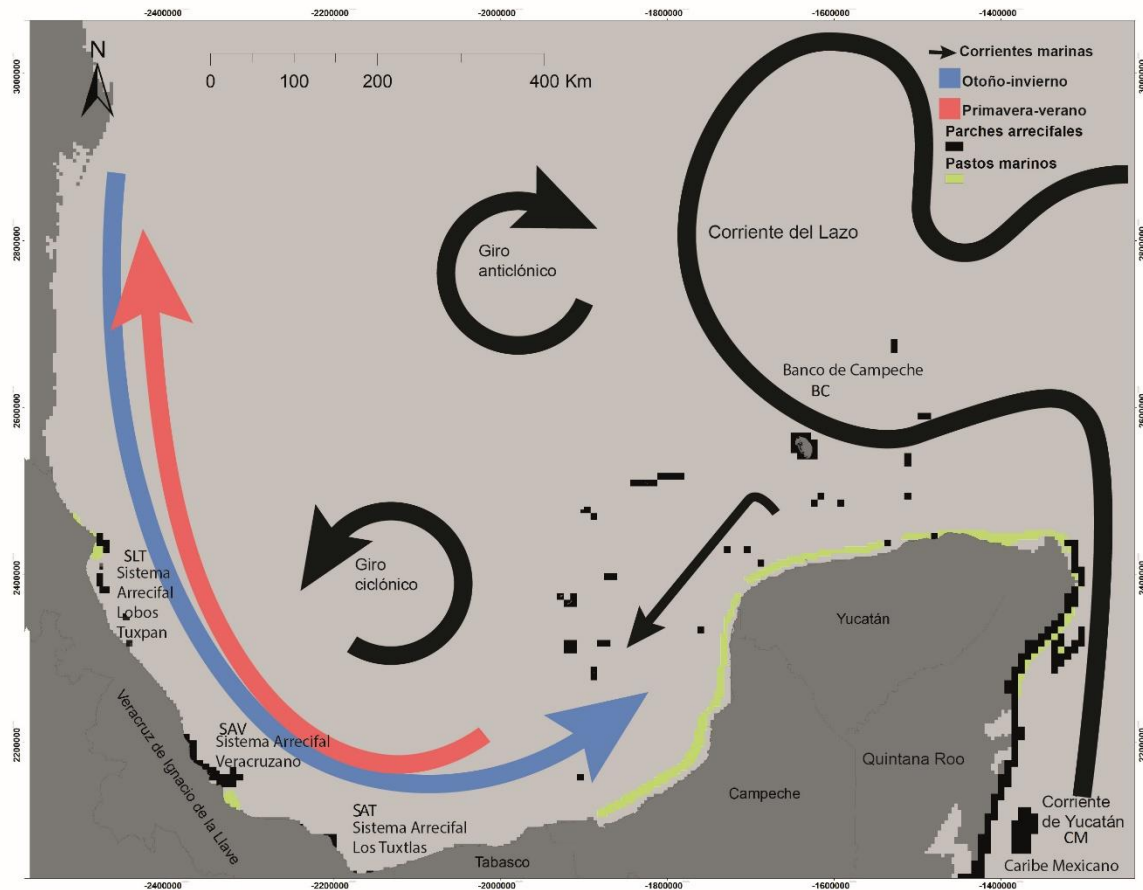


Figura 2. Área de estudio con hábitat arrecifal (en negro), pastos marinos (verde) y principales corrientes marinas y otras características oceanográficas como remolinos.

Arrecifes: WCRMP UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC (2018). Corrientes a partir de: San Vicente-Añorve et al. 2018.

Modelo biofísico para simular la dispersión de larvas

En este estudio se simulará la dispersión bidimensional de las larvas de las especies seleccionadas mediante la herramienta *Larval connectivity modeling* (Treml et al. 2012) dentro del paquete de herramientas *Marine Geospatial Ecology Tools* (MGET) de ArcGis (<https://mgel.env.duke.edu/mget/>). La herramienta desarrollada por Treml et al. (2012) utiliza un algoritmo de transporte de advección-difusión euleriano en dos dimensiones de acuerdo con la ecuación (1):

$$\frac{\partial N}{\partial t} = -u \frac{\partial N}{\partial x} - v \frac{\partial N}{\partial y} + K \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) - \mu N$$

(1)

Donde N es la concentración de larvas por celda, t el tiempo, u la velocidad zonal, v la velocidad meridional, K es el coeficiente de difusión horizontal que representa la turbulencia de sub-escala, μ es el coeficiente de mortalidad, y x y y son las coordenadas. La difusión se implementa con la aproximación del operador de Laplace aplicado a los campos de velocidad.

El kernel de dispersión de larvas (la función de densidad de probabilidad del número de larvas provenientes de una fuente con base en la repetición de varios eventos de dispersión) se modela como una nube de larvas que se mueve en tiempo y espacio, conforme los parámetros biofísicos. Este método permite trazar el kernel de dispersión por campos de flujo complejos (Treml et al. 2012).

Tasa de asentamiento y competencia de las larvas

El asentamiento de las larvas se modela a partir de una función de distribución acumulativa gamma con parámetros a y b . El parámetro a representa el inicio de la competencia de las larvas para asentarse. En un tiempo $a*b$ la mitad de las larvas serán competentes. El

parámetro b controla la tasa en que las larvas se vuelven competentes centrado en el valor $a*b$ (Trembl *et al.* 2012).

Curva de supervivencia de larvas

Las larvas que sobreviven se calculan con la ecuación (2) utilizando la tasa de mortalidad. Este cálculo se integra después de la simulación de la dispersión, en la etapa de visualización de resultados, por lo que se pueden explorar el efecto de diferentes tasas de mortalidad.

$$s = e^{\log(1-L)*t}$$

(2)

S: Proporción de larvas vivas en el tiempo t

L: Tasa de mortalidad

t: días transcurridos desde la liberación de las larvas

Parámetros de modelación

Otros parámetros que son necesarios de definir en el modelo son el coeficiente de difusión horizontal (K), el paso de tiempo, el periodo de resumen y el umbral de dispersión. El coeficiente de difusión modula la difusión de las larvas y debe definirse para el área de estudio. El paso de tiempo determina cada cuando se calcula el movimiento de las larvas y asentamiento e influye en la estabilidad del modelo. El periodo de resumen se refiere al número de pasos de tiempo para reportar los resultados e influye en la memoria requerida para la simulación. El umbral de dispersión es la proporción de larvas exitosas por evento de migración en la matriz de probabilidad o matriz de migración, o en el número de asentados exitosos, es decir, es el umbral mínimo para tomar en cuenta un enlace en el grafo. Puede expresarse en cantidad o probabilidad (Trembl *et al.* 2012). Los valores de difusión utilizados para el umbral de dispersión en modelos biofísicos previos van desde 10^{-3} a 10^{-9} (Cowen *et al.* 2006) para pargos y Trembl *et al.* 2012 utilizaron valores de 10^{-5} a 10^{-7} . En este estudio se utilizará un valor intermedio de 10^{-5} .

Insumos

Uno de los principales insumos para los modelos de dispersión son los datos de corrientes marinas, sin embargo, debido a la complejidad de modelar los procesos oceanográficos principalmente en la zona costera ha sido difícil reducir la escala y resolución de los modelos hidrodinámicos (Swearear *et al.* 2019). A partir de la resolución y escala del modelo hidrodinámico deben seleccionarse los insumos de hábitat, ya que para obtener resultados válidos es necesario que la escala y resolución entre los diferentes insumos estén dentro del mismo orden de magnitud.

El modelo de circulación marina GOM-HYCOM (Chassignet *et al.*, 2007) tiene una resolución de ~ 3.5 km, son los datos de mayor resolución en el área de estudio con acceso libre. Esta resolución coincide con la resolución promedio utilizada en los modelos de dispersión (Swearear *et al.*, 2019). Este modelo de circulación incorpora los parámetros físicos de: campos de velocidad meridional y zonal, provenientes del sistema *Navy Coupled Ocean Data Assimilation* (NCODA), el cual incluye datos satelitales y de boyas oceanográficas.

Con la herramienta MGET se puede acceder a estos datos a través del protocolo OpenDap y descargarlos en el directorio de simulación.

Generalmente en los modelos biofísicos de dispersión se generan simulaciones para periodos de entre tres y cinco años debido a que de esta forma se pueden simular diferentes condiciones oceanográficas. En este estudio se optó por modelar tres años (2017, 2018 y 2019) para las especies estudiadas, incorporando así la variabilidad temporal, a la vez que el tiempo de simulación es acotado.

Los insumos de hábitat necesarios para simular la dispersión son tres archivos ráster en el sistema de coordenadas WGS 1984 Mercator. En el primero de ellos se representa la porción marina y la porción terrestre en el área de estudio y de aquí en adelante se refiere como máscara de agua. Para el ráster de arrecifes se extrajeron los polígonos de un

repositorio del Programa de Medio Ambiente de las Naciones Unidas (UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018 <https://data.unep-wcmc.org/datasets/1>) correspondientes a los arrecifes presentes en el área de estudio. Los arrecifes sumergidos del Golfo de México se digitalizaron del mapa de arrecifes sumergidos presentado en Granados-Barba et al. (2019). Posteriormente, se realizó una unión de capas y la capa resultante se convirtió en una base de datos ráster con la herramienta conversión de polígono a ráster de *Arcmap* 10.8.

El segundo ráster corresponde los parches arrecifales cuyas celdas indican 0 si no se encuentra hábitat arrecifal en esta o un número que corresponde a los diferentes arrecifes presentes en el área de estudio. El tercer ráster indica la proporción de área de arrecife dentro de cada celda (Tremblay et al. 2012).

El hábitat arrecifal se determinó con base en mapas de la distribución de los sistemas arrecifales (UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018). Para *E. striatus* se incorporaron los sitios de agregación (Fulton et al., 2016 y 2020), y para *M. microlepis* se incorporó el hábitat de pastos marinos (UNEP-WCMC, Short FT, 2021) como hábitat de asentamiento.

Con el fin de caracterizar el hábitat arrecifal de acuerdo con la profundidad a la que se encuentran con mayor abundancia las especies coralinas se utilizó un ráster de batimetría de ETOPO1 Global Relief Model (NOAA, 2009) con una resolución de 1.85 km obtenida de <https://www.ngdc.noaa.gov/mgg/global/> que fue remuestreada a 4 km. El ráster de hábitat arrecifal se reclasificó para representar una máscara de profundidad donde las especies coralinas se encuentran en mayor abundancia según los valores de profundidad reportados en la literatura (tabla 2).

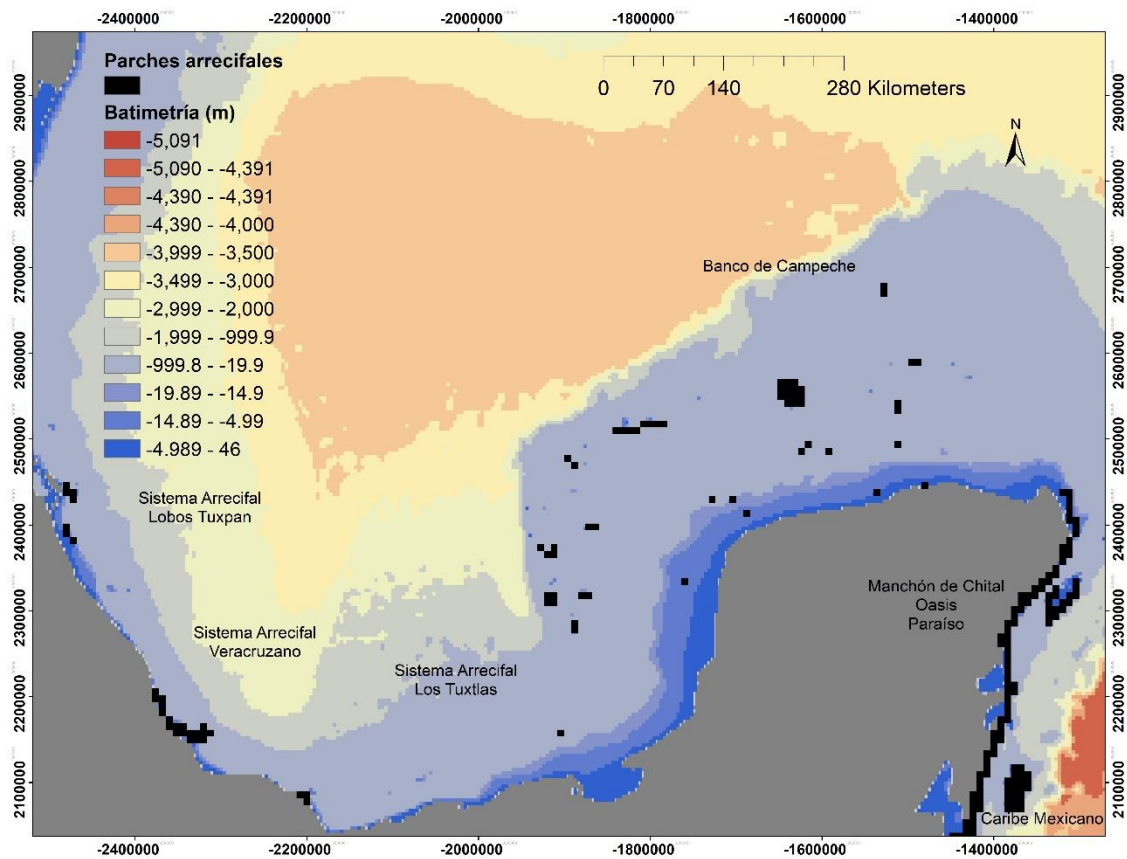


Figura 3. Hábitat arrecifal o parches arrecifales y batimetría en el Atlántico mexicano.
 Hábitat arrecifal: UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018. Batimetría: ETOPO1 Global Relief Model (NOAA, 2009)

Parámetros biológicos y parámetros de modelación

Tabla 3. Parámetros biológicos de especies de coral para medir la conectividad.

*Tipo de medición: 1. Variable medida en un estudio de laboratorio, 2. aproximación a partir de parámetros generales para el género o consultado en otros modelos de dispersión.

Especie	Tipo de reproducción	Tiempo de desove	Periodo de precompetencia (días)	Parámetros a y b de asentamiento	Tasa de asentamiento	PLD (días)	Límite de prof (m)	Tasa de mortalidad
<i>P. astreoides</i>	Incubador	Lunas nuevas con periodo de mayor abundancia de larvas de marzo a agosto (Holstein <i>et al.</i> , 2014)	2 (Holstein <i>et al.</i> , 2014)* ²	a = 200 b = 0.01	0.90 (Ritson-Williams, 2016)* ¹	7 (Holstein <i>et al.</i> , 2014)* ²	15 (Goreau & Wells 1967, Lang 2003)	0
<i>A. palmata</i>	Liberador de gametos	2 a 6 días después de la luna llena de agosto	3 (Baums <i>et al.</i> , 2006)* ²	a = 300 b = 0.01	0.83 (Miller <i>et al.</i> , 2020)* ¹	20 (Baums <i>et al.</i> 2006)	5 (Grodsk & Jeon) 2009	0
<i>O. annularis</i>	Liberador de gametos	en el verano agosto, septiembre y octubre 6 a 8 días después de la luna llena (Szmant 1986, 1991, Szmant <i>et al.</i> , 1997).	6 (Holstein <i>et al.</i> , 2014)* ²	a = 600 b = 0.01	0.55 para <i>Orbicella faveolata</i> (Miller <i>et al.</i> , 2020)* ¹	30 (Holstein <i>et al.</i> , 2014)	20 (Reed, 1985)	0

Tabla 4. Parámetros biológicos de especies de peces para medir la conectividad.

Espece	Sitios de desove	Periodos de desove	Periodo de precompetencia (días)	PLD (días)	Mortalidad	Tiempo de flexión (días)
<i>E. striatus</i>	Sian Ka'an y Xcalak (Fulton et al. 2016)	2 a 9 días después de la luna llena (Colin et al. 1997) diciembre a abril con mayor abundancia en enero	ND	42 (Colin et al. 199)	ND	10 (Colin et al. 1997)
<i>M. microlepis</i>	ND	Diciembre a abril con periodos de mayor abundancia en febrero y marzo. Cada 4 días (Karnauskas et al. 2013)	ND	33 (Karnauskas et al. 2013)	ND	15 (Roberts & Schlieder 1983)

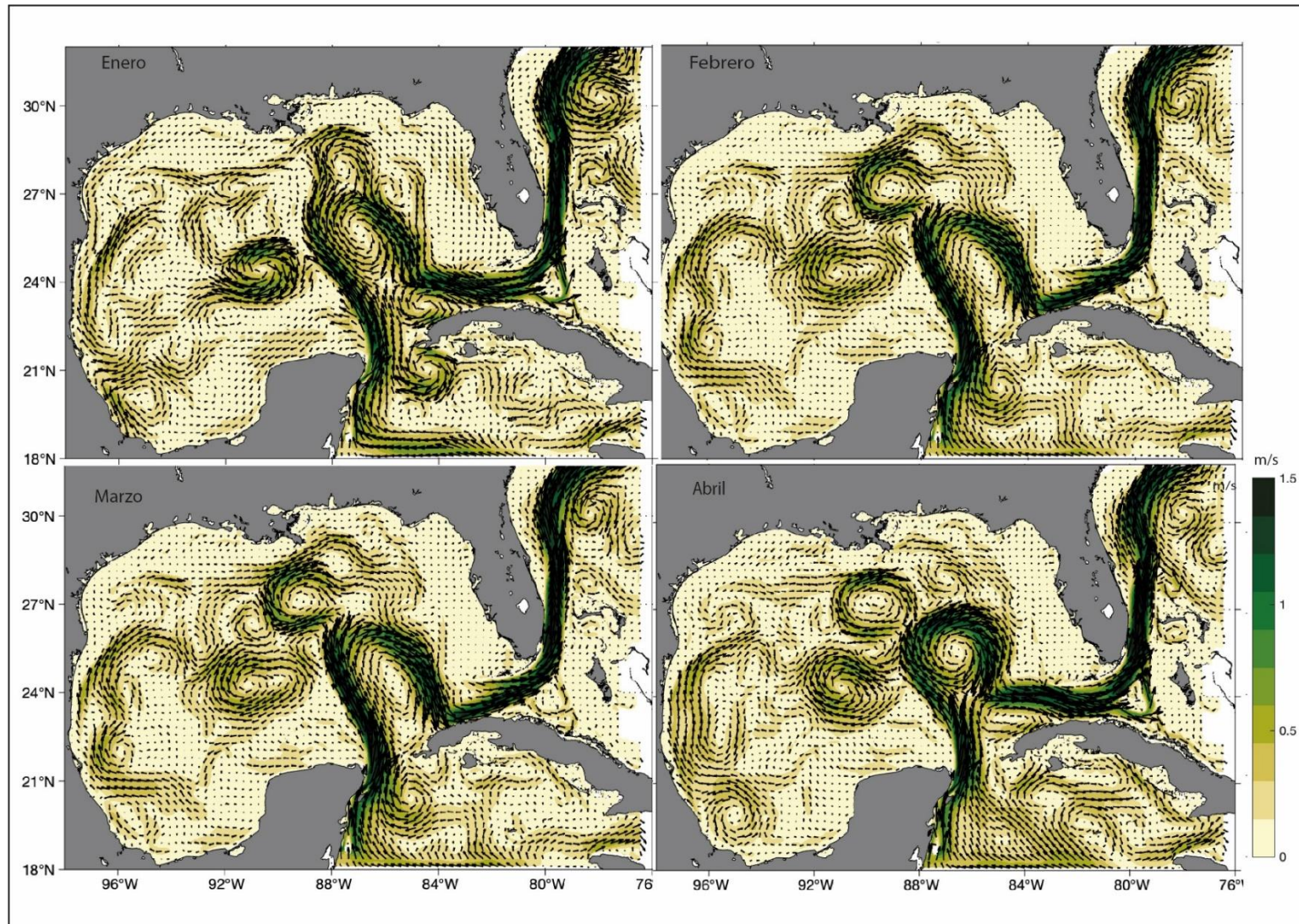


Figura 4 . Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de enero a abril del 2018. (fuente de datos: https://tds.hycom.org/thredds/catalogs/GOMI0.04/expt_32.5.html).

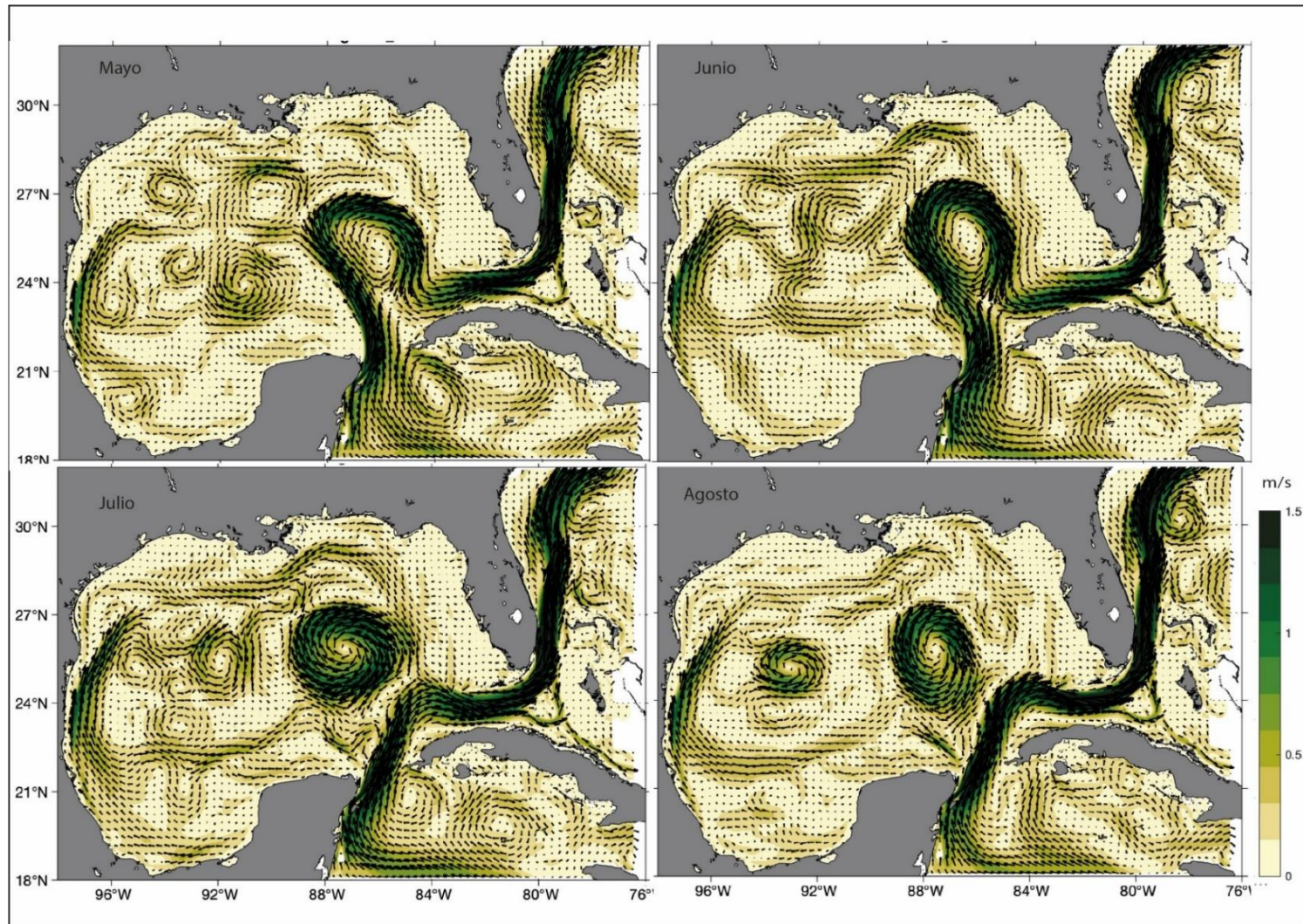


Figura 5 Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de mayo a agosto 2018.
(fuente de datos:https://tds.hycom.org/thredds/catalogs/GOMI0.04/expt_32.5.html)

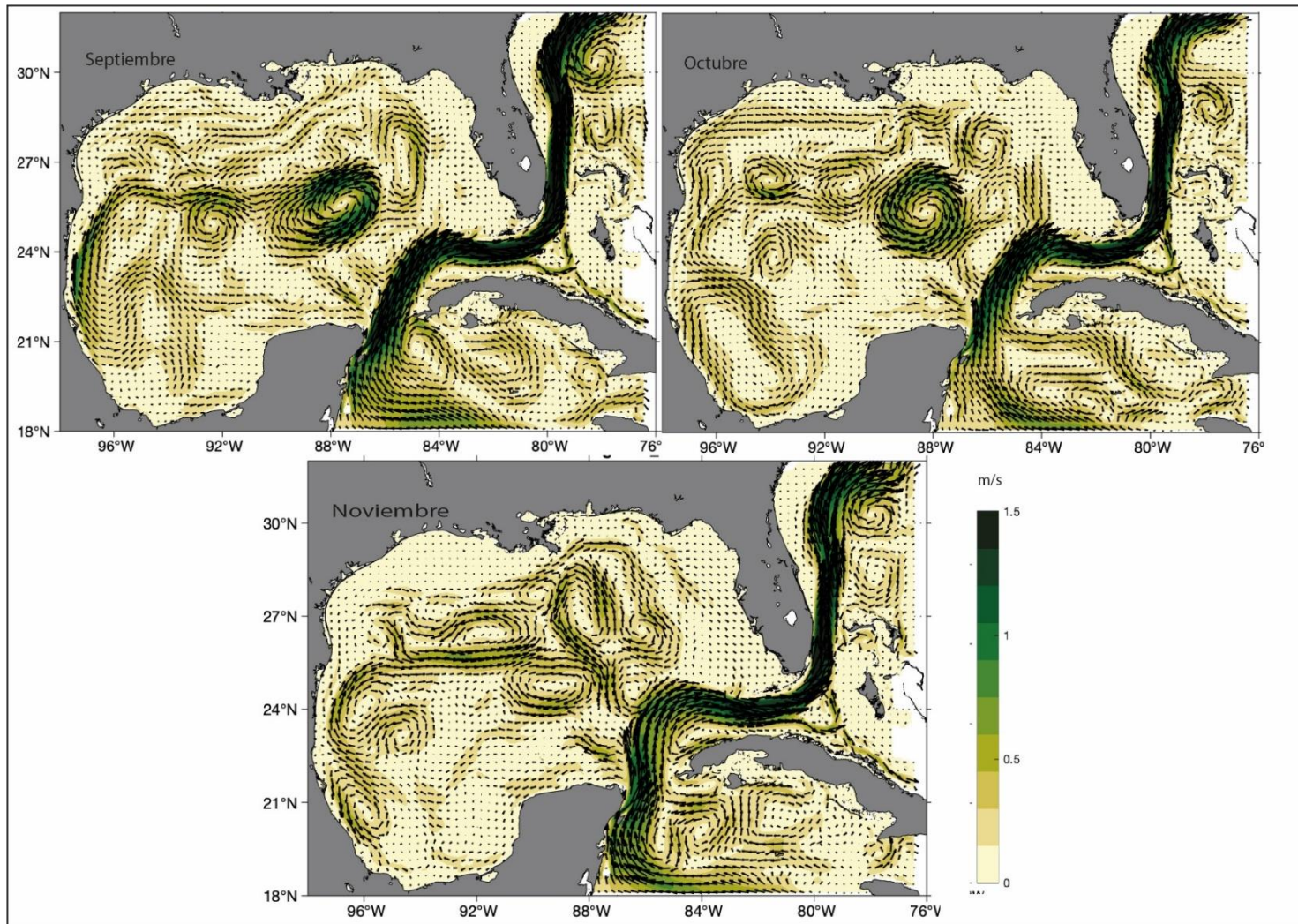


Figura 6 Promedio mensual de la velocidad de corrientes en el Golfo de México y Caribe de septiembre a noviembre del 2018. (fuente de datos: https://tds.hycom.org/thredds/catalogs/GOMI0.04/expt_32.5.html)

Se utilizó una tasa de mortalidad = 0 para las simulaciones, ya que no se encontraron valores para las especies estudiadas en la literatura. Y se simularon los escenarios considerando el factor de batimetría para el hábitat de las especies coralinas. Se obtuvieron un total de 66 simulaciones. El coeficiente de difusión horizontal utilizado fue de $50 \text{ m}^2/\text{s}^2$ el cual ha sido utilizado en la región del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Martínez *et al.* 2019). Se utilizaron los valores mostrados en la tabla 4 para los parámetros de modelación.

Tabla 5. Parámetros de modelación utilizados.

Especie	Paso de tiempo (h)	Periodo de resumen (h)	Número de simulaciones	Tiempo para realizar 1 simulación (h)
<i>A. palmata</i>	0.1	96	1 mes x 3 años x 2 = 6	3.43
<i>P. astreoides</i>	0.1	48	6 meses x 3 años x 2 =36	1.50
<i>O. annularis</i>	0.1	96	3 meses x 3 años x 2 = 18	5
<i>M. microlepis</i>	0.05	192	1 mes x 3 años =3	3.0
<i>E. striatus</i>	0.05	192	1 mes x 3 años = 3	1.5

Las matrices de conectividad resultantes para el 2017 a 2019 se formaron agregando las conexiones de las redes de cada evento de dispersión con una proporción de larvas de 10^{-5} se combinaron con ellos se generaron los grafos de conectividad para cada especie. Se calcularon las siguientes métricas de grafos: densidad de la red (ecuación 3) centralidad de intermediación (ecuación 4) cuyos valores fueron normalizados (ecuación 5), con la paquetería *igraph* del software R (<https://igraph.org/r/>). La centralidad de intermediación normalizada permitió comparar los valores entre las diferentes redes de las especies estudiadas.

Densidad de la red

$$\sigma = \frac{r}{m * (m - 1)}$$

r: número de enlaces dentro de la red

m: es el número de nodos en la red

(3)

Centralidad de intermediación

$$B = \sum_{ij} \frac{a_{jki}}{a_{ji}}$$

a_{jki} : número de caminos cortos entre el nodo i y el nodo j por medio del nodo k

a_{ji} : número total de caminos cortos entre el nodo i y el nodo j

(4)

$$B_{norm} = \frac{B}{m * (m - 1)}$$

B: centralidad de intermediación

B_{norm}: Centralidad de intermediación normalizada

m: Número de nodos en la red

(5)

Resultados

Se obtuvieron un total de 8 matrices de conectividad: dos matrices para cada una de las tres especies coralinas (con y sin el factor de batimetría) y dos matrices para cada una de las dos especies de peces. Para el caso de los peces no se incluyó el factor de batimetría por falta de datos. Las métricas de grafos obtenidas para cada especie indican que las redes que incluyeron el factor de batimetría tienen una mayor densidad excepto para *O. annularis* (tabla 6). Esto debido a que la cantidad de parches disponibles para el asentamiento en los modelos con batimetría es menor, por lo que las posibles conexiones también disminuyen; pero en el caso de *O. annularis* la diferencia entre el número de parches es menor (39 sin batimetría y 27 con batimetría), resultando en una menor densidad de red. En general, la especie coralina con una menor densidad de red fue *P. astreoides* y la especie con una mayor densidad de red fue *O. annularis* (tabla 6).

Tabla 6. Métricas de grafos obtenidos de la modelación de conectividad de larvas.

Especie	Número de conexiones		Densidad de la red	
	Sin batimetría	Con batimetría	Sin batimetría	Con batimetría
<i>P. astreoides</i>	161	55	0.118	0.137
<i>A. palmata</i>	187	48	0.136	0.245

<i>O. annularis</i>	362	116	0.264	0.240
<i>E. striatus</i>	51	NA	0.087	NA
<i>M. microlepis</i>	141	NA	0.070	NA

NA: No aplica

Los parches de hábitat con mayor centralidad en los resultados sin factor de batimetría para las especies coralinas son diferentes (tabla 6). El hecho de que los parches arrecifales con mayor centralidad sean diferentes para las especies es debido a las diferencias en los parámetros biológicos de las larvas, al periodo de reproducción de las especies y a las corrientes marinas. A partir de junio se puede observar un desprendimiento de la corriente de Yucatán hacia el BC con altas velocidades (figura 6). En el modelo de *P. astreoides* esto puede propiciar el flujo de las larvas en el BC por lo que el parche de mayor centralidad se encuentra en esta zona. Para *A. Palmata* el parche con mayor centralidad se encuentra en el CM y presenta conexiones con parches del BC, ya que sus larvas sí pueden dispersarse una mayor distancia conectando estas dos zonas por tener un periodo de duración larval más largo. El parche arrecifal de mayor centralidad para *O. annularis* presenta conexiones entre el CM y el BC y dentro del BC, lo cual se puede asociar a la corriente de Yucatán y el desprendimiento de ésta y a la corriente de velocidad entre 0.4 y 1 m/s que va del BC hacia el suroeste del GM que está presente en agosto y septiembre, (meses donde hay reproducción de esta especie) (figuras 6 y 7). Las larvas de esta especie pueden dispersarse en un área más amplia alcanzando dicha corriente debido a su alto PLD y su menor tasa de asentamiento en comparación con las otras dos especies.

Se observa que los parches de mayor centralidad fueron diferentes a los resultados sin considerar la batimetría, excepto para *A. palmata* (tabla 6). En el caso de *P. astreoides* el parche de mayor centralidad se presentó en el CM, mientras que en el GM hay auto-reclutamiento. Al restringir el hábitat disponible, la distancia entre los parches arrecifales

es mayor y debido al corto PLD de *P. astreoides* las larvas no pueden ser transportadas a los parches arrecifales del BC ni a los de sistemas SALT, SAV y SAT. El parche arrecifal de mayor centralidad para *A. palmata* es el mismo en el modelo sin y con batimetría, porque a pesar de ser menor el número de parches arrecifales con el factor de batimetría, la distancia en la zona del CM la distancia entre los parches es menor por lo que la centralidad es mayor en esta zona. Para *O. annularis* el parche arrecifal de mayor centralidad se encuentra en el BC presentando conexiones con otros arrecifes en el BC y también con el CM.

Las redes de conectividad de las especies de peces tienen valores menores de densidad de red en comparación con las especies coralinas. El valor de la red de *M. microlepis* fue menor que el de *E. striatus* (tabla 6). La centralidad para todos los parches de *M. microlepis* fue cero.

Conectividad *Porites astreoides*

El modelo de *P. astreoides* sin el factor de batimetría muestra un total de 161 conexiones y una densidad de red de 0.118. La red de *P. astreoides* no muestra conexiones entre el CM y el GM. En el CM las conexiones son más numerosas en comparación con el GM, donde principalmente se presentan círculos que representan auto reclutamiento (el asentamiento de las larvas en el mismo parche arrecifal del que fueron liberadas) (figura 8a). Dentro del GM hubo conexión entre el SAV y SAT.

Los parches arrecifales con un valor de centralidad mayor se encuentran en el CM Paso Lagrimas y Cayo Culebra y Barco en Sian Ka'an. Los valores de centralidad van del 0 al 0.025 (figura 9a).

En el caso de la modelación con factor de batimetría el número de conexiones es de 56 y el valor de densidad de la red de 0.137. Tampoco se presentaron conexiones entre el GM y el CM (figura 8b). Dentro del GM hubo conexiones entre el SAV y SAT. Se presentaron también círculos de auto reclutamiento en la zona del BC (figura 8b). El parche arrecifal con mayor centralidad fue Cayo Arenas con un valor de 0.053. La mayoría de los parches arrecifales

mostraron valores de centralidad entre 0 y 0.025, siendo similar la centralidad entre el CM, el SAV, SALT y SAT (figura 9b).

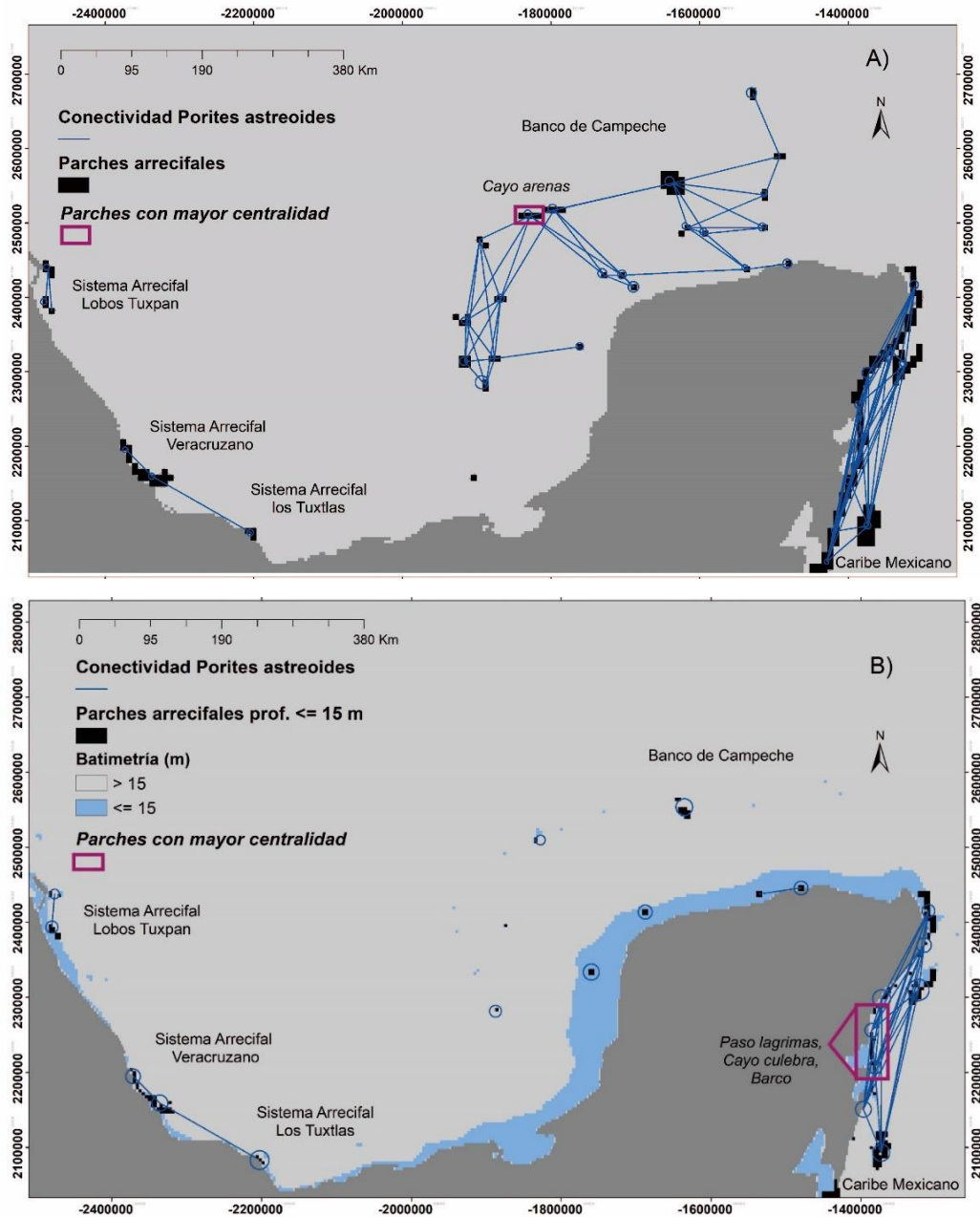


Figura 7. Conectividad de *Porites astreoides* del 2017 al 2019

A) hábitat sin factor de batimetría. B) hábitat con factor de batimetría. Las líneas representan el flujo de larvas entre los parches arrecifales, no son las trayectorias seguidas por las larvas. Hábitat arrecifal: UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018. Batimetría: ETOPO1 Global Relief Model (NOAA, 2009)

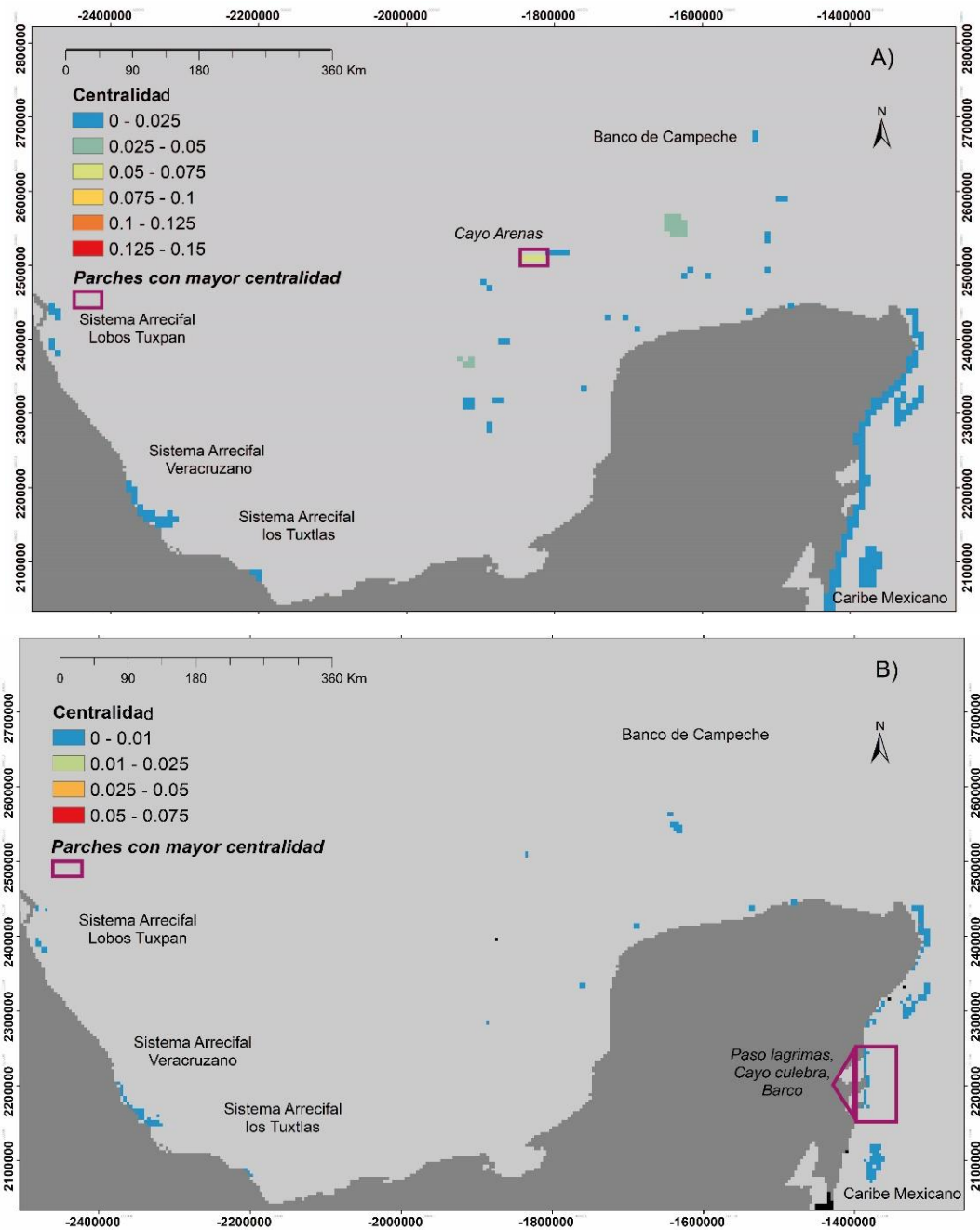


Figura 8. Centralidad de los parches arrecifales de *Porites astreoides* del 2017 al 2019
 A) hábitat sin factor de *batimetría* B) hábitat con factor de *batimetría*. Los parches arrecifales con un valor nulo de centralidad (aquellos que no tuvieron ninguna conexión) se muestran en negro.

Conectividad *Acropora palmata*

La red de *A. palmata* sin considerar la batimetría tiene 187 conexiones y su densidad es de 0.140. Las conexiones se dieron principalmente entre parches arrecifales del CM y el BC. Hay conexión entre el SAV y SAT, pero no con el SALT (figura 10a).

Los parches arrecifales con mayor centralidad son los que contienen a El manchón de Chital, Roca Amivil, Oasis-y-se encuentran en el CM en la zona de Puerto Morelos (0.086). En el BC los parches arrecifales tienen valores intermedios de centralidad. Los sistemas SALT, SAV y SAT tienen valores bajos de centralidad de 0 a 0.025. En el CM también se presentan valores dentro de este intervalo (figura 11a).

La densidad de la red considerando la batimetría es de 0.264 y el número de conexiones 68. Los parches arrecifales dentro del CM se encuentran conectados en mayor medida que el resto del área de estudio (figura 11b). El BC y el CM no tienen conexiones. Los sistemas SALT, SAV y SAT no están conectados a diferencia de lo que se observa en el modelo sin batimetría. El parche arrecifal con mayor centralidad también se ubica en el CM en Puerto Morelos e incluye El Manchón de Chital, Roca Amvil y Oasis.

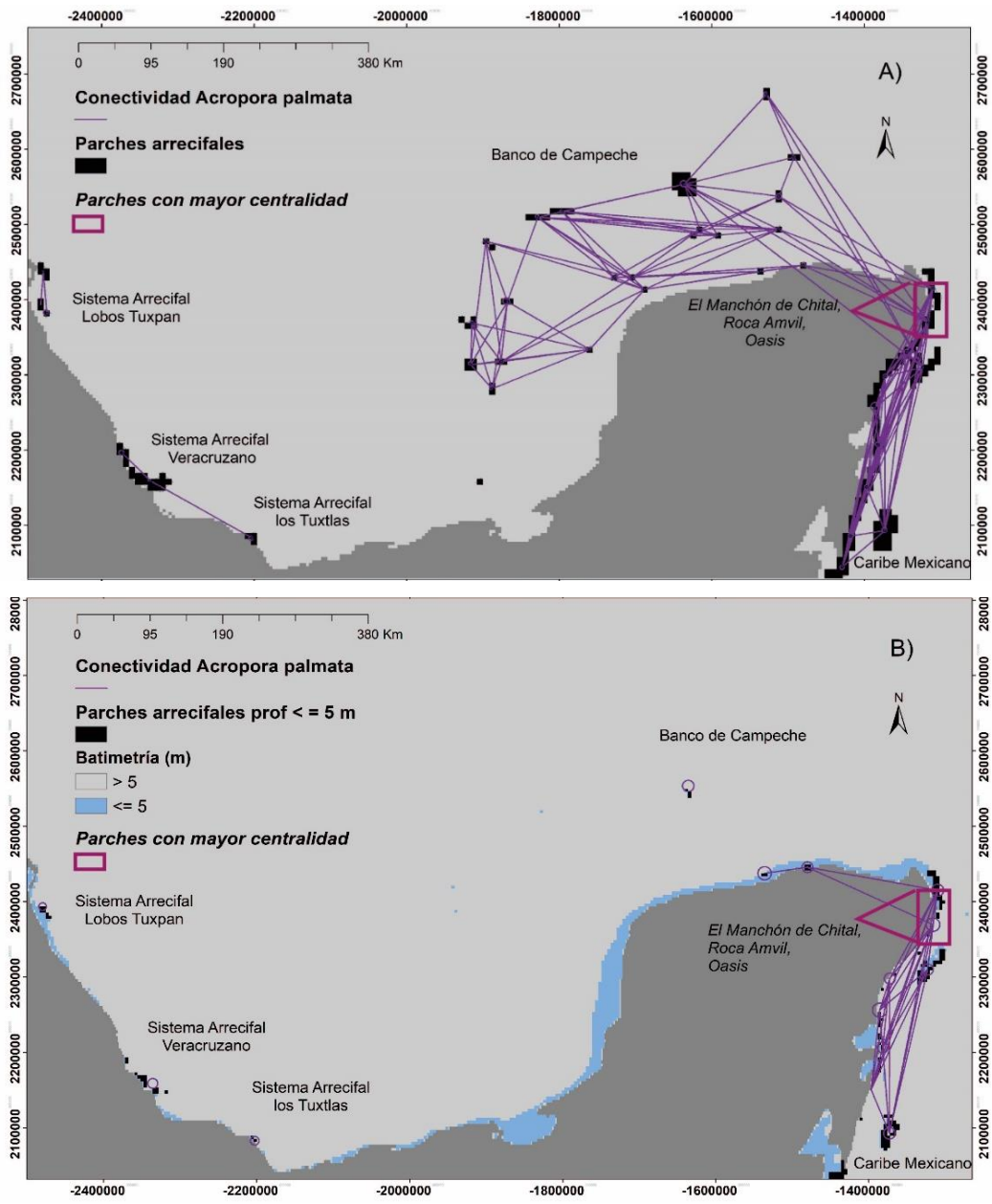


Figura 9. Conectividad de *Acropora palmata* del 2017 al 2019

A) hábitat sin factor de batimetría B) hábitat con factor de batimetría. Las líneas representan el flujo de larvas entre los arrecifes, no son las trayectorias seguidas por las larvas.

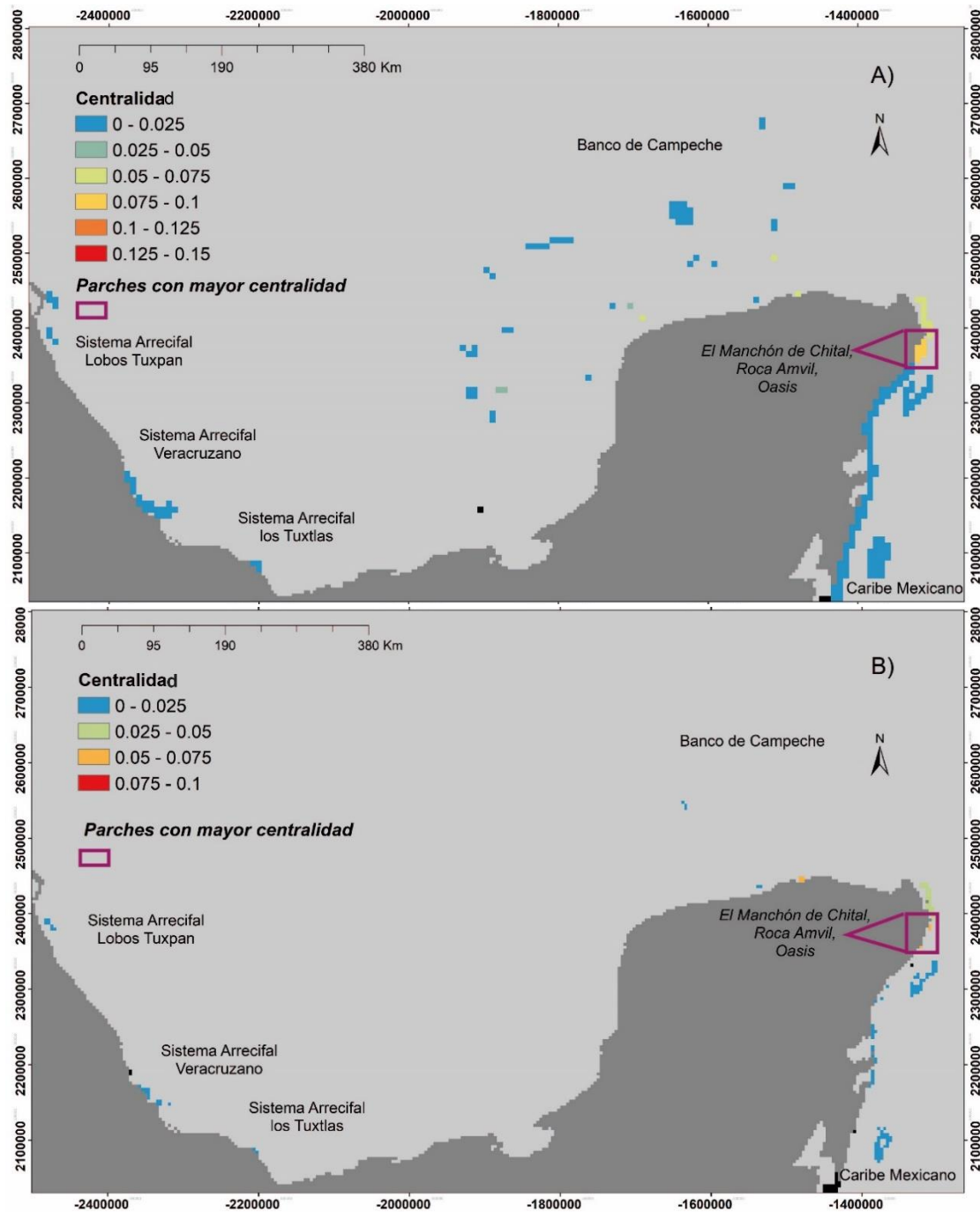


Figura 10. Centralidad de los parches arrecifales de *Acropora palmata* del 2017 al 2019
 A) hábitat sin factor de batimetría B) hábitat con factor de batimetría. Los parches arrecifales con un valor nulo de centralidad (aquellos que no tuvieron ninguna conexión) se muestran en negro.

Conectividad *Orbicella annularis*

Para el resultado de la modelación sin factor de batimetría para *O. annularis* la densidad de red es de 0.264 y el número de conexiones de 362, por lo que representa la red más conectada. En el resultado sin factor de batimetría las conexiones entre el BC y el CM son mayores, así como entre el SAV y el BC. Las conexiones entre el SALT, SAV y SAT también se incrementaron en comparación a la simulación con factor de batimetría. También se presentaron conexiones del BC al SAV, siendo *O. annularis* la única especie cuyo resultado de modelación presentó dicha conexión (figura 12a). Los parches con mayor centralidad son los que contienen a Serpientes y Madagascar (0.034), se ubicaron en el BC (0.034) y en el CM por la zona de Cozumel Punta Chiqueros, Dzul Ha, Chankanaab y Paraíso (0.035) (figura 13a).

La red de *O. annularis* en el con factor de batimetría presenta 116 conexiones. La densidad de red es de 0.240. Se presentaron varias conexiones entre los arrecifes del BC y el CM (figura 12b). Los parches arrecifales con mayor centralidad son los que contienen a Serpientes y Madagascar (0.034), que se ubican en el BC (0.034) y en el CM por la zona de Cozumel, Punta Chiqueros, Dzul Ha, Chankanaab y Paraíso (0.035) (figura 13b).

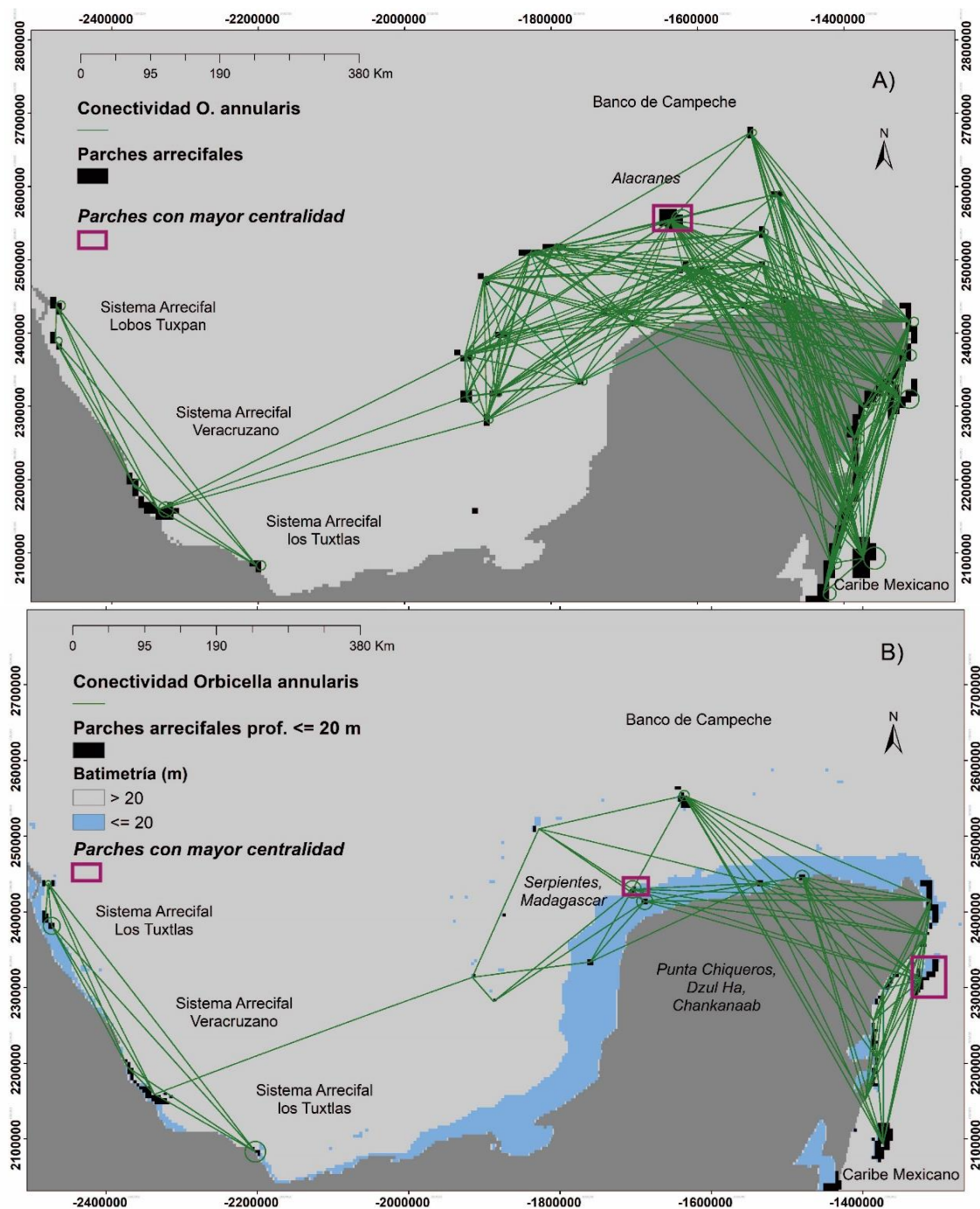


Figura 11. Conectividad de *Orbicella annularis* del 2017 al 2019
 A) hábitat sin factor de batimetría. B) hábitat con factor de batimetría. Las líneas representan el flujo de larvas entre los parches arrecifales, no las trayectorias seguidas por las larvas. Hábitat arrecifal: UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018. Batimetría: ETOPO1 Global Relief Model (NOAA, 2009) .

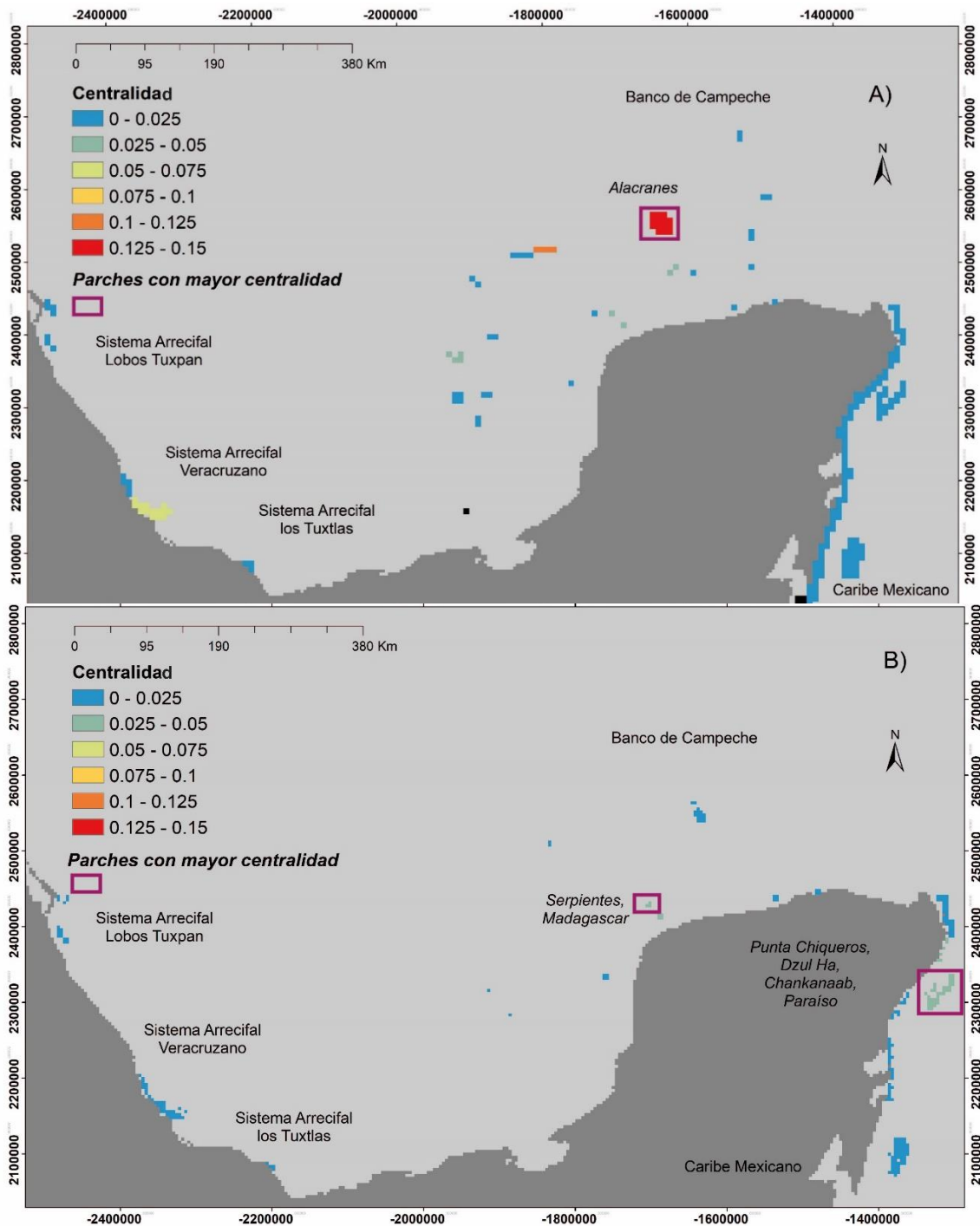


Figura 12. Centralidad de los parches arrecifales de *Orbicella annularis* del 2017 al 2019
 A) hábitat sin el factor de batimetría B) hábitat con factor de batimetría. Los parches arrecifales con un valor nulo de centralidad (aquellos que no tuvieron ninguna conexión) se muestran en negro.

Conectividad de *Epinephelus striatus*

La red de *E. striatus* tuvo una densidad de 0.087 y 51 conexiones. Las conexiones que se observan se encuentran dentro del CM y algunas larvas se desplazan del CM al BC. También se presenta conexiones del parche arrecifal Alacranes hacia otros parches arrecifales en el BC. No se encontraron conexiones del parche arrecifal Alacranes hacia los sistemas arrecifales SALT, SAV y SAT.

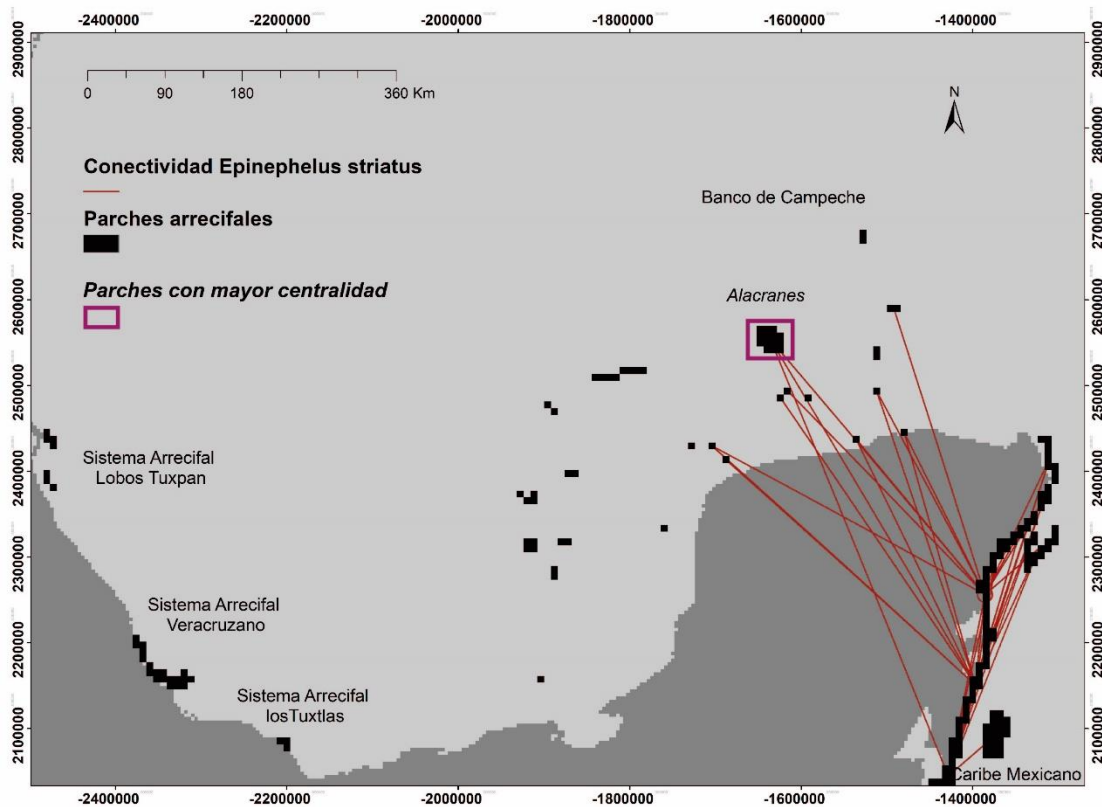


Figura 13 . Conectividad de *Epinephelus striatus* del 2017 al 2019.

Las líneas representan la conectividad entre los parches arrecifales, no las trayectorias seguidas por las larvas. Hábitat arrecifal: UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018.

El parche que presentó mayor centralidad es el parche que incluye al arrecife Alacranes en el BC.

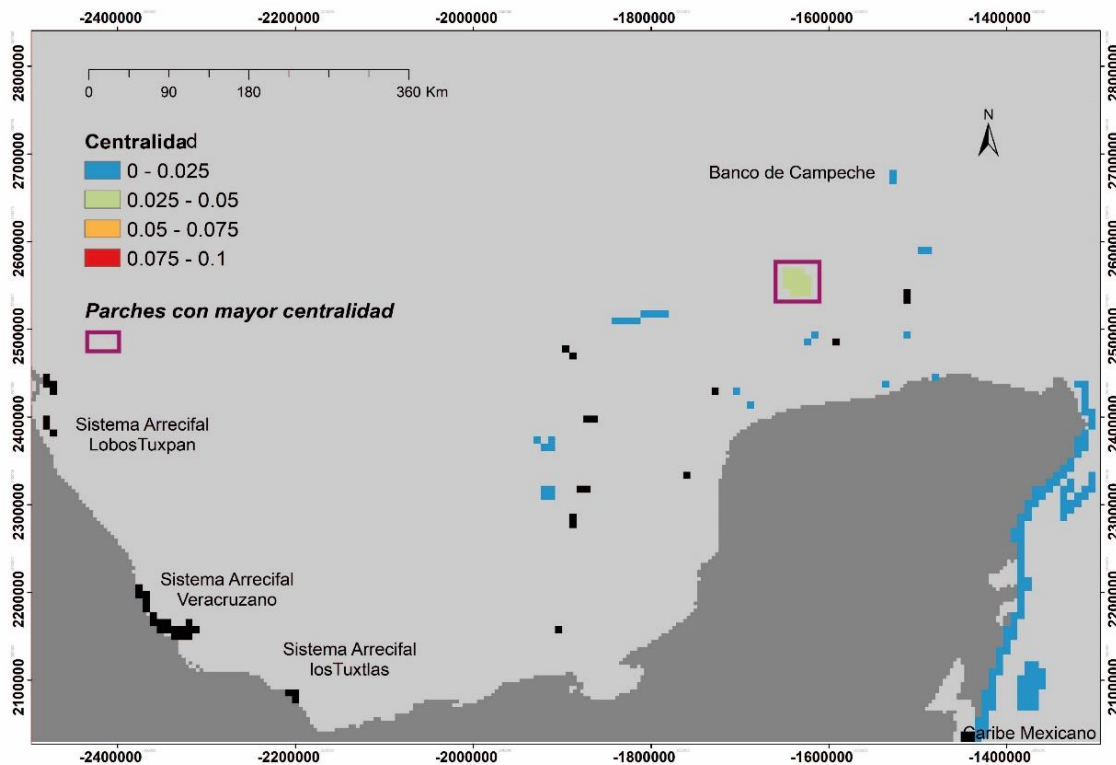


Figura 14. Centralidad de los parches arrecifales de *Epinephelus striatus* del 2017 al 2019. Los parches arrecifales con un valor nulo de centralidad (aquellos que no tuvieron ninguna conexión) se muestran en negro.

Conectividad de *Mycteroperca microlepis*

La red de conectividad para *M. microlepis* tiene una densidad de 0.070. El número de conexiones es de 141. Se observaron conexiones entre parches de hábitat (pastos marinos y arrecifes) en el CM, entre éste y parches en el BC y entre el BC y los SALT, SAV y SAT (figura 15).

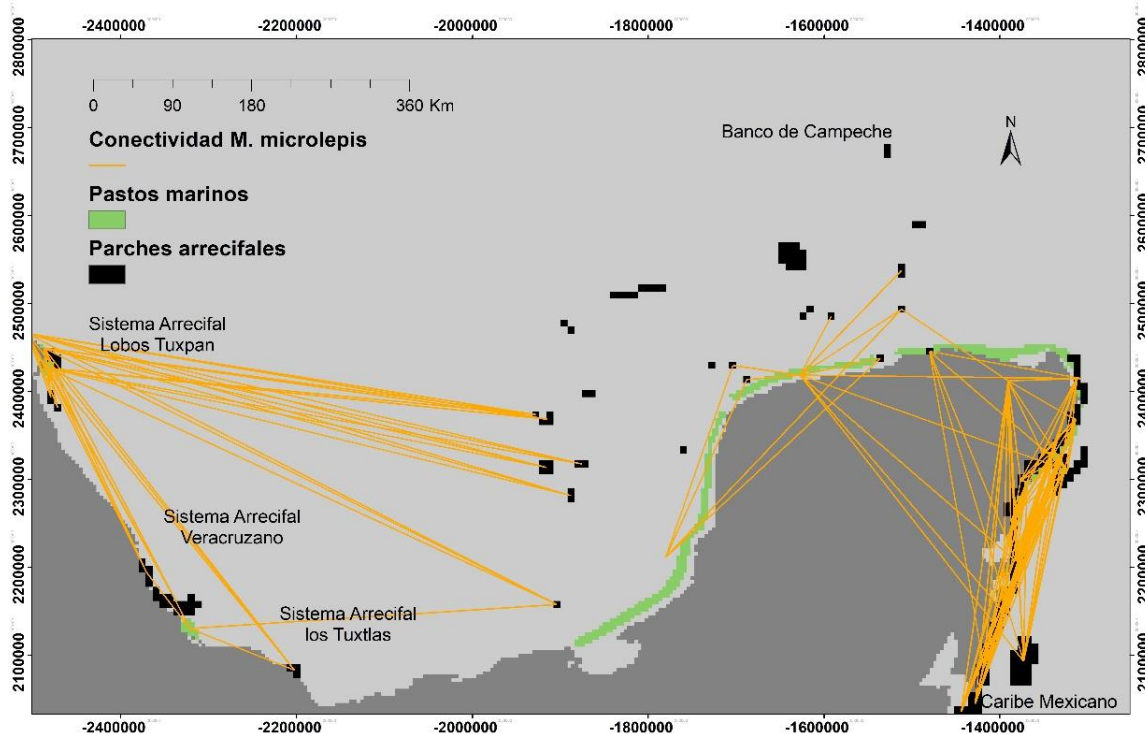


Figura 15. Conectividad de *Mycteroperca microlepis* del 2017 al 2019.

Las líneas representan el intercambio de larvas entre los parches arrecifales, no las trayectorias seguidas por las larvas. Hábitat arrecifal: UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC, 2018. Hábitat de pastos marinos: UNEP-WCMC, Short FT, 2021.

Discusión

La herramienta *Marine Geospatial Ecology Tool* (MGET) con la cual se realizó el modelo biofísicos de conectividad en este estudio permitió incorporar los campos de velocidades de las corrientes marinas de modelos oceanográficos con resolución espacial de 4 km para la zona de estudio, y parámetros biológicos de las especies estudiadas tales como el periodo de reproducción, el periodo pelágico de las larvas (PLD), la tasa de asentamiento, así como el hábitat de liberación y asentamiento de larvas. Una innovación en este estudio de modelación es la incorporación de los rangos de profundidad que corresponde a la distribución de mayor abundancia de cada especie de coral. De esta manera, se obtuvieron redes de conectividad que se relacionan al sistema de corrientes y los patrones biológicos

de las larvas de las especies estudiadas que permiten comparar el efecto de considerar la batimetría de las áreas emisoras y sumideros de larvas de coral.

Los resultados identifican a *P. astreoides* como la especie con el mayor grado de auto-reclutamiento, lo cual se esperaba para la especie con un menor periodo pelágico y periodo de precompetencia así como, una mayor tasa de asentamiento. Y una red con mayor número de conexiones para la especie *O. annularis* por su PLD y periodo de precompetencia altos y tasa de asentamiento intermedia. El parche arrecifal Alacranes se considera de alta importancia debido a que fue un parche con alta centralidad para *E. striatus* y *O. annularis* en las simulaciones sin considerar batimetría. En el caso de *M. microlepis* no se pudo designar un parche con mayor centralidad debido a que todos tuvieron valor cero, lo cual se explica más adelante.

Al incluir el factor de batimetría para el hábitat de las especies coralinas las redes mostraron un menor número de conexiones en comparación de los escenarios sin considerar este factor. La diferencia entre el número de conexiones para los modelos con batimetría fue de 34% menos para *P. astreoides*, 25 % menos para *A. palmata* y 32 % menos para *O. annularis*. Sin embargo, la densidad de red se incrementó (excepto en caso de *O. annularis*) debido a que el hábitat disponible con el factor de batimetría es menor y por lo tanto el número posible de conexiones disminuye. Además, se observa que los parches arrecifales con mayor centralidad de intermediación fueron diferentes en las simulaciones con y sin batimetría (excepto en el caso de *A. palmata*), lo cual resulta importante al identificar los parches arrecifales más críticos para la conservación de las especies. Como lo señala Paris *et al.* (2009), para que ocurra el asentamiento de las larvas se deben cubrir requerimientos de hábitat, por lo que es necesario incluir la batimetría y otras variables importantes para cada especie, por ejemplo, para algunas especies el tipo de sedimento es importante para el asentamiento, como es el caso de *Epinephelus morio* (Grüs *et al.*, 2014), que ayuden a designar el hábitat de asentamiento en los modelos biofísicos de dispersión.

Los resultados dejan claro que es importante considerar la batimetría en modelos de conectividad, ya que influye de manera amplia la configuración de la red de transporte de larvas, disminuyendo la provisión potencial de larvas en la mayoría de los casos estudiados. Los estudios existentes no toman en cuenta el factor de batimetría para la definición del hábitat disponible para emitir y recibir larvas y utilizan toda la línea costera como hábitat disponible, ignorando variables importantes para el asentamiento de las larvas que puede llevar a una sobreestimación de la conectividad. Si bien, es posible que a mayores profundidades de los valores utilizados en este estudio exista la presencia de las especies coralinas estudiadas, se puede suponer que la cantidad de larvas es menor y que las condiciones para su asentamiento son sub-óptimas, debido a la menor abundancia de las especies y los cambios en los factores ambientales con la profundidad, por lo que en términos ecológicos dicho aporte de larvas podría no ser significativo para la conectividad. De acuerdo con los resultados de este estudio se deduce que las simulaciones sin considerar la batimetría mostraron conexiones con una menor probabilidad de ocurrencia. Se sugiere que estas simulaciones son útiles para ilustrar la conectividad potencial de las especies, lo cual sería relevante por ejemplo para rastrear la propagación de una enfermedad que afecte a las especies coralinas, ya que en estos casos sería necesario determinar todas las posibles vías de propagación. Sin embargo, para otras acciones de manejo como el establecimiento de sitios para la conservación o la determinación de zonas para la restauración a través del trasplante de fragmentos coralinos sería de mayor utilidad guiarse por las conexiones con mayor probabilidad de ocurrencia.

Conectividad *P. astreoides*

El periodo de reproducción de *P. astreoides* va de marzo a septiembre, por lo que las larvas son liberadas en la temporada en la que la dirección de las corrientes marinas en la bahía de Campeche es hacia el noroeste, y se presenta el giro ciclónico; sin embargo, no se encontró flujo de larvas del BC hacia los sistemas SALT, SAV y SAT, ni viceversa. Por la tasa

de asentamiento de 0.9 y el tiempo de pre-competencia corto de 2 días, así como al corto PLD de 7 días, se observa un alto nivel de auto-reclutamiento. Esto implica que las larvas de *P. asteroides* se desplazan por solo 7 días y que pueden comenzar a asentarse desde el segundo día después de su liberación, la alta tasa de asentamiento causa que solo el 10% de las larvas no se asienten y puedan seguir transportándose por las corrientes marinas. La baja conectividad encontrada entre los parches arrecifales del CM y los del GM coincide con lo reportado en otros modelos de dispersión para esta especie: Holstain *et al.* (2014) reportan que la población de *P. asteroides* en el Caribe se encuentra fragmentada. Lopera *et al.* 2020 reportan niveles altos de retención larvaria en la Reserva *Sea Flower*.

Se pudo observar cómo cambia la configuración de la red al cambiar el hábitat disponible con el factor de batimetría. En la red de *P. astreoides* el número de conexiones disminuye de 67 a 55; sin embargo, la densidad de red aumentó de 0.118 a 0.137. Esto se debe a que el número de parches disponibles en el modelo con el factor de batimetría disminuye, por lo que el cociente del número de conexiones entre el número máximo posible de conexiones aumenta resultando en una densidad de red mayor. El auto reclutamiento aumenta principalmente en la zona del BC al considerar la batimetría en el modelo.

En el escenario sin el factor de batimetría el parche con mayor centralidad se encuentra en el BC mientras que al agregar el factor de batimetría los parches con mayor centralidad se encuentran en el CM. Los valores de centralidad fueron menores para la red con factor de batimetría, lo que implica que las conexiones fueron directas y los parches con una profundidad adecuada para la especie funcionaron como escalones intermedios un menor número de veces.

La conectividad de esta especie sugiere que las poblaciones en el SALT, SAV y SAT dependen del auto-reclutamiento, ya que no presentaron conexiones con parches arrecifales de otras zonas. Debido a las abundantes conexiones en el CM se pueden inferir que esta especie en esta zona puede esparcirse fácilmente, lo cual ante la pérdida de poblaciones de *A. palmata* podría significar una amenaza para la estructura del ecosistema arrecifal, ya que esto

representa una pérdida de complejidad topográfica y producción de carbonato para la construcción arrecifal (Rodríguez-Martínez, *et al.*, 2014).

Conectividad *Acropora palmata*

En el caso de *A. palmata* tampoco se presentan conexiones del BC a los sistemas SALT, SAV y SAT; solo se observaron conexiones entre los parches arrecifales del BC. Esto puede explicarse por el sistema de corrientes en el periodo de reproducción de *A. palmata*. Éste es en el mes de agosto y dado que sus larvas tienen un PLD de 20 días, entonces pueden dispersarse también durante septiembre. En este periodo se presenta el cambio de la dirección de las corrientes en la bahía de Campeche de norte a sur. Esto puede asociarse a que las larvas provenientes del BC son transportadas por la circulación marina circundante y se asientan en estos parches arrecifales del BC los cuales se encuentran cercanos entre sí. Además, la tasa de asentamiento de 0.83 propicia que las larvas sean asentadas en los parches arrecifales más cercanos y no permite que sean transportadas por medio del giro ciclónico en la bahía de Campeche que los podría transportar hacia el suroeste del GM.

Al incluir la batimetría en el modelo se observaron conexiones solo en el CM. Esto debido a que al aplicar el criterio de 5 m de profundidad para la determinación del hábitat en el BC solo está el parche arrecifal de Alacranes.

El análisis sugiere que *A. palmata* tiene un potencial de dispersión alto entre el BC y el CM, pero esto depende del hábitat realmente disponible para la especie. Por lo que las zonas con hábitat remanente son importantes para la conservación de la especie. Resultó de alta importancia para la conectividad de *A. palmata* el CM Puerto Morelos, ya que tuvo una alta centralidad en ambas simulaciones con y sin batimetría. A pesar de que la batimetría fue un factor utilizado para mejorar la aproximación del hábitat disponible para las especies, debe considerarse que no se tomaron en cuenta registros de presencia y ausencia para la determinación del hábitat, ya que no se cuenta con esta información para toda el área de estudio. Por lo que en el caso de *A. palmata* algunos sitios como Bajo de Sisal, Madagascar y Serpiente no corresponden a hábitat disponible para esta especie.

El modelo de (Baums *et al.*, 2006) para *A. palmata* en el Caribe muestra dos poblaciones (Caribe este y Caribe Oeste) de *A. palmata* separadas por el Pasaje de Mona, la menor conectividad entre estas dos zonas se debió a la interacción de los factores biológicos de las larvas y a los factores oceanográficos (periodo de pre-competencia y al giro ciclónico al sureste de la Isla Mona). El modelo considerando la batimetría coincide más con estos resultados, aunque las condiciones oceanográficas son distintas y el tamaño del área de estudio en esta investigación es menor, se observan patrones similares en cuanto a una separación entre las poblaciones del GM y las del CM.

Conectividad *Orbicella annularis*

La red de *O. annularis* fue la más conectada teniendo una densidad de 0.264. Otra característica a resaltar de la red de *O. annularis* es la presencia de conexiones entre el BC y el SAV. Estas conexiones podrían darse por medio del transporte en el giro ciclónico en la bahía de Campeche y por las características de las larvas las cuales tienen un PLD más largo en comparación a las otras dos especies coralinas estudiadas.

Al incluir el factor de batimetría la densidad de red para esta especie disminuye. La configuración de la red (las conexiones en las zonas del CM, BC y SAV, SALT, SAT) permanece en el modelo con el factor de batimetría, ya que el número de parches fue similar en ambas simulaciones (39 sin batimetría y 27 con batimetría). Los valores de centralidad en para la red sin batimetría fueron menores ya que se encuentran dentro del intervalo de 0 a 0.05 mientras que en con batimetría están dentro del intervalo de 0 a 0.15.

Para *O. annularis* se observó mayor conectividad con respecto a las otras especies coralinas, lo cual coincide con lo esperado para esta especie ya que es la que tiene un mayor PLD y tiempo de pre-competencia y una tasa de asentamiento intermedia.

Los parches arrecifales con mayor centralidad (Serpientes y Madagascar) en el BC y en el CM (Punta Chiqueros, Dzul Ha, Chankanaab y Paraíso) pueden asociarse al PLD, periodo de

pre-competencia y tasa de asentamiento de *O. annularis*. Su PLD es de 30 días, y con respecto a las dos especies de corales estudiadas es mayor. El periodo de pre-competencia es de 6 días, por lo que las larvas tardan más tiempo en ser capaces de asentarse y pueden dispersarse por más tiempo por las corrientes marinas. La tasa de asentamiento es de 0.55, por lo que las larvas que se asientan en 24 horas son el 55 % mientras que el resto queda disponible para seguir dispersándose, por lo que a pesar de que la distancia entre parches arrecifales en la simulación con batimetría es mayor, se siguen manteniendo conexiones entre el CM y el BC. Holstain *et al.*, 2014 obtuvieron una red con conectividad intermedia para *O. annularis* teniendo una mayor conectividad que *P. astreoides* en la escala del Caribe, lo cual es similar al patrón de conectividad encontrado en este estudio.

Conectividad *Epinephelus striatus*

La falta de conexiones entre el BC y los sistemas SALT, SAV y SAT podría asociarse a que las larvas que se liberan del sitio de agregación en el parche Alacranes se dispersan por el giro ciclónico que se encuentra en el GM y que mostró mayores velocidades en el mes de enero (figura 5) y se alejan de la costa.

Las poblaciones del mero han disminuido (por ejemplo, en el Parque Nacional Arrecife Alacranes Aguilar-Perera *et al.* 2018 reportan una baja abundancia) y los sitios de agregación han ido desapareciendo debido a la sobreexplotación pesquera (Jackson *et al.* 2014) por lo que la protección de los sitios de agregación resulta de suma importancia. La información de los sitios de agregación en el CM proviene de investigaciones y del conocimiento tradicional de pescadores. Se están realizando esfuerzos para validar los sitios de agregación reportados por los pescadores. Dos de ellos están protegidos como Zonas de Refugio Pesquero (Fulton *et al.*, 2016). Es necesario validar y registrar todos los sitios de agregación de esta especie para que pueda establecerse un programa de manejo efectivo para su conservación considerando la importancia que tienen estos sitios para la conectividad y la persistencia de las poblaciones del mero. Así mismo, se sugiere el manejo

efectivo del Parque Nacional Arrecife Alacranes, ya que el parche arrecifal Alacranes presentó alta centralidad de intermediación en la red de esta especie.

Jakcson *et al.* 2014 a través de un estudio genético descubrió una retención local de larvas en los sitios de agregación, este mecanismo de retención también podría ser la causa de una red de conectividad baja y la falta de conectividad entre parches arrecifales del CM y del SAV como Villegas-Sánchez *et al.* 2014 lo describieron para *Stegastes partitus* (una especie arrecifal con un PLD promedio de 30 días) que sí mostró dicha conexión. Adicionalmente, cierta cantidad de larvas podrían salir del área de estudio por medio de la corriente del Lazo y asentándose en la plataforma este de Florida.

Conectividad *Mycteroperca microlepis*

La red de *M. microlepis* presentó conexiones de los arrecifes del BC con los pastos marinos circundantes al SALT. Si se compara con el modelo de *E. striatus*, el cual no presentó dichas conexiones, se debe tomar en cuenta que a pesar de que el PLD del mero es mayor, los sitios de agregación de *E. striatus* son puntos específicos en el CM, pero para *M. microlepis* no se cuenta con información de sitios de agregación, por lo que se liberaron larvas de todos los parches arrecifales, aumentando así la posibilidad de conexiones para esta especie. Su red presentó 141 conexiones siendo un número mayor al de *E. striatus*; sin embargo, es recomendable refinar el modelo incorporando sitios de agregación de la especie a través de estudios poblacionales en el área de estudio. Es importante señalar que la protección de los pastos marinos es primordial para mantener las poblaciones de esta especie que también ha sido afectada por la sobreexplotación pesquera, ya que el hábitat de pastos marinos es necesario para el asentamiento de las larvas y el desarrollo de los juveniles.

Esto es consistente con el patrón de circulación marina presente en el mes de febrero para esta zona (figura 5), donde la circulación hacia el sureste de la bahía de Campeche permitió transportar larvas entre los sistemas arrecifales SAV, SALT y SAT y la circulación que corre

por la bahía de Campeche en dirección este a oeste propició el transporte de larvas entre el BC y el SALT. La centralidad de todos los parches de hábitat fue cero, es decir, ningún parche de hábitat funciona como escalón intermedio en la red. Esto se debe a que el hábitat de asentamiento y el hábitat de liberación son distintos. El hábitat de liberación corresponde a los parches arrecifales y el hábitat de asentamiento corresponde a los pastos marinos. Por lo que las conexiones solo podrían ir del hábitat arrecifal al hábitat de pastos marinos sin haber parches de hábitat intermedios. El estudio con métodos genéticos de Jue et al. 2015 señala que existe conectividad por medio de la dispersión larvaria entre el BC y la plataforma este de Florida, a pesar de la intensidad de la corriente del Lazo y la predominancia de la misma, los resultados de este estudio muestran que parte de las larvas originadas en el BC y CM pueden asentarse localmente sin ser transportadas por medio de la corriente del Lazo.

Consideraciones adicionales

Una limitante de la herramienta utilizada es que no permite integrar la componente vertical en la modelación, por lo que no se puede incorporar la migración vertical de las larvas. Se ha observado que el transporte horizontal puede ser afectado por este comportamiento (Queiroga & Blanton, 2005; Martínez *et al.*, 2021). Otra limitante de los modelos es que no fue posible considerar la mortalidad de las larvas, por no existir datos en la literatura, ya que la tasa de mortalidad es una medición difícil de obtener en campo y que tiene asociada una amplia incertidumbre. 70% de los modelos biofísicos no han incluido la mortalidad (Swearer *et al.*, 2019). La mortalidad en estas etapas es debida a varios factores como la depredación, la muerte por inanición, etc. En los modelos biofísicos que estiman la supervivencia es necesario incluir la mortalidad (Paris et al. 2009). Para poder considerar este aspecto en los modelos, es necesario generar datos sobre la mortalidad de las especies de importancia ecológica y comercial en el CM y GM.

Se espera que el cambio climático cause un aumento de temperatura en las capas superficiales de los océanos y que se acelere el desarrollo larvario, implicando una disminución en el PLD y por lo tanto una disminución en la capacidad de dispersión de las larvas (Munday *et al.*, 2009). Aunado a ello se esperan cambios en las corrientes marinas asociados al cambio climático, por ejemplo, las corrientes fronterizas occidentales se intensificarán afectando la dispersión de los organismos marinos a gran escala (Sen Gupta *et al.*, 2015). El cambio climático también podría generar un cambio en la distribución de las especies tanto latitudinalmente como en el perfil de profundidad a la que encuentran las especies (de Olivera *et al.*, 2019); por lo tanto considerar la batimetría y los cambios en la distribución de las especies en los modelos de dispersión cobra mayor importancia ante los acelerados efectos del cambio climático.

Con base en los resultados de este estudio se proponen tanto la densidad de red, como la centralidad de intermediación como indicadores de conectividad sobre los cuales se podría seguir investigando y estandarizando para ser considerados en las evaluaciones de la condición de los arrecifes coralinos. Ambos indicadores proporcionan información relevante para la conectividad, uno a nivel de la red y otro a nivel de parche de forma complementaria y se pueden interpretar de una manera clara para los tomadores de decisiones. La centralidad de intermediación permite identificar los parches más importantes para la conectividad por su papel como intermediarios a escala de toda la red (Rayfield, 2011). Otras mediciones de centralidad como el grado de centralidad indican la importancia del parche a escala local, es decir, de la conectividad de un parche con parches adyacentes (Estrada & Bodin, 2008), pero se considera de mayor importancia la centralidad de intermediación, ya que evalúa la importancia del parche a nivel global de la red, lo cual es acorde a la escala de paisaje que se adoptó en este estudio. Además, al normalizar la centralidad de intermediación se pueden realizar comparaciones de los valores de centralidad de los parches en las redes de diferentes especies, por lo que se puede dar una interpretación integral y multi-específica de la importancia de los parches para varias especies clave.

Conclusiones

La herramienta MGET con insumos oceanográficos de resolución de 4 km para la zona de estudio permitió relacionar el sistema de corrientes y los parámetros biológicos de las larvas de las especies estudiadas con las redes de conectividad de las especies estudiadas, como la fecha de reproducción, el PLD, la tasa de asentamiento, y el hábitat de liberación y asentamiento de larvas. Sin embargo, hubo una limitación por la falta de poder integrar con esta herramienta el movimiento vertical de larvas en la modelación. Así mismo la información de tasa de mortalidad de las larvas fue limitada por lo que no se pudo incorporar en este estudio.

El estudio demuestra que es importante agregar la batimetría para designar el hábitat en la modelación de liberación/asentamiento de las larvas y los patrones de conectividad porque influye tanto en la cantidad de conexiones como en la configuración de la red y los parches con una mayor centralidad. La densidad de red y la centralidad de intermediación fueron dos métricas de redes que permitieron evaluar la conectividad para especies con características funcionales distintas y con el factor de batimetría, sugiriéndose como indicadores de conectividad para el Atlántico mexicano una vez realizada su validación. La densidad de red aumentó en las simulaciones con batimetría, por lo que se sugiere que para su interpretación se tome en cuenta el número de conexiones de la red. De acuerdo con dichas métricas de conectividad se observa que *A. palmata* tiene una red menos conectada y que su conectividad se presenta principalmente en el CM. *P. astreoides*, la especie con un menor periodo pelágico, presenta una red fragmentada con un alto nivel de auto-reclutamiento y con una mayor tasa de asentamiento. *O. annularis* es la especie la red con un mayor número de conexiones por tener el mayor PLD de las especies estudiadas, por lo que puede ser un factor que promueva la resiliencia ante cambios ambientales. *E. striatus*

presentó una red limitada a conexiones en el CM y BC, siendo el parche Alacranes de alta importancia debido a su valor de centralidad. *M. microlepis* presentó una red conectada entre el BC y CM y entre el CM y sistemas arrecifales del GM, por lo que el BC representó una zona de importancia para la conectividad, pero se requiere integrar los registros de sitios de agregación para la designación del hábitat de liberación de larvas.

Referencias bibliográficas

- Aguilar-Perera, Hernández-Landa, A. Quijano-Puerto, Cantón, L. & Doyle, E. (2018). Rapid Resilience Assessment Protocol Reveals Good Coral Reef Conditions in the Parque Nacional Arrecife Alacranes, off the Northern Yucatan Peninsula, Mexico. Proceedings of the 70th Gulf and Caribbean Fisheries Institute November 6 - 10, 2017 Merida, Mexico
- Almany, G. R., Connolly, S. R., Heath, D. D., Hogan, J. D., Jones, G. P., McCook, L. J., ... & Williamson, D. H. (2009). Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral reefs*, 28(2), 339-351.
- Baird, A. H., Babcock, R. C., & Mundy, C. P. (2003). Habitat selection by larvae influences the depth distribution of six common coral species. *Marine Ecology Progress Series*, 252, 289-293.
- Barnes, R.D. (1987). *Invertebrate Zoology; Fifth Edition*. Fort Worth, TX: Harcourt Brace Jovanovich College Publishers. pp. 92-96, 127-134, 149-162.
- Baums, I. B., Paris, C. B., Chérubin, L. M., & Cherubin, L. M. (2010). in a reef-building to larval dispersal A bio-oceanographic. *Limnology and Oceanography [Limnol. Oceanogr.]*, 51(5):1969–1981.
- Brander, L. M., Rehdanz, K., Tol, R. S., & Van Beukering, P. J. (2012). The economic impact of ocean acidification on coral reefs. *Climate Change Economics*, 3(01), 1250002.
- Cantwell, M. D., & Forman, R. T. (1993). Landscape graphs: ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology*, 8(4), 239-255.
- Carrillo, L., Johns, E. M., Smith, R. H., Lamkin, J. T., & Largier, J. L. (2015). Pathways and hydrography in the mesoamerican barrier reef system part 1: circulation. *Continental Shelf Research*, 109, 164-176.
- Carrillo, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Vásquez-Yeomans, L., Sosa-Cordero, F., Malca, E., ... Gerard, T. (2017). Linking oceanographic processes and marine resources in the western Caribbean Sea Large Marine Ecosystem Subarea. *Environmental Development*. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.004>
- Carrillo-García, D. M., & Kolb, M. (2022). Indicator Framework for Monitoring Ecosystem Integrity of Coral Reefs in the Western Caribbean. *Ocean Science Journal*, 1-24.
- Chamberland, V. F., Snowden, S., Marhaver, K. L., Petersen, D., & Vermeij, M. J. A. (2017). The reproductive biology and early life ecology of a common Caribbean brain coral, *Diploria labyrinthiformis* (Scleractinia: Faviinae). *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1504-2>
- Chassignet, E.P., Hurlburt, H.E., Smedstad, O.M., Halliwell, G.R., Hogan, P.J., Wallcraft, A.J., Baraille, R., Bleck, R., (2007). The HYCOM (HYbrid Coordinate Ocean Model) data assimilative system. *J. Mar. Syst.*
- Cocheret De La Morinière, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., & Van Der Velde, G. (2002). Post-settlement life cycle migration patterns and habitat preference of coral reef fish that use seagrass and mangrove habitats as nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0907>
- Coleman, F. C., & Koenig, C. C. (2010). The effects of fishing, climate change, and other anthropogenic disturbances on red grouper and other reef fishes in the Gulf of Mexico. *Integrative and comparative biology*, 50: 201–212.

Colin, P. L.; Laroche, W. A.; Brothers, E. B. (1997). Ingress and Settlement in the Nassau Grouper, *Epinephelus striatus* (Pisces: Serranidae), with Relationship to Spawning Occurrence. *Bulletin of Marine Science*, 60(3): 656-667

CONABIO, (29/02/2016). 'Distribución de los manglares en México en 2015', escala: 1:50000. edición: 1. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Sistema de Monitoreo de los Manglares de México (SMMM). Ciudad de México, México.

Cowen RK (2002) Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity. In: Sale PF (ed) *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press, Cambridge, MA, pp 149–170

Cowen, R. K., Paris, C. B., & Srinivasan, A. (2006). Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760): 522–527. [doi:10.1126/science.1122039](https://doi.org/10.1126/science.1122039)

Cowen, R. K. (2007). Population connectivity in marine systems. *Oceanography* 20:14–21

Davies, S. W., Strader, M. E., Kool, J. T., Kenkel, C. D., & Matz, M. V. (2017). Modeled differences of coral life-history traits influence the refugium potential of a remote Caribbean reef. *Coral Reefs*, 36(3), 913-925.

De la Lanza Espino & Gómez-Rojas (2004). Physical and chemical characteristics of the Gulf of Mexico. En: Caso, M., Pisanty, I. & Ezcurra, E. (2004). *Environmental analysis of the Gulf of Mexico*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies. Special Publication Series No. 1 (41-61 pp.)

Díaz-Flores, M. Á., Salas-de-León, D. A., & Monreal-Gómez, M. A. (2017). Origen y evolución del giro ciclónico de la Bahía de Campeche, Golfo de México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 52(3), 441-450.

Doropoulos, C., & Babcock, R. C. (2018). Harnessing connectivity to facilitate coral restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment*. <https://doi.org/10.1002/fee.1975>

Drury, C., Paris, C. B., Kourafalou, V. H., & Lirman, D. (2018). Dispersal capacity and genetic relatedness in *Acropora cervicornis* on the Florida Reef Tract. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-018-1683-0>

Edmunds, P. (2010). Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 418, 87–104.

Estrada, E., & Bodin, Ö. (2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications*, 18(7), 1810-1825.

Eschmeyer, W.N., Fricke, R. and Van der Laan, R. (eds). 2018. *Catalog of Fishes: genera, species, references*. Updated 04 September 2018. Available at <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. (Accessed/Consultado el: 04 September 2018).

Faber-Langendoen, D., W. Nichols, J. Rocchio, K. Walz, and J. Lemly. (2016). *An Introduction to NatureServe's Ecological Integrity Assessment Method*. NatureServe, Arlington, VA. 33 p.

Fletcher, R., & Fortin, M. (2019). *Spatial Ecology and Conservation Modeling Applications with R*. Springer International Publishing.

Fontoura, L., D'agata, S., Gamoyo, M., Barneche, D. R., Luiz, O. J., Madin, E. M., ... & Maina, J. M. (2022). Protecting connectivity promotes successful biodiversity and fisheries conservation. *Science*, 375(6578), 336-340.

Freeman, L.C., (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40, 35–41. <https://doi.org/10.2307/3033543>.

Friedlander AM, Parrish J (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J Exp Mar Biol Ecol* 224:1–30

Fulton, S., Acevedo, A., Estrada, J. y Caamal, J. (2020). Informe de estado sobre las agregaciones reproductivas de peces en el Arrecife Mesoamericano. *Comunidad y Biodiversidad A.C.*, Cancún, México.

Fulton, S., Caamal, J., Marcos, S., y Nalesso, E. (2016). Reporte técnico de los resultados de validación y monitoreo de los sitios de agregación reproductiva de pargos y meros en el centro y sur de Quintana Roo. *Comunidad y Biodiversidad A.C.*, Guaymas, Sonora, México.

Gardner T. A., Côte I. M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A. R. (2003). Long-Term region-Wide declines in Caribbean Corals. *Science* 3(301): 958 – 960.

Gerber, L. R., M. Del Mar Mancha-Cisneros, M. I. O'Connor, and E. R. Selig. (2014). Climate change impacts on connectivity in the ocean: Implications for conservation. *Ecosphere* 5(3):33. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00336.1>

Goodbody-Gringley, G. & de Putron, S.J. (2016). Brooding corals: planulation patterns, larval behavior, and recruitment dynamics in the face of environmental change. In: *The Cnidaria, Past, Present and Future*. Springer International Publishing, Cham, pp. 279–289

Goreau, T. F., & Wells, J. W. (1967). The shallow-water Scleractinia of Jamaica: revised list of species and their vertical distribution range. *Bulletin of Marine Science*, 17(2), 442-453.

Granados-Barba, A., L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal (eds.), (2019). *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. 376 p.

Green, A. L., Maypa, A. P., Almany, G. R., Rhodes, K. L., Weeks, R., Abesamis, R. A., ... White, A. T. (2015). Larval dispersal and movement patterns of coral reef fishes, and implications for marine reserve network design. *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12155>

Grüss, A., M. Karnauskas, S. R. Sagarese, C.B. Paris, G. Zapfe, J.F. Walter III, W. Ingram, and M. J. Schirripa. 2014. Use of the Connectivity Modeling System to estimate the larval dispersal, settlement patterns and annual recruitment anomalies due to oceanographic factors of red grouper (*Epinephelus morio*) on the West Florida Shelf. SEDAR42-DW-03. SEDAR, North Charleston, SC. 24 pp.

Grober-Dunsmore, R., Frazer, T.K., Lindberg, W.J. et al. (2007). Reef fish and habitat relationships in a Caribbean seascape: the importance of reef context. *Coral Reefs* 26, 201–216 <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0180-z>

Grodsky, S. & J. Jeon (2009). "Acropora palmata" (On-line), *Animal Diversity Web*. Accessed May 11, 2021 at https://animaldiversity.org/accounts/Acropora_palmata/

[Gross, Jonathan & Yellen, Jay & Anderson, Mark. \(2018\). Graph Theory and Its Applications. doi:10.1201/9780429425134.](https://doi.org/10.1201/9780429425134)

Grüss, A., M. Karnauskas, S. R. Sagarese, C.B. Paris, G. Zapfe, J.F. Walter III, W. Ingram, and M. J. Schirripa. 2014. Use of the Connectivity Modeling System to estimate the larval dispersal, settlement patterns and annual recruitment anomalies due to oceanographic factors of red grouper (*Epinephelus morio*) on the West Florida Shelf. SEDAR42-DW-03. SEDAR, North Charleston, SC. 24 pp.

Hawes, S., Miskiewicz, T., Garcia, V., Figueira, W., (2020). Size and stage-dependent vertical migration patterns in reef-associated fish larvae off the eastern coast of Australia. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* doi:10.1016/j.dsr.2020.103362

Heyman, W., Kjerfve, W. B., & Ezer, T. (2008). Mesoamerican Reef Spawning Aggregations Help Maintain Fish Population: A Review of Connectivity Research and Priorities for Science Management.

Holstein, D. M., Paris, C. B. & Mumby, P. J. (2014). Consistency and inconsistency in multispecies population network dynamics of coral reef Ecosystems. *Marine Ecology Progress Series.* 499:1-18 doi: 10.3354/meps10647

International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2018). <https://www.iucnredlist.org/>

Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., Lam, V. V. (editors). (2014). Status and Trends of Caribbean Coral Reefs:1970-2012. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.

Jackson, A. M., Semmens, B. X., Sadovy de Mitcheson, Y., Nemeth, R. S., Heppell, S. A., Bush, P. G., ... & Bernardi, G. (2014). Population structure and phylogeography in Nassau grouper (*Epinephelus striatus*), a mass-aggregating marine fish. *PLoS one*, 9(5), e97508.

Jones, G.P. McCormick M.I. Srinivasan, M. Eagle, J.V. (2004).

Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:8251–8253

Jordán-Dahlgren, E. (1993). El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico mexicano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 44, 157-175.

Karnauskas, M., C.B. Paris, G. Zapfe, A. Gruss, J.F. Walter, and M.J. Schirripa. 2013. Use of the Connectivity Modeling System to estimate movements of gag grouper (*Mycteroperca microlepis*) recruits in the northern Gulf of Mexico. SEDAR33-DW18. SEDAR, North Charleston, SC. 12 pp.

Lam, V. Y., Doropoulos, C., & Mumby, P. J. (2017). The influence of resilience-based management on coral reef monitoring: A systematic review. *PLoS One*, 12(2), e0172064.

Lang, J. C. (2003). Status of coral reefs in the western Atlantic: results of initial surveys, Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) program.

Lazega, E., Wasserman, S., Faust, K., (1995). Social Network Analysis: Methods and Applications. *Rev. Française Sociol.* doi:10.2307/3322457

Leis, J. M., & McCormick, M. I. (2002). The biology, behavior, and ecology of the pelagic, larval stage of coral reef fishes. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem*, 171-199.

Lequeux BD, Ahumada-Sempoal M-A, López-Pérez A &, Reyes-Hernández C (2018). Coral connectivity between equatorial eastern Pacific marine protected areas: A biophysical modeling approach. *PLoS ONE* 13(8): e0202995. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202995>

Limer, B. D., Bloomberg, J., & Holstein, D. M. (2020). The Influence of Eddies on Coral Larval Retention in the Flower Garden Banks. *Frontiers in Marine Science.* <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00372>

Lindeman, K.C., Pugliese, R., Waugh, G.T., Ault, J.S., (2000). Developmental patterns within a multispecies reef fishery: management applications for essential fish habitats and protected areas. *Bull. Mar. Sci.*

Lopera L, Cardona Y & Zapata-Ramírez PA (2020) Circulation in the Seaflower Reserve and Its Potential Impact on Biological Connectivity. *Front. Mar. Sci.* 7:385. doi: 10.3389/fmars.2020.00385

- Lopera, L., Cardona, Y., & Zapata-Ramírez, P. A. (2020). Circulation in the Seaflower Reserve and Its Potential Impact on Biological Connectivity. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00385>
- Marks, K.W. 2018. "AGRRRA Database, version (2018-03)." Available online <<http://www.agrra.org/data-explorer/explore-summary-products/>>
- Martínez, S., Carrillo, L., & Marinone, S. (2019). Potential connectivity between marine protected areas in the Mesoamerican Reef for two species of virtual fish larvae: *Lutjanus analis* and *Epinephelus striatus*. *Ecological Indicators*, 102, 10-20. doi:10.1016/j.ecolind.2019.02.027
- Mayorga-Adame, C. (2015). Modeled Larval Connectivity Patterns in two Coral Reef Regions: the Western Caribbean and the Kenyan-Tanzanian Shelf. (Tesis de doctorado,) Oregon State University
- Metaxas, A., & Saunders, M. (2009). Quantifying the "bio-" components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates: advances and pitfalls. *The Biological Bulletin*, 216(3), 257-272.
- Miller MW, Bright AJ, Pausch RE, Williams DE. (2020). Larval longevity and competency patterns of Caribbean reef-building corals. *PeerJ* 8:e9705 <http://doi.org/10.7717/peerj.9705>
- Minor, E. S., & Urban, D. L. (2007). Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological applications*, 17(6), 1771-1782.
- Mora, C. (2008). A Clear Human Footprint in the Coral Reefs of the Caribbean. *Caribbean Quarterly*, 54(4), 43-92.
- Mumby, P. J., Wolff, N. H., Bozec, Y.-M., Chollett, I., & Halloran, P. (2014). Operationalizing the Resilience of Coral Reefs in an Era of Climate Change. *Conservation Letters*, 7(3):176–187. <https://doi.org/10.1111/conl.1204>
- Munday, P. L., Leis, J. M., Lough, J. M., Paris, C. B., Kingsford, M. J., Berumen, M. L., & Lambrechts, J. (2009). Climate change and coral reef connectivity. *Coral reefs*, 28(2), 379-395.
- Nagelkerken, I., Van Der Velde, G., Gorissen, M. W., Meijer, G. J., Van't Hof, T., & Den Hartog, C. (2000). Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0617>
- National Ocean Server, (2018). Flower Garden Banks. <https://flowergarden.noaa.gov/about/naturalsetting.html#reef> Consultado el: 20 de febrero del 2019.
- NOAA National Geophysical Data Center. (2009): ETOPO1 1 Arc-Minute Global Relief Model. NOAA National Centers for Environmental Information. Recuperado el [20/04/2021].
- Nolasco, R., Gomes, I., Peteiro, L., Albuquerque, R., Luna, T., Dubert, J., ... & Queiroga, H. (2018). Independent estimates of marine population connectivity are more concordant when accounting for uncertainties in larval origins. *Scientific reports*, 8(1), 1-16.
- Obura, D.O. and Grimsdith, G. (2009). Resilience Assessment of coral reefs – Assessment protocol for coral reefs, focusing on coral bleaching and thermal stress. IUCN working group on Climate Change and Coral Reefs. IUCN, Gland, Switzerland. 70 pp.
- Paris, C. Irisson, Lacroix G. Fiksen, O. Leis, J. & Mullon, C. (2009). Connectivity. Manual of Recommended Practices for Modelling Physical – Biological Interactions during Fish Early Life, ed. by E. W. North, A. Gallego,

and P. Petitgas, chap. 5, pp. 63-76, International Council for the Exploration of the Sea. ICES Cooperative Research Report n°295.

Perry, C. T., Steneck, R. S., Murphy, G. N., Kench, P. S., Edinger, E. N., Smithers, S. G., & Mumby, P. J. (2015). Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology*, 21(3):1153–1164. doi.org/10.1111/gcb.12792

Portella, E., Tenreiro, M., Pallas-Sanz, E., Meunier, T., Ruiz-Angulo, A., Sosa-Gutierrez, R. & Cusi, S. (2018). Hydrography of the Central and Western Gulf of Mexico. *JGR Oceans*. 123(8):5134-5149. doi.org/10.1029/2018JC013813

Queiroga, H. & Blanton, J. (2005). Interactions between behavior and physical forcing in the control of horizontal transport of decapod crustacean larvae. *Advances in Marine Biology* 47, 107–214

Rapid Ocean Conservation Grants. Recuperado de (<https://www.waittfoundation.org/roc-grants>) [15 de diciembre del 2019]

Rayfield, B., Fortin, M. J., & Fall, A. (2011). Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4), 847-858.

Reed, J.K. (1985). Deepest distribution of Atlantic hermatypic corals discovered in the Bahamas. *Proc 5th Int Coral Reef Symp* 6:249–254

Rioja-Nieto R, Álvarez-Filip L. (2019). Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Mar Pollut Bull. Mar*;140:616-625. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.07.005. Epub 2018 Jul 11. PMID: 30005908.

Rippe, J. P., Matz, M. V., Green, E. A., Medina, M., Khawaja, N. Z., Pongwarin, T., ... Davies, S. W. (2017). Population structure and connectivity of the mountainous star coral, *Orbicella faveolata*, throughout the wider Caribbean region. *Ecology and Evolution*. doi:10.1002/ece3.3448

Ritson-Williams, R., Arnold, S. N., & Paul, V. J. (2016). Patterns of larval settlement preferences and post-settlement survival for seven Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 548, 127-138.

Ritson-Williams, R., Paul, V. J., Arnold, S. N., & Steneck, R. S. (2010). Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs*. doi:10.1007/s00338-009-0555-z

Roberts Jr, D. E., & Schlieder, R. A. (1983). Induced sex inversion, maturation, spawning and embryogeny of the protogynous grouper, *Mycteroperca microlepis*. *Journal of the World Mariculture Society*, 14(1-4), 637-649.

Sadovy, Y., Aguilar-Perera, A. & Sosa-Cordero, E. (2018). *Epinephelus striatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T7862A46909843. doi:10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T7862A46909843.en. Downloaded on 14 October 2021.

Saidur-Rahman, M. (2017). *Basic Graph Theory*. Springer. 169 p.

Schill SR, Raber GT, Roberts JJ, Trembl EA, Brenner J, Halpin PN. (2015). No Reef Is an Island: Integrating Coral Reef Connectivity Data into the Design of Regional-Scale Marine Protected Area Networks. *PLoS ONE* 10(12): e0144199. doi:10.1371/journal.pone.0144199

Shanks, A. L., Grantham, B. A., & Carr, M. H. (2003). Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological applications*, 13(sp1), 159-169.

- Shenker, J.M., Maddox, E.D., Wishinski, E., Pearl, A., Thorrold, S.R., Smith, N., (1993). Onshore transport of settlement-stage Nassau grouper *Epinephelus striatus* and other fishes in Exuma Sound, Bahamas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 98, 31–43. doi:10.3354/meps098031.
- Soria, G., Munguía-Vega, A., Marinone, S. G., Moreno-Báez, M., Martínez-Tovar, I., & Cudney-Bueno, R. (2012). Linking bio-oceanography and population genetics to assess larval connectivity. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps09866>
- Swearer, S.E., Trembl E. A. & Shima, J. (2019). A Review of Biophysical Models of Marine Larval Dispersal. En: Hawkins, S. J., Allcock, A. L., Bates, A. E., Firth, L. B., Smith, I. P., Swearer, S. E., & Todd, P. A. *An Annual Review Oceanography and Marine Biology*., 2019, 57, 325–356.
- Szmant A.M., Weil, E., Miller, M.W. & Colon D.E. (1997). Hybridization within the species complex of the scleractinian coral *Montastraea annularis*. *Mar Biol* 129: 561–572
- Szmant, A. M. (1986). Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5: 43–54
- Szmant, A.M. & Miller M.W. (2006). Settlement preferences and post-settlement mortality of laboratory cultured and settled larvae of the Caribbean hermatypic corals *Montastraea faveolata* and *Acropora palmata* in the Florida Keys, USA. *Proc 10th Int Coral Reef Symp* 49: 43–49
- Szmant, A.M. (1991). Sexual reproduction by the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. *Mar Ecol Prog Ser* 74: 13–25
- Trembl, E. A., & Halpin, P. N. (2012). Marine population connectivity identifies ecological neighbors for conservation planning in the Coral Triangle. *Conservation Letters*, 5(6):441–449. doi:10.1111/j.1755-263X.2012.00260.x
- Trembl, E. A., Ford, J. R., Black, K. P., & Swearer, S. E. (2015). Identifying the key biophysical drivers, connectivity outcomes, and metapopulation consequences of larval dispersal in the sea. *Movement ecology*, 3(1), 1-16.
- Trembl, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., & Pratson, L. F. (2008). Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology*, 23(1), 19-36.
- UNEP-WCMC, Short FT (2021). Global distribution of seagrasses (version 7.1). Seventh update to the data layer used in Green and Short (2003). Cambridge (UK): UN Environment World Conservation Monitoring Centre. Data DOI:10.34892/x6r3-d211
- UNEP-WCMC, WorldFish Centre, WRI, TNC (2018). Global distribution of warm-water coral reefs, compiled from multiple sources including the Millennium Coral Reef Mapping Project. Version 4.0. Includes contributions from IMaRS-USF and IRD (2005), IMaRS-USF (2005) and Spalding et al. (2001). Cambridge (UK): UN Environment World Conservation Monitoring Centre. URL: <http://data.unep-wcmc.org/datasets/1>
- Villegas-Sánchez, C., Pérez España, H., Rivera Madrid, R., Salas Monreal, D., & Arias González, J. (2014). Subtle genetic connectivity between Mexican Caribbean and south-western Gulf of Mexico reefs: the case of the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Coral Reefs* 33:241–251. doi:10.1007/s00338-013-1083-4
- Wessel, P., & Smith, W. H. F. (1996), A global, self-consistent, hierarchical, high-resolution shoreline database, *J. Geophys. Res.*, 101(B4), 8741–8743, doi:10.1029/96JB00104.
- Zavala-Hidalgo, J. (2003). Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*, 108(C12). doi:10.1029/2003jc001879
- Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S. L., & O'Brien, J. J. (2006). Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean dynamics*, 56(3), 333-338.