



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS DELMAR Y LIMNOLOGÍA

### Modelización de la conectividad de *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) entre las Áreas Marinas Protegidas del Sistema Arrecifal Mesoamericano

#### TESIS

que para optar por el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta

**Bertrand Didier Ghislain Lequeux**

Director de tesis:	Dr. David Alberto Salas de León	Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Comité Tutorial:	Dr. Javier Aldeco Ramírez	Universidad Autónoma Metropolitana - Xochimilco
	Dr. Raúl Aguirre Gómez	Instituto de Geografía de la UNAM
	Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet	Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
	Dr. Alejandro Granados Barba	Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana

Ciudad de México, abril 2019



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.



**Modelización de la conectividad de *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) entre las Áreas Marinas Protegidas del Sistema Arrecifal Mesoamericano**

**TESIS**

que para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta

**Bertrand Didier Ghislain Lequeux**

Director de tesis:	Dr. David Alberto Salas de León	Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Comité Tutorial:	Dr. Javier Aldeco Ramírez	Universidad Autónoma Metropolitana - Xochimilco
	Dr. Raúl Aguirre Gómez	Instituto de Geografía de la UNAM
	Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet	Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
	Dr. Alejandro Granados Barba	Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana

Ciudad de México, abril 2019

## **Agradecimientos**

*A mi director de tesis, el Dr. David Alberto Salas de León por su apoyo, sus consejos oportunos, su paciencia y el tiempo dedicado a este trabajo. Para mí es un orgullo ser su alumno.*

*A mi jurado de tesis, compuesto por el Dr. Javier Aldeco Ramírez, Dr. Raúl Aguirre Gómez, Dr. Juan Pablo Carricart Ganivet y el Dr. Alejandro Granados Barba, por el tiempo brindado en la revisión y corrección de este trabajo.*

*Al CONACYT por el apoyo económico brindado durante la maestría.*

*A la Universidad Nacional Autónoma de México y especialmente al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por toda la enseñanza.*

*A mis profesores, amigos y compañeros, los cuales de cierta manera contribuyeron en mi desarrollo académico y personal.*

*A mi familia por su apoyo incondicional en todas las circunstancias.*

*Un agradecimiento especial a Aby, por ser parte de mi vida.*

## Tabla de Contenido

1.	Introducción .....	1
1.1.	El Sistema Arrecifal Mesoamericano .....	1
1.2.	<i>Acropora palmata</i> .....	1
1.2.1.	Biología .....	1
1.2.2.	Reproducción.....	2
1.2.3.	Declive de <i>Acropora palmata</i> en el Caribe.....	3
1.3.	Áreas Marinas Protegidas .....	4
1.4.	Metapoblaciones .....	5
1.5.	Conectividad .....	6
1.6.	Herramientas para estimar la conectividad.....	6
2.	Antecedentes .....	8
3.	Justificación .....	11
4.	Preguntas de investigación .....	11
5.	Objetivos .....	11
5.1.	Objetivo General .....	11
5.2.	Objetivos particulares .....	11
6.	Área de estudio .....	12
6.1.	Circulación superficial y patrones de viento.....	12
6.2.	Distribución de arrecifes coralinos .....	13
7.	Material y métodos .....	15
7.1.	Modelo hidrodinámico .....	15
7.2.	Modelo Lagrangiano y parametrización .....	16
7.3.	Análisis de datos .....	20
8.	Resultados .....	22
8.1.	Validación del modelo hidrodinámico .....	22
8.1.1.	Validación de las componentes zonal y meridional .....	23

8.1.2.	Validación de la elevación de la superficie del mar .....	25
8.2.	Conectividad de <i>Acropora palmata</i> .....	27
8.2.1.	Matriz de conectividad total.....	27
8.2.2.	Metapoblación de <i>Acropora palmata</i> dentro del SAM.....	28
8.2.3.	Conectividad genética y demográfica de <i>Acropora palmata</i> .....	29
8.2.4.	Teoría de gráficas – métricas.....	31
8.3.	Eficiencia de la red de AMPs.....	33
8.3.1.	Eficiencia en cuanto la conectividad .....	33
8.3.2.	Eficiencia en cuanto al reclutamiento .....	35
9.	Discusión .....	36
9.1.	Límites del modelo.....	36
9.2.	Patrón de corrientes y estructura metapoblacional de <i>Acropora palmata</i> .....	36
9.3.	Conectividad genética y demográfica.....	37
9.4.	Funcionamiento de la metapoblación de <i>Acropora palmata</i> .....	38
9.5.	Resiliencia de las subpoblaciones de <i>Acropora palmata</i> .....	38
9.6.	Eficiencia de la red de AMPs.....	39
10.	Conclusiones.....	40
11.	Referencias .....	41

## Resumen

*Acropora palmata* es una especie de coral clave para la estructuración de los arrecifes en el Caribe. Sin embargo, ésta se encuentra actualmente en peligro de extinción. Por lo tanto, este estudio trata de evaluar un aspecto importante para la conservación de muchas especies coralinas: la conectividad. Se evaluó la conectividad potencial de *A. palmata* mediante la utilización de un modelo hidrodinámico acoplado a un algoritmo Lagrangiano offline. Además, se utilizó la teoría de gráficas y varias métricas asociadas para poder determinar la estructura metapoblacional potencial de *A. palmata* y compararla con la red de áreas marinas protegidas (AMPs) actual. Los resultados muestran que *A. palmata* forma una sola metapoblación dividida en 15 subpoblaciones. Las subpoblaciones ubicadas en Belice y en el sur de México poseen alta centralidad intermedia y actúan como fuentes larvarias, lo cual es indispensable para mantener la conectividad en toda la metapoblación de *A. palmata*. La red de AMPs actual presente en el Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM), representa adecuadamente la conectividad de *A. palmata* ya que aproximadamente la mitad de las larvas que reclutan en el SAM lo hacen dentro de los límites de una AMP. No obstante, es necesario mejorar la conectividad entre ciertas AMPs. Efectivamente, la modificación de ciertas AMPs existentes y/o la creación de nuevas AMPs parece indispensable para lograr mantener la conectividad natural de *A. palmata* dentro de la red de AMPs del SAM.

## Abstract

*Acropora palmata* is a key coral species for the Caribbean coral reef structure. Nevertheless, it is currently considered as a critically endangered species. Therefore, this study tries to evaluate an important aspect for the conservation of many coral species: the connectivity. Here, we assessed the potential connectivity of *A. palmata* using a hydrodynamic model coupled offline with a Lagrangian algorithm. Moreover, we used graph theory and different metrics to determine the metapopulation structure of *A. palmata* and compare it with the current marine protected area (MPA) network. Results show that *A. palmata* formed a unique metapopulation divided into 15 subpopulations. The Belize and South Mexican subpopulations have a high betweenness centrality and act as larval sources, which is critical to maintain coral reef connectivity within the whole metapopulation. The current MPA network present in the Mesoamerican Reef System (MRS), represents appropriately the natural connectivity of *A. palmata*, principally because half of the larvae which recruited in the MRS are located within the MPA network boundaries. Nonetheless, it is important to improve the connectivity between certain MPAs. Indeed, the modification of some existent MPAs or the creation of new ones, seem to be imperative to maintain the natural connectivity of *A. palmata* within the MPA network of the MRS.

## 1. Introducción

### 1.1. El Sistema Arrecifal Mesoamericano

El Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) es un arrecife de barrera discontinuo que se extiende desde Isla Contoy, México, hasta el Golfo de Honduras, pasando por Belice y Guatemala (García-Salgado *et al.* 2006, Ardisson *et al.* 2011). Este ecosistema alberga una gran diversidad de especies (tanto comerciales, como en peligro de extinción) y sostiene la economía local de aproximadamente 2 millones de personas (Kramer *et al.* 2015). Sin embargo, desde hace varias décadas, el SAM muestra fuertes señales de degradación (Almada-Villela *et al.* 2002, García-Salgado *et al.* 2006, Mumby *et al.* 2007, Wilkinson 2008), principalmente relacionadas con el desarrollo costero creciente (p.ej., turismo, sobrepesca, calidad del agua, etc.) y eventos climáticos puntuales (p.ej., huracanes y eventos ENSO). Estos causaron severos y extensos daños a lo largo del SAM, reduciendo la cobertura coralina en aproximadamente 50% (Almada-Villela *et al.* 2002, Wilkinson 2008). Actualmente, la cobertura de coral vivo tarda en recuperarse (Kramer *et al.* 2015), en particular, la cobertura del coral cuerno de alce: *Acropora palmata* (CONANP, Boulon *et al.* 2005, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014).

### 1.2. *Acropora palmata*

#### 1.2.1. Biología

*Acropora palmata* es una especie de coral hermatípica característica del Mar Caribe (Fig. 1). Las colonias más grandes pueden medir 2 m de altura y 4 m de diámetro, mientras que las ramas aplanadas (parecidas a cuernos de alce) pueden alcanzar 50 cm de ancho y 10 cm de grueso (Boulon *et al.* 2005, CONANP 2011). La compleja morfología, la relativa abundancia y la alta tasa de crecimiento (i.e., 4 -11 cm por año) hacen de *A. palmata* una especie muy importante en términos de bioconstrucción, estructuración y mantenimiento de los arrecifes coralinos caribeños (Japaud 2013, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014). *Acropora palmata* se localiza generalmente en la cresta y en la parte frontal del arrecife (i.e., 5 - 10 m de profundidad), donde forma densas y extensas estructuras coralinas, disipando la energía del oleaje y protegiendo la costa y sus infraestructuras de la erosión (Boulon *et al.* 2005, CONANP 2011, Japaud 2013). Sin embargo, se han encontrado colonias a aproximadamente 40 m de profundidad (Aronson *et al.* 2008). Además, la morfología ramificada de *A. palmata* provee un hábitat y refugio idóneo para numerosas especies arrecifales tales como peces, crustáceos, moluscos, etc. (Vega-Zepeda *et al.* 2007, Japaud 2013, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014).

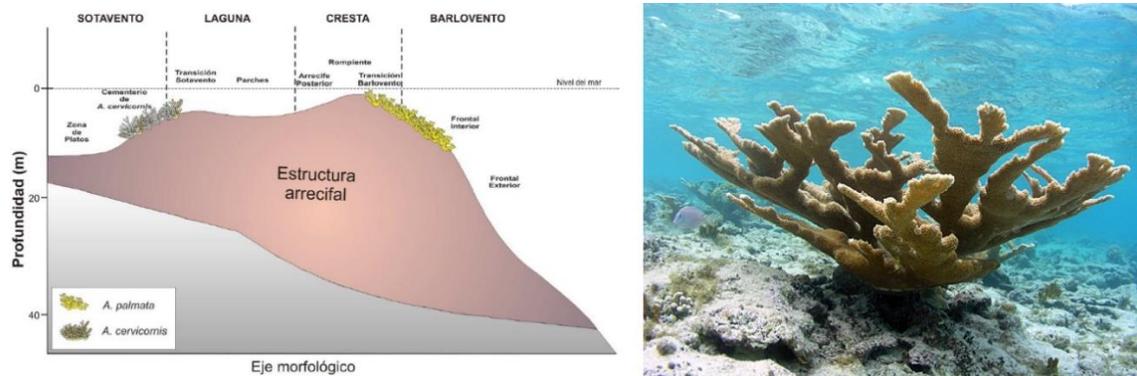


Figura 1. Distribución vertical de *Acropora palmata* (izquierda). Morfología de *Acropora palmata* (derecha). Tomadas de CONAMP.

### 1.2.2. Reproducción

El modo de reproducción más frecuente de *A. palmata* es la reproducción asexual, la cual involucra generalmente un proceso de fragmentación (Bothwell 1981). Este proceso ocurre cuando un pedazo de una colonia se desprende y vuelve a fijarse al sustrato para formar una nueva colonia genéticamente idéntica a la colonia original (Highsmith 1982). Por consiguiente, la reproducción asexual representa un incremento de biomasa, pero no contribuye a la variabilidad genética de la población. Este proceso de fragmentación es muy común para mantener la abundancia de las poblaciones locales de *A. palmata*, ya que puede ocurrir durante todo el año y la sobrevivencia de los fragmentos suele ser mayor que la sobrevivencia de las larvas plánulas (CONANP, Boulon *et al.* 2005). No obstante, se ha observado que el desplazamiento de los fragmentos mediante corrientes es generalmente inferior a 100 m (Baums *et al.* 2006), impidiendo la mezcla genética entre poblaciones lejanas.

Por otra parte, la reproducción sexual de *A. palmata* ocurre de manera sincrónica una vez al año, generalmente de 3 a 7 días después de la luna llena de julio, agosto o septiembre (Szmant 1986, Banaszak com. pers. 2017). Durante estas fechas, *A. palmata* libera simultáneamente millones de gametos masculinos y femeninos (especie hermafrodita) en la columna de agua, donde se llevará a cabo la fecundación. En México, se ha observado que la fecundidad promedio de *A. palmata* es de 3.5 a 4 huevos por pólipos, dependiendo del tamaño de las colonias (Padilla 1996). Después del proceso de fecundación, el cigoto (cuya flotabilidad es positiva debido a su alto contenido lipídico) lleva a cabo la metamorfosis para formar una larva plánula. A maduración, la plánula adquiere cierta movilidad vertical y la capacidad de asentarse al sustrato (flotabilidad negativa) si las condiciones ambientales lo permiten. Se ha demostrado que el proceso de asentamiento está asociado a estímulos químicos (Price 2010) y/o mecánicos (Gleason y Hofmann 2011) proveniente del arrecife. Cuando la larva se asienta al sustrato, se transforma en un pólipo,

el cual se convertirá posteriormente en colonia mediante reproducción asexual (i.e., por gemación). Si la larva logra llevar a cabo exitosamente el proceso de asentamiento y sobrevive para integrarse en la población en la cual asentó, se considerará como recluta. Cuando una larva se recluta en su población de origen, se le llama auto-reclutamiento, mientras que, si se recluta en una población diferente, se le llama reclutamiento subsidiario. Se ha reportado que el periodo de pre-competencia de *A. palmata*, es decir el tiempo transcurrido entre la liberación de gametos y la formación de una larva con capacidad de asentarse, es de aproximadamente 3 a 5 días (Baums *et al.* 2006, Connolly y Baird 2010). Asimismo, el periodo de competencia, es decir el tiempo durante el cual la larva mantiene la capacidad de asentarse, puede alcanzar 20 – 30 días (Harrison y Wallace 1990, Nishikawa *et al.* 2003, Connolly y Baird 2010). Es importante resaltar que existe un mecanismo que inhibe la fertilización entre los gametos de un mismo individuo genético, favoreciendo la creación de nuevos genotipos (Wallace *et al.* 1986). Esta variabilidad genética resulta ser necesaria para la adaptación de una especie frente a condiciones ambientales variables.

Debido al modo de vida sésil de los corales, la fase larvaria es la única etapa durante la cual pueden dispersarse, esencialmente mediante las corrientes oceánicas (nado muy limitado), para colonizar nuevos hábitats o incorporarse en otras (meta) poblaciones (Sale *et al.* 2010). Durante esta etapa, la tasa de mortalidad es relativamente alta (> 50%), principalmente debido a la depredación y la mortalidad natural (Cowen y Sponaugle 2009, Banaszak com. pers. 2017). Además, después de asentarse en un sustrato, el nuevo pólipo necesita sobrevivir y alcanzar la madurez sexual para considerarse como recluta. Este proceso también presenta una alta tasa de mortalidad (~ 85%), reduciendo significativamente las probabilidades de reclutamiento de *A. palmata* (Ritson-Williams *et al.* 2009). En México, se ha observado que la densidad de juvenil de *A. palmata* es baja en comparación a otras especies de coral y en comparación a la cantidad de adultos presentes, sugiriendo que la tasa de reclutamiento de *A. palmata* permanece relativamente baja (CONANP 2011).

### **1.2.3. Declive de *Acropora palmata* en el Caribe**

Entre los años 1970 – 1980, la abundancia y distribución de las poblaciones de *A. palmata* sufrió un severo declive debido a la acumulación de ciertos factores; tales como, la epidemia de la enfermedad coralina denominada banda blanca, la drástica disminución de la especie de erizo de mar *Diadema antillarum*, el impacto de numerosos huracanes en la región y daños físicos de naturaleza antropogénica (Boulon *et al.* 2005, Vega-Zepeda *et al.* 2007, Mumby *et al.* 2007). Desde entonces, las condiciones ambientales cada vez más desfavorables (i.e., mayor número enfermedades, temperatura superficial del mar elevada, huracanes, contaminación y eutrofización) siguieron afectando las poblaciones de *A. palmata* a nivel local. Actualmente, se estima que durante las últimas tres décadas se perdió

entre el 80 – 98% de los individuos de *A. palmata* (Aronson *et al.* 2008, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014).

Generalmente, la alta tasa de calcificación y la posibilidad de reproducirse asexualmente mediante fragmentación permiten a *A. palmata* recuperarse relativamente rápido de disturbios físicos, haciendo de esta especie una componente funcionalmente importante del SAM (Japaud 2013). No obstante, *A. palmata* no muestra evidencias significativas de recuperación dentro del SAM. Por lo tanto, la reducción de las poblaciones actuales de *A. palmata* tiene fuertes consecuencias en cuanto a la estructura y dinámica de los arrecifes coralinos del SAM, provocando la erosión neta del arrecife, la pérdida de heterogeneidad morfológica, de rugosidad, de biodiversidad y de protección costera (Alvarez-Filip *et al.* 2013, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014). Hoy en día, esta especie endémica del Caribe está clasificada como en peligro de extinción por el Gobierno Mexicano (NOM-059), también por la lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), y está listada en el apéndice II de la Convención Internacional del Comercio de Especies en Peligro de Extinción (CITES por sus siglas en inglés). Por lo tanto, estimar la conectividad poblacional de *A. palmata* parece ser relevante para poder fomentar estrategias de conservación más eficientes (UNEP-WCMC 2008, Krueck *et al.* 2017) y aumentar su resiliencia, es decir la capacidad a resistir y/o regenerarse frente a disturbios antropogénicos y/o naturales (Mumby *et al.* 2014).

### **1.3. Áreas Marinas Protegidas**

Hoy en día, las áreas marinas protegidas (AMPs) han sido utilizadas en todo el mundo como una herramienta relativamente eficiente para la conservación y el uso sustentable de la biodiversidad, manteniendo los ecosistemas funcionales y resilientes (Halpern 2003, Mumby y Harborne 2010). Específicamente, una AMP es definida como un área del océano donde algunas o todas las actividades presentes están limitadas y/o prohibidas, con fines de proteger los recursos naturales y/o culturales que contiene (SCBD 2004, Sale *et al.* 2010, Krueck *et al.* 2017). Generalmente, estas herramientas intentan mitigar las principales amenazas que podrían afectar el ecosistema; tales como, la sobreexplotación de algún recurso, la degradación del hábitat, la contaminación y la intrusión de especies invasoras.

Dependiendo de las actividades permitidas y de cómo están reguladas, la eficiencia potencial de cada AMPs puede variar. Por lo tanto, se han determinado tres grandes categorías de AMPs: (1) las AMPs con actividades de extracción limitada, (2) las AMPs llamadas “no-take” o con actividades de extracción prohibida y, finalmente (3) las AMPs de uso mixto o múltiple (una combinación de las dos primeras AMPs en una sola misma AMP). Basándose en este esquema, las AMPs “no take” son potencialmente las más eficientes, ya que ningún tipo de extracción es permitido (Guarderas *et al.* 2008, Sale *et al.* 2010, Mora *et*

*al.* 2017). La región del SAM contiene 35 AMPs con la presencia de la especie *A. palmata* dentro de su poligonal, las cuales protegen aproximadamente 16,000 km<sup>2</sup> de océano. No obstante, solamente 7% del área protegida se encuentra bajo protección total (i.e., “no take”). Además, la mayoría de las AMPs fueron creadas en diferentes épocas y diseñadas individualmente para lograr objetivos puntuales (Kramer *et al.* 2015).

Generalmente, el uso de AMPs individuales, cuyo diseño se basa esencialmente en abarcar la mayor biodiversidad posible en un área restringida, son raramente adecuadas para conservar una muestra representativa de la biodiversidad (Roberts *et al.* 2001, Gerber *et al.* 2005, Krueck *et al.* 2017). Actualmente, se sugiere que la eficiencia de las AMPs depende, al menos parcialmente, de un componente clave llamado conectividad (Sale *et al.* 2010, Mora *et al.* 2017, Krueck *et al.* 2017). En efecto, se espera que las AMPs que forman una red bien conectada sean más eficientes que las AMPs aisladas entre sí (Krueck *et al.* 2017), debido a que para muchas especies (p.ej., *A. palmata*), las poblaciones locales no están aisladas, pero están interconectadas formando una estructura llamada metapoblación (Robert *et al.* 2001, Hanski 1999).

#### **1.4. Metapoblaciones**

Generalmente, las especies de corales forman metapoblaciones, es decir un conjunto de poblaciones locales o subpoblaciones separadas geográficamente, pero interconectadas por la inmigración y emigración de individuos (Hanski y Simberloff 1997). Por lo tanto, la magnitud de la conectividad entre diferentes subpoblaciones permite obtener información acerca del crecimiento poblacional, la variabilidad genética, la función ecológica y el potencial de persistencia de una especie (Lowe y Allendorf 2010). Se puede determinar si una población específica funciona aisladamente (i.e., población cerrada) o como parte de una metapoblación (i.e., población abierta); además, el arreglo espacial de las subpoblaciones y los patrones de corrientes existentes, ayudan a determinar si una subpoblación actúa como una fuente o un sumidero constante de larvas. Las subpoblaciones sumideros son aquellas donde el auto-reclutamiento es demasiado bajo para balancear la mortalidad local. Sin embargo, siguen mantenidas por el flujo migratorio de poblaciones cercanas más productivas. Mientras que, las poblaciones fuentes son aquellas que logran balancear la mortalidad local mediante el auto-reclutamiento y también alimentan el flujo migratorio de los sumideros (Pulliam 1988). En este estudio, la tasa de crecimiento de cada subpoblación; así como, su tasa de mortalidad, son desconocidas, por lo tanto, nos referimos a las fuentes/sumideros como subpoblaciones que pueden potencialmente proveer/recibir larvas a/de otra subpoblación. Para propósitos de conservación, las poblaciones fuentes son funcionalmente más importantes, porque además de autosostenerse, son capaces de colonizar nuevos hábitats y recolonizar otras

subpoblaciones locales después de disturbios naturales y/o antropogénicos (Sale *et al.* 2010).

### **1.5. Conectividad**

El proceso de conectividad poblacional, el cual se puede estimar mediante la probabilidad de dispersión larvaria de una especie, afecta tanto la dinámica como la genética de una población. Por lo tanto, es conveniente hacer una distinción entre dos tipos de conectividad: la conectividad genética y la conectividad demográfica (Sale *et al.* 2010).

La conectividad genética (también llamada conectividad evolutiva) se considera como el grado en el cual el flujo genético afecta los procesos evolutivos dentro de una subpoblación (Mills y Allendorf 1996, Lowe y Allendorf 2010). Específicamente, la definición original de Wright (1951) menciona que un pequeño flujo genético de un individuo por generación es suficiente para evitar los procesos de deriva genética y endogamia, los cuales podrían conducir a una reducción de la capacidad de adaptación. En tiempos evolutivos, este límite de un inmigrante por generación es suficiente para que las subpoblaciones compartan los mismos alelos. Pero, no revela ser suficiente para mantener la misma frecuencia alélica entre subpoblaciones.

Por otro lado, dos subpoblaciones están conectadas demográficamente cuando la tasa de crecimiento poblacional se ve afectada por los niveles de inmigración o emigración. Hastings (1993) y Waples y Gaggiotti (2006) han sugerido que la transición entre la dependencia e independencia demográfica ocurre cuando la fracción de inmigrantes en una subpoblación es menor a 10%. Por otro lado, Treml & Halpin (2012) sugirieron que las probabilidades de conectividades superiores a 0.001 son demográficamente significativas. No obstante, Lowe y Allendorf (2010) hacen énfasis en la importancia del contexto y en las características de las subpoblaciones (i.e., tamaño poblacional, tasa de crecimiento poblacional, nacimientos y muertes). Debido a la falta de información sobre la dinámica poblacional de cada sitio, se utilizará el límite determinado por Treml & Halpin (2012) para hacer énfasis en la conectividad demográfica. Cabe mencionar que el tipo de conectividad está generalmente relacionado con la distancia existente entre dos subpoblaciones. Se ha observado que subpoblaciones separadas por decenas de kilómetros, muestran habitualmente conectividad demográfica. Mientras que, las poblaciones separadas por cientos o miles de kilómetros están aisladas demográficamente, pero no forzosamente aisladas genéticamente (Cowen y Sponaugle 2009, Sale *et al.* 2010).

### **1.6. Herramientas para estimar la conectividad**

Hoy en día, existen varias herramientas (p.ej., genéticas, ecológicas y numéricas) para determinar y cuantificar la conectividad poblacional. No obstante, las herramientas

genéticas y ecológicas son limitadas en el espacio y el tiempo y, se basan en especies y/o poblaciones particulares. Mientras que, los estudios numéricos generan un espectro más completo de la conectividad poblacional. Por lo tanto, es necesaria una combinación de diferentes técnicas para poder realizar una evaluación robusta de la dinámica y conectividad poblacional. En las últimas décadas, las simulaciones numéricas han sido utilizadas exitosamente alrededor del mundo para determinar la dispersión larvaria y consecuentemente, la conectividad poblacional de numerosas especies (p.ej., Paris *et al.* 2007, Andrello *et al.* 2013, Garavelli *et al.* 2014). El presente estudio se enfoca en determinar la conectividad poblacional potencial de *A. palmata* entre las AMPs del SAM, mediante herramientas numéricas.

## 2. Antecedentes

Baums *et al.* (2006) realizaron un estudio numérico sobre la conectividad de *A. palmata* en el Mar Caribe, específicamente en la zona del paso de Mona (entre República Dominicana y Puerto Rico), basándose en estudios genéticos previos. Esta zona parece actuar como un filtro entre la región oeste y este del Caribe, separando a *A. palmata* en dos poblaciones genéticamente distintas. Para corroborar dicha hipótesis, utilizaron un modelo Lagrangiano estocástico de dispersión larvaria acoplado a características biológicas y forzamientos físicos. Los resultados demostraron que no existe intercambio larvario significativo entre ambas poblaciones y que las larvas no cruzan el paso de Mona durante el periodo reproductivo de *A. palmata*. Sin embargo, la simulación a gran escala (el gran Caribe) destacó que las larvas liberadas en México (Banco Chinchorro) pueden potencialmente alcanzar Florida y Navassa (Haití) con tiempos de competencia relativamente bajos (20 y 30 días).

Chávez-Hidalgo (2009) evaluó la conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y del Caribe mexicano con base en patrones de similitud biológica, variables ambientales y distancias geográficas. Analizó 55 especies de coral repartidos en 19 localidades y propuso un modelo conceptual de dispersión larvaria, en el cual la ruta empieza en Xcalak y/o Banco Chinchorro, continúa hacia el norte en dirección del Canal de Yucatán y finalmente entra en el Golfo de México. Además, diferenció 3 sub-regiones en el Caribe mexicano: norte, central y sur.

Melbourne-Thomas *et al.* (2011) aplicaron un modelo regional de dinámica ecológica enfocado a los arrecifes coralinos del SAM. Cada celda del modelo incluye ocho ecuaciones de interacciones entre grupos funcionales (i.e., cobertura de algas, de corales, número de erizo, número de peces etc.) y están conectadas mediante transporte larvario (i.e., matrices de conectividad). Además, el modelo puede ser forzado por diferentes variables tales como el esfuerzo de pesca, la contaminación y daños físicos (i.e., huracanes) para poder analizar cómo responde el ecosistema frente a cierto estrés. Además, este modelo es fácilmente parametrizable y puede ser utilizado en cualquier parte del mundo. Los resultados demuestran que el modelo capturó de manera realística la dinámica ecológica local y regional de SAM. Sin perturbaciones, el modelo llegó rápidamente a un equilibrio relativamente saludable del ecosistema, mientras que, al añadir perturbaciones, el modelo experimentó diferentes escenarios. Generalmente, los resultados obtenidos indicaron que los sitios con tasas de reclutamiento bajas tienden a ser más vulnerables a estresores naturales y/o antropogénicos. Específicamente, la parte norte del SAM y Banco Chinchorro, los cuales poseen un reclutamiento subsidiario bajo con respecto a otras subregiones. En Banco Chinchorro, la principal fuente larvaria proviene del norte de Belice y Honduras. Por

lo tanto, Belice y Honduras tienen un papel importante en cuanto a la resiliencia de Banco Chinchorro. De manera general, el auto-reclutamiento parece ser dominante en las tres regiones (i.e., México, Belice y Honduras) y el reclutamiento subsidiario mayor fue reportado de Honduras hacia México.

Wood *et al.* (2012) desarrollaron el primer modelo de conectividad global para una larva coralina genérica de fecundación externa y lo compararon con estudios genéticos y teorías biogeográficas (p.ej., Veron *et al.* 2009). Los resultados sugieren que el Caribe está dividido en dos grandes eco-regiones interconectadas: el oeste (desde Venezuela hasta el Golfo de México) y el este (desde las pequeñas Antillas hasta el norte de Florida). Esto coincide con el estudio genético de Baums *et al.* (2006), pero difiere de la propuesta de Veron *et al.* (2009), quienes propusieron una regionalización más fragmentada, separando la parte oeste en cuatro regiones distintas (Venezuela-Colombia, América Central, Golfo de México Sur y Norte). Cabe resaltar que el transporte larvario dentro de la parte oeste del Caribe está dirigido principalmente hacia el norte, lo que coincide con otros estudios (p.ej., Baums *et al.* 2006, Holstein *et al.* 2014 y Schill *et al.* 2015).

Holstein *et al.* (2014) utilizaron un modelo biofísico de multi-escala (Connectivity Modeling System) para analizar la conectividad de cinco especies asociadas a los arrecifes coralinos del Caribe: tres especies de peces (*Thalassoma bifasciatum*, *Ocyurus chrysurus* y *Sparisoma viride*) y dos de corales (*Orbicella annularis* y *Porites asteroides*). Estos autores estimaron la dispersión larvaria y utilizaron la teoría de gráficas para evaluar el intercambio larvario entre las diferentes regiones que conforman el Caribe. Sus resultados sugieren que la estructura poblacional de los corales y peces son diferentes y deberían tener requisitos de gestión distintos en varias regiones. Efectivamente, las poblaciones de peces están relativamente bien conectadas y forman una gran metapoblación (en todo el Caribe), mientras que las poblaciones coralinas son más fragmentadas y constituidas de varias meta-poblaciones aisladas (específicamente *P. asteroides*, la especie con menor tiempo de competencia larvaria). Dentro de la región del SAM, *P. asteroides* se encuentra separada en tres poblaciones aisladas (México, Belice y Honduras), mientras que las poblaciones de *O. annularis* se encuentran relativamente bien interconectadas. Además, *O. annularis* parece pertenecer a una metapoblación más grande, donde México está conectado con regiones del norte (Cuba, Florida y Bahamas) y Honduras con regiones del sur (Nicaragua y los archipiélagos de Colombia) y del norte (Jamaica y Cuba). Por otra parte, los análisis de vecindad destacaron que México y Honduras actúan principalmente como sumidero mientras que Belice actúa como fuente. Finalmente, de acuerdo con los análisis de centralidad, México parece ser relativamente importante para mantener la conectividad dentro del Caribe (excepto para *P. asteroides*), junto con Jamaica, Cuba y Bahamas.

Schill *et al.* (2015) integraron datos de conectividad de arrecifes coralinos del Caribe y del Golfo de México en un software de conservación (Marxan) para diseñar una red de AMPs a nivel regional. Utilizaron un modelo de circulación oceánica (RTOFS) y datos regionales de arrecifes coralinos para simular ocho eventos de liberación durante el periodo 2008-2011, aplicando un tiempo de competencia máximo de 30 días y una tasa de mortalidad fija de 20%. Los resultados indicaron que Cuba, Bahamas y Belice son localidades claves para mantener la conectividad dentro del Caribe y el Golfo de México ya que reciben y proveen un número importante de larvas de/hacia otras localidades (lo cual corresponde con el estudio de Holstein *et al.* 2014). Sin embargo, cabe resaltar que Honduras es la única localidad que presenta un alto porcentaje de reclutamiento subsidiario. Además, los resultados sugieren que aproximadamente 77% de los arrecifes coralinos con alta conectividad regional no están incluidos dentro de una AMP existente, lo cual muestra la importancia de incorporar la conectividad dentro de planes de conservación.

### 3. Justificación

El Sistema Arrecifal Mesoamericano es un ecosistema marino con alta biodiversidad. No obstante, el desarrollo turístico intenso, la sobrepesca y la contaminación del agua, aunado al cambio climático han y siguen deteriorando este ecosistema. En particular las poblaciones de *Acropora palmata*, las cuales están consideradas como especie en peligro de extinción. Por lo tanto, integrar el concepto de conectividad en las estrategias de conservación de *A. palmata* podría incrementar la resiliencia y conservación de dicha especie.

### 4. Preguntas de investigación

- ¿Las poblaciones de *A. palmata* del SAM forman una sola metapoblación?
- ¿Cuál es la estructura metapoblacional de *A. palmata* dentro del SAM?
- ¿Las AMPs del SAM forman una red eficiente y representan adecuadamente la conectividad de *A. palmata*?
- ¿Se necesita crear nuevas AMPs o modificar ciertas AMPs existentes para mantener la conectividad de *A. palmata* dentro del SAM?
- ¿Existen zonas de retención larvaria clave que todavía no están protegidas?

### 5. Objetivos

#### 5.1. Objetivo General

Evaluar la conectividad potencial de la especie *Acropora palmata* dentro del Sistema Arrecifal Mesoamericano mediante simulaciones numéricas realizadas con dos modelos acoplados (MOHID y ICHTHYOP) y evaluar la eficiencia de las Áreas Marinas Protegidas actual.

#### 5.2. Objetivos particulares

- Configurar el modelo hidrodinámico MOHID para la región del SAM y efectuar una simulación de cinco meses (julio – noviembre) para el año 2017.
- Utilizar las salidas del modelo hidrodinámico MOHID para alimentar el modelo Lagrangiano ICHTHYOP y determinar la dispersión larvaria de *A. palmata* dentro del SAM.
- Analizar la conectividad mediante la aplicación de la teoría de gráficas.

## 6. Área de estudio

### 6.1. Circulación superficial y patrones de viento

El Mar Caribe es un mar semi-cerrado ubicado entre América Central y la cadena de islas Antillanas. Estas islas estrechamente separadas actúan como un tamiz, impidiendo la entrada de aguas profundas del Atlántico y afectando la estructura de la columna de agua del Mar Caribe. Esta se encuentra altamente estratificada en la parte superficial (<1200 m), débilmente estratificada entre 1200 y 2000 m y casi homogénea por debajo de 2000 m. Después de haber pasado las pequeñas Antillas (Granada, St. Vincent y St. Lucia), el flujo de agua (originado esencialmente por la corriente Nor-ecuatorial y la corriente de Guyana) se hace llamar Corriente del Caribe y se dirige hacia el noroeste en dirección de Quintana Roo, México. Dicha corriente sigue la costa mexicana para finalmente pasar por el Canal de Yucatán y desviarse en dirección del Golfo de México donde formará posteriormente la Corriente de Lazo (Fig.2). La Corriente del Caribe forma la parte más importante de la circulación superficial del Caribe y posee altas velocidades, alcanzando  $0.6 - 0.7 \text{ m s}^{-1}$  principalmente a lo largo de las costas de Venezuela y Colombia; así como, en el Canal de Yucatán. Cabe resaltar que existe una circulación ciclónica llamada Giro de Panamá – Colombia, ubicada en la parte sur de América Central (Gyory *et al.* 2013).

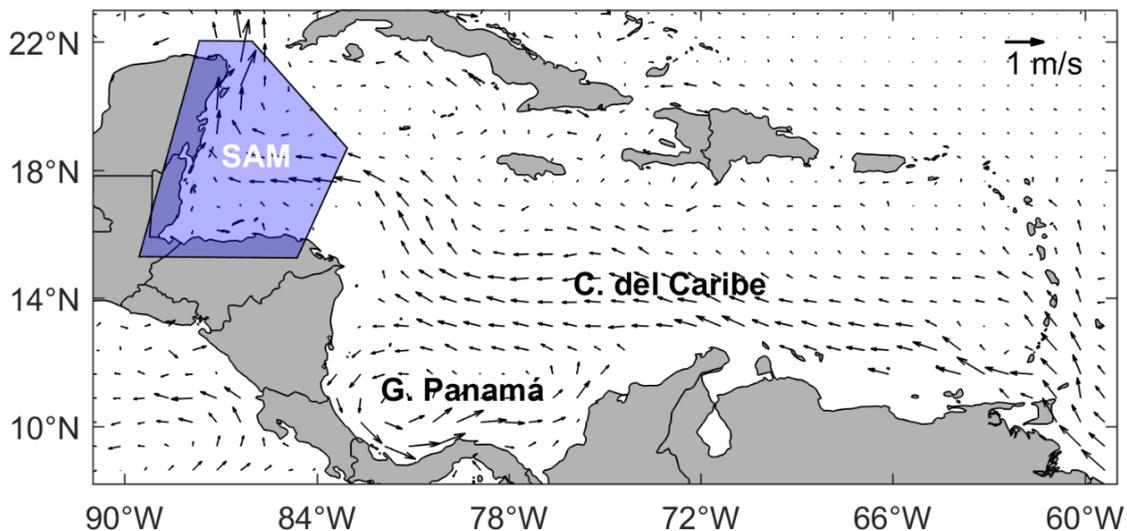


Figura 2. Circulación superficial media anual del Mar Caribe. Los datos provienen de boyas de deriva (NOAA, [http://www.aoml.noaa.gov/phod/dac/drifter\\_climatology.html](http://www.aoml.noaa.gov/phod/dac/drifter_climatology.html)). La zona azul corresponde al área de estudio, es decir la región del SAM.

La circulación del Mar Caribe es influenciada constantemente por los vientos Alisios del Atlántico Tropical, los cuales se encuentran bien establecidos y de mayor magnitud durante el verano. En promedio, los vientos del este y noreste predominan durante el invierno

mientras que los vientos del este y sureste predominan en verano. Frecuentemente, los vientos Alisios son interrumpidos por tormentas tropicales y huracanes en verano y otoño. Además, frentes fríos pueden pasar en la parte norte del Mar Caribe durante el invierno alterando también los Alisios (Sheng y Tang 2003).

## **6.2. Distribución de arrecifes coralinos**

El Sistema Arrecifal Mesoamericano es un ecosistema complejo, con alta biodiversidad, localizado al oeste del Mar Caribe. Este ecosistema mide aproximadamente 1000 km de longitud, iniciando en México (Isla Contoy) y extendiéndose hacia Belice, Guatemala y Honduras (Islas de la Bahía/Cayos Cochinos). Comprende 45 AMPs que proveen hábitats críticos para la alimentación, anidación y crianza de un número elevado de especies, de los cuales 35 abarcan la especie *A. palmata* (Ardisson *et al.* 2011, Kramer *et al.* 2015). La AMP más antigua es la Bahía Santo Thomas (Guatemala) creada en 1956, mientras que las más recientes son la franja norte y oriental de Cozumel (México), Turneffe (Belice) y la Bahía de Tela (Honduras) creadas en 2012. Por otro lado, la AMP con mayor superficie es el parque nacional marítimo de las Islas de la Bahía (Honduras) creada en 2010, la cual abarca aproximadamente 6449 km<sup>2</sup>. A pesar del aumento de la cobertura coralina (pasando de 10% a 16% en 10 años) y del número de peces (tantos herbívoros como comerciales), el estado de salud general del SAM (Índice de Salud Arrecifal o ISA) se considera regular (ISA = 2.8, en una escala de 5), variando de acuerdo a la zona estudiada (Kramer *et al.* 2015).

En México, los arrecifes coralinos (ISA = 3.0) se extienden a lo largo de aproximadamente 350 km (incluyendo Isla Cozumel y Banco Chinchorro) pero se divide en tres zonas: norte, centro y sur. La zona norte presenta arrecifes pocos profundos, de desarrollo parcial y con diversidad relativamente baja mientras que las zonas central y sur presentan arrecifes más continuos y con mayor desarrollo. Cabe resaltar que las localidades de Puerto Morelos, Sian Ka'an y Banco Chinchorro (un arrecife de plataforma que abarca aproximadamente 644 km<sup>2</sup> de arrecifes) se consideran como áreas claves para la conservación de *A. palmata* ya que presentan poblaciones saludables y bien desarrolladas (Ardisson *et al.* 2011, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014, Kramer *et al.* 2015, CONANP 2011).

En Belice, los arrecifes coralinos (ISA = 2.5) se presentan esencialmente en forma de barrera y plataforma, extendiéndose a lo largo de la plataforma continental. No obstante, la distribución de *A. palmata* parece relativamente fragmentada, abarcando esencialmente la zona norte y central de la barrera (Toscano 2007, Kramer *et al.* 2015) y, los arrecifes de plataforma Lighthouse, Turneffe y Glovers (Boulon *et al.* 2005, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014).

Guatemala ocupa solamente una pequeña porción costera de la región del SAM. No obstante, a pesar de los flujos de agua dulce que proviene de los ríos Motagua, Dulce y

Sarstún, se han encontrado varios tipos de arrecifes (ISA = 2.5) al extremo oeste de la costa, específicamente en Punta Manabique (Kramer *et al.* 2015). Sin embargo, ningún registro de *A. palmata* ha sido reportado en esta zona.

Finalmente, los arrecifes de Honduras (ISA = 3.3) se encuentran distribuidos principalmente en las Islas de la Bahía (incluyendo la remota Isla del Cisne). Este sistema está formado de un conjunto de islas de diferentes tamaños asociadas a numerosos arrecifes costeros, de parche y de barrera, donde abunda *A. palmata* (Rodríguez-Martínez *et al.* 2014, Kramer *et al.* 2015). No obstante, se ha descubierto recientemente un arrecife costero muy saludable en la Bahía de Tela (Banco Capiro), especialmente rico en colonias de *A. palmata* (Kramer *et al.* 2015).

## 7. Material y métodos

Se utilizó un modelo numérico biofísico para poder analizar la conectividad de *A. palmata* dentro de la región del SAM. El modelo está compuesto por dos partes complementarias: un modelo hidrodinámico (MOHID) y un modelo Lagrangiano offline (ICHTHYOP). El primero calcula los campos de velocidades (i.e.,  $u$  y  $v$ ) del SAM, mientras que, el segundo utiliza dichos campos de velocidades como entradas para calcular las trayectorias de larvas virtuales liberadas en la zona de estudio. Para cada paso de tiempo, las coordenadas de cada larva virtual se almacenaron en una base de datos tomando en cuenta si la larva se encuentra en una zona de reclutamiento o no (lett et al. 2007).

### 7.1. Modelo hidrodinámico

El MOdelo numérico HIDrodinámico MOHID Water Modelling System, desarrollado por MARETEC (Marine and Environmental Technology Research Center) en el instituto Superior Técnico (IST) de la Universidad Técnica de Lisboa, fue utilizado para el presente estudio. Este modelo permite resolver problemas hidrodinámicos (2D y 3D) en ambientes costeros (especialmente en aguas someras con batimetrías relativamente complejas), utilizando las ecuaciones de Navier-Stokes con las aproximaciones hidrostáticas y de Boussinesq.

MOHID fue configurado para ser aplicado en la región del SAM. Se diseñaron dos mallas ortogonales con separación constante entre las celdas (Fig. 3). La primera malla (padre) constó de 177 por 252 celdas con una resolución horizontal de aproximadamente 3 km, mientras que, la segunda malla (anidada o hija) constó de 465 por 690 celdas con una resolución horizontal de aproximadamente 1 km (es decir tres veces más fina). Ambas mallas poseen una sola capa sigma. La batimetría de la zona fue extraída del General Bathymetric Chart of the Oceans (i.e., Gebco) con una resolución espacial de 30 segundos de arco (~930 m) y fue interpolada (por promedio) a cada malla.

En un primer tiempo, las condiciones iniciales y los forzamientos (en las fronteras abiertas, o condiciones de frontera) de la primera malla fueron obtenidas del modelo global Copernicus (<http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/>). Los datos de corrientes (componentes  $u$  y  $v$ ) y la elevación de la superficie del mar (ADT), con una resolución espaciotemporal de  $1/12^\circ$  cada 24 horas, fueron interpolados e impuestos como solución a la primera malla del modelo.

Además de ser forzada por la primera malla, la malla anidada fue forzada por el viento con un periodo de acoplamiento de 24 horas. Los datos de vientos provinieron del Sistema de Predicciones Global (GFS por sus siglas en inglés) producidos por el Centro Nacional de Predicciones Ambientales (NCEP por sus siglas en inglés), con un intervalo de 3 horas y una

resolución espacial de  $1/4^\circ$  (<https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/model-data/model-datasets/global-forecast-system-gfs>).

MOHID simuló la hidrodinámica de la región del SAM por un periodo de cinco meses (julio – noviembre) para el año 2017. El mes de Julio fue considerado como la fase “spin up”, mientras que los meses restantes fueron utilizados por el modelo Lagrangiano ICHTHYOP para simular la dispersión larvaria de *A. palmata*. Cabe resaltar que el año utilizado (2017) representan un año “normal” y no fue afectado por eventos ENSO ([http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_v5.php](http://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php)).

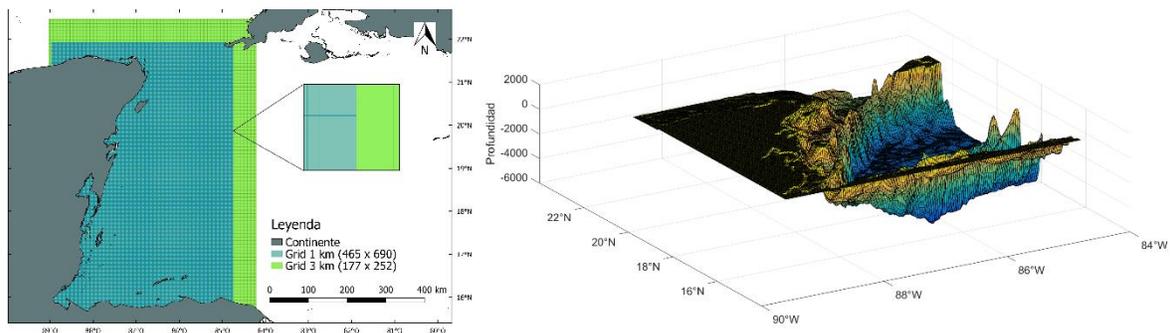


Figura 3. Configuración del modelo MOHID para la región del SAM. El rectángulo verde representa la malla padre ( $\sim 3$  km de resolución) y el rectángulo azul representa la malla hija ( $\sim 1$  km de resolución). La batimetría Gebco\_30 fue interpolada a ambas mallas (derecha).

## 7.2. Modelo Lagrangiano y parametrización

Las salidas del modelo hidrodinámico MOHID fueron transformadas mediante el programa MATLAB, para poder ser leídas adecuadamente por el modelo Lagrangiano ICHTHYOP v3.3. Las zonas de liberación y de reclutamiento se determinaron con base en a la distribución global de *A. palmata* (ReefBase [http://www.reefbase.org/gis\\_map/dataset](http://www.reefbase.org/gis_map/dataset) y UNEP-WCMC <http://data.unep-wcmc.org/datasets/13>) y, a su presencia en las áreas marinas protegidas de la región del SAM (Kramer *et al.* 2015). Específicamente, se discretizó el SAM mediante la formación de 621 polígonos de  $16 \text{ km}^2$ , los cuales tienen una doble función de liberación y reclutamiento (Fig. 4). Asumiendo que todos los polígonos poseen una productividad larvaria idéntica, se liberaron aleatoriamente  $5 \times 10^3$  larvas virtuales en cada polígono durante el periodo de desove de *A. palmata*.

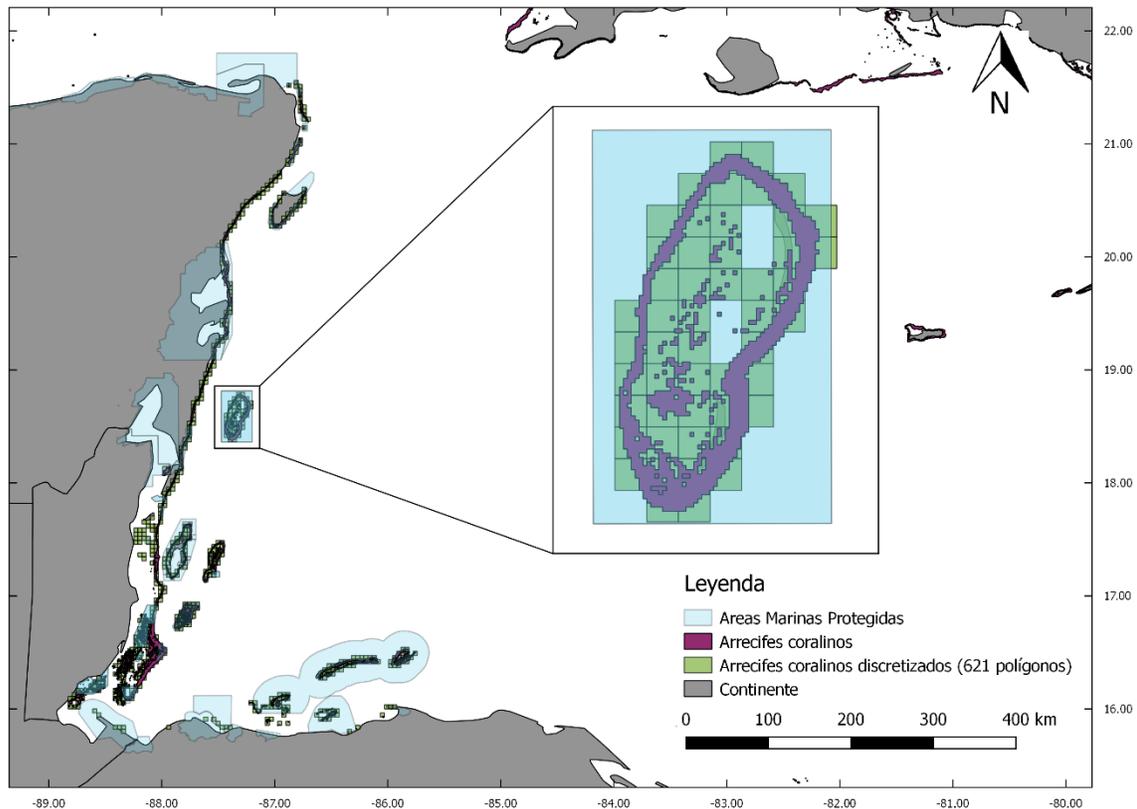


Figura 4. Discretización del SAM en 621 polígonos de 16 km<sup>2</sup> (rojo) y los polígonos de las áreas marinas protegidas (azul).

Debido a la dificultad de estudiar el comportamiento y los rasgos asociados al ciclo de vida de las larvas coralinas en su ambiente, se han desarrollado experimentos de laboratorios intentando aportar informaciones acerca de dichos procesos (Ritson-Williams *et al.* 2009, Connolly y Baird 2010, Figueiredo *et al.* 2013, Banaszak com. pers. 2017). Por lo tanto, para que las larvas virtuales utilizadas durante las simulaciones Lagrangianas se asemejen a verdaderas larvas de *A. palmata*, se incluyeron características biológicas derivadas de datos empíricos del ciclo de vida de dicha especie:

**Periodo de liberación de larvas:** Una vez al año, *A. palmata* tiende a soltar masivamente sus gametos (masculinos y femeninos) de manera sincrónica en la columna de agua, generalmente 3 a 7 días después de la luna llena de julio, agosto o septiembre (Szmant 1986, CONANP, Banaszak com. pers. 2017). Sin embargo, se ha reportado que, durante el año 2017, el evento de desove de *A. palmata* ocurrió después de la luna llena de agosto (7 de agosto 2017). Por lo cual, las liberaciones de partículas se efectuaron durante 5 días (a las 22:00 horas) a partir del segundo día posterior a la luna llena de agosto. En total, se liberaron 25,000 larvas por polígonos para el evento de desove 2017 (sumando 15, 525,000 larvas para todo el SAM).

**Periodo de pre-competencia:** Se ha reportado que el periodo de pre-competencia de las larvas de *A. palmata*, es decir el tiempo transcurrido entre la liberación de gametos y la formación de una plánula madura, es entre 3 y 5 días (Nishikawa *et al.* 2003, Connolly y Baird 2010). Por lo tanto, se utilizó un periodo de pre-competencia de 5 días para las diferentes simulaciones. Durante este tiempo, la larva todavía no posee la capacidad de asentarse, aun encontrándose en un parche de hábitat favorable (polígonos de reclutamiento).

**Periodo de competencia:** El periodo de competencia máximo, es decir el tiempo durante el cual una plánula mantiene la capacidad de asentarse cuando se encuentra en un hábitat favorable, ha sido estimado entre 20 y 30 días (Nishikawa *et al.* 2003, Connolly y Baird 2010). Por lo tanto, se utilizó un periodo de competencia máximo de 25 días para las diferentes simulaciones. Después de este periodo, las larvas se consideraron muertas debido a la falta de energía para realizar de manera exitosa la fase de reclutamiento. Cabe resaltar que la mayoría de las plánulas de *A. palmatas* del Caribe Mexicano tienden a asentarse en promedio entre 2 y 8 días después de la formación de la plánula. Sin embargo, ciertas plánulas pueden asentarse mucho después (Banaszak com. pers. 2017).

**Asentamiento:** Al volverse competentes las larvas se asentaron en el primer parche de hábitat que encontraron. Después de considerarse asentadas, las larvas se quedaron fija y fueron retirada del resto de la simulación (para no contabilizarlas dos veces). Este comportamiento refleja el hecho de que cuando una larva se encuentra en un hábitat favorable, puede cambiar su flotabilidad para hundirse e intentar sujetarse a la superficie del arrecife (Price 2010). No obstante, es posible que cuando las condiciones ambientales sean desfavorables (p.ej., velocidad de corrientes altas, turbulencia, etc.), las larvas no tienen el tiempo suficiente para efectuar el proceso de asentamiento.

**Reclutamiento:** El reclutamiento se refiere a la introducción de un nuevo individuo en una población. Para que el reclutamiento se considere efectivo, la larva tiene que desarrollarse en pólipo y llegar a la madurez sexual. Por lo tanto, este término fue empleado cuando una larva pasó el proceso de mortalidad post-asentamiento, asumiendo que logró ser parte integrante de la población.

**Mortalidad:** Cada larva liberada en la columna de agua posee cierta probabilidad de morir a medida que la simulación avanza. El proceso de depredación, la disponibilidad de nutrientes y la mortalidad natural afectan fuertemente la sobrevivencia de las larvas, principalmente al inicio del tiempo larvario (Connolly y Baird 2010, Figueiredo *et al.* 2013, Banaszak com. pers. 2018). Por consiguiente, después de cada paso de tiempo, una tasa de mortalidad fue aplicada durante el periodo planctónico. De acuerdo con Connolly y Baird (2010), la mortalidad natural del género *Acropora* tiende a ajustarse al modelo de

distribución de Weibull. Es decir que la mortalidad tiende a incrementar en los primeros días y, disminuye a medida que el tiempo pasa. La ecuación relativa a la mortalidad pre-  
 asentamiento (o pelágica) utilizada fue la siguiente:

$$S(t + 1) = S(t) \exp(-(\lambda t)^\nu) \quad (1)$$

Donde:

- $\lambda = 0.043$
- $\nu = 0.57$
- $\lambda =$  mortalidad instantánea
- $S =$  sobrevivencia
- $t =$  tiempo
- $\nu =$  parámetro de forma

Los valores de los parámetros  $\lambda$  y  $\nu$  del género *Acropora* fueron estimados por Connolly y Baird (2010).

Debido a que ICHTHYOP no posee la capacidad de incluir directamente la tasa de mortalidad en las simulaciones, la probabilidad de mortalidad se calculó directamente en las salidas de las simulaciones Lagrangianas (Garavelli *et al.* 2016) (Fig. 5). A cada paso de tiempo, fue aplicada aleatoriamente a las larvas pelágicas de una misma cohorte, una tasa de mortalidad (variable). Una cohorte se refiere a un grupo de larvas liberadas el mismo día, es decir 5000 larvas.

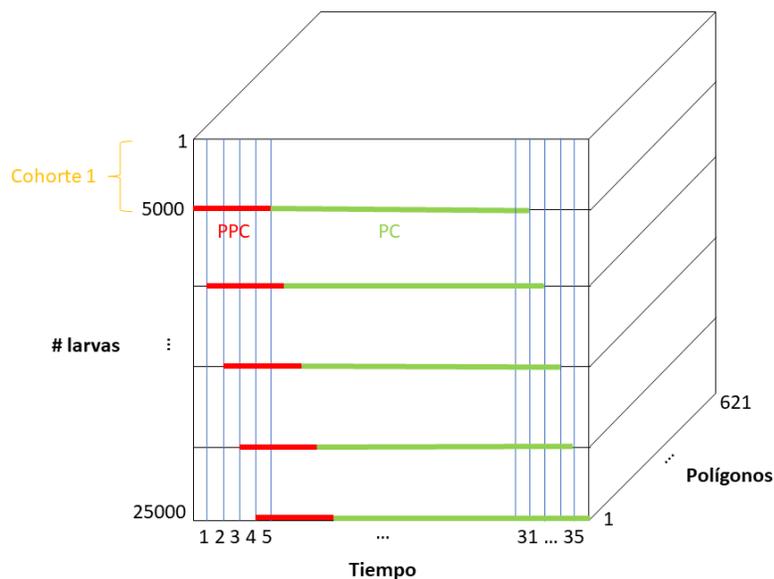


Figura 5. Representación espacial de las salidas del modelo Lagrangiano Ichthyop. PPC = Periodo de Pre-Competencia, PC = Periodo de Competencia.

Además, se ha reportado que las etapas de post-asentamiento (transformación de una larva en un pólipo), también presentan alta mortalidad (Ritson-Williams *et al.* 2009, Banaszak com. pers. 2018). Por lo tanto, se aplicó una tasa de mortalidad post-asentamiento siguiendo también el modelo de distribución de Weibull (ec. 1). Basado en el trabajo de Ritson-Williams, la tasa de mortalidad de *Acropora palmata* alcanzó 85% después de seis semanas. Por lo tanto, el parámetro  $\lambda$  se ajustó a 0.068 para cumplir con el resultado anterior. Asimismo, la tasa de mortalidad fue aplicada aleatoriamente a una misma cohorte (en este caso una cohorte se refiere a un grupo de larvas que reclutaron el mismo día). Cabe resaltar que si una larva se encontró en la interfase tierra-océano se mantuvo estática hasta el próximo paso de tiempo (p.ej., parámetro *Standstill*) y si esta salió del dominio, se consideró como muerta.

### 7.3. Análisis de datos

Utilizando las salidas del modelo Lagrangiano, se realizaron varias matrices de conectividad para resaltar los eventuales cambios en el patrón de dispersión; así como, para entender la dinámica general de la dispersión larvaria de *A. palmata* dentro del SAM. Las matrices de conectividad  $C_{ij}$  se calcularon como el número de larvas liberadas en una zona de liberación  $j$  que reclutaron en una zona de reclutamiento  $i$ . Si una larva recluta en su propia zona de liberación, se le llama auto-reclutamiento ( $C_{ii}$ , diagonal de la matriz) mientras que, si recluta en otra zona, se le llama reclutamiento subsidiario.

En un primer tiempo, se empleó el algoritmo de Louvain (o fast community unfolding) para detectar las eventuales zonas de mayor conectividad; también llamadas comunidades, existente dentro de una red compleja. Este algoritmo se basa en la optimización de la modularidad para descomponer una gráfica en subunidades (i.e., comunidades), es decir un conjunto de nodos altamente interconectados entre sí, pero débilmente interconectados con el resto de la red (Blondel *et al.* 2008). El algoritmo consta de dos fases. En la primera fase, cada nodo pertenece a su propia comunidad. Luego se calcula el incremento de modularidad al remover el nodo de su propia comunidad y, moviéndolo en la comunidad vecina. El nodo se queda en la comunidad con máxima modularidad. Esto se repite hasta alcanzar la máxima modularidad local, para cada nodo. En la segunda fase, los nodos perteneciendo a una comunidad fusionan en un “super-nodo” y se repite la primera fase hasta alcanza la máxima modularidad global. Este proceso también permite obtener una jerarquización de los diferentes patrones de comunidades. Este análisis resulta importante para resaltar los módulos funcionales escondidos dentro una red compleja, los cuales podrían tener una gran importancia ecológica (p.ej., subpoblaciones).

Posteriormente se aplicó la teoría de gráficas o redes, para poder evaluar la estructura metapoblacional de *A. palmata*; así como, la eficiencia de las AMPs del SAM en cuanto a la

conectividad larvaria de *A. palmata*. Generalmente, una gráfica está constituida de un conjunto de nodos y un conjunto de aristas, es decir un vínculo uniendo a dos nodos (Blondel *et al.* 2008, Urban *et al.* 2009, Trembl *et al.* 2008, Lequeux *et al.* 2018). Si las aristas presentan dirección, se les llaman arcos y cuando las aristas poseen valores asociados, la gráfica se considera ponderada. En el presente estudio, las subpoblaciones detectadas por el algoritmo de Louvain representaron los nodos y el nivel de conectividad representó los arcos (i.e., probabilidad o número de larvas). Por lo tanto, se sumaron los valores de reclutamiento asociados a los polígonos (discretizados) ubicados dentro de una misma subpoblación, para obtener los valores representativos de cada subpoblación (auto-reclutamiento y reclutamiento subsidiario).

Se analizó la vecindad o grado (ingrado y exgrado) de cada nodo; es decir, el número de localidades conectadas directamente a un nodo particular (Urban *et al.* 2009, Trembl *et al.* 2008, Lequeux *et al.* 2018). El ingrado se refiere al número de localidades “llegando” a un nodo (i.e., upstream), mientras que el exgrado se refiere al número de localidades “saliendo” de dicho nodo (i.e., downstream). Cabe resaltar que el valor de cada arco fue prioritario en lugar del número de conexiones. Este análisis permitió discernir si una subpoblación actúa como fuente larvaria o como sumidero.

Finalmente, se calculó la centralidad intermedia de cada subpoblación, es decir la proporción de rutas más cortas entre cada par de nodos, pasando por un nodo particular (Newman 2005, Trembl *et al.* 2008, Lequeux *et al.* 2018). Esta métrica resalta los nodos más usados dentro de una misma red, lo cual resulta importante para destacar las subpoblaciones actuando como “stepping stones” (más transitadas). La centralidad intermedia se calculó de la siguiente manera:

$$c(u) = \sum_{s,t \neq u} \frac{n_{st}(u)}{N_{st}} \quad (2)$$

Donde  $n_{st}(u)$  es el número de rutas más cortas de  $s$  hacia  $t$  que pasan por el nodo  $u$ , y  $N_{st}$  es el número total de rutas más cortas de  $s$  hacia  $t$ .

## 8. Resultados

Los resultados se dividieron en tres partes: la validación del modelo hidrodinámico, la estimación de la conectividad de *A. palmata* y, la eficiencia de la red de AMPs en representar la conectividad de *A. palmata* dentro del SAM.

### 8.1. Validación del modelo hidrodinámico

Antes de utilizar un modelo hidrodinámico con cierto grado de confianza, es necesario evaluar su capacidad en representar y/o predecir la realidad. No obstante, validar cualitativa y cuantitativamente un modelo hidrodinámico resulta generalmente difícil, debido a la escasez de datos *in situ* disponible y en la escala espaciotemporal requerida. En el presente estudio, la escala espaciotemporal relativamente fina del modelo (3 y 1 km cada 2 horas, respectivamente) dificultó la adquisición de datos *in situ* comparables. Sin embargo, se utilizaron datos principalmente derivados de imágenes satelitales para poder comparar los componentes zonales ( $u$ ) y meridionales ( $v$ ) de las corrientes; así como, la elevación de la superficie del mar. Cabe resaltar que, debido a la baja resolución de los datos satelitales, solamente se validó el modelo de 3 km (menor resolución). Efectivamente, el modelo de 1 km presenta procesos de escala espaciotemporal menores provocando cierto ruido en la señal de mesoescala, impidiendo poder comparar adecuadamente los datos del modelo hidrodinámico y los datos satelitales. Se ha observado que el modelo de 1 km presenta contra corrientes costeras (p.ej., parte sur de Cozumel) y giros de escala menores relativamente persistentes (p.ej., Cozumel, Sian Ka'an), pudiendo transportar y/o mantener las partículas en regiones específicas.

Los datos utilizados como referencia fueron los datos del modelo de corrientes superficiales global OSCAR (Ocean Surface Current Analysis Real-Time por sus siglas en inglés), con una resolución espacial de  $1/3^\circ$  y temporal de 5 días ([https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/OSCAR\\_L4\\_OC\\_third-deg](https://podaac.jpl.nasa.gov/dataset/OSCAR_L4_OC_third-deg)). Los datos contienen estimaciones de las componentes zonal ( $u$ ) y meridional ( $v$ ) de las corrientes superficiales, calculadas a partir de la elevación de la superficie del mar, de los vientos y de la temperatura superficial del mar (dichos datos provienen de varios satélites e instrumentos *in situ*). Además, se utilizaron los datos de altimetría AVISO, con una resolución espacial de  $1/4^\circ$  y temporal de un día (<https://www.aviso.altimetry.fr/en/data/products/sea-surface-height-products/global/ma dt-h-uv.html>). Los datos de AVISO representan la topografía dinámica absoluta (ADT por sus siglas en inglés); es decir, a la suma de la topografía dinámica media (MDT por sus siglas en inglés) y de la anomalía del nivel del mar (SLA por sus siglas en inglés), calculada a partir de diferentes satélites. Para poder comparar cualitativa y cuantitativamente los datos del modelo hidrodinámico MOHID con los datos de referencia (p.ej., OSCAR y AVISO), las variables del modelo hidrodinámico MOHID se interpolaron a la resolución

espacial de las variables de referencia (menor resolución espaciotemporal) y, se realizaron promedios mensuales.

### 8.1.1. Validación de las componentes zonal y meridional

En general, el modelo hidrodinámico MOHID representa relativamente bien el patrón de corrientes del SAM tanto cualitativa como cuantitativamente ( $R_{total}^2 = 0.62$ ). Especialmente la variabilidad mensual de la corriente del Caribe, la cual rige el patrón de circulación regional (Fig. 6).

Durante el mes de agosto, la Corriente del Caribe entra oblicuamente en la frontera este del modelo y se desvía hacia el norte para seguir la costa mexicana y finalmente salir por el Canal de Yucatán. No obstante, la Corriente del Caribe calculada por el modelo hidrodinámico MOHID parece ser más ancha y con una magnitud ligeramente inferior a la reportada por el modelo global OSCAR (como lo indica la regresión lineal en ambos componentes). Esta ligera diferencia repercute en la región suroeste del modelo hidrodinámico MOHID, forzando la corriente a fluir hacia el oeste y no hacia el norte (como lo muestra el modelo global OSCAR). Sin embargo, se puede observar un giro anticiclónico bien definido, centrado en  $20^\circ \text{ N} - 85^\circ \text{ W}$  en la región noreste de ambos modelos.

De septiembre a noviembre, la Corriente del Caribe entra casi perpendicularmente en la frontera este del modelo, se desvía hacia el norte y sale por el Canal de Yucatán (como anteriormente). Este ligero cambio de dirección permite la intensificación y el desplazamiento del giro anticiclónico hacia el oeste. A medida que el giro anticiclónico se desplaza hacia la costa mexicana, un nuevo giro ciclónico del mismo tamaño aparece junto a él. En noviembre, ambos giros (anticiclónicos y ciclónicos) se encuentran ubicados en  $19.5^\circ \text{ N} - 86^\circ \text{ W}$  y  $20^\circ \text{ N} - 85^\circ \text{ W}$ , respectivamente. A partir de septiembre, otro giro ciclónico aparece en la región suroeste del modelo hidrodinámico MOHID ( $16.5^\circ \text{ N} - 87^\circ \text{ W}$ ). No obstante, este último empieza a percibirse solamente a partir de octubre en el modelo global OSCAR ( $17^\circ \text{ N} - 86^\circ \text{ W}$ ).

Las gráficas de correlaciones muestran que el mes de octubre fue cuando los resultados del modelo hidrodinámico MOHID se asemejaron más a los datos de referencia ( $R_u^2 = 0.69$  y  $R_v^2 = 0.83$ ), seguido de septiembre ( $R_u^2 = 0.52$  y  $R_v^2 = 0.69$ ), agosto ( $R_u^2 = 0.41$  y  $R_v^2 = 0.71$ ) y finalmente noviembre ( $R_u^2 = 0.38$  y  $R_v^2 = 0.71$ ). Además, se puede observar que el modelo tiende a subestimar ambas componentes (orientación de la línea de regresión lineal), principalmente cuando las velocidades son altas.

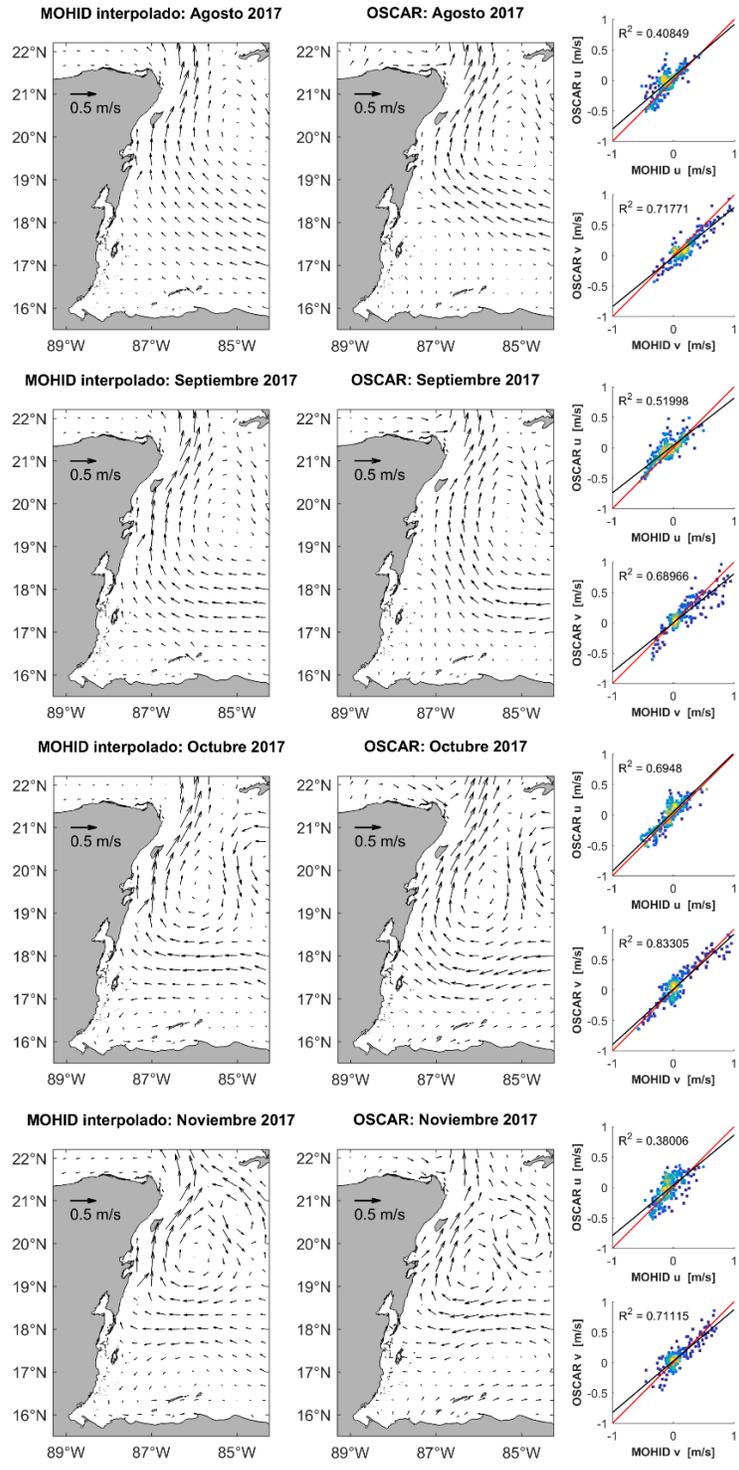


Figura 6. Mapas de corrientes superficiales de agosto a noviembre 2017. La primera columna corresponde a los resultados interpolados del modelo hidrodinámico MOHID, mientras que la segunda columna corresponde a los resultados del modelo global OSCAR. La tercera columna corresponde a las gráficas de dispersión de cada componente (u y v) de la velocidad de la corriente, con su respectivo coeficiente de determinación ( $R^2$ ). La línea roja representa una correlación perfecta (hipotética) entre el modelo hidrodinámico MOHID y el modelo global OSCAR. Mientras que, la línea negra representa la regresión lineal existente entre ambos modelos.

### 8.1.2. Validación de la elevación de la superficie del mar

La elevación de la superficie del mar del modelo hidrodinámico MOHID se comparó mensualmente con imágenes satelitales de altimetría AVISO (Fig. 7). Generalmente, la elevación de la superficie del mar calculada por MOHID corresponde a la topografía dinámica promedia (MDT por sus siglas en inglés) más la anomalía de la superficie del mar (SLA por sus siglas en inglés). Sin embargo, existe ligeras diferencias entre la elevación de la superficie del mar generada por MOHID (y otros modelos hidrodinámicos tales como HYCOM, ROMS, etc.) y datos de altimetría, lo que dificulta su comparación. En altimetría, los datos de mareas son generalmente eliminados; así como, la variabilidad de la anomalía de la superficie del mar generada por procesos de alta frecuencia (i.e., ondas costeras atrapadas). Por lo tanto, puede existir un desfase entre los datos calculados mediante modelos hidrodinámicos y los datos de altimetría. No obstante, como lo sugieren varios expertos (foros de MOHID y ROMS), este desfase puede ser compensado por una constante fija (i.e., offset) para poder ser comparados adecuadamente. En este estudio, se utilizó una constante de 0.45 (i.e., promedio de la ADT) para poder analizar ambos juegos de datos.

De manera general, el modelo hidrodinámico MOHID representa muy bien la elevación de la superficie del mar ( $R_{total}^2 = 0.87$ ). Así como para los componentes de velocidad ( $u$  y  $v$ ), el modelo tiende a subestimar ligeramente los valores de AVISO (ver las gráficas de dispersión). De agosto a noviembre, la elevación de la superficie del mar tiene un comportamiento similar a las corrientes superficiales antes mencionadas. Es decir que, durante agosto y septiembre, el giro anticiclónico presenta una elevación de aproximadamente 1 m ubicado en 20° N – 85° W. Mientras que, durante octubre y noviembre, este se mueve hacia el oeste dejando aparecer un giro ciclónico con una elevación de aproximadamente 0.5 m en su centro. Cabe resaltar que, en todos los meses, la región noroeste presenta una elevación casi nula.

Finalmente, el patrón de corrientes superficiales y la elevación del nivel del mar generados por el modelo hidrodinámico MOHID resultaron satisfactorios (i.e., alto  $R^2$ ) para poder realizar estudios de dispersión larvaria. Cabe resaltar que el patrón de corrientes superficiales de la zona no fue afectado por ningún huracán durante el periodo de dispersión larvaria. Estos pasaron antes/después de iniciar/finalizar las simulaciones Lagrangianas. El huracán más cercano a las fechas de dispersión larvaria fue el huracán Franklin, el cual entró en la zona de estudio el 7 e impactó las costas de Veracruz el 10 de agosto 2017, es decir 2 días antes de las simulaciones ([https://www.nhc.noaa.gov/gis/archive\\_besttrack.php?year=2017](https://www.nhc.noaa.gov/gis/archive_besttrack.php?year=2017)).

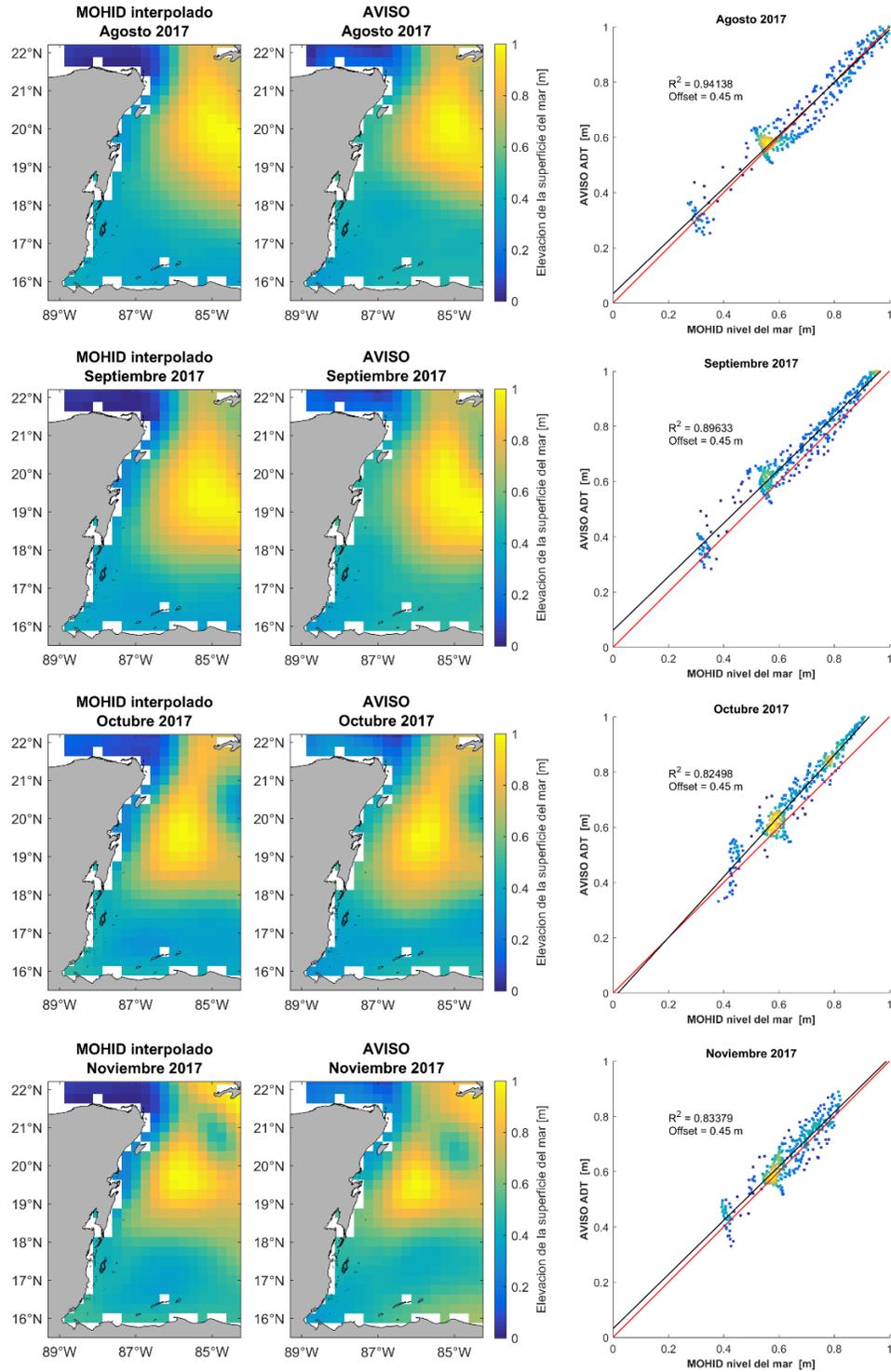


Figura 7. Mapas de elevación de la superficie del mar (m) de agosto a noviembre 2017. La primera columna corresponde a los resultados interpolados del modelo hidrodinámico MOHID, mientras que la segunda columna corresponde a los resultados de AVISO. La tercera columna corresponde a las gráficas de dispersión, con su respectivo coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y el offset (0.45 m) utilizado para ajustar los datos del modelo MOHID. La línea roja representa una correlación perfecta (hipotética) entre el modelo hidrodinámico MOHID y AVISO. Mientras que, la línea negra representa la regresión lineal existente entre ambos juegos de datos.

## 8.2. Conectividad de *Acropora palmata*

### 8.2.1. Matriz de conectividad total

La matriz de conectividad total representa de manera gráfica, el transporte larvario potencial entre cada polígono de las simulaciones (Fig. 8). En general, la magnitud del transporte larvario se encuentra relativamente baja. De las 15, 525,000 partículas liberadas, solamente el 18% (2, 790,984 partículas) reclutaron dentro del SAM. Las otras partículas fueron exportadas fuera del dominio (principalmente al norte) o murieron antes de encontrar un polígono para poder reclutar a tiempo. Sin embargo, algunos polígonos alcanzan un reclutamiento superior a 8000 larvas por año. Estos polígonos se encuentran mayormente a lo largo de la diagonal de la matriz, indicando que los procesos de auto-reclutamiento y de reclutamiento subsidiario entre polígonos cercanos son dominantes. Además, también existe reclutamiento subsidiario significativo entre polígonos lejanos (p.ej., de Belice a México). Por otro lado, se puede observar que la dirección del transporte larvario ocurre casi exclusivamente de sur a norte (i.e., parte superior de la matriz de conectividad), lo que concuerda con el patrón de circulación regional.

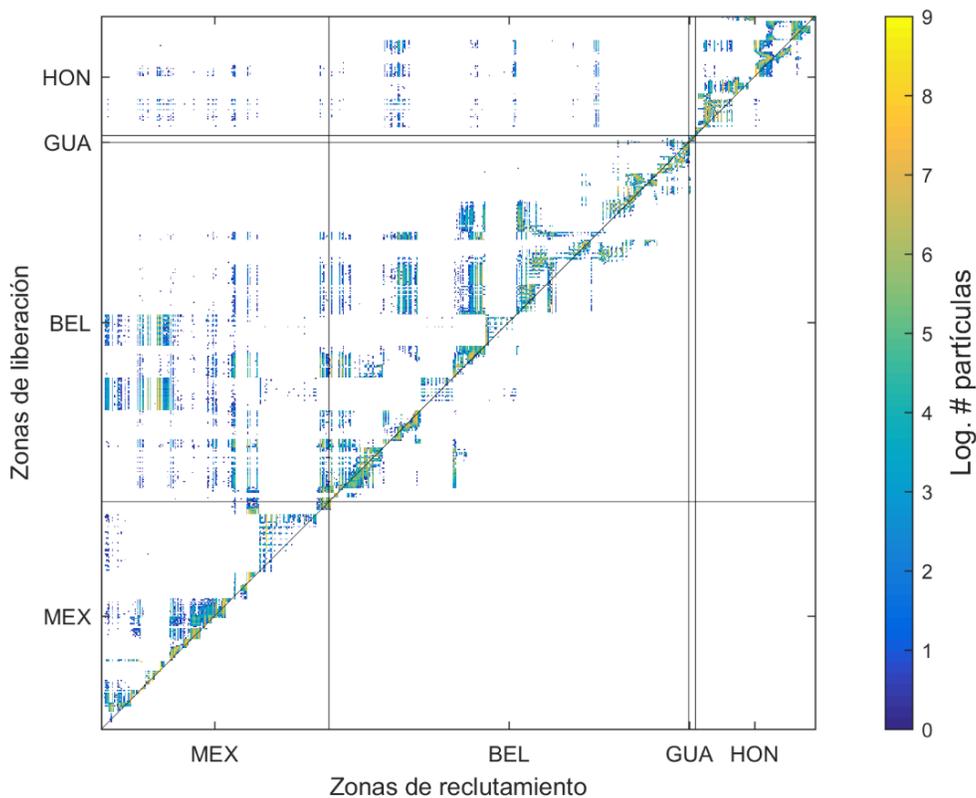


Figura 8. La matriz de conectividad representa el transporte larvario potencial entre los 621 polígonos del SAM después de 25 días de deriva. Las líneas negras representan los diferentes países formando parte del SAM: MEX (México), BEL (Belice), GUA (Guatemala) y HON (Honduras).

### 8.2.2. Metapoblación de *Acropora palmata* dentro del SAM

Se utilizó el algoritmo de Louvain (Blondel *et al.* 2008), el cual se basa en la optimización de la modularidad, para poder detectar las zonas de mayor conectividad (también llamadas comunidades) dentro de la matriz de conectividad total. Dichas zonas de alta conectividad fueron asimiladas a las subpoblaciones de una misma metapoblación. Una metapoblación se define como una población de poblaciones, es decir unas subpoblaciones locales separadas geográficamente, entre las cuales existe cierto intercambio de individuos (Hanski, 1999).

A mayor modularidad, se detectó una sola metapoblación de *A. palmata* dividida en 15 subpoblaciones (Fig. 9, Izq.). Estas subpoblaciones presentan muy alta conectividad interna y poca conectividad externa (i.e., con otras subpoblaciones). Además, las subpoblaciones detectadas por el algoritmo siguen un patrón geográfico relativamente bien establecido (Fig. 9. Der.). La mayoría de las subpoblaciones son generalmente compuestas por un grupo de polígonos relativamente cercanos (p.ej., Akumal) y dividen el SAM de manera natural. Excepto la subpoblación compuesta por Cozumel, Lighthouse y Glovers (color naranja), la cual está dividida en dos grandes grupos de polígonos localizados a más de 300 kilómetros de distancia (Cozumel y Lighthouse – Glovers).

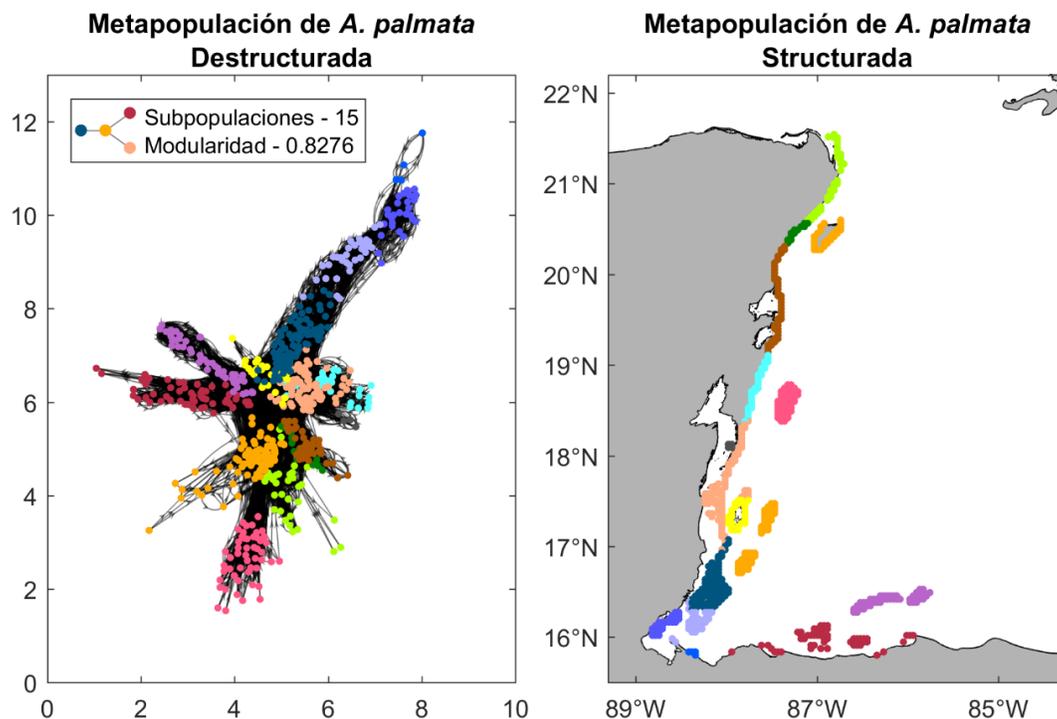


Figura 9. Detección de la metapoblación de *Acropora palmata* mediante el algoritmo de Louvain. Las zonas de mayor conectividad se encuentran del mismo color y representan una subpoblación diferente. El panel izquierdo representa los 621 polígonos divididos en subpoblaciones y su conectividad (flechas negras). El panel derecho representa los 621 polígonos geolocalizados divididos en subpoblaciones.

### 8.2.3. Conectividad genética y demográfica de *Acropora palmata*

Los polígonos (i.e., los nodos) y el transporte larvario asociado (i.e., los arcos) que pertenecieron a una misma subpoblación se fusionaron en un “super nodo” representativo de esta misma subpoblación. El transporte larvario correspondiente fue estandarizado con respecto al número de polígonos que presentó cada subpoblación. Por lo tanto, se obtuvo una nueva matriz de conectividad representativa de la estructura metapoblacional de *A. palmata* dentro del SAM. Dicha matriz fue subdividida con base en la magnitud del transporte larvario (Fig. 10).

La magnitud del transporte larvario potencial entre cada subpoblación (i.e., matriz estandarizada) es muy variable (1 – 478 768 larvas) y puede afectar de manera diferente la dinámica metapoblacional de *A. palmata*. Un transporte larvario débil (p.ej., una larva por año), afectará una subpoblación únicamente a nivel genético. Es decir que la diversidad genética de una subpoblación será mantenida mediante la introducción de nuevos genes, sin afectar el crecimiento poblacional de esta. Por otro lado, un transporte larvario fuerte (p.ej., > 1000 de larvas por año), afectará una subpoblación tanto a nivel genético, como a nivel demográfico. Si el número de larvas importadas es superior, inferior o igual al número de colonia corallinas muertas, la población tendrá a aumentar, disminuir o mantenerse, respectivamente. Por consiguiente, se destacaron las conexiones demográficas mediante un umbral de probabilidad igual o superior a 0.001 (Trembl & Halpin 2012).

Este límite permitió separar la conectividad genética de la conectividad demográfica, las cuales representan el 28 y 14% de una conectividad perfecta hipotética (i.e., matriz de conectividad totalmente llena), respectivamente. Estos valores son relativamente bajos, pero aceptables tomando en cuenta los patrones de corrientes de la región (i.e., las corrientes fluyen casi exclusivamente de sur a norte, restringiendo las conexiones en sentido contrario). Además, el análisis de componentes débiles demostró la buena conectividad de las subpoblaciones de *A. palmata* dentro del SAM tanto a nivel genético como demográfico (Fig. 10, izq.). Solamente la subpoblación de Banco Chinchorro se encuentra aislada del resto de las subpoblaciones, pero únicamente a nivel demográfico. Es decir que las larvas que logran reclutar en Banco Chinchorro son tan escasas que no afectan su dinámica poblacional, pero si aportan variabilidad genética.

En ambos escenarios, el auto-reclutamiento; así como, el reclutamiento subsidiario entre subpoblaciones cercanas, son los procesos predominantes (al igual que la matriz de conectividad inicial). Sin embargo, se destacaron dos transportes larvarios de gran magnitud entre Lighthouse - Glovers y Cozumel, los cuales están separadas por más de 300 km. La magnitud de este transporte es probablemente responsable de la unión de estas tres localidades en una misma subpoblación.

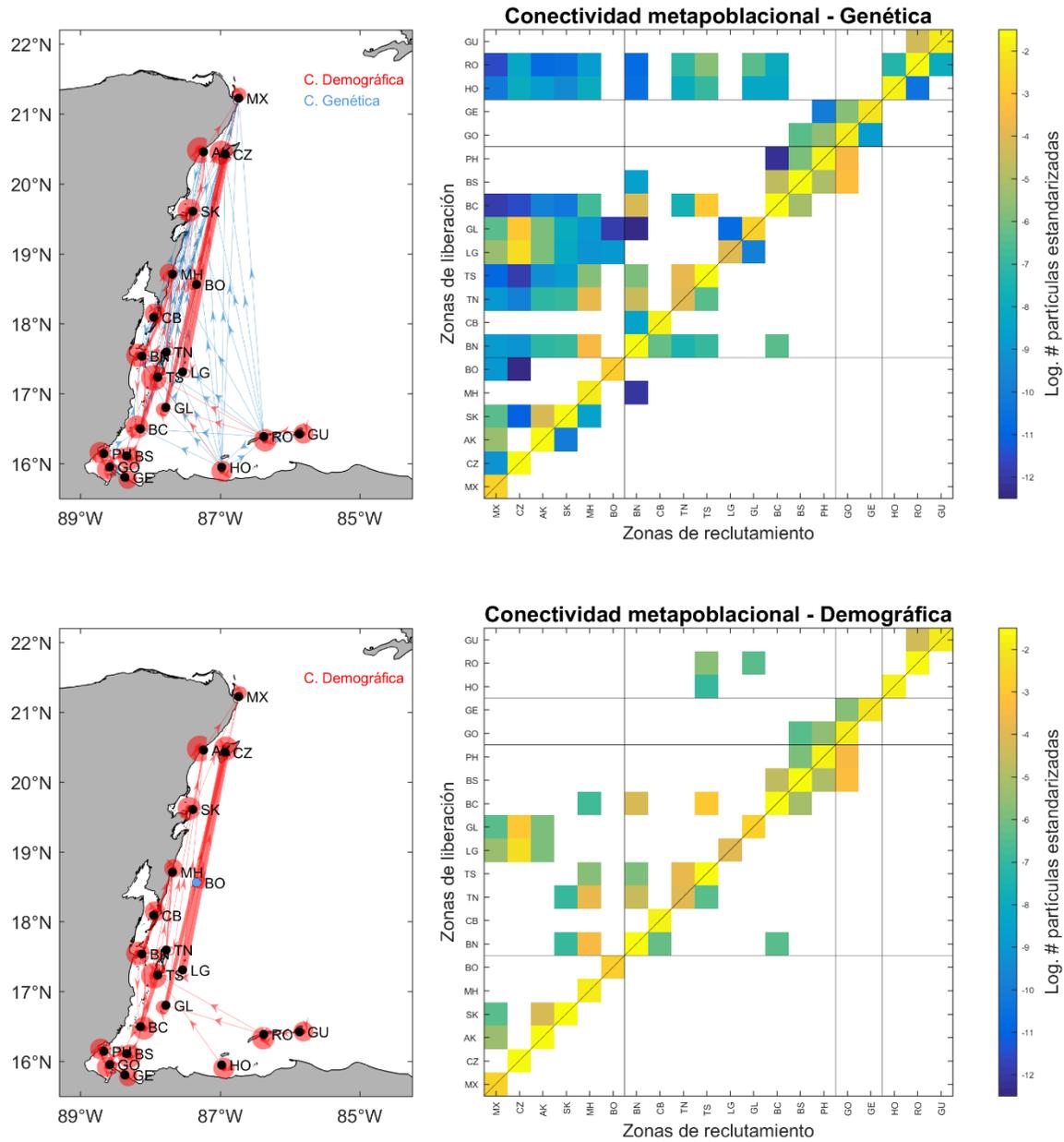


Figura 10. Representaciones del transporte larvario potencial entre las subpoblaciones de *Acropora palmata*. El panel superior e inferior representan la conectividad genética ( $<0.001$ ) y demográfica ( $\geq 0.001$ ), respectivamente. La columna de la izquierda representa el transporte larvario en forma de gráfica (i.e., conjunto de nodos y arcos). Las flechas o arcos azules/rojas representan respectivamente la conectividad genética/demográfica y, el grosor es proporcional a la magnitud del transporte larvario. Los arcos que regresan a su punto de origen representan el auto-reclutamiento. Los colores de los nodos representan los componentes débiles. La columna de derecha representa el transporte larvario en forma de matriz de conectividad. Las líneas negras representan los diferentes países incluidos dentro del SAM (México, Belice, Guatemala y Honduras) mientras que los acrónimos representan las subpoblaciones. Subpoblaciones de México: MX (México norte), CZ (Isla de Cozumel), AK (Akumal), SK (Sian Ka'an), MH (Mahahual), BO (Banco Chinchorro). Subpoblaciones de Belice: BN (Belice norte), CB (Corozal Bay), TN (Turneffe norte), TS (Turneffe sur), LG (Lighthouse), GL (Glovers), BC (Belice centro), BS (Belice sur), PH (Port Honduras). Subpoblaciones de Guatemala: GO (Guatemala oeste), GE (Guatemala este). Subpoblaciones de Honduras: HO (Honduras), RO (Roatan) y GU (Guanaja). Ciertas subpoblaciones fueron divididas para facilitar la visualización espacial de estas (p.ej., Roatan y Guanaja) y el transporte larvario fue estandarizado en función de la superficie de cada subpoblación.

#### 8.2.4. Teoría de gráficas – métricas

El análisis de vecindad se enfoca en detectar las conexiones entrantes y salientes de cada nodo y por consiguiente provee información acerca de la función ecológica (p.ej., fuente o sumidero) de cada subpoblación. Las subpoblaciones consideradas como fuentes larvarias se localizan en Belice, principalmente en Lighthouse, Belice Centro, Glovers, Belice Norte y Belice Sur (Fig. 11A). Dichas subpoblaciones fuentes son muy importante debido a que promueven el transporte larvario a lo largo de toda la metapoblación.

Por otro lado, las subpoblaciones consideradas como sumideros larvarios se encuentran más dispersas a lo largo del SAM (Fig. 11B). La subpoblación sumidero más importante es la Isla de Cozumel, seguida por Mahahual, Guatemala Oeste, Turneffe Sur y Belice Norte. Dichos sumideros presentan la ventaja de adquirir nuevos individuos provenientes de otras subpoblaciones (i.e., principalmente las subpoblaciones fuentes) y aumentar su potencial de resiliencia.

La centralidad intermedia destaca los nodos de mayor influencia dentro de una red (Fig. 11C). A nivel ecológico, dichos nodos o subpoblaciones pueden servir de localidad intermedia, también llamadas “Stepping Stone”, para que las larvas accedan a otras localidades más alejadas a lo largo de varios eventos multigeneracionales. Generalmente, las subpoblaciones de *A. palmata* presentan una centralidad intermedia relativamente alta, lo que indica que existen varias subpoblaciones consideradas como “stepping stones”. Las subpoblaciones con mayor centralidad intermedia son Belice Norte (0.69), Belice Centro (0.57), Belice Sur (0.40), Sian Ka’an (0.30) y Turneffe Sur (0.25). Belice permite conectar las subpoblaciones de Honduras con México mientras que Sian Ka’an permite conectar Belice con el norte de México.

Finalmente, se calculó el nivel de resiliencia de cada subpoblación realizando el análisis de vecindad tomando en cuenta el auto-reclutamiento (Fig. 11D). Una subpoblación puede mantenerse estable mediante el solo proceso de auto-reclutamiento; sin embargo, recibir otro aporte larvario puede ser crítico para la resiliencia de una subpoblación, especialmente si esta presenta niveles de degradación avanzada. En este sentido, la mayoría de las subpoblaciones se encuentran relativamente resilientes, siendo las subpoblaciones de Cozumel, Turneffe Sur, Akumal, Mahahual y Guatemala Oeste las más resilientes. No obstante, se necesita hacer énfasis en la protección de las subpoblaciones de Lighthouse, Turneffe Norte y Banco Chinchorro las cuales presentan una resiliencia muy baja.

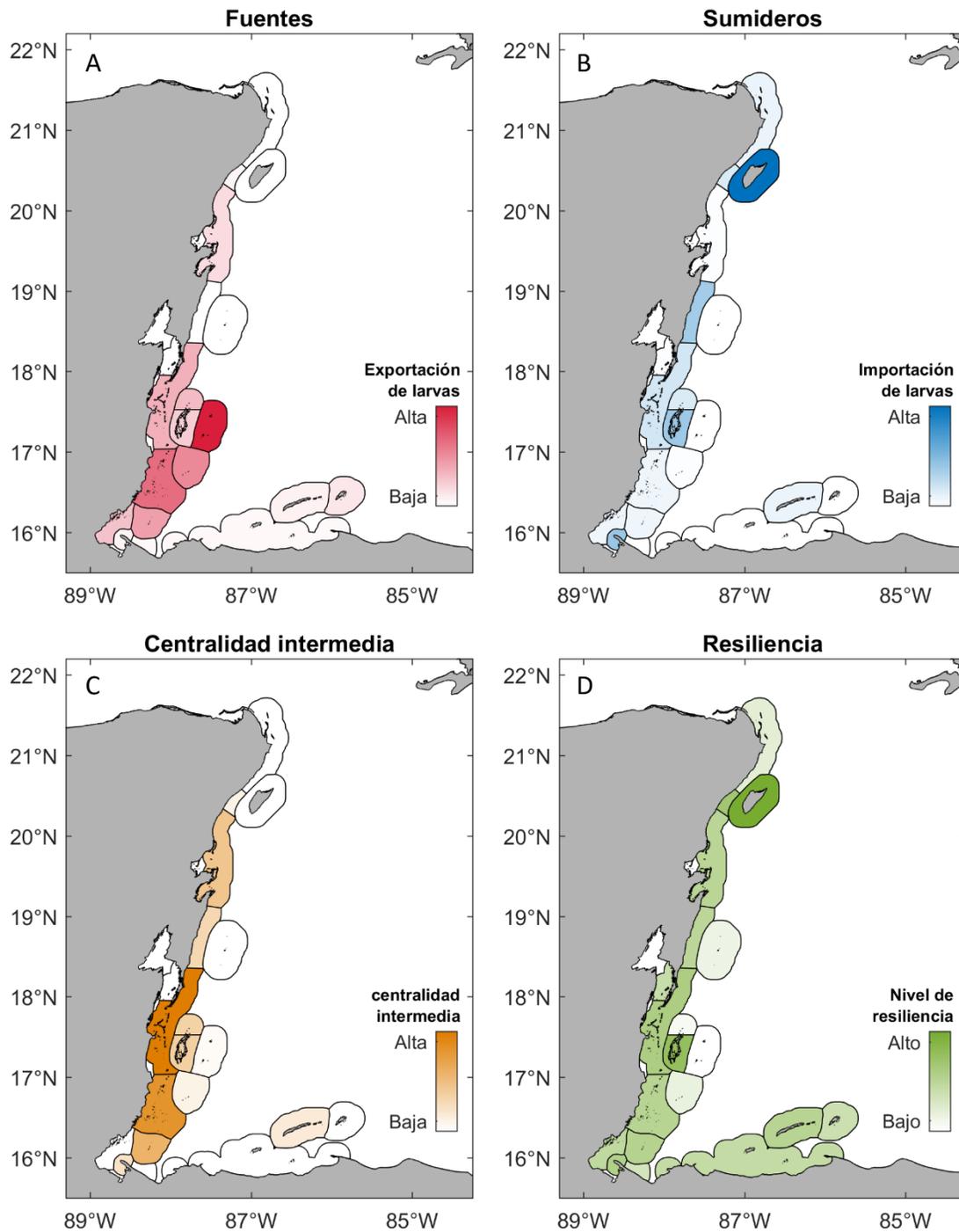


Figura 11. Conectividad de las subpoblaciones de *Acropora palmata*. Análisis de vecindad - fuentes larvarias (panel superior izquierda - A). Análisis de vecindad - sumideros larvarios (panel superior derecha - B). Análisis de centralidad intermedia (panel inferior izquierda - C). Análisis de resiliencia (panel inferior derecha - D). Los valores de las métricas de conectividad son representados por la intensidad del color.

### **8.3. Eficiencia de la red de AMPs**

#### **8.3.1. Eficiencia en cuanto la conectividad**

Para poder averiguar la eficiencia de la red de AMPs del SAM en cuanto a la representatividad de la conectividad de *A. palmata*, se removieron los polígonos externos a las AMPs y se realizaron dos nuevas matrices de conectividad de la misma dimensión (i.e., genética y demográfica). Todas las subpoblaciones detectadas por el algoritmo de Louvain están protegidas por lo menos por una AMP, excepto la subpoblación de Mahahual, la cual está protegida parcialmente por una pequeña parte de la AMP de Xcalac y Sian Ka'an (pero no posee ninguna AMP propia). Cabe resaltar que las AMPs pueden cubrir solamente alguna parte de la subpoblación (p.ej., Akumal) o la subpoblación entera (p.ej., Banco Chinchorro), lo cual tiene un impacto importante en la representatividad de la conectividad de *A. palmata* dentro del SAM.

Los resultados muestran que la red de AMPs alcanza a reproducir el 85 y 71% de la conectividad metapoblacional de *A. palmata* a nivel genético y demográfico, respectivamente (Fig. 12). No obstante, la magnitud de la conectividad representada por las AMPs es menor. En general, el auto-reclutamiento es el proceso más afectado. Principalmente en las subpoblaciones parcialmente protegidas tales como Akumal, Mahahual, Belice Norte, Belice Centro, Belice Sur y Port Honduras. Cabe resaltar que el proceso de auto-reclutamiento de Mahahual ya no es demográficamente relevante. Por lo tanto, su preservación reposa exclusivamente sobre el reclutamiento subsidiario proveniente de otras AMPs localizadas en Belice Norte y Turneffe. Por otra parte, el reclutamiento subsidiario también se ve afectado en algunas conexiones de larga distancia, como entre Lighthouse y Cozumel.

A pesar de la buena representatividad de la conectividad de *A. palmata*, ciertas conexiones demográficamente importantes no pudieron ser reproducidas mediante la configuración actual de la red de AMPs (color rojo en la matriz de conectividad). Lo cual tiene consecuencias importantes en la estructura de la metapoblación (Fig. 13). El análisis de componentes débiles mostró que en lugar de tener 2 componentes aislados (Banco Chinchorro y el resto del SAM), la red de AMPs presenta 4 componentes aislados. Estos componentes son Banco Chinchorro, Corozal Bay, Belice – Guatemala y el resto del SAM. Estas fracturas entre Belice Sur y Belice Centro y entre Belice Norte y Corozal Bay no permiten un transporte larvario suficiente para mantener conectividad demográfica en estas subpoblaciones.

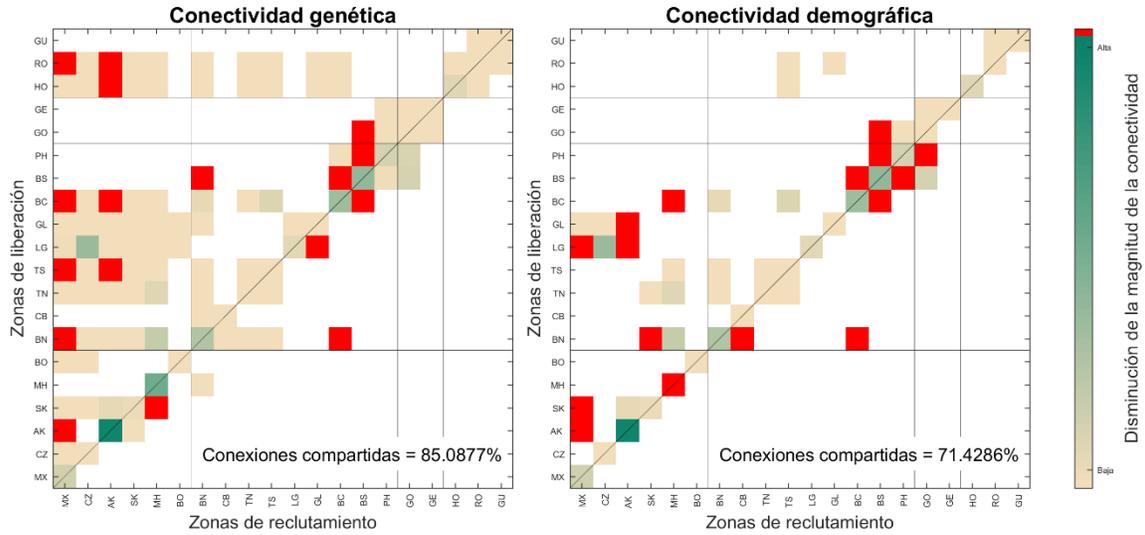


Figura 12. Comparación entre la conectividad metapoblacional total y la conectividad de las AMPs del SAM. El panel izquierdo/derecho representa la conectividad genética/demográfica, respectivamente. La escala de colores representa la diferencia de magnitud entre conexiones existentes y el color rojo representa las conexiones faltantes entre la conectividad metapoblacional y la conectividad de las AMPs.

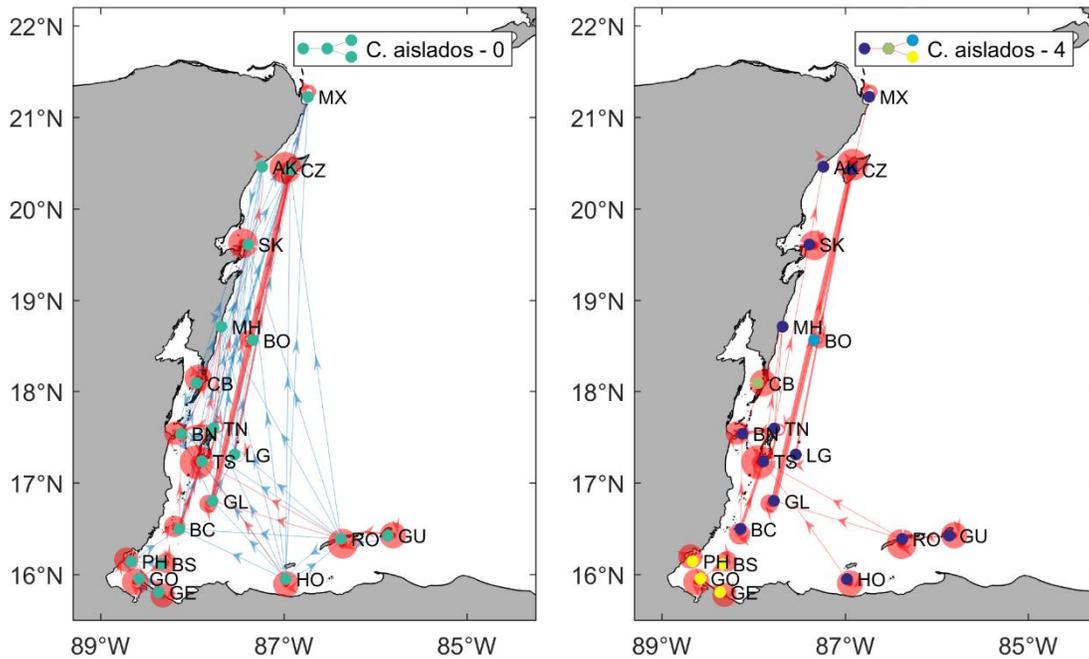


Figura 13. Análisis de la estructura de AMPs mediante componentes débiles. El panel izquierdo/derecho representa la conectividad genética/demográfica, respectivamente. Los componentes débiles se distinguen por su color.

### 8.3.2. Eficiencia en cuanto al reclutamiento

De todas las partículas que reclutaron dentro del SAM (18%), el 50.3% (1, 404,400 partículas) reclutaron dentro de los límites de una AMP, mientras que el 49.7% (1, 386,600 partículas) reclutaron en áreas sin ningún tipo de protección (Fig. 14). Lo cual demuestra la posibilidad de crear nuevas zonas de conservación dentro del SAM. Existen varias zonas con alto nivel de reclutamiento que todavía no se encuentran protegidas. Particularmente las zonas alrededor de Puerto aventuras, Tulum, Mahahual (México), San Pedro, Belice Norte, Belice Sur (Belice) y finalmente al sur de Útila (Honduras). Cabe resaltar que las zonas de Puerto Aventuras, Mahahual y Belice podrían ser consideradas como zonas de conservación claves para mantener la conectividad metapoblacional de *A. palmata* dentro del SAM. No obstante, otros factores también son a tomar en cuenta (p.ej., biodiversidad, costo de creación, etc.).

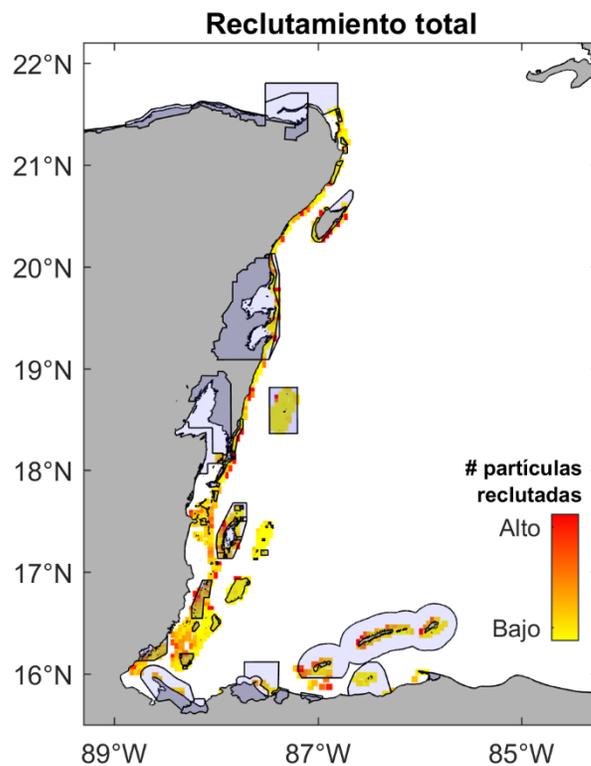


Figura 14. Representación espacial del reclutamiento total de los 621 polígonos de la simulación. Los polígonos azules representan todas las AMPs del SAM.

## 9. Discusión

### 9.1. Límites del modelo

La evaluación de la conectividad de *A. palmata* entre las AMPs del SAM mediante simulaciones biofísicas, representan un primer esfuerzo para entender parte de la dinámica metapoblacional de *A. palmata* y estimar la eficiencia de la red de AMPs. Sin embargo, los resultados obtenidos dependen casi exclusivamente de la parametrización del modelo biofísico y presentan ciertos límites.

Debido a la falta de información sobre *A. palmata*, especialmente en las etapas larvarias, ciertos parámetros fueron simplificados u omitidos durante el proceso de dispersión larvaria. Primero, la ubicación precisa de las colonias o poblaciones de *A. palmata* son relativamente desconocida (excepto, Rodríguez-Martínez *et al.* 2014), por lo cual, se infirió que a lo menos una colonia de *A. palmata* estaba presente en cada polígono de la simulación. Segundo, para poder cubrir toda el área de SAM, el número de larvas liberadas por polígono fue inferior a la realidad e independiente al estado de salud del arrecife, lo que pudiera tener un impacto en la magnitud de la conectividad. Finalmente, ciertas aptitudes de las larvas fueron simplificadas tales como la mortalidad, el movimiento horizontal y la flotabilidad. Cabe resaltar que ningún movimiento vertical fue aplicado debido a que el modelo hidrodinámico fue configurado en dos dimensiones.

Por consiguiente, se recomienda seguir trabajando tanto en la parametrización del modelo Lagrangiano, como del modelo hidrodinámico. Efectivamente, se necesita también aumentar la resolución espaciotemporal del modelo hidrodinámico para lograr modelar estructuras hidrodinámicas de escala menor, las cuales pudieran tener fuertes impactos en la dispersión o retención larvaria. Además, ampliar el periodo de simulación permitirá observar eventuales cambios interanuales en los patrones de dispersión de *A. palmata* (i.e., año ENSO). Finalmente, se sugiere obtener datos *in situ* para poder comparar adecuadamente los resultados del modelo, especialmente en ambientes complejos y someros.

### 9.2. Patrón de corrientes y estructura metapoblacional de *Acropora palmata*

Dentro del SAM, *A. palmata* tiene una estructura metapoblacional única, dividida en 15 subpoblaciones bien determinadas. La mayoría de dichas subpoblaciones miden en promedio 80 km de longitud, demostrando que el transporte larvario (i.e., auto-reclutamiento y reclutamiento subsidiario) ocurre principalmente entre localidades cercanas. Esto coincide también con los estudios de Melbourne-Thomas *et al.* (2011), Wood *et al.* (2012) y, Holstein *et al.* (2014). Por lo tanto, los procesos oceanográficos costeros de escala espaciotemporal menores parecen tener un papel importante en cuanto a la

retención larvaria en ciertos sitios. Por ejemplo, a pesar de ubicarse en una zona de corrientes muy fuertes, Cozumel presenta una pequeña contra corriente costera en el sur de la isla, la cual favorece la retención larvaria en esta zona. Inversamente, cabe resaltar que los arrecifes de Lighthouse, Glovers y Banco Chinchorro, también muy expuestos y ubicados en zonas de corrientes fuertes, presentan un reclutamiento muy bajo. Posiblemente debido a la dificultad de modelar adecuadamente la complejidad de ciertos procesos hidrodinámicos de escala espaciotemporal menor, en ambientes muy someros (pocas celdas del modelo hidrodinámico fueron configuradas como tierra en estas zonas).

Por otra parte, también ocurre el transporte larvario entre localidades muy distantes (i.e., Cozumel – Lighthouse – Glovers). Especialmente cuando la liberación de larvas coincide con el patrón de corrientes superficiales dominante. Los resultados obtenidos concuerdan con los estudios de Chávez-Hidalgo (2009) y Wood et al. (2012), los cuales sugieren que la corriente del Caribe permite un transporte larvario casi unidireccional desde Honduras y Belice hacia México y probablemente también hacia otras localidades fuera de los límites del modelo (p.ej., Veracruz, Florida o Cuba).

### **9.3. Conectividad genética y demográfica**

La teoría de graficas demostró que ninguna subpoblación de *A. palmata* se encuentra genéticamente aislada. Lo que indica que la información genética de *A. palmata* a lo largo de todo el SAM es muy similar y que cada subpoblación puede potencialmente recibir nuevos alelos adaptativos proviniendo de otras subpoblaciones. Estos resultados coinciden con los estudios genéticos de Baums *et al.* (2006) y Galindo *et al.* (2006) y con las eco-regiones coralinas descritas por Verón *et al.* (2009). No obstante, la naturaleza casi unidireccional y multigeneracional de la conectividad dentro del SAM podría mantener ciertas diferencias genéticas entre subpoblaciones lejanas (p.ej., México y Honduras).

Por otro lado, los resultados también demuestran que la subpoblación de Banco Chinchorro se encuentra demográficamente aislada del resto de la metapoblación. Por lo tanto, su persistencia depende exclusivamente de su auto-reclutamiento, lo que disminuye fuertemente su potencial de resiliencia. Este resultado también concuerda con el estudio de Melbourne-Thomas *et al.* (2011), los cuales hacen énfasis en el bajo reclutamiento del norte de México y Banco Chinchorro. Asimismo, elevar el estatus de conservación de Banco Chinchorro parece indispensable ya que, si algún evento natural o antropogénico llega a afectar su estabilidad poblacional, ninguna subpoblación actuando como fuente externa podrá repoblar esta localidad de manera eficiente.

#### **9.4. Funcionamiento de la metapoblación de *Acropora palmata***

Los diferentes análisis relativos a la teoría de graficas permitieron determinar las características ecológicas de cada subpoblación de *A. palmata* y, establecer las subpoblaciones claves para el buen funcionamiento de toda la metapoblación. Generalmente, las subpoblaciones fuentes; así como, las subpoblaciones que presentan una centralidad intermedia alta, son consideradas como esenciales para mantener la estabilidad de una metapoblación (Sale *et al.* 2010). Las subpoblaciones fuentes pueden mantener un balance demográfico estable en una subpoblación con bajo auto-reclutamiento o recolonizar una subpoblación dañada. Mientras que las subpoblaciones con alta centralidad intermedia representan las localidades “stepping stones”, las cuales permiten conectar indirectamente otras dos subpoblaciones a nivel multigeneracional. Los resultados revelaron que las subpoblaciones de Belice y del sur de México actúan como fuentes larvarias y como “stepping stones”. Efectivamente, Belice permite conectar las subpoblaciones de Honduras con México mientras que Mahahual y Sian Ka’an permiten conectar Belice con el norte de México.

A pesar de tener un nivel de auto-reclutamiento relativamente alto (excepto el norte de México y Banco Chinchorro), una parte del reclutamiento de las subpoblaciones de *A. palmata* ubicadas en México, proviene de subpoblaciones “upstream” mediante conexiones directas (p.ej., Belice) e indirectas (p.ej., Honduras). Por lo cual, estas subpoblaciones deberían ser consideradas como sitios sustanciales para la protección de *A. palmata*. Además, es razonable mencionar que las subpoblaciones tanto del este de Honduras como del norte de México, están probablemente conectadas, por lo menos genéticamente, con otras poblaciones externas del dominio (p.ej., Florida y Centroamérica), lo cual incrementa potencialmente su centralidad intermedia y por ende su importancia para otras regiones del Caribe.

#### **9.5. Resiliencia de las subpoblaciones de *Acropora palmata***

Debido a que los parámetros demográficos de la mayoría de las subpoblaciones no son conocidos, cuantificar el auto-reclutamiento; así como, el reclutamiento subsidiario, provee información acerca del nivel de resiliencia de cada subpoblación. Ambos procesos son complementarios y de igual importancia. Un alto auto-reclutamiento implica que la tasa de mortalidad de una subpoblación puede ser compensada por la producción de nuevos individuos a nivel local. Mientras que, un auto-reclutamiento bajo indica que la tasa de mortalidad no puede ser compensada totalmente y podría provocar el declive de la subpoblación (si no ocurre migración o reproducción asexual). Por otro lado, el reclutamiento subsidiario permite balancear un eventual auto-reclutamiento bajo, o activar un proceso de recolonización después de disturbios naturales (p.ej., huracanes) y/o

antropogénicos (p.ej., contaminación). Además, un bajo nivel de reclutamiento subsidiario puede provocar endogamia e incrementar el riesgo de extinción de una subpoblación. Asimismo, si una población se encuentra totalmente aislada, los alelos adaptativos provenientes de otras subpoblaciones, principalmente mediante mutaciones, no pueden llegar, lo que reduce el potencial de adaptación de la subpoblación en un ambiente cada vez más variable. En este sentido, los resultados reportados indican que la mayoría de las subpoblaciones son relativamente resilientes, especialmente las subpoblaciones consideradas como sumideros (p.ej., Cozumel). Sin embargo, las subpoblaciones de Lighthouse, Turneffe Norte y Banco Chinchorro presentaron un nivel de resiliencia muy bajo. Por consiguiente, estudios demográficos más profundos deberían ser realizados en estas localidades y, si dicha hipótesis es corroborada, diseñar estrategias de conservación específicas.

#### **9.6. Eficiencia de la red de AMPs**

La red de AMPs actual representa bien la conectividad de la metapoblación de *A. palmata* y posee un nivel de retención larvaria relativamente buena, lo cual difiere de Schill *et al.* (2015). Los resultados del presente estudio demuestran que aproximadamente el 50% de las larvas liberadas en el SAM reclutan dentro de una AMP, mientras que Schill *et al.* (2015) mencionan que solamente el 23% de las zonas con alto potencial de reclutamiento son actualmente protegidas. No obstante, este valor es a tomar con precaución ya que el estudio de Schill *et al.* (2015) abarca un dominio más grande (todo el Caribe) y no solamente el SAM.

Por otro lado, la red de AMPs tiende a afectar el potencial de auto-reclutamiento de las subpoblaciones menos protegidas (p.ej., Mahahual, Akumal, Belice). En ciertas AMPs, el auto-reclutamiento ya no es suficiente para mantener la subpoblación actual estable y depende exclusivamente de otras AMPs para poder persistir (p.ej., Mahahual). Además, la falta de ciertas conexiones demográficas afecta fuertemente la estructura metapoblacional, asilando ciertas subpoblaciones. Consecuentemente, para intentar recuperar la conectividad que la metapoblación de *A. palmata* muestra naturalmente, existen dos posibilidades. Primero, modificar los polígonos de las AMPs representando las subpoblaciones asiladas, sin afectar perjudicialmente las otras conexiones. Segundo, crear nuevas AMPs, actuando como “stepping stone” entre las subpoblaciones aisladas. Ambas opciones resultan factibles, pero se necesita un estudio a más profundidad para poder tomar una decisión adecuada.

## 10. Conclusiones

- *Acropora palmata* forma una sola metapoblación dentro del SAM, la cual se encuentra dividida en 15 subpoblaciones.
- La conectividad entre las subpoblaciones sigue el patrón de corriente sur – norte, principalmente mediante la corriente del Caribe. Pero, los procesos hidrodinámicos de escala menor parecen tener un papel muy importante en cuanto al reclutamiento larvario.
- A nivel genético, las subpoblaciones se encuentran bien conectadas.
- A nivel demográfico, la subpoblación de Banco Chinchorro es la única que se encuentra aislada.
- Las subpoblaciones de Belice y del sur de México son muy importantes por ser fuentes larvarias y tener alta centralidad intermedia.
- La resiliencia de las subpoblaciones del SAM es relativamente alta, siendo las poblaciones sumideros unas de las más resilientes.
- Todas las subpoblaciones poseen por lo menos una AMP que las protege parcial o totalmente, excepto Mahahual.
- La red de AMPs del SAM reproduce adecuadamente la conectividad genética existentes entre las distintas subpoblaciones. Sin embargo, no reproduce bien la conectividad demográfica, fragmentando la metapoblación en varias partes.
- Es necesario recuperar la conectividad de *A. palmata* mediante estrategias de conservación; tales como, la modificación de la poligonal de ciertas AMPs existentes o la creación de nuevas AMPs.
- La configuración del modelo hidrodinámico y Lagrangiano puede ser mejorada.

## 11. Referencias

- Almada-Villela P., M. McField, P. Kramer, P. Richards-Kramer & E. Arias-Gonzalez. 2002. Status of Coral Reefs of Mesoamerica – Mexico, Belize, Guatemala, Honduras, Nicaragua and El Salvador from Status of Coral Reefs of the World: 2002. pp 303 – 324.
- Alvarez-Filip L., J. P. Carricart-Ganivet, G. Horta-Puga & R. Iglesias-Prieto. 2013. Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific reports* 3, pp 1 – 5.
- Andrello M., D. Mouillot, J. Beuvier, C. Albouvy, W. Thuiller & S. Manel. 2013. Low Connectivity between Mediterranean Marine Protected Areas: A Biophysical Modelling Approach for the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus*. *PLoS ONE* 8(7): e68564.
- Ardisson P-L., M. A. May-Kú, M. T. Herrera-Dorantes & A. Arellano-Guillermo. 2011. El Sistema Arrecifal Mesoamericano-México: Consideraciones para su designación como Zona Marítima Especialmente Sensible. *Hidrobiología* 21(3), pp 261 – 280.
- Aronson R., A. Bruckner, J. Moore, B. Precht & E. Weil. 2008. *Acropora palmata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T133006A3536699.
- Baums I. B., C. B. Paris & L. M. Chérubin. 2006. A bio-oceanographic filter to larval dispersal in a reef-building coral. *Limnol. Oceanogr.* 51(5), pp 1969 – 1981.
- Blondel V. D., J-L. Guillaume, R. Lambiotte & E. Lefebvre. 2008. Fast unfolding of communities in larges networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiments* 10, P10008.
- Bothwell A. M. 1981. Fragmentation, a means of asexual reproduction and dispersal in the coral genus *Acropora* (Scleractinea: Astrocoeniida: Acroporidae) – a preliminary report. *Proc 4<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp* 2, pp 137 – 144.
- Boulon R., M. Chiappone, R. Halley, W. Jaap, B. Keller, B. Kruczyinski, M. Miller & C. Rogers. 2005. Atlantic *Acropora palmata* Status Review. Report to National Marine Fisheries Service, Southeast Regional Office, USA. pp 152.
- Chávez-Hidalgo A. 2009. Conectividad de los arrecifes coralinos del Golfo de México y Caribe mexicano. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional, México.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2011. Monitoreo del coral cuerno de alce (*Acropora palmata*) en la Rserva de la Biosfera Arrecifes Sian Ka'an.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). Programa de Acción para la Conservación de las Especies: Corales cuerno de ciervo (*Acropora cervicornis*) y cuerno de alce (*Acropora palmata*). pp 66.
- Connolly S. R. & A. H. Baird. 2010. Estimating dispersal potential for marine larvae: dynamic models applied to scleractinian corals. *Ecology* 91(12), pp 3572 – 3583.
- Cowen R. K. & S. Sponaugle. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1, pp 443 – 466.
- Figueiredo J., A. H. Baird, & S. R. Connolly. 2013. Synthesizing Larval Competence Dynamics and Reef-Scale Retention Reveals a High Potential for Self-recruitment in Corals. *Ecology* 94(3), pp 650 – 659.
- Gallindo H. M., D. B. Olson, & S. R. Palumbi. 2006. Seascape Genetics: A couple Oceanographic-Genetic Model Predicts Population Structure of Caribbean Corals. *Current Biology* 16, pp 1622 – 1626.
- Garavelli L., D. M. Kaplan, F. Colas, W. Stotz, B. Yannicelli & C. Lett. 2014. Identifying appropriate spatial scales for marine conservation and management using a larval dispersal model: The case of *Concholepas concholepas* (loco) in Chile. *Progress in Oceanography* 127, pp 42 – 53.
- Garavelli L., F. Colas, P. Verley, D. M. Kaplan, B. Yannicelli & C. Lett. 2016. Influence of Biological Factors on Connectivity Patterns for *Concholepas concholepas* (loco) in Chile. *PLOS ONE* | DOI:10.1371/journal.pone.0146418.
- García-Salgado M., L. T. Camarena, B. G. Gold, M. Vasquez, G. Galland, G. N. Nava, G. D. Alarcón & V. M. Ceja. 2006. Línea base del estado del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Proyecto para la conservación y uso sostenible del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Programa de Monitoreo Sinóptico, pp 201.
- Gerber L. R., S. Heppell, F. Ballantyne & E. Sala. 2005. The role of dispersal and demography in determining the efficacy of marine reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences* 62, pp 863 – 871.
- Gleason D. F. & D. K. Hofmann. 2011. Coral larvae: from gametes to recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 408(1), pp 42 – 57.
- Guarderas A. P., S. D. Hacker & J. Lubchenco. 2008. Current Status of Marine Protected Areas in Latin America and the Caribbean. *Marine Ecology Progress Series* 22(6) pp 1630 – 1640.

- Gyory J., A. J. Mariano & E. H. Ryan. 2013. "The Caribbean Current". Ocean Surface Currents. Consultado en <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/caribbean/caribbean.html>.
- Gyory J., A. J. Mariano & E. H. Ryan. 2013. "The Yucatan Current". Ocean Surface Currents. Consultado en <http://oceancurrents.rsmas.miami.edu/caribbean/yucatan.html>.
- Halpern B. S. 2003. The impact of marine reserves: DO reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications* 13: S117 – S137.
- Hanski I. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. Hanski I. and M. E. Gilpin ed., *Metapopulation biology*, New York Academic Press Inc. pp 5 – 26.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Harrison P. & C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals in Ecosystem of the world. Dubinsky Ed. 25, pp 133 – 207.
- Hastings A. 1993. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology* 74, pp 1362 – 1372.
- Highsmith R. C. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 7(2), pp 207 – 226.
- Holstein D. M., C. B. Paris & P. J. Mumby. 2014. Consistency and inconsistency in multispecies population network dynamics of coral reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 499, pp 1 – 18.
- Japaud J. 2013. Statut génétique des populations de coraux du genre *Acropora* en Guadeloupe. Master en sciences – technologie – santé mention : Écologie, spécialité : Écosystèmes Tropicaux Naturels et Exploités. Université des Antilles et de la Guyane. pp 33.
- Kramer P., M. McField, L. Álvarez-Filip, I. Drysdale, M. Rueda-Flores, A. Giró & R. Pott. 2015. Report Card for the Mesoamerican Reef. Healthy Reefs Initiative (<http://www.healthyreefs.org/cms/>).
- Krueck N. C., G. N. Ahmadi, A. Green, G. P. Jones, H. P. Possingham, C. Riginos, E. A. Trembl & P. J. Mumby. 2017. Incorporating larval dispersal into MPA design for both conservation and fisheries. *Ecological Applications* 27(3), pp 925 – 941.
- Lequeux B. D., M-A. Ahumada-Sempoal, A. López-Pérez & C. Reyes-Hernández. 2018. Coral connectivity between equatorial Eastern Pacific marine protected áreas: A

- biophysical modeling approach. PLoS ONE 13(8): e0202995. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202995>.
- Lett C., P. Verley, C. Mullon, C. Parada, T. Brochier, P. Peven & B. Blanke. 2007. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environ. Model. Softw.* 23, pp 1210-1214. – 1214.
- Lowe W. H. & F. W. Allendorf. 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19, pp 3038 – 3051.
- Melbourne-Thomas J., C. R. Johnson, T. Fung, R. M. Seymour, L. M. Chérubin, J. E. Arias-González & E. A. Fulton. 2011. Regional-scale scenario modeling for coral reefs: a decision support tool to inform management of a complex system. *Ecological Applications* 2(4), pp 1380 – 1398.
- Mills A. & F. W. Allendorf. 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10, pp 1509 – 1518.
- Mora C., S. Andréfouët, M. J. Costello, C. Kranenburg, A. Rollo, J. Veron, K. J. Gaston & R. A. Myers. 2017. Coral Reefs and the Global Network of Marine Protected Areas. *Science* 312, pp 1750 – 1751. -1751.
- Mumby P. J. & A. R. Harborne. 2010. Marine reserves enhance the recovery of corals on Caribbean Reefs. *PLoS ONE* 5(1): e8657. doi:10.1371/journal.pone.0008657.
- Mumby P. J., A. Hastings & H. J. Edwards. 2007. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* 450, pp 98 – 101.
- Mumby P.J., I. Chollett, Y-M. Bozec & N. H. Wolff. 2014. Ecological resilience, robustness and vulnerability: how do these concepts benefit ecosystem management? *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7, pp 22 – 27.
- Newman M. E. J. 2005. A measure of betweenness centrality based on random walks. *Soc. Netw.* 27, 39 – 54.
- Nishikawa A., M. Katoh & K. Sakai. 2003. Larval settlement rates and gene flow of broadcast-spawning (*Acropora tenuis*) and planula-brooding (*Stylophora pistillata*) corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 256, pp 87 – 97.
- Padilla C. 1996. Demografía y dinámica poblacional de *Acropora palmata* en Quintana Roo, México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F. pp 145.

- Paris C. B., L. M. Chérubin & R. K. Cowen. 2007. Coupled biophysical models: effect on population connectivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Theme Section: Advance in modelling physical-biological interactions in fish early life history 347, pp 285 – 300.
- Pineda J., J. A. Hare & S. Sponaugle. 2007. Marine Population Connectivity: Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography* 20(3), pp 22 – 39.
- Price N. 2010. Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. *Oecologia* 163, pp 747 – 758.
- Price N. 2010. Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. *Oecologia* 163, pp 747 – 758.
- Pulliam R. H. 1988. Sources, Sinks and Population Regulation. *The American Naturalist* 132(5), pp 652 – 661.
- Ritson-Williams R., V. J. Paul, S. N. Arnold & R. S. Steneck. 2009. Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean coral *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs* 29, pp 71 – 81.
- Roberts M., B. Halpern, S. R. Palumbi & R. R. Warner. 2001. Designing Marine Reserve Networks: Why Small Isolated Protected Areas are Not Enough 2(3).
- Rodríguez-Martínez R. E., A. T. Banaszak, M. D. McField, A. U. Beltrán-Torres & L. Álvarez-Filip. 2014. Assessment of *Acropora palmata* in the Mesoamerican Reef System. *PLoS ONE* 9(4): e96140.
- Sale P.F., H. Van Lavieren, M.C. Ablan Lagman, J. Atema, M. Butler, C. Fauvelot, J.D. Hogan, G.P. Jones, K.C. Lindeman, C.B. Paris, R. Steneck & H.L. Stewart. 2010. Preserving Reef Connectivity: A Handbook for Marine Protected Area Managers. Connectivity Working Group, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program, UNU-INWEH pp 79.
- SCBD (Secretariat of the Convention on Biological Diversity). 2004. Technical advice on the establishment of a national system of marine and coastal protected areas. CBD technical series no. 13. SCBD, Montreal.
- Schill S. R., G. T. Raber, J. J. Robers, E. A. Trembl, J. Brenner & P. N. Halpin. 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.
- Sheng J. & L. Tang. 2003. A Numerical Study of Circulation in the Western Caribbean Sea. *Journal of Physical Oceanography* 33, pp 2049 – 2069.

- Szmant A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5, pp 43 – 53.
- Toscano M. 2007. The Elkhorn Coral *Acropora palmata* is coming back to the Belize Barrier Reef. *Coral Reefs* 26:757.
- Treml E. A. & P. N. Halpin. 2012. Marine population connectivity identifies ecological neighbors for conservation planning in the Coral Triangle. *Conservation Letters* 5, pp 441 – 449.
- Treml E. A., P. N. Halpin, D. L. Urban & L. F. Pratson. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecol.* 23, pp 19 – 36.
- UNEP-WCMC. 2008. National and Regional Networks of Marine Protected Areas: A review of Progress. UNEP-WCMC, Cambridge, pp 145.
- Urban D. L., E. S. Minor, E. A. Treml & R. S. Schick. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters* 12, pp 260 – 273.
- Vega-Zepeda A., H. Hernández-Arana & J. P. Carricart-Ganivet. 2007. Spatial and size-frequency distribution of *Acropora* (Cnidaria: Scleractinia) species in Chinchorro Bank, Mexican Caribbean: implications for management. *Coral Reefs* 26, pp 671 – 676.
- Veron J. E. N., L. M. DeVantier, E. Turak, A. L. Green, S. Kininmonth, M. Stafford-Smith & N. Peterson. 2009. Delineating the Coral Triangle. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies* 11, pp 91 – 100.
- Wallace C. C., R.C. Babcock, P. L. Harrison, J. K. Oliver & B. L. Willis. 1986. Sex on the reef: mass spawning of corals. *Oceanus* 29, pp 38 – 42.
- Waples R. S. & O. Gaggiotti. 2006. What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology* 15, pp 1419 – 1439.
- Wilkinson C. 2008. Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, pp 296.
- Wood S., C. B. Paris, A. Ridgwell & E. J. Hendy. 2012. Modelling dispersal and connectivity of broadcast spawning corals at the global scale. *Global Ecol. Biogeogr.* 23, pp 1 – 11.

Wright S. 1951. The genetical structure of natural populations. *Annals of Eugenics* 15, pp 323 – 354.