

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Conectividad de arrecifes coralinos del noroeste del Golfo de
México utilizando un modelo Lagrangiano**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Rogelio Arturo Pérez Huesca

Ensenada, Baja California, México
2019

Tesis defendida por
Rogelio Arturo Pérez Huesca

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Director de tesis

Dr. Silvio Guido Lorenzo Marinone Moschetto

Dr. Axayácatl Rocha Olivares

Dr. Diego Francisco Figueroa Saenz



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Rogelio Arturo Pérez Huesca** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en **Ecología Marina**.

Conectividad de arrecifes coralinos del noroeste del golfo de México utilizando un modelo Lagrangiano

Resumen aprobado por:

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Director de tesis

Recientemente se han descrito 6 nuevos sitios de arrecifes de corales mesofóticos (ACM) en la región noroeste del golfo de México, en la plataforma continental de Texas: Baker Bank, Arkansas Bank, Dream Bank, Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank. Para complementar el conocimiento ecológico de estos arrecifes es importante conocer cómo es la conectividad de estos sitios con ellos mismos y con otros arrecifes remotos tanto en la región de la plataforma de Texas-Luisiana (Flower Garden Bank) como con la región de la plataforma del golfo de México. Se implementó un modelo de advección para la simulación de trayectorias de partículas las cuales representan a las larvas liberadas por las colonias de coral localizadas en los ACM de Texas. El *HYbrid Coordinate Ocean Model* (HYCOM) proveyó los campos Eulerianos de velocidad tridimensional. Los experimentos de advección de partículas se realizaron para distintos escenarios de las corrientes oceánicas: un experimento general basado en una climatología promedio del campo de velocidades (periodo 2010-2013), y dos experimentos de condiciones climáticas anómalas, el primero con velocidades intensificadas por el huracán "Alex" (junio-julio 2010) el segundo por una temporada intensa de frentes fríos (noviembre de 2013). Los resultados muestran que la conectividad que existe es principalmente de manera local entre los 6 sitios de ACM, con un flujo constante de larvas hacia el norte. La mayor conectividad ocurre entre los sitios de Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank, en donde las larvas pueden llegar en un corto tiempo después de ser liberadas (8 a 10 días). Este patrón puede ser diferente durante eventos de anomalías climáticas (huracanes o frentes fríos), incrementando la probabilidad de dispersión a diferentes sitios. La conectividad también es afectada cuando se incluye un comportamiento biológico (época reproductiva, flotabilidad y mortalidad) en el desarrollo de la larva, incrementando los nexos de entre los ACM, lo anterior resalta al comportamiento biológico como un factor importante en la dispersión de las especies.

Palabras clave: Modelo Lagrangiano, conectividad, arrecifes coralinos

Abstract of the thesis presented by **Rogelio Arturo Pérez Huesca** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Connectivity of mesophotic coral reefs in the northwestern Gulf of Mexico using a Lagrangian particle tracking model

Abstract approved by:

Dr. David Alberto Rivas Camargo
Thesis Director

Recently at the Texas continental shelf, northwestern Gulf of Mexico, six mesophotic coral reefs (MCRs) were described: Baker Bank, Arkansas Bank, Dream Bank, Black Fish Ridge, Mysterious Bank, and Harte Bank. In order to understand the ecology of these reefs, it is important to carry out studies of their connectivity with local reefs, as well as with remote reefs like those on the Texas-Louisiana shelf (Flower Garden Bank) or those on the Mexican shelf. A particle-tracking model was implemented to simulate the Lagrangian trajectories of numerical particles which represent larvae released by the coral colonies located at the Texas MCRs. The *HYbrid Coordinate Ocean Model* (HYCOM) provided the Eulerian fields of the three-dimensional velocity. Particle-advection experiments were carried out for different climatic scenarios of the ocean currents: a general experiment based on a climatological-mean (period 2010-2013) velocity field, and two experiments for climatic anomalies, enhanced velocities induced by hurricane "Alex" (July 2010) and by an intense cold-front season (November 2013). The results show that the connectivity is mostly local, among the 6 MCRs with a persistent northward flux of larvae; the highest connectivity occurs among Black Fish Ridge, Mysterious Bank and Harte Bank sites, shortly after (8-10 days) the release of the larvae. This general pattern can be different during climatic anomalies (hurricane and enhanced cold fronts), increasing the probability for larvae dispersal to other locations. The connectivity becomes also affected when biological behavior (reproductive season, buoyancy, and mortality) is included in the development of the larvae, improving the ecological links among the MCRs, which highlights the importance of such a behavior as a factor in the dispersion of the species.

Keywords: Lagrangian model, connectivity, coral reefs

Dedicatoria

A mi familia...
A mis preciados amigos y amores...

A Vicente F.

Agradecimientos

Primeramente, se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el financiamiento otorgado a través de su programa de becas de posgrados, sin el cual no hubiese sido posible la consumación de este proyecto de tesis.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), y en particular al Posgrado en Ecología Marina (PEM) por permitir la admisión del autor de este proyecto de tesis como estudiante al programa de Maestría en Ciencias del mismo.

Al personal de académico, administrativo y de servicios de CICESE por su profesionalidad y entusiasmo en cada uno de los días que duro el transcurso de mi estancia como estudiante.

A mi asesor de proyecto de tesis el Dr. David Alberto Rivas Camargo por su tiempo e invaluable ayuda como mentor y amigo dentro y fuera de CICESE, ya que sin el este trabajo no tendría el estándar necesario de un trabajo de tesis.

A los sinodales de esta tesis Dr. Silvio Guido Lorenzo Marinone Moschetto, Dr. Axayácatl Rocha Olivares y Dr. Diego Francisco Figueroa Saenz por su tiempo, interés y consejos que dieron forma a la versión final de este trabajo de tesis.

A University of Texas, Rio Grande Valley (UTRGV), por permitir mi asistencia como visitante oficial y complementar mi experiencia académica.

Al proyecto CIGoM, en particular a los investigadores titulares del IIO el Dr. Héctor García Nava, Dra. Amaia Ruiz de Alegría Arzaburu y al equipo de las campañas oceanográficas a Port Aransas y South Padre Island por permitir mi participación dentro de la misma para posteriormente completar la visita oficial a UTRGV.

A mis compañeros de generación del posgrado: Abril, Alexa, Aurora, Frida, Michelle, Katya, Paola, Tania, Tania Burgos, Yamily, Josué y Felipe por los buenos momentos juntos, su apoyo y mucho más. Por eso siempre les deseo lo mejor, una larga vida.

Agradecimientos especiales a la MC Perla Louisiana, al MC Mario Rafael, mis compañeros estudiantes en general de CICESE, a los miembros del equipo de baloncesto Institucional, aquellos con quienes viví buenos y malos momentos, por apoyarme en todo cuanto fue necesario.

Tabla de contenido

Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	viii
Capítulo 1 Introducción	1
1.1 El modelo Lagrangiano	2
1.2 Antecedentes	3
1.2.1 Sitios de estudio	4
1.3 Justificación	6
1.4 Hipótesis	7
1.5 Objetivos	8
1.5.1 Objetivo general	8
1.5.2 Objetivos particulares	8
Capítulo 2 Metodología	9
2.1 El modelo numérico Euleriano	9
2.1.1 Climatología promedio	10
2.2 Métodos de interpolación espacial y advección	11
2.2.1 Método de interpolación espacial	11
2.2.2 Métodos de advección	12
2.2.3 Interpolación temporal de los campos de velocidad	15
2.2.4 Difusividad	16
2.2.5 Justificación de la selección del método	16
2.3 Configuración general y condición inicial	18
2.4 Cálculo de Índices de Movilidad	20
2.5 Cálculo de conectividad local	21
2.6 Conectividad regional	22
Capítulo 3 Resultados	25
3.1 Experimento general	26
3.1.1 Índices de movilidad	27

3.1.2 Conectividad local	28
3.1.3 conectividad regional	31
3.2 Experimentos en condiciones anómalas.....	31
3.2.1 Experimento del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010).....	32
3.2.2 Experimento de Nortes intensos (noviembre, 2013).....	36
3.3 Experimento Biológico	39
3.3.1 Movimiento en la vertical	39
3.3.2 Mortandad	41
3.3.3 Condición de suelo	43
3.3.4 Temporalidad	44
3.3.5 Índices de movilidad.....	45
3.3.6 conectividad	46
Capítulo 4 Discusión de resultados	48
4.1 Implicaciones ecológicas	48
4.2 Refinamiento experimental	50
Capítulo 5. Conclusiones	52
Literatura citada	53
Anexo 1.- Resultados complementarios	56
Anexo 2.- Contenido multimedia.....	63

Lista de figuras

- Figura 1.- Esquema del proceso de conectividad en arrecifes coralinos. Ésta se representa como el flujo de larvas entre dos o más sitios por medio de las corrientes oceánicas. Los distintos colores en las flechas representan el flujo de larvas en distintas épocas del año. Las flechas en morado y naranja indican periodos en los cuales las corrientes oceánicas no permiten una exportación de larvas fuera de las comunidades. Por lo cual, se da el auto-reclutamiento de éstas, mientras que otros periodos estacionales (rojo y verde) la circulación de corrientes permite la conexión temporal entre ambas comunidades.1
- Figura 2.- Arriba: sitios representativos de arrecifes coralinos en el golfo de México. Las flechas y ciclos representan promedios anuales de la circulación de las corrientes (Gittings *et al.*, 1992). Abajo: el recuadro ampliado donde se muestran los sitios arrecifales descritos en Rodríguez 2015: Baker Bank (Bkr), Arkansas Bank (Ars), Dream Bank (Drm), Black Fish Ridge (Bkf), Mysterious Bank (Mry) y Harte Bank (Hrt).5
- Figura 3.- Diagrama de astillas de las corrientes del golfo de México (isóbata de 20 m) frente a la costa de Tampico en la temporada invierno (izquierda) y primavera verano (derecha); tomado de Rivas (2017) y Rivas (en prep.).6
- Figura 4.- Campo promedio de la velocidad superficial en cada estación del año de la climatología (2010-2013). Cada mapa muestra en las posiciones fijas el promedio de todos los datos de velocidad en el periodo de cada estación.10
- Figura 5.- Método de interpolación lineal en 3 dimensiones. Para determinar el valor de la función f en la posición de la partícula (negro) se usan los valores f del modelo numérico que se encuentran alrededor de la partícula (azul). Con estos valores primero se obtienen los valores de f a lo largo del eje Y (verde) interpolando en el eje Y , después usando los valores obtenidos se repite el proceso con el eje X para obtener los valores f a lo largo del eje X (naranja), por último, se interpola en el eje Z para obtener el valor de f en X , Y y Z . Es importante resaltar que el orden en que se interpolan los ejes no afecta el resultado.11
- Figura 6.- Trayectorias de partículas después de 30 días usando distintos métodos de advección con el método de RK4 como patrón (gris). Las partículas son liberadas desde Baker Bank en 1ro de enero a las 00:00 h.17
- Figura 7.- Distancias promedio entre partículas con sus equivalentes en distintos métodos de advección. Para obtener las series se obtiene la diferencia en distancia de la partícula n y la misma partícula n aectada por otro método, esto para todas las partículas simuladas. Por lo tanto, al pasar el tiempo la distancia entre la misma partícula en distintos métodos se hace grande. El eje horizontal representa el método RK4to y las líneas de colores los promedios de las diferencias contra RK4to.18
- Figura 8.- Condición inicial de las partículas. Se muestran los niveles de profundidad cada 10 m.19
- Figura 9.- Representación gráfica de índices de movilidad, distancia final (D_F), distancia recorrida (D_R) y distancia máxima alcanzada (D_M).20

- Figura 10.- Cálculo de la conectividad entre 2 regiones. A partir del momento de ser liberadas. Las partículas en una región se cuentan en número que son capturadas en la región de destino a lo largo de su periodo de vida. En el sitio de captura si una partícula está a una distancia menor que la distancia de criterio D_{crit} , se considera capturada y se descarta para no volver a contarse en días posteriores.21
- Figura 11.- Regiones establecidas para la conectividad regional. En azul claro se muestra la región local y en naranja otras regiones con ensambles de arrecifes, en verde se muestran las zonas intermedias y en azul oscuro la región más allá de la isóbata de 200m (considerada el límite de la plataforma continental).23
- Figura 12.- Esquema de la conectividad regional. Las partículas viajan desde la región local y se consideran capturadas en cuando entran a una región de destino.24
- Figura 13.- Índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento general hacia adelante en el tiempo.27
- Figura 14.- Gráficas Iris de los resultados de conectividad del experimento general. En cada gráfica se representa las series anuales de conectividad entre 2 sitios. El eje horizontal corresponde al lugar de origen las larvas y el eje vertical corresponde al lugar de destino de las larvas. La dirección azimutal corresponde al tiempo en meses, donde enero corresponde al “norte” de la gráfica y los siguientes meses transcurren en sentido horario. La dirección radial corresponde al valor del porcentaje partículas capturadas para la conectividad, donde los círculos concéntricos corresponden a los valores de 0, 50 y 100%. El color de las series representa el tiempo tras la liberación de las partículas en que se evalúa la conectividad. Para observar una ampliación consultar la Figura 29 (ver Anexo 1).29
- Figura 15.- Conectividad regional por estación del año después de 30 días, hacia adelante en el tiempo.31
- Figura 16.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia adelante en el tiempo.32
- Figura 17.- Comparación de conectividad local del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia adelante en el tiempo.34
- Figura 18.- Comparación de conectividad regional del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia adelante en el tiempo.35
- Figura 19.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) para experimento de Nortes intensos (noviembre de 2013) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia adelante en el tiempo.36
- Figura 20.- Comparación de conectividad local de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia adelante en el tiempo.37

Figura 21.- Comparación de conectividad regional de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia adelante en el tiempo.....	38
Figura 22.- Velocidad vertical de la flotabilidad (ecuación (17)) a lo largo de 14 días para una larva de <i>O. faveolata</i> (Holstein, 2013).	40
Figura 23.- Ciclo del comportamiento usado como fototaxis en las partículas a lo largo de un día.	41
Figura 24.- Curva de supervivencia para las larvas coralinas de acuerdo con la ecuación (19). En verde referencia al 0.1 y en rojo al 0.01.	43
Figura 25.- Vista transversal de la región de captura en la columna de agua, sin condición de suelo (arriba) y reducida por la condición de suelo (abajo). Las larvas para ser consideradas capturadas deben estar tanto encima de una región de captura como a una distancia del fondo marino.	44
Figura 26.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento con flotabilidad neutra contra los experimentos con movimiento en la vertical (flotabilidad cambiante y fototaxis).....	45
Figura 27.- Conectividad después de 30 días en el experimento biológico. Las matrices se encuentran acomodadas según las características de la simulación. Las columnas de matrices representan el tipo de comportamiento de las larvas (Flotabilidad neutra, flotabilidad cambiante y fototaxis) y las filas representan diferentes tipos de evaluación de la conectividad (Estándar, con condición de suelo y con mortandad).	46
Figura 28.- Índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento general hacia atrás en el tiempo.....	56
Figura 29.- Gráficas Iris de los resultados de conectividad del experimento general (detalle ampliado). En cada gráfica se representa las series anuales de conectividad entre 2 sitios. El eje horizontal corresponde al lugar de origen las larvas y el eje vertical corresponde al lugar de destino de las larvas. La dirección azimutal corresponde al tiempo en meses, donde enero corresponde al “norte” de la gráfica y los siguientes meses transcurren en sentido horario. La dirección radial corresponde el valor del porcentaje de partículas capturadas para la conectividad, donde los círculos concéntricos corresponden a los valores de 0, 50 y 100%. El color de las series corresponde al tiempo tras la liberación de las partículas en que se evalúa la conectividad. En esta ampliación se muestran señaladas las series de tiempo de conectividad a 10, 20 y 30 días después de la liberación de las larvas.....	57
Figura 30.- Conectividad por estaciones en el experimento general hacia adelante en el tiempo.....	58
Figura 31.- Conectividad por estaciones en el experimento general hacia atrás en el tiempo	58
Figura 32.- Conectividad regional por estación después 30 días hacia atrás en el tiempo.	59
Figura 33.-. Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia atrás en el tiempo.	59

Figura 34.- Comparación de conectividad local del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia atrás en el tiempo.....	60
Figura 35.- Comparación de conectividad regional del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia atrás en el tiempo.	60
Figura 36.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) de noviembre de 2013 (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia atrás en el tiempo.....	61
Figura 37.- Comparación de conectividad local de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia atrás en el tiempo.	61
Figura 38.- Comparación de conectividad regional de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia atrás en el tiempo.....	62

Capítulo 1 Introducción

Los arrecifes coralinos son reconocidos como parte de los ecosistemas de mayor productividad primaria y de sustento para especies y actividades económicas humanas como el turismo y la pesca. Sin embargo, actualmente son parte de las regiones naturales que en escenarios futuros podrían desaparecer en los próximos 100 años (IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change), 2015).

Los arrecifes coralinos están conformados principalmente por organismos sésiles los cuales forman estructuras esqueléticas cálcicas. Debido a que la forma adulta de las especies coralinas es de vida sésil, la colonización de nuevos nichos, el intercambio de especies, de individuos y genes ocurre en su etapa larvaria cuya movilidad y distribución estarán regida por los procesos oceánicos (Cowen y Sponaugle, 2009; Jordán-Dahlgren, 2002; Lugo-Fernández y Gravois, 2010).

La conectividad en arrecifes coralinos es un proceso en función de la dispersión de larvas y la sobrevivencia post-larvaria. La dispersión a su vez es un proceso en función del transporte de larvas (por transporte físico y conducta de las larvas) y de su capacidad para sobrevivir, buscar y asentarse en un sitio de reclutamiento (Pineda *et al.*, 2007). Cuando existe un flujo de larvas entre uno o varios sitios de arrecife de coral (Figura 1), entonces existe la probabilidad del proceso de conectividad (Cowen *et al.*, 2006). Si esta conectividad se extiende a otros sitios para formar una red de varios sitios, entonces se promueve el intercambio de individuos, la diversidad génica, la capacidad de repoblación en caso de una catástrofe y la extensión de alcance a nuevos sitios para la llegada de especies (Cowen *et al.*, 2006; Cudney-Bueno *et al.*, 2009).

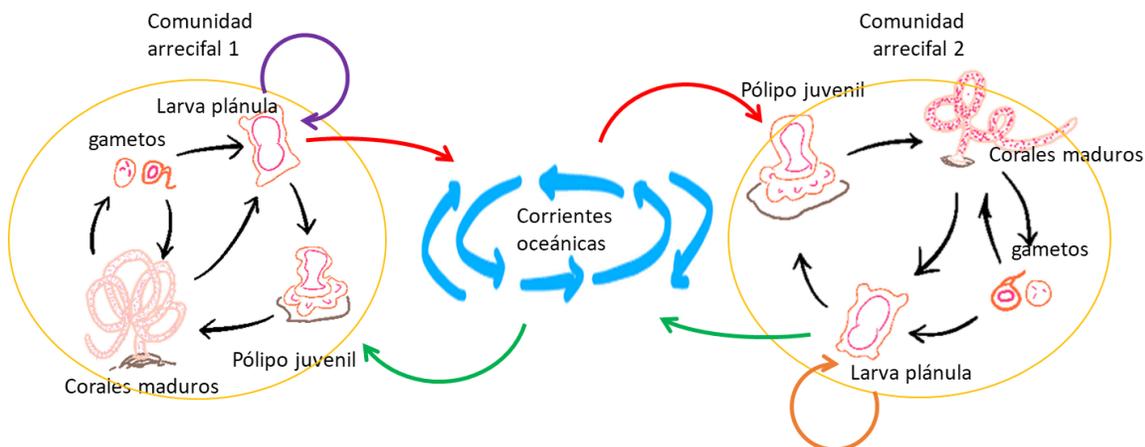


Figura 1.- Esquema del proceso de conectividad en arrecifes coralinos. Ésta se representa como el flujo de larvas entre dos o más sitios por medio de las corrientes oceánicas. Los distintos colores en las flechas representan el flujo de larvas en distintas épocas del año. Las flechas en morado y naranja indican periodos en los cuales las corrientes oceánicas no permiten una exportación de larvas fuera de las comunidades. Por lo cual, se da el auto-reclutamiento de éstas, mientras que otros periodos estacionales (rojo y verde) la circulación de corrientes permite la conexión temporal entre ambas comunidades.

Para establecer si existe la conectividad en un conjunto de sitios se requiere el análisis de evidencia y datos. Actualmente se emplean varios enfoques para esta labor en biomas marinos, éstos incluyen: la descripción ecológica y similitud de diversidad de especies entre sitios, la evidencia genética y la evidencia mediante isótopos u otros marcadores. Estos enfoques permiten establecer si existe la conectividad de forma lineal de un sitio a otro, pero sin concluir acerca de la escala de tiempo (Cowen y Sponaugle, 2009; Soria *et al.* 2012; Jordán-Dahlgren, 2002).

Otro enfoque del estudio de la conectividad es el enfoque biofísico que incluye la simulación de trayectorias de partículas que son advectadas por la corriente oceánica. Usualmente las partículas son simuladas mediante un modelo numérico de una zona geográfica en particular. Con esta técnica se observa la distribución en el tiempo de una especie que es dispersada por procesos físicos y es posible obtener un panorama aproximado de cómo es el proceso de conectividad geográficamente en escalas ecológicas de tiempo, además de que permite obtener una serie de escenarios al modificar los aspectos del modelo numérico (Marinone *et al.*, 2004; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Cardona *et al.*, 2016).

1.1 El modelo Lagrangiano

En años recientes el modelo Lagrangiano para simulación de trayectorias de partículas ha sido utilizado en la descripción de las poblaciones marinas. Ya que, provee la ventaja de reproducir aproximadamente procesos como la conectividad que son difíciles de observar directamente. Estos estudios permiten ganar conocimiento acerca de: intercambio de individuos en poblaciones, las escalas de tiempo de la conectividad y el aislamiento entre poblaciones, consecuencias del tiempo de vida y de la conducta biológica (Levin, 2006).

En un modelo Lagrangiano para simulación de trayectorias las partículas son empleadas como un elemento que representa a las larvas, juveniles o adultos, de las especies de estudio que se distribuyen por acción de las corrientes. Estas partículas tienen sus posiciones geográficas en el espacio-tiempo del dominio de un modelo numérico Euleriano de circulación oceánica. Cada celda del dominio del modelo tiene asociada una velocidad del fluido (la corriente), en la cual las partículas presentes en esa celda ganan un desplazamiento horizontal y vertical en el espacio.

En un plano bidimensional, cuando una partícula es liberada al tiempo t ésta tiene una posición inicial establecida (X_t, Y_t) . Posteriormente, al tiempo $t+\Delta t$ la nueva posición $(X_{t+\Delta t}, Y_{t+\Delta t})$ estará explicada por las ecuaciones: $X_{t+\Delta t} = X_t + \int_t^{t+\Delta t} \frac{dx}{dt} dt$, $Y_{t+\Delta t} = Y_t + \int_t^{t+\Delta t} \frac{dy}{dt} dt$, en donde los diferenciales: $\frac{dx}{dt} = u_{(x,y,t)}$ y $\frac{dy}{dt} = v_{(x,y,t)}$ representan las componentes de velocidad de las corrientes en la posición donde está la partícula en ese momento (Velasco-Fuentes y Marinone, 1999). En la sección 2.2 se desglosa más a detalle el procedimiento que se empleó.

1.2 Antecedentes

Como antecedentes destacables del enfoque biofísico para el estudio de conectividad se pueden mencionar trabajos como el de Lugo-Fernández *et al.* (2001) que describieron en la región del Golfo de México (GdeM) las trayectorias de las larvas del banco Floral Garden de Texas-Luisiana en distintos escenarios de corrientes con ciclones o regímenes particulares de circulación. También se ha estudiado la conectividad en arrecifes de aguas profundas al sur de Luisiana para las larvas de la especie *L. glaberrima*, en donde sus trayectorias fueron simuladas en ensayos de 40 días de duración en 4 estaciones del año de 3 años distintos (Cardona *et al.*, 2016). En regiones al suroeste del GdeM se estudió la conectividad en 5 sitios de arrecifes de zonas fóticas simulando las trayectorias de larvas desde los sitios de origen cada 24 horas en datos de un año (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). En otros trabajos además se ha explorado introducir variables biológicas en simulaciones de conectividad, como es el caso para el pez león en todo el Caribe y parte del GdeM (Johnston y Bernard, 2017). Esta Idea también se ha aplicado a organismos pesqueros como langosta agregando las características biológicas de los estadios del huevo (Xue *et al.*, 2008). También se ha agregado la mortandad de las partículas en simulaciones para explorar su efecto en el alcance de nuevas poblaciones (Cowen *et al.*, 2000). En otro caso se ha explorado el intercambio de individuos entre colonias a distintas profundidades en un mismo sitio (conectividad vertical) para explorar acerca de las consecuencias ecológicas por la búsqueda de un nicho (Holstein, 2013; Holstein *et al.*, 2016). Los antecedentes aportan una buena referencia del alcance en investigación del enfoque biofísico de los estudios de conectividad en diferentes escalas. Además, demuestran como incluir variables biológicas puede enriquecer los experimentos en búsqueda de nuevos análisis más refinados.

1.2.1 Sitios de estudio

Recientemente, en 2012, se realizó la descripción mediante observaciones con un vehículo operado remotamente (ROV, por sus siglas en inglés) de una comunidad arrecifal en la región noroeste del Golfo de México (Rodríguez, 2015). Los arrecifes descritos son: Baker Bank, Arkansas Bank, Dream Bank, Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank (Figura 2). Éstos se consideran mesofóticos y se encuentran de 60m hasta 80m de profundidad. En los sitios se describen 8 grandes grupos de especies coralinas: *Sea whip*, *Tanacetipathes*, *Antipathes furcata* (Gray, 1857), *Antipathes* (distintos de *A. furcata*), *Sea fan*, *Hexacorallian*, *Thelogorgia stellata* (Bayer, 1992), *hydroid*. Dentro de los grupos la principal especie es *Stichopathes lutkeni* (Brook, 1889) (antes *Cirrhopathes lutkeni*). Los sitios tienen una similaridad del 70% en su composición entre ellos y podrían estar relacionados con otros bancos de arrecifes de la región (Rodríguez, 2015).

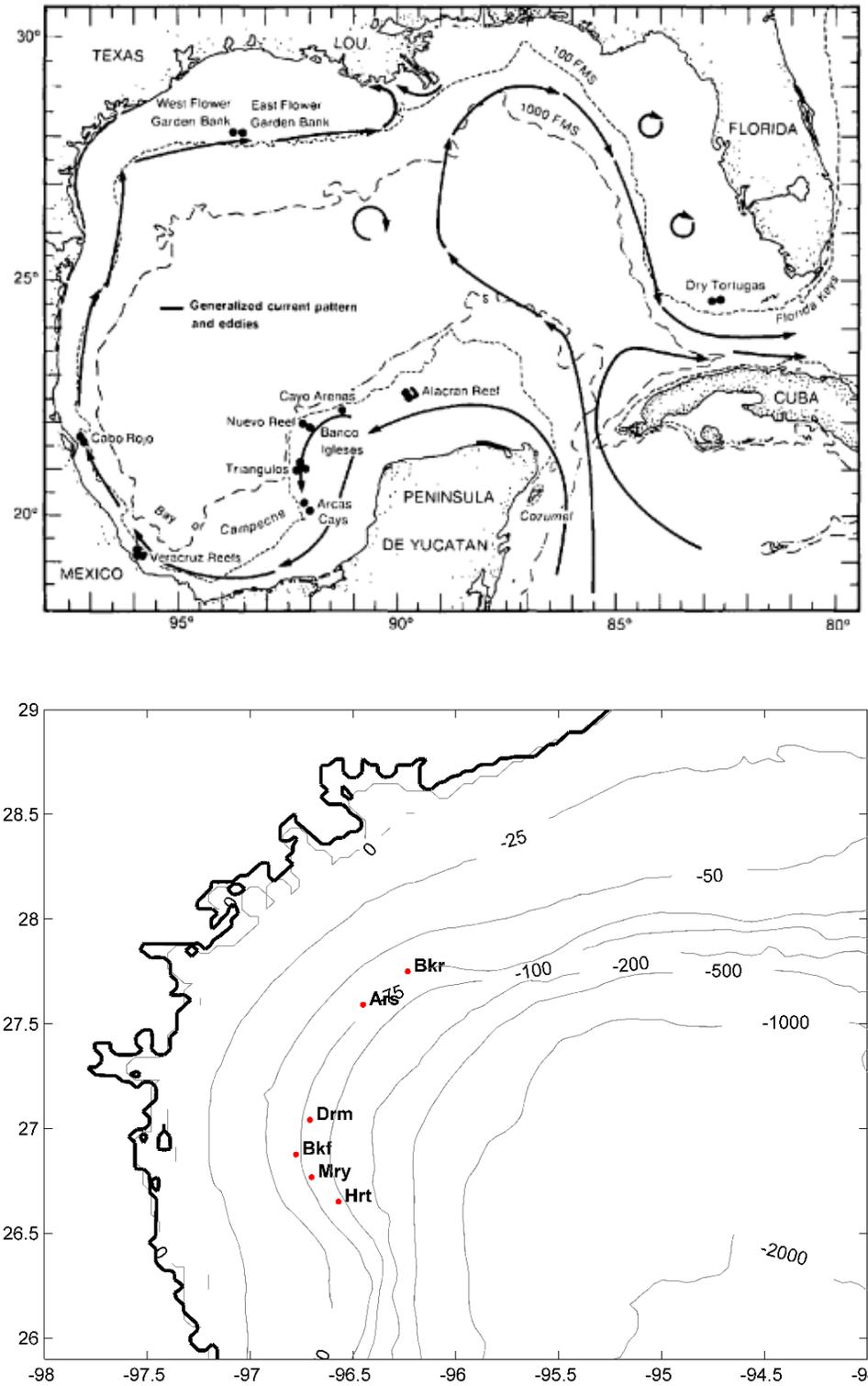


Figura 2.- Arriba: sitios representativos de arrecifes coralinos en el golfo de México. Las flechas y ciclos representan promedios anuales de la circulación de las corrientes (Gittings *et al.*, 1992). Abajo: el recuadro ampliado donde se muestran los sitios arrecifales descritos en Rodríguez 2015: Baker Bank (Bkr), Arkansas Bank (Ars), Dream Bank (Drm), Black Fish Ridge (Bkf), Mysterious Bank (Mry) y Harte Bank (Hrt).

En la Figura 2 se muestran las corrientes promedio anuales en el golfo. En la costa Este de México la circulación es predominantemente hacia el norte, sin embargo, se ha observado que la circulación oceánica puede ser muy variable en una misma estación del año (Gittings *et al.*, 1992). En la Figura 3 se muestran un diagrama de las corrientes a lo largo de un año sobre la isóbata de 20m frente a Tampico, Tamaulipas (en el oeste del GdeM), en donde se observa un continuo de cambio de dirección de norte a sur en la estación de invierno, este comportamiento está asociado a los frentes fríos (Rivas, 2017). Durante el verano existe una predominancia de la corriente hacia el norte, época en la que además se presentan las tormentas tropicales (Rivas, *en prep.*).

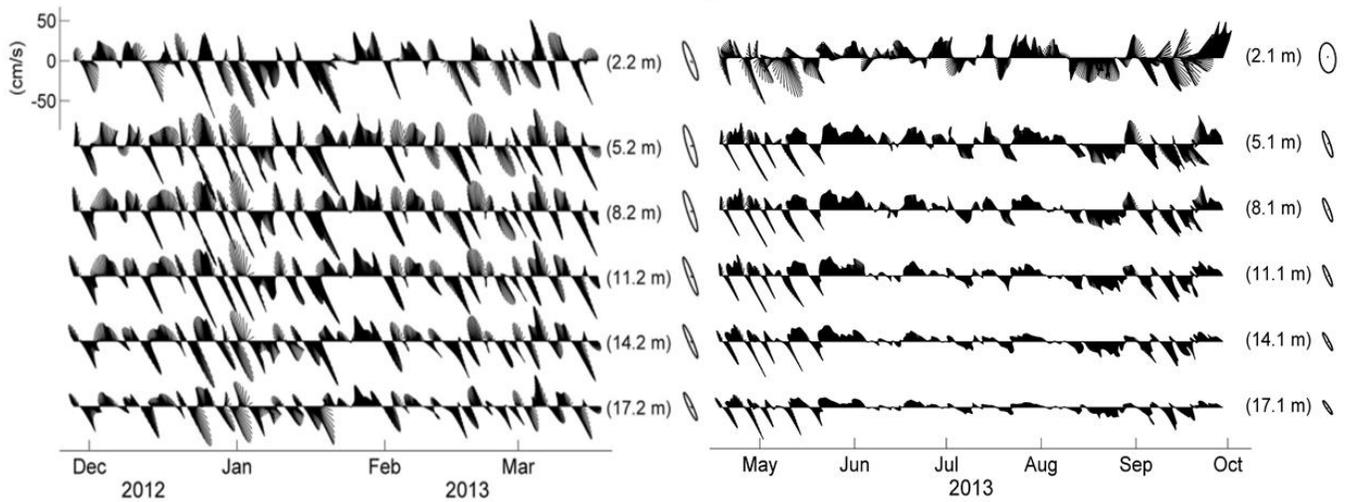


Figura 3.- Diagrama de astillas de las corrientes del golfo de México (isóbata de 20 m) frente a la costa de Tampico en la temporada invierno (izquierda) y primavera verano (derecha); tomado de Rivas (2017) y Rivas (*en prep.*).

1.3 Justificación

Es necesario conocer cómo se relacionan geográficamente los sitios de arrecife recientemente descubiertos al sur de Texas (Baker Bank, Arkansas Bank, Dream Bank, Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank) con otros arrecifes de la región, para establecer si en escalas de tiempo ecológicas (a escala del tiempo menores al tiempo de vida de las generaciones de poblaciones y comunidades estudiadas) son sitios fuente o de asentamiento de larvas en una red mayor de arrecifes. Este trabajo proveerá una posible aproximación del proceso de conectividad en los sitios de arrecife en una **escala ecológica de tiempo** y permitirá obtener el soporte adicional para establecer con qué frecuencia es que existe una conexión por migración entre las poblaciones de corales en los sitios mencionados.

Además, ya que las trayectorias de las larvas estarán influenciadas por la variabilidad de las corrientes, es necesario explorar la conectividad con simulaciones en periodos climáticos anómalos y compararlos con un año climático típico. Lo anterior permite explorar otra escala de tiempo en las poblaciones con eventos que tienen una frecuencia anual o incluso mayor.

También se buscará información reportada acerca de las épocas reproductivas de las especies y otras características biológicas, lo cual permitirá obtener un mejor panorama de cómo es la conectividad.

Se sabe que existen pocos antecedentes de trabajos que sean dirigidos a los sitios de estudio, en particular a las comunidades de arrecifes coralinos. Este es el primer trabajo con un enfoque biofísico para la investigación ecológica en la región y puede complementar el conocimiento de este enfoque con los trabajos que ya existen para las regiones del Flower Garden Bank, la plataforma en la Florida y el resto del Golfo de México.

Este trabajo se realizó con la colaboración de colegas de la Universidad de Texas de Rio Grande Valley para complementarse con los trabajos ecológicos y genéticos que se han llevado a cabo simultáneamente con este proyecto de tesis, además de servir como referencia a proyectos de conservación de sistemas arrecifales.

1.4 Hipótesis

La conectividad de los arrecifes coralinos del sur de Texas (ordenados de norte a sur: Baker Bank, Arkansas Bank, Dream Bank, Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Heart Bank) está regulada por los procesos oceanográficos. El principal forzante de estos procesos son los regímenes de viento y las corrientes que induce, por lo que probar escenarios con variaciones en estos regímenes mostrará la variación estacional de la conectividad entre los sitios de estudio con los arrecifes de la región. Se sabe que la corriente promedio en el Golfo de México en la región de estos arrecifes es predominantemente hacia el norte. Por lo tanto, se espera que en los resultados un arrecife como Baker Bank será un sumidero de larvas ya que estas serán recibidas desde los arrecifes más al sur y otros como Harte Bank será una fuente de larvas para los arrecifes más al norte. Este patrón podría verse alterado por escenarios anómalos como un huracán o frentes de viento frío (Nortes) los cuales podrían aplicar una fuerza considerable que cambien la circulación típica.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Formular experimentos de simulación de conectividad que generen un panorama de los posibles escenarios para el flujo de larvas de una red de arrecifes del noroeste del Golfo de México.

1.5.2 Objetivos particulares

Reunir información físico-biológica sobre los organismos que permita diseñar los experimentos para generar posibles escenarios.

Probar escenarios particulares mediante la simulación de distintos regímenes estacionales e interanuales y comparar con su equivalente en tiempo del experimento general.

Agregar comportamiento biológico a las partículas y comparar con el experimento general para discutir la importancia de las variables biológicas dentro de un modelo físico.

Asociar la información generada con otros estudios (genéticos, ecológicos, descriptivos) que complementen el panorama de la conectividad entre los corales del sur de Texas y los de la región.

Capítulo 2 Metodología

En esta tesis se realizaron experimentos de simulación de trayectorias de partículas en 3 dimensiones, estas partículas representan larvas de coral de los arrecifes mesofóticos en la plataforma de Texas. Las partículas fueron liberadas desde los sitios de los 6 arrecifes descritos en el sur de Texas (Rodríguez, 2015). Con los resultados de estas simulaciones se obtuvieron índices de movilidad, matrices de conectividad entre los 6 arrecifes y mapas de conectividad regional a mayor escala. Para lo anterior se usó un modelo Lagrangiano que consta de un programa computacional (codificado en Matlab) el cual es alimentado con datos de un modelo Euleriano, el *HYbrid Coordinate Ocean Model* (HYCOM). A continuación, se describen las características de los componentes metodológicos en los experimentos.

2.1 El modelo numérico Euleriano

El modelo Euleriano provee simulaciones en forma de matrices de datos de las velocidades de las corrientes en varias posiciones fijas dentro del dominio espacial del modelo. Actualmente existen bases de datos que contienen simulaciones de modelos numéricos de varias regiones del mundo. Para este trabajo de tesis se utilizaron los datos del experimento 31.0 GOMI0.04 de HYCOM (01 abril 2009 a 31 de julio del 2014). El modelo HYCOM se alimentan a partir de asimilación de datos. Esta simulación del Golfo de México corresponde a una reducción de escala del modelo global de $1/12^\circ$, el cual es forzado en superficie con los campos de viento, flujos de calor y precipitación- evaporación del Navy Operational Global Atmospheric Prediction System (NOGAPS) y del NAVy Global Environmental Model (NAVGEN). El modelo regional (Golfo de México) incluye asimilación de datos mediante el sistema del Navy Coupled Ocean Data Assimilation (NCODA), el cual utiliza datos de altimetría, temperatura superficial del mar (de satélite e in situ), así como perfiles verticales de temperatura y salinidad (XBTs y boyas ARGO) y boyas ancladas. Para detalles sobre estas simulaciones, consultar la información técnica disponible en www.hycom.org/.

Para este trabajo de tesis se usaron los datos de las velocidades de las corrientes del modelo HYCOM las cuales están contenidas en cada archivo como 3 matrices de vectores U , V y W que corresponden los componentes zonal, meridional y vertical, respectivamente. Los datos originales tienen una resolución horizontal de $1/25^\circ$, 40 niveles Z de profundidad en la vertical que van desde la superficie (0m) hasta 5000m y una resolución temporal de 1 hora.

2.1.1 Climatología promedio

Para obtener un campo de velocidades que no fuese representativo de un año en específico, se calculó un año climatológico de velocidades a partir de los datos de corrientes del 2010 al 2013. Esta climatología contiene las velocidades de las corrientes a lo largo de un año de 365 días con una resolución de tiempo de 3 horas. Con esta climatología se advectaron las partículas en el experimento general.

Para obtener los datos de las corrientes en cada índice de tiempo (3 horas) que contiene la climatología se descargaron y promediaron los datos de los 4 años en ese mismo índice de tiempo. Por ejemplo, para obtener las velocidades de corrientes del 18 de mayo a las 06:00 h en la climatología, se promedió el 18 de mayo a las 06:00 h de los años 2010, 2011, 2012 y 2013.

La resolución espacial del modelo es de $1/25^\circ$. Su dominio es de la región geográfica del Golfo de México y el Caribe. En este trabajo únicamente se utilizaron los datos en los intervalos de 18.1° N a 31.9° N y de 97.9° W a 88.0° W en los primeros 22 niveles de profundidad de 0 a 200m. En la Figura 4 se muestra el campo promedio estacional obtenido a partir de la velocidad superficial en la climatología.

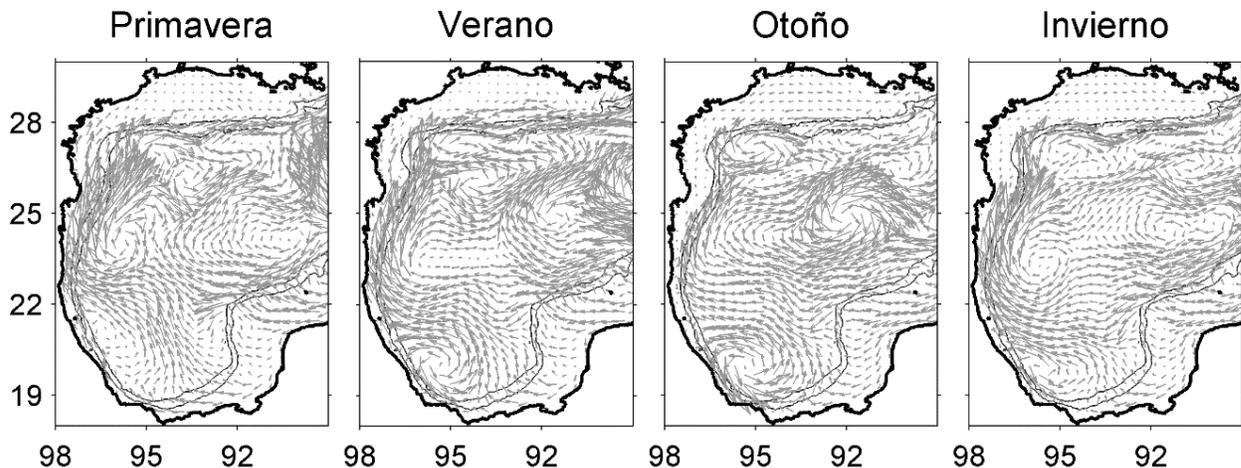


Figura 4.- Campo promedio de la velocidad superficial en cada estación del año de la climatología (2010-2013). Cada mapa muestra en las posiciones fijas el promedio de todos los datos de velocidad en el periodo de cada estación.

Además de la climatología promedio se utilizaron como modelos numéricos los datos de los años 2010 y 2013 en los experimentos de comparación con condiciones anómalas. Estos datos conservaron las mismas características de resolución espacial y temporal en la misma región geográfica.

2.2 Métodos de interpolación espacial y advección

Como se mencionó anteriormente en la sección 1.1, se utilizan las velocidades del modelo Euleriano las cuales advectan las partículas que se encuentran dentro de su dominio. Para esto se utiliza el método de interpolación espacial y el método de advección. Ambos métodos en conjunto serán las operaciones para calcular la nueva posición de la partícula durante la advección.

2.2.1 Método de interpolación espacial

El método de interpolación espacial es aquel que se usa para calcular el valor de la velocidad en la posición de la partícula ya que, dentro del dominio del modelo es improbable que una partícula se encuentre en una de las posiciones fijas donde hay valores de datos. Se utilizó un método de interpolación lineal en 3 dimensiones. En la Figura 5 se muestra el procedimiento.

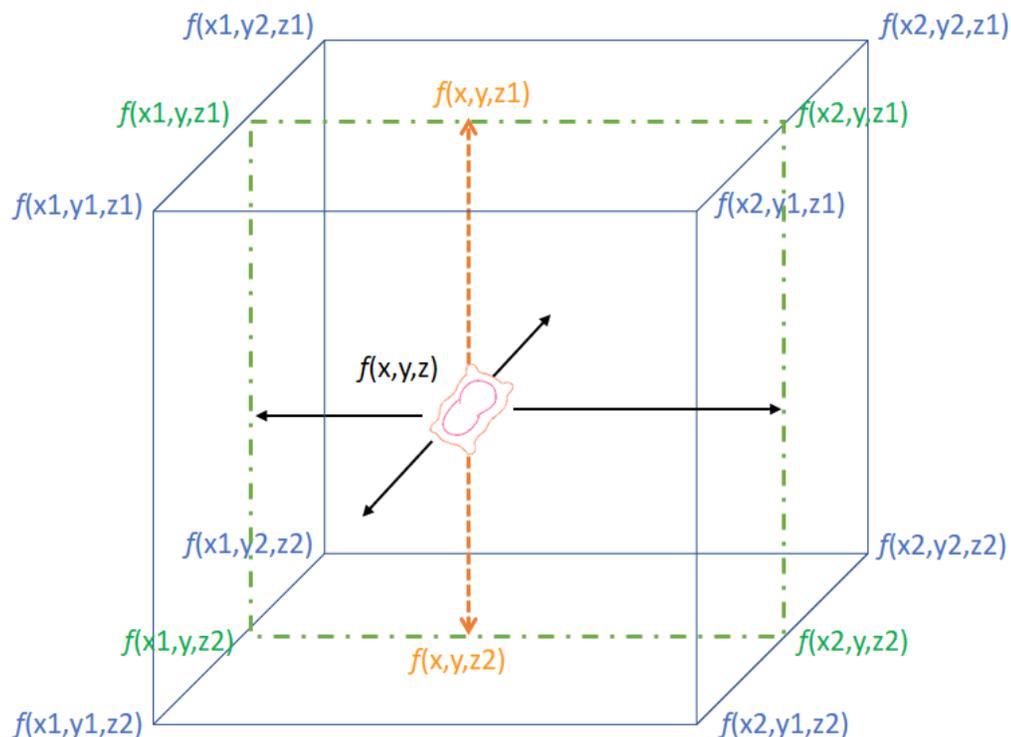


Figura 5.- Método de interpolación lineal en 3 dimensiones. Para determinar el valor de la función f en la posición de la partícula (negro) se usan los valores f del modelo numérico que se encuentran alrededor de la partícula (azul). Con estos valores primero se obtienen los valores de f a lo largo del eje Y (verde) interpolando en el eje Y, después usando los valores obtenidos se repite el proceso con el eje X para obtener los valores f a lo largo del eje X (naranja), por último, se interpola en el eje Z para obtener el valor de f en X, Y y Z. Es importante resaltar que el orden en que se interpolan los ejes no afecta el resultado.

2.2.2 Métodos de advección

Como se mencionó en la sección 1.1, después de la liberación de las partículas en un tiempo t se calcula la nueva posición de la partícula en el siguiente tiempo $t+\Delta t$. Entonces la solución general para X estará dada de la forma:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + \int_t^{t+\Delta t} \frac{dx}{dt} dt . \quad (1)$$

La solución de Euler (Eu), también llamada solución de primer orden (RK1), estaría dada de la forma:

$$\frac{dx}{dt} = U_{Eu} = U_{RK1} = U(x, y, z, t) , \quad (2)$$

donde $U_{(x,y,z,t)}$ es la velocidad zonal en la posición de la partícula, interpolada espacialmente por el método lineal en 3 dimensiones, y la U_{Eu} es la velocidad zonal en la posición de la partícula. Entonces la solución de Euler o de primer orden para X es:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{Eu} \Delta t . \quad (3)$$

La solución de Euler para las otras coordenadas es:

$$Y_{t+\Delta t} = Y_t + V_{Eu} \Delta t , \quad (4)$$

$$Z_{t+\Delta t} = Z_t + W_{Eu} \Delta t , \quad (5)$$

En donde V_{Eu} es la velocidad meridional y W_{Eu} la velocidad vertical para la posición de la partícula.

La solución de primer orden tiene el problema de ser inexacta cuando el paso del tiempo Δt es grande pues supone que los valores de las corrientes U , V y W en t serán fijos hasta el siguiente tiempo $t+\Delta t$, sin

tomar en cuenta que mientras transcurre el tiempo hay un cambio de las velocidades hasta sus nuevos valores en $t+\Delta t$. Por esta razón es necesario emplear métodos de orden superior como los Rugen-Kutta (RK), los cuales son soluciones de 2do orden (RK2) y de 4to orden (RK4). El método de RK2 requiere como primer paso obtener la nueva posición de la partícula usando la solución de Euler (que se puede considerar como RK1), pero solamente hasta la mitad del transcurso del tiempo:

$$X_{RK1} = X_t + U_{RK1} \frac{\Delta t}{2}. \quad (6)$$

Una vez solucionado para X_{RK1} , Y_{RK1} y Z_{RK1} , se tiene una nueva posición de la partícula. El siguiente paso es obtener:

$$\frac{dx}{dt} = U_{RK2} = U \left(x_{RK1}, y_{RK1}, z_{RK1}, t + \frac{\Delta t}{2} \right), \quad (7)$$

donde U_{RK2} es la velocidad en la posición y tiempo de las posiciones que se obtienen en el paso 1. Para saber esta nueva velocidad es necesario obtener el campo de velocidades U al tiempo $t + \frac{\Delta t}{2}$ y usar las posiciones X_{RK1} , Y_{RK1} y Z_{RK1} para interpolar espacialmente. Este valor de U_{RK2} sustituido en (1) es la solución para el método de segundo orden:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{RK2} \Delta t. \quad (8)$$

Para obtener la solución de 4to orden, RK4, se repiten los pasos del RK2 más 2 pasos adicionales de advección e interpolación como se muestran a continuación

Advectar**Interpolar**

Paso 1

$$U_{RK1} = U(x, y, z, t)$$

Paso 2

$$X_{RK1} = X_t + U_{RK1} \frac{\Delta t}{2}$$

$$U_{RK2} = U\left(x_{RK1}, y_{RK1}, z_{RK1}, t + \frac{\Delta t}{2}\right)$$

Paso 3

$$X_{RK2} = X_t + U_{RK2} \frac{\Delta t}{2}$$

$$U_{RK3} = U\left(x_{RK2}, y_{RK2}, z_{RK2}, t + \frac{\Delta t}{2}\right)$$

Paso 4

$$X_{RK3} = X_t + U_{RK3} \Delta t$$

$$U_{RK4} = U(x_{RK3}, y_{RK3}, z_{RK3}, t + \Delta t)$$

La solución que se emplearía es el siguiente polinomio:

$$U_{RK4to} = \frac{dx}{dt} = \frac{U_{RK1} + 2U_{RK2} + 2U_{RK3} + U_{RK4}}{6}, \quad (9)$$

en donde U_{RK4to} es el polinomio de las velocidades encontradas en los 4 pasos. Luego se sustituye en (1) para dar la solución de 4to orden:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{RK4to} \Delta t. \quad (10)$$

Las soluciones para todas las coordenadas en los distintos métodos se muestran a continuación.

Tipo de desplazamiento

	Zonal	Meridional	Vertical
Euler	$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{Eu}\Delta t$	$Y_{t+\Delta t} = Y_t + V_{Eu}\Delta t$	$Z_{t+\Delta t} = Z_t + W_{Eu}\Delta t$
RK2	$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{RK2}\Delta t$	$Y_{t+\Delta t} = Y_t + V_{RK2}\Delta t$	$Z_{t+\Delta t} = Z_t + W_{RK2}\Delta t$
RK4	$X_{t+\Delta t} = X_t + \left(\frac{U_{RK1} + 2U_{RK2} + 2U_{RK3} + U_{RK4}}{6}\right)\Delta t$	$Y_{t+\Delta t} = Y_t + \left(\frac{V_{RK1} + 2V_{RK2} + 2V_{RK3} + V_{RK4}}{6}\right)\Delta t$	$Z_{t+\Delta t} = Z_t + \left(\frac{W_{RK1} + 2W_{RK2} + 2W_{RK3} + W_{RK4}}{6}\right)\Delta t$

2.2.3 Interpolación temporal de los campos de velocidad

Otro de los métodos que se pueden utilizar para compensar el error del método de Euler es emular un aumento de la resolución del tiempo de los campos de velocidad. Esto se logra obteniendo más campos de velocidad interpolando los valores de las corrientes del tiempo t al tiempo $t + \Delta t$ de la siguiente forma:

$$\frac{dU}{dt} = \frac{\Delta U}{\Delta t} = \frac{U_{(t+\Delta t)} - U_{(t)}}{\Delta t}, \quad (11)$$

donde $\frac{dU}{dt}$ es la tasa de cambio en el tiempo de la velocidad U entre los tiempos t y $t+\Delta t$. Por lo tanto, para calcular una velocidad en un tiempo intermedio se emplea la siguiente expresión.

$$U_{\left(t+i\frac{\Delta t}{\eta}\right)} = U_{(t)} + \Delta U i \frac{\Delta t}{\eta}, \quad (12)$$

donde η es un divisor de la resolución original del tiempo, $t + i \frac{\Delta t}{\eta}$ es el i -ésimo tiempo intermedio entre t y $t + \Delta t$. De esta forma para obtener una resolución en el tiempo $\frac{\Delta t}{\eta}$ es necesario obtener todos los tiempos intermedios de la siguiente forma:

$$U(t), U\left(t + \frac{\Delta t}{\eta}\right), U\left(t + 2\frac{\Delta t}{\eta}\right), U\left(t + 3\frac{\Delta t}{\eta}\right) \dots \dots U\left(t + (\eta - 1)\frac{\Delta t}{\eta}\right), U(t + \Delta t) .$$

Este método también se emplea dentro de los métodos de RK para obtener los campos de velocidad entre 2 tiempos necesarios para interpolar.

2.2.4 Difusividad

Para proveer de difusividad de escala pequeña de manera explícita a las simulaciones se empleó un paso aleatorio sencillo de siguiente formula (Batchelor, 1949; Visser, 1997):

$$D_{dif} = R\sqrt{2Kr^{-1}dt}, \quad (13)$$

Donde D_{dif} es un desplazamiento aleatorio, el coeficiente R es un número aleatorio entre 0 y 1, r es la varianza de una distribución normal y K es un coeficiente de difusividad el cual fue impuesto usando el 10% del valor de la velocidad (en la posición de la partícula).

2.2.5 Justificación de la selección del método

Para poder establecer el método final que se utilizó en las advecciones definitivas se realizaron algunos experimentos pilotos en los cuales se compararon los métodos de advección de Euler, RK2do, interpolación en tiempos intermedios y RK4to. Esta comparación es debido a que la cantidad de operaciones y el esfuerzo de cómputo crecen considerablemente al incrementar el orden del ajuste por Runge-Kutta y también se multiplica si se subdividen los tiempos. En este experimento piloto se posicionaron partículas en uno de los sitios de arrecife (Baker Bank) a nivel de la superficie y se advectaron durante 30 días.

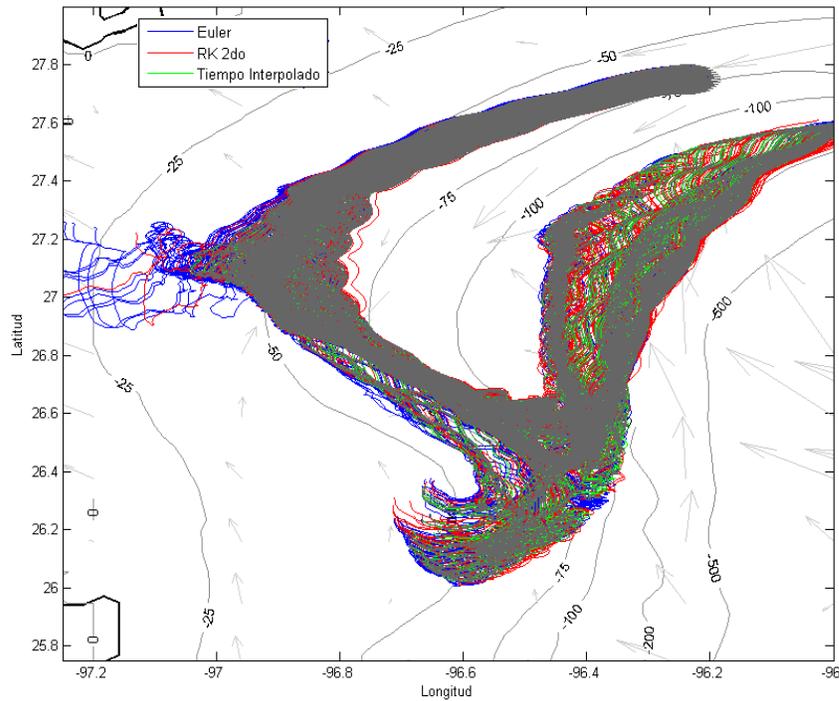


Figura 6.- Trayectorias de partículas después de 30 días usando distintos métodos de advección con el método de RK4 como patrón (gris). Las partículas son liberadas desde Baker Bank en 1ro de enero a las 00:00 h.

Visualmente la forma de las trayectorias no parece diferir mucho entre métodos y se dispersan por áreas muy similares. De hecho, como se muestra en la Figura 7, a excepción del método de Euler la diferencia entre métodos no es grande. En este experimento piloto se pudo probar además que el tiempo para lograr las operaciones que requirió el equipo de cómputo creció enormemente al incrementar el orden del ajuste, sin embargo, este tiempo es manejable dentro del espacio de elaboración de la tesis. Por lo anterior, se estableció el método de RK4to por proveer de mayor ajuste el movimiento de las partículas en el modelo Lagrangiano.

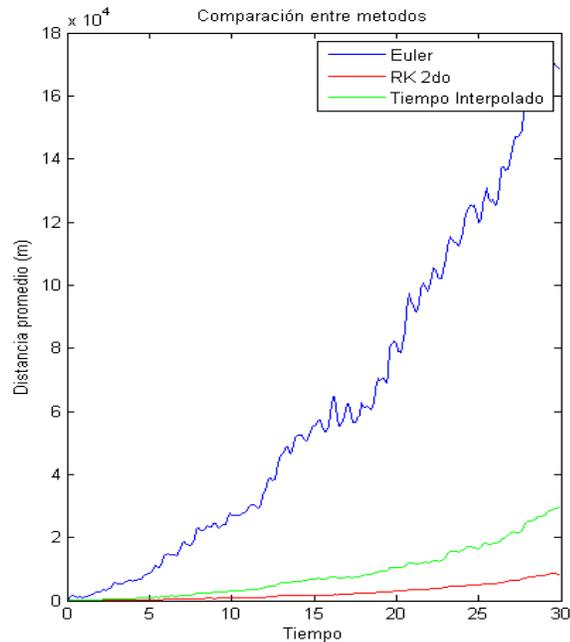


Figura 7.- Distancias promedio entre partículas con sus equivalentes en distintos métodos de advección. Para obtener las series se obtiene la diferencia en distancia de la partícula n y la misma partícula n advectada por otro método, esto para todas las partículas simuladas. Por lo tanto, al pasar el tiempo la distancia entre la misma partícula en distintos métodos se hace grande. **El eje horizontal representa el método RK4to** y las líneas de colores los promedios de las diferencias contra RK4to.

2.3 Configuración general y condición inicial

Con la exploración de los distintos métodos de advección se estableció la configuración general de los experimentos llevados a cabo. Para poder corregir el error de la trayectoria debido a la resolución del tiempo se eligió emplear el método de Runge Kutta de 4to orden (RK4to) (ecuación ()) para la advección de las partículas. Además, se agregó la distancia por la difusión aleatoria (ecuación (13)) de la siguiente forma:

$$X_{t+\Delta t} = X_t + U_{RK4to}\Delta t + D_{dif} . \quad (14)$$

Cada experimento a excepción del experimento con comportamiento biológico se ejecutó hacia adelante en el tiempo y también en reversa, esto se logró al usar los campos de velocidad en orden inverso en el tiempo y multiplicar su valor por -1. Los experimentos en reversa permitieron obtener información del

origen de las partículas que llegan a los sitios de estudio. También en todos los experimentos a excepción del experimento con comportamiento biológico la flotabilidad de las partículas fue neutra.

La condición inicial de las partículas fue establecida en la región de los arrecifes. En cada arrecife la formación que se eligió para las partículas fue de 10 círculos concéntricos de 10 partículas más una en el centro para un total de 101, cada uno en un radio de 5 km alrededor de la ubicación del arrecife. Cada una de las partículas se posicionó a 5m del fondo marino (Figura 8).

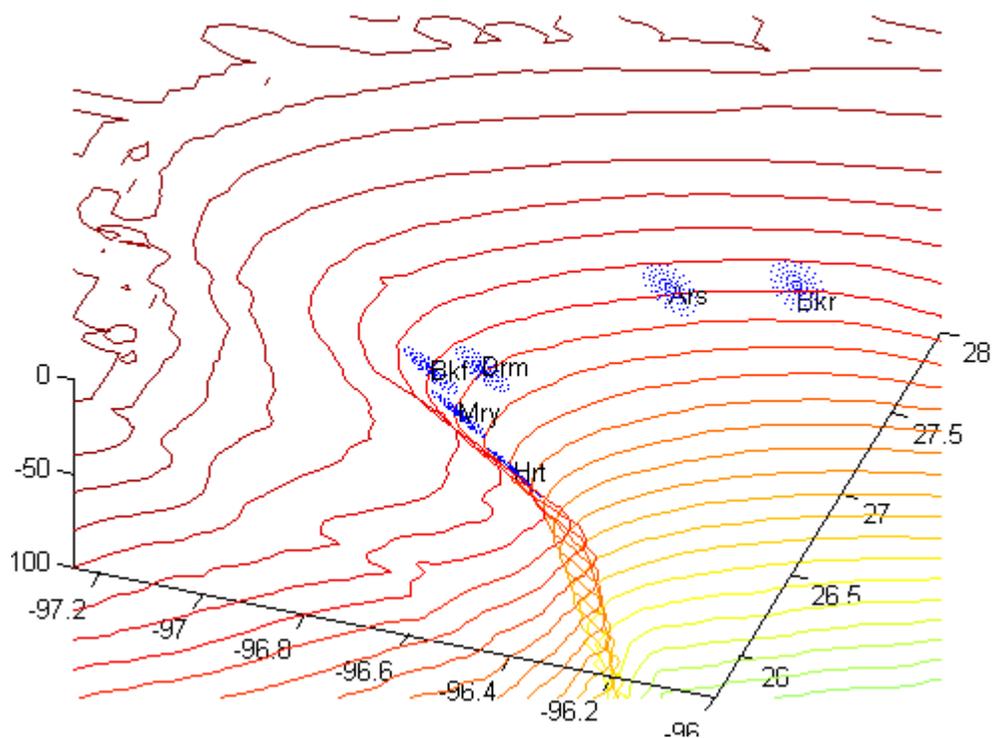


Figura 8.- Condición inicial de las partículas. Se muestran los niveles de profundidad cada 10 m.

En total el número de partículas que se liberaron en cada índice de tiempo (cada 3 horas) por sitio fueron 101, que son 606 partículas contando todos los arrecifes. En todos los experimentos, una vez iniciada la simulación en cada índice de tiempo se liberaban más partículas en las posiciones originales y cada partícula permanecía con un tiempo de vida de 30 días completos (240 índices de tiempo, de 3 horas de resolución). Este tiempo está establecido para sobrepasar la duración de la fase larvaria que se ha observado en los estudios sobre las larvas de corales mesofóticos (Kahng *et al.*, 2014) y una vez transcurrido las partículas desaparecen.

2.4 Cálculo de Índices de Movilidad

Para cuantificar el desplazamiento de las partículas durante y al final de la advección se obtuvieron índices de movilidad. Estos índices son: la distancia final (D_F), la ineficiencia móvil (D_R/D_M donde D_R y D_M se definen más adelante) y el desplazamiento vertical final (ΔZ). Estos índices permiten saber fácilmente cuándo las partículas llegaron más lejos, si se hundieron o tuvieron ascenso en la vertical y si se dispersaron o quedaron estancadas. La Figura 9 esquematiza parte del cálculo de los índices de movilidad.

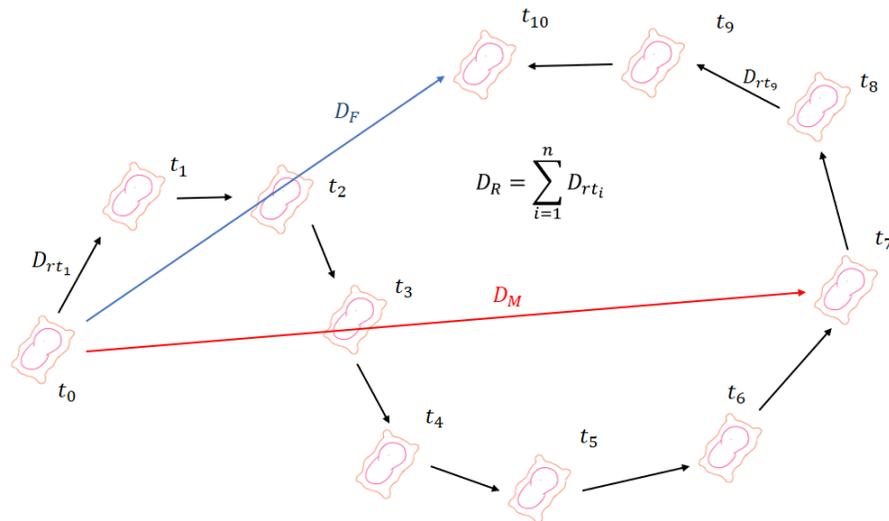


Figura 9.- Representación gráfica de índices de movilidad, distancia final (D_F), distancia recorrida (D_R) y distancia máxima alcanzada (D_M).

La distancia final D_F es la distancia entre la posición al tiempo t_0 y la posición en el tiempo final de la partícula. La distancia recorrida D_R es la suma de las distancias recorridas por la partícula en cada tiempo. La distancia máxima D_M es la separación entre el punto más lejano de la trayectoria de la partícula a su posición inicial. Por último, el desplazamiento vertical ΔZ es la diferencia entre la profundidad inicial de la partícula y la profundidad al final de la trayectoria.

2.5 Cálculo de conectividad local

Para este trabajo se consideró la conectividad local, la cual es la relación de conectividad entre los 6 sitios de arrecifes. Para realizar este cálculo se considera el enfoque clásico de conectividad, el cual es la probabilidad de llegar desde una región a otra. Esta cantidad se expresa como el cociente entre: el número de partículas consideradas exitosas en un periodo tiempo después de liberarse y el número de partículas totales liberadas (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Xue *et al.*, 2008). Esto es:

$$C_{t(i),p(j)} = \frac{P_{C_{t(i),p(j)}}}{P_{t(i)}} (100) , \quad (15)$$

donde $C_{t(i),p(j)}$ es el porcentaje de conectividad para el tiempo $t(i)$ después de un periodo $p(j)$, $P_{C_{t(i),p(j)}}$ es el número de partículas liberadas en la región de origen al tiempo $t(i)$ y que fueron capturadas por una región de destino a lo largo del periodo de tiempo $p(j)$ después de ser liberadas y $P_{t(i)}$ es el número total de las partículas liberadas en el tiempo $t(i)$. La Figura 10 muestra un esquema de cálculo de la conectividad.

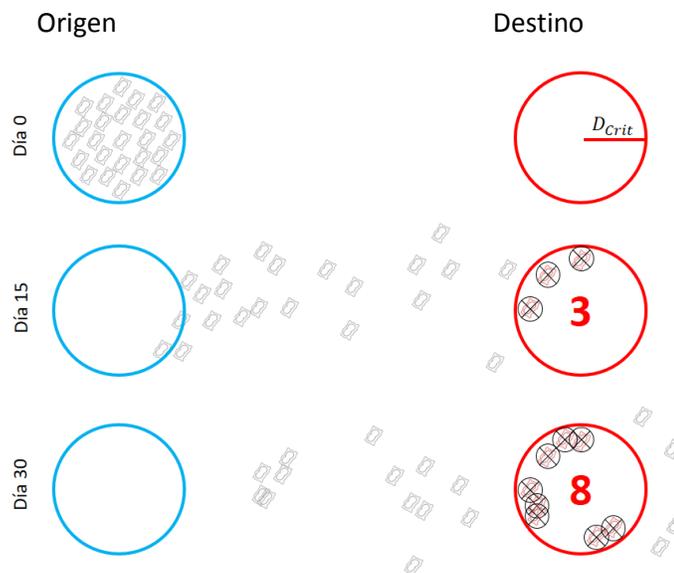


Figura 10.- Cálculo de la conectividad entre 2 regiones. A partir del momento de ser liberadas. Las partículas en una región se cuentan en número que son capturadas en la región de destino a lo largo de su periodo de vida. En el sitio de captura si una partícula está a una distancia menor que la distancia de criterio D_{Crit} , se considera capturada y se descarta para no volver a contarse en días posteriores.

El procedimiento que se muestra en la Figura 10 se repitió para cada sitio de arrecife (origen) contra cada uno de los otros sitios de arrecife (destino) usando $D_{crit} = 5$ km. Esto además se repitió para cada índice de tiempo en que se liberaron partículas. Para obtener la conectividad en un periodo, por ejemplo, una estación del año, se usó la siguiente expresión:

$$C_{t_1, t_2, p(j)} = \frac{\sum_{i=t_1}^{t_2} P c_{t(i), p(j)}}{\sum_{i=t_1}^{t_2} P t_{t(i)}} (100) , \quad (16)$$

donde $C_{t_1, t_2, p(j)}$ representa la conectividad del tiempo t_1 al tiempo t_2 , $\sum_{i=t_1}^{t_2} P c_{t(i), p(j)}$ es la suma de las partículas liberadas entre t_1 y t_2 y que fueron capturadas después de un periodo $p(j)$ y $\sum_{i=t_1}^{t_2} P t_{t(i)}$ es la suma de todas las partículas liberadas desde t_1 a t_2 .

2.6 Conectividad regional

Además de la conectividad local (entre los sitios de arrecife en la plataforma de Texas) se calculó una conectividad regional a mayor escala. En esta conectividad la plataforma del Golfo de México, suponiendo que la isóbata de 200m es el límite de ésta. Se dividió en varias regiones y se calculó cuál era la probabilidad de que las partículas lleguen desde la región local de los arrecifes a cada una de estas regiones (Figura 11).

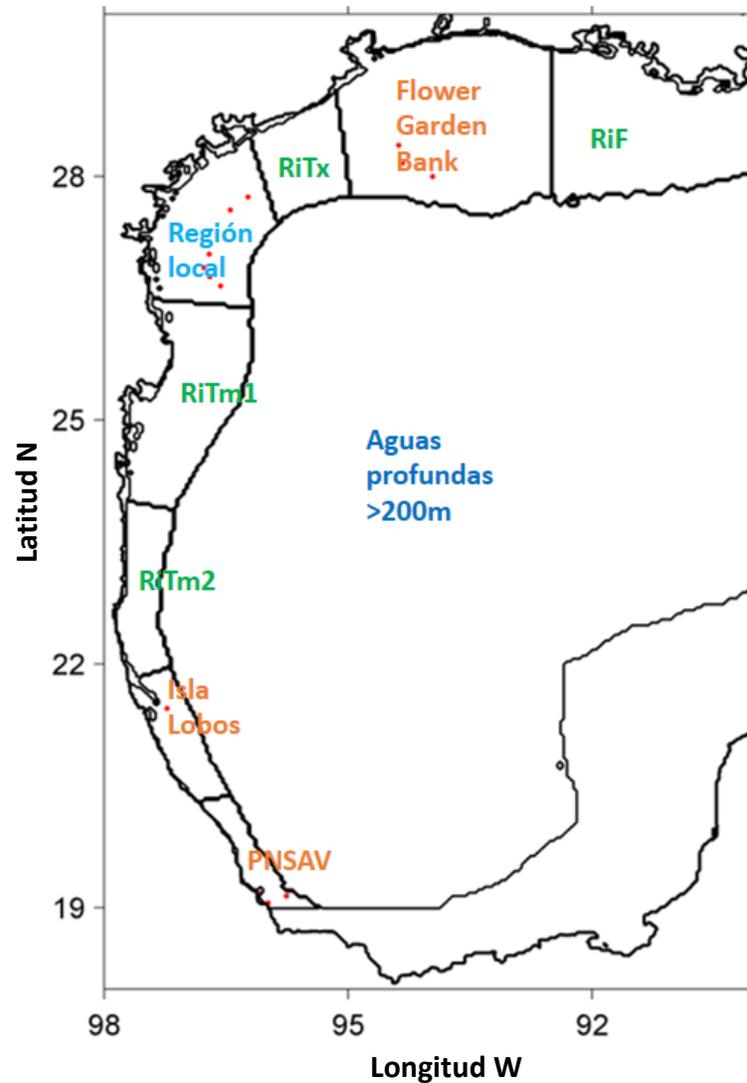


Figura 11.- Regiones establecidas para la conectividad regional. En azul claro se muestra la región local y en naranja otras regiones con ensambles de arrecifes, en verde se muestran las zonas intermedias y en azul oscuro la región más allá de la isóbata de 200m (considerada el límite de la plataforma continental).

Las regiones se establecieron de la siguiente forma:

- Región local: Incluye los 6 arrecifes de la plataforma del sur de Texas.
- Regiones intermedias: Son las regiones que hay entre la región local y otros ensambles conocidos de arrecifes.
 - RiTm1: Región intermedia de Tamaulipas 1.
 - RiTm2: Región intermedia de Tamaulipas 1.
 - RiTx: Región intermedia de Texas.
 - RiF: Región intermedia hacia Florida.

- Regiones de ensambles de arrecifes:
 - Región de Isla Lobos: Incluye la parte norte de Veracruz en donde se encuentra isla Lobos.
 - Región del PNSAV: Incluye la parte intermedia de Veracruz hasta la latitud de Antón Lizardo, donde se encuentran varios ensambles de arrecifes como isla Sacrificios, arrecife Santiaguillo y la zona núcleo del sistema arrecifal Veracruzano.
 - Región del Flower Garden Bank: Donde se encuentran los arrecifes mesofóticos Stetson Bank, West Flower Garden Bank y el East Flower Garden Bank.
- Región de aguas profundas: Toda la región del golfo más allá de la isóbata de 200m la cual está fuera del hábitat para las especies de arrecifes mesofóticos.

Para obtener los porcentajes de conectividad también se emplearon las ecuaciones (15) y (16) pero evaluando si las partículas liberadas desde la región local estaban encima de un área de destino. Esto se repitió para cada región (Figura 12).

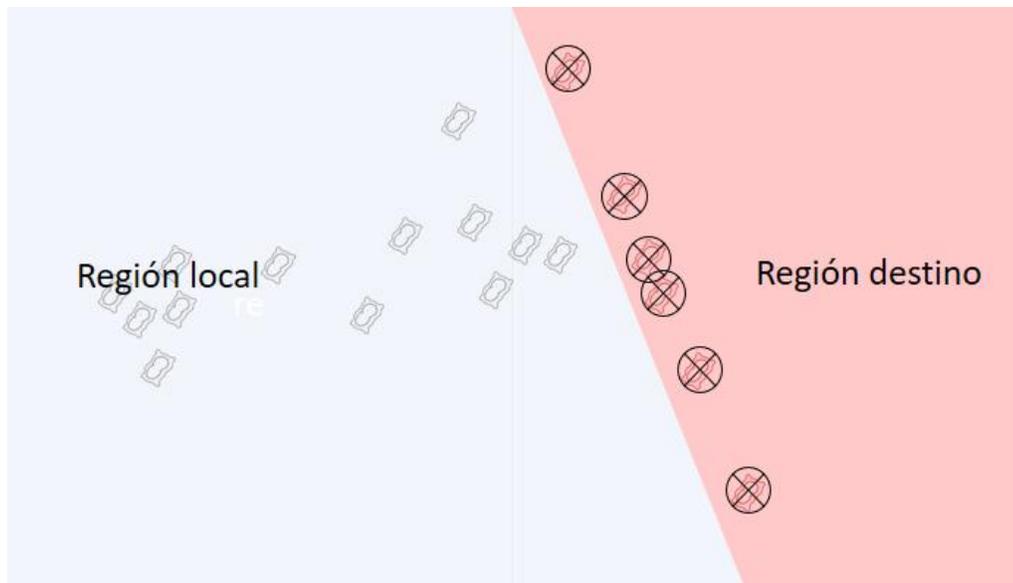


Figura 12.- Esquema de la conectividad regional. Las partículas viajan desde la región local y se consideran capturadas en cuando entran a una región de destino.

Capítulo 3 Resultados

Los experimentos realizados en esta tesis incluyen el Experimento General, el experimento del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010), el experimento de Nortes Intensos (Periodo de intensa actividad de frentes fríos en noviembre de 2013) y el experimento con comportamiento biológico. El experimento general proporcionó los resultados probables para la circulación de la corriente típica en el Golfo de México mientras que los experimentos adicionales sirven para realizar comparaciones con el experimento general en escenarios de interés. Más adelante serán descritas a detalle las características de cada simulación. En cada experimento se obtuvieron los índices de movilidad, la conectividad local y la conectividad a escala regional, tanto hacia adelante en el tiempo como en reversa. Cada gráfica de los índices de movilidad incluye las 6 series de tiempo que corresponden a los 6 arrecifes y se despliegan en el siguiente orden: distancia final (DF), ineficiencia móvil (DR/DM) y desplazamiento vertical (ΔZ).

La conectividad se representó en el experimento general en series de tiempo (Figura 14) usando la ecuación (14) en cada índice de tiempo dentro de la climatología. En la Figura 29 (ver Anexo 1) se puede observar una ampliación de la figura 14 a detalle.

Los resultados también incluyen matrices de conectividad para periodos de tiempo dentro de los experimentos usando la ecuación (16). Los valores de estas matrices están simbolizados para cada uno de los arrecifes, ordenados de norte a sur de la siguiente forma: Baker Bank (Bkr), Arkansas Bank (Ars), Dream Bank (Drm), Black Fish Ridge (Bkf), Mysterious Bank (Mry) y Harte Bank (Hrt). Los resultados de conectividad en las matrices van en una escala de colores de fríos a cálidos según su valor, el valor mínimo que se muestra es 0.1%, es decir que al menos una de cada 1000 partículas llega a ser capturada.

Los resultados de conectividad regional se muestran como mapas esquemáticos de las regiones del golfo que se delimitaron (ver sección 2.6). El color de cada región indica la probabilidad de llegar desde la región local de la plataforma de Texas en un periodo de 30 días. En el caso de la región local su color representa la probabilidad de permanecer en esa misma región después de 30 días.

3.1 Experimento general

El experimento general representa la simulación patrón con la cual se realizaron las comparaciones con los escenarios en condiciones anómalas. Este experimento está compuesto por un año completo de liberación de partículas cada 3 horas desde las posiciones iniciales y cada partícula liberada tuvo una vida de 30 días. Las partículas de este experimento fueron advectadas usando como modelo numérico la climatología promedio y fue realizado tanto hacia adelante como hacia atrás en el tiempo para representar los resultados globales de comparación ya que se obtuvieron datos de conectividad de cada conjunto de partículas liberadas cada 3 horas durante todo el año.

El periodo de tiempo simulado fue de 396 días desde el 1ro de enero a las 0 horas hasta el 31 de enero a las 21 horas completando un año y repitiendo enero para que las partículas liberadas hasta el 31 de diciembre a las 21 horas terminaran su tiempo de vida. Para el caso del experimento en reversa, el periodo simulado fue también de 396 días desde el 31 de diciembre a las 21 horas hasta el 1ro de diciembre a las 0 horas completando un año y repitiendo diciembre para que las partículas liberadas hasta el 1 de enero a las 0 horas terminaran su tiempo de vida.

3.1.1 Índices de movilidad

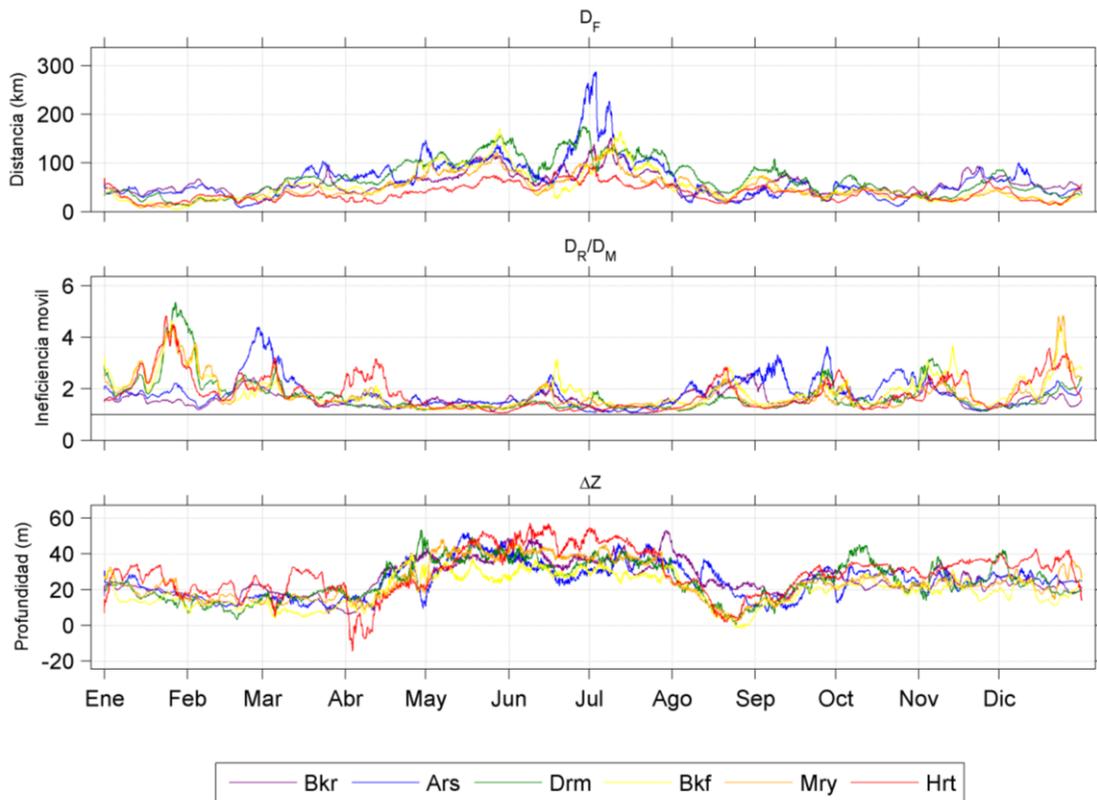


Figura 13.- Índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento general hacia adelante en el tiempo.

En la Figura 13 se observa que las series de tiempo de D_F muestran un comportamiento uniforme debajo de los 100 km recorridos la mayor parte del año y que en el periodo comprendido de finales de abril a principios de agosto las distancias alcanzadas después de 30 días son mucho mayores, en especial en los arrecifes en la zona media: Arkansas Bank y Dream Bank. Éstos presentan picos de 150 km para el primero y superior a 300 km para el segundo. Los valores bajos en las series de ineficiencia móvil permiten mostrar los periodos de mayor dispersión/movilidad de las partículas, mientras que valores altos indican un estancamiento dentro de un espacio reducido. El patrón revela que es durante el periodo de verano cuando las partículas se mueven más eficientemente respecto al resto del año. Los periodos cuando la ineficiencia móvil es alta no son similares en todos los arrecifes, pero sí son más presentes en los arrecifes que se encuentran desde Dream Bank hacia el sur. Asimismo, es durante los meses de diciembre, enero y principios de febrero que los valores son muy altos en estos sitios. También se observa que para todos los arrecifes hay un cambio de profundidad positivo de las partículas hacia la superficie, a excepción de un

periodo muy corto en abril para Harte Bank. Igualmente se observa que para el periodo de abril a septiembre hay un mayor cambio en la profundidad para todos los arrecifes. Los resultados anteriores indican que las corrientes de verano son más intensas ya que mueven más eficientemente las partículas, también que en verano la surgencia es mucho mayor que en el resto del año. Para el experimento en reversa se observaron patrones similares en el periodo de primavera-verano en los 3 índices con la particularidad de que el origen de las partículas para los sitios de Harte Bank, Dream Bank y Baker Bank puede rastrearse hasta profundidades superiores a los 100 metros durante los meses de julio y agosto. Aun así, en general las partículas provienen dentro de una misma capa de +/- 20m de su destino. (Anexo 1, Figura 28).

3.1.2 Conectividad local

Como se mencionó en la sección 2.5, se calcularon las matrices de conectividad entre los 6 arrecifes para cada índice de tiempo de la climatología y para cada periodo después de la liberación de las partículas. Para plasmar los resultados globales de estos cálculos se empleó la matriz de gráficas de tipo iris que se muestra en la Figura 14 y en la Figura 29 (ver Anexo 1).

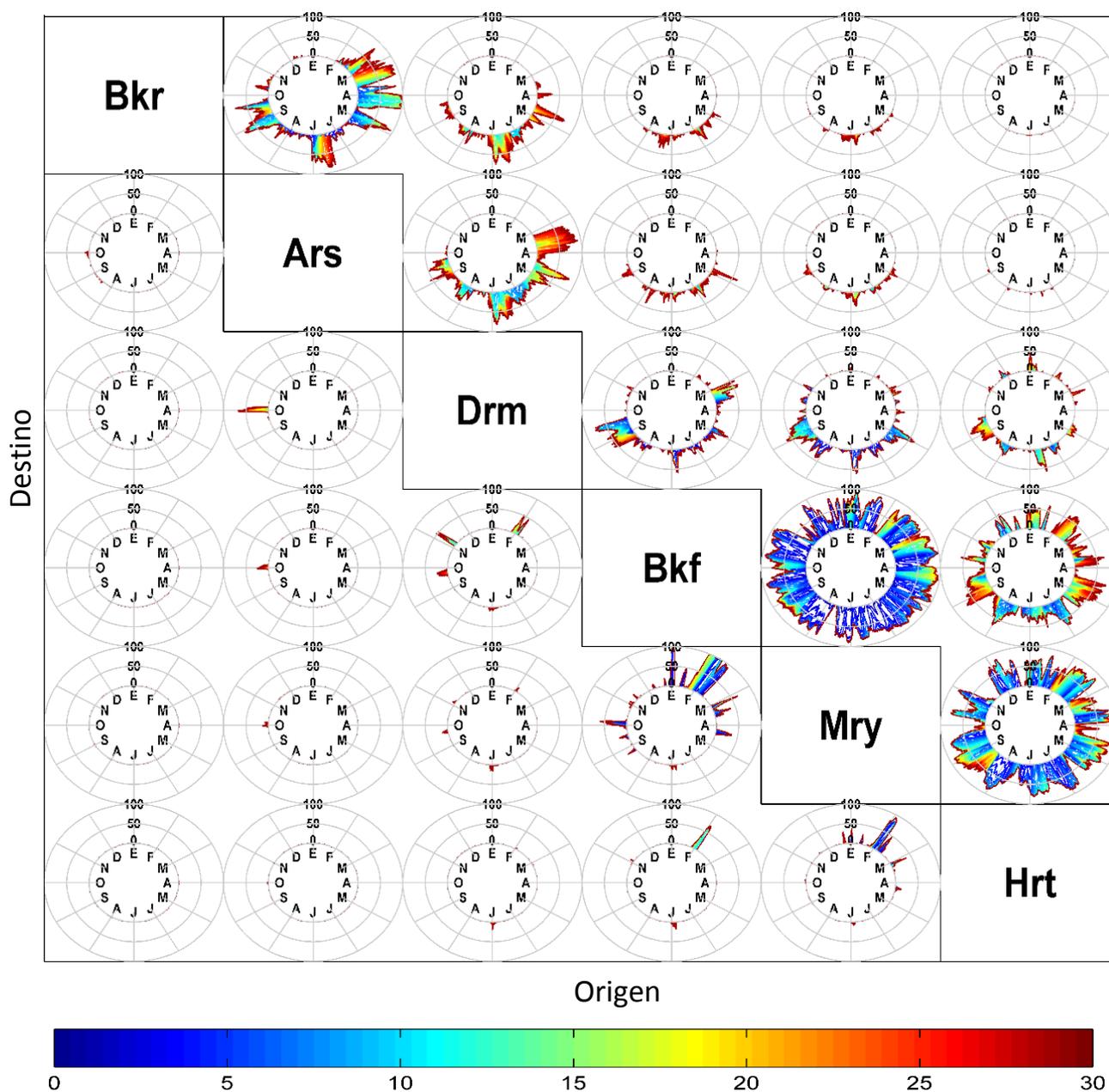


Figura 14.- Gráficas Iris de los resultados de conectividad del experimento general. En cada gráfica se representa las series anuales de conectividad entre 2 sitios. El eje horizontal corresponde al lugar de origen las larvas y el eje vertical corresponde al lugar de destino de las larvas. La dirección azimutal corresponde al tiempo en meses, donde enero corresponde al “norte” de la gráfica y los siguientes meses transcurren en sentido horario. La dirección radial corresponde al valor del porcentaje partículas capturadas para la conectividad, donde los círculos concéntricos corresponden a los valores de 0, 50 y 100%. **El color de las series representa el tiempo tras la liberación de las partículas** en que se evalúa la conectividad. Para observar una ampliación consultar la Figura 29 (ver Anexo 1).

En la Figura 14 y en la figura de conectividad estacional (Anexo 1, Figura 30) se resumen gran parte de los resultados. Se observa que durante todo el año existe alta conectividad desde Mysterious Bank hacia Black Fish Ridge y desde Harte Bank hacia Mysterious Bank y Black Fish Ridge. En general todos los arrecifes fueron aportadores de partículas al arrecife que tenían inmediatamente hacia el norte. Las series de tiempo a distintos días indicaron que la conectividad desde Mysterious Bank hacia Black Fish Ridge ocurre muy rápidamente en los primeros 10 días.

Particularmente se pueden mencionar 2 casos contrastantes. El primer caso es el de Baker Bank el cual es un sumidero de partículas que vienen desde los arrecifes que se encuentran al sur, pero que no aporta partículas a otros arrecifes salvo en pequeños valores para Arkansas Bank. El segundo caso es el de Harte Bank, el cual recibe pocas partículas de otros arrecifes, pero al igual que Mysterious Bank es una fuente de partículas para los arrecifes que se encuentran hacia el norte. Dream Bank y Black Fish Ridge son los arrecifes que están conectados en algún momento del año con todos los demás arrecifes. Otro patrón que se observa en los arrecifes al norte a partir de Dream Bank es que hay dos picos de conectividad, uno en junio y otro en septiembre, que concuerdan con fechas de principio y fin de la estación veraniega; estos mismos arrecifes entran en un aislamiento desde octubre hasta febrero.

El flujo de partículas hacia el sur es muy escaso. Solamente la conexión desde Black Fish Ridge hacia Mysterious Bank presentó valores altos más de una vez al año y en general no hay conectividad en dirección hacia el sur desde marzo a octubre.

Las matrices de los experimentos hacia atrás en el tiempo (Anexo 1, Figura 31 y Figura 32) muestran resultados muy similares a los obtenidos hacia adelante del tiempo. Se puede observar una simetría general entre las matrices para las mismas estaciones en ambos sentidos en el tiempo. Esto da una mayor robustez a los resultados que muestran conectividad en ambos experimentos. Es de destacar que, de acuerdo con los resultados en reversa, Harte Bank es un sitio importante como fuente de partículas para 4 de los 5 arrecifes que se encuentran al norte de su ubicación en la mayor parte del año. Mientras que Arkansas Bank se muestra como el principal receptor de partículas desde los demás arrecifes. También se muestra cómo en la estación de otoño existe una interconexión entre los 6 sitios de arrecife, aunque algunas conexiones son con bajas probabilidades.

3.1.3 conectividad regional

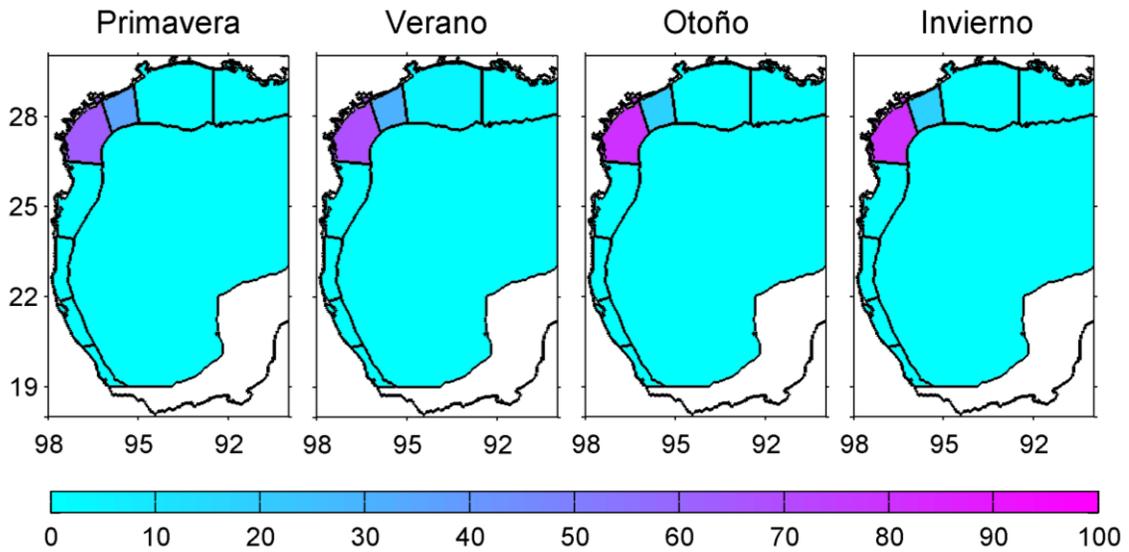


Figura 15.- Conectividad regional por estación del año después de 30 días, hacia adelante en el tiempo.

La conectividad con otras regiones fue muy baja, como se observa en la Figura 15. Aun después de 30 días la mayor parte de las partículas (alrededor del 80%) permaneció dentro de la región local y sólo algunas fueron trasladadas hacia la región intermedia de Texas (RiT_x). El experimento en reversa (Anexo 1, Figura 32) muestra que las partículas tienen su origen desde la región local y sólo desde la región intermedia de Tamaulipas 1 (RiT_m1) y la región de aguas profundas, provienen un bajo porcentaje de las partículas. Sólo en verano se observa que las partículas provienen mayormente de fuera del área local.

3.2 Experimentos en condiciones anómalas

El experimento general muestra resultados que no son característicos de ningún año, ya que son obtenidos con base en el uso de la climatología de 4 años y pueden ser tomados como una condición promedio, que es más probable y robusta conforme más años se utilizan. Los resultados obtenidos de esta forma permitieron comparar una condición probable contra escenarios de condiciones que no son comunes en todos los años. Como se mencionó anteriormente, se realizaron 2 experimentos en condiciones anómalas: el experimento del huracán "Alex" (18 de junio a 9 de julio de 2010) y el experimento para el periodo de

Nortes intensos (noviembre, 2013). Los resultados se presentan de forma comparativa contra la climatología en los mismos periodos de tiempo.

3.2.1 Experimento del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010)

Este experimento se realizó para contrastar un evento meteorológico que intensifique las corrientes por varios días. El huracán “Alex” fue la primera gran tormenta del 2010 que alcanzó categoría 2 y una máxima velocidad de viento de 175 km/h; su duración fue desde el 25 de junio al 2 de julio de 2010 y cruzó el golfo de este a oeste entrando a tierra por Tamaulipas donde se disipó. Para este experimento se usó el año 2010 del modelo HYCOM. La simulación comenzó una semana antes (18 de junio) de la duración de “Alex” y continuó hasta una semana después de su término (9 de julio), de tal forma que se pudiese observar cómo actuaban las partículas que fueron liberadas un poco antes y un poco después del huracán.

3.2.1.1 índices de movilidad

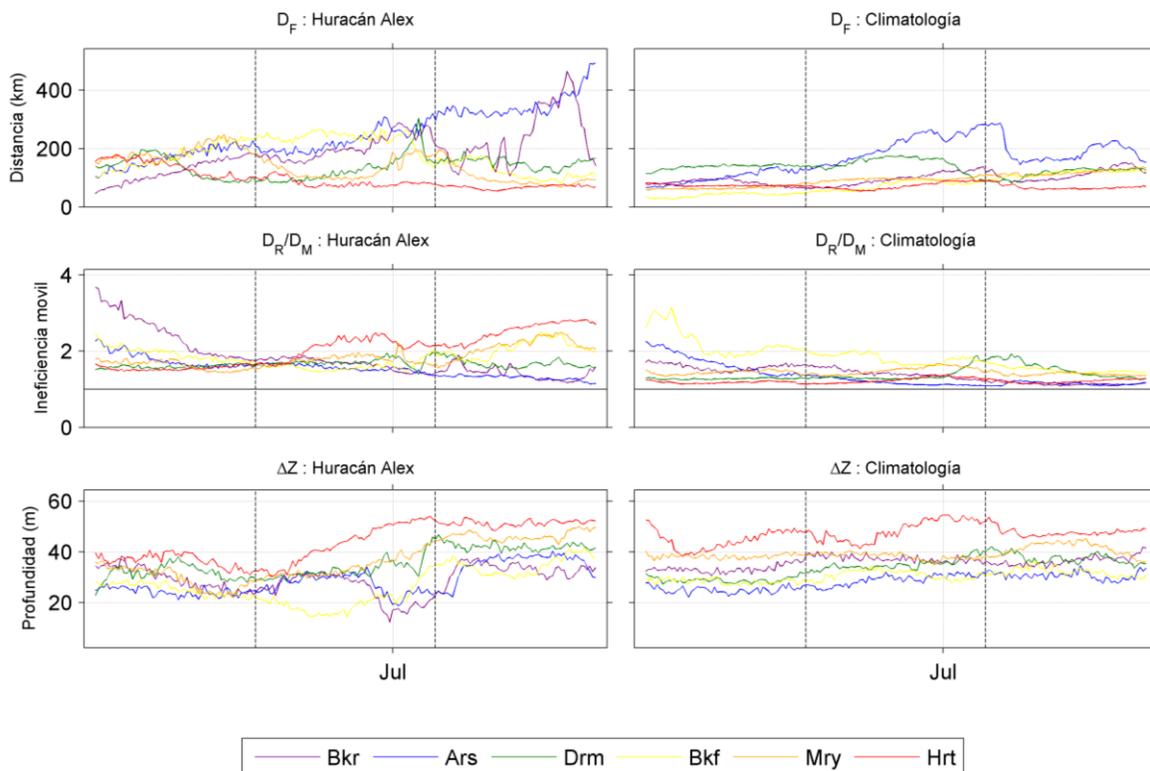


Figura 16- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia adelante en el tiempo.

En la Figura 16 se muestra cómo la distancia final que alcanzan las partículas es sólo un poco mayor respecto a la climatología; aun así, los valores de Baker Bank son mucho más altos en la semana posterior al huracán. Los valores para la ineficiencia móvil son más altos en la anomalía. Esto se debe a que en la semana posterior al huracán las partículas que provienen de los arrecifes del sur quedaron atrapadas en remolinos que aumentaron su distancia recorrida pero no su distancia alcanzada (Anexo 2.- Contenido multimedia). Por último, en la anomalía hay un mayor movimiento vertical de las partículas hacia la superficie en Harte Bank partir del inicio del huracán hasta una semana posterior a éste.

En la simulación hacia atrás en el tiempo (Anexo 1, Figura 31 muestra que las partículas son movidas más eficientemente en la climatología, aunque recorrieron menos distancia, también se observa un incremento importante de la profundidad de origen arrastrando partículas desde profundidades superiores a los 50m del lugar de destino.

3.2.1.2 Conectividad local

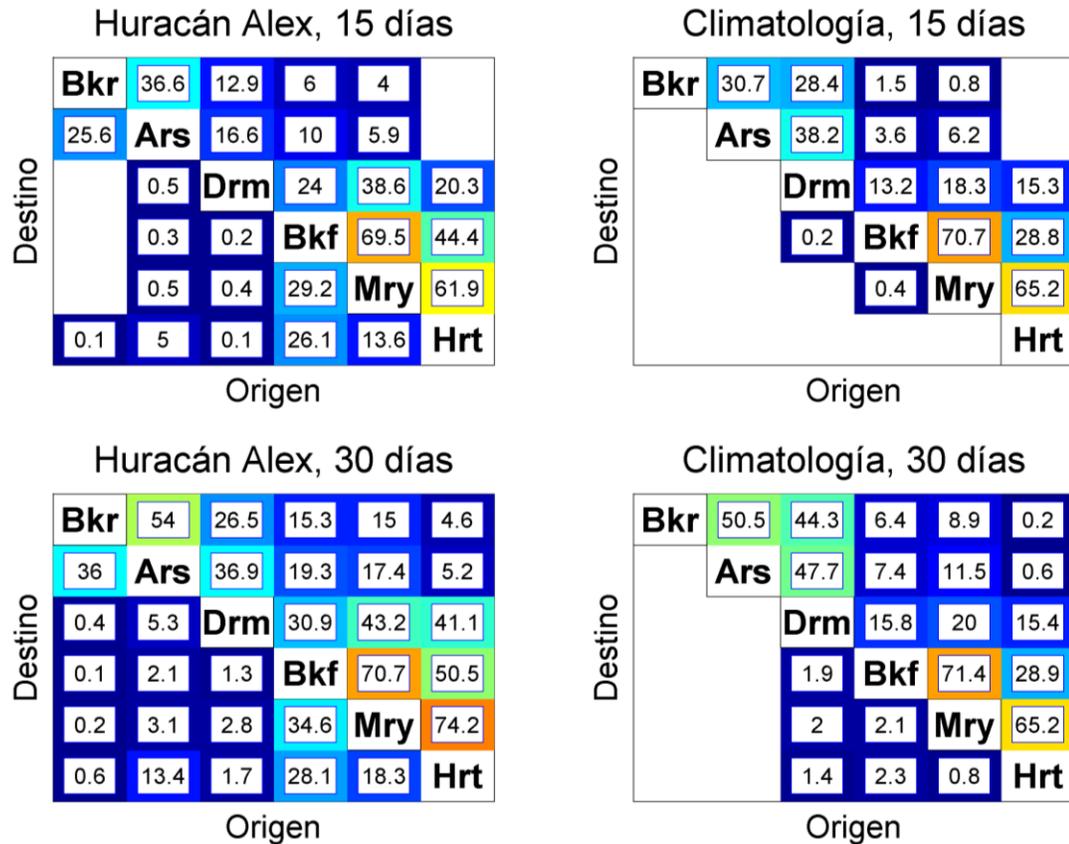


Figura 17.- Comparación de conectividad local del huracán "Alex" (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia adelante en el tiempo.

La conectividad que se alcanza en el periodo del huracán (Figura 17) es menor en algunos casos con respecto a la climatología. Sin embargo, en la conectividad de 30 días después de la liberación de las partículas se da una interconexión entre todos los arrecifes. Se observó que las partículas alcanzan una mayor dispersión entre más sitios de arrecifes ocasionando que, lugares que sólo son sumideros, como Baker Bank, pueden aportar partículas a otros arrecifes y también permite que reciban partículas arrecifes como Harte Bank y Mysterious Bank, que pocas veces al año son destino de las partículas liberadas por otros arrecifes. En este escenario continúa siendo predominante la conectividad hacia el norte, pero también se muestra, aunque en valores bajos, un flujo de partículas hacia el sur.

La simulación hacia atrás en el tiempo (Anexo1, Figura 34) muestra la conexión entre todos los sitios de arrecife y también, que un evento de gran fuerza en las corrientes provee de posibilidad para la

conectividad a los 6 sitios de arrecife, el patrón vuelve a ser similar teniendo mucho mayores porcentajes en el flujo desde arrecifes del sur hacia arrecifes del norte.

3.2.1.2 Conectividad regional

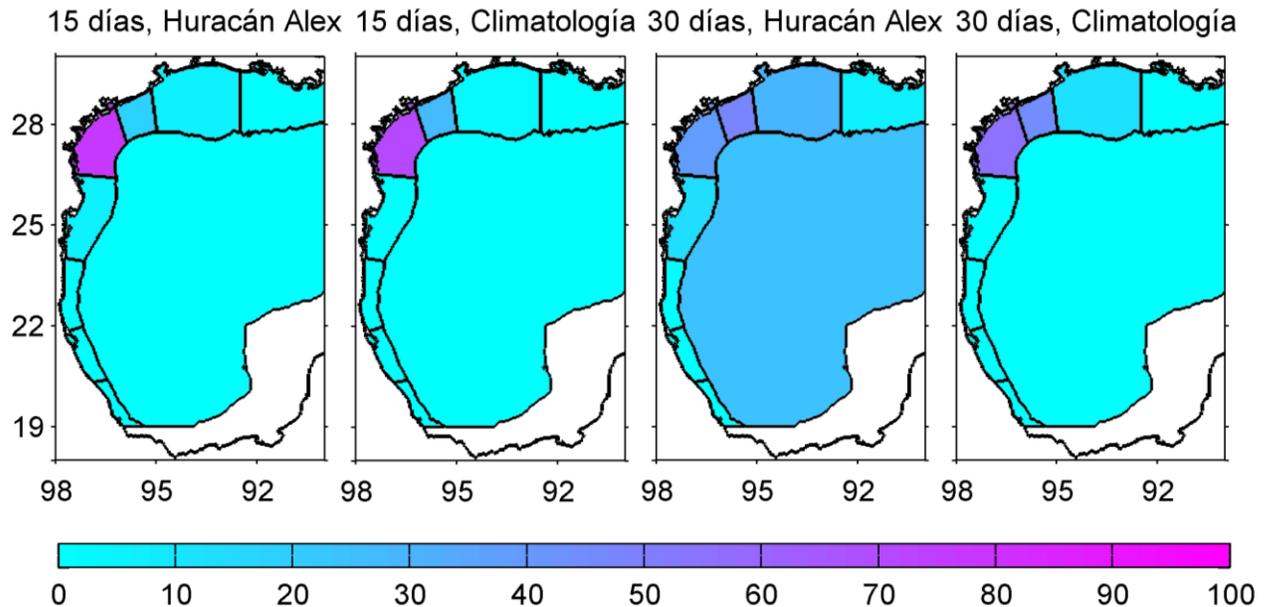


Figura 18.- Comparación de conectividad regional del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia adelante en el tiempo.

La conectividad regional que se muestra en la Figura 18 contrasta mucho más con el experimento promedio y se observa que las partículas viajan la distancia suficiente durante 30 días para llegar a la región del Flower Garden Bank en la plataforma de Texas-Luisiana. Este escenario es importante ya que muestra que en un evento de tormentas el ensamble de arrecifes puede tener conectividad con otro ensamble externo fuera de la región local. Hacia atrás en el tiempo el huracán llevó partículas desde la primera parte de Tamaulipas y desde la región de aguas profundas principalmente hacia la región local (Anexos, Figura 35).

3.2.2 Experimento de Nortes intensos (noviembre, 2013)

El experimento de noviembre de 2013 es la simulación un periodo de Nortes Intensos que tuvieron una intensidad de viento anormalmente grande. Esta anomalía se observa en el anclaje costero frente a la costa del sur de Tamaulipas (Rivas, 2017). Este escenario es muy característico ya que es una situación de un gran flujo de partículas hacia el sur, por lo tanto, es un evento que cambia las relaciones ecológicas de los arrecifes.

3.2.2.1 Índices de movilidad

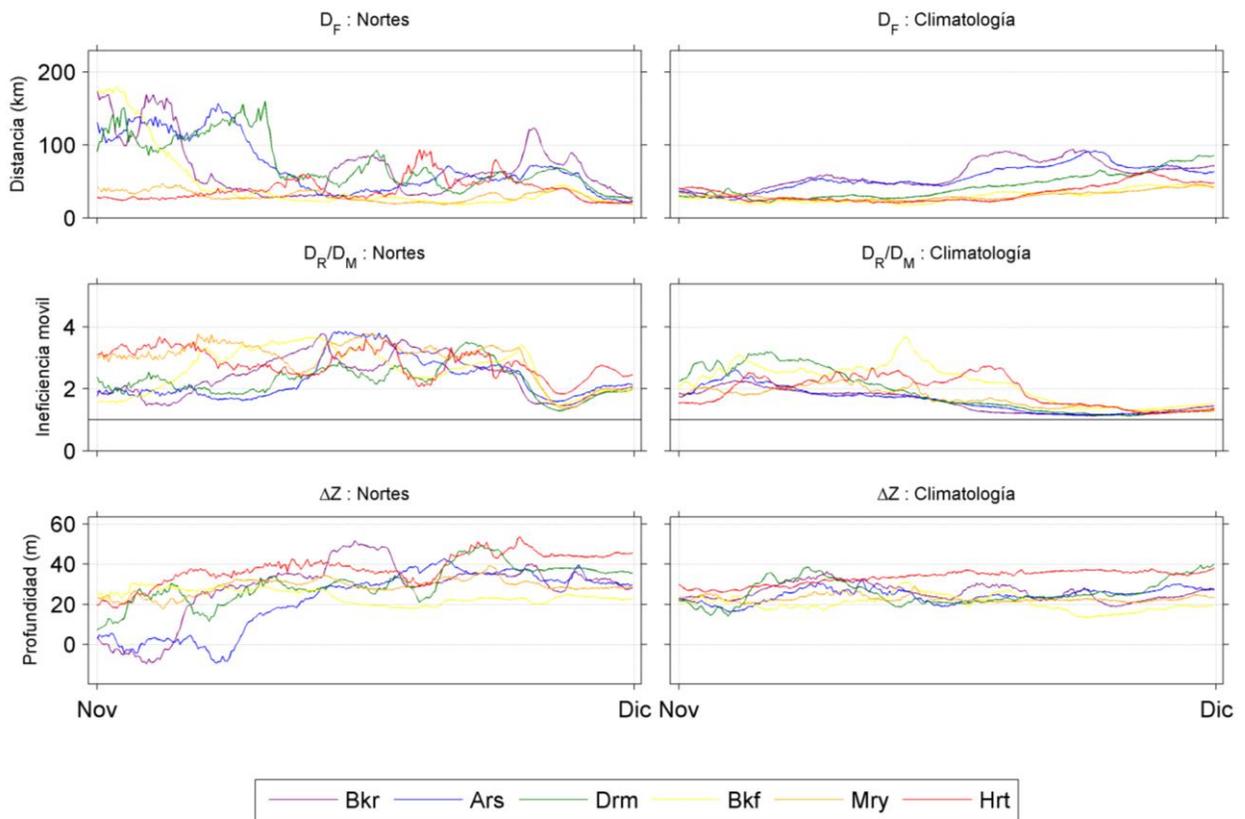


Figura 19.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) para experimento de Nortes intensos (noviembre de 2013) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia adelante en el tiempo.

Las matrices de conectividad muestran que en periodos de 15 días hay una mayor conectividad hacia la dirección sur en la anomalía. Sin embargo, en un periodo de 30 días se ve una simetría en la conectividad. Sitios como Baker Bank y Arkansas Bank alcanzan una mayor probabilidad de conectividad con todos los arrecifes que se encuentran al sur de ellos en relación con otros escenarios. Los resultados hacia atrás en el tiempo (Anexo 1, Figura 37) muestra mayor conexión entre los sitios para el mismo periodo y se ve un patrón de flujo desde arrecifes del norte hacia arrecifes del sur. Para los 3 arrecifes más al sur (Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank) se observa que poseen conexión entre ellos tanto de norte a sur como de sur a norte.

3.2.2.3 Conectividad Regional

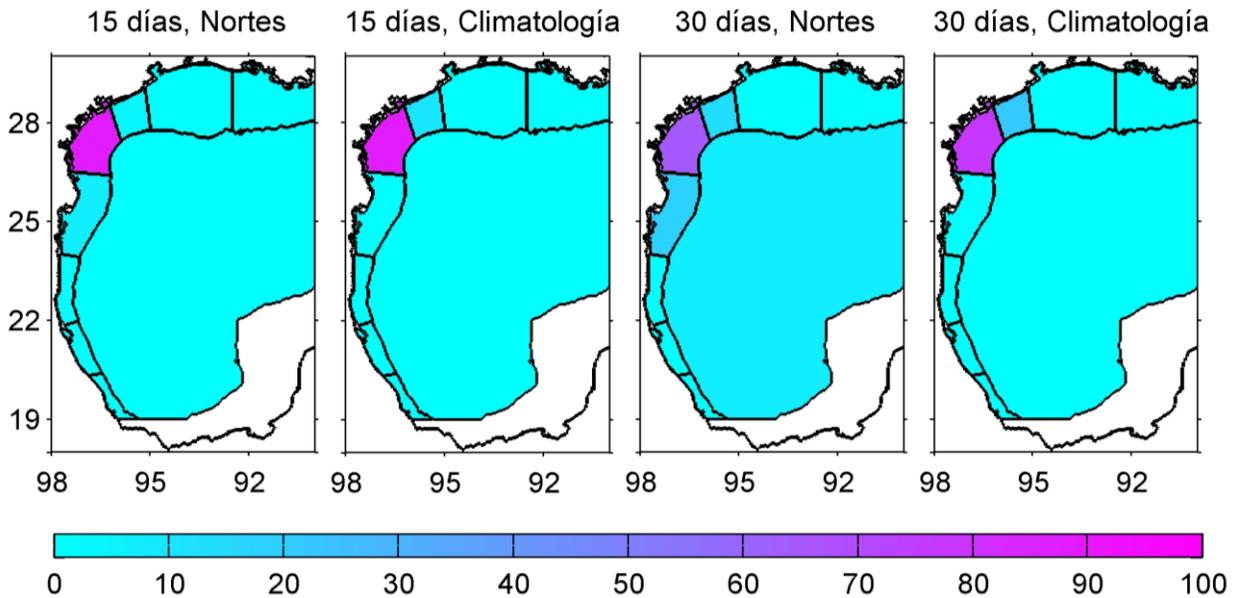


Figura 21.- Comparación de conectividad regional de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia adelante en el tiempo.

La conectividad regional mostró un comportamiento muy similar al experimento general. Las partículas escapan de la región local y la mayoría permanece dentro de ésta. Los resultados hacia atrás en el tiempo (Anexo 1, Figura 38) también muestran un comportamiento similar; más importante aún, este escenario anómalo no muestra un flujo de partículas desde el Flower Garden Bank hacia la región local.

3.3 Experimento Biológico

En búsqueda de una simulación que sea más apegada a las características de las partículas como larvas coralinas se llevó a cabo este experimento. Esta simulación toma en cuenta algunos aspectos biológicos de las larvas. Dentro de la literatura no existe suficiente información acerca de aspectos como comportamiento o biología de los corales mesofóticos, en específico de los corales negros que puedan ser adicionados numéricamente a una simulación. Aun así, se realizaron 2 experimentos que contrastan dos comportamientos distintos de las larvas. Ambos experimentos son idealizados, pero permiten hacer una comparación acerca de cómo un comportamiento biológico afectaría los resultados de un experimento de advección de partículas.

3.3.1 Movimiento en la vertical

El primer comportamiento biológico incluido en las partículas es la flotabilidad cambiante. Éste está sustentado en el hecho de que, para sobrevivir en el medio marino al momento de la liberación, las larvas coralinas llevan una reserva de lípidos con ellas, lo que les confiere una flotabilidad inicial., Posteriormente estos lípidos son consumidos cambiando la densidad y el tamaño de la partícula y ocasionando que se hundan. Se usó el comportamiento de la especie mesofótica *O. faveolata*, el cual se ha descrito a partir de observaciones empíricas (Holstein, 2013; Szmant y Meadows, 2006). Este comportamiento biológico se usó en otro trabajo de conectividad (Holstein *et al.*, 2016) y es explicado por la siguiente ecuación:

$$w_b = \frac{2(\rho_w - \rho_b)gr_o^2}{9k}, \quad (17)$$

donde w_b es la velocidad de flotabilidad en m/s, ρ_w es el peso específico del agua (1.022 N/m³ a 29°C y 35 ppm), ρ_b es el peso específico de la larva, r_o es el radio de la larva (asumiendo que es redonda), g es la gravedad (9.81 m/s²), y k es la constante de viscosidad del agua de mar (0.8613 x10⁻⁶m²/s a 29°C y 35 ppm). Entonces se obtuvo la serie de tiempo de w_b de una larva coralina empleando los datos descritos e interpolando los datos faltantes en la curva (Figura 22). Esta w_b se sumó a la velocidad vertical de la partícula durante la advección.

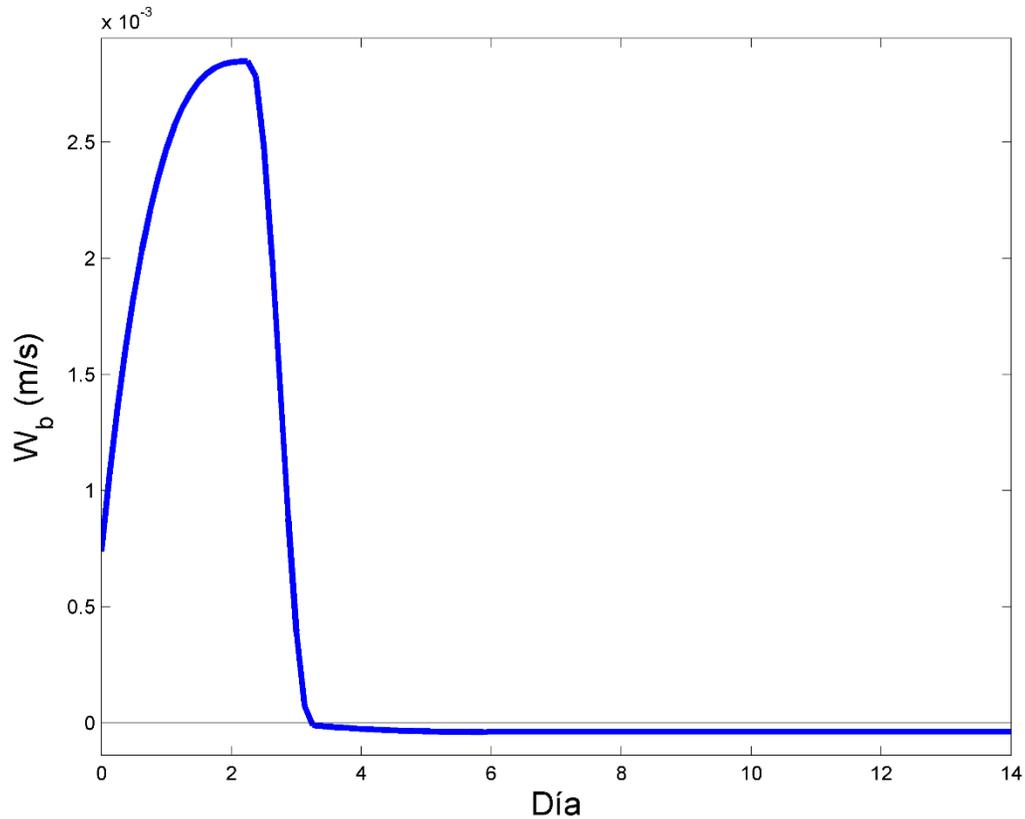


Figura 22.- Velocidad vertical de la flotabilidad (ecuación (17)) a lo largo de 14 días para una larva de *O. faveolata* (Holstein, 2013).

El otro comportamiento que se usó para los experimentos biológicos es la respuesta a la luminosidad en la que las larvas son movidas por la presencia o ausencia de ésta (fototaxis), ya sea a lo largo de la columna de agua o en la búsqueda de un hábitat con la calidad lumínica adecuada. Éste es un comportamiento muy recurrente en organismos marinos y tiene aspectos complejos de comportamiento (Mundy y Babcock, 1998; Thorson, 1964). A pesar de que es un fenómeno que se ha detectado desde hace tiempo, cuantificar una tasa natatoria en respuesta a la luz es complicado pues es difícil distinguirlo de la flotabilidad de la partícula y existen muy pocos estudios acerca de esto, aún más en corales mesofóticos (Gleason y Hofmann, 2011; Kahng *et al.*, 2014). Para este trabajo, este comportamiento fue simulado de tal forma que a ciertas horas del día las partículas nadarán de forma constante hacia la superficie y en ausencia de luz buscarán niveles más profundos en la columna de agua. La forma funcional de este comportamiento viene dada por la ecuación:

$$w_f = w_{max} \sin\left(t \frac{2\pi}{p}\right), \quad (18)$$

donde w_{max} es el máximo movimiento en la vertical por respuesta a la luz en m/s, t es el tiempo en horas y p es el periodo de un ciclo completo (24 horas). Al igual que el experimento con flotabilidad cambiante, los valores de la serie obtenida (Figura 23) fueron sumados a los valores de velocidad vertical en la advección según la hora del día.

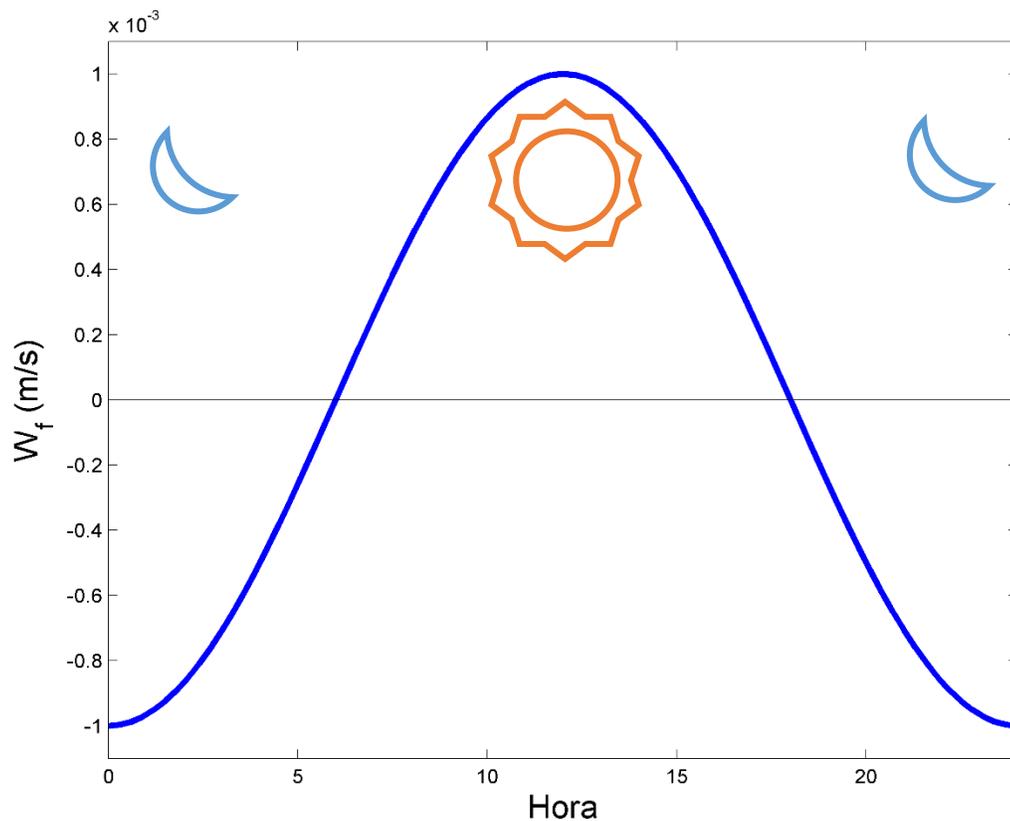


Figura 23.- Ciclo del comportamiento usado como fototaxis en las partículas a lo largo de un día.

3.3.2 Mortandad

En los resultados de conectividad que se han presentado hasta este momento han sido sin ninguna mortandad y considerando que cada partícula ha tenido un valor de 1 en todo momento de su periodo de vida. Tradicionalmente se ha documentado que el tiempo de vida de larvas de coral es de sólo algunos

días o pocas semanas (Gleason y Hofmann, 2011; Rumrill, 1990; Sorrell, 2009), pero recientemente se ha observado que los tiempo de supervivencia para larvas de varias especies eufóticas son subestimados (Connolly y Baird, 2010). Se muestra en este artículo en series de tiempo que la población de larvas tiene un comportamiento exponencial decreciente. Se observó que algunas larvas han llegado a tener tiempos de vida del orden de cientos de días, pero los largos periodos de supervivencia son para una pequeña parte del total. Este fenómeno se ha aplicado en combinación a él modelo Lagrangiano y se ha encontrado que no incluir la mortandad ocasiona una sobreestimación en la conectividad (Cowen *et al.*, 2000).

Para simular una mortandad en los grupos de partículas se obtuvo una serie de tiempo de la supervivencia de las larvas (Figura 24). De acuerdo con la ecuación:

$$N_t = N_0 e^{-rt}, \quad (19)$$

donde N_t es la proporción de larvas vivas del total al tiempo t después de su liberación, N_0 es la proporción inicial de partículas liberadas, que para este caso es 1, y r es la tasa de decrecimiento exponencial (-0.019189 t^{-1}). Después de ser liberada la partícula, su valor correspondiente va decreciendo exponencialmente de forma que en el día 15 sólo queda viva el 10% de todas las larvas y en 30 días únicamente el 1% del valor inicial.

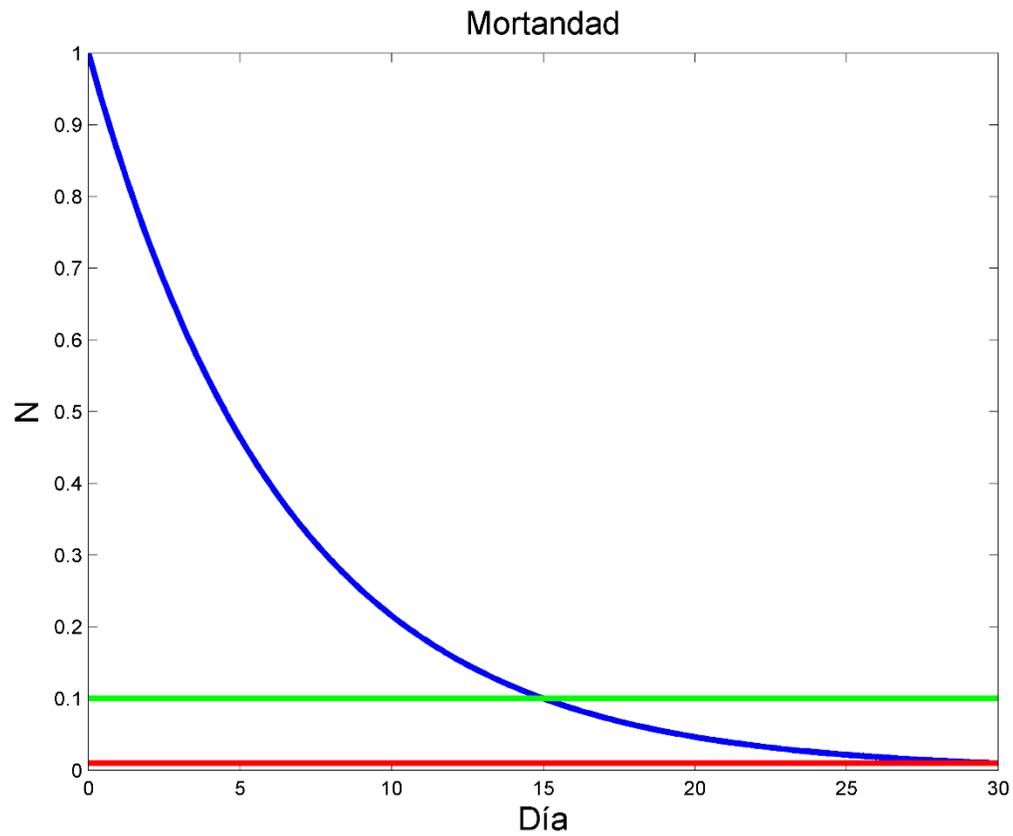


Figura 24.- Curva de supervivencia para las larvas coralinas de acuerdo con la ecuación (19). En verde referencia al 0.1 y en rojo al 0.01.

3.3.3 Condición de suelo

También se exploró cómo la cercanía de la partícula al bentos afecta su reclutamiento. Se agregó la condición de que las partículas se encuentren a una distancia menor de 10m del fondo en una región de arrecife para considerarlas capturadas (Figura 25).

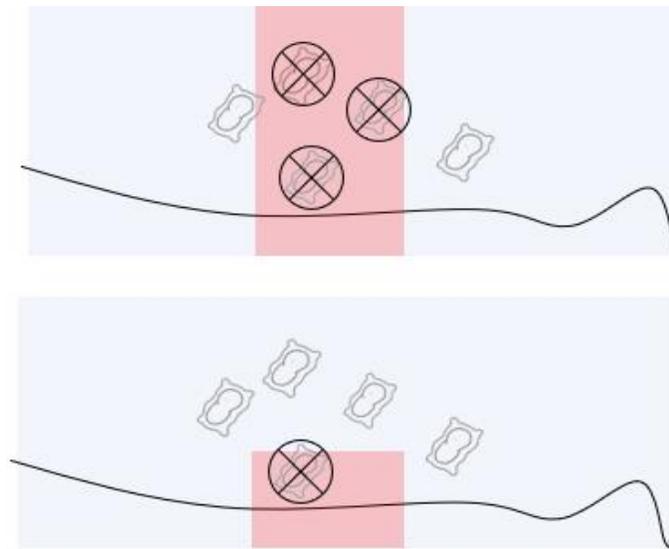


Figura 25.- Vista transversal de la región de captura en la columna de agua, sin condición de suelo (arriba) y reducida por la condición de suelo (abajo). Las larvas para ser consideradas capturadas deben estar tanto encima de una región de captura como a una distancia del fondo marino.

3.3.4 Temporalidad

Para establecer una época para el experimento biológico se eligió el periodo de mayor liberación de larvas de coral negro, los cuales representan parte importante de la diversidad de corales de los arrecifes mesofóticos (Kahng *et al.*, 2014; Lesser *et al.*, 2009). Dentro de la literatura, las especies mejor documentadas son las pertenecientes al archipiélago hawaiano y de la península de Florida, especialmente los géneros *Antiphatés* y *Stichopathes*. En general la estacionalidad de los corales mesofóticos está regida por las épocas de mayor temperatura oceánica, que es cuando comienza la maduración sexual de las colonias y culmina en algunos casos a finales de verano (septiembre-octubre) o en épocas de otoño (noviembre-diciembre) (Rakka *et al.*, 2017; Wagner *et al.*, 2012, 2011). La relación de la temperatura del océano con la época reproductiva también se soporta por las épocas de liberación para especies coralinas en el hemisferio sur, en donde el momento de mayor liberación es marzo (Parker *et al.*, 1997). Para el experimento biológico se fijó la temporalidad del 1 de noviembre al 31 de diciembre de la climatología.

3.3.5 Índices de movilidad

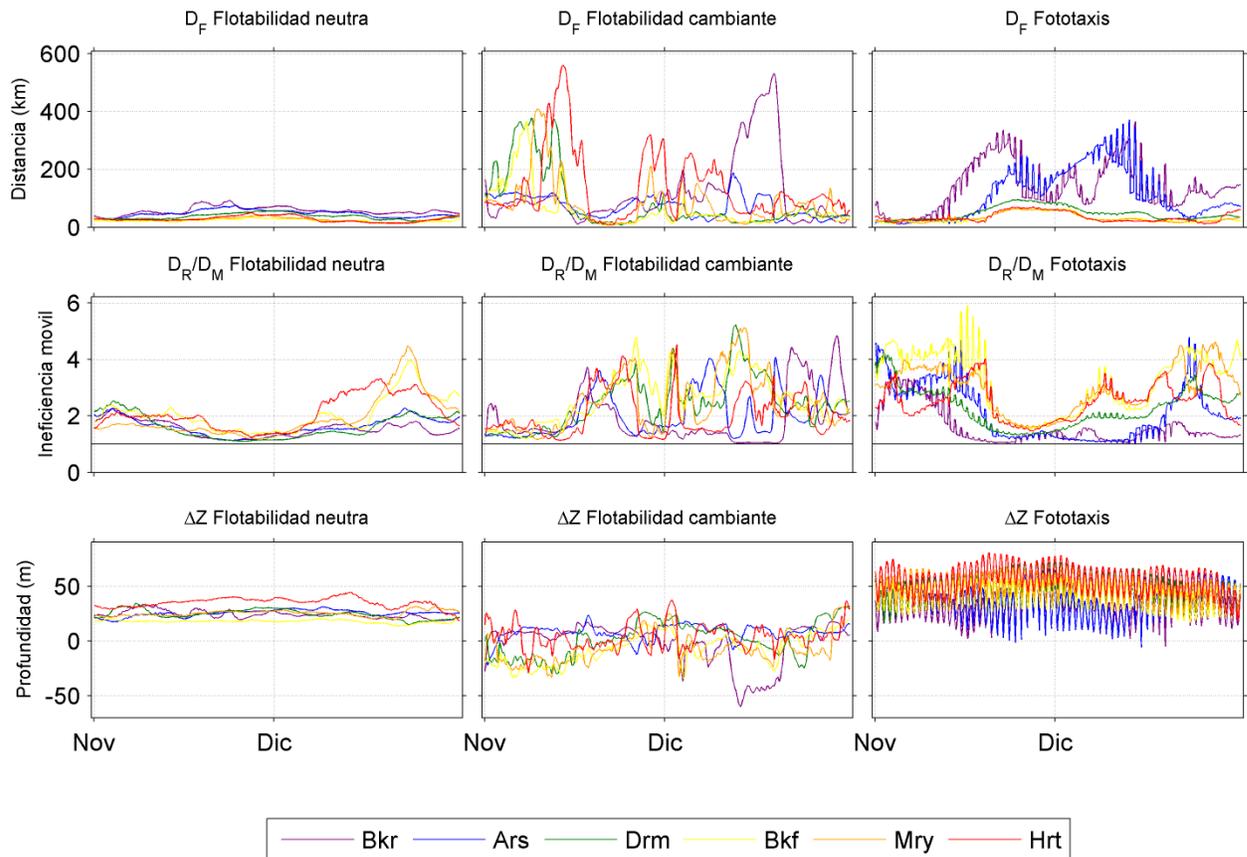


Figura 26.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento con flotabilidad neutra contra los experimentos con movimiento en la vertical (flotabilidad cambiante y fototaxis).

El experimento de flotabilidad cambiante muestra una mayor distancia alcanzada. Esto es debido al desplazamiento vertical de las partículas a niveles más superficiales donde el movimiento de la corriente es más fuerte. También se muestra un mayor estancamiento de las partículas en sólo un lugar después de descender al fondo. En general, a pesar de que las partículas ascienden rápidamente a la superficie, posteriormente tienen la mayor parte del tiempo una flotabilidad negativa, que, a pesar de ser pequeña, les permite volver a su profundidad de origen o más profundo.

El experimento en el que se incluye el movimiento natatorio por respuesta lumínica mostró que la señal senoidal que se usó para la simulación se reflejó también en los índices de movilidad dándoles un aspecto ruidoso. Sin embargo, al verificarlos más se aprecia que, aunque hubo mayor distancia alcanzada, ésta no

es uniforme en todos los arrecifes como ocurre en el experimento de flotabilidad cambiante y sólo afecta de forma importante a los arrecifes situados al norte (Baker Bank, Aransas Bank), los cuales son los menos profundos y en donde el movimiento vertical tiene más efecto. La ineficiencia móvil parece dispararse al principio de la simulación, pero desde finales de noviembre hasta el final del experimento este índice tiene similitud con el experimento con flotabilidad neutra. El cambio de profundidad es demasiado similar al del experimento de control y sólo la señal senoidal le da un aspecto diferente. Tomando en cuenta todo lo anterior al menos de este caso puede suponerse que en profundidades mayores a 70m este tipo de movimiento vertical no afecta la movilidad de forma importante a las larvas.

3.3.6 conectividad

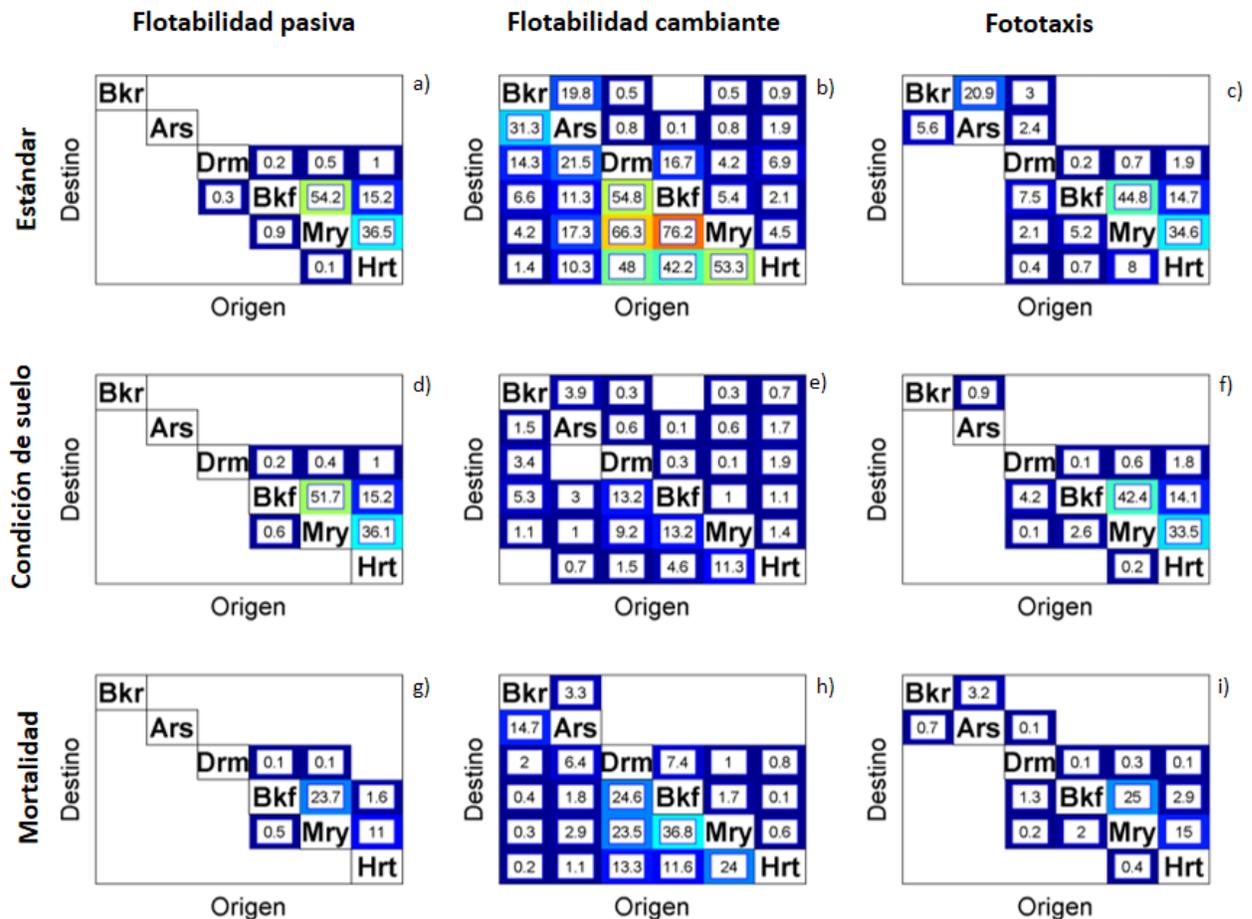


Figura 27.- Conectividad después de 30 días en el experimento biológico. Las matrices se encuentran acomodadas según las características de la simulación. Las columnas de matrices representan el tipo de comportamiento de las larvas (Flotabilidad neutra, flotabilidad cambiante y fototaxis) y las filas representan diferentes tipos de evaluación de la conectividad (Estándar, con condición de suelo y con mortandad).

Al igual que en los índices de movilidad, en la conectividad los resultados para el experimento con flotabilidad cambiante (Figura 27, b)) fueron los de mayor diferencia respecto al experimento de flotabilidad neutra. El principal cambio fue que cerca de la superficie las larvas son transportadas más al sur y no predominantemente hacia el norte. También existe conexión entre casi todos los sitios. En la simulación de movimiento por fototaxis (Figura 27, c)) el patrón de conectividad fue muy similar al de flotabilidad neutra (Figura 27, a)) en las conexiones de los arrecifes más al sur desde Dream Bank, aumentando sólo un poco los valores en dirección sur. El principal cambio también se observó en los arrecifes del norte y menos profundos, Baker Bank y Aransas Bank donde sí existió conexión entre ellos.

Al introducir la condición de suelo dentro de los criterios para establecer la captura de las partículas, los valores del experimento de flotabilidad neutra (Figura 27, d)) y de la fototaxis (Figura 27, f)) permanecieron muy similares, aunque un poco más bajos que los valores sin esta condición. El mayor cambio lo presenta el experimento de flotabilidad cambiante (Figura 27, e)), aquí la conectividad se mantiene entre casi todos los sitios, pero las probabilidades bajan considerablemente ya que todas en un momento de su ciclo llegan a la superficie y lentamente regresan al fondo donde pueden quedar estancadas sin llegar a otra región. El efecto de la mortalidad se presenta en las 3 simulaciones (Figura 27, g), h) e i)), igualmente no cambió mucho el patrón en que los sitios están conectados y su efecto depende del tiempo en que tardan las partículas a llegar entre sitios. El efecto es obviamente mayor entre sitios que no son inmediatamente vecinos. En la sección 4.1 se abordará a fondo el tema de la mortalidad.

Capítulo 4 Discusión de resultados

4.1 Implicaciones ecológicas

Los resultados de este proyecto han dado una idea de las escalas temporales que se pueden asociar al flujo de larvas entre sitios. En la escala regional, estos sitios de arrecife no tienen una conexión directa con otros grandes ensambles, al menos no en escalas de tiempo cortas. Sólo los fenómenos que introducen una gran fuerza de dispersión (como se vio con el experimento del huracán “Alex”) permiten que exista el alcance necesario en distancia para llegar a arrecifes fuera de la región local. Es de resaltar que ningún experimento hacia adelante o hacia atrás en el tiempo mostró que exista posibilidad de una conexión con los arrecifes de la plataforma de Veracruz, al menos no de forma directa. Al respecto es necesario conocer más detalladamente los ecosistemas mesofóticos de la región del Golfo de México para establecer una conexión indirecta mediante una cadena de conectividad entre sitios a lo largo de la plataforma continental del oeste del GdM.

Localmente las escalas de tiempo en que se conectan algunos de los arrecifes son muy cortas. Entre los 3 que se localizan más hacia el Sur, Black Fish Ridge, Mysterious Bank y Harte Bank, la conectividad es posible durante todo el año sólo con algunos periodos puntuales de baja conectividad; además, los periodos en que llegan las partículas a la región de destino después de su liberación son menores a los 10 días. Lo anterior es importante debido a que de manera presencial no existe mucha evidencia de los ciclos de vida larvarios en corales mesofóticos y solamente algunas observaciones en acuarios han permitido establecer duraciones muy cortas para la forma larvaria, alrededor de solamente 10 días (Kahng *et al.*, 2014). Sin embargo, esta característica afectaría a la conectividad entre sitios que no son vecinos inmediatos y que en los resultados generales tardan más de 10 días en alcanzar su conectividad. Un ejemplo de esto serían las relaciones de conectividad vistas entre los arrecifes situados más al norte de Dream Bank cuyos valores de conectividad tardan de 15 a 20 días en ser alcanzados.

Para combinar estos resultados con las observaciones biológicas existentes se buscó información relevante de los arrecifes mesofóticos. Ésta es una denominación popular para aquellos sitios de arrecifes mayores a los 30-40m y es una clasificación artificial establecida por los alcances de la exploración por métodos de buceo autónomo (SCUBA) y no corresponde a una separación por función fisiológica o por diferencias ecológicas (Kahng *et al.*, 2014; Lesser *et al.*, 2009). Dentro de los sitios de arrecife mesofóticos existen los mismos grupos funcionales de organismos que en arrecifes eufóticos, las diferencias se encuentran en las especies que conforman esos grupos funcionales.

Hay una predominancia de los corales negros pertenecientes al taxón *Anthiphatarians* (*Cnidaria*>*Anthozoa*>*Hexacorallia*), estos organismos son aquellos que dan fisionomía al ecosistema de corales mesofóticos y están presentes dentro de los sitios de estudio (Rodríguez, 2015). Biológicamente son organismos con una forma recurrente de látigo con presencia de tentáculos y al igual que otras especies de coral tienen una asociación simbiótica con microorganismos algales que auxilian en la generación de energía.

La mayor parte del conocimiento que se tiene sobre ellos proviene de la literatura descriptiva de las especies presentes en el archipiélago hawaiano, en donde también son un producto comerciable para la pesquería. Estos corales suelen tener reproducción sexual y en varias especies es muy común que el dimorfismo sexual no sea evidente a simple vista; existiendo colonias machos y colonias hembra. El origen de las larvas es siempre mediante liberación de gametos para fecundación externa en la columna de agua. La auto fecundación y liberación directa de larvas desde la colonia no se ha observado (Rakka *et al.*, 2017; Wagner *et al.*, 2012, 2011).

La estacionalidad para la reproducción de los corales negros es variable según el taxón. Existe evidencia tanto de liberación de gametos todo el año como liberaciones puntuales en un periodo específico. Al respecto como se mencionó en la sección 3.3.4 se ha observado que la estacionalidad está relacionada a las temporadas de aumento de temperatura y al fotoperiodo. Muestreos directos han revelado que en épocas de fines de invierno comienza la maduración por estadios de los gametos culminando para su liberación masiva en periodos de finales de verano (septiembre-octubre) y en otros casos en pleno otoño (noviembre-diciembre). Pasado este periodo de liberación masiva las colonias se encontrarán vacías sin gametos durante el periodo de invierno (enero a abril) (Rakka *et al.*, 2017; Wagner *et al.*, 2012, 2011).

Si se combina todo lo anterior con los resultados del Experimento general de esta tesis, se puede establecer que la conectividad real para especies de corales negros es aquella observada en los meses de septiembre-diciembre. De manera general, este hecho establecería que existe un aislamiento de las poblaciones de corales negros desde Baker Bank hasta Dream Bank, cuyos valores para esas épocas del año son muy bajas o nulas. Esto muestra un escenario muy particular pues es justo a principios de octubre y principios de noviembre que se puede observar el flujo hacia el sur en Aransas Bank, Dream Bank y Black Fish Ridge. En cuanto a los 3 arrecifes situados más al sur, los valores de conectividad en esta época del año son bajos pero cercanos al 50%. En resumen, la estacionalidad descrita para corales negros sugiere que el proceso de conectividad de los arrecifes ocurre en un periodo cuando las probabilidades de conectividad son bajas, pero en donde es posible llegar a sitios de arrecife tanto del norte como del sur.

Lo anterior, también sugiere que las poblaciones de los arrecifes del norte, Baker Bank, Aransas Bank y Dream Bank son poblaciones cerradas, debido a que las principales épocas con conectividad están fuera de la estacionalidad reproductiva. Por esto, la escala de tiempo en que ocurre la conectividad de estos sitios estaría regida por la frecuencia de escenarios anómalos que agreguen una mayor fuerza o un régimen diferente de corrientes que permitan una dispersión eficiente.

4.2 Refinamiento experimental

Los resultados que muestran los experimentos con comportamiento biológico permiten generar valiosas observaciones acerca del diseño de los experimentos. Como se observó tanto en los experimentos y en las matrices de resultados, la flotabilidad cambiante es más relevante para la dispersión de las partículas que el comportamiento por fototaxis. Si bien el experimento idealizado de fototaxis también tiene una diferencia con los resultados con flotabilidad neutra, es importante señalar que el movimiento vertical que se usó (± 10 m/h como velocidad máxima W_{max}) es probablemente muy exagerado para la escala de tamaño de las larvas de coral. Por lo anterior, usar tasas de migración vertical en valores más realistas podría tener un efecto más discreto en la conectividad.

La condición de suelo afecta la conectividad significativamente. Sin embargo, ese cambio es solamente en la proporción exitosa de partículas, pero no cambia los patrones de conectividad. Al respecto de este punto es importante por qué considerar la captura de una larva solamente por estar a una distancia menor que la distancia criterio (5 km para esta tesis) sin incluir la condición de suelo. Se ha planteado la hipótesis por experimentos, que las larvas pueden detectar la ubicación de los arrecifes mediante las ondas de sonido que genera un sitio de arrecife (Vermeij *et al.*, 2010). Tal hecho apoyaría la suposición de que, al estar sobre una región donde puede detectar el arrecife la larva buscaría el fondo. Por tal razón se considera que los resultados sin la condición de suelo son válidos debido a la capacidad de búsqueda de las larvas hacia su sitio de reclutamiento.

Para agregar sugerencias para futuros diseños de experimentos serán valiosos los siguientes puntos.

1. Cambios metodológicos que incluirían la obtención de una climatología más amplia en los años promediados, lo cual daría una mejor robustez de resultados. También ahora que se conocen los alcances en distancia de las partículas, se pueden limitar más las fronteras del modelo numérico

Euleriano. Está, además la posibilidad de elaborar un modelo propio de circulación con una resolución mayor en espacio y tiempo.

2. La obtención experimental de las variables biológicas utilizadas, principalmente la densidad y tamaño de las partículas a lo largo de su vida. Esto permitiría obtener simulaciones más apegadas al comportamiento de una o varias especies que se deseen simular. Este punto requeriría esfuerzo de campo.
3. Establecer condiciones de captura a distintas distancias. Los valores que se obtienen en los estudios de conectividad mediante simulación de partículas dependen mucho de la distancia criterio que se establece para una captura, áreas muy grandes devolverán resultados grandes y áreas pequeñas probabilidades bajas. Evaluar datos de conectividad a varias distancias puede proveer de nueva información para determinar cuáles son los resultados más robustos.

Capítulo 5. Conclusiones

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la conectividad de los arrecifes por lo general está limitada a la región local. Solamente condiciones anómalas intensas de fuerza mayor como tormentas y huracanes permiten la dispersión necesaria para llegar a sitios de arrecife fuera de la región local.

Dentro de los mismos sitios de arrecife el flujo de partículas es predominantemente hacia el norte. Este comportamiento cambia solamente en periodos cortos de invierno y en condiciones anómalas como un periodo de Nortes intensos.

Las series de tiempo anuales de conectividad muestran que los sitios Harte Bank, Mysterious Bank y Black Fish Ridge se mantienen interconectados gran parte del año y con un rápido flujo de partículas entre sitios menor a los 10 días, por lo que podrían considerarse una meta población.

Los experimentos biológicos muestran que es más relevante para la dispersión la flotabilidad cambiante que la fototaxis, por lo cual las medidas geométricas de tamaño y densidad de las partículas a lo largo de su vida son componentes valiosos en el refinamiento de futuros experimentos.

Los corales que conforman los arrecifes de los géneros *Antipathes* y *Stichopathes* tienen una etapa reproductiva dentro de la temporada otoño-invierno, cuando el éxito de dispersión de las partículas es menor que en verano. Esto indica que las poblaciones de esta especie en los arrecifes situados al norte tienen un aislamiento temporal mayor que los arrecifes situados al sur.

Literatura citada

- Batchelor, G., 1949. Diffusion in a Field of Homogeneous Turbulence. I. Eulerian Analysis. *Australian Journal of Chemistry* 2, 437. <https://doi.org/10.1071/CH9490437>
- Cardona, Y., Ruiz-Ramos, D. V., Baums, I.B., et al., 2016. Potential connectivity of coldwater black coral communities in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE* 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156257>
- Connolly, S.R., y Baird, A.H., 2010. Estimating dispersal potential for marine larvae: dynamic models applied to scleractinian corals. *Ecology* 91, 3572–3583. <https://doi.org/10.1890/10-0143.1>
- Cowen, R.K., Lwiza, K.M.M., Sponaugle, S., et al., 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287, 857–859. <https://doi.org/10.1126/science.287.5454.857>
- Cowen, R.K., Paris, C.B., y Srinivasan, A., 2006. Scaling of Connectivity in Marine Populations. *Science* 311, 522–527.
- Cowen, R.K., y Sponaugle, S., 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annu. Rev. Mar. Sci* 1, 443–66. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163757>
- Cudney-Bueno, R., Lavín, M.F., Marinone, S.G., et al., 2009. Rapid Effects of Marine Reserves via Larval Dispersal. *PLOS ONE* 4, e4140.
- Gittings, S.R., Boland, G.S., Deslarzes, K.J.P., et al., 1992. Mass spawning and reproductive viability of reef corals at the East Flower Garden Bank, northwest Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science* 51, 420–428.
- Gleason, D.F., y Hofmann, D.K., 2011. Coral larvae: From gametes to recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 408, 42–57. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2011.07.025>
- Holstein, D.M., 2013. Vertical Connectivity in Mesophotic Coral Ecosystems. *Open Access Dissertations*. University of Miami.
- Holstein, D.M., Paris, C.B., Vaz, A.C., et al., 2016. Modeling vertical coral connectivity and mesophotic refugia. *Coral Reefs* 35, 23–37. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1339-2>
- IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change), 2015. Cambio climático 2014: Impactos, adaptación y vulnerabilidad. Resúmenes, preguntas frecuentes y cuadros multicapítulos. Contribución del Grupo de trabajo II al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climá. OMM, PNUMA.
- Johnston, M.W., y Bernard, A.M., 2017. A bank divided: quantifying a spatial and temporal connectivity break between the Campeche Bank and the northeastern Gulf of Mexico. *Marine Biology* 164, 12. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3038-0>
- Jordán-Dahlgren, E., 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? *Coral Reefs* 21, 205–215. <https://doi.org/10.1007/s00338-002-0226-9>

- Kahng, S.E., Copus, J.M., y Wagner, D., 2014. Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Current Opinion in Environmental Sustainability* 7, 72–81. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.019>
- Lesser, M.P., Slattery, M., y Leichter, J.J., 2009. Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 375, 1–8. <https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2009.05.009>
- Levin, L.A., 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46, 282–297. <https://doi.org/10.1093/icb/icj024>
- Lugo-Fernández, A., Deslarzes, K.J. P., Price, J.M., et al., 2001. Inferring probable dispersal of Flower Garden Banks coral larvae (Gulf of Mexico) using observed and simulated drifter trajectories. *Continental Shelf Research* 21, 47–67. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(00\)00072-8](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(00)00072-8)
- Lugo-Fernández, A., y Gravois, M., 2010. Understanding impacts of tropical storms and hurricanes on submerged bank reefs and coral communities in the northwestern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 30, 1226–1240. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.03.014>
- Marinone, S.G., Gutiérrez, O.Q., y Parés-Sierra, A., 2004. Numerical simulation of larval shrimp dispersion in the Northern Region of the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60, 611–617. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.03.002>
- Mundy, C.N., y Babcock, R.C., 1998. Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: Implications for depth-dependent settlement? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223, 235–255. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00167-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00167-6)
- Parker, N.R., Mladenov, P. V., y Grange, K.R., 1997. Reproductive biology of the antipatharian black coral *Antipathes fiordensis* in Doubtful Sound, Fiordland, New Zealand. *Marine Biology* 130, 11–22. <https://doi.org/10.1007/s002270050220>
- Pineda, J., Hare, J.A., y Sponaugle, S., 2007. Marine Population Connectivity. Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography* 20, 22–39. <https://doi.org/10.2307/24860094>
- Rakka, M., Orejas, C., Sampaio, I., et al., 2017. Reproductive biology of the black coral *Antipathella wollastoni* (Cnidaria: Antipatharia) in the Azores (NE Atlantic). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 145, 131–141. <https://doi.org/10.1016/J.DSR2.2016.05.011>
- Rivas, D., 2017. Wind-driven coastal-trapped waves off southern Tamaulipas and northern Veracruz, western Gulf of Mexico, during winter 2012???2013. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 185, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.12.002>
- Rodriguez, R.E., 2015. Assessing Coral Assemblages Inhabiting Relic Coral Banks off the South Texas Coast. MSc. Thesis. The University of Texas at Brownsville.
- Rumrill, S.S., 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia* 32, 163–198. <https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422030>
- Sanvicente-Añorve, L., Zavala-Hidalgo, J., Allende-Arandía, M., et al., 2014. Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico . *Marine Ecology Progress Series* 498, 27–41. <https://doi.org/10.3354/meps10631>

- Soria, G., Munguía-Vega, A., SG, M., et al., 2012. Linking bio-oceanography and population genetics to assess larval connectivity . *Marine Ecology Progress Series* 463, 159–175.
- Sorrell, S., 2009. Jevons' Paradox revisited: The evidence for backfire from improved energy efficiency. *Energy Policy* 37, 1456–1469. <https://doi.org/10.1016/j.enpol.2008.12.003>
- Szmant, A.M., y Meadows, M.G., 2006. Developmental changes in coral larval buoyancy and vertical swimming behavior: implications for dispersal and connectivity, en: Proc 10th Int Coral Reef Symp. pp. 431–437.
- Thorson, G., 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia* 1, 167–208. <https://doi.org/10.1080/00785326.1964.10416277>
- Velasco-Fuentes, O.U., y Marinone, S.G., 1999. A numerical study of the Lagrangian circulation in the Gulf of California. *Journal of Marine Systems* 22, 1–12.
- Vermeij, M.J.A., Marhaver, K.L., Huijbers, C.M., et al., 2010. Coral Larvae Move toward Reef Sounds. *PLoS ONE* 5, e10660. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010660>
- Visser, A., 1997. Using random walk models to simulate the vertical distribution of particles in a turbulent water column. *Marine Ecology Progress Series* 158, 275–281. <https://doi.org/10.3354/meps158275>
- Wagner, D., Waller, R.G., Montgomery, A.D., et al., 2012. Sexual reproduction of the Hawaiian black coral *Antipathes griggi* (Cnidaria: Antipatharia). *Coral Reefs* 31, 795–806. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0882-3>
- Wagner, D., Waller, R.G., y Toonen, R.J., 2011. Sexual reproduction of Hawaiian black corals, with a review of the reproduction of antipatharians (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia). *Invertebrate Biology* 130, 211–225. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2011.00233.x>
- Xue, H., Incze, L., Xu, D., et al., 2008. Connectivity of lobster populations in the coastal Gulf of Maine: Part I: Circulation and larval transport potential. *ecological modelling* 210, 193–211. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.07.024>

Anexo 1.- Resultados complementarios

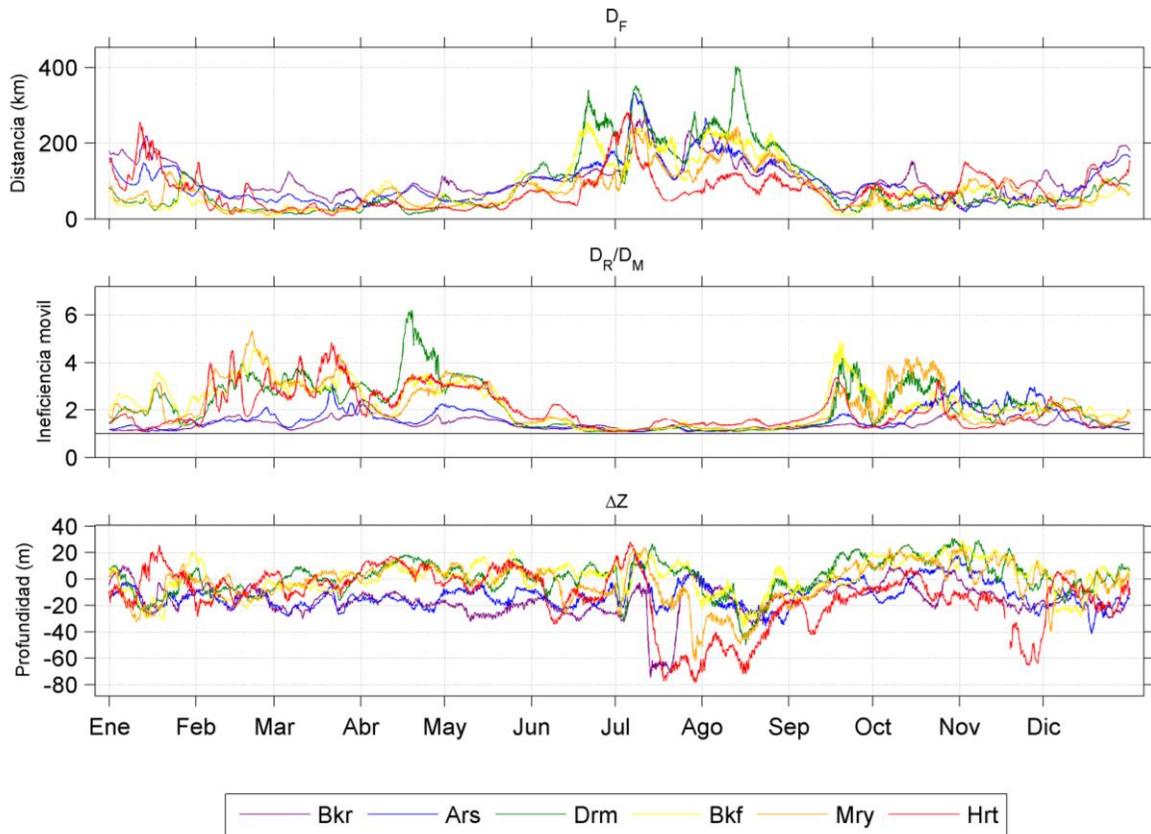


Figura 28.- Índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del experimento general hacia atrás en el tiempo.

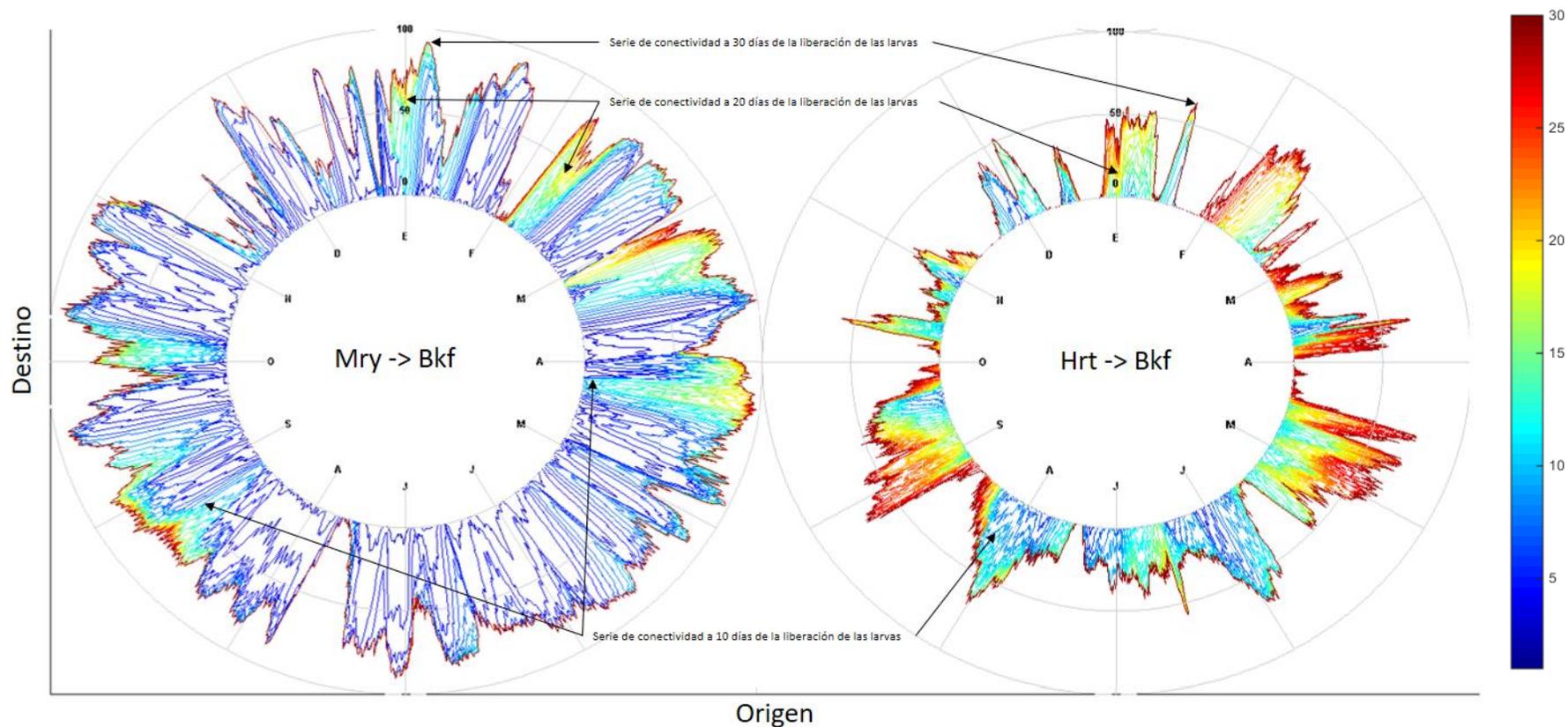


Figura 29.- Gráficas Iris de los resultados de conectividad del experimento general (detalle ampliado). En cada gráfica se representa las series anuales de conectividad entre 2 sitios. El eje horizontal corresponde al lugar de origen las larvas y el eje vertical corresponde al lugar de destino de las larvas. La dirección azimutal corresponde al tiempo en meses, donde enero corresponde al “norte” de la gráfica y los siguientes meses transcurren en sentido horario. La dirección radial corresponde el valor del porcentaje de partículas capturadas para la conectividad, donde los círculos concéntricos corresponden a los valores de 0, 50 y 100%. **El color de las series corresponde al tiempo tras la liberación de las partículas en que se evalúa la conectividad.** En esta ampliación se muestran señaladas las series de tiempo de conectividad a 10, 20 y 30 días después de la liberación de las larvas.

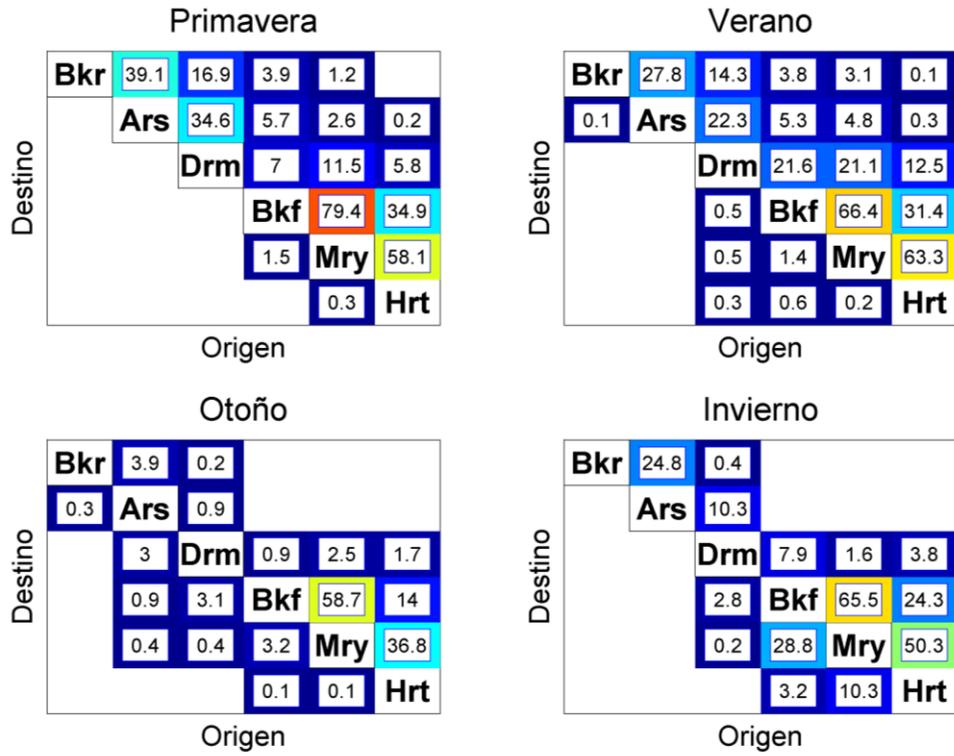


Figura 30.- Conectividad por estaciones en el experimento general hacia adelante en el tiempo

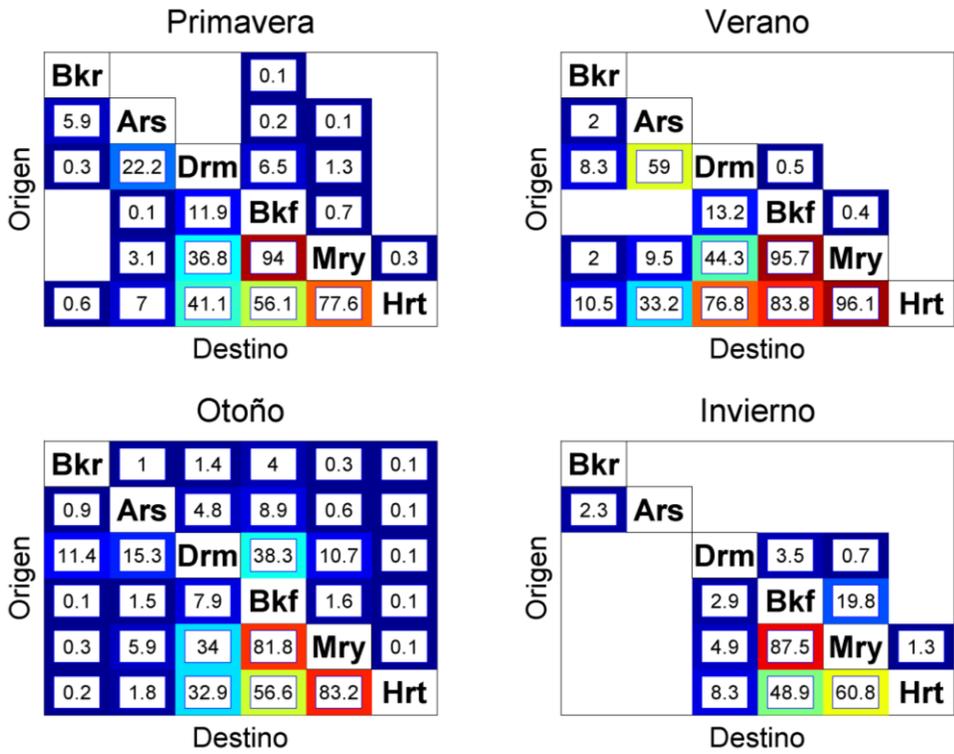


Figura 31.- Conectividad por estaciones en el experimento general hacia atrás en el tiempo

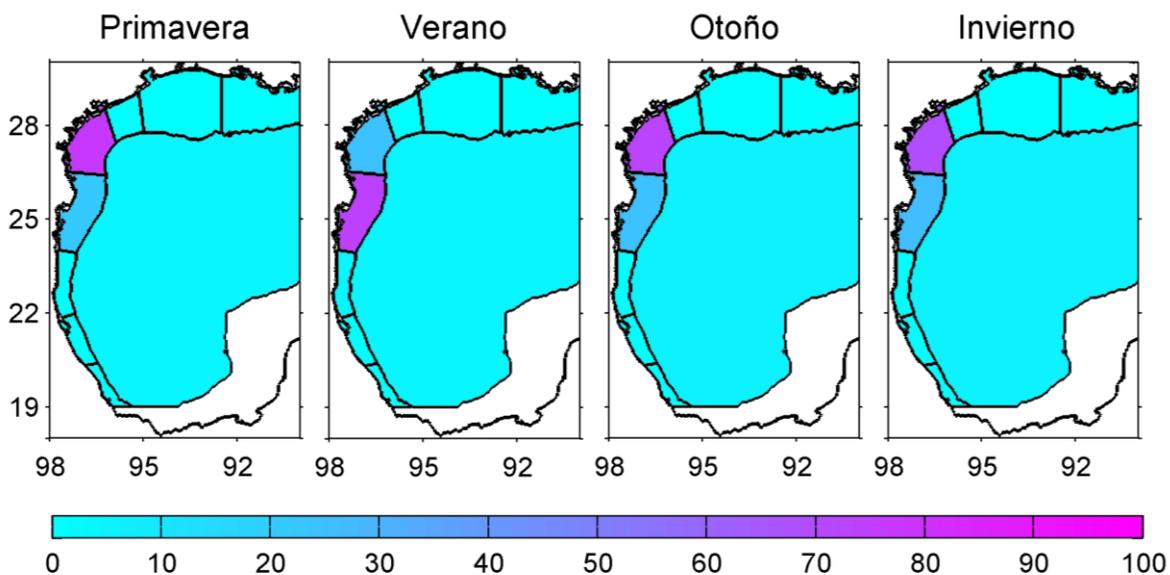


Figura 32.- Conectividad regional por estación después 30 días hacia atrás en el tiempo.

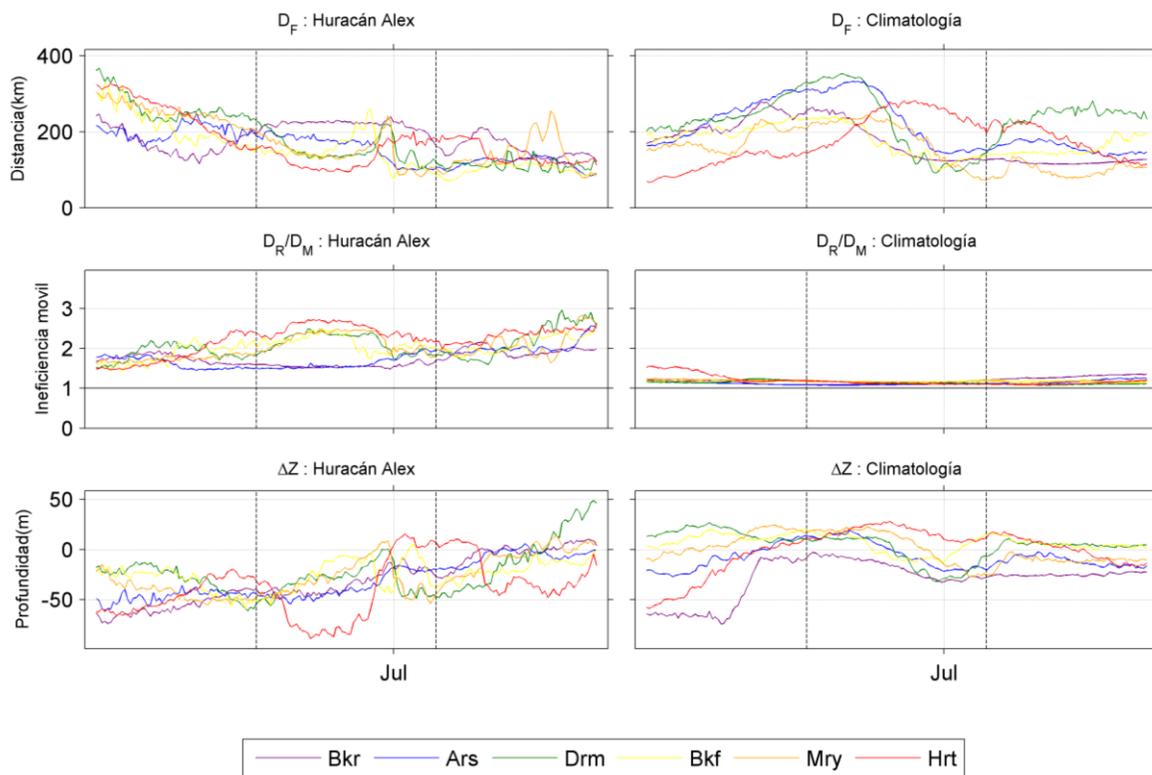


Figura 33.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) del huracán "Alex" (18 de junio a 9 de julio de 2010) (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia atrás en el tiempo.

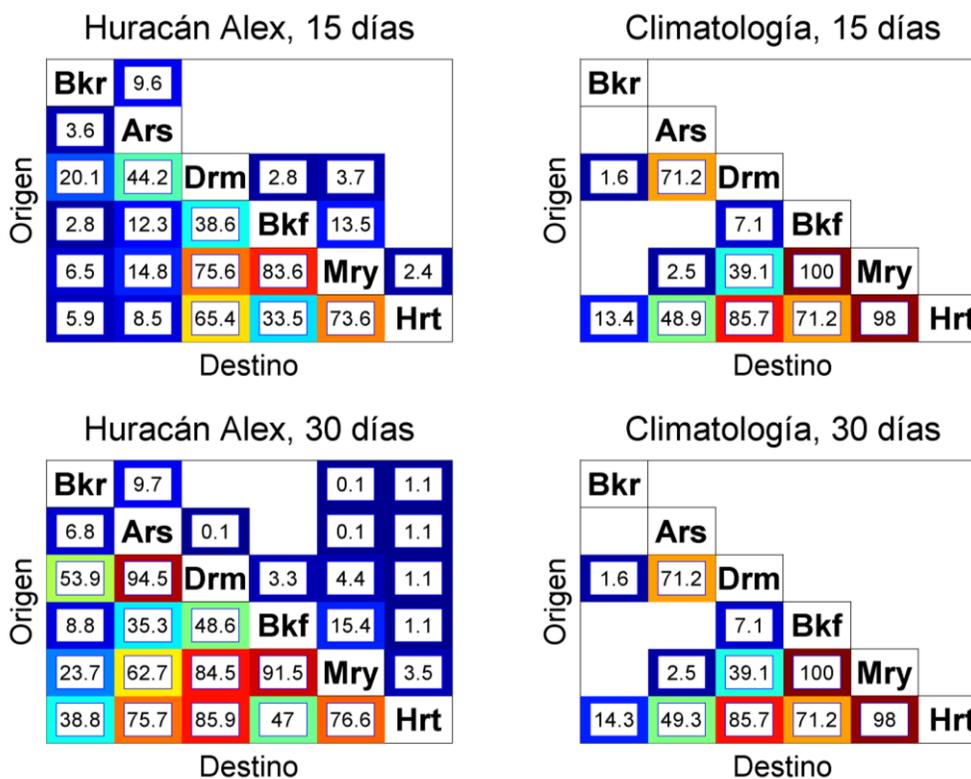


Figura 34.- Comparación de conectividad local del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia atrás en el tiempo.

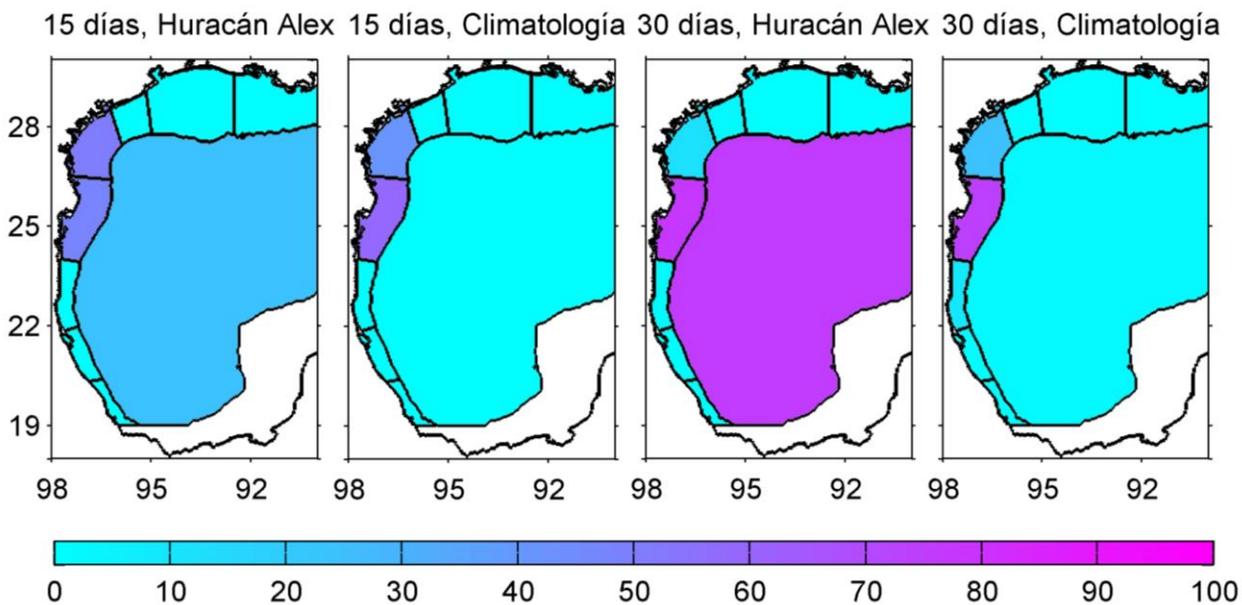


Figura 35.- Comparación de conectividad regional del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010) con la climatología hacia atrás en el tiempo.

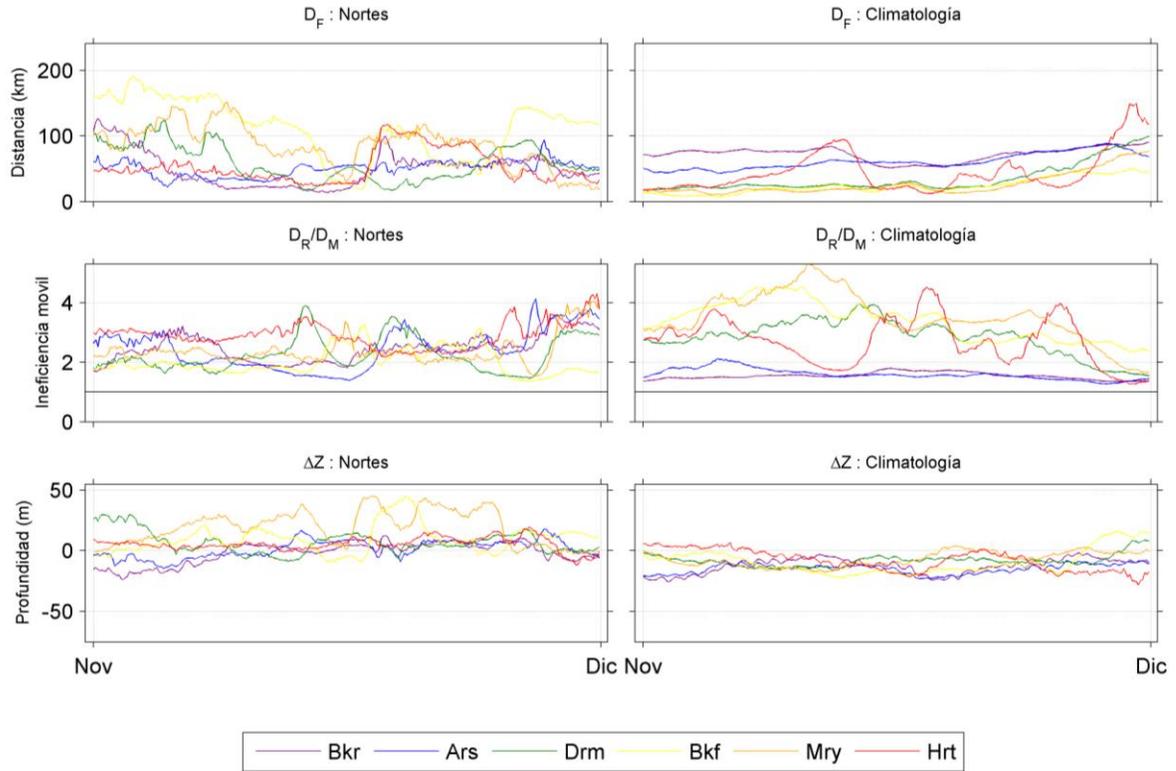


Figura 36.- Comparación entre índices de movilidad distancia final (D_F), ineficiencia móvil (D_R/D_M) y cambio de profundidad (ΔD) de noviembre de 2013 (Izquierda) contra la climatología (derecha) hacia atrás en el tiempo.

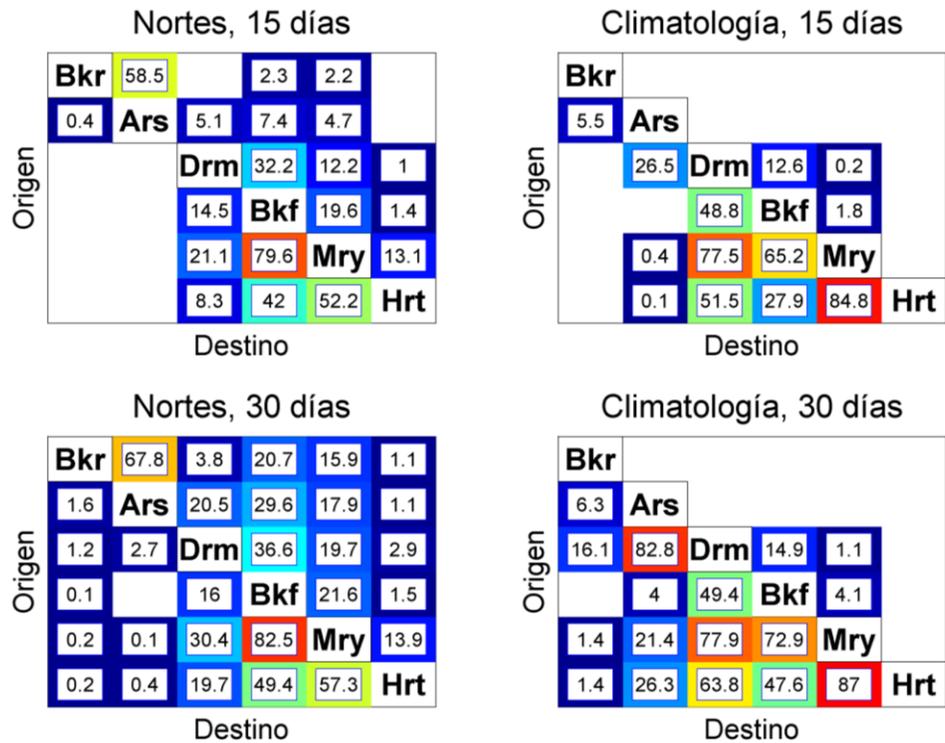


Figura 37.- Comparación de conectividad local de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia atrás en el tiempo.

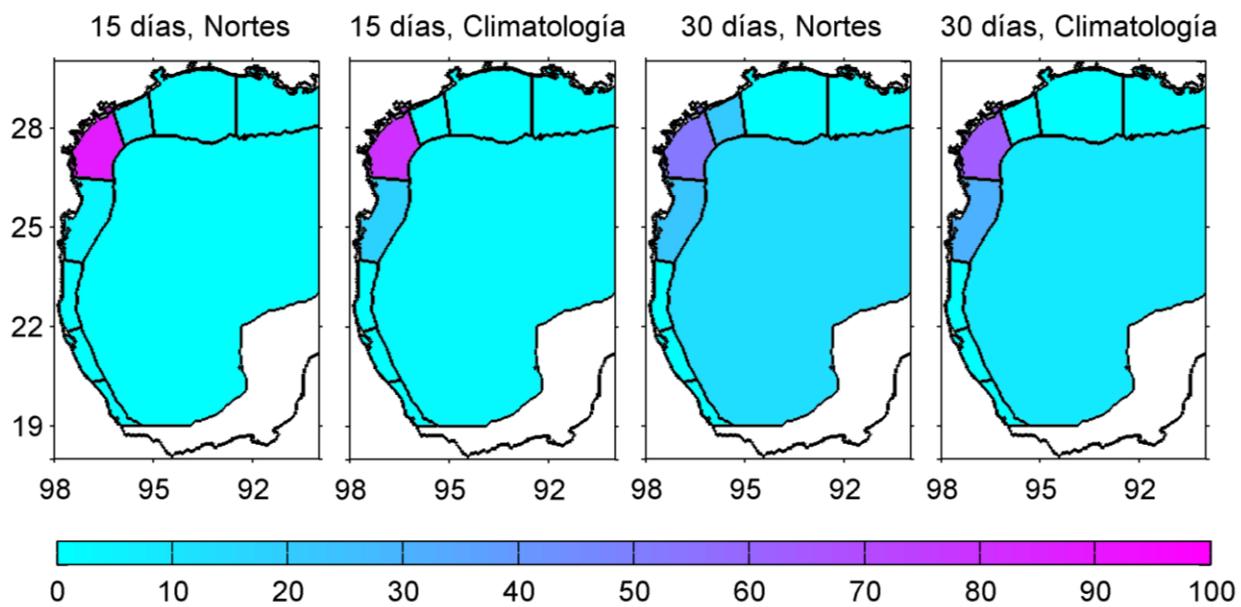


Figura 38.- Comparación de conectividad regional de Nortes intensos (noviembre de 2013) con la climatología hacia atrás en el tiempo.

Anexo 2.- Contenido multimedia

El enlace del código QR muestra la lista de reproducción de los principales experimentos de advección en el siguiente orden:

1. Experimento general.
2. Experimento del huracán “Alex” (18 de junio a 9 de julio de 2010).
3. Experimento de Nortes Intensos (noviembre de 2013).
4. Experimento de comportamientos biológicos (noviembre-diciembre de la climatología).

