



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

Transporte larvario y conectividad poblacional de la langosta *Panulirus argus* en el Golfo de México: estudio mediante simulaciones numéricas

T E S I S

que para optar por el grado de:

Maestro en Ciencias

P R E S E N T A

JULIO ANTONIO LARA HERNÁNDEZ

TUTORES PRINCIPALES:

Dr. Jorge Zavala Hidalgo

Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM.

Dra. Laura Sanvicente Añorve

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

Dr. César Flores Coto

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Dr. Steven Peter Reed Czitrom Baus

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.

MÉXICO, D.F., 2015



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



Transporte larvario y conectividad poblacional de la langosta *Panulirus argus* en el Golfo de México: estudio mediante simulaciones numéricas

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

p r e s e n t a

JULIO ANTONIO LARA HERNÁNDEZ

Directores de tesis:

Dr. Jorge Zavala Hidalgo y Dra. Laura Sanvicente Añorve

Comité tutorial:

Dr. César Flores Coto

Dr. Steven Peter Reed Czitrom Baus

Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza

Asesor externo:

Dr. José Gilberto Cardoso Mohedano

México, D.F., 2015

Resumen

El objetivo del presente estudio fue analizar la conectividad poblacional de la langosta *Panulirus argus* a través de sus estadios larvarios en el Golfo de México, mediante el uso de simulaciones numéricas. Para ello, se acopló un modelo de rastreo de partículas a una simulación hidrodinámica generada con el Modelo Oceánico de Coordenadas Híbridas (HYCOM, por sus siglas en inglés). En 13 subpoblaciones (Isla Gran Caimán, Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro, Veracruz norte, Texas, Luisiana, Florida norte, Florida centro, Florida sur y La Habana) se liberaron 100 larvas virtuales cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio, de los años 2006 a 2010. Las larvas virtuales estuvieron a la deriva durante 196 días como máximo, tenían capacidad de nado vertical, y “morían” de acuerdo a una función de decaimiento exponencial. Las subpoblaciones de Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte resultaron ser las más inter-conectadas y las que presentaron los valores más altos de auto-reclutamiento, debidos al giro ciclónico cuasi-permanente de la Bahía de Campeche, y a los cambios de dirección en la circulación costera de Veracruz y Tamaulipas. La subpoblación de La Habana funcionó sólo como sumidero de larvas, mientras que las subpoblaciones de Isla Gran Caimán y Luisiana funcionaron sólo como fuentes. Las zonas con mayor probabilidad de reclutamiento de larvas fueron las islas y cayos del Banco de Campeche, las costas de Veracruz y los Cayos de Florida. Cuando se cuente con mayor capacidad de cómputo y con información más detallada de la biología y ecología de *Panulirus argus*, se recomienda emplear modelos más realistas para estudiar al transporte larvario y la conectividad de esta especie.

Palabras clave: *dispersión de larvas, filosomas, langosta espinosa del Caribe, metapoblación, migraciones verticales ontogenéticas, modelo Lagrangiano.*

Dedicatoria

A mi mamá Adriana, a mi papá Julio y a mi hermana Julieta, quienes siempre me apoyan incondicionalmente. A ustedes se debe mucho de lo que soy, así que mis logros también son suyos.

Para ustedes con cariño.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo financiero que me otorgó mediante una beca de maestría que corresponde a la “CONVOCATORIA DE BECAS NACIONALES 2013 SEGUNDO PERIODO”.

A mis directores de tesis, la Dra. Laura Sanvicente Añorve y el Dr. Jorge Zavala Hidalgo por sus enseñanzas, correcciones y observaciones, así como por brindarme el espacio y las herramientas necesarias para realizar el presente estudio.

Al grupo Interacción Océano-Atmósfera del Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, por compartir conocimientos a través de los seminarios, por proporcionarme las simulaciones hidrodinámicas GOMI0.04/expt_20.1 (gracias M.C. Adriana Mateos Jasso) y por facilitarme parte del código Lagrangiano así como un servidor para correr al modelo (gracias Dr. Jorge Zavala Hidalgo).

A mis tutores el Dr. César Flores Coto, el Dr. Steven Czitrom Baus, el Dr. Joan Albert Sánchez Cabeza, y el Dr. José Gilberto Cardoso Mohedano, por sus correcciones y observaciones que enriquecieron esta tesis.

A mis maestros de la maestría, compañeros y a todas aquellas personas que de alguna manera propiciaron el avance del proyecto.

A mi amigo canino Huesos por su compañía y afecto.

Y sobre todo a mi familia por brindarme un hogar, cariño, paciencia, compañía y todo tipo de apoyo...

Índice

1. Introducción	7
2. Objetivos.....	11
2.1. Objetivo general.....	11
2.2. Objetivos particulares	11
3. Biología y ecología de <i>Panulirus argus</i>	11
3.1. Fases pelágicas	12
3.2. Fases bentónicas.....	13
4. Área de estudio	14
4.1. Localización	14
4.2. Circulación superficial	17
5. Métodos	20
5.1. Simulación hidrodinámica	20
5.2. Modelo Lagrangiano	22
5.2.1. Liberación de larvas virtuales	22
5.2.2. Método de integración	23
5.2.3. Métodos de interpolación.....	25
5.2.4. Módulo de difusión turbulenta.....	25
5.2.5. Módulo de mortalidad	26
5.2.6. Módulo de nado vertical.....	27
5.3. Conectividad	29
5.4. Auto-reclutamiento.....	30
5.5. Fuentes y sumideros.....	30
5.6. Núcleo de dispersión	30
5.7. Tiempos mínimos de arribo	34
5.8. Rutas de transporte larvario.....	35

6. Resultados	36
6.1. Simulación hidrodinámica	36
6.2. Conectividad	44
6.3. Auto-reclutamiento.....	50
6.4. Fuentes y sumideros.....	53
6.5. Núcleo de dispersión	55
6.6. Tiempos mínimos de arribo	55
6.7. Rutas de transporte larvario.....	58
7. Discusión	64
7.1. Simulación hidrodinámica	64
7.2. Conectividad	65
7.3. Auto-reclutamiento.....	67
7.4. Fuentes y sumideros.....	68
7.5. Núcleo de dispersión	69
7.6. Tiempos mínimos de arribo	70
7.7. Rutas de transporte larvario.....	71
7.7. Alcances y limitaciones del modelo	73
8. Conclusiones	75
Literatura citada	77

1. Introducción

La langosta espinosa del Caribe, *Panulirus argus* (Latreille, 1804) es una especie de crustáceo que pertenece al orden Decapoda y a la familia Palinuridae. Esta langosta se distribuye en metapoblaciones (conjuntos de subpoblaciones geográficamente separadas, pero relacionadas por el intercambio de individuos, típicamente larvas) (Levins, 1969; Hanski y Gilpin, 1991) que van desde Carolina del sur hasta Brasil, incluidos el Golfo de México y Mar Caribe (Holthuis, 1991; Cruz y Bertelsen, 2008). Dentro del Golfo de México hay registros de *Panulirus argus* en el Banco de Campeche y en las costas de Veracruz, Texas, Luisiana, Florida y Cuba (OBIS, 2015; GBIF, 2015), pero las subpoblaciones más importantes en términos de abundancia y pesquerías son las del Banco de Campeche y los Cayos de Florida (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2000; Hunt, 2000; Ríos-Lara *et al.*, 2013). *Panulirus argus* es uno de los recursos alimenticios principales para las pesquerías del Golfo de México, tiene una gran demanda en los mercados nacional e internacional y es muy importante en términos económicos. Por lo anterior, esta especie ha sido blanco de una explotación progresiva (Baisre, 2000; Briones-Fourzán y Lozano Álvarez, 2000; Hunt, 2000; Cochrane y Chakalall, 2001; Ríos-Lara *et al.*, 2013).

Para poder hacer un manejo sustentable de *Panulirus argus*, y en general de todas aquellas especies distribuidas en metapoblaciones, es necesario entender a los procesos de conectividad (relación entre las subpoblaciones debida al intercambio de individuos, típicamente larvas) (Cowen y Spounagle, 2009) que involucran. La conectividad confiere resiliencia (capacidad de un sistema para regresar a un estado de equilibrio, después de que ha sufrido una perturbación) (Ives, 1995; Mittelbach *et al.*, 1995; Neubert y Caswell, 1997) a las subpoblaciones y por lo tanto es fundamental para su persistencia (Lipcius *et al.*, 2008; Bostford *et al.*, 2009). Entender los procesos de conectividad poblacional ayuda a tomar mejores decisiones para la conservación y el manejo de especies, como por

ejemplo, en el diseño de redes de Áreas Marinas Protegidas (Almany *et al.*, 2009; McCook *et al.*, 2009; Sale *et al.*, 2010).

Existen diversos factores que afectan el grado de conectividad entre las subpoblaciones marinas, entre ellos están: el régimen hidrodinámico, ya que las corrientes y giros pueden actuar como medios de comunicación entre subpoblaciones y como mecanismos de retención de larvas (Coleman *et al.*, 2010; Peguero-Icaza *et al.*, 2011; Roughan *et al.*, 2011); la duración de la fase pelágica pues a mayor duración de esta fase, mayor probabilidad de conectividad entre subpoblaciones distantes (Shanks *et al.*, 2003; Siegel *et al.*, 2003); la distancia entre subpoblaciones, ya que suele haber mayor conectividad entre las subpoblaciones más próximas (Palumbi, 2003; Hilário *et al.*, 2015; Wright *et al.*, 2015); las migraciones verticales, las cuales pueden reducir las distancias de dispersión (Jefferies *et al.*, 2005; Butler *et al.*, 2011); y el hábitat disponible, dado que los individuos sólo se reclutan en sitios con las condiciones ecológicas necesarias para su desarrollo (Berglund *et al.*, 2012; Anadón *et al.*, 2013). Por otro lado, se sugiere que las subpoblaciones son más cerradas de lo que se pensaba, es decir, que el auto-reclutamiento es una forma de reclutamiento muy común (Cowen *et al.*, 2000; Sponaugle *et al.*, 2002; Cowen y Sponaugle, 2009).

Muchos de los estudios sobre conectividad de *Panulirus argus* se han enfocado al Mar Caribe. En esta región, la hidrodinámica y la prolongada duración de la larva pelágica, permiten una dispersión pan-Caribeña y evitan una fuerte diferenciación genética entre las subpoblaciones (Silberman *et al.*, 1994; Sarver *et al.*, 1998; Naro-Maciel *et al.*, 2011). Debido a que el transporte larvario obedece a la hidrodinámica de la región, el flujo de larvas se da en esencia desde las subpoblaciones del sureste hacia las del noreste. Así, la corriente del Caribe transporta larvas hacia el Caribe mexicano, y la Corriente del Lazo transporta larvas del Caribe mexicano al interior del Golfo de México (Sarver *et al.*, 1998; Cochrane *et al.*, 2004; Chávez y Chávez-Hidalgo, 2012; Gutiérrez-Delgado *et al.*, 2012). Se ha sugerido que las subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Caribe mexicano son una fuente importante de larvas para las subpoblaciones de Florida,

esto debido al transporte que ofrece la Corriente del Lazo y a los remolinos de retención frente a los Cayos de Florida (Yeung y Lee, 2002; Briones-Fourzán *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011; Kough *et al.*, 2013). Aunque la dispersión de larvas es pan-Caribeña, algunos estudios indican que la mayor probabilidad de reclutamiento de larvas ocurre a no más de 510 km del sitio de producción de las larvas (Butler *et al.*, 2011).

En un estudio sobre distribución y abundancia de larvas de *Panulirus argus* en el Caribe mexicano y sur del Golfo de México, se infiere que una parte de las larvas producidas durante primavera, en Yucatán y en el Caribe mexicano (zonas con alta concentración de larvas jóvenes), es incorporada durante verano, en la región oeste del Banco de Campeche (zona con alta concentración de larvas tardías); esto es debido a un sistema de giros anticiclónicos que se desplazan hacia el oeste, a la circulación costera del sur del Golfo de México y al giro ciclónico en la Bahía de Campeche, el cual actúa como una zona de retención (Manzanilla-Domínguez y Gasca, 2004).

Con base en estudios de conectividad para otras especies en el Golfo de México, se han obtenido los tiempos mínimos necesarios para que las larvas puedan viajar entre distintos sistemas arrecifales (Lugo-Fernández *et al.*, 2001; Lugo-Fernández, 2006; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). También se ha documentado que hay mucho tránsito de larvas sobre la plataforma continental de Veracruz y Tamaulipas, así como en la región de confluencia entre la zona nerítica y la oceánica, al oeste del Banco de Campeche (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). Además, se indica que las larvas de *Strombus gigas* (con una duración pelágica de 40 días) producidas en Yucatán no se reclutan en los Cayos de Florida, y que las larvas producidas en el Caribe mexicano no se reclutan en Yucatán, pero sí en los Cayos de Florida, en Cuba y en Bahamas, gracias al transporte que ofrece la Corriente del Lazo (Paris *et al.*, 2008). Para el norte del Golfo de México, se ha encontrado poca conectividad entre los corales pétreos de Texas y Luisiana, con los de Alabama, lo que sugiere que el intercambio de larvas está limitado por la

desembocadura del río Mississippi, la cual actúa como una barrera hidrográfica e hidrodinámica (Sammarco *et al.*, 2012).

El uso de simulaciones numéricas para estudiar a los procesos de transporte larvario y conectividad de poblaciones marinas se ha incrementado de manera exponencial en los últimos 15 años, gracias al aumento en la capacidad de cómputo. Las simulaciones numéricas son una alternativa flexible cuando otras herramientas fallan (por ejemplo, cuando las subpoblaciones no muestran diferenciación genéticamente o cuando el marcaje de individuos no es factible) y ayudan a diseñar de forma más eficiente al trabajo de campo, sobre todo cuando éste es excesivo y muy costoso. Asimismo, las simulaciones numéricas permiten determinar la trayectoria de un gran número de larvas virtuales con comportamientos diversos, son útiles para evidenciar patrones estacionales y pueden ser aplicadas en distintas escalas espacio-temporales (Kinlan *et al.*, 2005; Levin, 2006; Cowen *et al.*, 2007; Pineda *et al.*, 2007; Mitarai *et al.*, 2008; Siegel *et al.*, 2008; Xue *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2009; Incze *et al.*, 2010; Watson *et al.*, 2010; Rivera *et al.*, 2011; Kool *et al.*, 2013).

Aunque se han realizado estudios de conectividad mediante simulaciones numéricas en varias partes del mundo (Lugo-Fernández *et al.*, 2001; Yeung y Lee, 2002; Cowen *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2009; Callwood, 2010; Butler *et al.*, 2011; Gutiérrez-Delgado *et al.*, 2012; Sammarco *et al.*, 2012; Kough *et al.*, 2013; Kool *et al.*, 2013; por citar algunos ejemplos), incluido México (Briones-Fourzán *et al.*, 2008; Marinone *et al.*, 2008; Peguero-Icaza *et al.*, 2011; Lara-Hernández, 2012; Marinone, 2012; Anadón *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2013; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Soria *et al.*, 2014; por citar algunos ejemplos), el presente estudio es el primero enfocado en cuantificar a la conectividad de *Panulirus argus* en la metapoblación del Golfo de México.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Analizar la conectividad poblacional de *Panulirus argus* a través de sus estadios larvarios en el Golfo de México, mediante el uso de simulaciones numéricas.

2.2. Objetivos particulares

- Implementar y adecuar un modelo Lagrangiano de dispersión de partículas para representar el comportamiento de las larvas de *Panulirus argus*.
- Analizar los patrones de conectividad de *Panulirus argus* en el Golfo de México, considerando a 13 subpoblaciones.
- Analizar el grado de auto-reclutamiento de cada subpoblación.
- Identificar si cada subpoblación funciona como fuente o como sumidero de larvas.
- Analizar el núcleo de dispersión de larvas.
- Determinar el tiempo mínimo que requieren las larvas para viajar de una subpoblación a otra.
- Determinar las principales rutas de transporte larvario.

3. Biología y ecología de *Panulirus argus*

La langosta *Panulirus argus* tiene un ciclo de vida complejo (Fig. 1) que comprende varias fases pelágicas (larvas-puerulo) y bentónicas (juvenil-adulto), las cuales requieren diferentes tipos de hábitats (Phillips y Sastry, 1980; Booth y Phillips, 1994; Lipcius y Eggleston, 2000; Kruczynski y Fletcher, 2012).

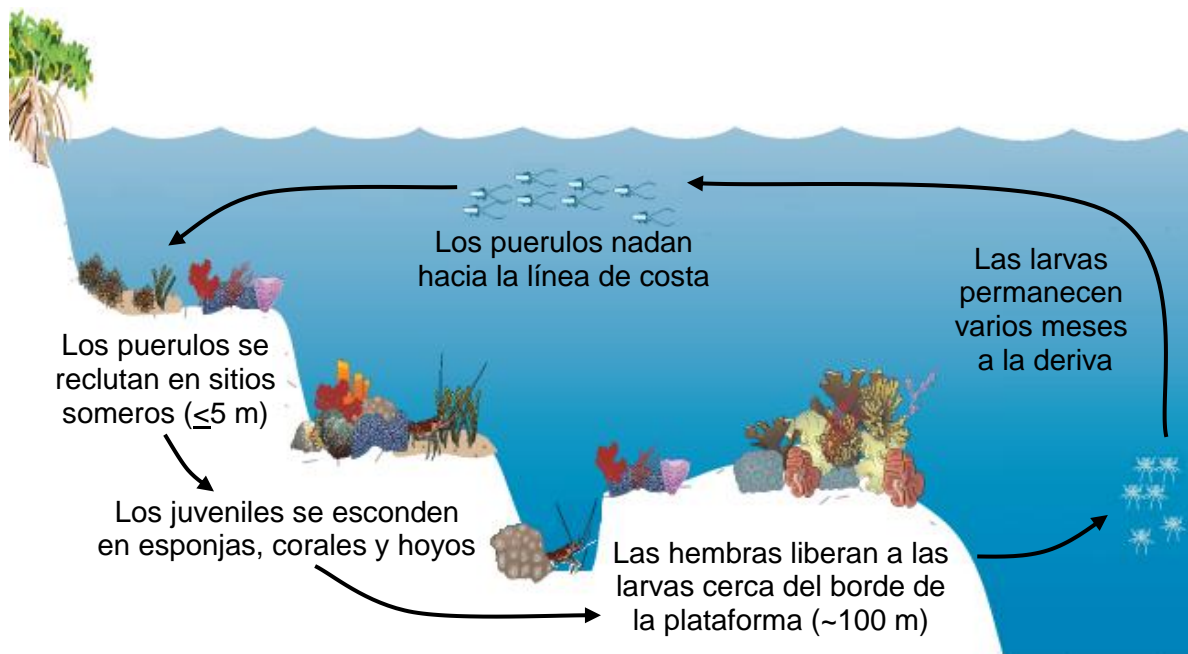


Figura 1. Ciclo de vida de *Panulirus argus*. Modificado de Kruczynski y Fletcher (2012).

3.1. Fases pelágicas

Las larvas filosomas nacen cerca del borde de la plataforma continental (Kruczynski y Fletcher, 2012) y recién nacidas se dirigen hacia la superficie ya que poseen fototropismo positivo (Butler *et al.*, 2011). Después, las filosomas presentan migraciones verticales ontogenéticas que las llevan hacia aguas más profundas (máximo ~100 m), de acuerdo a su estado de desarrollo (Rimmer y Phillips, 1979; Butler *et al.*, 2011). Las filosomas tienen muy poca habilidad de nado horizontal, pero las migraciones verticales ontogenéticas afectan al transporte horizontal de las larvas (Griffin *et al.*, 2001; Jeffs *et al.*, 2005; Butler *et al.*, 2011).

Las filosomas de *Panulirus argus* pueden ser transportadas muy lejos de su lugar de origen ya que poseen una duración pelágica bastante prolongada, la cual oscila entre los 4.5 y 7.5 meses (Goldstein *et al.*, 2008). Una vez que termina la etapa de larva, comienza la etapa de post-larva o puerulo (Booth y Phillips, 1994). Se ha sugerido que la metamorfosis larva \rightarrow puerulo ocurre con mayor frecuencia en aguas oceánicas, en especial cercanas al borde de la plataforma, ya que las filosomas tardías son más abundantes en dicha región, y muy escasas en la zona

nerítica (Yeung y McGowan, 1991; Booth y Phillips, 1994; Phillips y McWilliam, 2009). A diferencia de la larva, el puerulo nada de forma activa hacia hábitats someros, los cuales detecta si están a no más de 20 km, gracias al rastreo de diversas señales ambientales (Jefferies *et al.*, 2005). Una vez que el puerulo encuentra un hábitat adecuado para su desarrollo, éste se asienta a una profundidad aproximada de 5 m, para iniciar su vida bentónica como juvenil temprano (reclutamiento) (Booth y Phillips, 1994). Algunos estudios indican que el periodo de competencia (ventana de tiempo durante el cual el individuo tiene la capacidad para reclutarse) de las larvas de *Panulirus argus* se encuentra entre los 152 y 196 días después de la eclosión (Goldstein *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011). Cuando el reclutamiento ocurre en la subpoblación natal, éste se conoce como auto-reclutamiento (Harrison y Wallace, 1990; Sale *et al.*, 2010).

Para facilitar la lectura, en las demás secciones del documento sólo se usa al término larva para referirse tanto a la larva como al puerulo. No obstante, hay que tener claro que son los puerulos quienes están en el periodo de competencia y son estos quienes pueden reclutarse.

3.2. Fases bentónicas

Los juveniles son individuos bentónicos que habitan en zonas costeras poco profundas. Conforme crecen, se alejan de la línea de costa, de forma tal que cuando alcanzan el estado adulto ya se encuentran en aguas más profundas (Kanciruk, 1980; Olvera-Limas y Ordoñez-Alcalá, 1988).

En algunas regiones, los adultos pueden realizar migraciones masivas de varios kilómetros (Kanciruk y Herrnkind, 1978; Herrnkind, 1980). En el caso de las subpoblaciones del Golfo de México, las migraciones masivas se observan en adultos frente a la costa de Yucatán, los cuales caminan contracorriente hacia las costas de Quintana Roo (Ríos-Lara *et al.*, 2013). Estos movimientos ocurren en invierno (diciembre-enero) y se cree que los organismos buscan mejores condiciones ambientales, alimenticias y reproductivas (González-Cano, 1991).

Después de que los adultos se aparean, las hembras se desplazan hacia el borde de la plataforma para incubar a sus huevos y luego liberar a las larvas (Olvera-Limas y Ordoñez-Alcalá, 1988; Ríos-Lara *et al.*, 2004, 2007; Kruczynski y Fletcher, 2012). Los órganos reproductores de la langosta *Panulirus argus* alcanzan su pleno desarrollo entre los dos y dos años y medio de edad (Baisre, 2000). Las langostas por lo general producen un gran número de huevos, entre 150,000 y 1,950,000 con un promedio de ~600,000 (Ramírez, 1996).

En la península de Yucatán, *Panulirus argus* desova durante todo el año, pero las subpoblaciones muestran un pico de desove durante los meses de primavera (marzo-junio) y un decremento significativo en la reproducción durante los meses de invierno (González-Cano, 1991; Ramírez, 1996; Briones-Fourzán *et al.*, 2008). En aguas de Florida, *Panulirus argus* suele desovar durante primavera y verano (abril-septiembre), aunque es posible que existan variaciones (Davis, 1975; Kanciruk y Herrnkind, 1976; Lyons, 1980).

4. Área de estudio

4.1. Localización

El Golfo de México es un mar semi-cerrado contenido entre litorales de México, Estados Unidos y Cuba (entre 18-30°N, 80-98°W). Se comunica con el Mar Caribe a través del estrecho de Yucatán, y con el Océano Atlántico Noroccidental a través del estrecho de Florida (Fig. 2).

Tomando en cuenta a los sitios con registros de *Panulirus argus* en el Golfo de México, según las bases de datos de OBIS¹ (2015) y GBIF² (2015), para el presente estudio se consideraron 13 subpoblaciones: cinco de México (Quintana Roo, Yucatán, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte), cinco de Estados Unidos (Texas, Luisiana, Florida norte, Florida centro y Florida sur), una de Cuba

¹ *Ocean Biogeographic Information System*

² *Global Biodiversity Information Facility*

(La Habana) y una de territorio británico de ultramar (Isla Gran Caimán) (Fig. 2, Tabla I). Aunque la subpoblación de Isla Gran Caimán no está dentro del Golfo de México, se tomó en cuenta porque quedó dentro del dominio de la simulación y porque puede ser una subpoblación que aporta una cantidad importante de larvas a las subpoblaciones del Golfo de México, debido a su proximidad con el mismo.

La Bahía de Campeche y el Banco de Campeche son regiones muy mencionadas a lo largo del texto. La Bahía de Campeche se refiere a la parte oceánica al suroeste del Golfo de México, mientras que el Banco de Campeche se refiere a la región sobre la extensa plataforma continental de Yucatán y Campeche. Este último posee varias islas y cayos (Fig. 3).

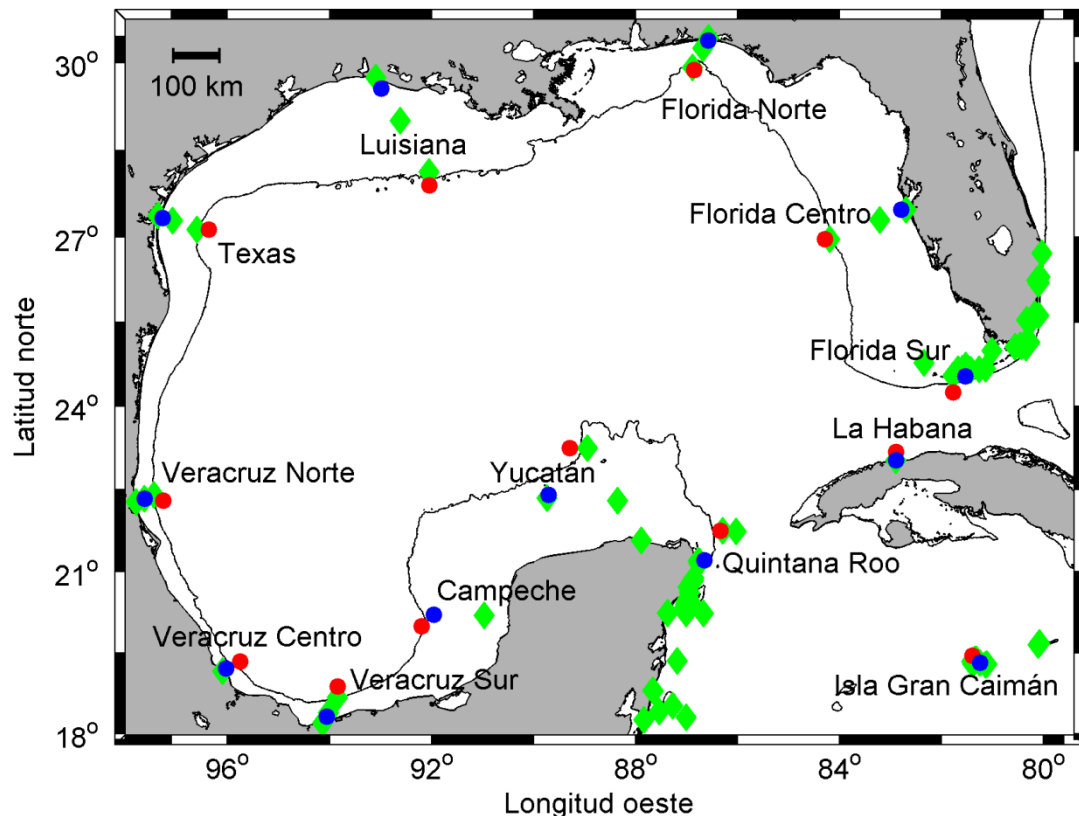


Figura 2. Área de estudio. (●) Sitios de producción de larvas y (●) sitios de reclutamiento de larvas, de las 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* que se consideraron para el presente trabajo. (◆) Sitios con registros de *Panulirus argus* de acuerdo con las bases de datos de OBIS (2015) y GBIF (2015). Isobata = -100 m.

Tabla I. Localización de los sitios de producción de larvas y de los sitios de reclutamiento de larvas, de las 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* que se consideraron en el presente estudio.

Subpoblación	Sitio de producción de larvas		Sitio de reclutamiento de larvas	
	Latitud norte	Longitud oeste	Latitud norte	Longitud oeste
Isla Gran Caimán	19.4619°	81.3995°	19.3222°	81.2409°
Quintana Roo	21.7540°	86.3410°	21.2177°	86.6566°
Yucatán	23.2548°	89.2885°	22.4010°	89.7120°
Campeche	20.0000°	92.2000°	20.2100°	91.9600°
Veracruz sur	18.8887°	93.8439°	18.3261°	94.0618°
Veracruz centro	19.3500°	95.7500°	19.2160°	96.0330°
Veracruz norte	22.3038°	97.2639°	22.3400°	97.6237°
Texas	27.1293°	96.3704°	27.3354°	97.2701°
Luisiana	27.9000°	92.0450°	29.5585°	92.9899°
Florida norte	29.8789°	86.8568°	30.3791°	86.5796°
Florida centro	26.9667°	84.2913°	27.4703°	82.7907°
Florida sur	24.2500°	81.7700°	24.5380°	81.5300°
La Habana	23.1751°	82.8873°	23.0251°	82.8873°

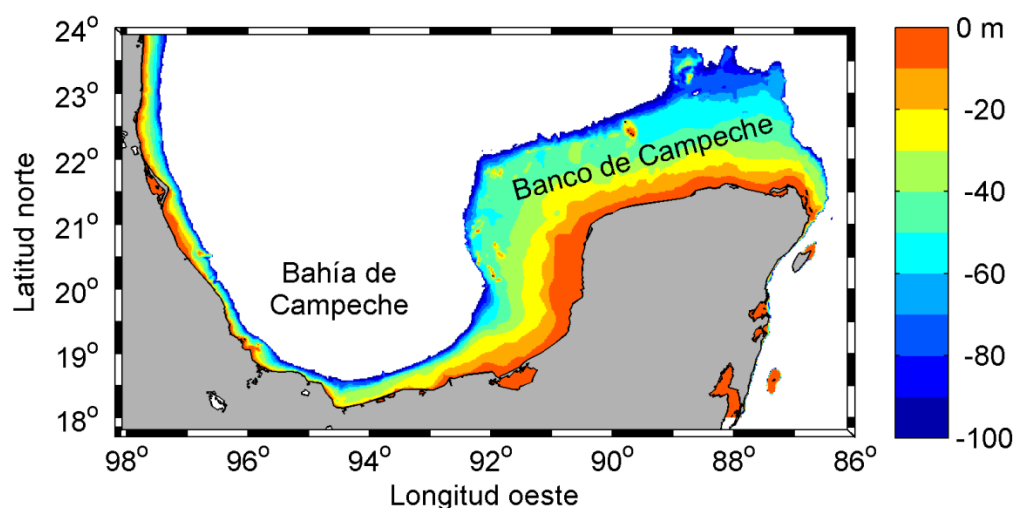


Figura 3. Bahía y Banco de Campeche. El color indica la batimetría de la plataforma continental según la base de datos *General Bathymetric Chart of the Oceans* (GEBCO, 2015) con una resolución de un arco-minuto.

4.2. Circulación superficial

En la circulación superficial del Golfo de México (Fig. 4), el componente más conspicuo es la Corriente del Lazo (CL) y su campo de remolinos asociado. En la parte este del Golfo de México, la CL desprende remolinos anticiclónicos (anillos) que se desplazan hacia el extremo oeste del Golfo de México (Oey *et al.*, 2005; Schmitz *et al.*, 2005). El tiempo entre la separación de un anillo y otro varía de forma irregular entre tres y 21 meses (9.5 meses en promedio) (Sturges y Leben, 2000). La CL y el campo de remolinos asociado, afectan a casi todos los aspectos de la circulación en el Golfo de México (Oey *et al.*, 2005; Schmitz *et al.*, 2005).

La CL entra al Golfo de México a través del estrecho de Yucatán y gira de manera anticiclónica hacia el este para salir del Golfo de México a través del estrecho de Florida. Cuando la CL presenta la máxima intrusión hacia el norte ($\sim 27.5^{\circ}\text{N}$), un anillo (con 200-400 km de diámetro) se separa de ella, en un proceso que puede durar de días a semanas. Después del desprendimiento del anillo, la CL se retrae hacia el sur ($\sim 25^{\circ}\text{N}$) (Vucovich, 1988; Oey *et al.*, 2005).

Varios procesos parecen determinar el desprendimiento de los anillos; entre ellos, se ha mencionado la penetración de la CL hacia el noroeste del Golfo de México (Oey *et al.*, 2005; Schmitz *et al.*, 2005), procesos de transporte en el estrecho de Yucatán (Maul, 1977, 1978), y la presencia de remolinos ciclónicos sobre varias regiones de la CL (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2002, 2003a). Un mecanismo generalizado de desprendimiento sugiere que un par de remolinos ciclónicos, uno a cada lado de la CL, la constriñen hasta provocar un ahorcamiento que lleva a la separación del anillo (Schmitz *et al.*, 2005). Posteriormente, los remolinos ciclónicos pueden viajar hacia el norte del Golfo de México y después hacia el oeste (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003a). Por otro lado, se ha mostrado que remolinos ciclónicos en el extremo norte de la CL pueden evitar que ésta penetre hacia el norte y así retrasar el desprendimiento de anillos (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006b). De manera similar a como ocurre con la CL, se ha visto que remolinos ciclónicos pueden estar asociados a los anillos y provocar que

éstos se rompan en remolinos anticiclónicos más pequeños (Biggs *et al.*, 1996). Después del desprendimiento de un gran anillo, éstos se mueven hacia el extremo oeste del Golfo de México (Hamilton *et al.*, 1999).

La circulación en la Bahía de Campeche, se caracteriza por la presencia de un giro ciclónico cuasi-permanente, centrado más o menos en 19.8°N, 95.3°W y cuya circulación se extiende hasta los -1000 m de profundidad. En la parte oeste de la Bahía de Campeche, las corrientes del giro suelen ser más intensas (hasta 0.34 m/s) que en la parte este (< 0.15 m/s) (Pérez-Brunius *et al.*, 2013). Aunque la variación estacional del giro ciclónico aún no está bien comprendida, parece que éste disminuye su intensidad durante verano y que se intensifica durante invierno (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005; Pérez-Brunius *et al.*, 2013).

En cuanto a la circulación costera del norte del Golfo de México, boyas a la deriva indican poca conexión, sobre todo de oeste a este, entre las plataformas del noroeste (Texas-Luisiana) y las del noreste (Alabama-Florida), excepto durante fuertes pulsos de viento (Ohlmann y Niiler, 2001, 2005). Al este de los ~89.5°W, sobre la plataforma oeste de Florida, la circulación media de largo plazo se caracteriza por un flujo hacia el sur, el cual es forzado por el viento, los flujos de calor sobre la plataforma y la circulación de la CL (Hetland *et al.*, 1999; Weisberg *et al.*, 2009). En cuanto a las variaciones estacionales, la climatología mensual media indica que durante otoño-primavera (octubre-abril) las corrientes sobre la plataforma oeste de Florida son más intensas (0.02 - 0.12 m/s) y tienden a dirigirse hacia el sureste, mientras que durante verano (mayo-septiembre) las corrientes son menos intensas (0 - 0.06 m/s) y tienden a dirigirse hacia el noroeste (Liu y Weisberg, 2012).

Para la circulación costera en el oeste del Golfo de México, al oeste de los ~89.5°W, se han identificado tres regiones: la plataforma de Texas-Louisiana (LATEX), la plataforma de Tamaulipas-Veracruz (TAVE), y el Banco de Campeche (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003b; Morey *et al.*, 2005). En la plataforma interna de LATEX el flujo dominante es hacia el oeste, excepto durante junio y agosto cuando éste se revierte (Li *et al.*, 1997). En la parte más externa esta misma plataforma el

flujo principal es hacia el norte (Nowlin *et al.*, 1998). Para el caso de la plataforma de TAVE se describe una corriente media mensual que invierte su dirección: de mayo a agosto se dirige hacia el norte, mientras que de finales de septiembre a marzo se dirige hacia el sur. La circulación media mensual en el Banco de Campeche es hacia el sureste durante todo el año (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003b; Morey *et al.*, 2005; Dubranna *et al.*, 2011).

Durante mayo-agosto, la corriente que se dirige hacia el norte sobre la plataforma de TAVE alcanza la parte sur de la plataforma de LATEX, en donde se encuentra con un flujo costero hacia el sur, generando una zona de convergencia. De forma similar, la corriente sobre TAVE que se dirige hacia el sureste desde finales de septiembre a marzo, alcanza el extremo suroeste del Banco de Campeche, en donde encuentra un flujo costero en dirección opuesta, generando otra zona de convergencia. Estas regiones de convergencia están asociadas a flujo perpendicular a la plataforma continental, el cual produce transporte estacional que se aleja de la costa (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003b; Morey *et al.*, 2005; Martínez-López y Zavala-Hidalgo, 2009).

Sobre la plataforma continental al este del Banco de Campeche, hay una zona importante de surgencia, la cual persiste durante todo el año, pero se intensifica durante primavera y verano. Su existencia se debe al régimen de viento que la favorece y a la interacción de la corriente de Yucatán con la topografía de fondo. El ascenso de agua desde las capas sub-superficiales hacia la capa eufótica trae consigo partículas suspendidas o nutrientes que incrementan la productividad biológica en la región (Merino, 1997; Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006a; Mateos-Jasso, 2009).

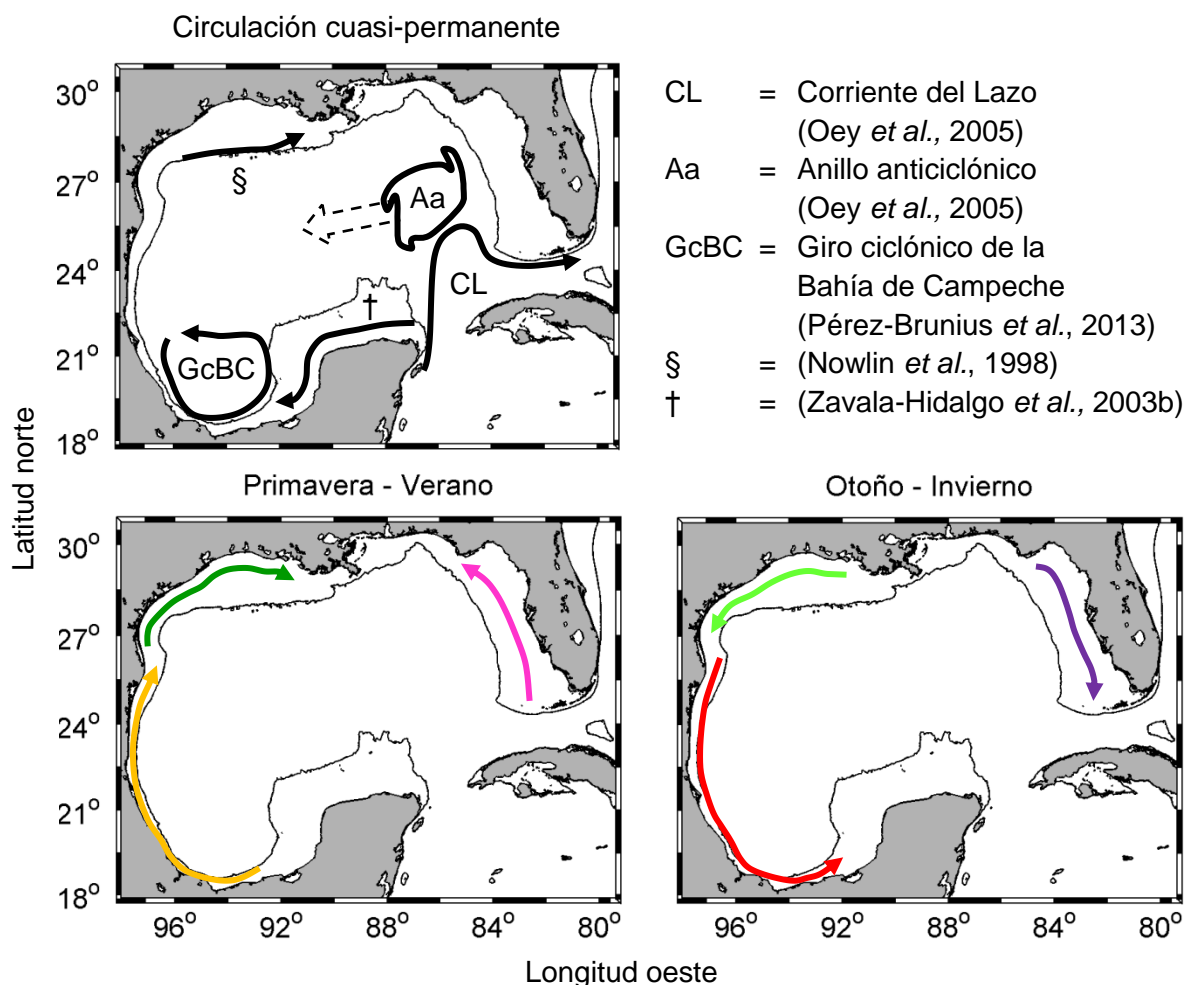


Figura 4. Principales corrientes de superficie en el Golfo de México. Isobata = -100 m.

■ Circulación de septiembre-mayo	Li <i>et al.</i> , 1997
■ Circulación de junio-agosto	
■ Circulación de septiembre-marzo	Zavala-Hidalgo <i>et al.</i> , 2003b
■ Circulación de mayo-agosto	
■ Circulación de octubre-abril	Liu y Weisberg, 2012
■ Circulación de mayo-septiembre	

5. Métodos

5.1. Simulación hidrodinámica

Se emplearon 5 años (2006-2010) de la simulación hidrodinámica *HYCOM + NCODA Gulf of Mexico 1/25° Analysis* (GOMI0.04/expt_20.1), los cuales se

descargaron de manera gratuita a través de Internet (<https://hycom.org/data/goml0pt04/expt-20pt1>). La simulación tiene una resolución zonal (dirección este-oeste) de $1/25^\circ$, una resolución meridional (dirección norte-sur) de $1/25^\circ$ por el coseno de la latitud (~ 3.7 km), y posee 20 capas en la vertical.

La simulación GOMI0.04/expt_20.1 se generó con el Modelo Oceánico de Coordenadas Híbridas (HYCOM, por sus siglas en inglés), el cual maneja coordenadas isopícnas en el océano abierto estratificado, coordenadas sigma en regiones costeras someras y coordenadas zeta cerca de la superficie (en la capa de mezcla). Este enfoque de coordenadas verticales generalizadas es dinámico en tiempo y espacio, mediante la ecuación de continuidad por capas, la cual permite una transición dinámica entre los tipos de coordenadas (Bleck, 2002). La batimetría del dominio de la simulación se construyó a partir de la base de datos topográficos *General Bathymetric Chart of the Oceans* (GEBCO, 2015) con una resolución de 30 arco-segundos. Como condiciones iniciales y de frontera lateral abierta se utilizaron datos climatológicos mensuales de temperatura, salinidad y velocidad proporcionados por el modelo HYCOM del Atlántico a $1/12^\circ$ (<https://hycom.org/>), el cual se forzó con datos del *Navy Operational Global Atmospheric Prediction System* (NOGAPS) (Rosmond, 1992; Rosmond *et al.*, 2002). Para los forzamientos de superficie se usaron las salidas del modelo ambiental *Navy Global Environmental Model* (NAVEM), el cual proporciona datos de temperatura del aire, humedad, precipitación, radiación de onda corta y larga, presión a nivel del mar, velocidad del viento, entre otros (Hogan *et al.*, 2014).

La simulación GOMI0.04/expt_20.1 también cuenta con asimilación de datos (proceso para obtener una mejor estimación del sistema real, mediante la incorporación de datos observacionales a los resultados del modelo) (Robinson y Lermusiaux, 2002) realizada con el sistema *Navy Coupled Ocean Data Assimilation* (NCODA) (Cummings, 2005). Cabe resaltar que esta simulación ya se ha utilizado para modelar el transporte larvario y la conectividad (Kough *et al.*, 2013, 2014; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014) así como derrames de petróleo en el Golfo de México (Paris *et al.*, 2012).

Con el fin de ilustrar a los campos de velocidad de la simulación hidrodinámica, se generó una climatología (promedio vectorial de las velocidades) mensual del periodo 2006-2010. Después, las velocidades climatológicas de 0 y -100 m (profundidad máxima a la que llegaron las larvas virtuales de *Panulirus argus*) se representaron en mapas mediante flechas curvas. En los mapas con las velocidades a -100 m se incluyeron las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m. Para resaltar la diferencia de velocidades entre las dos capas de profundidad, se restó la magnitud de las velocidades a 0 m menos la magnitud de las velocidades a -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Las diferencias obtenidas también se representaron en mapas.

5.2. Modelo Lagrangiano

Para simular el transporte larvario, el modelo Lagrangiano que desarrolló Jorge Zavala Hidalgo, y que se utilizó para modelar la conectividad entre arrecifes al sur del Golfo de México (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014), fue adaptado para considerar movimientos en tres dimensiones, velocidades de nado vertical y funciones de mortalidad. El modelo Lagrangiano está programado en MATLAB, opera “off-line” con datos archivados de velocidad oceánica, en este caso provenientes de la simulación GOMI0.04/expt_20.1, y como método de integración utiliza un esquema Runge-Kutta de 2° orden.

En este estudio se utilizó un paso de tiempo (Δt) de 900 s (15 min) y la ejecución del modelo se hizo en el servidor Chalchiuhtlicue del grupo Interacción Océano-Atmósfera del Centro de Ciencias de la Atmósfera de la UNAM.

5.2.1. Liberación de larvas virtuales

En cada uno de los 13 sitios de producción de larvas (Fig. 2, Tabla I) se liberaron, a -90 m de profundidad, 100 larvas virtuales al día. Debido a la falta de información biológica la producción de larvas se asumió la misma en todas las

subpoblaciones. La liberación de larvas virtuales ocurrió durante 90 días de primavera, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006-2010 (Tabla II) ya que este periodo parece constituir la principal temporada de reproducción de *Panulirus argus* en el Golfo de México (Davis, 1975; Kanciruk y Herrnkind, 1976; Lyons, 1980; González-Cano, 1991; Ramírez, 1996; Briones-Fourzán *et al.*, 2008).

Cada larva permaneció a la deriva por un máximo de 196 días y se consideró que se pueden reclutar cuando tienen entre 152 y 196 días de edad (periodo de competencia). Así, las larvas emitidas el 21 de marzo se reclutan del 20 de agosto al 3 de octubre, mientras que las larvas emitidas el 18 de junio se reclutan del 17 de noviembre al 31 de diciembre. En consecuencia, el periodo total de reclutamiento de larvas virtuales fue de 134 días, del 20 de agosto al 31 de diciembre de cada año (Tabla II).

Si las larvas dentro del periodo de competencia se encontraron a 20 km o menos de un posible sitio de reclutamiento (en la Fig. 2 y Tabla I se especifica la posición de los sitios de reclutamiento), éstas se consideraron reclutadas. Cada vez que una larva virtual se contabilizó en un sitio de reclutamiento, ésta se dejó en el dominio con la posibilidad de ser contabilizada en otro sitio. Con esta estrategia se trata de compensar el reducido número de larvas virtuales con respecto a la producción real de larvas y se intenta evaluar el potencial de la hidrodinámica para transportar larvas entre subpoblaciones.

Tabla II. Día inicial y día final del periodo de producción de larvas virtuales y del periodo de reclutamiento, considerados para el modelo del presente estudio.

Producción de larvas virtuales		Periodo de reclutamiento	
Día inicial	Día final	Día inicial	Día final
21 de marzo	18 de junio	20 de agosto	31 de diciembre

5.2.2. Método de integración

Las partículas (larvas virtuales) en el modelo Lagrangiano fueron integradas con el campo de velocidad tridimensional de las simulaciones GOMI0.04/expt_20.1. De este campo de velocidad se utilizaron dos componentes: la velocidad u en la

dirección zonal (este-oeste) y la velocidad v en la dirección meridional (norte-sur). Para la componente w de la velocidad (dirección vertical) sólo se consideró a la velocidad de nado vertical de la larva, esto con el fin de ahorrar tiempo de cómputo y tiempo de descarga de las simulaciones hidrodinámicas.

Al considerar a la velocidad de nado vertical como el único componente de la velocidad w , se asume que la velocidad hidrodinámica vertical es mucho menor con respecto a la velocidad de nado vertical. Esto resulta adecuado ya que en el 99.8% de los casos las velocidades verticales de la simulación hidrodinámica tienen una magnitud menor a 0.001 m/s, lo cual es más o menos un cuarto de la magnitud de las velocidades de nado vertical (0.0037 - 0.0055 m/s) que documentan Rimmer y Phillips (1979) para el caso de las larvas de *Panulirus cygnus*. North *et al.* (2008) también consideraron a la velocidad de nado vertical como el único componente de la velocidad w , para simular la dispersión de larvas de ostras del género *Crassostrea*.

En esencia, la distancia recorrida por una partícula en cada una de las tres direcciones se calcula al multiplicar la velocidad local por el paso de tiempo ($\Delta t = 900$ s). Para esta advección se utilizó el método Runge-Kutta de 2° orden, aplicado en tiempo y espacio. Un paso Runge-Kutta de 2° orden utiliza dos velocidades locales diferentes: una en la posición inicial y otra en una posición intermedia. Con estas velocidades se calcula la posición final. A continuación se describe el algoritmo empleado por el método Runge-Kutta de 2° orden:

- 1) Obtener las velocidades (u, v, w) en la posición inicial de la larva.
- 2) Calcular una posición intermedia con las velocidades de la posición inicial y medio paso de tiempo ($\Delta t/2$).
- 3) Obtener las velocidades (u, v, w) en la posición intermedia.
- 4) Calcular la posición final con las velocidades de la posición intermedia, en la posición inicial de la larva, y un paso de tiempo (Δt).

Dado que el Δt fue de 900 s (1/4 h), se requirieron de 96 Δt para calcular la trayectoria recorrida durante 24 h de viaje, es decir, para obtener la posición de la

larva tras un día de viaje, el algoritmo del método Runge-Kutta de 2° orden se tuvo que repetir 96 veces. Así, para calcular la trayectoria de una larva virtual que vivió 196 días, el algoritmo del método Runge-Kutta de 2° se repitió 18,816 veces. El modelo Lagrangiano tardó 28 días para generar las trayectorias de todas las larvas virtuales.

5.2.3. Métodos de interpolación

Para obtener las velocidades hidrodinámicas en la posición (interpolación espacial) de la partícula (larva virtual) se utilizó una interpolación trilineal (Fig. 5). Para ésta se requiere que los 8 puntos vecinos a la posición de la partícula cuenten con datos de velocidad.

Dado que la resolución temporal de las simulaciones GOMI0.04/expt_20.1 es diaria, para interpolar las velocidades hidrodinámicas en el tiempo (interpolación temporal) se utilizó una interpolación lineal simple.

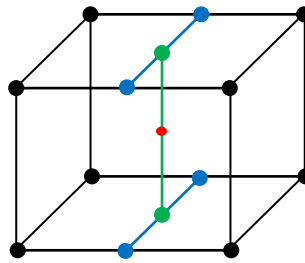


Figura 5. Esquema de interpolación trilineal para estimar la velocidad de una partícula. ● Velocidades proporcionadas por la simulación hidrodinámica. ● Velocidades interpoladas linealmente entre los nodos negros. ● Velocidades interpoladas linealmente entre los nodos azules. Las velocidades interpoladas a la posición de la partícula ● se obtienen al interpolar linealmente las velocidades entre los nodos verdes.

5.2.4. Módulo de difusión turbulenta

Para simular a la difusión turbulenta horizontal, se aplicó un esquema de camino aleatorio o “random walk” cada $3\Delta t$ (2700 s), considerando a un coeficiente de difusión turbulenta horizontal (D_H) de $170 \text{ m}^2/\text{s}$. Este esquema permitió generar trayectorias suavizadas, movimientos menores al tamaño de las celdas de malla, y

es equivalente al que utilizaron Kough *et al.* (2013) para simular el transporte de larvas de *Panulirus argus* en el Mar Caribe. Para más detalles sobre la formulación del esquema “random walk” consultar a Majda y Kramer (1999), Okubo y Levin (2001), Fabbroni (2009) y Lynch *et al.* (2015).

Así, las posiciones en términos de latitud y longitud, con el efecto de la difusión turbulenta, se calcularon de la siguiente manera (Ec. 1):

$$\begin{aligned}
 & \text{Desplazamiento por advección (en metros)} \\
 & \quad \downarrow \\
 lon^{n+1} &= lon^n + (u\Delta t + Q\sqrt{2D_H3\Delta t}) * 180/(\pi * R * \text{coseno}(\text{latitud})) \\
 & \quad \uparrow \\
 & \quad \text{Convierte el desplazamiento en metros} \\
 & \quad \text{a desplazamiento en grados lon / lat} \\
 & \quad \downarrow \\
 lat^{n+1} &= lat^n + (v\Delta t + Q\sqrt{2D_H3\Delta t}) * 180/(\pi * R) \\
 & \quad \uparrow \\
 & \quad \text{Desplazamiento por difusión turbulenta (en metros)}
 \end{aligned}$$

Ec. 1.

Donde:

lon^{n+1} / lat^{n+1} = Longitud / latitud siguiente (al tiempo n+1).

lon^n / lat^n = Longitud / latitud actual (al tiempo n).

u / v = velocidades en m/s.

Δt = Paso de tiempo Lagrangiano (900 s).

Q = Número aleatorio de distribución gaussiana (media = 0, DE = 1).

D_H = Coeficiente de difusión turbulenta horizontal (170 m²/s).

R = Radio medio de la Tierra (6,371,000 m).

5.2.5. Módulo de mortalidad

La mortalidad es un parámetro importante que puede cambiar las distancias de dispersión de un organismo y con ello influenciar a la estructura de la metapoblación (Paris *et al.*, 2007). Las tasas de mortalidad no son constantes a lo largo de la vida de las larvas; como resultado, la duración de la larva pelágica es

muy cambiante. En el modelo Lagrangiano se incluyó una función de mortalidad con un decaimiento exponencial (Ec. 2):

$$S(t) = S_0 * e^{-0.01*t}$$

Ec. 2

Donde:

t = tiempo expresado en días.

S(t) = Número de larvas virtuales que sobreviven al día t.

S₀ = Número de larvas virtuales al tiempo inicial (1300).

En la función de mortalidad (Ec. 2) el número de larvas al tiempo inicial es de 1300 ya que por día se liberaban 100 larvas virtuales en cada una de las 13 subpoblaciones. Así, la función de mortalidad se aplicó a la producción de larvas de cada uno de los 90 días de liberación. Las larvas virtuales se “mataban” día a día y se seleccionaba de manera aleatoria a las que “morían”.

Aunque no se conocen tasas de mortalidad de *Panulirus argus*, la formulación de mortalidad (Ec. 2) es acorde con estimaciones de mortalidad para peces (Houde, 1989). Asimismo, ésta función provoca que el 86% de todas las larvas producidas mueran antes de alcanzar la edad de 196 días. Al tener en cuenta a la pérdida de larvas debida a la función de mortalidad y a las larvas que se perdieron porque se salieron del dominio, sólo el 7% de todas las larvas producidas permanecieron dentro del dominio hasta alcanzar la edad de 196 días, lo cual concuerda con lo documentado para la especie de langosta *Panulirus cygnus* (Feng *et al.*, 2011). Kough *et al.* (2013) emplearon una función de mortalidad similar para simular el transporte de larvas de *Panulirus argus* en el Mar Caribe.

5.2.6. Módulo de nado vertical

El módulo de nado vertical se configuró para reproducir el siguiente esquema de migraciones ontogenéticas (Fig. 6): las larvas liberadas cerca del borde de la plataforma continental (Kruczynski y Fletcher, 2012), a -90 m de profundidad, nadan hacia la superficie (Butler *et al.*, 2011). Tras cumplir 10 días de

edad, éstas inician movimientos de descenso gradual que las llevan a una profundidad máxima de -100 m (Rimmer y Phillips, 1979; Butler *et al.*, 2011); cuando inicia el periodo de competencia, a los 152 días de edad (Goldstein *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011), las larvas nadan hacia la superficie en busca de un hábitat somero para reclutarse (Booth y Phillips, 1994; Jeffs *et al.*, 2005). Con una velocidad de nado vertical de 0.0037 – 0.0055 m/s (Rimmer y Phillips, 1979) las larvas virtuales a -100 m pueden ascender hasta los -5 m en un tiempo de 7 – 5 h.

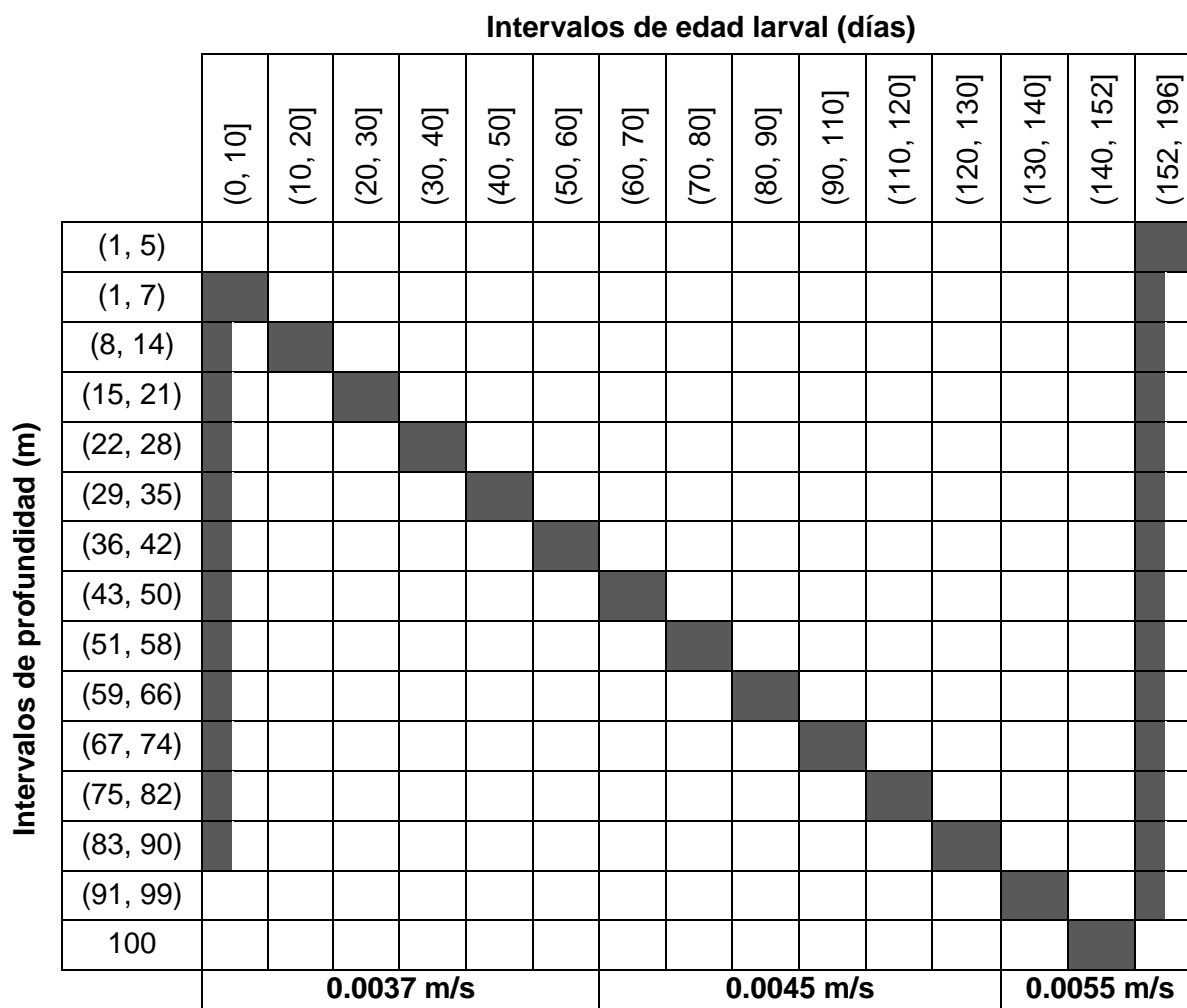


Figura 6. Esquema de nado vertical utilizado por las larvas virtuales. Las profundidades y velocidades de nado vertical (parte inferior) en función de la edad larval, se seleccionaron al tener en cuenta los estudios de Rimmer y Phillips (1979) y de Butler *et al.* (2011). Se utiliza la notación de intervalos abiertos () y cerrados [].

5.3. Conectividad

Aunque la migración de adultos puede producir conectividad (Ríos-Lara *et al.*, 2013), la dispersión de larvas es por mucho, la principal causa de ésta (Cowen y Spounagle, 2009). Por tal motivo, el presente trabajo se enfocó en estudiar a la conectividad debida al intercambio de larvas. Así, la conectividad se expresó como el porcentaje de larvas liberadas de una subpoblación (fuente) que llegó a una subpoblación destino (sumidero), durante el periodo de competencia de las larvas (Xue *et al.*, 2008). Los valores de conectividad se incluyeron en matrices cuadradas de conectividad, una para cada uno de los cinco años de 2006-2010 (no mostradas), sin embargo, para condensar los resultados, nada más se presenta una matriz de conectividad media anual \pm DE, la cual se construyó al promediar los datos de las matrices de conectividad de cada año. Las filas de las matrices corresponden a las subpoblaciones fuente y las columnas a las subpoblaciones sumidero.

Para facilitar la visualización de una posible relación entre la conectividad y la posición geográfica de las subpoblaciones, los valores de la matriz de conectividad media se representaron en mapas, mediante líneas que indican los sitios a los que se exportaron larvas y los sitios desde donde se importaron larvas. Se construyó un mapa por cada subpoblación.

Con el fin de evidenciar las variaciones mensuales en la conectividad, se construyeron matrices cuadradas de conectividad mensual (no mostradas), al considerar el reclutamiento desde el día primero al día último de cada mes; esto se hizo para los cinco años considerados (2006-2010). Después se promediaron los eneros, febreros, marzos, etc., para obtener matrices de conectividad media mensual \pm DE (no mostradas). Para simplificar los resultados, sólo se presentan gráficos de tiempo, expresado en meses, contra la conectividad media mensual entre pares de subpoblaciones seleccionados a conveniencia. Dichos gráficos se construyeron con los valores de las matrices de conectividad media mensual \pm DE.

5.4. Auto-reclutamiento

Los valores en la diagonal de la matriz de conectividad media anual corresponden a una estimación del auto-reclutamiento para cada subpoblación. Dichos valores se representaron en un mapa para facilitar la visualización de una posible relación entre el auto-reclutamiento y la posición geográfica de cada subpoblación.

Con el fin de evidenciar las variaciones mensuales en el auto-reclutamiento, se presentan gráficos de tiempo, expresado en meses, contra el porcentaje de auto-reclutamiento para cada población. Dichos gráficos se construyeron con los valores en la diagonal de las matrices de conectividad media mensual \pm DE.

5.5. Fuentes y sumideros

Para determinar si las subpoblaciones funcionaron más como exportadoras (fuentes) o como importadoras (sumideros) de larvas, con los datos de la matriz de conectividad media anual, pero sin incluir a los valores de auto-reclutamiento, se restó el porcentaje total de las larvas importadas por cada subpoblación (sumatoria de las celdas de cada columna), al porcentaje total de las larvas exportadas por cada subpoblación (sumatoria de las celdas de cada fila). La subpoblación se identificó como fuente cuando el porcentaje de larvas exportadas superó al de larvas importadas (diferencia positiva), y como sumidero cuando el porcentaje de larvas importadas superó al de larvas exportadas (diferencia negativa). Los valores de las diferencias se representaron en un mapa para facilitar la visualización de la relación entre la posición geográfica de cada subpoblación y su papel como fuente o sumidero.

5.6. Núcleo de dispersión

A la distribución espacial de las probabilidades de reclutamiento de los propágulos se le conoce como núcleo de dispersión (Aiken *et al.*, 2007; Robledo-Arnuncio y García, 2007; Chiswell, 2012). La información proporcionada por los núcleos de dispersión es muy importante para diseñar áreas marinas protegidas (Siegel *et al.*,

2003) y puede dar indicios sobre cuáles son los factores más importantes que determinan a la conectividad (Edwards, 2006).

El núcleo de dispersión se representó mediante un gráfico de barras, con la distancia de la fuente (km) en el eje de las abscisas, y la probabilidad de reclutamiento promedio \pm DE en el eje de las ordenadas. Las distancias entre los sitios de producción de larvas y los sitios de reclutamiento se calcularon en línea recta, considerando la esfericidad de la Tierra, y se expresaron en una matriz cuadrada (Tabla III, Fig. 7). Con base en las distancias calculadas, el intervalo de distancias del eje de las abscisas, fue de 0 a 1840 km (máxima separación entre subpoblaciones) y se dividió en 23 clases: la primera de 0 a 80 km, la segunda de más de 80 a 160 km, la tercera de más de 160 a 240 km y así hasta llegar a la clase 23 de más de 1760 a 1840 km. La probabilidad de reclutamiento de larvas se obtuvo al dividir entre 100, a los porcentajes en las matrices de conectividad de cada año (2006-2010). En el núcleo de dispersión se graficó el valor de probabilidad de reclutamiento promedio \pm DE que corresponde a cada clase; la manera en que se calcularon estos valores se explica a continuación, tomando como ejemplo a la primera y segunda clase:

- A la primera clase del gráfico de barras le corresponden los datos de auto-reclutamiento de Isla Gran Caimán, Quintana Roo, Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro, Veracruz norte, Florida norte, Florida sur y La Habana, ya que en estos casos la distancia entre el sitio de producción de larvas y el sitio de reclutamiento está entre 0 y 80 km. Entonces, la probabilidad de reclutamiento promedio \pm DE para la primera clase se calculó con 45 datos, al tener cinco matrices de conectividad anual y nueve casos en los que la separación entre el sitio de producción de larvas y el sitio de reclutamiento está entre 0 y 80 km.
- A la segunda clase del gráfico de barras le corresponden los datos de auto-reclutamiento de Yucatán, Texas y Florida centro, ya que sólo en estos casos la distancia entre el sitio de producción de larvas y el sitio de

reclutamiento está entre 80 y 160 km. Entonces, la probabilidad de reclutamiento promedio \pm DE para la segunda clase se calculó con 15 datos, al tener cinco matrices de conectividad anual y tres casos en los que la separación entre el sitio de producción de larvas y el sitio de reclutamiento está entre 80 y 160 km.

De la misma manera se calculó la probabilidad de reclutamiento promedio \pm DE que corresponde a cada clase. A la tercera clase le correspondieron los datos de auto-reclutamiento de la subpoblación de Luisiana y también datos de conectividad entre pares de subpoblaciones. De la cuarta clase a la vigésimo primera, sólo se utilizaron datos de conectividad entre pares de subpoblaciones. A la clase vigésimo segunda y vigésimo tercera les correspondió una probabilidad de reclutamiento igual a cero, ya que no hubo intercambio de larvas entre las subpoblaciones que conforman estas dos últimas clases (clase 22 = Isla Gran Caimán \leftrightarrow Veracruz norte; clase 23 = Isla Gran Caimán \leftrightarrow Texas).

Tabla III. Distancias, en kilómetros, entre los sitios de liberación de larvas y los sitios de reclutamiento. Nótese que las distancias no son cero en la diagonal debido a que los sitios de liberación y de reclutamiento no son los mismos.

IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

		Sumideros												
		IGC	QRO	YUC	CAM	VES	VEC	VEN	TEX	LUI	FLN	FLC	FLS	LHA
Fuentes	IGC	23	582	924	1109	1339	1537	1716	1840	1623	1323	903	565	426
	QRO	597	68	355	609	893	1049	1166	1268	1095	960	731	582	383
	YUC	942	353	105	437	740	832	861	923	793	837	804	802	656
	CAM	1151	593	372	34	270	411	620	966	1067	1286	1268	1209	1021
	VES	1326	795	581	246	67	233	550	1003	1191	1474	1479	1419	1228
	VEC	1524	972	714	408	211	33	386	902	1170	1536	1601	1577	1396
	VEN	1699	1103	778	598	555	367	37	560	914	1393	1569	1625	1478
	TEX	1773	1185	854	892	1008	882	548	92	428	1021	1343	1514	1433
	LUI	1457	922	656	856	1086	1049	836	519	206	599	913	1114	1068
	FLN	1305	964	880	1193	1479	1506	1363	1056	594	62	479	794	859
	FLC	906	684	747	1085	1389	1478	1443	1286	900	441	159	387	461
	FLS	551	605	837	1142	1434	1577	1634	1590	1260	832	373	40	178
	LHA	462	445	706	995	1282	1433	1515	1519	1232	882	478	205	17

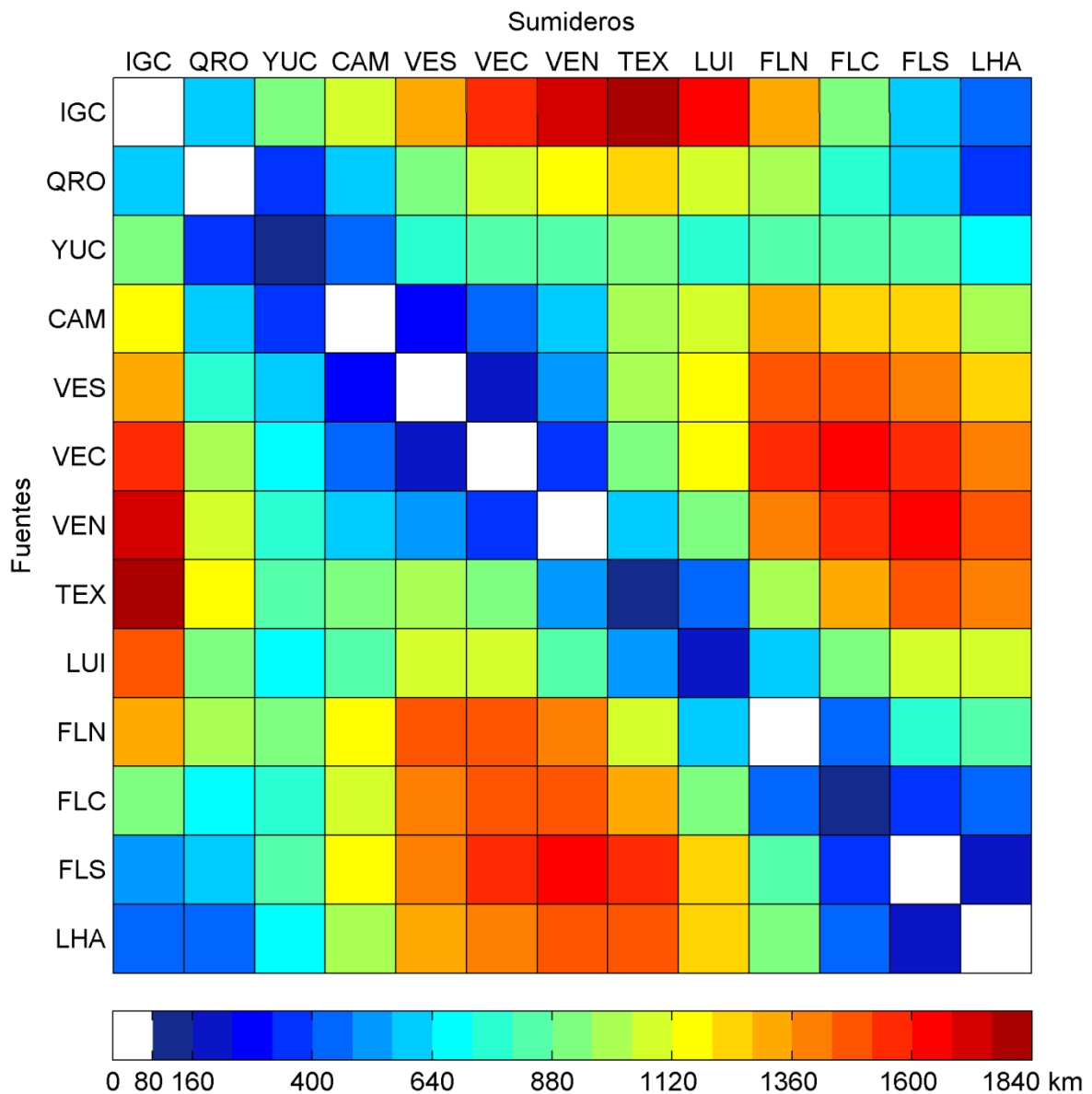


Figura 7. Distancia entre los sitios de liberación de larvas y los sitios de reclutamiento. IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

5.7. Tiempos mínimos de arribo

Se construyó una matriz cuadrada que indica los tiempos mínimos, expresados en días, que requirieron las larvas simuladas para llegar desde un sitio de producción de larvas (fuente = fila) hasta un sitio de reclutamiento (sumidero = columna). Para

obtener los tiempos mínimos de arribo se consideraron a las trayectorias de las larvas simuladas durante 196 días, sin aplicar la función de mortalidad. Los tiempos mínimos de auto-reclutamiento no tienen que ser cero en cada caso ya que el sitio de liberación de larvas y el sitio de reclutamiento no fueron los mismos para cada subpoblación. La matriz de tiempos mínimos no muestra datos para ciertos pares de subpoblaciones ya que en dichos casos no hubo larvas que llegaran del sitio de producción de larvas al sitio de reclutamiento.

5.8. Rutas de transporte larvario

Para evidenciar las principales rutas de transporte larvario, se construyeron mapas que indican las regiones más transitadas por las larvas virtuales durante cada mes. Para construirlos, el dominio se dividió en una cuadrícula con celdas de 0.12° (~12 km) por lado y se consideró una profundidad desde la superficie hasta los -100 m (máxima profundidad a la que llegan las larvas virtuales). Posteriormente, utilizando a las trayectorias de todas las larvas liberadas, se sumó el número de posiciones diarias que cayeron en cada celda, del día primero al día último de los cinco eneros, cinco febreros, etc. El valor máximo obtenido fue considerado el 100% y con base en él, los valores de las demás celdas también se expresaron en porcentaje. En este caso el valor máximo fue de 24,523 posiciones (100%), y correspondió a una celda situada en el oeste del Banco de Campeche (21°N , 91.7°W), durante el mes de junio.

Para evidenciar a las rutas más transitadas por las larvas virtuales listas para reclutarse, se siguió el mismo procedimiento descrito en el párrafo anterior, pero esta vez sólo se consideraron a las trayectorias generadas por las larvas cuando tenían entre 152 y 196 días de edad (periodo de competencia). En este caso el 100% correspondió a 722 posiciones.

A manera de ejemplo, se generaron mapas con las trayectorias recorridas por las larvas virtuales liberadas el 4 de mayo de 2008, estos mapas permiten visualizar la relación de la hidrodinámica con las rutas de transporte larvario.

6. Resultados

6.1. Simulación hidrodinámica

Las velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (Fig. 8) reproducen la Corriente del Lazo, la cual alcanza su máxima intrusión hacia el norte ($\sim 27.5^{\circ}\text{N}$) en mayo, y se repliega más hacia el sur ($\sim 25.5^{\circ}\text{N}$) en octubre. Asimismo se observan anillos anticiclónicos con un diámetro de ~ 350 km, los cuales se desprenden de la Corriente del Lazo y luego se desplazan hacia el oeste del Golfo de México. Por ejemplo, en octubre un anillo anticiclónico se centra en $\sim 26^{\circ}\text{N}$, 89.5°W y en enero en 24.5°N , 92.5°W . La simulación hidrodinámica también reproduce al giro ciclónico de la Bahía de Campeche, el cual se centra en $\sim 20^{\circ}\text{N}$, 95°W . El giro delimita hacia el sur, este y oeste con el borde de la plataforma continental, y hacia el norte se extiende hasta los $\sim 22^{\circ}\text{N}$. Dicho giro se presentó durante todo el año, con un debilitamiento importante durante el mes de diciembre, sobre todo en su flanco derecho. En cuanto a la circulación sobre la plataforma oeste de Florida, durante diciembre-febrero las velocidades son paralelas al litoral, con dirección hacia el sureste. Durante marzo-abril las velocidades se dirigen hacia el este, y en mayo el flujo predomina hacia el norte. En junio-agosto las corrientes vuelven a dirigirse hacia el litoral, y durante septiembre-noviembre éstas van hacia el suroeste alejándose de la costa. Las corrientes son más intensas cuando van hacia el sur, durante los meses de febrero, octubre y noviembre. Sobre la plataforma de Texas-Luisiana, durante septiembre-febrero el flujo a los 0 m prepondera hacia el suroeste. En marzo-agosto las velocidades sobre la plataforma interna viran gradualmente hacia el norte, pero en la plataforma externa se mantienen hacia el suroeste la mayor parte del tiempo. Las corrientes se mostraron más intensas durante mayo-octubre, sobre la plataforma continental externa. En la zona nerítica de Tamaulipas-Veracruz, las velocidades mostraron un patrón estacional bien definido: éstas se dirigen hacia el sureste durante septiembre-febrero, y hacia el noroeste durante

marzo-agosto. La máxima intensidad de las corrientes se alcanzó durante mayo-julio cuando el flujo va hacia el noroeste. En la región del Banco de Campeche, las corrientes de la plataforma interna van hacia el oeste siguiendo la línea de costa. Por su parte, las corrientes de la plataforma externa están más influenciadas por la circulación de la región oceánica. Por ejemplo, en la plataforma externa del oeste del Banco de Campeche, las corrientes se dirigen hacia el norte siguiendo la circulación del giro ciclónico de la Bahía de Campeche.

En la región oceánica la dirección de las velocidades a -100 m fue muy similar a la dirección de las velocidades a 0 m. En contraste, en algunas regiones neríticas la dirección de las corrientes del fondo fue muy diferente a la dirección de las corrientes de superficie (Fig. 8): en la zona nerítica de Florida oeste, durante marzo-mayo las velocidades del fondo se alejan del litoral al dirigirse hacia el oeste, mientras que en la superficie van en sentido contrario. Durante junio-agosto, las velocidades del fondo son en esencia paralelas al litoral con dirección hacia el sureste, mientras que en la superficie se acercan al litoral al dirigirse hacia el este. En septiembre-noviembre las corrientes del fondo son paralelas a la línea de costa y se dirigen hacia el sureste, mientras que en la superficie tienden a alejarse de la línea de costa al dirigirse hacia el suroeste. En la zona nerítica de Texas-Luisiana, las velocidades del fondo, a diferencia de las de superficie, reflejan una circulación ciclónica bien definida durante marzo-abril y septiembre-diciembre. Durante enero-febrero el flujo es hacia el oeste en la mayor parte de la plataforma, y hacia el este durante mayo-agosto.

La rapidez de las corrientes (Fig. 8) fue más débil en la región nerítica (0 – 0.2 m/s) que en la región oceánica (0 – 1.8 m/s). Las velocidades mayores (1 – 1.8 m/s) correspondieron a la Corriente del Lazo en las zonas del estrecho de Yucatán y de Florida. Por otra parte, la diferencia en la magnitud de las velocidades de 0 m con respecto a las de -100 m indica que en general, las corrientes son más intensas a los 0 m (0.22 m/s en promedio) que a los -100 m (0.17 m/s en promedio). Sólo en el 18% de los casos, las velocidades fueron más intensas a los -100 m.

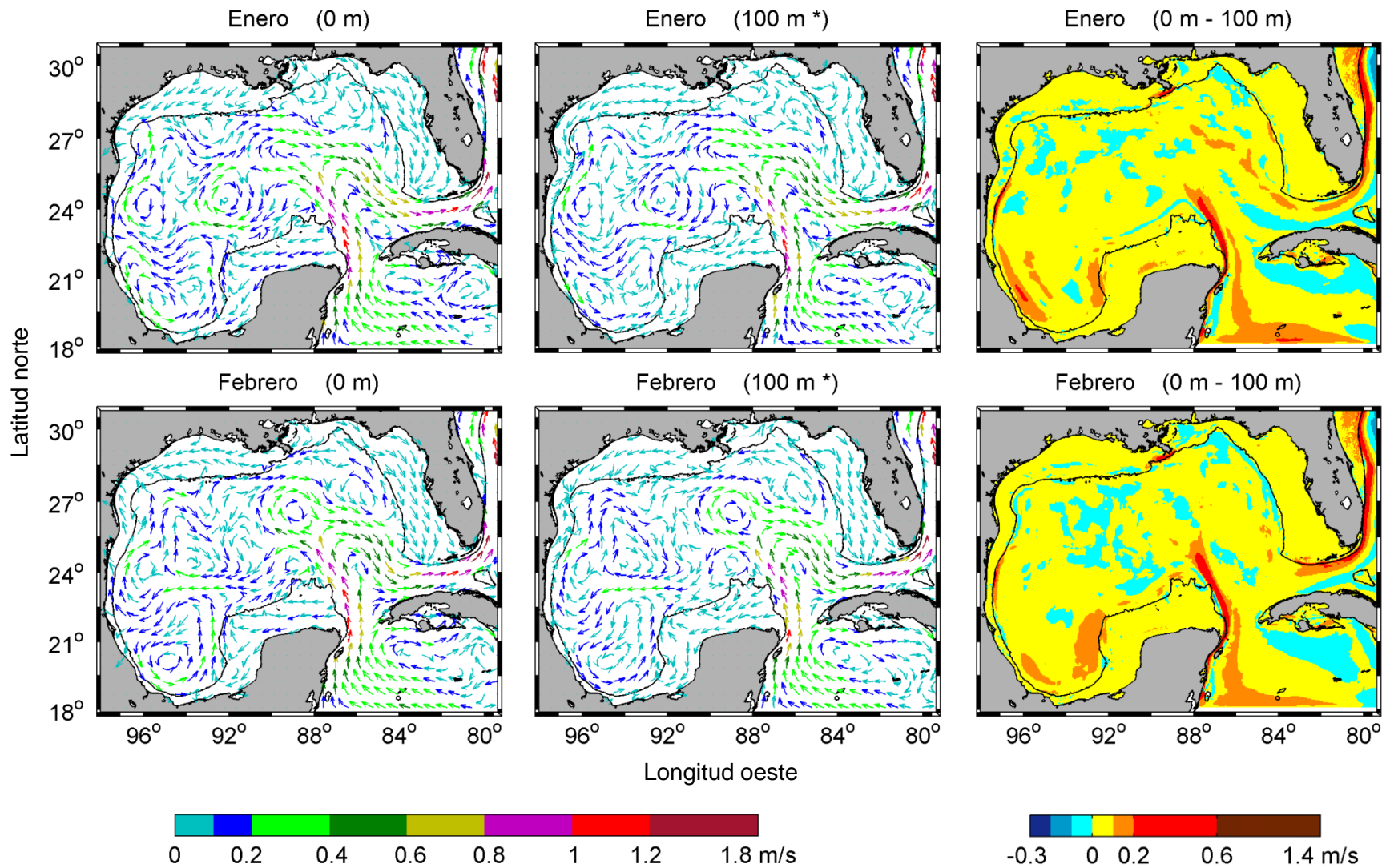


Figura 8. Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

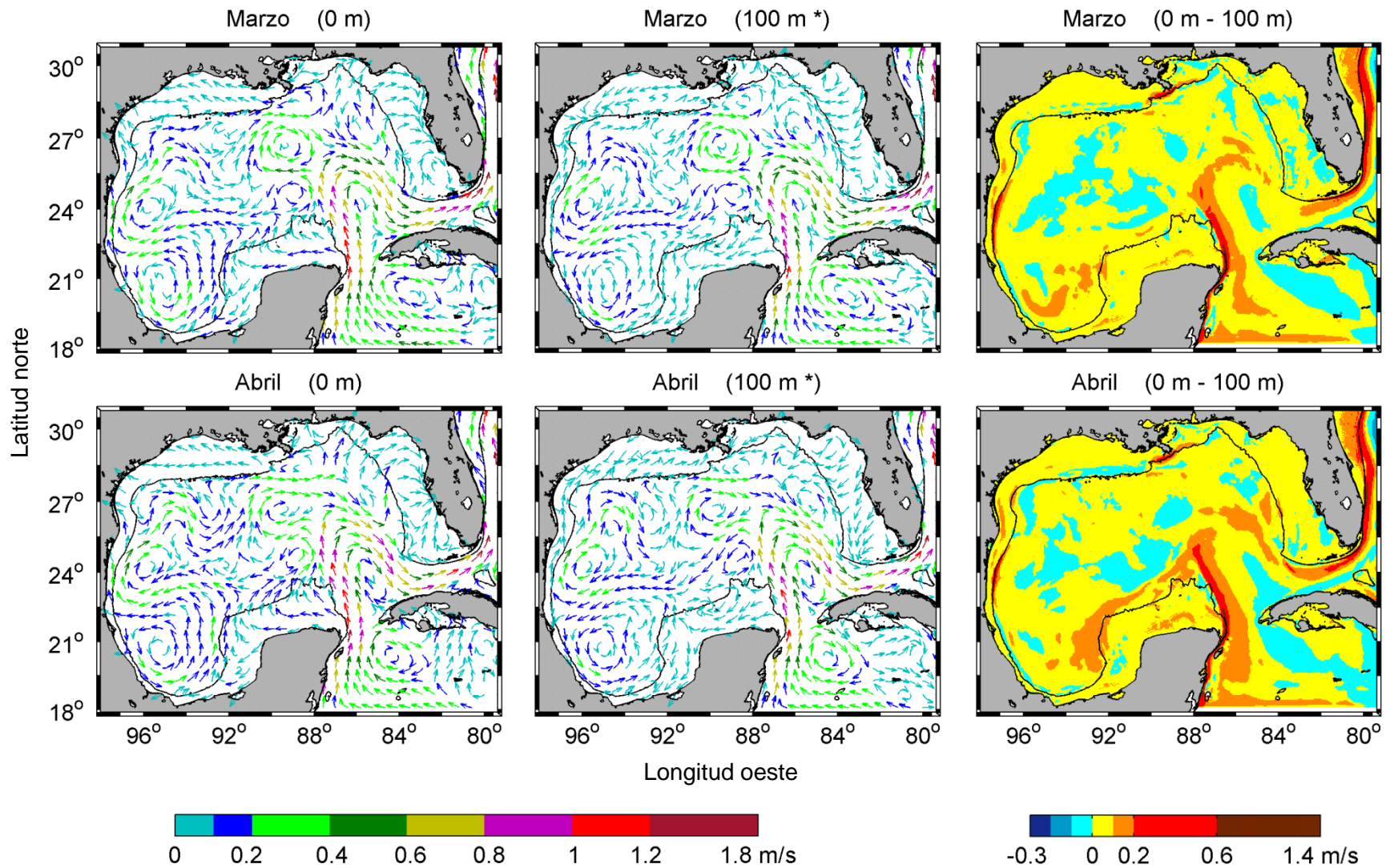


Figura 8 (continuación). Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

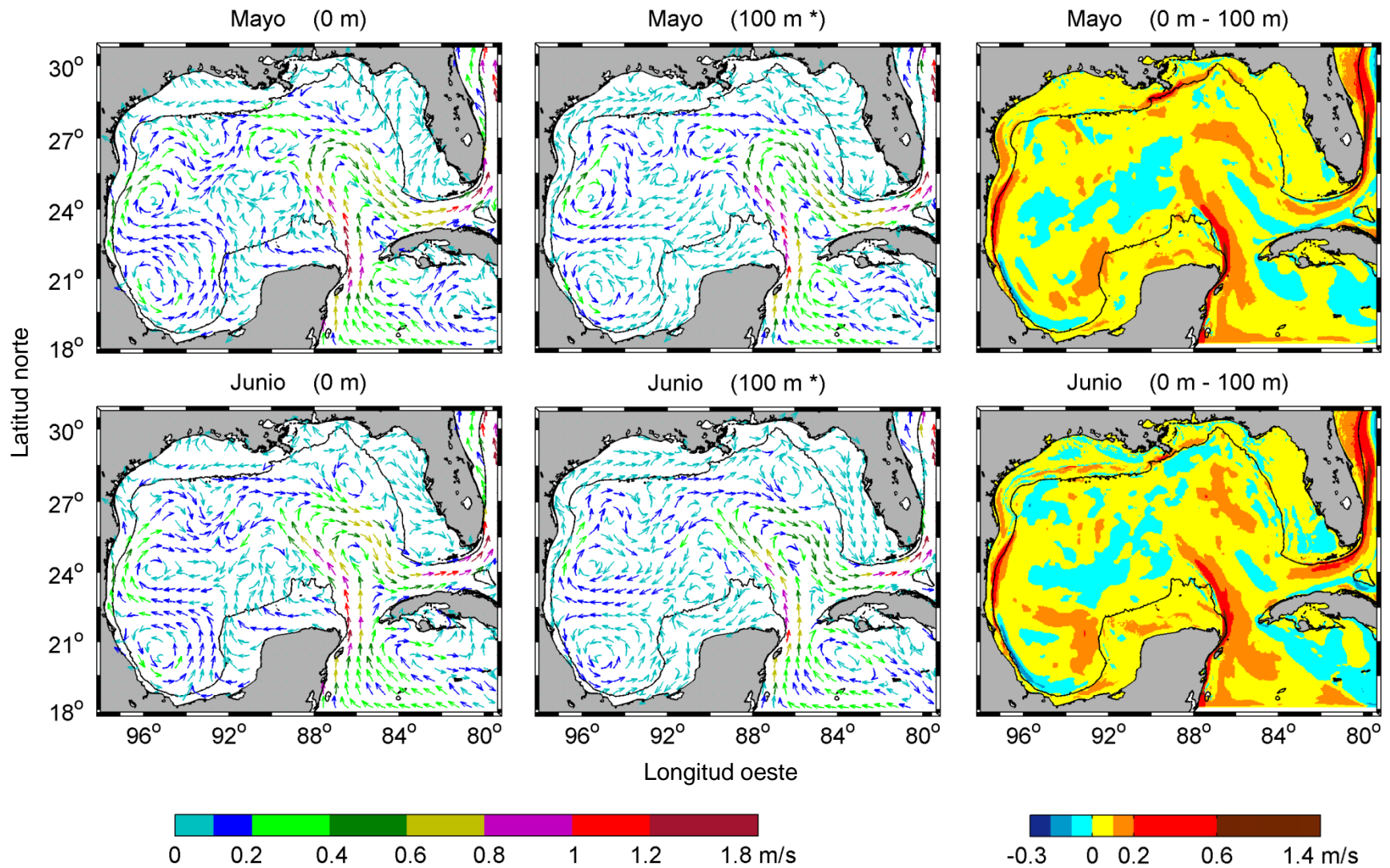


Figura 8 (continuación). Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

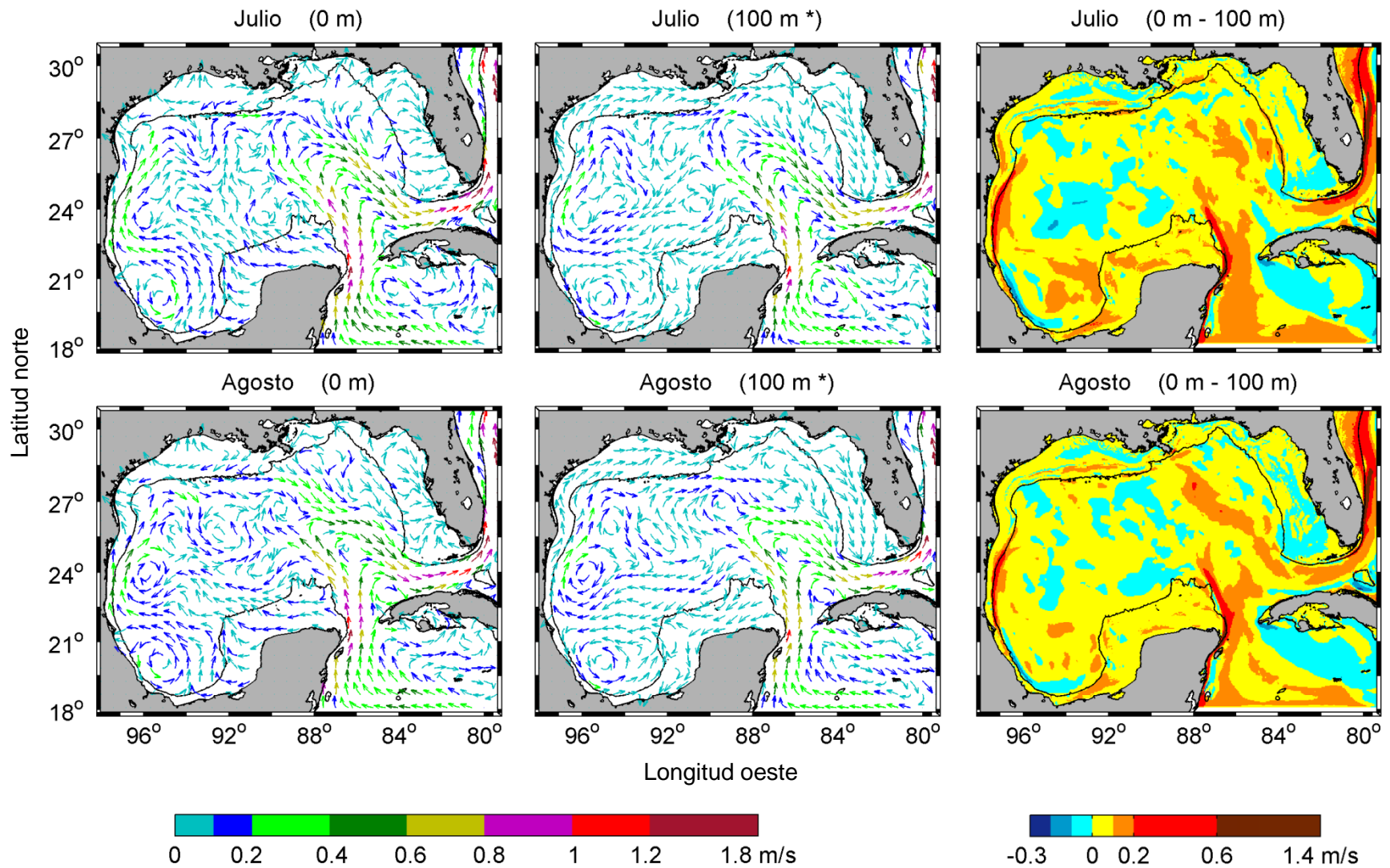


Figura 8 (continuación). Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

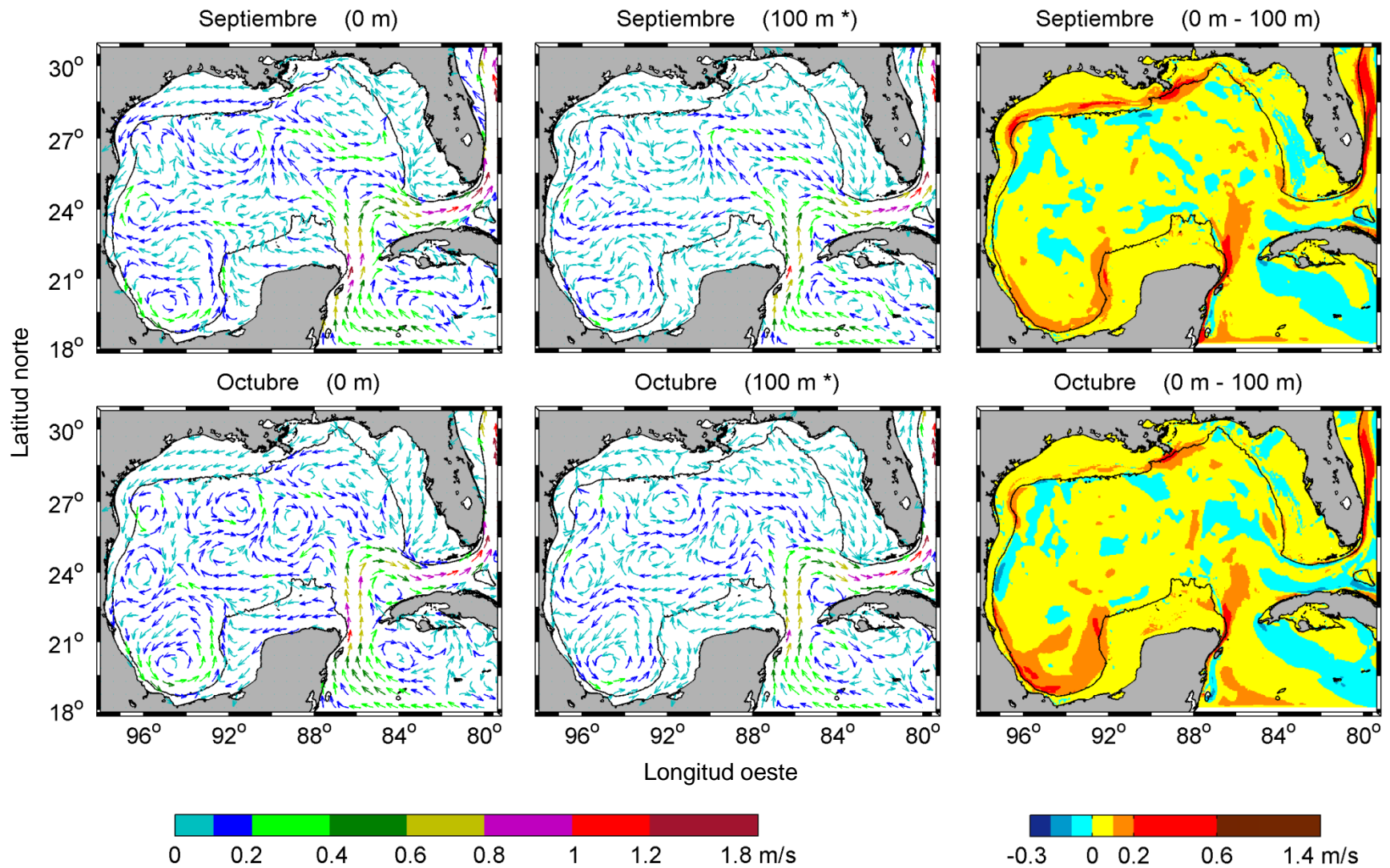


Figura 8 (continuación). Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

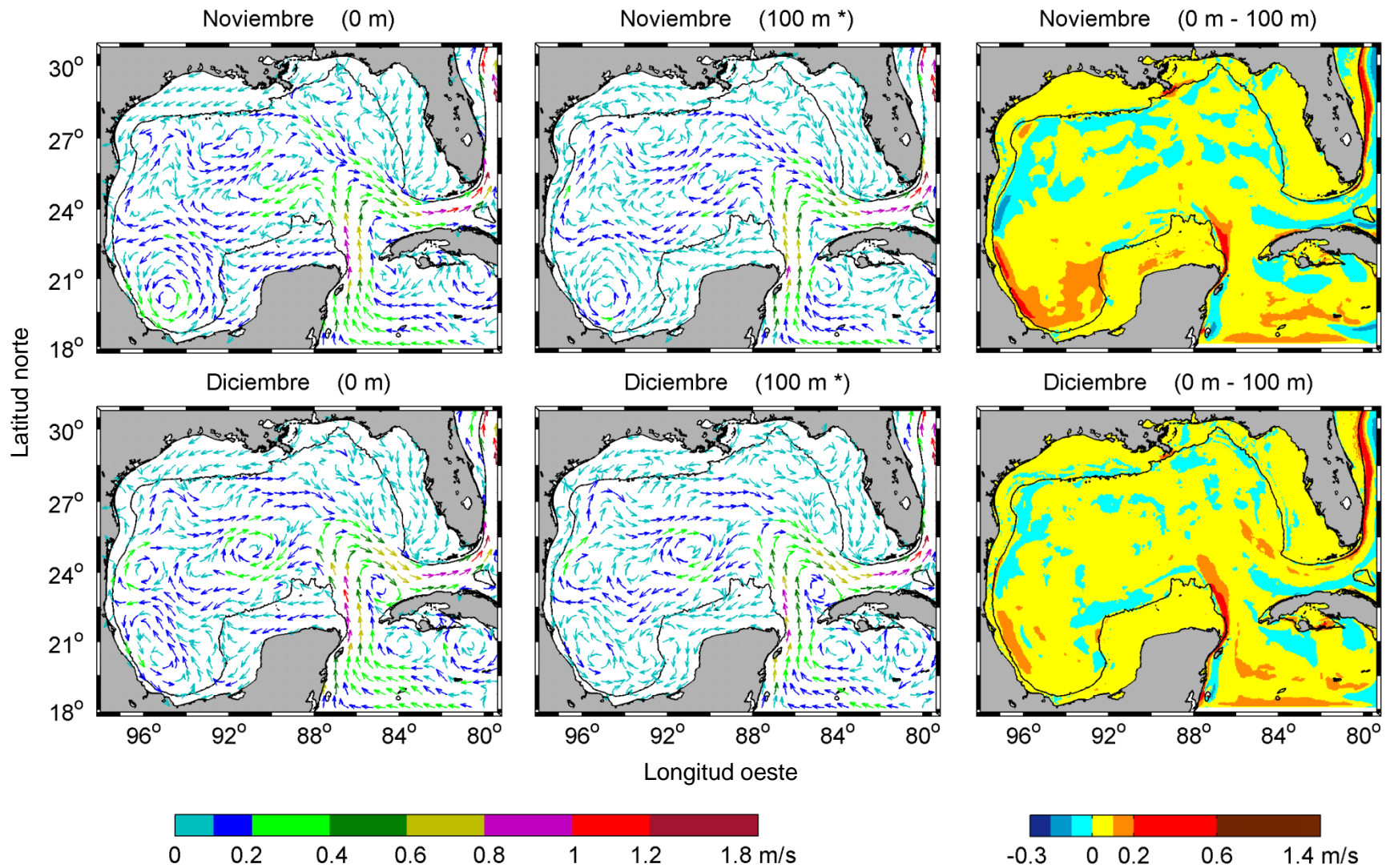


Figura 8 (continuación). Velocidades climatológicas (2006-2010) de la simulación hidrodinámica a 0 m (izquierda) y -100 m (centro) de profundidad. * En los sitios en que la profundidad es menor de -100 m se incluyen las velocidades cercanas al fondo. En los paneles de la derecha se expresa la diferencia en magnitud, de las velocidades a 0 m menos las de -100 m (incluidas las velocidades cercanas al fondo cuando la profundidad es menor de -100 m). Isobata = -100 m.

6.2. Conectividad

La conectividad más fuerte ocurrió entre las subpoblaciones de Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte. En contraste, la subpoblación menos conectada fue la de Isla Gran Caimán (Tabla IV, Fig. 9).

Las subpoblaciones que menos larvas recibieron fueron Isla Gran Caimán, Quintana Roo, Luisiana y Florida centro, de hecho, Isla Gran Caimán y Luisiana nada más exportaron larvas hacia otras subpoblaciones. Por otro lado, las subpoblaciones que menos larvas exportaron fueron Florida sur y La Habana, de hecho, La Habana sólo recibió larvas (Fig. 10).

El reclutamiento de las larvas, producidas del 21 de marzo al 18 de junio, ocurrió del 20 de agosto al 31 de diciembre, pero en general, éste fue mayor durante septiembre-noviembre. En la mayoría de los casos la conectividad no mostró cambios mensuales considerables. Por ejemplo, entre los pares Florida sur—Luisiana y Florida sur—Quintana Roo, la conectividad de cada mes fue desde Luisiana y Quintana Roo hacia Florida sur. De forma similar, la conectividad entre Yucatán—Quintana Roo sólo ocurrió de Quintana Roo hacia Yucatán. Entre Campeche—Yucatán la conectividad mensual siempre fue bidireccional aunque un poco mayor desde Yucatán hacia Campeche (Fig. 11).

Algunos pares de localidades sí mostraron cambios mensuales considerables. Por ejemplo, para el par Veracruz sur—Campeche, la conectividad fue mayor de Veracruz sur hacia Campeche durante agosto-septiembre, pero bidireccional durante octubre-diciembre. Aunque la conectividad entre Veracruz centro—Yucatán fue bidireccional, ésta ocurrió más desde Yucatán hacia Veracruz centro, sobre todo durante octubre. Entre Florida norte—Yucatán la conectividad ocurrió de Yucatán hacia Florida norte durante septiembre y de Florida norte hacia Yucatán durante noviembre-diciembre (Fig. 11).

Tabla IV. Conectividad anual media \pm DE entre 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. La diagonal corresponde al auto-reclutamiento. Los valores expresan el porcentaje de larvas emitido por una subpoblación fuente (filas) que llega a una subpoblación sumidero (columnas). En rojo se resaltan los valores mayores a 0.175%. IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

	IGC	QRO	YUC	CAM	VES	VEC	VEN	TEX	LUI	FLN	FLC	FLS	LHA
IGC	0.111 ± 0.081	0.002 ± 0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.007 ± 0.010	0.013 ± 0.018
QRO	0	0	0.031 ± 0.029	0.024 ± 0.029	0.009 ± 0.009	0.060 ± 0.022	0.031 ± 0.029	0	0	0.013 ± 0.015	0	0.056 ± 0.031	0.004 ± 0.006
YUC	0	0	0.144 ± 0.068	0.076 ± 0.032	0.062 ± 0.056	0.220 ± 0.121	0.113 ± 0.066	0	0	0.011 ± 0.011	0	0.084 ± 0.037	0.011 ± 0.014
CAM	0	0	0.031 ± 0.039	0.740 ± 0.169	0.191 ± 0.106	0.556 ± 0.242	0.338 ± 0.216	0.009 ± 0.015	0	0	0	0.027 ± 0.029	0
VES	0	0	0.062 ± 0.060	0.598 ± 0.192	0.256 ± 0.103	0.711 ± 0.374	0.393 ± 0.188	0.009 ± 0.020	0	0.004 ± 0.006	0	0.027 ± 0.036	0.002 ± 0.005
VEC	0	0	0.060 ± 0.075	0.478 ± 0.096	0.300 ± 0.165	0.991 ± 0.437	0.413 ± 0.238	0.011 ± 0.019	0	0	0	0.029 ± 0.065	0.004 ± 0.010
VEN	0	0	0.031 ± 0.029	0.176 ± 0.069	0.178 ± 0.117	0.662 ± 0.456	0.369 ± 0.222	0.022 ± 0.032	0	0.004 ± 0.006	0	0.064 ± 0.089	0.004 ± 0.010
TEX	0	0	0.044 ± 0.016	0.104 ± 0.041	0.164 ± 0.104	0.516 ± 0.338	0.289 ± 0.197	0.029 ± 0.019	0	0.007 ± 0.010	0	0.109 ± 0.126	0.004 ± 0.006
LUI	0	0	0.020 ± 0.028	0.042 ± 0.040	0.051 ± 0.085	0.142 ± 0.081	0.064 ± 0.065	0.011 ± 0.019	0	0.047 ± 0.040	0	0.111 ± 0.069	0.018 ± 0.017
FLN	0	0	0.013 ± 0.015	0.002 ± 0.005	0.004 ± 0.006	0.011 ± 0.008	0.002 ± 0.005	0	0	0.171 ± 0.248	0.004 ± 0.010	0.191 ± 0.089	0.018 ± 0.023
FLC	0	0	0	0.004 ± 0.010	0.002 ± 0.005	0.002 ± 0.005	0.002 ± 0.005	0	0	0.040 ± 0.050	0.004 ± 0.010	0.298 ± 0.213	0.007 ± 0.010
FLS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.018 ± 0.026	0.002 ± 0.005
LHA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

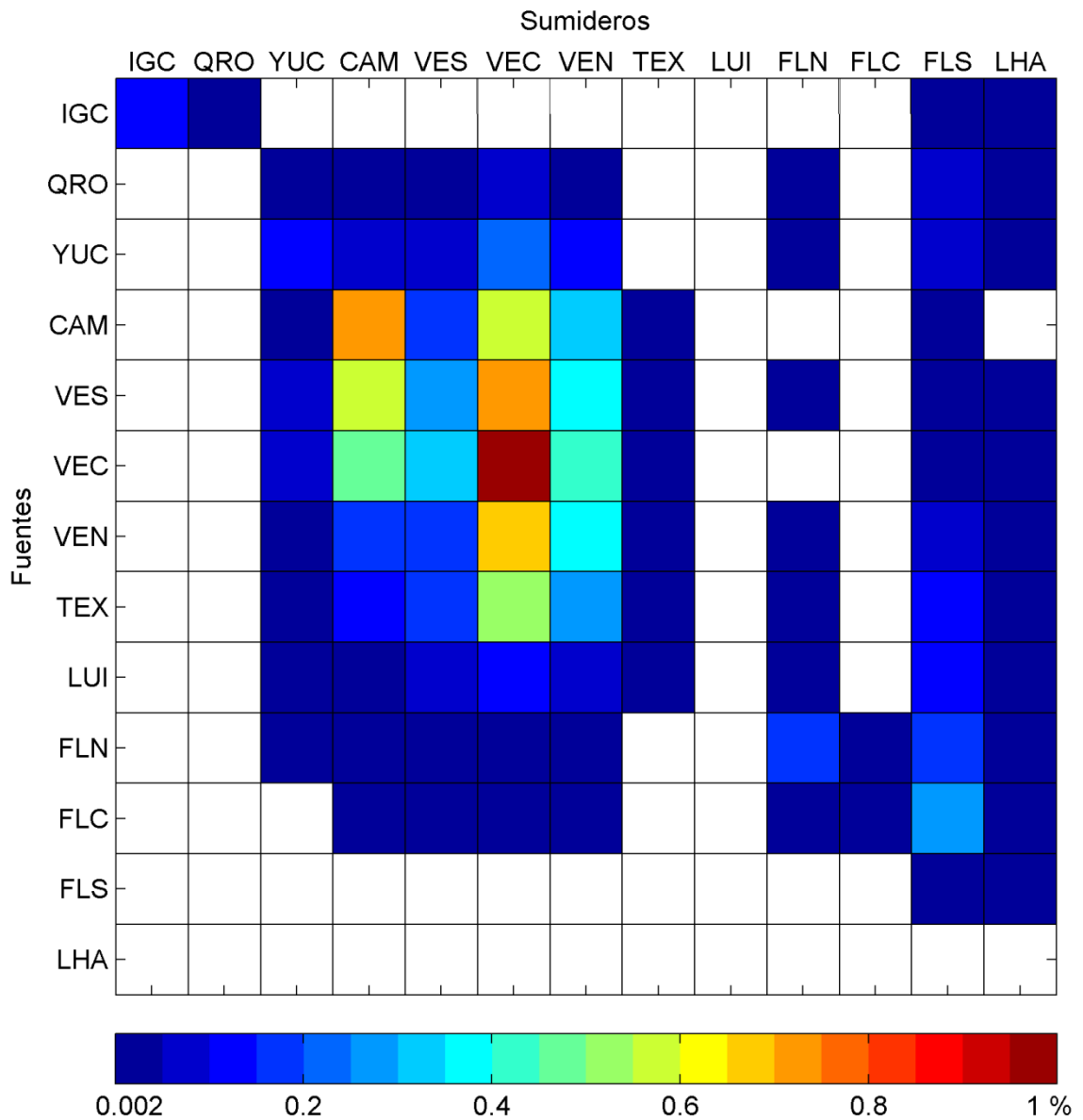


Figura 9. Conectividad anual media entre 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. La diagonal corresponde al auto-reclutamiento. Los valores expresan el porcentaje de larvas emitido por una subpoblación fuente que llega a una subpoblación sumidero. A las celdas en blanco les corresponde un porcentaje igual a cero.

IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

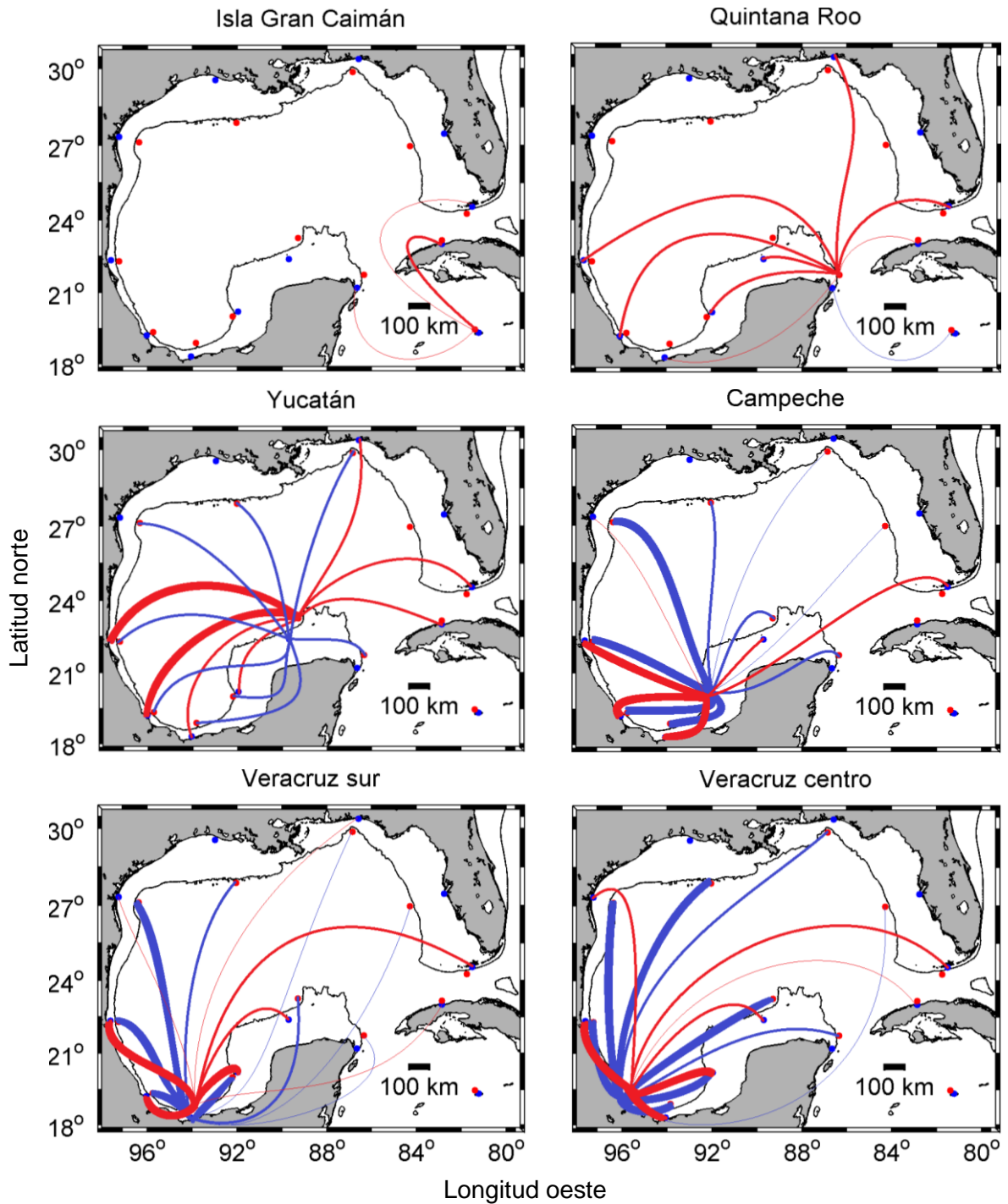


Figura 10. Relaciones de exportación e importación de larvas para cada subpoblación. — Exportación desde la subpoblación. — Importación hacia la subpoblación. El grosor de la línea refleja la magnitud del porcentaje de larvas transferidas: — De 0.001 a menos de 0.01%. — De 0.01 a menos de 0.1%. — De 0.1 a menos de 1.0%. Isobata = -100 m.

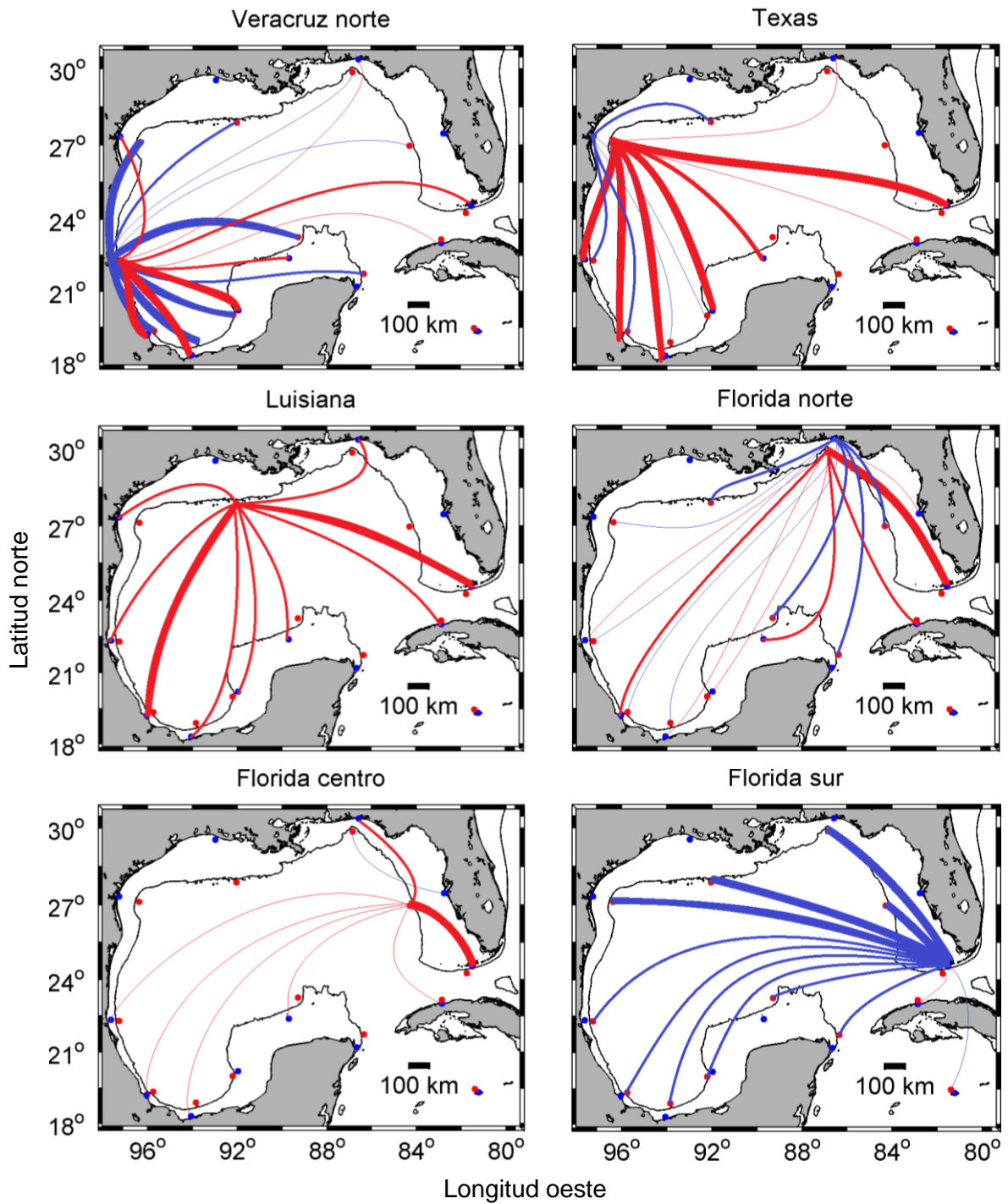


Figura 10 (continuación). Relaciones de exportación e importación de larvas para cada subpoblación. — Exportación desde la subpoblación. — Importación hacia la subpoblación. El grosor de la línea refleja la magnitud del porcentaje de larvas transferidas: — De 0.001 a menos de 0.01%. — De 0.01 a menos de 0.1%. ■ De 0.1 menos de 1.0%. Isobata = -100 m.

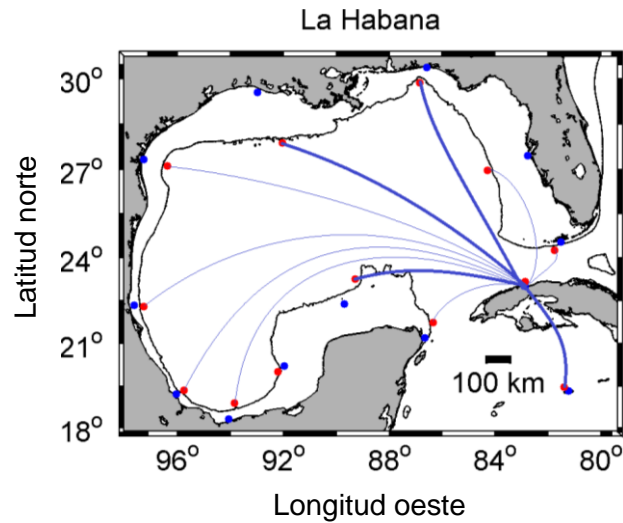


Figura 10 (continuación). Relaciones de exportación e importación de larvas para cada subpoblación. — Exportación desde la subpoblación. — Importación hacia la subpoblación. El grosor de la línea refleja la magnitud del porcentaje de larvas transferidas: — De 0.001 a menos de 0.01%. — De 0.01 a menos de 0.1%. Isobata = -100 m.

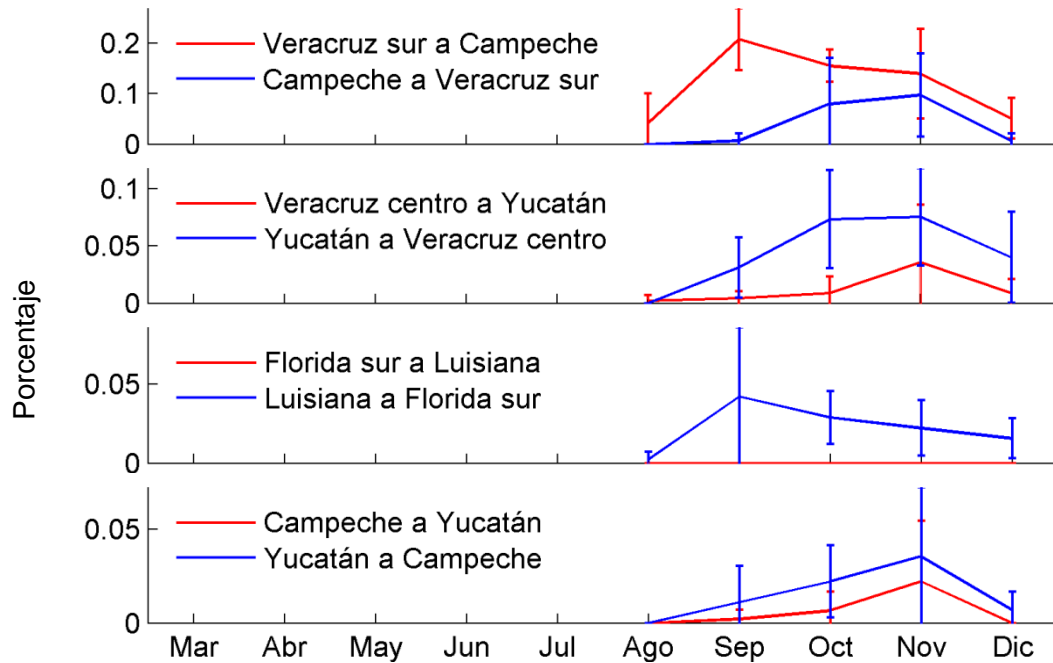


Figura 11. Porcentaje mensual medio (\pm DE) de las larvas emitidas y recibidas por diferentes pares de subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de simulaciones de dispersión de larvas liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. El periodo de reclutamiento fue del 20 de agosto al 31 de diciembre.

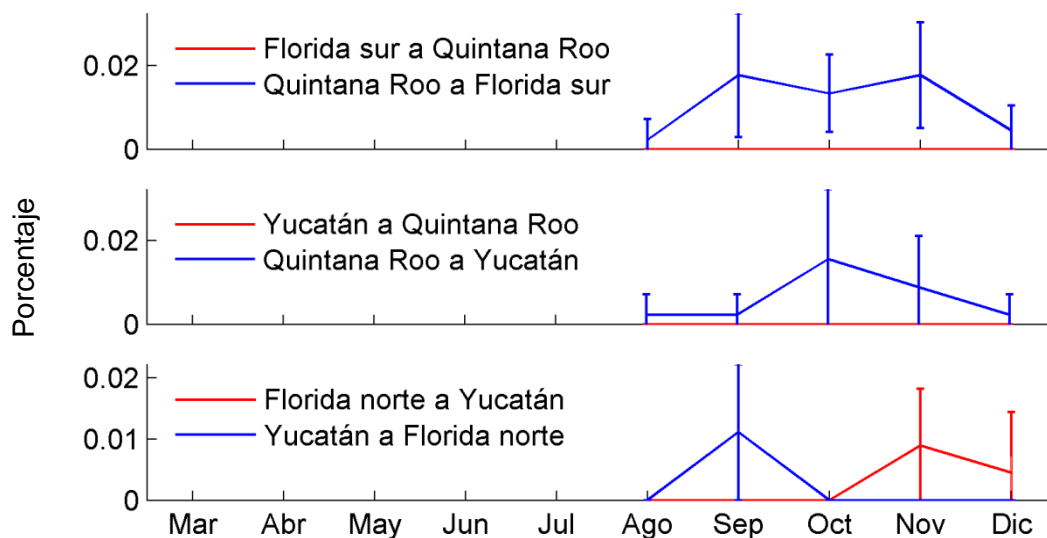


Figura 11 (continuación). Porcentaje mensual medio (\pm DE) de las larvas emitidas y recibidas por diferentes pares de subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de simulaciones de dispersión de larvas liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. El periodo de reclutamiento fue del 20 de agosto al 31 de diciembre.

6.3. Auto-reclutamiento

Las subpoblaciones con mayor auto-reclutamiento fueron aquellas ubicadas en la Bahía de Campeche (Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte). Por otro lado, las subpoblaciones con menor grado de auto-reclutamiento se encuentran en las regiones del estrecho de Yucatán (Quintana Roo) y de Florida (Florida sur y La Habana), o son subpoblaciones en donde la plataforma continental es muy extensa y el sitio de reclutamiento está muy próximo a la línea de costa (Luisiana y Florida centro) (Fig. 12).

El auto-reclutamiento de las larvas, producidas del 21 de marzo al 18 de junio, ocurrió del 20 de agosto al 31 de diciembre, pero la temporada con mayor auto-reclutamiento fue septiembre-noviembre. Esta tendencia se observó en casi en todas las subpoblaciones (Fig. 13).

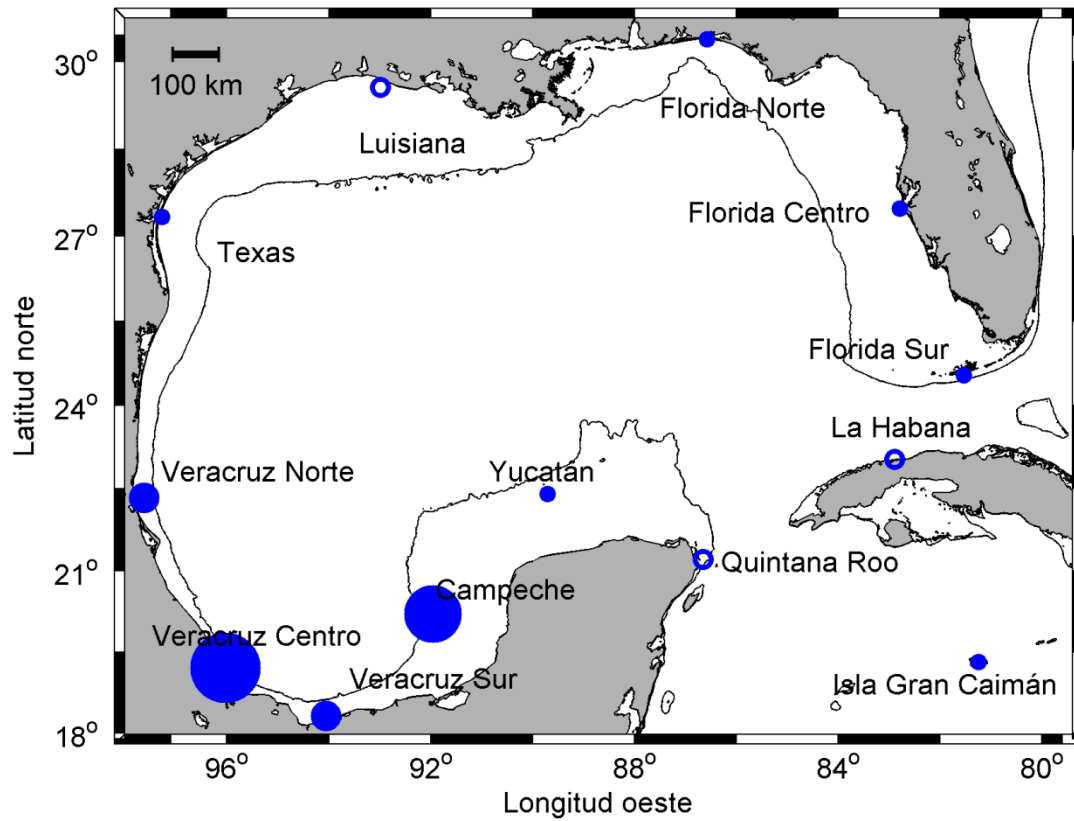


Figura 12. Auto-reclutamiento para cada una de las 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* consideradas en el presente estudio. Isobata = -100 m. El tamaño del círculo indica la magnitud expresada en porcentaje:

- 0.0%
- Más de 0.0 a 0.2%
- Más de 0.2 a 0.4%
- Más de 0.6 a 0.8%
- Más de 0.8 a 1.0%

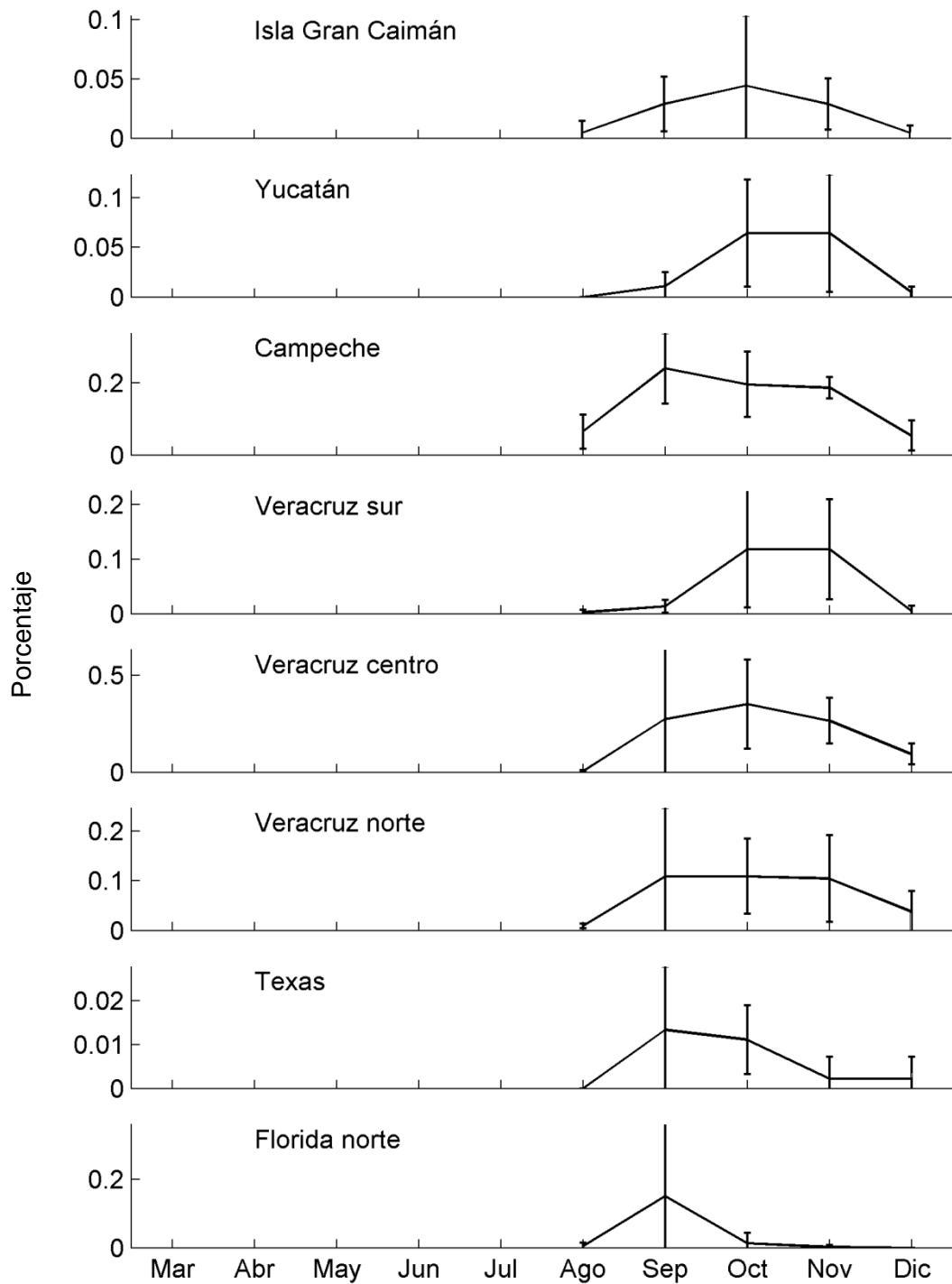


Figura 13. Porcentaje mensual medio (\pm DE) de auto-reclutamiento, basado en la conectividad de las 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de simulaciones de dispersión de larvas liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. El periodo de reclutamiento fue del 20 de agosto al 31 de diciembre. Quintana Roo y Luisiana no presentaron auto-reclutamiento.

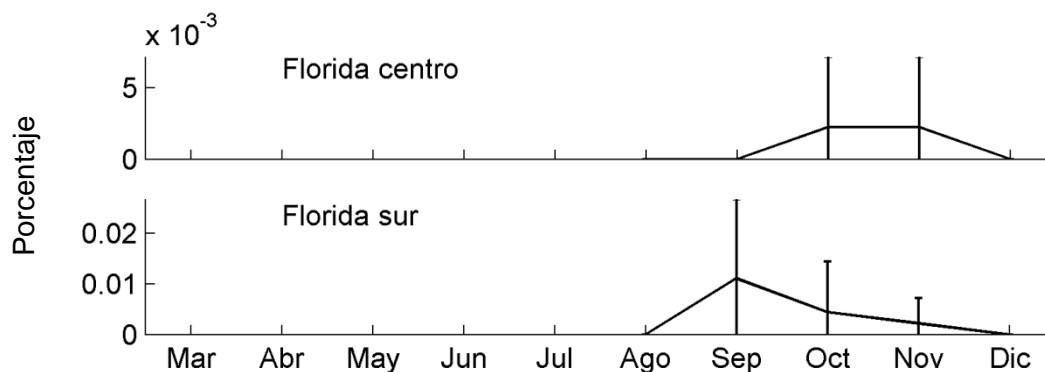


Figura 13 (continuación). Porcentaje mensual medio (\pm DE) de auto-reclutamiento, basado en la conectividad de las 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de simulaciones de dispersión de larvas liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010, considerando un periodo de competencia de entre 152 y 196 días. El periodo de reclutamiento fue del 20 de agosto al 31 de diciembre. La Habana no presentó auto-reclutamiento.

6.4. Fuentes y sumideros

La proporción de las larvas exportadas menos la proporción de larvas importadas (Fig. 14) indica que las subpoblaciones que funcionaron más como sumideros de larvas son las de Campeche, Veracruz centro, Veracruz norte, Florida sur y La Habana, mientras que las demás subpoblaciones funcionaron más como fuentes. Asimismo, las principales subpoblaciones sumidero fueron Veracruz centro y Florida sur, mientras que las principales subpoblaciones fuente fueron Veracruz sur y Texas.

Cabe destacar que, aunque las subpoblaciones se identificaron como fuentes o como sumideros, en muchos casos la proporción de larvas importadas por las subpoblaciones fue similar a la proporción de larvas exportadas. La excepción a lo anterior fue para Isla Gran Caimán, Quintana Roo, Texas, Luisiana y Florida centro, ya que en estos casos la exportación fue mucho mayor que la importación, y para Florida sur y La Habana, ya que en estos casos la importación fue mucho mayor que la exportación.

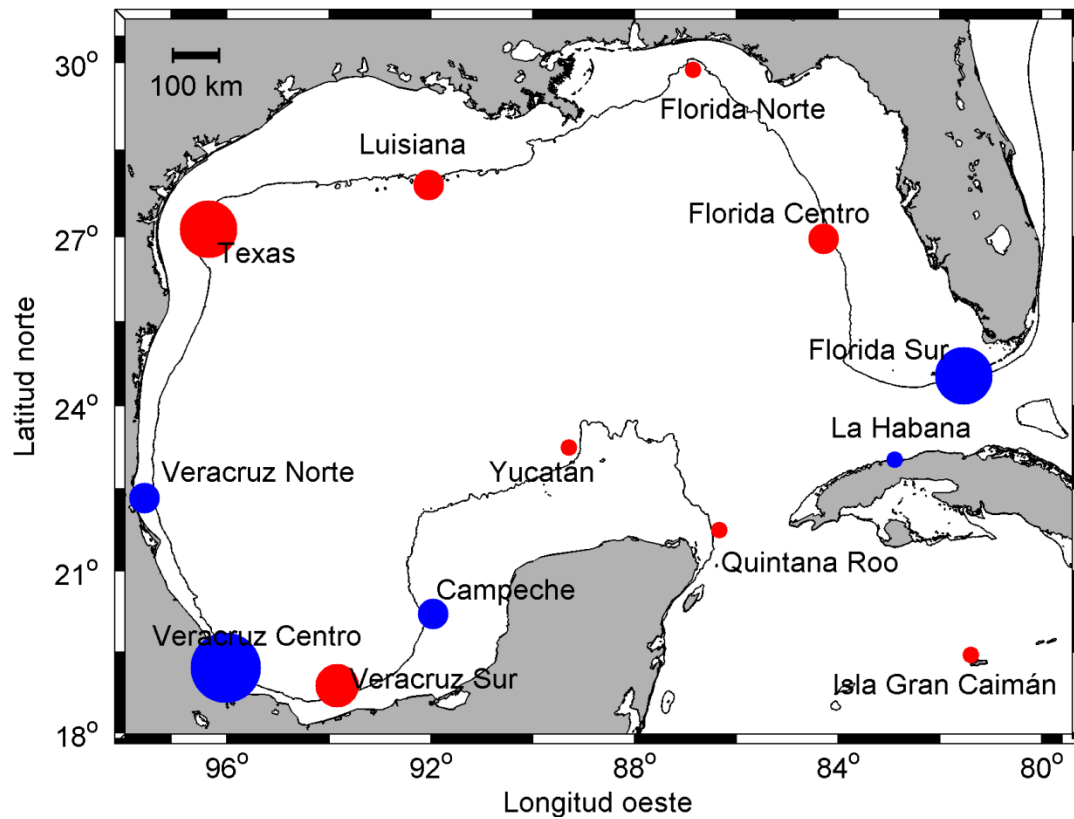


Figura 14. Subpoblaciones **fuelle** (mayor exportación de larvas) y **sumidero** (mayor importación de larvas) de la langosta *Panulirus argus* en el Golfo de México. Isobata = -100 m. El tamaño del círculo indica la magnitud relativa de la diferencia entre la exportación e importación de larvas, expresada en porcentaje:

- Más de 0.0 a 0.3%
- Más de 0.3 a 0.6%
- Más de 0.6 a 0.9%
- Más de 0.9 a 1.2%
- Más de 1.2 a 1.5%

6.5. Núcleo de dispersión

El núcleo de dispersión (Fig. 15) indica que las larvas se reclutan con mayor frecuencia en subpoblaciones cuya lejanía al sitio de liberación no excede los 560 km. Asimismo, sugiere que las larvas ya no se reclutan en subpoblaciones que se encuentran a más de 1680 km. Aunque la relación no es lineal ni bien definida, se puede decir que la probabilidad de reclutamiento tiende a ser inversamente proporcional a la distancia.

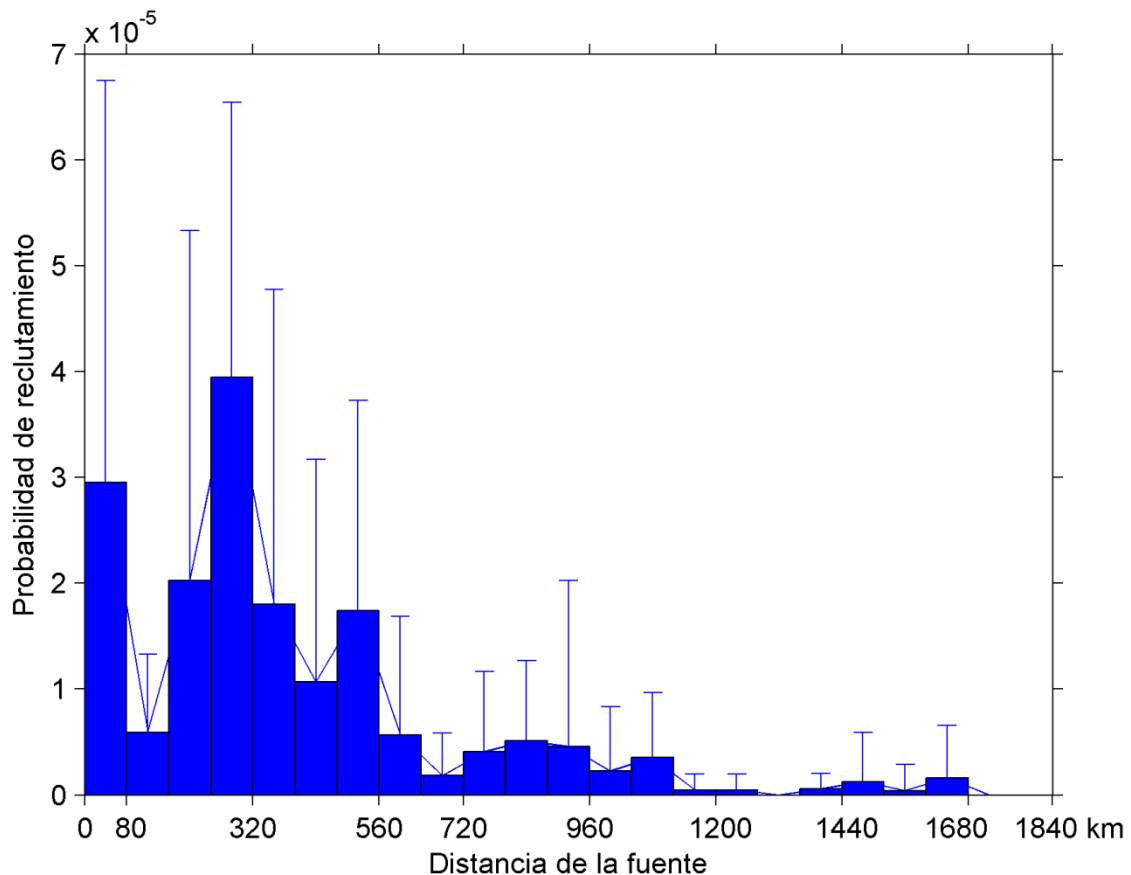


Figura 15. Núcleo de dispersión media (\pm DE) de las larvas virtuales de *Panulirus argus*, liberadas a partir de 13 subpoblaciones en el Golfo de México.

6.6. Tiempos mínimos de arribo

Los tiempos mínimos de arribo (Fig. 16, Tabla V) indican que, en general, las larvas llegan más rápido a los sitios de arribo más cercanos. No obstante, ocurrió

que las larvas emitidas por casi cualquier subpoblación pudieron llegar relativamente rápido a Florida sur y a La Habana (a pesar de la distancia). Asimismo, se dieron casos en los que las larvas requirieron de mucho tiempo para poder llegar a una subpoblación cercana (eg. Florida sur → La Habana). De lo anterior se encontró que los tiempos de arribo no sólo dependen de la distancia entre las subpoblaciones, sino también del régimen hidrodinámico imperante.

Tabla V. Tiempos mínimos de arribo, en días, entre 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de la simulación de dispersión de las larvas de *Panulirus argus* liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010 y rastreadas por 196 días. Los tiempos en la diagonal no son cero en todos los casos debido a que los sitios de liberación y de arribo no son los mismos. El guion (-) indica que no llegaron larvas de la subpoblación fuente a la subpoblación sumidero en cuestión.

IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

		Sumideros												
		IGC	QRO	YUC	CAM	VES	VEC	VEN	TEX	LUI	FLN	FLC	FLS	LHA
Fuentes	IGC	0	159	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	33
	QRO	60	102	29	70	153	78	123	167	-	25	-	8	9
	YUC	76	108	8	53	154	62	52	165	-	159	182	18	13
	CAM	-	150	29	0	37	43	31	168	-	159	-	42	50
	VES	-	158	33	6	2	13	33	159	-	161	-	62	78
	VEC	-	-	38	10	4	0	12	158	-	179	-	67	84
	VEN	-	164	71	17	15	5	1	17	179	158	-	50	67
	TEX	131	-	59	56	53	35	30	4	-	155	180	46	49
	LUI	94	-	56	80	154	67	50	160	29	33	192	18	23
	FLN	126	163	53	97	162	153	119	184	163	2	178	23	27
	FLC	-	-	160	85	164	155	165	-	-	22	9	6	9
	FLS	-	-	-	-	171	-	-	-	-	-	-	1	128
	LHA	61	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0

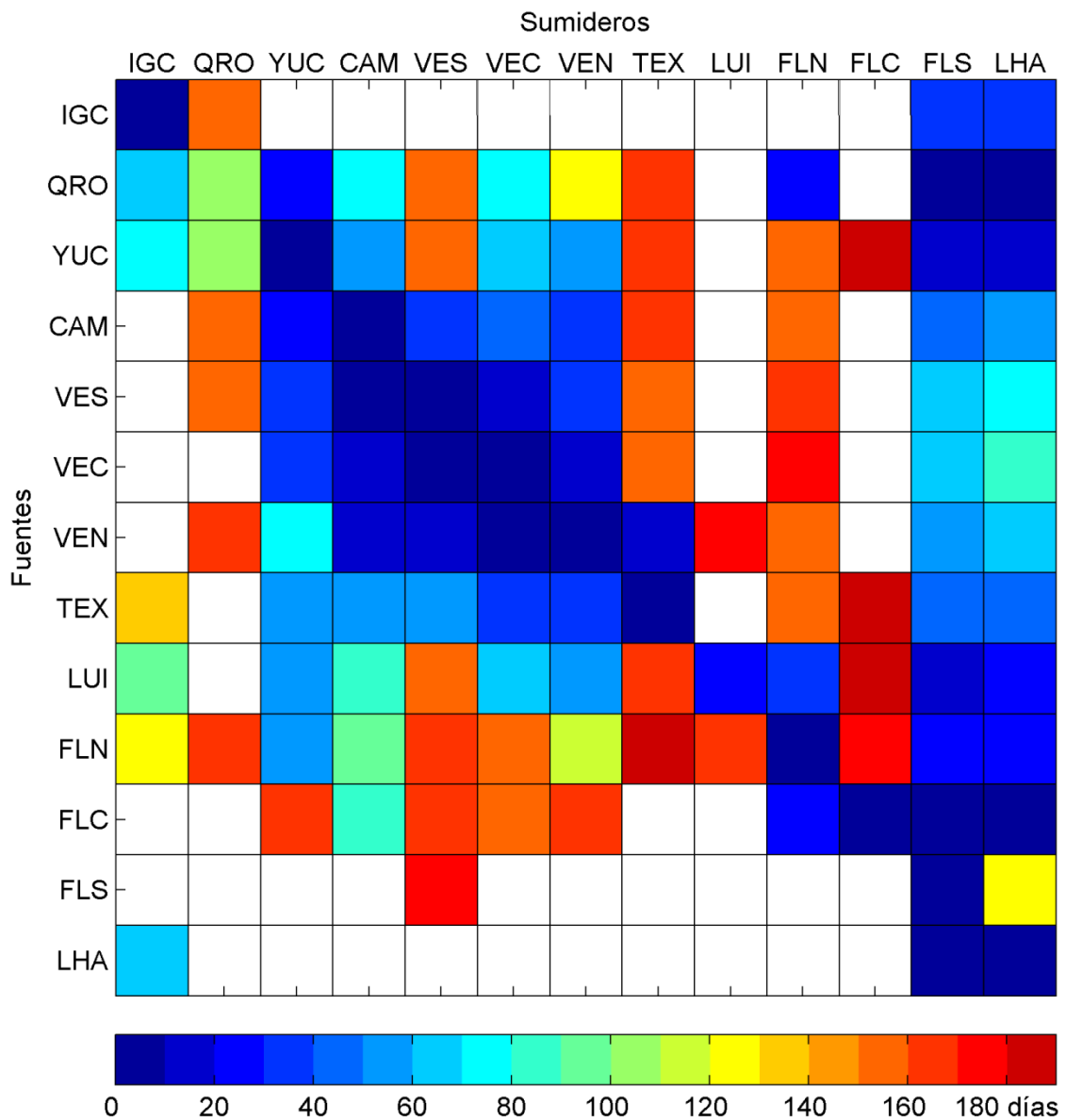


Figura 16. Tiempos mínimos de arribo, entre 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. Los valores fueron obtenidos a partir de la simulación de dispersión de las larvas de *Panulirus argus* liberadas cada 24 h, del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010 y rastreadas por 196 días. Los tiempos en la diagonal no son cero en todos los casos debido a que los sitios de liberación y de arribo no son los mismos. Las celdas en blanco indican que no llegaron larvas de la subpoblación fuente a la subpoblación sumidero en cuestión.

IGC = Isla Gran Caimán; QRO = Quintana Roo; YUC = Yucatán; CAM = Campeche; VES = Veracruz sur; VEC = Veracruz centro; VEN = Veracruz norte; TEX = Texas; LUI = Luisiana; FLN = Florida norte; FLC = Florida centro; FLS = Florida sur; LHA = La Habana.

6.7. Rutas de transporte larvario

El conjunto de trayectorias de las larvas virtuales mostró cambios mensuales importantes (Fig. 17). En marzo, cuando la producción de larvas apenas inicia, el tránsito de larvas se concentró sólo cerca de las fuentes. Durante abril ya se observa tránsito de larvas en la mayor parte del Golfo de México, excepto en algunas regiones oceánicas y neríticas. Mayo y junio (último mes con producción de larvas) fueron los meses con más tránsito de larvas en el Golfo, en especial sobre las plataformas externas que van del oeste del Banco de Campeche a Veracruz centro, de Veracruz norte a Texas y de Florida norte a Florida centro. Durante julio y agosto la parte oeste del Banco de Campeche fue la región más transitada. El tránsito de larvas disminuye de manera progresiva a partir de julio, cuando cesa la producción de larvas. En diciembre el número de larvas ha disminuido tanto que ya casi no se observa tránsito de ellas en el Golfo. Las larvas virtuales rara vez transitaban sobre la plataforma continental interna del Banco de Campeche, de Texas-Luisiana y de Florida oeste.

El conjunto de trayectorias de las larvas virtuales listas para reclutarse, es decir cuando tienen entre 152 y 196 días de edad (el periodo de reclutamiento fue del 20 de agosto al 31 de diciembre), refleja que éstas son más abundantes durante septiembre-noviembre, sobre todo cerca de las islas y cayos del Banco de Campeche y en las costas de Veracruz (Fig. 18).

Las trayectorias de las larvas virtuales liberadas el 4 de mayo de 2008 (Fig. 19) evidencian remolinos alrededor de Isla Gran Caimán, los cuales pueden actuar como un mecanismo de retención. Las trayectorias que corresponden a larvas de Quintana Roo, Yucatán, Luisiana, Florida norte, Florida centro, Florida sur y La Habana, reflejan la circulación de la Corriente del Lazo y de los remolinos asociados a ella. Para el caso de Campeche, Veracruz sur, y Veracruz centro, las trayectorias resaltan al giro ciclónico de la Bahía de Campeche. Las larvas producidas en Veracruz norte y Texas siguieron trayectorias que reflejan parte de la circulación costera de Tamaulipas, del giro ciclónico de la Bahía de Campeche,

de la Corriente del Lazo y de la circulación de meso-escala en el centro del Golfo de México. La mayoría de las larvas originadas en Florida sur y La Habana, salieron pronto del Golfo, a través del estrecho de Florida.

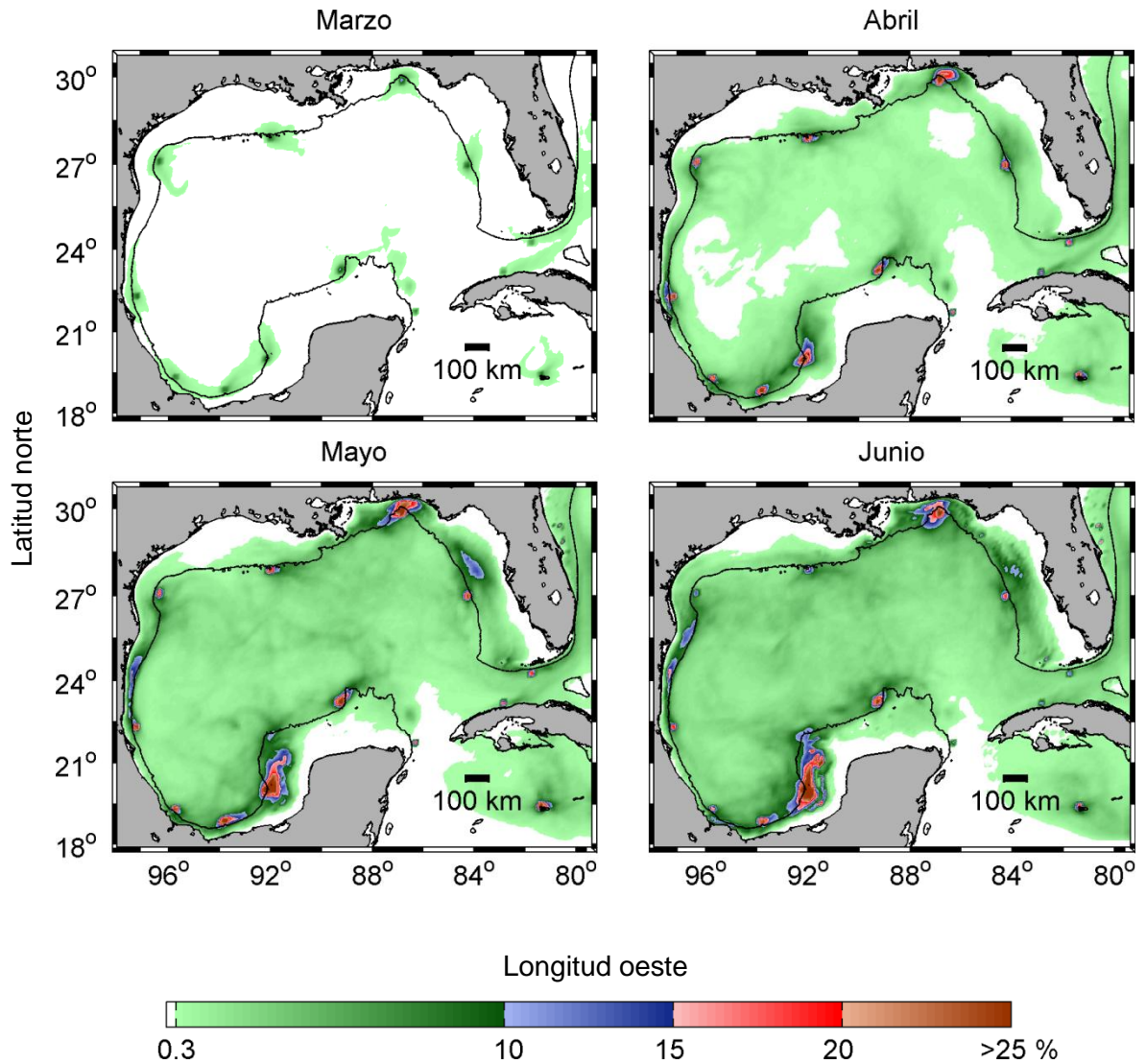


Figura 17. Conjunto de trayectorias de las larvas virtuales liberadas del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010 y rastreadas por 196 días, a partir de 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. El 100% corresponde a 24,523 posiciones bajo un área de $\sim 12 \text{ km}^2$. Isobata = -100 m.

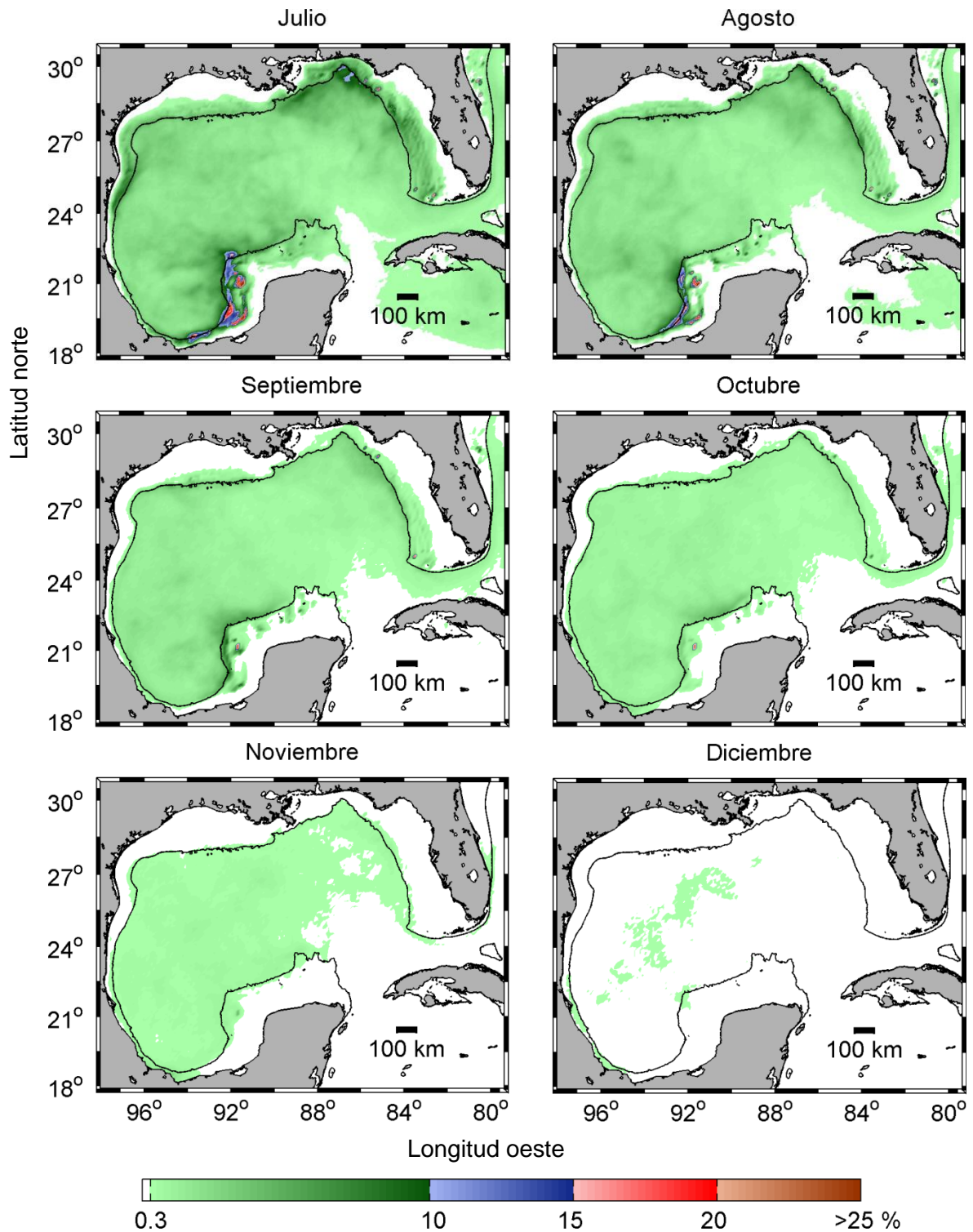


Figura 17 (continuación). Conjunto de trayectorias de las larvas virtuales liberadas del 21 de marzo al 18 de junio de los años 2006 a 2010 y rastreadas por 196 días, a partir de 13 subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México. El 100% corresponde a 24,523 posiciones bajo un área de ~12 km². Isobata = -100 m.

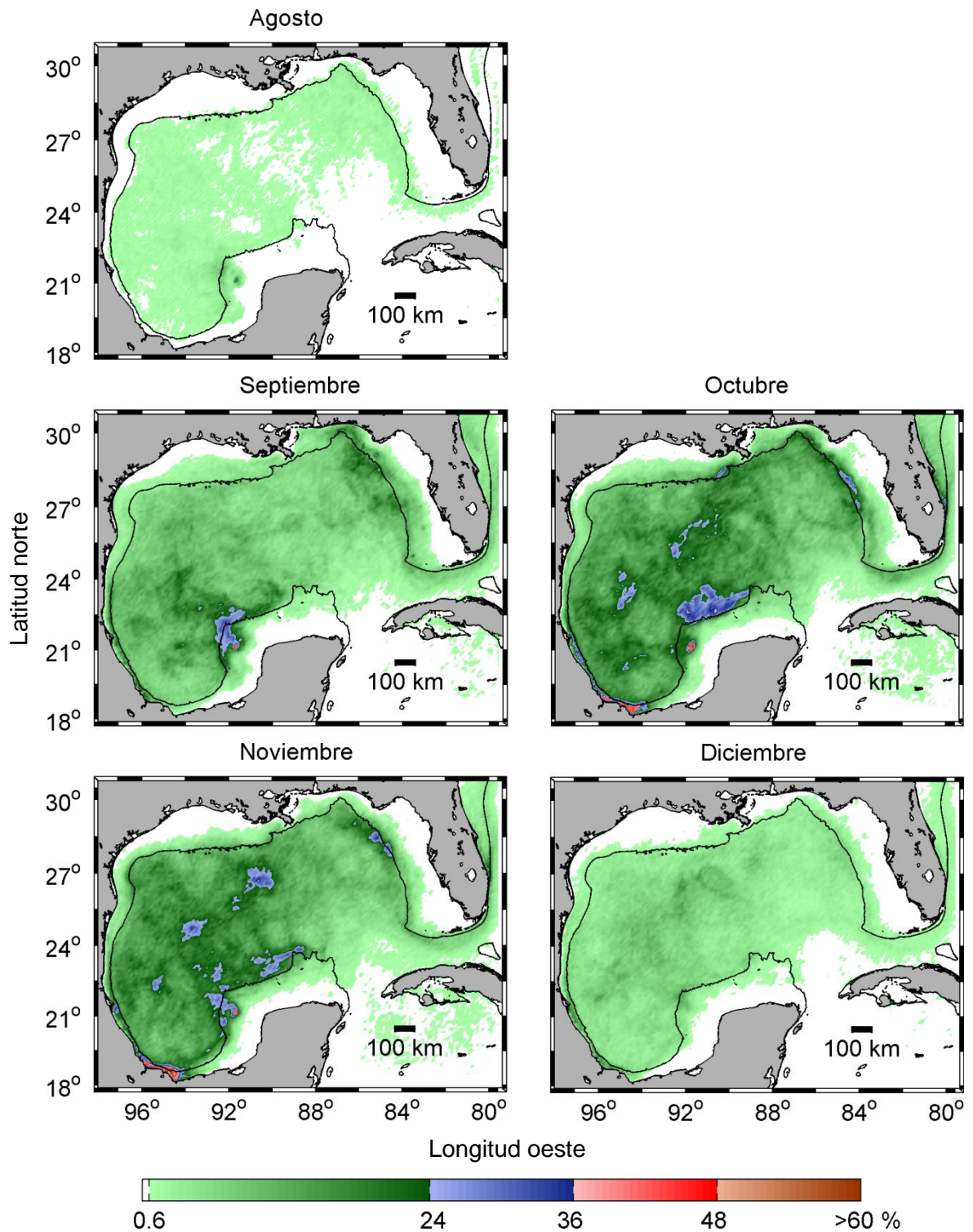


Figura 18. Conjunto de trayectorias de las larvas virtuales listas para reclutarse (cuando tienen entre 152 y 196 días de edad). El periodo de reclutamiento fue del 21 de agosto al 31 de diciembre. El 100% corresponde a 722 posiciones bajo un área de ~12 km². Isobata = -100 m.

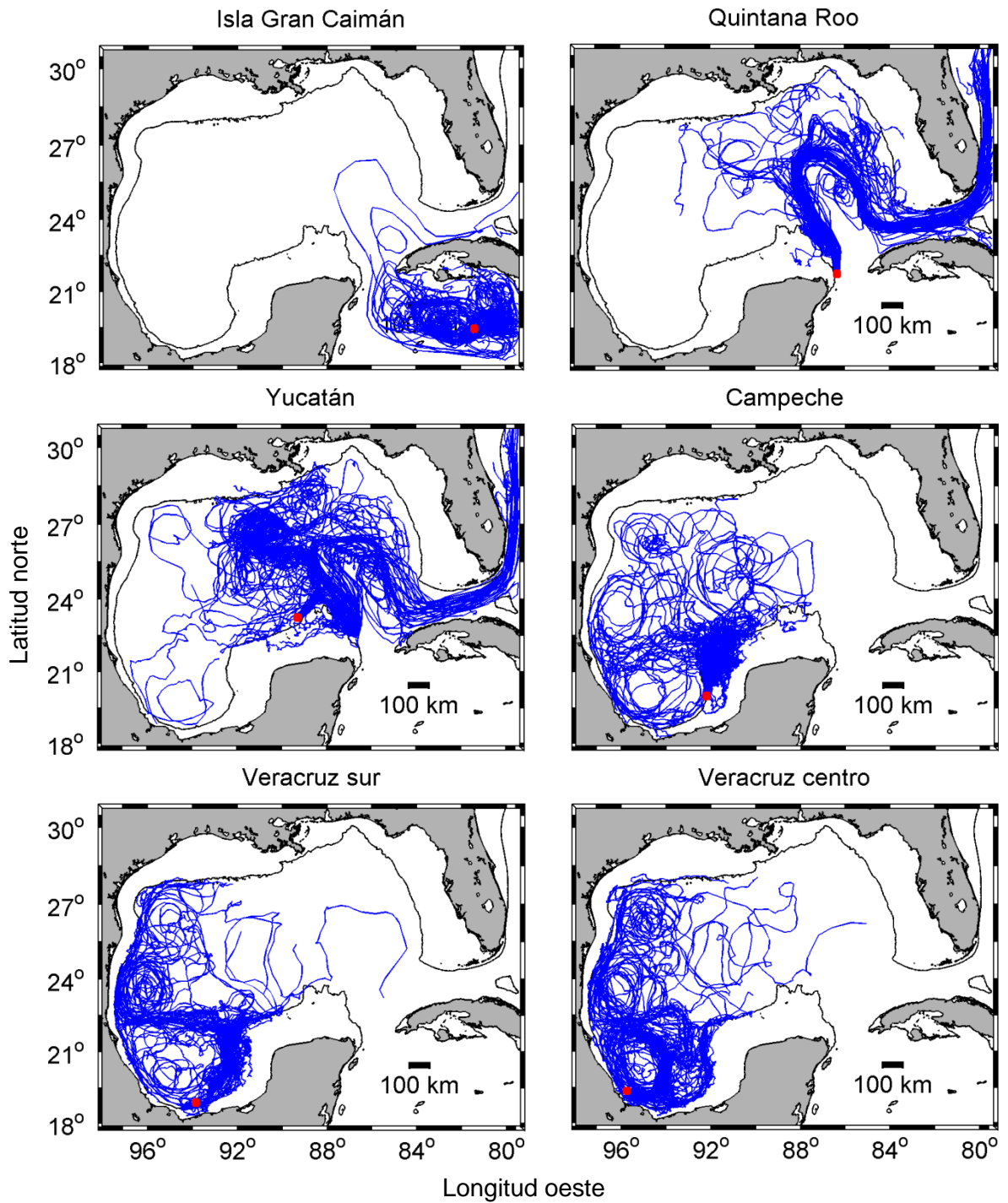


Figura 19. Trayectorias de las 100 larvas virtuales liberadas el 4 de mayo de 2008, en cada subpoblación. Isobata = -100 m.

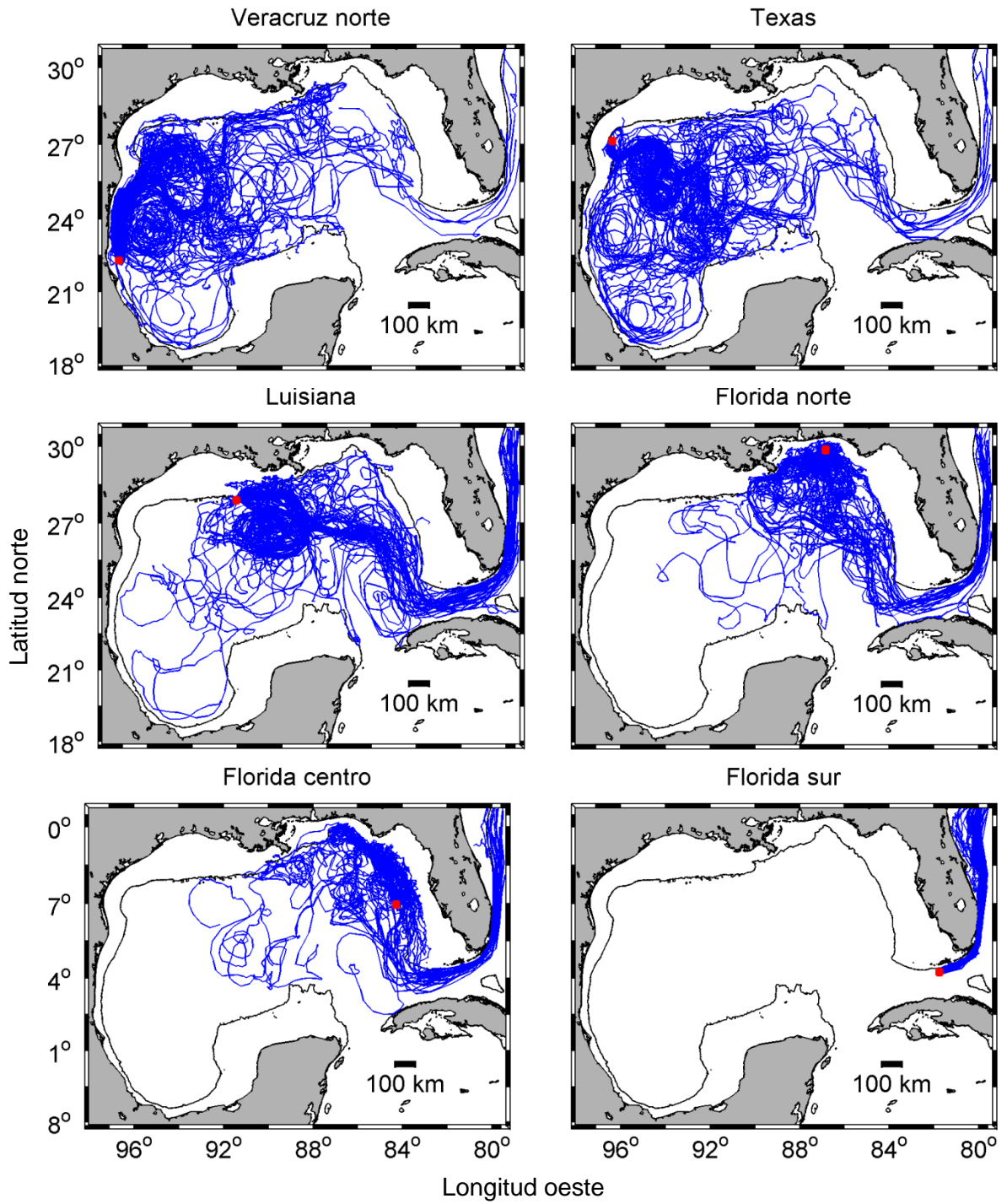


Figura 19 (continuación). Trayectorias de las 100 larvas virtuales liberadas el 4 de mayo de 2008, en cada subpoblación. Isobata = -100 m.

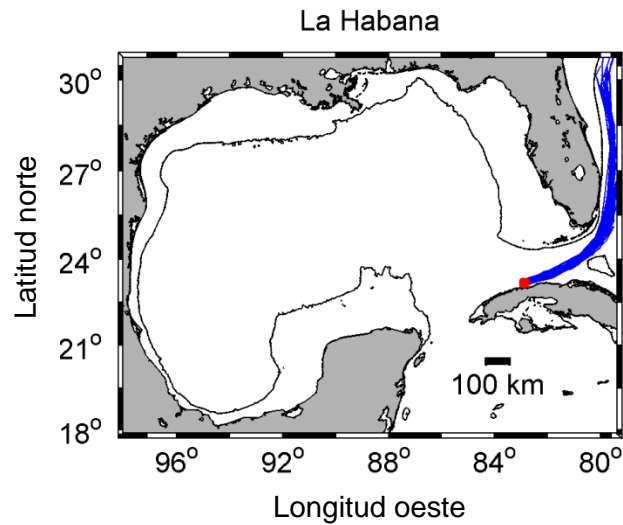


Figura 19 (continuación). Trayectorias de las 100 larvas virtuales liberadas el 4 de mayo de 2008, en cada subpoblación. Isobata = -100 m.

7. Discusión

7.1. Simulación hidrodinámica

La climatología mensual 2006-2010 de la simulación hidrodinámica (sección 6.1, Fig. 8) reproduce bien a los patrones de circulación superficial que se describen como antecedentes en la sección 4.2. De cualquier manera, no es de esperarse que la climatología de la simulación hidrodinámica sea exactamente igual a la mencionada en los antecedentes si éstas se construyeron para periodos de tiempo distintos. Por ejemplo, la climatología del presente estudio corresponde al periodo 2006-2010, mientras que la climatología de Li *et al.* (1997) utiliza datos de 1963 a 1994. Es importante resaltar que la simulación hidrodinámica aquí empleada también incorporó observaciones mediante la asimilación de datos que se realizó con el sistema *Navy Coupled Ocean Data Assimilation* (NCODA) (Cummings, 2005). Las simulaciones del modelo HYCOM para el Golfo de México se han utilizado y validado en distintos estudios (Chassignet *et al.*, 2005; Zamudio y Hogan, 2008; Counillon y Bertino, 2009; Paris *et al.*, 2012; Kough *et al.*, 2013, 2014; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014).

El hecho de que, en la mayoría de los casos, las corrientes de superficie sean más intensas y tengan direcciones distintas a las de aguas más profundas (Fig. 8), implica que las larvas cercanas a la superficie pueden viajar una mayor distancia, puesto que ésta es directamente proporcional a la velocidad, y que el rumbo de las larvas puede variar según la profundidad en la que se encuentren. Esto apoya la idea de que la conectividad de especies marinas, cuyas larvas presentan migraciones verticales ontogenéticas, como en el caso de *Panulirus argus*, se estima mejor cuando se considera nado vertical y transporte en tres dimensiones (Butler *et al.*, 2011).

7.2. Conectividad

La fuerte conectividad entre las subpoblaciones de Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte (Tabla IV, Fig. 9) se debió en gran parte a la prolongada duración de la larva pelágica (196 días), a que estas subpoblaciones están en constante comunicación hidrodinámica por el giro ciclónico de la Bahía de Campeche y a los cambios estacionales en la dirección de la circulación costera de Tamaulipas-Veracruz. En contraste, Sanvicente-Añorve *et al.* (2014) encontraron que larvas con una duración pelágica de hasta 35 días, generan poca conectividad entre el grupo de arrecifes del Banco de Campeche y el grupo de arrecifes de la plataforma de Veracruz. Esto indica que el grado de conectividad entre subpoblaciones depende de la duración en el estadio de larva pelágica de las especies. Así, las larvas de *Strombus gigas*, a diferencia de las larvas de *Panulirus argus*, no llegan de Yucatán a Florida sur, ni de Quintana Roo a Yucatán, ya que tienen una duración pelágica de sólo 40 días (Paris *et al.*, 2008).

Las subpoblaciones que menos larvas recibieron fueron Isla Gran Caimán (ésta fue la subpoblación menos inter-conectada), Quintana Roo, Luisiana y Florida centro (Fig. 10). Para el caso de Isla Gran Caimán y Quintana Roo, esto se debió, sobre todo, a que la Corriente del Lazo evita que las larvas se acerquen a dichas subpoblaciones. Por su parte, las corrientes superficiales (Fig. 8) sobre la plataforma continental de Luisiana y Florida centro, durante el periodo de

reclutamiento (20 de agosto al 31 de diciembre), tienden a alejarse de la línea de costa, o son paralelas a ésta. Así, cuando las larvas maduran afuera de la plataforma interna y se dirigen hacia la superficie, tienen poca probabilidad de acercarse a los sitios de reclutamiento de Luisiana y Florida centro, los cuales están muy cerca de la línea de costa. De manera consistente, otros estudios han mostrado que boyas a la deriva tienden a evadir la plataforma interna de Luisiana y de Florida oeste (Yang *et al.*, 1999; Sturges *et al.*, 2001; Olascoaga *et al.*, 2006).

Los resultados aquí presentes concuerdan con lo que establece Manzanilla-Domínguez y Gasca (2004), respecto a que larvas de *Panulirus argus* producidas en Quintana Roo y Yucatán, pueden viajar hacia el oeste, mediante sistemas de giros, para reclutarse en Veracruz y Campeche. No obstante y como también ya lo han indicado otros autores (Yeung y Lee, 2002; Briones-Fourzán *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011; Kough *et al.*, 2013), debido al transporte que ofrece la Corriente del Lazo, una buena proporción de larvas se recluta en Florida.

Este estudio coincide con los resultados de Lyons (1980), en cuanto a que los altos niveles de reclutamiento de *Panulirus argus* en Florida sur no se pueden explicar solo por el auto-reclutamiento, y que por lo tanto, Florida sur depende del aporte de larvas provenientes ya sea del Caribe o del Golfo de México. También hay consistencia con Afonso y Gruber (2007), quienes encontraron que, de septiembre de 2003 a abril de 2004, el reclutamiento de larvas de *Panulirus argus* en Bimini, Bahamas, fue mayor durante septiembre y noviembre, y que éste dependió de las larvas que venían en la Corriente del Lazo.

Aunque las larvas virtuales liberadas en Yucatán no se reclutaron en Quintana Roo (Fig. 11), es posible que exista conectividad de Yucatán a Quintana Roo, mediante las migraciones masivas que realizan los adultos en esta región (Kanciruk y Herrnkind, 1978; Herrnkind, 1980; Ríos-Lara *et al.*, 2013). Así, algunos adultos de Yucatán desovan en Quintana Roo, una parte de esa producción regresa a Yucatán, y otra se destina a las demás subpoblaciones. Éste es un ejemplo de que la conectividad no sólo se da por el intercambio de larvas, y nos indica que lo que pudiera parecer producción de larvas de Quintana Roo es, en

realidad, producción de Yucatán. En este sentido, Yucatán es una subpoblación especialmente importante que se debe proteger.

7.3. Auto-reclutamiento

Dado que el periodo de competencia ocurrió cuando las larvas tienen entre 152 y 196 días de edad, el auto-reclutamiento se debió a las larvas que salieron de la subpoblación natal, pero que después regresaron. Además, los valores de auto-reclutamiento fueron altos (Fig. 9), lo cual resulta acorde con lo estipulado por Cowen *et al.* (2000), Sponaugle *et al.* (2002) y Cowen y Sponaugle (2009), respecto a que el auto-reclutamiento es una forma de reclutamiento muy común. Ya que tanto la conectividad entre subpoblaciones, como el auto-reclutamiento, fueron relevantes (Fig. 9), se puede decir que las subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México no son totalmente cerradas (sólo auto-reclutamiento) ni abiertas (sólo conectividad), sino que se encuentran en un estado intermedio. Las subpoblaciones de Quintana Roo y La Habana son excepciones a lo anterior ya que éstas no presentaron auto-reclutamiento pero sí conectividad, es decir, son subpoblaciones abiertas.

Las subpoblaciones con más auto-reclutamiento fueron Veracruz norte, Veracruz centro, Veracruz sur y Campeche (Fig. 12), esto se asocia a la estacionalidad en la circulación costera y al giro ciclónico en la Bahía de Campeche, el cual actuó como un mecanismo de retención de larvas en la región. Por el contrario, el auto-reclutamiento fue nulo en Quintana Roo y La Habana, ya que la Corriente del Lazo alejó rápido a las larvas producidas en estas subpoblaciones. El auto-reclutamiento también fue nulo en Luisiana ya que durante el periodo de reclutamiento (20 de agosto al 31 de diciembre) las corrientes superficiales (Fig. 8) sobre la plataforma continental de Luisiana se alejan de la línea de costa o son paralelas a ésta. Así, cuando las larvas maduran afuera de la plataforma interna y se dirigen hacia la superficie, tienen poca probabilidad de acercarse al sitio de reclutamiento de Luisiana, el cual está muy cerca de la línea de costa.

7.4. Fuentes y sumideros

Aunque Campeche (sumidero), Veracruz sur (fuente), Veracruz centro (sumidero) y Veracruz norte (sumidero) tuvieron un papel destacado como fuente o como sumidero, estas subpoblaciones exportaron e importaron larvas de manera considerable, ya que la circulación costera y el giro ciclónico de la Bahía de Campeche, provocan que las larvas en esta región se mantengan en constante recirculación.

Las subpoblaciones que funcionaron casi de forma exclusiva como sumideros de larvas fueron las de Florida sur y La Habana. Esto se debió a que dichas subpoblaciones: 1) no contribuyen al reclutamiento en otras subpoblaciones ya que las larvas que producen salen rápido del Golfo de México a través del estrecho de Florida, y 2) reciben a las larvas de otras subpoblaciones que previamente se incorporaron en la Corriente del Lazo. No obstante, llama la atención que la proporción de larvas que llegó a Florida sur fue notablemente mayor que la que llegó a La Habana. Esto indica que las larvas producidas en el Golfo de México y que fueron transportadas por la Corriente del Lazo, se mantuvieron en el flanco externo de la misma, lo que sugiere que la corriente puede funcionar como una barrera que las larvas no atraviesan con frecuencia.

La circulación de la Corriente del Lazo, y el hecho de que Quintana Roo se encuentra en el estrecho de Yucatán, e Isla Gran Caimán se encuentra por fuera del mismo, provocaron que estas subpoblaciones funcionen casi de manera exclusiva como fuentes de larvas, ya que el flujo de agua predomina del Caribe hacia el interior del Golfo de México (Sarver *et al.*, 1998; Cochrane *et al.*, 2004; Chávez y Chávez-Hidalgo, 2012; Gutiérrez-Delgado *et al.*, 2012). Las subpoblaciones de Luisiana y Florida centro también funcionaron mucho más como fuentes, al exportar larvas y casi no recibir (Fig. 10 y Fig. 14). Si las subpoblaciones casi no reciben aporte externo de larvas, entonces se espera que el auto-reclutamiento sea bastante como para mantenerlas, no obstante, Luisiana tampoco presentó auto-reclutamiento y Florida centro presentó muy poco. Por lo

anterior se puede pensar que dichas subpoblaciones son más susceptibles de desaparecer; una forma de evitarlo podría ser con el establecimiento de islas artificiales para el reclutamiento, cercanas al borde de la plataforma continental; aunque es probable que las plataformas petroleras y de gas en el norte del Golfo de México, ya funcionen como tales (Sammarco *et al.*, 2012).

7.5. Núcleo de dispersión

El núcleo de dispersión (Fig. 15) indica que las larvas se reclutan con mayor frecuencia dentro de los primeros 560 km, y que puede haber reclutamiento a distancias de hasta 1680 km de la fuente. Para el caso de las larvas de *Panulirus argus* producidas en el Caribe oeste, Butler *et al.* (2011) describen un núcleo de dispersión bimodal, en el cual el primer pico de reclutamiento (el mayor) ocurre dentro de los primeros 480 km, y el segundo (el menor) entre los 1200 km y 1400 km, con respecto al sitio de liberación. Aunque se trate de la misma especie, el núcleo de dispersión para el Golfo de México (Fig. 15) no tiene que ser igual al del Caribe oeste (Butler *et al.*, 2011), ya que en cada región las subpoblaciones se encuentran distribuidas de manera diferente y no están bajo el mismo régimen hidrodinámico.

Dado que el reclutamiento de *Panulirus argus* ocurrió a una distancia de hasta 1680 km de la fuente (Fig. 15), y que dicha distancia es aproximadamente el ancho máximo del Golfo de México, se apoya la idea de que gracias a la hidrodinámica y a la prolongada duración de la larva pelágica (Shanks *et al.*, 2003; Siegel *et al.*, 2003), la dispersión de larvas de *Panulirus argus* ocurre a través de toda la cuenca del Golfo, evitando así la diferenciación genética entre las subpoblaciones (Silberman *et al.*, 1994; Sarver *et al.*, 1998; Naro-Maciel *et al.*, 2011).

El núcleo de dispersión (Fig. 15) concuerda con lo que indican Palumbi (2003), Hilário *et al.* (2015) y Wright *et al.* (2015), respecto a que hay mayor conectividad entre las subpoblaciones menos distantes. No obstante dicha relación, al no ser lineal ni muy clara, recuerda que la conectividad no sólo depende de la distancia. Por ejemplo, entre los 80 y 160 km, se observa una

disminución en la probabilidad de reclutamiento (Fig. 15); ésta se debió a que la probabilidad de reclutamiento entre dichas distancias correspondió sólo a los valores de auto-reclutamiento de Yucatán, Texas y Florida centro, los cuales fueron relativamente bajos, al no haber estructuras hidrodinámicas que mantengan a las larvas maduras cerca de los sitios de reclutamiento en cuestión. Por el contrario, entre los 0 y 80 km la probabilidad de reclutamiento fue alta, ya que correspondió, en parte, al auto-reclutamiento de las subpoblaciones en la Bahía de Campeche, sitio en donde hay una constante recirculación debida al giro ciclónico cuasi-permanente.

7.6. Tiempos mínimos de arribo

Recordando que para obtener a los tiempos mínimos de arribo se consideraron las trayectorias de las larvas simuladas durante 196 días, sin aplicar a la función de mortalidad (sección 5.7), al comparar la matriz de conectividad (Fig. 9) con la de tiempos mínimos (Fig. 16), se nota que hubieron casos en los cuales sí llegaron larvas de una subpoblación a otra, pero no durante el periodo de competencia (por ejemplo de Quintana Roo a Isla Gran Caimán) y que algunas larvas, de no haber muerto, se hubieran podido reclutar en alguna subpoblación (por ejemplo de Veracruz sur a Quintana Roo). Lo anterior apoya la idea de que el periodo de competencia y la mortalidad también son factores que determinan el grado de conectividad entre las subpoblaciones (Paris *et al.*, 2007).

El tiempo de viaje entre Quintana Roo y las demás subpoblaciones del Golfo de México, fue menor de Quintana Roo hacia las demás subpoblaciones, y mayor en sentido contrario (Tabla V, Fig. 16). Esto refleja que las corrientes y por lo tanto el transporte larvario, son en esencia, del Caribe hacia el Golfo de México (Sarver *et al.*, 1998; Yeung y Lee, 2002; Cochrane *et al.*, 2004; Briones-Fourzán *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011; Chávez y Chávez-Hidalgo, 2012; Gutiérrez-Delgado *et al.*, 2012; Kough *et al.*, 2013).

Los tiempos mínimos de arribo que corresponden a las subpoblaciones en la Bahía de Campeche, indican que las larvas de *Panulirus argus* viajan más

rápido de las localidades del oeste hacia las del este (Tabla V, Fig. 16), lo cual se asocia a la circulación del giro ciclónico en la región. El mismo patrón se observó en los tiempos mínimos que estimaron Sanvicente-Añorve *et al.* (2014) para el caso de larvas que tienden a estar cerca de la superficie. Así, se corrobora que el giro ciclónico de la Bahía de Campeche rige de manera importante al transporte, no sólo de las larvas que tienden a permanecer cerca de la superficie, sino también de aquellas que pueden migrar a mayores profundidades.

Aunque los tiempos mínimos de arribo aquí presentados son similares a los estimados por Sanvicente-Añorve *et al.* (2014), en varios casos resultaron ser menores. Lo anterior se puede deber principalmente a que 1) las larvas de *Panulirus argus* migran a zonas más profundas, en donde se espera que las corrientes sean más débiles (Griffin *et al.*, 2001; Jeffs *et al.*, 2005; Butler *et al.*, 2011) y a que 2) las larvas virtuales de *Panulirus argus* se liberaron durante primavera, y las corrientes son más intensas, al menos en algunas regiones, durante otoño-invierno (Allende-Arandía *et al.*, en prensa).

7.7. Rutas de transporte larvario

Como en otros estudios, se encontró que la región de confluencia entre la zona nerítica y la oceánica es muy transitada por larvas (Manzanilla-Domínguez y Gasca, 2004; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014), lo cual se debe básicamente, a que la producción de larvas ocurre en dicha región. Asimismo, hay coincidencia con Manzanilla-Domínguez y Gasca (2004) y Sanvicente-Añorve *et al.* (2014) en que la parte oeste del Banco de Campeche es una región con una concentración de larvas particularmente alta (Fig. 17).

Ya que las larvas virtuales de entre 10 y 152 días de edad se programaron para descender progresivamente hacia aguas más profundas (Fig. 6), éstas se mantuvieron alejadas de las plataformas internas (zonas muy someras), sobre todo del Banco de Campeche, de Texas-Luisiana, y de Florida oeste (Fig. 17). Lo anterior es acorde con la idea de que las filosomas se desarrollan en aguas oceánicas (Booth y Phillips, 1994), con la escasez de filosomas tardías en la zona

nerítica (Yeung y McGowan, 1991; Phillips y McWilliam, 2009), y con la hipótesis, basada en observaciones de distribución de larvas, de que la metamorfosis larva→puerulo ocurre en aguas oceánicas, en especial cercanas al borde de la plataforma (Booth y Phillips, 1994; Phillips y McWilliam, 2009).

Cuando las larvas virtuales maduran, tras cumplir 152 días de edad, éstas suben a la superficie y ya pueden transitar por la zona nerítica de la plataforma interna. No obstante, las larvas maduras (puerulos) casi no transitaban sobre la plataforma interna del Banco de Campeche, de Texas-Luisiana y de Florida oeste (Fig. 18), ya que durante el periodo de competencia (del 20 de agosto al 31 de diciembre) las corrientes de superficie en dichas regiones (Fig. 8) por lo general no favorecen que las larvas se dirijan hacia la línea de costa. Por el contrario, la circulación de superficie en la región nerítica de Tamaulipas-Veracruz durante otoño-invierno sí favorece que las larvas maduras se acerquen a la línea de costa.

Para el caso del sur del Golfo de México, Sanvicente-Añorve *et al.* (2014) encontraron que incluso las larvas que están todo el tiempo cerca de la superficie, no son transportadas con frecuencia hacia la plataforma interna del Banco de Campeche. De forma similar, en otros estudios se encontró que las boyas a la deriva casi no se acercan a la plataforma interna de Texas-Luisiana (Sturges *et al.*, 2001; Ohlmann y Niiler, 2005) ni de Florida oeste (Yang *et al.*, 1999; Sturges *et al.*, 2001; Olascoaga *et al.*, 2006). Lo anterior sugiere que si las larvas virtuales de *Panulirus argus* se hubieran mantenido siempre en la superficie, de todos modos éstas casi no habrían transitado sobre las plataformas internas del Banco de Campeche, de Texas-Luisiana y de Florida oeste.

Las trayectorias de las larvas virtuales (Fig. 19) corroboran que la circulación costera y el giro ciclónico de la Bahía de Campeche son los principales mecanismos que determinan a las rutas de transporte larvario al sur del Golfo de México (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014). De forma similar, las trayectorias de las larvas virtuales muestran consistencia con la idea de que la Corriente del Lazo es un medio de transporte importante, el cual puede llevar larvas de *Panulirus argus* del Mar Caribe y del Golfo de México hacia las subpoblaciones de Florida sur

(Lyons, 1980; Yeung y Lee, 2002; Briones-Fourzán *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011; Kough *et al.*, 2013).

La mayoría de las larvas liberadas en Florida norte (al este de la desembocadura del río Mississippi) fueron transportadas hacia el sureste, lejos de la plataforma continental de Texas-Luisiana. De igual manera, la mayoría de las larvas liberadas en Luisiana (al oeste de la desembocadura del río Mississippi) se dirigieron hacia el sureste, lejos de la plataforma continental de Florida norte (Fig. 19). Lo anterior es consistente con la reducida conectividad genética entre los corales al este de la desembocadura del río Mississippi, con los del oeste (Sammarco *et al.*, 2012).

Dado que los individuos sólo se reclutan en hábitats con las condiciones ecológicas necesarias para su desarrollo (Berglund *et al.*, 2012; Anadón *et al.*, 2013), es importante lograr que la zona oeste del Banco de Campeche y las costas de Veracruz se mantengan como tales, ya que estas regiones reciben una proporción importante de larvas de *Panulirus argus* listas para reclutarse (Fig. 18). Así, el tamaño poblacional de esta especie en Veracruz podría aumentar de forma considerable y con ello favorecer a las pesquerías de la región. El presente estudio corrobora que la parte oeste del Banco de Campeche, así como la zona costera de Veracruz y Tamaulipas, deben de ser zonas protegidas debido a su importancia para el transporte larvario y la conectividad de las especies marinas que habitan el sur del Golfo de México (Ortiz-Lozano *et al.*, 2013; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014).

7.7. Alcances y limitaciones del modelo

El modelo de transporte larvario y conectividad consideró varios supuestos, tales como: a) la producción de larvas virtuales fue la misma en todas las subpoblaciones, ésta ocurrió sólo durante primavera y fue mucho menor que la producción real de larvas, b) las larvas pudieron permanecer a la deriva por un máximo de 196 días, c) las larvas virtuales se pudieron reclutar en más de un sitio, d) la velocidad de nado vertical fue el único componente de la velocidad w , e) la

difusión-turbulenta fue constante en tiempo y espacio, f) la mortalidad se rigió por una función de decaimiento exponencial y g) las larvas virtuales siguieron el mismo patrón de nado vertical. Dichos supuestos simplifican la realidad pero son necesarios debido a las limitaciones en la capacidad de cómputo, a la falta de información física (se desconoce mucho sobre la turbulencia) y biológica (se desconoce mucho sobre el comportamiento de las larvas), y porque facilitan la construcción del modelo así como la interpretación de los resultados. Otros estudios recientes sobre el transporte larvario y la conectividad poblacional, también utilizaron modelos numéricos con supuestos similares (North *et al.*, 2008; Butler *et al.*, 2011; Kough *et al.*, 2013, 2014; Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014).

Por definición, un modelo es una simplificación de la realidad en donde se destacan algunos elementos y se desprecian o aminoran otros. No obstante, es precisamente esta simplificación la que nos ayuda a entender el mundo que nos rodea (Fulton *et al.*, 2003; Demeritt y Wainwright, 2005). Un estudio sobre la complejidad en modelos de ecosistemas marinos, indica que simplificar a la parte física o biológica puede hacer que una simulación numérica sea mucho más fácil de construir, resumir e interpretar, mientras que demasiada complejidad puede llevar a un mayor grado de incertidumbre debido a la acumulación de fuentes de error (Fulton *et al.*, 2003).

A pesar de los supuestos inherentes de las simulaciones numéricas, éstas constituyen una herramienta clave para entender a los procesos complejos que involucra la conectividad, ya que generan información que no se puede obtener con otros medios (Levin, 2006; Pineda *et al.*, 2007; McCook *et al.*, 2009). De cualquier manera es deseable que la conectividad de *Panulirus argus* en el Golfo de México se siga estudiando con varios métodos, puesto que un adecuado entendimiento de la conectividad demanda estudios interdisciplinarios en donde la integración de diversas técnicas permita co-validar a los resultados (Levin, 2006).

No se realizó una validación estadística de los resultados del modelo de transporte larvario y conectividad, ya que las observaciones que se necesitarían para este tipo de validación son escasas. No obstante, la conectividad y las

trayectorias aquí simuladas concuerdan con registros de distribución de larvas (Yeung y McGowan, 1991; Booth y Phillips, 1994; Manzanilla-Domínguez y Gasca, 2004; Phillips y McWilliam, 2009) y con la alta conectividad genética entre las subpoblaciones de *Panulirus argus* (Silberman *et al.*, 1994; Sarver *et al.*, 1998; Naro-Maciel *et al.*, 2011).

Dado que las subpoblaciones de *Panulirus argus* en el Golfo de México son altamente explotadas (Baisre, 2000; Briones-Fourzán y Lozano Álvarez, 2000; Hunt, 2000; Cochrane y Chakalall, 2001; Ríos-Lara *et al.*, 2013), es mejor contar con un conocimiento incompleto sobre el transporte larvario y la conectividad, que esperar por entendimiento detallado que llegue demasiado tarde; dar tiempo a que la ciencia provea todas las respuestas antes de implementar estrategias de manejo no es una buena idea. Lo que conviene es generar estrategias de manejo flexibles que permitan la incorporación de información nueva, de acuerdo al avance en el conocimiento (McCook *et al.*, 2009).

8. Conclusiones

Las subpoblaciones más inter-conectadas y con los valores más altos de auto-reclutamiento fueron las de Campeche, Veracruz sur, Veracruz centro y Veracruz norte. Esto se debió básicamente al efecto conjunto de: 1) la prolongada duración de la larva pelágica, 2) la recirculación ocasionada por el giro ciclónico en la Bahía de Campeche y 3) los cambios estacionales en la dirección de la circulación costera de Tamaulipas-Veracruz. Por otro lado, la subpoblación menos interconectada fue la de Isla Gran Caimán al estar por fuera del Golfo de México (en el Mar Caribe), más apartada de las demás.

Las subpoblaciones que no presentaron auto-reclutamiento fueron las de Quintana Roo, La Habana y Luisiana. Para el caso de Quintana Roo y La Habana, esto se debió a que la Corriente del Lazo aleja rápido a las larvas ahí producidas. Para el caso de Luisiana, el nulo reclutamiento se debió a que durante el periodo de reclutamiento (20 de agosto al 31 de diciembre) las corrientes superficiales en

la zona nerítica de Luisiana se alejan de la línea de costa o son paralelas a ésta. Así, cuando las larvas maduran en la región oceánica y se dirigen hacia la superficie, tienen poca probabilidad de acercarse al sitio de reclutamiento de Luisiana, el cual está muy cerca de la línea de costa.

Las subpoblaciones que funcionaron casi de forma exclusiva como sumideros de larvas fueron las de Florida sur y La Habana. Esto se debió a que dichas subpoblaciones: 1) no contribuyen al reclutamiento en otras subpoblaciones ya que las larvas que producen salen rápido del Golfo de México a través del estrecho de Florida, y 2) reciben a las larvas de otras subpoblaciones que previamente se incorporaron a la Corriente del Lazo. Por otro lado, las subpoblaciones que funcionaron casi de forma exclusiva como fuentes de larvas fueron las de Isla Gran Caimán, Quintana Roo, Luisiana y Florida centro, al prácticamente no recibir larvas, pero sí exportar. Isla Gran Caimán y Quintana Roo no recibieron larvas porque el sentido de la circulación dominante es del Mar Caribe hacia el Golfo de México. Luisiana y Florida centro no recibieron larvas porque durante el periodo de reclutamiento (20 de agosto al 31 de diciembre) las corrientes superficiales en la zona nerítica de Luisiana y Florida se alejan de la línea de costa o son paralelas a ésta.

De acuerdo al núcleo de dispersión, las larvas de *Panulirus argus* se pueden dispersar en todo el Golfo de México, pero la mayor probabilidad de reclutamiento ocurre en sitios cuya lejanía al sitio de liberación no excede los 560 km.

El tiempo necesario para que las larvas de *Panulirus argus* viajen de una subpoblación a otra, depende de la distancia entre las subpoblaciones, del régimen hidrodinámico espacio-temporal y de las migraciones verticales de las larvas, ya que la dirección y rapidez de las corrientes cambia con la profundidad.

El mayor tránsito de larvas ocurrió en la región de confluencia entre la zona nerítica y oceánica, sobre todo en la parte oeste del Banco de Campeche. Esto se debe, en gran parte, a que la producción de larvas ocurre en dicha región. La Corriente del Lazo, los anillos anticiclónicos que se desprenden de ella, el giro ciclónico en la Bahía de Campeche y la circulación costera, mostraron ser

estructuras hidrodinámicas que determinan de manera importante a las rutas de transporte larvario y a la conectividad de *Panulirus argus* en el Golfo de México.

Es necesario lograr que la zona oeste del Banco de Campeche y las costas de Veracruz se mantengan como hábitats con las condiciones ecológicas adecuadas para el desarrollo de *Panulirus argus*, ya que reciben una proporción importante de larvas listas para reclutarse. Si lo anterior se cumple, el tamaño de las subpoblaciones en Veracruz y Campeche podría aumentar de manera significativa y con ello favorecer a las pesquerías del Golfo de México.

Cuando se cuente con mayor capacidad de cómputo y surja información más detallada de la biología y ecología de *Panulirus argus*, así como de procesos físicos tales como la turbulencia, se recomienda emplear modelos más realistas, y por ende más complejos, para estudiar al transporte larvario y la conectividad de la langosta espinosa del Caribe.

Literatura citada

- Afonso AS y Gruber SH (2007) Pueruli settlement in the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*, at Bimini, Bahamas. *Crustaceana* 80: 1355-1371.
- Aiken CM, Navarrete SA, Castillo MI y Castilla JC (2007) Along-shore larval dispersal kernels in a numerical ocean model of the central Chilean coast. *Mar Ecol Prog Ser* 339: 13-24.
- Allende-Arandía ME, Zavala-Hidalgo J, Romero-Centeno R, Mateos-Jasso A, Vargas-Hernández JM y Zamudio L (en prensa) Analysis of ocean current observations in the northern Veracruz coral reef system, Mexico: 2007-12. *J Coast Res* [doi: 10.2112/JCOASTRES-D-14-00148.1].
- Almany GR, Connolly SR, Heath DD, Hogan JD, Jones GP, McCook LJ, Mills M, Pressey RL y Williamson DH (2009) Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* 28: 339-351.

- Anadón JD, Mancha-Cisneros MM, Best BD y Gerber LR (2013) Habitat-specific larval dispersal and marine connectivity: implications for spatial conservation planning. *Ecosphere* 4 [<http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00119.1>].
- Baisre JA (2000) The Cuban spiny lobster fishery. En: Phillips BF y Kittaka J (eds) *Spiny lobsters: fisheries and culture*, Second edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp 135-152.
- Berglund M, Jacobi MN y Jonsson PR (2012) Optimal selection of marine protected areas base on connectivity and habitat quality. *Ecol Modell* 240: 105-112.
- Biggs DC, Fargion GS, Hamilton P y Leben RR (1996) Cleavage of a Gulf of Mexico Loop Current eddy by a deep water cyclone. *J Geophys Res* 101: 20629-20641.
- Bleck R (2002) An oceanic general circulation model framed in hybrid isopycnic-cartesian coordinates. *Ocean Model* 4: 55-88.
- Booth JD y Phillips BF (1994) Early life history of spiny lobsters. *Crustaceana* 66: 271-294.
- Botsford LW, White JW, Coffroth MA, Paris CB, Planes S, Shearer TL, Thorrold SR y Jones GP (2009) Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28: 327-337.
- Briones-Fourzán P y Lozano-Álvarez E (2000) The spiny lobster fisheries in Mexico. En: Phillips BF y Kittaka J (eds) *Spiny lobsters: fisheries and culture*, Second edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp 169-188.
- Briones-Fourzán P, Candela J y Lozano-Álvarez (2008) Postlarval settlement of the spiny lobster *Panulirus argus* along the Caribbean coast of Mexico: patterns, influence of physical factors, and possible sources of origin. *Limnol Oceanogr* 53: 970-985.
- Butler MJ, Paris CB, Goldstein JS, Matsuda H y Cowen RK (2011) Behavior constrains the dispersal of long-lived spiny lobster larvae. *Mar Ecol Prog Ser* 422: 223-237.

- Callwood KA (2010) Use of larval connectivity modeling to determine settlement habitats of *Panulirus argus* in the Bahamas as a pre-cursor to marine protected area networking planning. Tesis de Maestría, University of Miami, p 37.
- Chassignet EP, Hurlburt HE, Smedstad OM, Barron CN, Ko DS, Rhodes RC, Shriver JF, Wallcraft AJ y Arnone RA (2005) Assessment of data assimilative ocean models in the Gulf of Mexico using ocean color. En: Sturges W y Lugo-Fernández A (eds) Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models. American Geophysical Union, Washington, pp 87-100.
- Chávez EA y Chávez-Hidalgo A (2012) Pathways of connectivity amongst western Caribbean spiny lobster stocks. Proc 12th Int Coral Reef Symp 14A.
- Chiswell SM (2012) Non-Gaussian larval dispersal kernels in Gaussian ocean flows. Aquat Biol 16: 203-208.
- Cochrane KL y Chakalall B (2001) The spiny lobster fishery in the WECAFC region - an approach to responsible fisheries management. Mar Freshwater Res 52: 1623-1631.
- Cochrane KL, Chakalall B y Munro G (2004) The whole could be greater than the sum of the parts: the potential benefits of cooperative management of the Caribbean spiny lobster. En: Payne A, O'Brien C y Rogers IL (eds) Management of shared stocks. Blackwell, Oxford, pp 223-239.
- Coleman MA, Roughan M, Macdonald HS, Connell SD, Gillanders BM, Kelaher BP y Steinberg PD (2011) Variation in the strength of continental boundary currents determines continent-wide connectivity in kelp. J Ecol 99: 1026-1032.
- Counillon F y Bertino L (2009) High-resolution ensemble forecasting for the Gulf of Mexico eddies and fronts. Ocean Dyn 59: 83-95.
- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB y Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? Science 287: 857-859.
- Cowen RK, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold SR y Werner FE (2007) Population connectivity in marine systems: an overview. Oceanography 20: 14-21.

- Cowen RK y Sponaugle S (2009) Larval dispersal and marine population connectivity. *Ann Rev Mar Sci* 1: 443-466.
- Cruz R y Bertelsen RD (2008) The spiny lobster (*Panulirus argus*) in the wider Caribbean: a review of life cycle dynamics and Implications for responsible fisheries management. *Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, pp 433-446.
- Cummings JA (2005) Operational multivariate ocean data assimilation. *Q J Roy Meteor Soc* 131: 3583-3604.
- Davis GE (1975) Minimum size of mature spiny lobsters, *Panulirus argus*, at Dry Tortugas, Florida. *Trans Am Fish Soc* 104: 675-676.
- Demeritt D y Wainwright J (2005) Models, modelling, and geography. En: Castre N, Rogers A y Sherman D (eds) *Questioning geography: fundamental debates*. Blackwell Publishing, India, pp. 206-225.
- Dubranna J, Pérez-Brunius P, López M y Candela J (2011) Circulation over the continental shelves of the western and southwestern Gulf of Mexico. *J Geophys Res* 116 [doi: 10.1029/2011JC007007].
- Edwards KP (2006) Towards defining larval dispersal and population connectivity on the south east U.S. continental shelf. Tesis de Doctorado. University of North Carolina, p 120.
- Fabbroni N (2009) Numerical simulations of passive tracers dispersion in the sea. Tesis de Doctorado. Università di Bologna, p 164.
- Feng M, Caputi N, Penn J, Slawinski D, de Lestang S, Weller E y Pearce AF (2011) Ocean circulation, stokes drift, and connectivity of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) population. *Can J Fish Aquat Sci* 68: 1182-1196.
- Fulton EA, Smith ADM y Johnson CR (2003) Effect of complexity on marine ecosystem models. *Mar Ecol Prog Ser* 253: 1-16.
- GBIF (2015) Global Biodiversity Information Facility. En línea: <http://www.gbif.org>. Consultado en octubre de 2014.
- GEBCO (2015) General Bathymetric Chart of the Oceans. En línea: <http://www.gebco.net/>. Consultado en octubre de 2014.

- Goldstein JS, Matsuda H, Takenouchi T y Butler MJ (2008) The complete development of larval Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in culture. *J Crustacean Biol* 28: 306-327.
- González-Cano J (1991) Migration and refuge in the assessment and management of the spiny lobster *Panulirus argus* in the Mexican Caribbean. Tesis de Doctorado, University of London, p 448.
- Griffin DA, Wilkin JL, Chubb CF, Pearce AF y Caputi N (2001) Ocean currents and the larval phase of Australian western rock lobster, *Panulirus cygnus*. *Mar Freshwater Res* 52: 1187-1199.
- Gutiérrez-Delgado AR, Baisre-Álvarez J y Álvarez-Cruz A (2012) Dispersión de larvas de langosta en el Caribe basada en simulaciones numéricas. *Rev Cub Invest Pesq* 29: 67-76.
- Hamilton P, Fargion GS y Biggs DC (1999) Loop Current eddy paths in the western Gulf of Mexico. *J Phys Oceanogr* 29: 1180-1207.
- Hanski I y Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol J Linn Soc* 42: 3-16.
- Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. En: Dubinsky Z (ed) *Ecosystems of the world: coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp 133-207.
- Herrnkind WF (1980) Spiny lobsters: patterns of Movement. En: Cobb JS y Phillips BF (eds) *The biology and management of lobsters. Vol. I: Physiology and behavior*. Academic Press, Nueva York, pp 349-407.
- Hetland RD, Hsueh Y, Leben RR y Niiler PP (1999) A Loop Current-induced jet along the edge of the west Florida shelf. *Geophys Res Lett* 26: 2239-2242.
- Hilário A, Metaxas A, Gaudron SM, Howell KL, Mercier A, Mestre NC, Ross RE, Thurnherr AM y Young C (2015) Estimating dispersal distance in the deep sea: challenges and applications to marine reserves. *Front Mar Sci* 2 [doi: 10.3389/fmars.2015.00006].
- Hogan TF, Liu M, Ridout JA, Peng MS, Whitcomb TR, Ruston BC, Reynolds CA, Eckermann SD, Moskaitis JR, Baker NL, McCormack JP, Viner KC, McLay

- JG, Flatau MK, Xu L, Chen C y Chang SW (2014) The Navy Global Environmental Model. *Oceanography* 27: 116-125.
- Holthuis LB (1991) FAO species catalogue. Vol. 13: Marine lobsters of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis, Roma, p 292.
- Houde ED (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish Bull* 87: 471-495.
- Hunt JH (2000) Status of the fishery for *Panulirus argus* in Florida. En: Phillips BF y Kittaka J (eds) Spiny lobsters: fisheries and culture, Second edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp 189-199.
- Incze L, Xue H, Wolff N, Xu D, Wilson C, Steneck R, Wahle R, Lawton P, Pettigrew N y Chen Y (2010) Connectivity of lobster (*Homarus americanus*) populations in the coastal Gulf of Maine: part II. Coupled biophysical dynamics. *Fish Oceanogr* 19: 1-20.
- Ives AR (1995) Measuring resilience in stochastic-systems. *Ecol Monogr* 65: 217-233.
- Jefferies AG, Montgomery JC y Tindle CT (2005) How do spiny lobster post-larvae find the coast? *New Zeal J Mar Fresh* 39: 605-617.
- Johnson DR, Perry HM y Lyczkowski-Shultz J (2013) Connections between Campeche Bank and red snapper populations in the Gulf of Mexico via modeled larval transport. *Trans Am Fish Soc* 142: 50-58.
- Jones GP, Almany GR, Russ GR, Sale PF, Steneck RS, van Oppen JH y Willis BL (2009) Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes: history, advances and challenges. *Coral Reefs* 28: 307-325.
- Kanciruk P (1980) Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters). En: Cobb JS y Phillips BF (eds) The biology and management of lobsters. Vol. II: Ecology and management. Academic Press, Nueva York, pp 59-96.
- Kanciruk P y Herrnkind WF (1976) Autumnal reproduction of spiny lobster, *Panulirus argus*, at Bimini, Bahamas. *Bull Mar Sci.* 26: 417-432.

- Kanciruk P y Herrnkind W (1978) Mass migration of spiny lobster, *Panulirus argus* (Crustacea: Palinuridae): behavior and environmental correlates. Bull Mar Sci 28: 601-623.
- Kinlan BP, Gaines SD y Lester SE (2005) Propagule dispersal and the scales of marine community process. Divers Distrib 11: 139-148.
- Kool JT, Moilanen A y Treml EA (2013) Population connectivity: recent advances and new perspectives. Landsc Ecol 28: 165-185.
- Kough AS, Paris CB y Butler MJ (2013) Larval connectivity and the International management of fisheries. PLoS One 8 [doi: 10.1371/journal.pone.0064970].
- Kough AS, Paris CB, Behringer DC y Butler MJ (2014) Modelling the spread and connectivity of waterborne marine pathogens: the case of PaV1 in the Caribbean. ICES J Mar Sci [doi: 10.1093/icesjms/fsu209].
- Kruczynski WL y Fletcher PJ (2012) Tropical connections: south Florida's marine environment. IAN Press, University of Maryland Center for Environmental Science, p 473.
- Lara-Hernández JA (2012) Transporte larvario y conectividad potencial de corales pétreos en el Pacífico Mexicano: estudio mediante simulaciones numéricas. Tesis de Licenciatura. Universidad del MAR, p 100.
- Latreille PA (1804) Des langoustes du Muséum national d'histoire naturelle. En: Levrault C (ed) Annales du Muséum national d'histoire naturelle, Vol 3. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, pp 388-395.
- Levin LA (2006) Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. Integr Comp Biol 46: 282-297.
- Levins R (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull Entomol Soc Am 15: 237-240.
- Li Y, Nowlin WD y Reid RO (1997) Mean hydrographic fields and their interannual variability over the Texas-Louisiana continental shelf in spring, summer and fall. J Geophys Res 102: 1027-1049.

- Lipcius RN y Eggleston DB (2000) Introduction: ecology and fishery biology of spiny lobsters. En: Phillips BF y Kittaka J (eds) Spiny lobsters: fisheries and culture, Second edition. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp 1-42.
- Lipcius RN, Eggleston DB, Schreiber SJ, Seitz RD, Shen J, Sisson M, Stockhausen WT y Wang HV (2008) Importance of metapopulation connectivity to restocking and restoring of marine species. *Rev Fish Sci* 16: 101-110.
- Liu Y y Weisberg RH (2012) Seasonal variability on the west Florida shelf. *Prog Oceanogr* 104: 80-98.
- Lugo-Fernández A (2006) Travel times of passive drifter from the western Caribbean to the Gulf of Mexico and Florida-Bahamas. *Gul Mex Sci* 24: 61-67.
- Lugo-Fernández A, Deslarzes KJP, Price JM, Boland GS y Morin MV (2001) Inferring probable dispersal of Flower Garden Banks coral larvae (Gulf of Mexico) using observed and simulated drifter trajectories. *Cont Shelf Res* 21: 47-67.
- Lynch DR, Greenberg DA, Bilgili A, McGillicuddy DJ, Manning JP y Aretxabaleta AL (2015) Particles in the coastal ocean: theory and applications. Cambridge University Press, USA, p 507.
- Lyons WG (1980) Possible sources of Florida's spiny lobster population. *Proc Gulf Caribb Fish Inst* 33: 253-266.
- Merino M (1997) Upwelling on the Yucatan shelf: hydrographic evidence. *J Mar Syst* 13: 101-121.
- Manzanilla-Domínguez H y R Gasca (2004) Distribution and abundance of phyllosoma larvae (Decapoda, Palinuridae) in the southern Gulf of Mexico and the western Caribbean Sea. *Crustaceana* 77: 75-93.
- Majda AJ y Kramer PR (1999) Simplified models for turbulent diffusion: theory, numerical modelling, and physical phenomena. *Phys Rep* 314: 237-574.
- Marinone SG (2012) Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuar Coast Shelf Sci* 100: 133-141.

- Marinone SG, Ulloa MJ, Parés-Sierra A, Lavín MF y Cudney-Bueno R (2008) Connectivity in the northern Gulf of California from particle tracking in a three-dimensional numerical model. *J Mar Syst* 71: 149-158.
- Martínez-López B y Zavala-Hidalgo J (2009) Seasonal and interannual variability of cross-shelf transports of chlorophyll in the Gulf of Mexico. *J Mar Syst* 77: 1-20.
- Mateos-Jasso A (2009) Estudio sobre la estacionalidad de la surgencia de Yucatán. Tesis de Maestría. UNAM, p 102.
- Maul GA (1977) The annual cycle of the Gulf Loop Current. Part 1: Observations during a one-year time series. *J Mar Res* 35: 29-47.
- Maul GA (1978) The 1972-1973 cycle of the Gulf Loop Current. Part II: Mass and salt balances of the basin. Symposium on Progress in Marine Research in the Caribbean and Adjacent Regions. Caracas (Venezuela), FAO Fisheries Reports, no. 200(suppl.), pp 597-619.
- McCook LJ, Almany GR, Berumen ML, Day JC, Green AL, Jones GP, Leis JM, Planes S, Russ GR, Sale PF y Thorrold SR (2009) Management under uncertainty: guide-lines for incorporating connectivity into the protection of coral reefs. *Coral Reefs* 28: 353-366.
- Mitarai S, Siegel DA y Winters KB (2008) A numerical study of stochastic larval settlement in the California Current system. *J Mar Syst* 69: 295-309.
- Mittelbach GG, Turner AM, Hall DJ, Rettig JE y Osenberg CW (1995) Perturbation and resilience: a long-term, whole-lake study of predator extinction and reintroduction. *Ecology* 76: 2347-2360.
- Morey SL, Zavala-Hidalgo J y O'Brien JJ (2005) The Seasonal variability of continental shelf circulation in the northern and western Gulf of Mexico from a high-resolution numerical model. En: Sturges W y Lugo-Fernández A (eds) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Washington, pp 203-218.
- Naro-Maciel E, Reid B, Holmes KE, Brumbaugh DR, Martin M y DeSalle R (2011) Mitochondrial DNA sequence variation in spiny lobsters: population expansion, panmixia, and divergence. *Mar Biol* 158: 2027-2041.

- Neubert MG y Caswell H (1997) Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological-systems to perturbations. *Ecology* 78: 653-665.
- North EW, Schlag Z, Hood RR, Li M, Zhong L, Gross T y Kennedy VS (2008). Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 359: 99-115.
- Nowlin WD, Jochens AE, Reid RO y DiMarco SF (1998) Texas-Louisiana shelf circulation and transport processes study: synthesis report. Vol. I: Technical report. OCS Study MMS 98-0035, U.S. Dept. of the Interior, Minerals Mgmt Service, Gulf of Mexico OCS Region, New Orleans, LA, p 502.
- OBIS (2015) Ocean Biogeographic Information System. En línea: <http://iobis.org/>. Consultado en octubre de 2014.
- Oey LY, Ezer T y Lee HC (2005) Loop Current, rings and related circulation in the Gulf of Mexico: a review of numerical models and future challenges. En: Sturges W y Lugo-Fernández A (eds) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Washington, pp 31-56.
- Ohlmann JC y Niiler PP (2001) A two-dimensional response to a tropical storm on the Gulf of Mexico shelf. *J Mar Syst* 29: 87-99.
- Ohlmann JC y Niiler PP (2005) Circulation over the continental shelf in the northern Gulf of Mexico. *Prog Oceanogr* 64: 45-81.
- Okubo A y Levin SA (2001) *Diffusion and ecological problems: modern perspectives*. Springer-Verlag, Nueva York, p 467.
- Olascoaga MJ, Rypina II, Brown MG, Beron-Vera FJ, Kocak H, Brand LE, Halliwell GR y Shay LK (2006) Persistent transport barrier on the west Florida shelf. *Geophys Res Lett* 33 [doi: 10.1029/2006GL027800].
- Olvera-Limas RM y Ordoñez-Alcalá L (1988) Distribución y abundancia relativa y desarrollo larvario de langosta *Panulirus argus* y *Scyllarus americanus* en la ZEE del Golfo de México y Mar Caribe. *Ciencia Pesquera* 6: 7-31.
- Ortiz-Lozano L, Pérez-España H, Granados-Barba A, González-Gándara C, Gutiérrez-Velázquez A y Martos J (2013) The reef corridor of the southwest

- Gulf of Mexico: Challenges for its management and conservation. *Ocean Coast Manag* 86: 22-32.
- Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecol Appl* 13: S146-S158.
- Paris CB, Chérubin LM y Cowen RK (2007) Surfing, spinning, or diving from reef to reef: effects on population connectivity. *Mar Ecol Prog Ser* 347: 285-300.
- Paris CB, Aldana-Aranda D, Perez-Perez M y Kool J (2008) Connectivity of queen conch, *Strombus gigas*, populations from Mexico. *Proc 11th Int Coral Reef Symp* 14: 439-443.
- Paris CB, Hénaff ML, Aman ZM, Subramaniam A, Helgers J, Wang D-P, Kourafalou VH y Srinivasan A (2012) Evolution of the Macondo well blowout: simulating the effects of the circulation and synthetic dispersants on the subsea oil transport. *Environ Sci Technol* 46: 13293-13302.
- Paris CB, Helgers J, van Sebille E y Srinivasan A (2013) Connectivity Modelling System: a probabilistic modeling tool for the multi-scale tracking of biotic and abiotic variability in the ocean. *Environ Modell Softw* 42: 47-54.
- Peguero-Icaza M, Sánchez-Velasco L, Lavín MF, Marinone SG y Beier E (2011) Seasonal changes in connectivity routes among larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *J Plankton Res* 33: 517-533.
- Pérez-Brunius P, García-Carrillo P, Dubranna J, Sheinbaum J y Candela J (2013) Direct observations of the upper layer circulation in the southern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res pt II* 85: 182-194.
- Phillips BF y Sastry AN (1980) Larval ecology. En: Cobb JS y Phillips BF (eds) *The biology and management of lobsters. Vol. II: Ecology and management.* Academic Press, Nueva York, pp 11-58.
- Phillips BK y McWilliam PS (2009) Spiny lobster development: where does successful metamorphosis to the puerulus occur?: a review. *Rev Fish Biol Fish* 19: 193-215.
- Pineda J, Hare JA y Sponaugle S (2007) Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography* 20: 22-39.

- Robinson AR y Lermusiaux PFJ (2002) Data assimilation for modeling and predicting coupled physical-biological interactions in the sea. En: Robinson AR, McCathy JJ y Rothschild BJ (eds) The sea. Vol. 12. John Wiley & Sons Inc., Nueva York, pp 475-536.
- Ramírez EA (1996) Reproducción de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Latreille, 1804) en la costa noreste de Quintana Roo, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, p 70.
- Rimmer DW y Phillips BF (1979) Diurnal migration and vertical distribution of phyllosoma larvae of western rock lobster *Panulirus cygnus*. Mar Biol 54: 109-124.
- Ríos-Lara GV, Zetina-Moguel CE, Bello-Pineda J, Arceo-Briseño P y Monroy-García C (2004) Modelo de distribución geográfica de áreas de reproducción de la langosta (*Panulirus argus*) en zonas arrecifales profundas de la costa de Yucatán. 55 Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, pp 436-449.
- Ríos-Lara GV, Salas S, Bello-Pineda J y Peniche-Ayora I (2007) Distribution patterns of spiny lobster (*Panulirus argus*) at Alacran Reef, Yucatan: spatial analysis and inference of preferential habitat. Evaluation and Management Coast Fisheries in Latin America and Caribbean. Fish Res 87: 35-45.
- Ríos-Lara GV, Espinoza-Méndez JC, Zetina-Moguel C, Aguilar-Cardozo C y Ramírez Estévez A (2013) La pesquería de la langosta *Panulirus argus* en el Golfo de México y Mar Caribe mexicano. Instituto Nacional de Pesca, México, p 117.
- Rivera MAJ, Andrews KR, Kobayashi DR, Wren JLK, Kelley C, Roderick GK y Toonen RJ (2011) Genetic analyses and simulations of larval dispersal reveal distinct populations and directional connectivity across the range of the Hawaiian grouper (*Epinephelus quernus*). J Mar Biol [doi: 10.1155/2011/765353].
- Robledo-Arnuncio JJ y García C (2007) Estimation of the seed dispersal kernel from exact identification of source plants. Mol Ecol 16: 5098-5109.

- Rosmond TE (1992) The design and testing of the Navy Operational Global Atmospheric Prediction System. *Weather Forecast* 7: 262-272.
- Rosmond TE, Teixeira J, Peng M, Hogan TF y Pauley R (2002) Navy Operational Global Atmospheric Prediction System (NOGAPS): forcing for ocean models. *Oceanography* 15: 99-108.
- Roughan M, Macdonald HS, Baird ME y Glasby TM (2011) Modelling coastal connectivity in a western boundary current: seasonal and inter-annual variability. *Deep-Sea Res pt II* 58: 628-644.
- Sale PF, van Lavieren H, Ablan-Lagman MC, Atema J, Butler M, Fauvelot C, Hogan JD, Jones GP, Lindeman KC, Paris CB, Steneck R y Stewart HL (2010) Preserving reef connectivity: a handbook for marine protected area managers. Connectivity Working Group, Coral Reef Targeted Research and Capacity Building for Management Program, UNU-INWEH, p 88.
- Sammarco PW, Brazeau DA y Sinclair J (2012) Genetic connectivity in scleractinian corals across the northern Gulf of Mexico: oil/gas platforms, and relationship to the Flower Garden Banks. *PLoS One* 7 [doi: 10.1371/journal.pone.0030144].
- Sanvicente-Añorve L, Zavala-Hidalgo J, Allende-Arandia ME y Hermoso-Salazar M (2014) Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Mar Ecol Prog Ser* 498: 27-41.
- Sarver SK, Silberman JD y Walsh PJ (1998) Mitochondrial DNA sequence evidence supports the recognition of two subspecies or species of the western Atlantic spiny lobster *Panulirus argus*. *J Crustacean Biol* 18: 177-186.
- Schmitz Jr WJ, Biggs DC, Lugo-Fernández A, Oey L-Y y Sturges W (2005) A synopsis of the circulation in the Gulf of Mexico and on its continental margins. En: Sturges W y Lugo-Fernández A (eds) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Washington, pp 11-29.
- Shanks AL, Grantham BA y Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecol Appl* 13: S159-S169.

- Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B y Gaines SD (2003) Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Mar Ecol Prog Ser* 260: 83-96.
- Siegel DA, Mitarai S, Costello CJ, Gaines SD, Kendall BE, Warner RR y Winters KB (2008) The stochastic nature of larval connectivity among nearshore marine populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 8974-8979.
- Silberman JD, Sarver SK y Walsh PJ (1994) Mitochondrial DNA variation and population structure in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar Biol* 120: 601-608.
- Soria G, Torre-Cosio J, Munguia-Vega A, Marinone SG, Lavín MF, Cinti A y Moreno-Báez M (2014) Dynamic connectivity patterns from an insular marine protected area in the Gulf of California. *J Mar Syst* 129: 248-258.
- Sponaugle S, Cowen RK, Shanks A, Morgan SG, Leis JM, Pineda J, Boehlert GW, Kingsford MJ, Lindeman KC, Grimes C y Munro JL (2002) Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms. *Bull Mar Sci* 70: 341-375.
- Sturges W y Leben R (2000) Frequency of ring separations from the Loop Current in the Gulf of Mexico: a revised estimate. *J Phys Oceanogr* 30: 1814-1819.
- Sturges W, Niiler PP y Weisberg RH (2001) Northeastern Gulf of Mexico inner shelf circulation study. Final Report, U.S. Minerals Management Service, Virginia, p 90.
- Vázquez de la Cerda AM, Reid RO, DiMarco SF y Jochens AE (2005) Bay of Campeche circulation: an update. En: Sturges W y Lugo-Fernandez A (eds) *Circulation in the Gulf of Mexico: observations and models*. American Geophysical Union, Washington, pp 279-294.
- Vukovich FM (1988) Loop Current boundary variations. *J Geophys Res* 93: 15585-15591.
- Watson JR, Mitarai S, Siegel DA, Caselle JE, Dong C y McWilliams JC (2010) Realized and potential larval connectivity in the southern California Bight. *Mar Ecol Prog Ser* 401: 31-48.

- Weisberg RH, Liu Y y Mayer A (2009) West Florida shelf mean circulation observed with long-term moorings. *Geophys Res Lett* 36 [doi: 10.1029/2009GL040028].
- Wright D, Bishop JM, Matthee CA y von der Heyden S (2015) Genetic isolation by distance reveals restricted dispersal across a range of life histories: implications for biodiversity conservation planning across highly variable marine environments. *Divers Distrib* [doi: 10.1111/ddi.12302].
- Xue H, Incze L, Xu D, Wolff N y Pettigrew N (2008) Connectivity of lobster populations in the coastal Gulf of Maine Part I: Circulation and larval transport potential. *Ecol Modell* 210: 193-211.
- Yang H, Weisberg RH, Niiler PP, Sturges W y Johnson W (1999) Lagrangian circulation and forbidden zone on the west Florida shelf. *Cont Shelf Res* 19: 1221-1245.
- Yeung C y McGowan MF (1991) Differences in inshore-offshore and vertical distribution of phyllosoma larvae of *Panulirus*, *Scyllarus* and *Scyllarides* in the Florida Keys in May-June, 1989. *Bull Mar Sci* 49: 699-714.
- Yeung C y Lee TN (2002) Larval transport and retention of the spiny lobster, *Panulirus argus*, in the coastal zone of the Florida Keys, USA. *Fish Oceanogr* 11: 286-309.
- Zamudio L y Hogan PJ (2008) Nesting the Gulf of Mexico in Atlantic HYCOM: oceanographic processes generated by hurricane Ivan. *Ocean Model* 21: 106-125.
- Zavala-Hidalgo J, Morey SL y O'Brien JJ (2002) On the formation and interaction of cyclonic eddies with the Loop Current using NCOM and a suit of observations. *Proceedings of the Oceans 2002 MTS/IEEE Conference*, pp 1463-1466.
- Zavala-Hidalgo J, Morey SL y O'Brien JJ (2003a) Cyclonic eddies northeast of the Campeche Bank from altimetry data. *J Phys Oceanogr* 33: 623-629.
- Zavala-Hidalgo J, Morey SL y O'Brien JJ (2003b) Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *J Geophys Res* 180 [doi: 10.1029/2003JC001879].

Zavala-Hidalgo J, Gallegos-García A, Martínez-López B, Morey SL y O'Brien JJ (2006a) Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dyn* 56: 333-338.

Zavala-Hidalgo J, Morey SL, O'Brien JJ y Zamudio L (2006b) On the Loop Current Eddy shading variability. *Atmósfera* 19: 41-48.