



El Colegio de la Frontera Sur

Modelación trófica y flujos de energía del ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
con orientación en Manejo y Conservación de Recursos Naturales

por

Javier García Pech

2016



El Colegio de la Frontera Sur

Villahermosa, Tabasco, 12 de febrero de 2016.

Las personas abajo firmantes, integrantes del jurado examinador de:

Javier García Pech

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

“Modelación trófica y flujos de energía del ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche”.

Para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.**

	Nombre	Firma
Director de Tesis	Dr. Manuel Mendoza Carranza	_____
Asesor	Dr. Alberto de Jesús Navarrete	_____
Asesor	Dr. Felipe Eloy Sosa Cordero	_____
Asesor	Dr. Manuel Jesús Zetina Rejón	_____
Sinodal adicional	Dr. Everardo Barba Macías	_____
Sinodal adicional	Dra. Wendi del Carmen Arévalo Frías	_____
Sinodal suplente	M. en C. Chrystian Carolina Hernández Lazo	_____

DEDICATORIA

A Dios por estar presente en mi camino y brindarme la fortaleza en todo momento.

A Leo quien siempre está presente en mi corazón.

A mis padres y hermanos con mucho cariño.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por permitirme obtener una beca para concluir la maestría.

A mi tutor de tesis el Dr. Manuel Mendoza Carranza, quien siempre estuvo presente para guiarme por el camino correcto y alentarme en todo momento.

A mis asesores, el Dr. Alberto De Jesús Navarrete y el Dr. Felipe Eloy Sosa Cordero, por sus acertados comentarios.

Al Dr. Manuel Jesús Zetina Rejón, por brindarme su apoyo incondicional y la base para entender y comprender el modelo Ecopath con Ecosim.

A los nuevos amigos del CICIMAR: Juan Carlos Hernández, Armando Hernández Arturo Tripp, Enrique Arcos, Thelma Mónica Ruiz y a todo el departamento de Dinámica y Manejo de Ecosistemas Acuáticos.

A todos mis amigos y compañeros de la maestría por su gran amistad y sinceridad, especialmente a todas aquellas personas que hicieron posible este momento tan importante de mi vida.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMEN	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	4
2.1. Objetivo general.....	4
2.2. Objetivos específicos.....	4
3. MATERIALES Y MÉTODOS	5
3.1. Área de estudio.....	5
3.2. Construcción del modelo Ecopath con Ecosim (EcE).....	6
3.2.1. Grupos funcionales del modelo.....	8
3.2.2. Estimación de la biomasa (B_i).....	10
3.2.3. Estimación del cociente producción/biomasa (P/B) _i	12
3.2.4. Estimación del cociente consumo/biomasa (Q/B) _i	14
3.2.5. Eficiencia ecotrófica (EE_i).....	15
3.2.6. Matriz depredador/presa (DC_{ji}).....	16

3.3. Balanceo y consistencia del modelo.....	18
3.3.1. Incertidumbre y calidad de datos del modelo.....	19
3.4. Caracterización trófica y atributos del ecosistema.....	22
3.4.1. Nivel trófico.....	22
3.4.2. Índice de omnivoría (IO).....	22
3.4.3. Flujos totales.....	23
3.4.4. Índice de conexión (IC).....	23
3.4.5. Índice de reciclaje.....	24
3.4.6. Indicadores de crecimiento y desarrollo.....	24
3.4.7. Impactos tróficos mixtos.....	25
3.4.8. Agregación trófica.....	26
3.4.9. Índice de especie clave.....	26
4. RESULTADOS.....	27
4.1. Construcción del modelo trófico.....	27
4.2. Incertidumbre del modelo.....	29
4.3. Caracterización trófica y atributos del ecosistema.....	33
4.4. Nivel trófico.....	36
4.5. Índice de omnivoría.....	36

4.6. Flujos totales.....	36
4.7. Índice de reciclaje.....	40
4.8. Indicadores de crecimiento y desarrollo.....	40
4.9. Impactos tróficos mixtos.....	41
4.10. Agregación trófica.....	42
4.11. Índice de especie clave (IEC).....	43
4.12. Comparación de los principales atributos tróficos del ecosistema costero de Seybaplaya con otros modelos.....	45
5. DISCUSIÓN.....	47
5.1. Parámetros de entrada y análisis del modelo.....	47
5.2. Estructura trófica.....	50
5.3. Estado y madurez del sistema.....	52
5.4. Interacciones tróficas.....	55
6. CONCLUSIONES.....	57
7. LITERATURA CITADA.....	58
8. ANEXOS.....	78

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Valores reportados para el suroeste del Golfo de México (Sonda y Banco de Campeche) y factor de conversión aplicados para la biomasa de los diferentes grupos.....	12
Tabla 2.- Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy utilizados para estimar P/B de los grupos funcionales de peces para el ecosistema costero de Seybaplaya.....	14
Tabla 3.- Datos usados para el cálculo de la relación Q/B de las especies más representativas de los grupos funcionales del modelo de Seybaplaya.....	16
Tabla 4.- Referencias de las dietas para las especies representantes usadas en el modelo de Seybaplaya.....	17
Tabla 5.- Valores asignados en el Pedigrí de EcE para los datos de entrada del modelo.....	20
Tabla 6.- Calificación asignada para el cálculo del pedigrí con respecto a los datos de entrada del modelo.....	21
Tabla 7.- Datos de entrada y resultados básicos del modelo.	28
Tabla 8.- Principales valores de IP obtenidos para diferentes ecosistemas modelados aplicando EcE.....	30
Tabla 9.- Diagnostico propuesto por Link (2010) y análisis resultante del modelo, usado para la evaluación del modelo trófico de Seybaplaya.	31

Tabla 10.- Índices clave estimados por EcE para cada grupo del ecosistema costero de Seybaplaya.....	37
Tabla 11.- Resumen de estadísticos básicos del ecosistema costero de Seybaplaya.....	38
Tabla 12.- Índice de flujos totales para el ecosistema costero de Seybaplaya.....	40
Tabla 13.- Comparación de estadísticas básicas entre diferentes ecosistemas de México y otras regiones del mundo.....	46

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Localización del área de estudio del ecosistema costero de Seybaplaya.....	5
Figura 2.- Tendencia de los cocientes de P/Q y R/A con respecto al nivel trófico de los grupos funcionales.....	29
Figura 3.- Tasas vitales de los grupos funcionales y niveles tróficos (incrementa de izquierda a derecha).....	33
Figura 4.- Diagrama de flujos del ecosistema costero de Seybaplaya.....	35
Figura 5.- Representación de los impactos tróficos mixtos del ecosistema costero de Seybaplaya.....	41
Figura 6.- Agregación de la estructura trófica (espina de Lindeman) en niveles tróficos discretos.....	43
Figura 7.- Índice de grupo clave basado en impactos tróficos del ecosistema costero de Seybaplaya.....	44

RESUMEN

Se construyó un modelo de balance de masas usando el enfoque Ecopath con Ecosim para caracterizar la estructura trófica y los flujos de energía del ecosistema costero de Seybaplaya. Se incluyeron 29 grupos funcionales vivos y uno que comprendió el detritus, los cuales fueron definidos por sus relaciones taxonómicas y hábitos alimenticios. Los indicadores ecosistémicos y los parámetros que describen el tamaño del sistema revelan que los flujos totales del sistema fueron $2,886 \text{ t/km}^2/\text{año}$, una biomasa total de 165 t/km^2 y una producción total de $1,169 \text{ t/km}^2/\text{año}$. Las capturas totales sostenidas por el sistema fueron $0.615 \text{ t/km}^2/\text{año}$. La producción primaria requerida para sostener las pesquerías fue de 10.2%. Conjuntamente el 31% de los flujos totales fluye hacia el detritus, 21% es utilizado en el proceso de respiración, los flujos de consumo constituyeron el 36% y el 12% es exportación, que es el principal flujo que va hacia la pesca. El nivel trófico promedio de las capturas fue de 2.3, principalmente dominados por grupos de niveles tróficos intermedios y pelágicos menores. El índice de pedigrí fue de 0.66 lo que muestra un modelo con buena calidad para los datos de entrada del modelo.

Palabras clave: Ecopath con Ecosim, trama trófica, atributos ecológicos, control top-down, enfoque holístico.

1. INTRODUCCIÓN

El ecosistema costero de Seybaplaya forma parte de la Sonda de Campeche, y se caracteriza por ser una de las regiones más productivas del Golfo de México, sosteniendo gran parte de la economía del país a través de la pesca (Yáñez-Arancibia et al., 2009; Yáñez-Arancibia et al., 2013). Su alta productividad está asociada a procesos de transporte, mezcla de materia y energía, movimientos migratorios de diferentes especies de peces principalmente pelágicos y utilización de los hábitats para reproducción, lo que constituye un sistema ecológico complejo por sus diferentes variabilidades físicas y biológicas (Day et al., 2004; Callejas-Jimenez et al., 2012; Yáñez-Arancibia, et al., 2012; 2013).

Tomando como referencia los datos de producción pesquera nacional de 1990 hasta el año 2011, los estados del litoral del Golfo de México, produjeron el 22% del total de la producción nacional (equivalente a 316.4 mil toneladas anuales), siendo la producción pesquera uno de los bienes más importantes obtenidos del ecosistema marino (SEMARNAT, 2012). En la actualidad, los niveles de producción han bajado en un 14% (equivalente a 239 mil toneladas anuales), lo que señala las consecuencias de la sobreexplotación y las altas tasas de captura al que estos ecosistemas han sido sometidos por décadas. Esta disminución en las poblaciones, afecta directamente la estructura trófica y las condiciones favorables de reproducción de las especies, así como la viabilidad y recuperación a mediano y largo plazo del ecosistema (Jennings y Kaiser, 1998; Pauly et al., 2000; Dayton et al., 2002; SEMARNAT, 2012).

Debido al efecto que tiene la sobreexplotación sobre la estructura trófica de los ecosistemas, la construcción de un modelo trófico contribuiría a entender los procesos

estructurales y funcionales de los ecosistemas costeros tropicales. Conocer la estructura trófica del ecosistema es una herramienta importante en las pesquerías y el papel que juegan los grupos biológicos en la transferencia de energía sirve como indicador para la dinámica de los sistemas (Christensen y Pauly, 1995; Proulx et al., 2005).

Como respuesta a esta complejidad y a su problemática, es importante usar modelos que generen aproximaciones sobre el efecto de las perturbaciones en el ecosistema y sobre todo que consideren las interacciones entre los componentes bióticos del sistema (Whipple et al., 2000). El funcionamiento y entendimiento de la dinámica energética de un ecosistema debe ser visto desde un punto holístico, que permita evaluar y proponer un uso adecuado y sostenible de los recursos que se explotan (Day et al., 2004; Arreguín-Sánchez, 1995; 2014).

Uno de los enfoques que permite evaluar lo anterior es el modelo Ecopath (Ecological Pathways Model) modificado por Christensen y Pauly (1992). Este modelo de balance de masas cuantifica los flujos de energía en términos de biomasa entre los grupos funcionales (especies o grupos de especies) en ecosistemas acuáticos. Ecopath es una herramienta utilizada mundialmente ya que permite modelar la dinámica comunitaria incluyendo los aspectos pesqueros y principalmente evaluar cambios en la estructura y funcionalidad de los ecosistemas (Neira et al., 2004). Un punto importante del modelo Ecopath, es que simula posibles escenarios que no pueden ser planteados con otros modelos uniespecíficos, tales como el efecto de la pesca sobre especies no objetivas e intermedias y cuantificar los flujos de energía de manera ascendentes de los productores primarios hacia los niveles más altos (bottom-up) y los flujos descendentes

de especies tope hacia el detritus (top-down) (Christensen y Pauly, 1992; Bayle-Sempere et al., 2013).

Debido a la importancia ecológica y productiva de la zona costera frente a Seybaplaya, Campeche, el presente estudio pretende realizar la caracterización y análisis funcional de la estructura trófica de este ecosistema mediante un enfoque holístico a través del modelo Ecopath. Lo anterior con el objetivo del presente trabajo de realizar una evaluación ecosistémica con base a la descripción del funcionamiento de las redes tróficas, determinar el estado de madurez y salud del ecosistema costero de Seybaplaya.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Caracterizar la estructura trófica y flujos de energía del ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche por medio de modelos de balance de masa.

2.2. Objetivos específicos

I. Describir la estructura trófica y los flujos de energía entre los componentes biológicos del ecosistema costero de Seybaplaya.

II. Cuantificar las relaciones tróficas entre los grupos funcionales y determinar cuáles son los más importantes para el ecosistema costero de Seybaplaya.

III. Determinar el estado de madurez y desarrollo del ecosistema mediante indicadores y atributos del ecosistema.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en el ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche el cual es una franja de alta productividad y riqueza de especies, conformando una de las principales regiones pesqueras de la costa de Campeche. Una gran cantidad de especies utilizan esta área en alguna etapa de su vida, moviéndose entre zonas adyacentes para alimentación y/o reproducción (Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1983). El área de estudio está localizada dentro de la Sonda de Campeche, costa oeste de la Península de Yucatán, en el suroeste del Golfo de México. Se ubica dentro de las coordenadas geográficas de los 19° 33' 52" y 19° 43' 29" de latitud Norte y de los 90° 58' 19" hasta 90° 58' 28" de longitud Oeste (Figura 1).



Figura 1. Localización del área de estudio del ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche. El polígono representa la superficie modelada (líneas punteadas) y las isóbatas la profundidad promedio de la zona (líneas continuas).

El clima es cálido sub-húmedo intermedio, con tres periodos climáticos definidos en relación a la precipitación, descarga de los ríos, frecuencia de vientos y temperatura ambiente los cuales determinan las épocas de secas (febrero a mayo), lluvias (junio a octubre) y nortes (octubre a febrero).

La temperatura anual promedio es de 26°C y la precipitación anual media fluctúa entre los 1,200 y 2,000 mm (García, 1973). La zona de pesca presenta fondos de tipo arenosos-rocosos con presencia de praderas de pastos marinos (Yáñez-Arancibia y Day, 1982; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986).

3.2. Construcción del modelo Ecopath con Ecosim (EcE)

Se construyó un modelo de balance de masas usando el modelo Ecopath con Ecosim (EcE) implementado en el software versión 6.4.3. Este es una herramienta que permite evaluar las interacciones tróficas y los flujos de energía en el ecosistema. Así mismo, permite hacer predicciones medibles de los efectos de la pesca, identificar rápidamente un grupo de presas en extinción debido al fuerte consumo por un gran número de depredadores, y contribuir en el desarrollo de las pesquerías en los ecosistemas marinos costeros, tomando como partida las conexiones y los flujos de energía en el sistema (Pauly et al., 2000). El modelo está constituido por un conjunto de ecuaciones lineales conectadas entre si una para cada grupo funcional, donde describen la producción (biomasa), las pérdidas por depredación, exportación, y el balance de energía de cada grupo funcional. El cual se supone que el sistema se encuentra en equilibrio en un periodo de tiempo dado, esto significa que las entradas al modelo son igual a sus salidas (Polovina, 1984; Christensen y Pauly, 1992). De esta forma la

producción para cada grupo funcional puede expresarse mediante la siguiente ecuación lineal:

Producción= capturas pesqueras + acumulación de biomasa + migración neta + mortalidad por depredación + otras mortalidades ecuación (1)

Lo anterior se expresa matemáticamente como:

$$B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot EE_i = \sum_{j=1}^n B_j \cdot \left(\frac{Q}{B}\right)_j \cdot DC_{ji} + Y_i + E_i + BA_i \quad \text{ecuación (2)}$$

donde B_i es la biomasa del grupo funcional i en un periodo determinado, $(P/B)_i$ representa la tasa de producción/biomasa del grupo i , EE_i es la eficiencia ecotrófica (fracción de la producción utilizada en el sistema) que representa la proporción de la producción que es exportada (e.g. pesca) o consumida por los depredadores, B_j es la biomasa del grupo depredador j , $(Q/B)_j$ es la tasa de consumo/biomasa del grupo j , DC_{ji} es la fracción de las presas i en la dieta del depredador j , Y_i es el rendimiento pesquero para i (captura de la pesquería), E_i representa la tasa de migración neta de i , BA_i es la tasa de biomasa acumulada de i .

La ecuación (1) es una de las dos ecuaciones maestras del modelo EcE. Una vez que se han ingresado todos los parámetros de entrada del modelo, el balance de energía en cada grupo debe cumplir con la segunda ecuación maestra (Christensen et al., 2005).

$$\text{Consumo} = \text{Producción} + \text{Respiración} + \text{Alimento no asimilado} \quad \text{ecuación (3)}$$

EcE no restringe la cantidad máxima de grupos funcionales presentes en el sistema para la entrada de datos y modelación del ecosistema, pero es necesario que por lo menos uno debe comprender el detritus. De la misma forma, para cada grupo funcional se deben ingresar los parámetros principales de B , P/B , Q/B y EE , de los cuales uno de ellos puede permanecer como incógnita y el modelo, dado su balance de masas, lo

estimaré. Dichos parámetros deben ser complementados con una matriz de dietas depredador-presa, para que puedan ligarse las relaciones tróficas dentro del modelo y estimación de las tasas de consumo y depredación. Con esto es posible modelar la red trófica de un ecosistema y obtener información para describir su estructura trófica y funcionamiento.

3.2.1. Grupos funcionales del modelo

Para la integración de los diferentes grupos funcionales se utilizaron varios criterios, entre los cuales se incluyeron el hábitat, hábitos alimenticios, parámetros poblacionales, distribución ecológica, tasa de producción, consumo, comportamiento fisiológico y relación taxonómica. Los grupos funcionales determinados para la zona costera de Seybaplaya fueron en total 30, incluyendo un grupo de mamíferos marinos, donde se incluyó la especie más representativa de la zona, *Tursiops truncatus* y un grupo de aves marinas ya que juegan un papel importante en la transferencia de energía entre diferentes ecosistemas interconectados (Peake, 1999). Además se incluyeron a un grupo de tortugas marinas debido a su valor de conservación, protección y la relevancia de muchas de ellas ya que utilizan la Sonda de Campeche como corredor migratorio con el propósito de anidación y reproducción (Garduño-Andrade, 2000).

También, se tomaron en cuenta dos grupos de moluscos (cefalópodos y bivalvos), debido a su comercialización e importancia económica dentro de la zona de estudio; además de incluir a un grupo de camarones con las especies que presentan una mayor intensidad de pesca (Anexo 1). Para el caso de los peces se consideraron 18 grupos funcionales conformados por 44 especies pelágicas y demersales, tomando en cuenta la abundancia y riqueza dentro del ecosistema. Dentro de los grupos de invertebrados

se definieron tres, los cuales destacan los de la epifauna, que incluyó a los macroinvertebrados; los de la infauna y el grupo del zooplancton. Estos grupos fueron incorporados debido a la importancia de transformación de la materia orgánica y nutrientes en el sistema, así como representar una fuente importante de alimento para otros organismos. Además de ser considerados indicadores biológicos ya que son sensibles a las diferentes alteraciones físicas y químicas que puedan sufrir en el ecosistema (Rabalais et al., 1999).

En el caso de los productores primarios se integró un grupo de fitoplancton, debido a la importancia en los procesos biogeoquímicos indispensables para el desarrollo y crecimiento de organismos heterótrofos, y el grupo de pastos marinos que sirven como refugio y alimentación para postlarvas y organismos del necton. Además, se incluyó un grupo como tal que corresponde al detritus, importante fuente de descomposición orgánica.

Una vez definidos todos los grupos funcionales se procedió a obtener los datos de entrada del modelo los cuales son: biomasa (B_i); cociente de producción/biomasa (P/B)_i; cociente de consumo/biomasa (Q/B)_i; capturas pesqueras (Y_i) para el caso de especies explotadas comercialmente; eficiencia ecotrófica (EE_i) y la matriz depredador/presa (DC_{ji}). Para el caso de la EE_i se dejó que el modelo lo estimara debido a que es el parámetro más difícil de alcanzar directamente, solamente para algunos casos que no se contaba con algún otro dato diferente al descrito anteriormente se procedió a colocarlo directamente (Christensen y Pauly, 1995).

3.2.2. Estimación de la biomasa (B_i)

La biomasa de la mayoría de los grupos funcionales están basados en la relación entre el peso (t) y el área barrida (km^2), asumiendo que hay una relación entre la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y la abundancia del stock, ya que están basados en el supuesto que se encuentran bajo la misma presión de pesca a través de toda su distribución. Para este trabajo se utilizó la biomasa en peso húmedo por unidad de área (t/km^2).

Para el caso de los diferentes grupos de peces la biomasa fue calculada aplicando el método de Leslie y Davis (1939) el cual utiliza los decrementos de la CPUE y la captura acumulada para estimar el tamaño de la población inicial (N_0), que se obtiene del cociente de $N_0 = a/b$ valores de la ecuación de la recta. Para el caso del coeficiente de capturabilidad (q), fue derivado a través del valor de la pendiente de la regresión lineal aplicando la siguiente expresión matemática:

$$\frac{C_t}{f_t} = qN_0 - qK_t \quad \text{ecuación (4)}$$

donde C_t es la captura durante el tiempo t , f_t es el esfuerzo de pesca durante el tiempo t , q es el coeficiente de capturabilidad, N_0 representa el tamaño inicial de la población, K_t la captura acumulada hasta el tiempo t .

Los datos de abundancia para los diferentes grupos de peces fueron obtenidos a través de los arribos de la pesca ribereña (pesca artesanal), conformada por una pequeña flota que opera con un promedio diario de 30 embarcaciones. Las faenas diarias de las pesquerías multiespecíficas en la zona de estudio comprenden embarcaciones

menores que principalmente están compuestas por lanchas de fibra de vidrio de 7.0 a 8.2 m de eslora y con motores fuera de borda de 48 a 85 hp. Cada viaje de pesca dura entre 12 a 24 horas dependiendo de la abundancia del recurso, los pescadores colocan las redes de enmalle que varían de tamaño de luz de malla según la especie objetivo y la lejanía del recurso, para el caso de la pesca en la zona costera se utilizan redes de enmalle de 6.35 a 12.7 cm. Con base a los datos de captura se obtuvieron los promedios de CPUE, tomando en consideración cada esfuerzo como un viaje registrado diariamente durante un periodo de cuatro años (2006-2009), período que comprendió el modelo desarrollado. Aunque las redes de enmalles son las más utilizadas para la pesca pelágica, también se tomaron en cuenta la pesca demersal que utiliza anzuelos y palangres.

Los datos de biomasa del grupo de mamíferos marinos, aves marinas, tortugas marinas y moluscos fueron tomados de los estudios realizados por Zetina-Rejón (2004) y Zetina Rejón y Arreguín-Sánchez (2003). La biomasa de los grupos de epifauna, infauna, fitoplancton y detritus se tomaron de Soto y Escobar-Briones (1995), estos valores fueron transformados de g.C.m^{-2} a peso húmedo (g.m^{-2}) usando los siguientes factores de conversión: fitoplancton y detritus: 1 g peso húmedo= 0.06 g carbono (Walsh, 1981); infauna y epifauna: 1 g peso húmedo= 0.1 g carbono (Steele, 1974) (Tabla 1). Estos datos fueron consultados y verificados en el modelo preliminar de Manickhand-Heileman et al. (1998b). La biomasa del grupo del zooplancton fue obtenida del modelo de Manickhand-Heileman et al. (1998a), y el grupo de pastos marinos de Zetina-Rejón (2004).

Tabla 1. Valores reportados para el suroeste del Golfo de México (Sonda y Banco de Campeche) y factor de conversión aplicados para la biomasa de los diferentes grupos. PS= Peso Seco y PH= Peso Húmedo.

Grupo	Valores	Factor de conversión PS/PH %	Referencia
Fitoplancton	2.73 g.C.m ⁻²	0.06	Soto y Escobar-Briones, 1995
Epifauna	0.25 g.C.m ⁻²	0.1	Soto y Escobar-Briones, 1995
Infauna	3.74 g.C.m ⁻²	0.1	Soto y Escobar-Briones, 1995
Detritus	0.24 g.C.m ⁻²	0.006	Soto y Escobar-Briones, 1995

3.2.3. Estimación del cociente producción/biomasa (P/B)_i

Bajo condiciones de equilibrio, P/B es equivalente al coeficiente de mortalidad total (Z) (Allen, 1971). Bajo este concepto es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad natural (Z= M) para especies no explotadas y para los grupos explotados (Z= M + F), incluyendo la mortalidad por pesca. De esta manera para los grupos de peces fue calculada mediante la ecuación empírica de Pauly (1980):

$$M = L_{\infty}^{-0.279} \cdot k^{0.65} \cdot T^{0.463} \quad \text{ecuación (5)}$$

donde la longitud asintótica L_{∞} (cm) y el coeficiente de crecimiento K (año) son los parámetros de la ecuación de crecimiento von Bertalanffy y T(°C) corresponde la temperatura media anual del sistema, para este trabajo se consideró una temperatura de 26°C, valor promedio reportado por García (1973). Para cada grupo funcional la relación P/B y Q/B solamente fue estimada para la especie más representativa.

Cuando no fue posible estimar o no se encontró con información para obtener la L_{∞} para algunas de las especies, se utilizó la relación propuesta por Pauly, (1983):

$$L_{\infty} = \frac{LMax}{0.95} \quad \text{ecuación (6)}$$

donde L_{Max} (cm) es la longitud máxima registrada para la especie, la cual se supone debe ser un valor próximo a L_{∞} .

Para los peces explotados, la mortalidad por pesca se estimó a través del cociente entre el promedio de la CPUE y la biomasa de los grupos funcionales, valores estandarizados en (t/km^2).

Cuando no se contó con los datos para estimar los parámetros de crecimiento de las especies se consultó la herramienta "Life history tool" de la base de datos Fishbase (<http://www.fishbase.org>) para determinar los valores de P/Q mostrados en la Tabla 2. Los datos de P/B y Q/B , para los grupos diferentes a los peces fueron obtenidos de Zetina-Rejón (2004) y Manickhand-Heileman et al. (1998a; 1998b).

Tabla 2. Parámetros de crecimiento de von Bertalanffy utilizados para estimar P/B de los grupos funcionales de peces para el ecosistema costero de Seybaplaya.

Grupo	L _{Max} (cm)	L _∞ (cm)	k (año)	Referencia
Bagres (<i>Bagre marinus</i>)	60	63.1	0.15	Robins y Ray, 1986
Barracudas (<i>Sphyraena barracuda</i>)	200	210.5	0.09	Robins y Ray, 1986
Chopas (<i>Stegastes fuscus</i>)	12.6	13.2	0.55	Cervigón, 1993
Cintillas (<i>Trichiurus lepturus</i>)	234	246.3	0.29	Claro, 1994
Cobias (<i>Rachycentron canadum</i>)	200	210.5	0.43	Quéro, 1990
Corvinas (<i>Cynoscion nebulosus</i>)	100	105.2	0.13	Robins y Ray, 1986
Jureles y Pámpanos (<i>Caranx crysos</i>)	70	73.6	0.38	Cervigón, 1993
Lisas (<i>Mugil curema</i>)	90	94.7	0.14	Harrison, 1995
Macabíes (<i>Elops saurus</i>)	100	105.2	0.32	Claro, 1994
Meros (<i>Epinephelus morio</i>)	125	131.5	0.12	Claro, 1994
Mojarras (<i>Eucinostomus argenteus</i>)	20	21.0	0.84	Eschmeyer et al., 1983
Pargos (<i>Lutjanus griseus</i>)	89	93.6	0.23	Allen, 1985
Rayas (<i>Dasyatis americana</i>)	162	170.8	0.06	Aguilar, 2007
Robalos (<i>Centropomus undecimalis</i>)	140	147.3	0.30	Pérez y Rubio, 1986.
Roncos (<i>Haemulon plumieri</i>)	53	55.7	0.11	Courtenay y Sahlman, 1978
Sargos (<i>Archosargus probatocephalus</i>)	91	95.7	0.36	Robins y Ray, 1986
Sierras y Peto (<i>Scomberomorus regalis</i>)	183	192.6	0.17	Claro, 1994
Tiburones (<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>)	110	115.7	0.50	Bowman et al., 2000

3.2.4. Estimación del cociente consumo/biomasa (Q/B);

La relación (Q/B) se refiere a la cantidad de alimento ingerido por un grupo con respecto a su propia biomasa en un área y periodo de tiempo considerado. Para los grupos de peces fue obtenido a través de la ecuación empírica propuesta por Palomares y Pauly (1988) el cual está basada en la temperatura promedio del hábitat, el tamaño del pez y aspectos morfológicos, expresada de la siguiente forma:

$$Q/B = 10^{(7.964 - 0.204 \times \log W_{\infty} - 1.965 \times 1000/(T + 273.15) + 0.083 \times A + 0.532 \times h + 0.398 \times d)}$$

ecuación (7)

donde W_{∞} es el peso asintótico del modelo de von Bertalanffy (g), T es la temperatura media del hábitat de los peces ($^{\circ}\text{C}$), A es el aspecto de la aleta caudal ($A = h^2/s$, donde h es la altura de la aleta caudal y s es la superficie de la aleta caudal), h y d son tipos de alimentación del pez (h= 1, d= 0 para herbívoros; h= 0, d= 1 para detritívoros; h= 0, d= 0 para carnívoros).

Para los peces el W_{∞} fue calculado a partir de la estimación de peso-longitud utilizando la ecuación:

$$W_{\infty} = aL_{\infty}^b$$

ecuación (8)

En la Tabla 3 se muestran los datos para el cálculo del cociente de Q/B de los diferentes grupos, la información morfométrica fue complementada de Fishbase (Froese y Pauly, 2002).

3.2.5. Eficiencia ecotrófica (EE_i)

Éste parámetro se define como la proporción de la producción que es exportada o consumida por depredación. La eficiencia ecotrófica es difícil de estimar independientemente por tal motivo se dejó que el modelo lo definiera directamente. Para los grupos la EE debe ser menor a 1, ya que no puede consumirse más del total que existe en el sistema.

Tabla 3. Datos usados para el cálculo de la relación Q/B de las especies más representativas de los grupos funcionales del modelo de Seybaplaya.

Grupo	W_{∞} (g)	A	h	d	a	b	Referencia
Bagres (<i>Bagre marinus</i>)	4,643	1.8	0	0	0.012	3.11	A
Barracudas (<i>Sphyraena barracuda</i>)	53,098	1.6	0	0	0.006	3.0	B
Chopas (<i>Stegastes fuscus</i>)	65	1.8	0	0	0.035	2.89	B
Cintillas (<i>Trichiurus lepturus</i>)	8,089	1.0	0	0	0.001	2.90	C
Cobias (<i>Rachycentron canadum</i>)	125,232	1.6	0	0	0.002	3.42	B
Corvinas (<i>Cynoscion nebulosus</i>)	14,231	1.1	0	0	0.013	3.0	D
Jureles y Pámpanos (<i>Caranx crysos</i>)	6,849	4.2	0	0	0.046	2.78	B
Lisas (<i>Mugil curema</i>)	11,894	1.8	1	0	0.010	3.09	E
Macabíes (<i>Elops saurus</i>)	9,669	4.7	0	0	0.006	3.10	A
Meros (<i>Epinephelus morio</i>)	32,039	1.5	0	0	0.016	2.99	B
Mojarras (<i>Eucinostomus argenteus</i>)	256	3.5	0	0	0.036	2.91	F
Pargos (<i>Lutjanus griseus</i>)	10,701	2.1	0	0	0.018	2.94	B
Rayas (<i>Dasyatis americana</i>)	127,117	7.0	0	0	0.074	2.81	B
Robalos (<i>Centropomus undecimalis</i>)	20,808	1.6	0	0	0.006	3.04	G
Roncos (<i>Haemulon plumieri</i>)	816	2.4	0	0	0.004	3.08	F
Sargos (<i>Archosargus probatocephalus</i>)	23,377	2.3	0	0	0.019	3.09	H
Sierras y Peto (<i>Scomberomorus regalis</i>)	45,983	6.2	0	0	0.020	2.80	B
Tiburones (<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>)	4,983	7	0	0	0.006	2.89	B

A: García y Duarte, 2002; **B:** Opitz, 1996; **C:** Chen y Lee, 1982; **D:** Flores-Hernández et al., 1999; **E:** Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 1993; **F:** Vega-Cendejas, 1993; **G:** McKay y Schneider, 1995; **H:** Jarre et al., 1991.

3.2.6. Matriz depredador/presa (DC_{ji})

La matriz depredador/presa representa la fracción de las presas en la dieta del depredador y principalmente depende de la biomasa de la presa. La dieta para los diferentes grupos fueron obtenidos de diversos estudios estomacales para la especie más representativa, en algunos casos, cuando no había información de la especie se

procedió a tomar de otra similar del mismo grupo, suponiendo que no existen cambios significativos. Las referencias de los datos se muestran en la Tabla 4.

Tabla 4. Referencias de las dietas para las especies representantes usadas en el modelo de Seybaplaya.

Grupo	Referencia
Delfines (<i>Tursiops truncatus</i>)	Barros y Odel, 1995; Zetina-Rejón, 2004
Aves (Petreles, Fragatas, Gaviotas)	Zetina-Rejón, 2004
Tortugas (<i>Chelonia mydas</i>)	Zetina-Rejón, 2004
Bagres (<i>Bagre marinus</i>)	Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1988
Barracudas (<i>Sphyraena barracuda</i>)	Sierra et al., 1994
Camarones (<i>Farfantepenaeus duorarum</i>)	Zetina-Rejón, 2004
Chopas (<i>Stegastes fuscus</i>)	Hernández et al., 2008
Cintillas (<i>Trichiurus lepturus</i>)	Bowman et al., 2000
Cobias (<i>Rachycentron canadum</i>)	Franks et al., 1996; Arendt et al., 2001
Corvinas (<i>Cynoscion nebulosus</i>)	Tapia-García et al., 1988; Zetina-Rejón, 2004
Jureles y Pámpanos (<i>Caranx crysos</i>)	Sierra et al., 1994; Chávez-López, 1999
Lisas (<i>Mugil curema</i>)	Gámez et al., 2014
Macabíes (<i>Elops saurus</i>)	Zetina-Rejón et al., 2003
Meros (<i>Epinephelus morio</i>)	Brulé et al., 1994
Mojarras (<i>Eucinostomus argenteus</i>)	Aguirre-León y Yáñez-Arancibia, 1986
Ostras (<i>Cassostrea virginica</i>)	Zetina-Rejón, 2004
Pargos (<i>Lutjanus griseus</i>)	Rivera-Arriaga et al., 1995; Pérez-Díaz et al., 2007
Pulpo (<i>Octopus maya</i>)	Zetina-Rejón, 2004
Rayas (<i>Dasyatis americana</i>)	Aguilar et al., 2012; Cu-Salazar et al., 2012
Robalos (<i>Centropomus undecimalis</i>)	Díaz-González y Soto, 1988
Roncos (<i>Haemulon plumieri</i>)	Yáñez-Arancibia et al., 1985c; Hernández et al., 2008
Sargos (<i>Archosargus probatocephalus</i>)	Castillo-Rivera et al., 2007
Sierras y Peto (<i>Scomberomorus regalis</i>)	Moreno-Sánchez et al., 2011
Tiburones (<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>)	Bowman et al., 2000; García-Álvarez, 2014
Epifauna (gasterópodos, equinodermos)	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Infaua (Amphipoda, Polychaeta)	Manickhand-Heileman et al., 1998a
Zooplancton	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003

3.3. Balanceo y consistencia del modelo

Para que el modelo pueda estar equilibrado se debe cumplir el supuesto de la segunda ecuación maestra de EcE (ecuación 3). Si el requerimiento total de energía de un grupo en particular excediera su propia producción tomando en cuenta la energía necesaria para la respiración, entonces la ecuación se encuentra fuera de balance. Uno de los parámetros esenciales para medir el grado de desbalance es a través de la EE_i , este valor debe comprender un intervalo de $0 \leq EE_i \leq 1$. Un valor $EE_i > 1$ indica que la demanda total de energía excede la producción total y el mantenimiento de ese grupo. Un indicativo detectado en el modelo es que los depredadores generaban una mayor mortalidad con respecto a otros grupos, por tal motivo se procedió a disminuir y ajustar la matriz depredador/presa en base a la dieta de cada grupo en el sistema.

Otros de los criterios utilizados para evaluar el modelo en equilibrio es a través de los trabajos y resultados de Christensen et al. (2000) el cual son utilizados como indicadores de diagnóstico de un adecuado balance del sistema:

I.- La eficiencia bruta de conversión de alimento (GE_i) debe comprender valores para la mayoría de los grupos entre $0.1 < GE_i \leq 1$. Estos corresponden a la razón entre la producción (P) y el consumo (Q), dado que el consumo de la mayoría de los grupos es de 3-10 veces más alta que su producción.

II.- La tasa de respiración/asimilación debe ser inferior a 1, debido a que la respiración no debe exceder la asimilación. Para los depredadores topos puede tomar valores cercanos a 1, debido a que su producción es relativamente baja, pero para especies de niveles tróficos bajos la relación será menor.

III.- El cociente producción/respiración debe comprender valores <1 .

IV.- La respiración debe ser un flujo positivo.

V.- El flujo hacia el detritus debe ser positivo para todos los grupos.

El análisis de consistencia de las salidas de los datos del modelo fue evaluado a través de los criterios de Link (2010), el cual es un análisis conocido como PREBAL (análisis de pre-balance), para evaluar si el modelo respeta algunos principios ecológicos y pesqueros básicos del sistema de forma equilibrada para cada uno de los grupos funcionales que conforman el ecosistema modelado.

3.3.1. Incertidumbre y calidad de datos del modelo

Para medir la incertidumbre y calidad de datos del modelo fue a través de la rutina básica de Pedigrí de EcE, que sirvió para evaluar cada dato de entrada y su confiabilidad (Funtowicz y Ravetz, 1990). En este procedimiento se asignó un valor con un intervalo de 0 a 1; donde 0 corresponde la calificación más baja del valor de entrada y 1 significa datos con una mayor calidad para el modelo. En la Tabla 5 se describen los criterios y el intervalo de confianza incluidos en EcE para describir la incertidumbre del modelo y en la Tabla 6 se muestran las calificaciones asignadas a los grupos para los datos de entrada del modelo.

Tabla 5. Valores asignados en el Pedigrí de EcE para los datos de entrada del modelo. IC= intervalo de confianza.

Criterio	Índice	IC (+/- %)
Biomasa		
Estimado por EcE	0	80
Tomado de otro modelo	0	80
Asumido	0	80
Método aproximado o indirecto	0.4	50
Basado en muestreo, baja precisión	0.7	30
Basado en muestreo, alta precisión	1	10
P/B y Q/B		
Estimado por EcE	0	80
Asumido	0.1	70
Tomado de otro modelo	0.2	60
Relación empírica	0.5	50
Grupo similar, especie similar, ecosistema similar	0.6	40
Grupo similar, especie similar, mismo ecosistema	0.7	30
Mismo grupo, misma especie, ecosistema similar	0.8	20
Mismo grupo, misma especie, mismo ecosistema	1	10
Dietas		
Conocimiento general de la especie o grupo relacionados	0	80
De otro modelo	0	80
Conocimiento general del mismo grupo o especie	0.2	60
Estudio cualitativo de la composición de dieta	0.5	50
Estudio cuantitativo pero limitado de la composición de dieta	0.7	30
Estudio cuantitativo, detallado de la composición de dieta	1	10
Capturas		
Asumido	0.1	70
De otro modelo	0.1	70
Estadísticas de la FAO	0.2	80
Estadísticas nacionales	0.5	50
Estudios locales, incompletos o de baja precisión	0.7	30
Estudios locales, completos de alta precisión	1	10

Tabla 6. Calificación asignada para el cálculo del Pedigrí con respecto a los datos de entrada del modelo. 0 corresponde la calificación más baja del valor de entrada y 1 significa datos con una mayor calidad para el modelo.

Grupo	Biomasa	P/B	Q/B	Dietas	Capturas
Delfines	0	0.2	0.2	0	
Aves	0	0.2	0.2	0	
Tortugas	0	0.2	0.2	0	
Bagres	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Barracudas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Camarones	0	0.2	0.2	0	0.1
Chopas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Cintillas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Cobias	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Corvinas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Jureles y Pámpanos	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Lisas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Macabés	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Meros	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Mojarras	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Ostras	0	0.2	0.2	0	0.1
Pargos	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Pulpo	0	0.2	0.2	0.5	0.1
Rayas	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Robalos	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Roncos	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Sargos	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Sierras y Peto	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Tiburones	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7
Epifauna	0.4	0.2	0.2	0	
Infauna	0.4	0.2	0.2	0	
Zooplancton	0	0.2	0.2	0	
Fitoplancton	0.4	0.2			
Pastos marinos	0	0.2			
Detritus	0.4				

3.4. Caracterización trófica y atributos del ecosistema

La estructura trófica y funcionamiento del ecosistema costero de Seybaplaya fue descrita y medida a través de los atributos de los grupos funcionales, flujos de energía totales (magnitud de los flujos de entrada y salida entre grupos) y las interacciones entre cada elemento del sistema. Estos indicadores pueden ayudar a conocer el estado de madurez y salud del ecosistema modelado (Christensen y Pauly, 1992). Además, de identificar cambios que pudieran manifestarse en el ecosistema.

3.4.1. Nivel trófico

El nivel trófico permite obtener información sobre la posición de los organismos en la trama alimenticia. EcE proporciona el nivel trófico (NT) de cada grupo (Odum y Heald, 1975), salvo para los productores primarios y el detritus a los cuales se asigna arbitrariamente un nivel igual a 1.

Mediante la siguiente ecuación podemos determinar el NT.

$$NT_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j \quad \text{ecuación (9)}$$

donde n es el número de grupos funcionales, NT_i es el nivel trófico del grupo i, NT_j es el nivel trófico del grupo j, DC_{ij} es la proporción de la presa de j en la dieta del depredador i.

3.4.2. Índice de omnivoría (IO)

Es una medida de la distribución de las interacciones tróficas dentro del ecosistema. El índice es calculado por el modelo como la varianza del nivel trófico de las distintas presas del depredador (Pauly et al., 1993).

Se representa mediante la siguiente ecuación:

$$IO_i = \sum_{jj}^n [NT_j - (NT_i - 1)]^2 \cdot DC_{ij} \quad \text{ecuación (10)}$$

donde NT_j es el nivel trófico de la presa j , NT_i es el nivel trófico del depredador i , DC_{ij} la proporción de la presa j en el alimento del depredador i .

Cuando se calcula el valor del IO y proporciona como resultado 0, indica que el consumidor se alimenta sobre un solo nivel trófico, pero si se obtiene un valor alto esto indica que se alimenta de muchos niveles tróficos.

3.4.3. Flujos totales

Son las sumas de todos los flujos dentro del sistema y es estimada a través de los cuatro componentes de los flujos del ecosistema: consumo total, exportación, respiración y flujo total hacia el detritus. Con estos elementos se determina las transferencias y el tamaño total del sistema (Ulanowicz, 1986).

3.4.4. Índice de conexión (IC)

Es el número de conexiones existente dentro de la red y el número teórico posible de ellos. Puede ser estimado como $(N-1)^2$ y se ha detectado que el número de conexiones existentes es aproximadamente proporcional al número de grupos dentro del sistema (Nee, 1990), por tal motivo la conexión lineal conforme aumenta la madurez del ecosistema puede llegar a generar una red trófica dentro del sistema (Odum, 1971).

El IC se representa de la siguiente manera:

$$IC \propto N/(N-1)^2 \approx 1/(N-1) \quad \text{ecuación (11)}$$

3.4.5. Índice de reciclaje

Es la fracción de las transferencias totales de un ecosistema que es reciclada (Finn, 1976). Un detalle en el valor de éste índice con respecto a la unidad que se maneja en EcE, es su variación ya que los nutrientes son más reciclados que las energías o biomásas en el sistema.

3.4.6. Indicadores de crecimiento y desarrollo

Los indicadores de crecimiento y desarrollo propuestos por Ulanowicz (1986) para comparar el estado de organización de la red trófica del ecosistema costero modelado fueron: Ascendencia (A), Overhead (O) y capacidad de desarrollo (C).

La ascendencia es un atributo que relaciona el tamaño y la organización del sistema. El crecimiento se refiere al total de flujos de energía existentes y el desarrollo al contenido de la información en el sistema. Así mismo está relacionado con la madurez y salud del ecosistema. Este indicador fue calculado como sigue:

$$A = \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{i.} T_{.j}} \right) \quad \text{ecuación (12)}$$

donde T_{ij} es el flujo de energía del grupo funcional i (presa) a otro grupo funcional j (depredador) y $T_{..}$ representa los flujos totales de energía el cual se expresa de la siguiente forma:

$$T_{..} = \sum_{ij} T_{ij} \quad \text{ecuación (13)}$$

La ascendencia tiene un límite superior denominado capacidad de desarrollo (C), y se estima como:

$$C = \sum_{ij} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij}}{T_{..}} \right) \quad \text{ecuación (14)}$$

La diferencia entre la ascendencia y capacidad de desarrollo es conocida como “overhead (O)” y refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones externas (Ulanowicz, 1986). Este índice se calcula como sigue:

$$O = - \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij}^2}{T_{i.} T_{.j}} \right) \quad \text{ecuación (15)}$$

donde T_{ij} es el flujo de energía del grupo funcional i a otro grupo funcional j , T_i representa el flujo total de energía del grupo funcional i y T_j representa el flujo total de energía del grupo funcional j .

3.4.7. Impactos tróficos mixtos

Tomando en consideración la relación directa o indirecta de los grupos funcionales con la red trófica del sistema (incluyendo competencia), se pueden detectar y estimar los impactos tróficos en la estructura y funcionamiento del ecosistema (Ulanowicz y Puccia, 1990). Dicho efecto puede ser positivo cuando depende de la proporción de la presa en la dieta del depredador y el impacto negativo dependerá de la proporción de la depredación total en la presa que es causada por el depredador. El resultado de los efectos produce una matriz que representa las interacciones entre los grupos que impactan y los grupos impactados. Los valores de la matriz se calculan de la siguiente manera:

$$M_{ij} = DC_{ij} - FC_{ij} \quad \text{ecuación (16)}$$

donde M_{ij} es el impacto trófico mixto, DC_{ij} la composición de la dieta que expresa cuanto de j contribuye a la dieta i y FC_{ij} la proporción de las pérdidas dadas por la depredación sobre j debido al depredador i .

3.4.8. Agregación trófica

La estructura trófica fue agregada en niveles tróficos *sensu* Lindeman (1942), usando el enfoque propuesto por Ulanowicz (1995). Esta rutina calcula los niveles tróficos fraccionales, los resultados de este análisis es presentado a través de importaciones (solamente al nivel trófico I), el consumo por los depredadores, las exportaciones, los flujos a detritus, la respiración y las transferencias totales. Adicionalmente es un indicativo para calcular la biomasa y eficiencia de transferencia por cada sección o nivel trófico.

3.4.9. Índice de especie clave

El índice de especie clave fue usado para identificar los grupos funcionales que son clave en la trama trófica del ecosistema, y principalmente porque están en función del impacto de un grupo sobre los demás. El índice es calculado a partir del impacto trófico mixto y de su biomasa. El método usado para el presente trabajo fue el propuesto por Libralato et al. (2006), quien clasifica como más importantes aquellos grupos que poseen una biomasa alta y un elevado impacto trófico en el sistema (Coll et al., 2013b).

El índice se calcula de la siguiente manera:

$$KS_i = \text{Log} (TI_i * (1 - p_i)) \quad \text{ecuación (17)}$$

donde KS_i es el índice de especie clave, TI_i es el impacto trófico mixto neto (excluyendo el canibalismo) y p_i es la contribución de la biomasa del grupo funcional a la biomasa total de la red trófica del sistema, excluyendo el detritus.

4. RESULTADOS

4.1. Construcción del modelo trófico

Con base en los valores de entrada del modelo varios grupos resultaron estar fuera de balance con respecto a los flujos de energía ya que la EE tomó valores >1 . Se procedió a realizar ajustes mínimos en la matriz de dietas, ya que esto indica un exceso de consumo sobre la producción (alta mortalidad por depredación) (Anexo 2). Este proceso se realizó hasta obtener un modelo balanceado, donde los valores de la EE fueran <1 .

La consistencia del modelo fue analizada en referencia a variables fisiológicas de acuerdo con Christensen y Pauly (1995), la proporción producción/consumo (P/Q) que representa la eficiencia de conversión alimentaria, presentó valores normales de 0.01 y 0.36 para la mayoría de los grupos funcionales (Tabla 7), esto se confirmó ya que los mayores valores fueron para los grupos funcionales con niveles tróficos inferiores (Figura 2).

La respiración/asimilación (R/A) presentó valores de 0.55 y 0.99, no excediendo valores a 1, ya que la respiración no puede ser mayor que la asimilación. En este caso se obtuvieron resultados como lo previsto, ya que los valores fueron mayores para los niveles tróficos superiores (Figura 2). El cociente de producción/respiración (P/R) mostró valores consistentes. Este cociente puede tomar cualquier valor positivo, pero las restricciones termodinámicas limitan el verdadero intervalo, el cual no debe exceder a 1, en este caso sucedió como lo esperado.

Tabla 7. Datos de entrada y resultados básicos del modelo. Los datos en negrita fueron estimados por el modelo. NT= nivel trófico, B/H= biomasa del habitat, P/B= cociente producción/biomasa, Q/B= cociente consumo/biomasa, EE= eficiencia ecotrófica, P/Q= cociente producción/consumo, R/A = cociente respiración/asimilación, P/R= cociente producción/respiración, R/B= cociente respiración/biomasa.

Grupo	NT	B/H (t/km ²)	P/B (año)	Q/B (año)	EE	P/Q	R/A	P/R	R/B (año)
Delfines	3.5	0.016	0.100	33.50	0.975	0.002	0.996	0.003	26.70
Aves	3.9	0.001	0.100	75.00	0.821	0.001	0.998	0.001	59.90
Tortugas	2.8	0.287	0.150	3.50	0.806	0.042	0.946	0.056	2.65
Bagres	2.7	0.158	0.451	6.30	0.973	0.071	0.910	0.098	4.58
Barracudas	3.7	0.003	0.254	3.70	0.864	0.068	0.913	0.094	2.70
Camarones	2.2	0.241	12.670	35.17	0.949	0.360	0.549	0.819	15.46
Chopas	2.9	0.0009	1.562	15.10	0.844	0.103	0.870	0.148	10.51
Cintillas	3.5	0.010	0.472	4.80	0.847	0.098	0.876	0.140	3.36
Cobias	3.5	0.015	0.603	3.10	0.866	0.194	0.756	0.321	1.87
Corvinas	3.2	0.016	0.353	4.40	0.940	0.080	0.899	0.111	3.16
Jureles y Pámpanos	3.0	0.128	0.752	9.20	0.948	0.081	0.897	0.113	6.60
Lisas	2.0	0.003	0.415	17.80	0.808	0.023	0.970	0.030	13.82
Macabíes	3.2	0.027	0.617	9.50	0.858	0.065	0.918	0.088	6.98
Meros	3.8	0.001	0.422	4.00	0.883	0.105	0.868	0.152	2.77
Mojarras	2.7	0.001	1.759	15.80	0.915	0.111	0.860	0.161	10.88
Ostras	2.0	0.589	6.900	23.00	0.196	0.300	0.625	0.600	11.50
Pargos	3.0	0.037	0.522	5.70	0.974	0.091	0.885	0.129	4.03
Pulpo	2.9	0.380	1.120	3.56	0.513	0.314	0.606	0.648	1.72
Rayas	3.2	0.029	0.204	8.70	0.958	0.023	0.970	0.030	6.75
Robalos	3.0	0.069	0.531	4.50	0.713	0.118	0.852	0.173	3.06
Roncos	2.8	0.087	0.381	10.10	0.895	0.037	0.952	0.049	7.69
Sargos	2.8	0.001	0.699	5.00	0.970	0.139	0.825	0.211	3.30
Sierras y Peto	3.4	0.090	0.351	9.20	0.979	0.038	0.952	0.050	7.00
Tiburones	3.3	0.022	0.786	16.80	0.901	0.046	0.941	0.062	12.65
Epifauna	2.7	2.500	2.120	8.50	0.308	0.249	0.688	0.452	4.68
Infaua	2.0	37.400	4.850	24.20	0.182	0.200	0.749	0.334	14.51
Zooplancton	2.0	1.127	18.95	71.97	0.832	0.263	0.670	0.490	38.62
Fitoplancton	1.0	45.500	3.670	—	0.346	—	—	—	—
Pastos marinos	1.0	76.774	10.240	—	0.466	—	—	—	—
Detritus	1.0	4.000	—	—	0.622	—	—	—	—

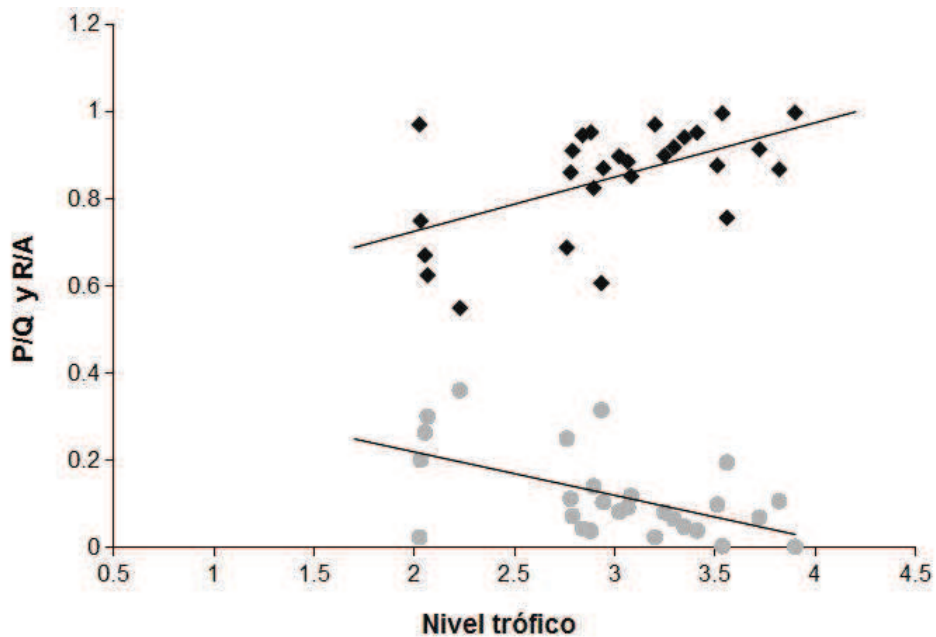


Figura 2. Tendencia de los cocientes de P/Q (●) y R/A (♦), con respecto al nivel trófico de los grupos funcionales.

4.2. Incertidumbre del modelo

Con referencia a los valores asignados en la rutina de Pedigrí, EcE calculó un índice de pedigrí (IP= 0.66), el cual indica un modelo con calidad de datos de entrada aceptable para el ecosistema costero de Seybaplaya. El índice de pedigrí para el presente estudio coloca al modelo construido en el rango superior de la clasificación propuesta por Morissette (2007) (<0.2, 0.2–0.399, 0.4–0.599, ≥ 0.6) para 150 modelos de todo el mundo aplicando EcE (IP= 0.164 a 0.676). En particular los modelos tróficos evaluados para el suroeste del Golfo de México y diferentes entidades indican un IP con un rango de 0.47 a 0.7, esto nos indica modelos con calidades aceptables (Tabla 8).

Tabla 8. Principales valores de IP obtenidos para diferentes ecosistemas modelados aplicando EcE.

Ecosistema modelado	IP	Periodo	Referencia
Laguna de Términos, Campeche (comparación temporal)	(0.58, 0.48, 0.47)	(1980,1998, 2011)	Abascal-Monroy, 2014
Plataforma continental de Veracruz	0.72	2005	Cruz-Escalona, 2005
Plataforma continental de Tabasco	0.55	2005	Cabrera-Neri, 2005
Plataforma continental de Jalisco y Colima.	0.50	2005	Galván-Piña, 2005
Ecosistema bentónico de Sinaloa	0.57	1994/95 y 2006/07	Hernández-Padilla, 2012
Bahía Navidad, Jalisco (periodo frio, seco y El Niño)	(0.49, 0.52, 0.56)	1995-1998	Lara-Mendoza, 2009

El diagnostico PREBAL aplicado bajo las reglas de oro de Link (2010), demostró que los resultados del modelo cumplen con los principios ecológicos y pesqueros básicos esperados del modelo. La lista del chequeo pre-balance son descritas en la Tabla 9 y en la Figura 3 se muestra el análisis gráfico de los parámetros evaluados y los principales resultados obtenidos. La mayor biomasa se encuentra en los primeros niveles tróficos y conforme aumenta a lo largo de la trama trófica disminuye hasta los depredadores topos y/o niveles tróficos superiores, la relación de Q/B, P/B y R/B disminuye de igual forma a lo largo de los niveles tróficos, únicamente la excepción es para los homeotermos (aves y delfines) que mantienen constante su temperatura corporal y requieren el suministro continuo de energía y el zooplancton por su elevada producción.

Tabla 9. Diagnostico propuesto por Link (2010) y análisis resultante del modelo, usado para la evaluación del modelo trófico de Seybaplaya. B= biomasa, Q= consumo, P= producción, PP= producción primaria, R= respiración, NT= nivel trófico.

Diagnostico de Link (2010)		Análisis resultante del modelo	
Diagnostico	Reglas de oro	Estatus	Observación
(1). B a través de grupos y NT (detritus omitido)	La biomasa debe abarcar 5-7 órdenes de magnitud	Razonable	Cumple
	5–10% declina a lo largo que incrementa el NT	Bien	Declina conforme aumenta el NT hasta niveles superiores
(2). Relación de B	Pocos grupos por encima o por debajo de la pendiente de la línea	Moderado	Excepción del grupo de aves (NT alto)
	B de depredador menor que la de su presa	Adecuado	Cumple
	Distribución equitativa de B para NT comparables	Razonable	Visible en grupos de peces con NT intermedio
	Mayor grupo presente en las principales vías de flujo trófico	Bien	Los mayores flujos y ciclos se dan en los NT intermedios (II y III)
(3). Tasas vitales a través de grupos y NT (detritus omitido)	Decline de Q/B, P/B y R/B conforme aumenta el NT	Bien	Excepción para homeotermos con NT superior
	Pocos grupos notablemente por encima o por debajo de la pendiente de la línea	Razonable	Excepción para homeotermos con NT superior

Continúa.

Diagnostico	Reglas de oro	Estatus	Observación
(4). Relación de tasas vitales	Tasas vitales de los depredadores menor que la de sus presas	Razonable	Excepción para homeotermos
	P/B a través de grupos menor que la PP	Razonable	Excepción del grupo del zooplancton
	P/Q <1 para cada grupo	Bien	Todos los grupos cumplen
	P/R <1 para cada grupo	Bien	Todos los grupos cumplen
(5). Producción total y traslado	Parámetros P, Q y R disminuyen al incrementar el NT	Razonable	Excepción para homeotermos
	El Q ejercido sobre un grupo debe ser menor que su P	Bien	Cumple la relación depredador-presa
	Las capturas deben ser menor que P de un grupo	Bien	Cumple
	Las capturas deben compararse con el Q ejercido del grupo	Bien	Cumple

Los grupos que se encuentran en lo niveles tróficos superiores presentan una menor producción por el aumento de las demandas metabólicas y, por tanto de consumo por unidad de masa corporal (Peters, 1983).

Estos puntos suelen ser una de las principales vías de evaluación en cualquier modelación y primordialmente para determinar la consistencia del modelo.

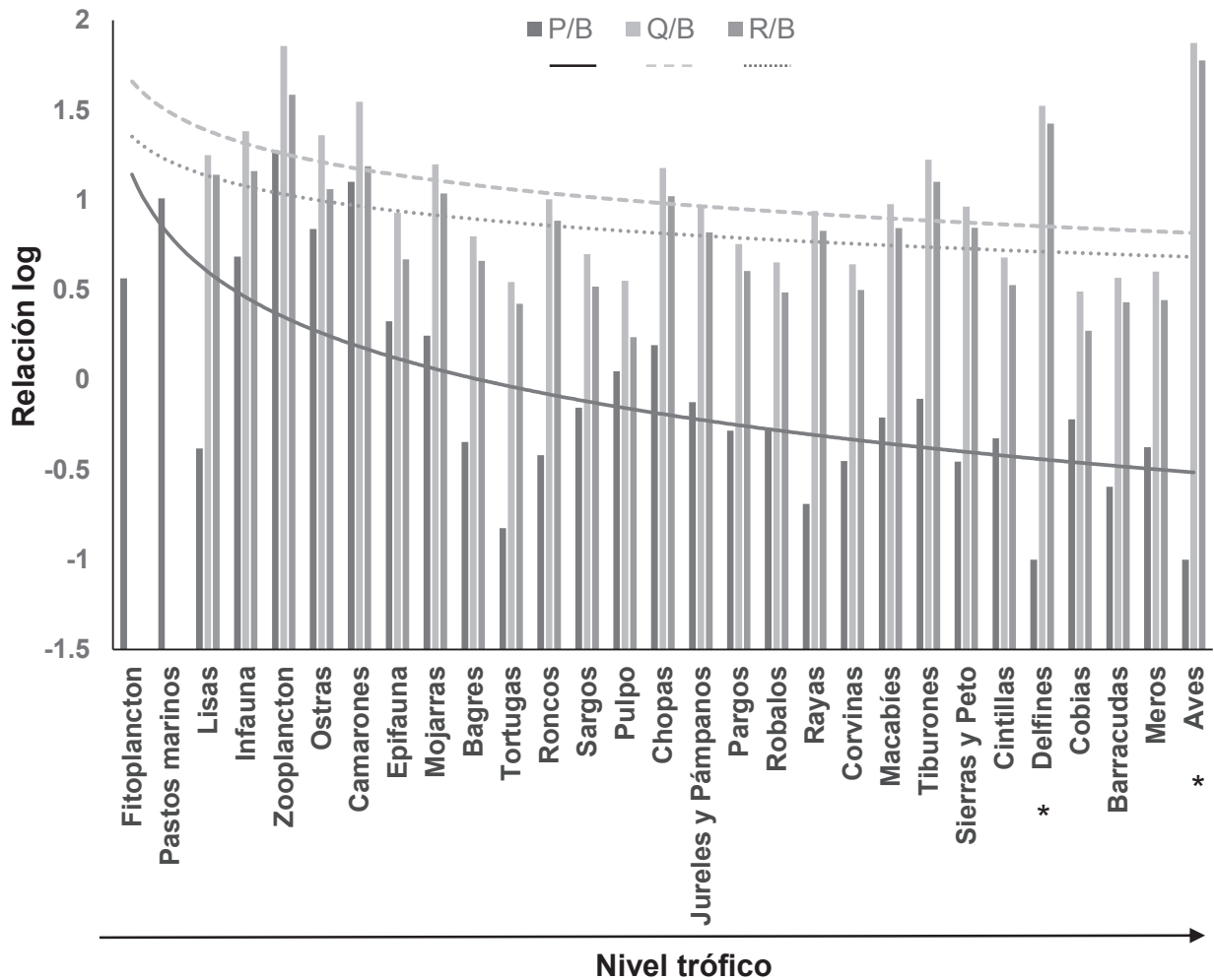


Figura 3. Tasas vitales de los grupos funcionales y niveles tróficos (incrementa de izquierda a derecha). También se dan las líneas de tendencia. B= biomasa, Q= consumo, P= producción, R= respiración y proporciones derivadas. Homeotermos están marcados con asterisco

4.3. Caracterización trófica y atributos del ecosistema

De acuerdo con los resultados obtenidos del modelo los mayores valores de biomasa dentro del ecosistema costero de Seybaplaya fueron para los productores primarios: pastos marinos y fitoplancton ($B= 76.7 \text{ t/km}^2$ y $B= 45.5 \text{ t/km}^2$ respectivamente) (Figura

4). Seguido por los grupos de invertebrados del orden del NT: II como son: infauna ($B= 37.4 \text{ t/km}^2$) y epifauna ($B= 2.5 \text{ t/km}^2$).

El modelo de Seybaplaya indica que un 74% de la biomasa está conformada por el NT= I (incluyendo detritus), un 25% por los consumidores primarios y secundarios del NT= II y el 1% para el NT= III y depredadores topes. Además, los grupos de peces que mostraron una mayor biomasa estuvieron conformados por los jureles y pámpanos ($B= 0.128 \text{ t/km}^2$), sierras y peto ($B= 0.090 \text{ t/km}^2$) y roncós ($B= 0.087 \text{ t/km}^2$). Los grupos de peces con menor biomasa fueron las chopas ($B= 0.0009 \text{ t/km}^2$), meros (0.0012 t/km^2) y los sargos ($B= 0.0014 \text{ t/km}^2$). En general la biomasa de los peces para el sistema fue de 0.34% con respecto a los otros grupos del ecosistema.

Los mayores valores de P/B fueron obtenidos de los grupos ubicados en los primeros niveles tróficos como el zooplancton ($P/B= 18.95/\text{año}$), pastos marinos ($P/B= 10.24/\text{año}$), o bien aquellos que son sometidos a explotación pesquera como lo es el caso del grupo de camarones ($P/B= 12.67/\text{año}$), ya que estos grupos presentan una alta producción y un rápido crecimiento (Tabla 7).

La EE comprendió valores entre 0.183 y 0.979. La menor EE fue para el grupo de la infauna y el mayor valor para el caso de sierras y peto, esto indica que los grupos con una $>EE$ presentan una alta depredación y una presión muy fuerte por pesca, mientras que un valor bajo muestra poca depredación por otro grupo y no es capturado (Tabla 7).

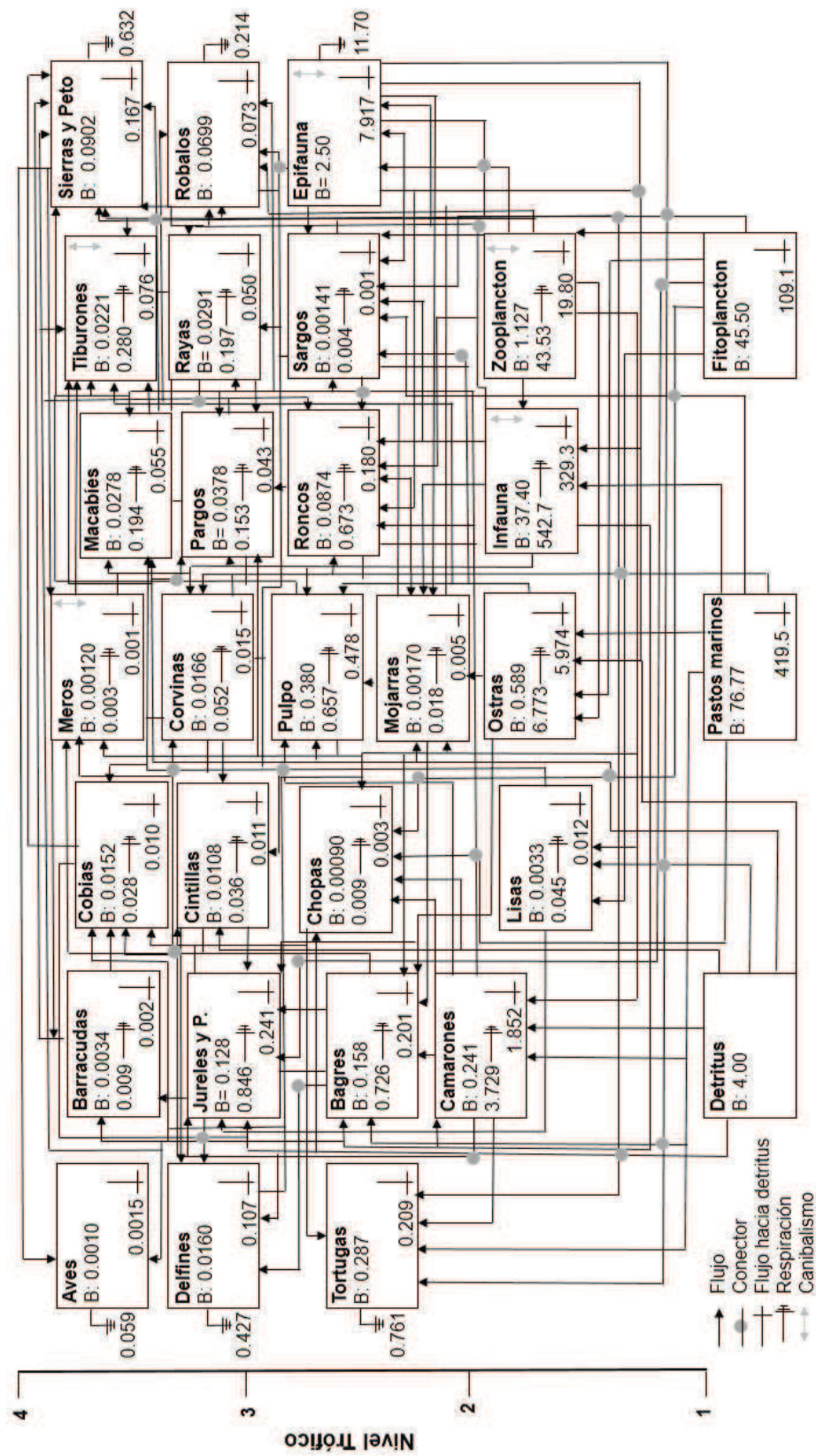


Figura 4. Diagrama de flujos del ecosistema costero de Seybaplaya. Las cajas se distribuyen de acuerdo a su nivel trófico. B= biomasa de los grupos funcionales. Los flujos están expresados en t/km²/año.

4.4. Nivel trófico

El nivel trófico medio de las capturas fue relativamente bajo con un valor de 2.38, encontrándose la extracción de los recursos en los grupos principales de camarones (0.490 t/km²/año), moluscos (0.0477 t/km²/año), jureles y pámpanos (0.0164 t/km²/año), sierras y peto (0.0133 t/km²/año), roncós (0.0116 t/km²/año) y bagres (0.0106 t/km²/año). Los grupos que se encontraron dentro de los depredadores topos con un nivel trófico superior fueron las aves (NT= 3.9); los meros (NT= 3.8), las barracudas (NT= 3.7) y las cobias (NT= 3.5) (Figura 4). El 91% de las capturas de Seybaplaya se obtienen en el NT= II, que comprenden escamas (Y= 4%), moluscos (Y= 8%) y camarón (Y= 79%). El NT= III, sólo aporta el 9% de escamas.

4.5. Índice de omnivoría

El índice de omnivoría del sistema (IO) presentó un valor de 0.192, esto indica que la mayoría de los consumidores del sistema presentan, en menor o mayor grado una dieta generalistas. (Tabla 10). Los grupos que presentaron los mayores valores fueron las aves (IO= 0.58), sargos (IO= 0.51), roncós (IO= 0.50) y jureles y pámpanos (IO= 0.49). Además, los menores valores fueron para las rayas (IO= 0.02) y las lisas (IO= 0.02).

4.6. Flujos totales

En la Tabla 11 se muestran los datos de las estadísticas básicas del modelo trófico de Seybaplaya y los indicadores ecosistémicos obtenidos a partir de la aplicación de EcE. El 31% fluye hacia el detritus, 21% es utilizado en el proceso de respiración, el flujo de consumo fue de 36% y el 12% es exportación, que principalmente es el flujo que va hacia la pesca.

Tabla 10. Índices clave estimados por EcE para cada grupo del ecosistema costero de Seybaplaya.

Grupo	Flujo a detritus (t/km ² /año)	Eficiencia neta	Índice de Omnivoría
Delfines	0.107	0.003	0.087
Aves	0.015	0.001	0.038
Tortugas	0.209	0.053	0.582
Bagres	0.201	0.089	0.242
Barracudas	0.002	0.086	0.097
Camarones	1.851	0.450	0.184
Chopas	0.002	0.129	0.339
Cintillas	0.011	0.123	0.283
Cobias	0.010	0.243	0.254
Corvinas	0.014	0.100	0.195
Jureles y Pámpanos	0.240	0.102	0.495
Lisas	0.012	0.029	0.025
Macabíes	0.055	0.081	0.227
Meros	0.001	0.132	0.134
Mojarras	0.005	0.139	0.383
Ostras	5.973	0.375	0.064
Pargos	0.043	0.114	0.279
Pulpo	0.477	0.393	0.164
Rayas	0.050	0.029	0.023
Robalos	0.073	0.147	0.165
Roncos	0.180	0.047	0.500
Sargos	0.001	0.174	0.518
Sierras y Peto	0.166	0.047	0.142
Tiburones	0.075	0.058	0.117
Epifauna	7.9168	0.311	0.221
Infauna	329.274	0.250	0.031
Zooplancton	19.799	0.329	0.052
Fitoplancton	109.133		
Pastos marinos	419.465		
Detritus			0.276

Además de los parámetros que describen el tamaño del sistema se obtuvieron los flujos totales (tamaño total del sistema) fue 2,886.56 t/km²/año, una biomasa total de 165.520 t/km² (excluyendo al detritus) y una producción total de 1,169.14 t/km²/año.

Tabla 11. Resumen de estadísticos básicos del ecosistema costero de Seybaplaya.

Parámetro	Valores	Unidades
Suma de los flujos de consumo	1,038.03	t/km ² /año
Suma de los flujos de exportación	338.71	t/km ² /año
Suma de los flujos de respiración	614.43	t/km ² /año
Suma de los flujos a detritus	895.37	t/km ² /año
Flujo total del sistema	2,886.56	t/km ² /año
Suma de toda la producción	1,169.14	t/km ² /año
Nivel trófico medio de la captura	2.38	
Eficiencia gruesa del sistema	0.001	
Producción primaria neta calculada	953.15	t/km ² /año
Producción primaria total/respiración total (PPT/FTR)	1.55	
Producción neta del sistema	338.71	t/km ² /año
Producción primaria total/biomasa total (PPT/BT)	5.75	
Producción primaria requerida	10.21	%
Biomasa total/flujos totales (BT/FTS)	0.05	año
Biomasa total (excluyendo detritus)	165.52	t/km ²
Capturas totales	0.61	t/km ² /año
Índice de conexión	0.23	
Índice de omnivoría del sistema	0.19	
Índice de Pedigrí	0.67	
Índice de reciclaje por depredación (sin detritus)	1.73	% transferencias por ciclo
Índice de reciclaje de Finn	14.80	% transferencias totales

Las capturas totales sostenidas por el sistema fueron de 0.61 t/km²/año. La conexión del sistema indicó que existe un 23% de enlaces tróficos del total posible. La producción primaria requerida para sostener las pesquerías fue de 10.2%. Este valor se encuentra entre los rangos propuestos para las zonas costeras productivas según lo descrito por Pauly y Christensen (1995).

Respecto a los grupos que presentaron un mayor gasto metabólico (respiración) fueron los consumidores primarios los cuales destacan la infauna (542.67 t/km²/año), zooplancton (43.53 t/km²/año) y la epifauna (11.70 t/km²/año). Los menores valores fueron encontrados en los niveles superiores, esto se debe a que presentan una producción baja, crecen lentamente, y tienen largos períodos de vida.

Los flujos totales a detritus fueron 895.37 t/km²/año. Los grupos que aportaron los mayores flujos fueron los productores primarios: pastos marinos y fitoplancton (419.5 t/km²/año y 109.1 t/km²/año) lo que representa un 59% del total del sistema, esto indica que los niveles tróficos I y seguidamente del nivel trófico II con 39.6% son los que aportan principalmente el 98% del flujo total del sistema (Tabla 10).

El análisis y resultados de los indicadores ecosistémicos (Tabla 11) según Odum (1969), el cociente de producción primaria total/ flujo total de respiración (PPT/FTR), el cociente de producción primaria total/biomasa total (PPT/BT) y el cociente entre la biomasa total/flujo total del sistema (BT/FTS), permiten caracterizar a la zona costera de Seybaplaya como un ecosistema que se encuentra en los procesos intermedios de maduración y posee un crecimiento adecuado y renovación de la población.

4.7. Índice de reciclaje

El índice de reciclaje de Finn presento un valor de 16.7% de todos los flujos que se reciclan en la red trófica. La longitud promedio de la ruta de reciclaje fue igual a 3.15, mismo que representa el número promedio de grupos por lo que pasa el flujo en la estructura trófica antes de salir.

4.8. Indicadores de crecimiento y desarrollo

Los resultados indican que el ecosistema posee un 30% de su capacidad total de desarrollo y una potencial de desarrollo del 70%, el cual sirve para responder ante algún evento adverso o estresante. Los mayores flujos para los tres índices estimados por EcE fueron los flujos internos y los flujos de respiración (Tabla 12).

Tabla 12. Índice de flujos totales para el ecosistema costero de Seybaplaya. Las unidades de los flujos son "flowbits".

Origen	Ascendencia (flowbits)	% A	Overhead (flowbits)	% O	Capacidad (flowbits)	% C
Importación	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Flujo interno	1,457.8	16.1	5,100.2	56.2	6,558.0	72.2
Exportación	139.9	1.5	296.6	3.3	436.5	4.8
Respiración	1,178.5	13	906.6	10	2,085.2	23
Total	2,776.2	30.6	6,303.4	69.4	9,079.6	100

4.9. Impactos tróficos mixtos

En la Figura 5 se muestran todos los impactos resultantes entre los grupos introducidos en el modelo de Seybaplaya. Los grupos con niveles tróficos bajos como pastos marinos, fitoplancton y epifauna tienen impactos positivos directos sobre varios grupos ya que están incluidos en la dieta de un gran número de consumidores que son el principal suministro de las exportaciones.

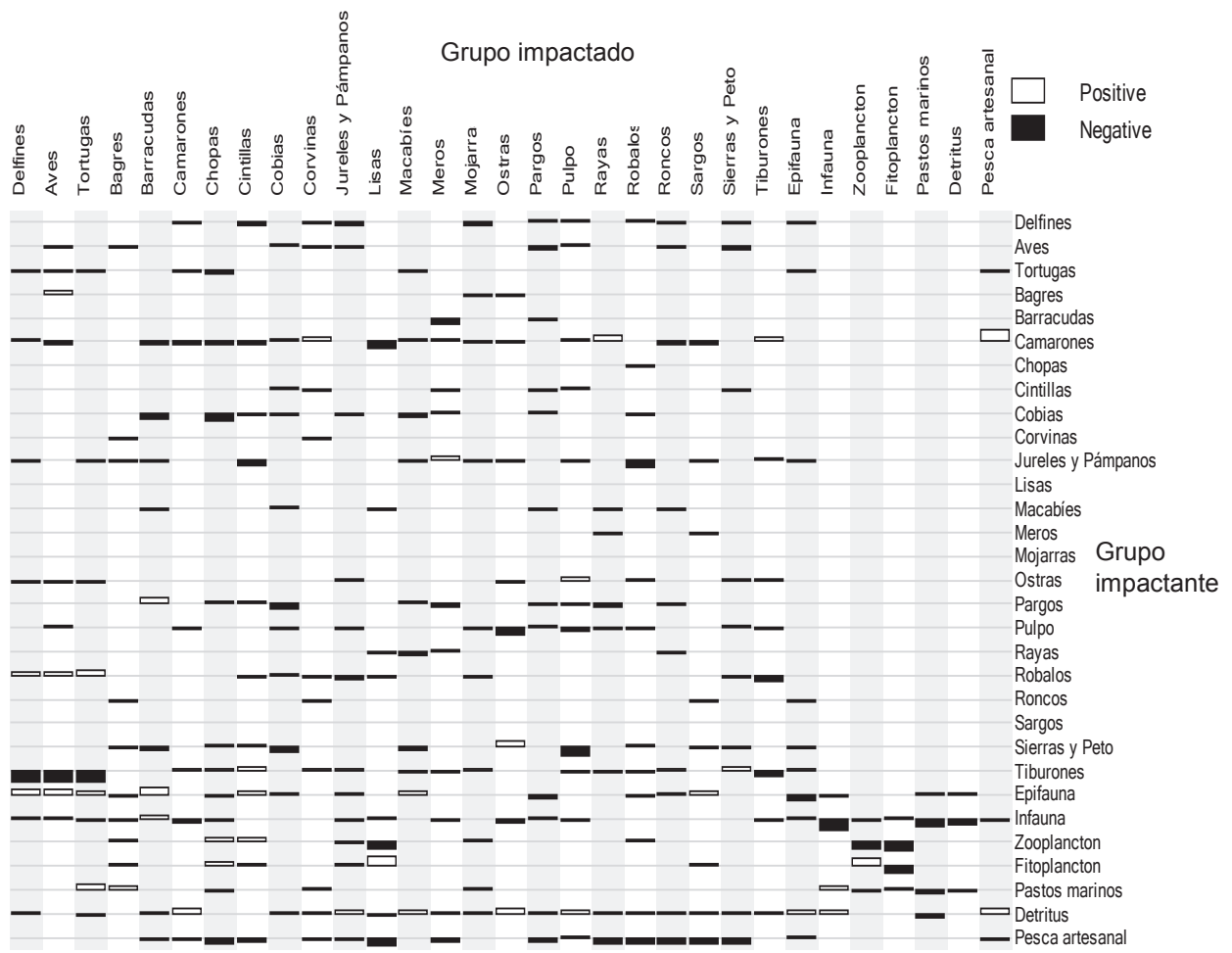


Figura 5. Representación de los impactos tróficos mixtos del ecosistema costero de Seybaplaya. Los impactos positivos están representados con las barras de color blanco mientras que los impactos negativos con barras de color negro.

Además, actúan de manera indirecta en la contribución y soporte del detritus. En el caso del grupo de camarones con $NT= 2.2$ constituyen una fuente importante de alimento para la mayoría de las especies y representa un impacto positivo para la pesca artesanal ya que son el principal suministro de las exportaciones.

Los grupos que tienen un mayor impacto negativo sobre sí mismo son el zooplancton, la infauna y los tiburones a pesar de favorecer sobre la biomasa de muchos organismos puede verse reducida por las altas tasa de competencia al grado de mostrar un aumento de canibalismo. El grupo de los tiburones fue el que presentó un mayor efecto negativo sobre niveles tróficos superiores debido a la alta depredación sobre sus presas (delfines, aves y tortugas) representando un 6% del total del sistema. El grupo de los jureles y pámpanos presentó un efecto negativo sobre especies intermedias y forrajeras con una porcentaje de 7%, esto nos demuestra que depredadores tope tienen un efecto regulador sobre niveles tróficos inferiores y una relación de tipo "top-down". El grupo que mostró un mayor impacto positivo fue el detritus con un 12% esto nos muestra la importancia del flujo de detritus en la estructura y función de la trama trófica.

4.10. Agregación trófica

Se identificaron seis niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942). Los flujos totales del sistema están representados por los productores primarios y detritus con el 64%, el $NT= II$ representó el 34% y el resto 2% (Figura 6). La eficiencia de transferencia entre niveles trófico fue del 10%, un valor promedio que se ubica con lo reportado por Pauly y Christensen (1995) de 48 ecosistemas acuáticos usando el enfoque EcE. El nivel trófico que presentó un mayor gasto metabólico (respiración) fue el $NT= II$ con 96% con

respecto a los siguientes NT discretos. Las capturas se basan principalmente en especies pelágicas menores y forrajeras del NT II y III.

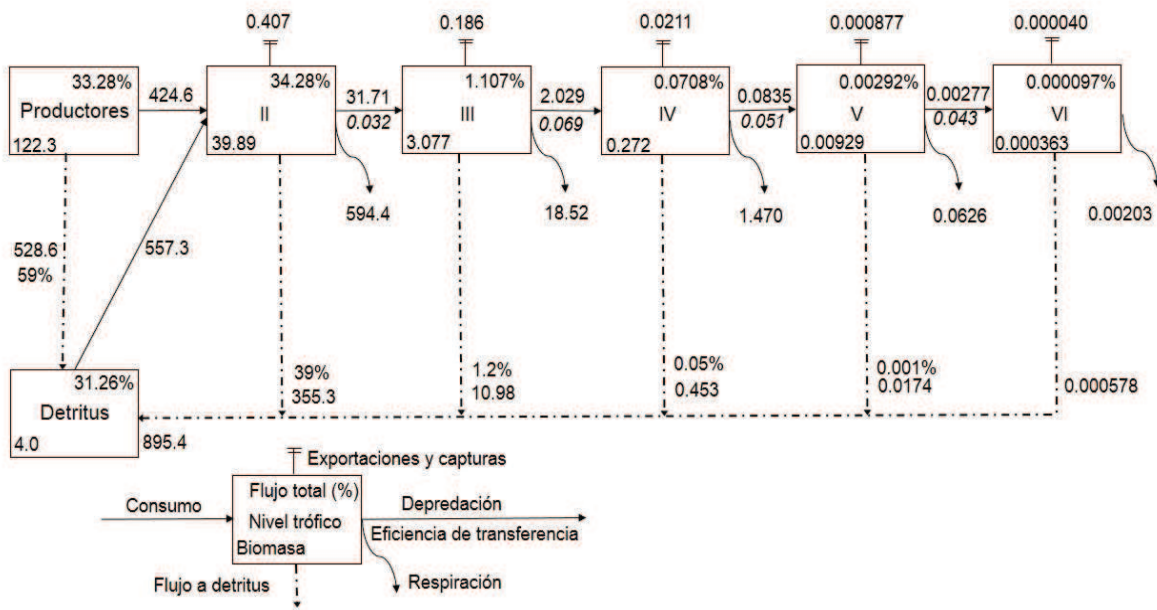


Figura 6. Agregación de la estructura trófica (esquina de Lindeman) en niveles tróficos discretos mostrando los flujos de biomasa por consumo desde productores primarios (valor arriba de las flechas horizontales) y detritus (valor debajo de flechas horizontales), flujos totales del sistema (% superior derecho). Los valores por encima de cada caja son las exportaciones (capturas por pesca), las flechas verticales hacia abajo indican el flujo a detritus y las flechas curvas hacia abajo se refieren a los flujos de respiración. Todos los flujos se expresan en t/km²/año.

4.11. Índice de especie clave (IEC)

Los grupos funcionales identificados como clave son aquellos que presentan un valor de este índice próximo o mayor a cero (Figura 7). El grupo de los tiburones fue el más relevante de todo el ecosistema ya que se encontró por encima de los otros grupos ejerciendo un impacto trófico (IT) de forma directa o indirecta en el sistema y con un valor mayor de IEC ($IT_i = 1.0$ y $IEC = 0.05$).

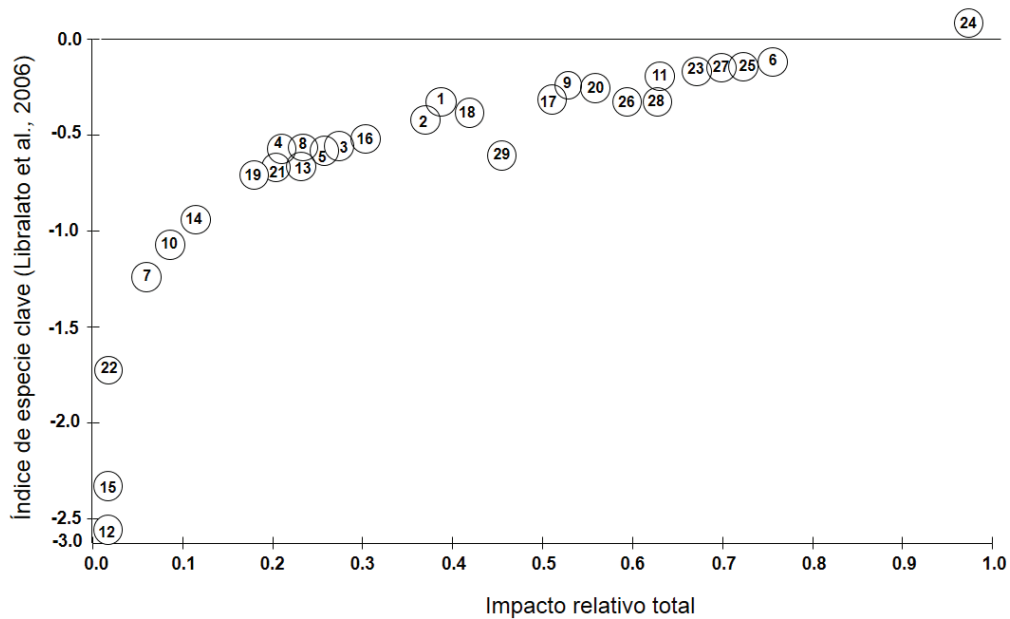


Figura 7. Índice de grupo clave basado en impactos tróficos del ecosistema costero de Seybaplaya. Los números presentes en cada círculo representan un grupo funcional.

El grupo de camarones es otro grupo importante ya que actúa de forma positiva sobre la dieta de varios depredadores que compiten por alimento ($IT_i = 0.74$ y $IEC = -0.07$). Los peces pelágicos más importante que actúan como reguladores de la biomasa en los NT inferiores son las sierras y peto ($IT_i = 0.66$ y $IEC = -0.12$) y jureles y pámpanos ($IT_i = 0.62$ y $IEC = -0.157$). Dentro de los grupos con NT bajos y que son claves para el ecosistema debido a su alta biomasa, productividad y su alto impacto trófico encontramos la epifauna ($IT_i = 0.71$ y $IEC = -0.10$) y el zooplancton ($IT_i = 0.69$ y $IEC = -0.11$).

4.12. Comparación de los principales atributos tróficos de Seybaplaya con otros modelos

Para la comparación de los atributos estadísticos de Seybaplaya con otros sistemas se utilizaron los principales indicadores que describen la estructura y función del ecosistema. La estructura de los diferentes grupos funcionales fue similar en todos los modelos (Tabla 13). En general los índices bioenergéticos del ecosistema costero de Seybaplaya son similares a la Laguna Celestun (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001); Laguna Alvarado (Cruz-Escalona et al., 2007) y Laguna Tampamachoco (Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío, 1998), esto se debe principalmente a los aportes de nutrientes, materia orgánica y sedimentos terrígenos proveniente de los escurrimientos de los ríos y ecosistemas de manglares adyacentes en su línea de costa, lo que induce una alta producción primaria y una gran diversidad de especies.

Los ecosistemas completamente diferentes a Seybaplaya como Pelágico norte de Chile (Medina et al., 2007); Caribe colombiano (Crales-Hernández et al., 2006) y Mediterráneo noroccidental (Corrales-Ribas, 2013) posiblemente la diferencia es debido a que son ecosistemas con una mayor extensión y por lo general presentan una tendencia a alcanzar su estado óptimo de desarrollo.

En ecosistemas en desarrollo el cociente PPT/BT suele ser alto debido a que los aportes de biomasa son bajas y poseen una alta producción, mientras en ecosistemas desarrollados presentan un menor valor del índice con altas biomasa y tasas de producción más bajas (Christensen et al., 2005). Existe una mayor actividad metabólica en el ecosistema costero modelado debido a la energía disponible a través de los compartimientos y los flujos dentro del sistema.

Tabla 13. Comparación de estadísticas básicas entre diferentes ecosistemas de México y otras regiones del mundo. FCT: flujos de consumos totales; FTS: flujos totales del sistema; FTR: flujos totales a respiración; FTD: flujos totales a detritus; PTS: producción total del sistema; PPT: producción primaria total; BT: biomasa total; IC: índice de conectancia; IO: índice de omnivoría; NTC: nivel trófico promedio de la captura. Los valores máximos en negritas y los valores mínimos subrayados.

Ecosistema	FCT/FTS	FTR/FTS	FTD/FTS	PTS/FTS	PPT/FTR	PPT/BT	BT/FTS	IC	IO	NTC
México										
Seybaplaya	0.35	0.21	0.31	<u>0.40</u>	1.55	<u>5.75</u>	0.05	<u>0.23</u>	0.19	2.4
Sonda de Campeche ¹	0.17	0.10	0.40	0.44	3.86	41.40	<u>0.01</u>	0.28	<u>0.17</u>	2.8
Laguna Celestún ²	0.37	0.20	0.31	0.41	1.54	6.21	0.05	0.29	0.18	2.4
Laguna Alvarado ³	0.47	0.36	<u>0.09</u>	0.58	<u>1.30</u>	16.50	0.02	0.27	0.25	<u>2.3</u>
Laguna Tampamachoco ⁴	0.15	0.09	0.41	0.46	4.57	20.50	0.02	—	—	3.0
Plataforma de Tabasco ⁵	0.14	0.08	0.77	1.11	9.35	15.83	0.05	0.24	0.30	3.0
Plataforma de Jalisco y Colima ⁶	0.37	0.18	0.25	0.47	1.92	12.84	0.03	0.27	0.22	2.5
Golfo de México ⁷	<u>0.13</u>	<u>0.05</u>	0.42	0.47	8.53	21.20	0.02	0.30	0.19	2.6
Golfo de California ⁸	0.51	0.20	0.16	0.53	1.61	17.40	0.02	0.32	0.55	2.9
Otras regiones										
Pelágico norte de Chile ⁹	0.33	0.10	0.31	0.50	3.17	19.01	0.01	—	—	2.7
Caribe colombiano ¹⁰	0.35	0.14	0.26	0.51	2.55	18.27	0.02	0.30	0.31	3.1
Mediterráneo noroccidental ¹¹	0.23	0.07	0.39	0.42	4.89	31.88	0.01	—	0.19	3.1

¹Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003; ²Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001; ³Cruz-Escalona et al., 2007; ⁴Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío, 1998; ⁵Zetina-Rejón et al., 2015; ⁶Galván-Piña, 2005; ⁷Geers et al., 2014; ⁸Morales-Zárate et al., 2004; ⁹Medina et al., 2007; ¹⁰ Criales-Hernández et al., 2006; ¹¹Corrales-Ribas, 2013.

5. DISCUSIÓN

5.1. Parámetros de entrada y análisis del modelo

La modelación ecológica del ecosistema costero de Seybaplaya permitió caracterizar su estructura y funcionamiento a través de los flujos de energía y las relaciones tróficas entre los grupos funcionales incluidos en EcE. Además, de tomar en cuenta los diferentes componentes biológicos para ser visto bajo un enfoque holístico.

EcE no restringe el número de parámetros y grupos funcionales incluidos para modelar cualquier ecosistema, pero debe de tomarse en cuenta la mayor parte de ellos para obtener un modelo más completo. También es preciso señalar que la entrada de los parámetros requeridos por EcE, deben ser confiables para que pueda generar un modelo de buena calidad, por tal motivo uno de los puntos críticos es reunir información correcta para poder alimentar el modelo (Walters et al., 1997; Christensen et al., 2005). Sin embargo, muchas veces la falta de información es una limitante al momento de incluir y formar los grupos funcionales.

Un punto que resaltar en este trabajo, para mejoras futuras en la representación del ecosistema modelado, es la relación de B, P/B y Q/B para moluscos, invertebrados y productores primarios ya que fueron obtenidos de modelos similares (Soto y Escobar-Briones, 1995; Manickhand-Heileman et al., 1998a; Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003; Zetina-Rejón, 2004). Bajo este criterio los resultados de estos grupos deben de tomarse con cuidado, ya que la calidad de los datos de entrada de ellos fue menor respecto a otros grupos. Sin embargo, los resultados generales del modelo demostraron ser robustos y muy semejantes a otros trabajos en condiciones similares

como la Laguna Celestún (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001), Laguna Alvarado (Cruz-Escalona et al., 2007) y Laguna Tampamachoco (Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío, 1998).

Para el caso de especies protegidas (mamíferos, tortugas y aves marinas) se requieren más estudios para la zona. Estos estudios para estos grupos son escasos y únicamente están enfocados de manera general para el Golfo de México (Day et al., 2004) y no se conocen aspectos biológicos, ecológicos, crecimiento y reproducción de dichos grupos funcionales. Un aspecto importante, es la transferencia de materia y energía de las aves ya que se interrelacionan entre diversos ecosistemas (Peake, 1999) y sus tasas de consumo de biomasa suelen ser altas. Por tal motivo requieren de atención al momento de evaluar y modelar ecosistemas interconectados.

Otra dificultad encontrada en la modelación fue determinar la composición de la matriz de dietas depredador-presa con los grupos funcionales incluidos. Particularmente, cuando la especie representativa del grupo funcional es muy generalista y puede alimentarse de una gran variedad de presas,. Por tal motivo, se procedió a una revisión exhaustiva de información sobre análisis de contenido estomacal para poder definir correctamente la fracción de cada presa en la dieta del depredador, y precisar las interacciones tróficas en el sistema modelado.

El EcE considera todos estos puntos dentro del proceso y construcción del modelo, el cual permite evaluar la consistencia y calidad de los datos a través del índice de pedigrí. El IP de este trabajo indica que el modelo ecotrófico para Seybaplaya posee atributos confiables (Morissete, 2007; Abascal-Monroy, 2014; Hernández-Padilla, 2012; Lara-Mendoza, 2009; Cruz-Escalona, 2005; Cabrera-Neri, 2005, Galván-Piña, 2005).

El resultado obtenido del análisis PREBAL resultó de acuerdo con lo esperado, los valores de P/B y Q/B disminuyen conforme incrementa el nivel trófico de los grupos funcionales y solamente para el caso del zooplancton y grupos homeotermos con NT altos son la excepción. Esto está vinculado con una alta producción para NT bajos y un mayor gasto metabólico para NT superiores. Los valores obtenidos son similares a los encontrados en el Golfo de Vizcaya (Atlántico nororiental, Lassalle et al., 2014), Banco Georges y Golfo de Maine (costa noreste de Norteamérica, Link et al., 2006) Bahía Magdalena (Baja California Sur, México, Cruz-Escalona et al., 2013) y Laguna de Términos (suroeste del Golfo de México, Manickhand-Heileman et al., 1998a). Estos ecosistemas presentan características similares a Seybaplaya, ya que poseen una alta producción primaria debido al aporte de nutrientes de numerosos y grandes humedales costeros y estuarios que se encuentran en sus alrededores (Merino, 1997; Salmerón-García y Aguirre-Gómez, 2003), por consiguiente una mayor biomasa en los NT inferiores (base de la red alimenticia).

Los indicadores de diagnósticos fueron consistentes bajo los criterios propuestos por Christensen et al. (2000) y Christensen y Pauly (1995), mostrando un modelo en equilibrio. Las relaciones de P/Q, R/A y P/R estuvieron acorde con lo obtenido por diferentes autores en diferentes regiones (Arreguín-Sánchez et al., 2004; 2002; Zetina-Rejón, et al., 2003; Cruz-Escalona et al., 2007, Lara-Mendoza, 2009). Además, el cociente R/B es análogo a lo encontrado por estos investigadores ya que los mayores valores estuvieron definidos por grupos de niveles tróficos bajos y depredadores tope con respecto a su actividad metabólica.

5.2. Estructura trófica

Se pudo determinar que la estructura ecotrófica está constituida por niveles tróficos continuos que van desde $NT= 1$ como son los productores primarios bentónicos (fitoplancton y pastos marinos) hasta depredadores tope con $NT= 3.9$ (aves, meros, barracudas y cobias). El nivel trófico promedio de las especies que componen las capturas en Seybaplaya fue de 2.38, un valor bajo que refleja pesquerías basadas especialmente en grupos intermedios y pelágicos menores. Este valor es afín con otros modelos, donde se obtuvieron cierta similitud con un $NTP= 2.3$ a 2.5 (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001; Cruz-Escalona et al., 2007; Galván-Piña, 2005; Hernández-Padilla, 2012) (Tabla 13).

El ecosistema de Seybaplaya presenta una estructura trófica típica de los ecosistemas lagunares-estuarinos, con aportes importantes de sedimentos y materia orgánica de tipo terrígenos, lo cual permite que la mayoría de los grupos de peces para la zona estén conformados por individuos juveniles, que utilizan la zona con fines de alimentación, reproducción y crianza (Yáñez-Arancibia, 1986). Esto se ve reflejado en los NT obtenidos para los consumidores, debido a que son relativamente bajos ($NT= 2.0-3.9$), resaltando un mayor número de grupos herbívoros y bentófagos, lo que se relaciona con la mayor cantidad de biomasa y flujos en los niveles tróficos bajos e intermedios. Esta relación coincide con lo reportado en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Zetina-Rejón, et al., 2003) y la Laguna Alvarado (Cruz-Escalona et al., 2007), donde se reportó la mayor biomasa en los productores bentónicos primarios, seguido de consumidores primarios y secundarios con ($NT= 2.0-3.6$).

La alta biomasa de productores primarios se debe en particular a que los ecosistemas costeros están catalogados como los más productivos del mundo, capaces de soportar biomasa más grande que los ecosistemas terrestres y oceánicos (Kumpf et al., 1999). La biomasa media calculada de Seybaplaya (165.5 t/km^2) se encuentra entre el rango reportado para ecosistemas del Golfo de México, para el presente estudio es mayor en un factor de 1.5 con respecto a la plataforma continental del suroeste del Golfo de México (Manickchand et al., 1998b), 2.7 mayor sobre lo reportado por Arreguín-Sánchez et al. (1993a), un rango de 1.4 veces más que para la Sonda de Campeche (Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003) y 2.1 sobre el valor reportado para la Laguna Alvarado (Cruz-Escalona et al., 2007). Sin embargo, hay que destacar que la plataforma continental de Tabasco es mayor en 1.9 veces sobre lo reportado en el presente trabajo, lo que sugiere una mayor producción y biomasa en los niveles tróficos inferiores (Zetina-Rejón et al., 2015). La mayor producción primaria y la alta biomasa de la plataforma continental de Tabasco, se debe a los aportes de nutrientes y acarreo de sedimentos terrígenos de las llanuras aluviales de los ríos Mezcalapa, Grijalva y Usumasinta y la circulación costera que fluye de este a oeste la mayor parte del año (Antoine, 1972; Ortiz y Benítez, 1996).

Los intensos flujos de biomasa en los niveles tróficos bajos e intermedios de Seybaplaya hacen que las conexiones sean fuertes entre los grupos y que sus cadenas alimenticias sean relativamente cortas. Sin embargo, el flujo disminuye en los niveles tróficos superiores pero con cadenas más largas. Las interacciones y conexiones tróficas en el ecosistema dependerá en parte a un mayor número de especies involucradas en la red trófica y de una alta conectividad entre las misma, lo que

promueve una mayor estabilidad entre los diferentes grupos funcionales (Dunne et al., 2004). La conectancia entre cada grupo del modelo se encuentra entre los rangos reportados para una red lineal poco compleja y que se desarrolla conforme el ecosistema madura. Resultados similares fueron encontrados en el Golfo de California (Arreguín-Sánchez et al., 2002), plataforma continental de Tabasco (Zetina-Rejón et al., 2015) y el ecosistema bentónico del sur de Sinaloa (Hernández-Padilla, 2012). Es importante considerar que el valor de la conexión depende de los grupos presentes en el sistema y del tamaño del ecosistema, además de las relaciones alimenticias que puedan generarse y el grado de omnivoría (Christensen y Pauly, 1993).

5.3. Estado y madurez del sistema

Los flujos totales de energía permiten una visión general de la estructura y función del ecosistema. El tamaño es considerado por la cantidad de materia y energía presente en todos los componentes del sistema. En términos de flujos (consumo, exportación, respiración y detritus) el ecosistema costero de Seybaplaya presentó un valor de 2,886 ton/km²/año siendo más productivo sobre otros ecosistemas como Laguna Alvarado (2,683 ton/km²/año) reportado por Cruz-Escalona et al. (2007), sureste del Golfo de México (2,049 ton/km²/año) reportado por Arreguín-Sánchez et al. (1993a), Bahía Concepción (1,974 gm²/año) reportado por Gorostieta-Monjaraz (2001) y Laguna Tampamachoco (795.2 gm²/año) de Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío (1998).

Los flujos totales del sistema caen dentro de los valores reportados para ecosistemas adyacentes a la zona de estudio (Sonda de Campeche), pero es relevante indicar que hay ecosistemas que son mucho más productivos y con una elevada producción primaria dentro de la misma franja de costa, como es el caso de lo reportado por Zetina-

Rejón y Arreguín-Sánchez (2003) para el suroeste del Golfo de México con una diferencia de 4 veces más que la encontrada en el presente trabajo y 3.6 para la plataforma continental de Tabasco (Zetina-Rejón et al., 2015). El nivel alto de productividad puede asociarse a la interacción que deriva de ecosistemas adyacentes de manglares, factores ambientales y efectos antropogénicos que proceden en la acumulación de materia y enriquecimiento del sistema (Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1988; Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001).

Uno de los recursos más referente para caracterizar la estabilidad y estado de desarrollo del ecosistema es mediante la cuantificación de indicadores ecosistémicos. En el ecosistema de Seybaplaya el estado y madurez siguen un proceso de estadios bajo la tendencia propuesta por Odum (1969), donde se involucra la energía de la comunidad, estructura, desarrollo vital, nutrientes y homeostasis. Los resultados de los índices fueron comparados con otros modelos para estimar el grado de madurez y desarrollo del ecosistema de Seybaplaya (Tabla 13). En general la evaluación de los índices ecosistémicos de Seybaplaya con otros modelos indica que se encuentra en las etapas intermedias de desarrollo y con un potencial medio de desarrollo. Esto puede deberse a la continua e intensa explotación pesquera que conlleva a un estado continuo de sucesión ecológica y perturbaciones a lo largo de su historia y que hacen que el ecosistema continúe en su proceso de desarrollo (Odum, 1969; Christensen y Pauly, 1995).

Odum (1969) señala que la relación entre la producción primaria total y flujos totales de respiración (PPT/FTR) es un índice funcional del estado de madurez relativo de un ecosistema. Este puede aproximarse a 1 en ecosistemas maduros. Christensen y Pauly

(1993) en un estudio comparativo entre diferentes ecosistemas acuáticos de diferentes regiones del mundo, encontraron que este cociente generalmente estaba entre un rango de 0.8 a 3.3. El valor obtenido en el presente estudio (1.5) se sitúa sobre lo descrito por estos autores y es similar a los encontrados para el sureste del Golfo de México (Cruz-Escalona et al., 2007; Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001) y Golfo de California (Morales-Zarate et al., 2004) (Tabla 13). Por consiguiente la energía fijada o producida es relativamente mayor que la energía necesaria para el mantenimiento del ecosistema. Sin embargo, Christensen y Pauly (1993) señalan que este índice suele ser sobreestimado cuando no se incluyen en el modelo bacterias y hongos.

Otro de los índices representativos del ecosistema es la razón PPT/BT que disminuye cuando el ecosistema se desarrolla. La razón obtenida en el presente trabajo indica que el modelo se encuentra en estadios medios de desarrollo y como consecuencia una mínima acumulación de biomasa. Aunque no está bien definido cuando puede considerarse una tasa alta o baja, para el presente trabajo es relacionado con el dato obtenido para el sureste del Golfo de México y plataforma continental de Yucatan (5.47 y 6.9 respectivamente) (Arreguín-Sánchez et al., 1993a; 1993b).

Los índices derivados del análisis de redes contribuyen a caracterizar la madurez del ecosistema. La estabilidad y resiliencia son parte de la organización y desarrollo de la estructura trófica del sistema. La ascendencia obtenida fue alrededor del 30%, característico de ecosistemas en crecimiento y procesos de desarrollo. Además de presentar un estado favorable y alta capacidad de respuesta a presiones externas. En cuanto a su contribución por grupo los principales aportadores fueron el detritus (1,031 ton/km²/año*bits), productores primarios (848.7 ton/km²/año*bits) y la infauna (824.2

ton/km²/año*bits). El porcentaje y principales grupos se encuentran dentro de lo obtenido para la plataforma continental de Sonora (29%) (Arreguín-Sánchez et al., 2002), sistema lagunar Huizache-Caimanero (29%) (Zetina-Rejón et al., 2003) y Plataforma de Jalisco y Colima (32%) (Galván-Piña, 2005). Respecto a la estabilidad del sistema, el Overhead fue de 0.70 valor que es similar a los mismos ecosistemas y que representa una alta resiliencia para amortiguar perturbaciones antropogénicas o perturbaciones ambientales. Pauly et al. (2000) sugieren que este tipo de alteraciones son principalmente por la pesca y el principal motivo para ecosistemas en desarrollo.

Otro indicador utilizado para medir el grado de madurez del ecosistema es el índice de reciclaje de Finn (IRF). Odum (1969) señala que los sistemas maduros presentan un mayor reciclaje de materia en su estructura. Se observó en el modelo que la energía es mayor cuando se recicla el detritus. En general el modelo presenta una eficiencia media para utilizar la energía obtenida de los recursos y que conforme madura alcanzara su grado óptimo de aprovechamiento. El valor obtenido del IRF (15%) para el presente estudio fue muy similar al reportado por Vidal-Hernández (2000) para el Golfo de México, característico de zonas estuarinas.

5.4. Interacciones tróficas

La modificación de las funciones que juegan algunas especies o grupos dentro de la estructura trófica como reguladores de poblaciones de niveles intermedios puede ser un indicativo como el ecosistema se ve afectado de manera directa o indirecta (pesca, contaminación, degradación de hábitats, competencia y depredación) (Pauly et al., 1998). La presión por pesca puede tener un efecto de proporciones mayores que puede modificar la composición y estructura de la red alimenticia. Esto es acorde con lo

que señala Pauly et al. (1998) el colapso de los grandes depredadores trae consigo el dominio de especies pequeñas con niveles tróficos bajos.

Los grandes depredadores o especies tope pueden jugar una doble función ya que también pueden estar incluidos como especie clave, como lo señala Libralato et al. (2006) y Cury et al. (2003) en referencia a la importancia de biomasa y su impacto trófico. El grupo de tiburones desempeña esta doble función en el ecosistema costero de Seybaplaya, por tal motivo la importancia y el alto grado de disturbio que ocasionaría su sobreexplotación. Otros grupos como las cobias, sierras y petos que poseen papeles similares son casos análogos y comparativos en ecosistemas con fuertes alteraciones antrópicas como en la plataforma continental de Jalisco y Colima (Galván-Piña, 2005) y Golfo de California (Lercari-Bernier, 2006).

El modelo de Seybaplaya a través de su estructura y flujos de energía permitió facilitar información valiosa para entender y comprender el sistema desde un enfoque ecosistémico. Sin embargo se necesitan generar muchos más trabajos y seguir explorando sobre los diferentes atributos y relaciones tróficas para optimizar todos los elementos posibles que puedan generar un balance entre los diferentes componentes del ecosistema y una pesca sostenible.

6. CONCLUSIONES

La eficiencia de transferencia de energía está representada por consumidores primarios (NT= II), ya que poseen un menor gasto energético y una competencia baja por la disponibilidad de alimento y recursos.

A través del análisis de los indicadores bioenergéticos y redes tróficas, se deduce que el ecosistema de Seybaplaya se encuentra en etapa de desarrollo y con un ligero grado de estrés, además de poseer una resiliencia y capacidad de desarrollo media.

El ecosistema de Seybaplaya presenta un control medio de tipo top-down en NT superiores (tiburones, sierras, jureles y pámpanos) y de igual forma un mayor control bottom-up en NT inferiores en relación con el impacto total y su relación de biomasa de los grupos funcionales (epifauna, zooplancton, fitoplancton y infauna).

Los grupos con NT bajos son los que mayor impactos tróficos positivos tienen sobre un gran número de consumidores, ya que están incluidos en la fracción de la dieta de diferentes depredadores.

El modelo de Seybaplaya es característico de sistemas estuarino-costeros y su estructura de red es similar a ecosistemas modelados en el Golfo de México, ya que hay dominancia de la parte pelágica y que la fracción bentónica está asociada para el intercambio de energía y el detritus como fuente principal.

7. LITERATURA CITADA

Abarca-Arenas, L.G. y Valero-Pacheco, E. 1993. *Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico*, pp. 181-185. En: Christensen, V. y Pauly, D. (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. International Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings 26, 390 p.

Abascal-Monroy, I.M. 2014. Comparación temporal del estado de la red trófica de la Laguna de Términos, Campeche, México durante 1980, 1998 y 2011. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 108 pp.

Aguilar, C. G. 2007. Análisis reproductivo de la raya blanca *Dasyatis americana* Hildebrand y Schroeder, 1928, en punta Antón Lizardo, Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 84 pp.

Aguilar, C.G., Amezcua-Linares, F. y Galván Magaña, F. 2012. Composición de la dieta de la raya blanca *Dasyatis americana*, en la costa central del Estado de Veracruz. En: V Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. Veracruz, México. 91-93 pp.

Aguirre-León A. y Yáñez-Arancibia, A. 1986. Las mojarra de la Laguna de Términos, Campeche: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerreidae) *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM 13: 366-444.

Allen, G.R. 1985. FAO Species Catalogue. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanide species known to date. FAO Fisheries Synopsis, 125(6): 208 p.

Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28: 1573-1581.

Antoine, J. 1972. *Structure of the Gulf of Mexico*. En: Rezak, R. y Henry, V.J. (eds.) University Oceanographic Studies, Volume 3: Contributions on the geological and geophysical oceanography of the Gulf of Mexico. Gulf Publishing Company, Houston. 303 p.

Arendt, M.D., Olney, J.E. y Lucy, J.A. 2001. Stomach content analysis of cobia, *Rachycentron canadum*, from lower Chesapeake Bay. *Fishery Bulletin* 99: 665–670.

Arreguín-Sánchez, F. 1995. *Biodiversidad y la explotación de los recursos pesqueros del ecosistema*. 87-110 p. En: Yáñez-Arancibia, A. Recursos faunísticos litorales de la Península de Yucatán. EPOMEX Serie Científica 2. México. 136 p.

Arreguín-Sánchez, F. 2014. Adaptabilidad y sostenibilidad: un enfoque holístico hacia el manejo de ecosistemas acuáticos explotados. *Ciencia Pesquera* 22(1): 89-101.

Arreguín-Sánchez, F., Arcos-Huitrón, E. y Chávez, E. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modeling* 156: 167-183.

Arreguín-Sánchez, F., Seijo, J. C., y Valero-Pacheco, E. 1993b. *An application of ECOPATH II to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico*. En: Christensen, V. y Pauly, D. (Eds.), Trophic models of Aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 269-278.

Arreguín-Sánchez, F., Valero-Pacheco, E. y Chávez, E. 1993a. *A trophic box model of the coastal fish communities of the south-western Gulf of Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Eds.) Trophic Models of Aquatic Ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 197-205.

Arreguín-Sánchez, F., Zetina-Rejón, M.J., Manickchand-Heileman, S., Ramírez-Rodríguez, M. y Vidal, L. 2004. Simulated response to harvesting strategies of an exploited ecosystem on the southwestern Gulf of Mexico. *Ecological Modelling* 172: 421-432.

Barros, N. y Odell, D.K. 1995. Bottlenose dolphin feeding and interactions with fisheries in the Indian River Lagoon system, Florida. *Bulletin of Marine Science* 57(1): 278-285 p.

Bayle-Sempere, J.T., Arreguín-Sánchez, F., Sánchez-Jerez, P., Fernández-Jover, D., Arechavala-López, P. y Izquierdo-Gómez, D. 2013. *Análisis y evaluación ecosistémicos de la piscicultura marina con "Ecopath with Ecosim (EwE)"*. En: Blanco, J.A. (Ed.). Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales. Barcelona: OmniaScience. 39-65 pp.

Bowman, R. E., Stilwell, C.E., Michaels, W.L. y Grosslein, M.D. 2000. *Food of Northwest Atlantic Fishes and Two Common Species of Squid*. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-155, USA, 149 pp.

Brulé, T., Avila, D.O, Crespo, M.S y Déniel, C. 1994. Seasonal and diel changes in diet composition of juvenile red grouper (*Epinephelus morio*) from Campeche Bank. *Bulletin of Marine Science* 55(1): 255-262.

Cabrera-Neri, E. 2005. Estructura y flujos de energía en el ecosistema de la plataforma continental de Tabasco, México. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México, 95 pp.

Callejas-Jimenez, M., Santamaria-del-Angel, E., Gonzalez-Silvera, A., Millan-Nuñez, R. y Cajal-Medrano, R. 2012. Dynamic Regionalization of the Gulf of Mexico based on normalized radiances (nLw) derived from MODIS-Aqua. *Continental Shelf Research* 37: 8–14.

Castillo-Rivera, M., Zárate-Hernández, R. y Salgado-Ugarte, I.H. 2007. Hábitos de alimento de juveniles y adultos de *Archosargus probatocephalus* (Teleostei: Sparidae) en un estuario tropical de Veracruz. *Hidrobiológica* 17(2): 119-126.

Cervigón, F. 1993. *Los peces marinos de Venezuela*. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela. Volumen 2, 497 p.

Chávez-López, R. 1999. Caracterización ecológica de la comunidad de peces asociados a praderas de *Ruppia maritima* en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz.

Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 146 pp.

Chen, W.Y. y Lee, S. C. 1982. "Age and growth of the ribbonfishes *Trichiurus* (Perciformes: Trichiuridae) of Taiwan," *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* 21(1) 9-20.

Christensen V. y Pauly D. 1995. *Fish Production, Catches and the Carrying Capacity of the World Oceans*. Naga, The ICLARM Quarterly 18: (3) 34-40 p.

Christensen V. y Pauly, D. 1992. ECOPATH II.- a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185.

Christensen, V. y Pauly, D. (Eds.), 1993. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. International Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings 26, 390 p.

Christensen, V., Walter, C.J. y Pauly, D. 2005. *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia. Vancouver, 154 p.

Christensen, V., Walters, C.J y Pauly, D. 2000. *Ecopath with Ecosim: a user's guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and International Center for Living Aquatic Resources Management, Penang, Malasia. 130 p.

Claro, R. 1994. *Características generales de la ictiofauna*. p. 55-70. En: Claro R. (ed.). *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología Academia de

Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México. 321-402 p.

Coll, M., Navarro, J. y Palomera, I. 2013b. Ecological role, fishing impact and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biological Conservation* 157: 108-120.

Corrales-Ribas, X. 2013. Modelización ecológica del Mediterráneo noroccidental: estructura del ecosistema e impactos de la pesca. Tesis de maestría. Universidad de Alicante, Facultad de Ciencias y el Centro Internacional de Altos Estudios Agronómicos Mediterráneos (CIHEAM), España. 168 pp.

Courtenay, W.R. y Sahlman, H.F. 1978. *Pomadasyidae*. En: Fischer, W. (ed.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31), Volume 4. FAO, Rome.

Criales-Hernández, M.I., García, C.B. y Wolff, M. 2006. Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. *Biología Tropical*, Costa Rica. 54(4): 1257-1282.

Cruz-Escalona, V. H. 2005. Interdependencia ecotrófica entre Laguna de Alvarado, Veracruz y la plataforma continental adyacente. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 136 pp.

Cruz-Escalona, V.H. Arreguín-Sánchez, F. y Zetina-Rejón, M.J. 2007. Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72: 155-167.

Cruz-Escalona, V.H., Morales-Zárate, M. V., Navia, A.F., Rodríguez-Baron, J. M. y del Monte-Luna, P. 2013. Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México. *Latin american journal of aquatic research* 41(3): 519–544.

Cury, P., Shannon, L. y Shin, Y.J. 2003. *The functioning of Marine Ecosystems: a Fisheries Perspective*, pp. 103-124. En: M. Sinclair y G. Valdimarsson (eds.). *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. CAB International, Wallingford, UK.

Cu-Salazar, N.G, Méndez-Loeza, I. y Pérez-Jiménez, J. C. 2012. Hábitos alimentarios de la raya *Dasyatis americana* en el suroeste del Banco de Campeche. En: V Simposium Nacional de Tiburones y Rayas. Veracruz, México. 35-36 pp.

Day, J.W., Díaz de León, A., González, G., Moreno-Casasola, P. y Yáñez-Arancibia, A., 2004. *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México, Resumen Ejecutivo*. En: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E., (Compiladores), *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*. INE-SEMARNAT. 626 p (in Spanish).

Dayton, P. K., Thrush, S. y Coleman, F. 2002. *Ecological effects of fishing in marine ecosystems of the United States*. Pew Oceans Commission, Arlington, Virginia, USA. 44 p.

Díaz-González, G. y Soto, L.A. 1988. *Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache–Caimanero, Sinaloa, México*. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM 15: 97-124.

Dunne, J.A., Williams, R.J. y Martinez, N.D. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 273: 291-302.

Eschmeyer, W.N., Herald, E.S. y Hammann, H. 1983. *A field guide to the Pacific coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 336 p.

Finn, J. T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal Theoretical Biology* 56: 363-380.

Flores-Hernández, D., Arreguín-Sánchez, F., Ramos-Miranda, J., Sánchez, J. A. y Sánchez-Gil, P. 1999. Silver seatrout (*Cynoscion nothus*): age and growth analysis using length-based methods. Proceedings, 45 th Annual Meeting. Gulf and Caribbean Fisheries Institute, p 500-513.

Franks, J. S., Garber, N.M. y Warren, J.R. 1996. Stomach contents of juvenile cobia, *Rachycentron canadum*, from the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin* 94(2): 374–380.

Froese, R. y Pauly, D. 2002. *Fishbase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, Septiembre 2002.

Funtowicz, S. O. y Ravetz, J.R. 1990. *Uncertainty and quality in Science for policy*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 229 pp.

Galván-Piña, V. H. 2005. Impacto de la pesca en la estructura, función y productividad del ecosistema de la plataforma continental de las costas de Jalisco y Colima, México. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México, 106 pp.

Gómez-Barrera, D., Morón-Granados E. y Fuentes-Reines, J. 2014. Descripción del hábito alimentario de doce especies de peces asociados a la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 43(1): 23-42.

García C.B. y Duarte, L.O. 2002. Consumption to Biomass (Q/B) Ratio and Estimates of Q/B-predictor Parameters for Caribbean Fishes. *Naga, The ICLARM Quarterly* 25(2): 19-31 p.

García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía. UNAM, 246 p.

García-Álvarez, M.A.M. 2014. Uso de recursos tróficos por *Rhizoprionodon terraenovae* y *Sphyrna tiburo* en el sureste del Golfo de México. Tesis de Maestría. Universidad Veracruzana, Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Campus Tuxpan, Veracruz. 100 pp.

Garduño-Andrade, M. 2000. Fecundidad de la tortuga de carey *Eretmochelys imbricata* en Las Coloradas, Yucatán, México. INP. SAGARPA. México. *Ciencia Pesquera* 14: 67-70.

Geers, T.M., Pikitch, E.K. y Frisk, M.G. 2014. An original model of the northern Gulf of Mexico using Ecopath with Ecosim and its implications for the effects of fishing on ecosystem structure and maturity. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography*. 13 pp.

Gorostieta-Monjaraz, M.M. 2001. Dinámica de la estructura trófica del ecosistema de Bahía Concepción, B.C.S. México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 75 pp.

Harrison, I. J. 1995. *Mugilidae*. En: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K.E. y Niem V.H. (Eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen III FAO, Roma.

Hernández, I., Aguilar, C. y González-Sansón, G. 2008. Tramas tróficas de peces de arrecifes en la región noroccidental de Cuba: I. Contenido estomacal. *Revista de Biología Tropical* 56(2): 541-555.

Hernández-Padilla, J.C. 2012. Estructura trófica del ecosistema bentónico del sur de Sinaloa en dos épocas (1994/95 y 2006/07). Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 129 pp.

Jarre, A., Muck, P. y Pauly, D. 1991. Two approaches for modelling fish stock interactions in the peruvian upwelling ecosystem. *ICES Mar. Sci. Symp.*, 193: 171-184.

Jennings, S. y Kaiser, M.J. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34: 203-314.

Kumpf, H., Steidinger, K. y Sherman, K. 1999. The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystems. Assessment, Sustainability and Management. *Blackwell Science*, 736 pp.

Lara-Mendoza, R.E. 2009. Flujos tróficos en la Bahía de Navidad, Jalisco, México durante el periodo 1995-1998. Tesis de Licenciatura. Universidad del Mar. Campus Puerto Ángel, Oaxaca, 79 pp.

Lassalle, G., Bourdaud, P., Saint-Béat, B., Rochette, S. y Niquil, N. 2014. A toolbox to evaluate data reliability for whole-ecosystem models: Application on the Bay of Biscay continental shelf food-web model. *Ecological Modelling* 285: 13–21.

Lercari-Bernier, D. 2006. Manejo de los recursos del ecosistema del norte del Golfo de California: integrando explotación y conservación. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 198 pp.

Leslie, P.H. y Davies, H.S. 1939. An attempt to determine the absolute number of rast in a given area. *Journal of Animal Ecology* 8: 94-113.

Libralato, S., Christensen, V. y Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195: 153–171.

Lindeman, R.L. 1942. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. *Ecology* 23(4): 399-417.

Link, J.S. 2010. Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: a plea for PREBAL. *Ecological Modelling* 221: 1580–1591.

Link, J.S., Griswold, C.A., Methratta, E.T. y Gunnard, J. (Eds.) 2006. Documentation for the Energy Modeling and Analysis eXercise (EMAX). *Northeast Fisheries Science Center Reference Document* 06-15, 166 pp.

Manickhand-Heileman, S., Arreguín-Sánchez, F., Lara-Domínguez, A.L. y Soto, L.A. 1998a. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology* 53 (Supplement A): 179-197.

Manickhand-Heileman, S., Soto, L.A. y Escobar, E. 1998b. A preliminary trophic model of the continental shelf, South-western Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 885-899.

McKay, R.J. y Schneider, M. 1995. *Haemulidae. Burros, corocoros, chulas, gallinazos, rancos*. En: Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter K.E. y Niem, V. (Eds.) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Medina, M., Arancibia, H. y Neira, S. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile. *Investigaciones Marinas Valparaíso* 35(1): 25–38.

Merino, M., 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems* 13: 101-121.

Morales-Zárate, M.V., Arreguín-Sánchez, F., López-Martínez J. y Lluch-Cota, S.E., 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological Modelling* 174: 331–345.

Moreno-Sánchez, X.G., Quiñonez-Velázquez, C., Abitia-Cárdenas, L.A. y Rodríguez-Romero, J. 2011. Diet of the Pacific sierra *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) in two areas of north-west Mexico Coast. *Aqua, International Journal of Ichthyology* 17(4): 185-192 pp.

Morissette, L. 2007. Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience: a comparative analysis, with emphasis on marine mammals and the Gulf of St. Lawrence (Ph.D. thesis). University of British Columbia, Canada, pp. 260.

Nee, S. 1990. Community construction. *Trends Ecol. Evol.* 5(10): 337-339.

Neira, S. Arancibia, H. y Cubillos, L., 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species of Central Chile in 1992 and 1998. *Ecological Modelling* 172: 233-248.

Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 104: 262-270.

Odum, E.P., 1971. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co. Philadelphia. 574 p.

Odum, W.E. y Heald, E.J. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. En: Cron, L.E. (Ed.) *Estuarine research*. Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 265-286.

Opitz, S. 1996. *Trophic interactions in Caribbean Coral Reefs*. ICLARM Tech. Rep. 43, 341 p.

Ortíz, M.A. y Benítez, J. 1996. *Elementos teóricos para el entendimiento de los problemas de impacto ambiental en planicies deltáicas: la region de Tabasco y Campeche*. En: Botello, A.V., Rojas-Galaviz, J.L., Benítez, J.A. y Zárata-Lomelí, D. (Eds.). Golfo de México, contaminación e impacto ambiental: Diagnóstico y tendencias. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica 5. 666 p.

Palomares, M. L. y Pauly, D. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research* 49: 447-453.

Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil*, 39(2), 175-192.

Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO Documento Técnico Pesquero* 234: 49 p.

Pauly, D. y Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374: 255-257.

Pauly, D., Christensen, V. y Walter, C.J. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *Journal Marine Science* 57(3): 697-706.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. y Torres Jr., F. 1998. Fishing down marine Food webs. *Science* 279: 860-863.

Pauly, D., Soriano-Bartz, M.L. y Palomares, M.L.D., 1993. *Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem model*. En: Christensen, V. y Pauly, D. (Eds.), *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp 1-13.

Peake, D.E. 1999. Distribution and Relative Abundance of Pelagic Seabirds of the Northern Gulf of Mexico. En: Kumpf H., Steidinger K. y Sherman, K. (Eds.) *The Gulf of Mexico Large Marine. USA, Blackwell Science.* 236-247 p.

Pérez, A y Rubio, R. 1986. Análisis electrónico de frecuencias de largo en poblaciones de peces cubanos. 5to. Foro Científico, Centro de Investigaciones Pesqueras, Cuba.

Pérez-Díaz, E., Colás-Marrufo, T., Sámano-Zapata, J.C. y Brulé T. 2007. *Aspectos sobre los Hábitos Alimenticios del Pargo del Golfo Lutjanus campechanus (P 1860) del Banco de Campeche, Yucatán, México.* En: *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 58: 159-166.

Peters, R.H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, 333 p.

Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3(1): 1-11.

Proulx, S.R. Promislow, D.E.L. y Phillips, P.C., 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 20(6): 345-353.

Quéro, J.C. 1990. Rachycentridae. En: Quéro, J.C, Hureau J.C, Karrer, C, Post, A, Saldanha, L. (ed.) *Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA).* Vol 2. UNESCO, Paris, p 723-724.

Rabalais, N.N., Carney, R.S. y Escobar-Briones, E.G. 1999. Overview of Continental Shelf Benthic Communities of the Gulf of Mexico. En: Kumpf, H., Steidinger y Sherman,

K. (Eds.). The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. USA. *Blackwells Science*: 171-195 p.

Rivera-Arriaga, E., Lara Domínguez, A.L., Sánchez Gil, P. y Yáñez Arancibia, A. 1995. Trophodynamic ecology of *Polydactylus octonemus* (Atlantic thread fin) and *Lutjanus synagris* (Lane snapper) in Terminos Lagoon inlets, Campeche Sound: Estuarine-Shelf Interactions. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 46: 137-152 p.

Robins, C.R. y Ray, G.C. 1986. *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.

Rosado-Solórzano, R. y Guzmán del Prío, S.A. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecological Modelling* 109: 141-154.

Salmerón-García, O. y Aguirre-Gómez, R. 2003. *Estudio espacio-temporal de la Surgencia de Yucatán y Banco de Campeche, México; a través de imágenes Seawifs, 1999-2000*. GEOS, Vol. 23, No. 2. México.

SEMARNAT, 2012. Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores Clave y de Desempeño Ambiental. 361 p.

Sierra, L.M., Claro, R. y Popova, O.A., 1994. *Alimentación y relaciones tróficas*. En: Claro, R. (Ed.) *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 263-284 p.

Soto, L. A. y Escobar-Briones, E. 1995. Coupling mechanisms related to benthic production in the SW Gulf of Mexico. *Proceedings of the European Marine Biological Society Meeting*, pp. 233–242.

Steele, J. H. 1974. *The Structure of Marine Ecosystems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 128 p.

Tapia-García, M., Yáñez-Arancibia, A., Sánchez-Gil, P. y García-Abad, M.C. 1988. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook), en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de Mexico (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología tropical* 36(1): 29-54 p.

Ulanowicz, R. E. 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. *Springer Verlag, New York*, 203 p.

Ulanowicz, R.E. 1995. The part-whole relation in ecosystem. En: Patten, B.C. y Jorgensen, S.E. (Eds.) *Complex ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 549-560 p.

Ulanowicz, R.E. y Puccia, C.J., 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5: 7–16.

Vega-Cendejas, M.E. y Arreguín-Sánchez, F. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling*. 137: 119-133.

Vega-Cendejas, M.E., Arreguín-Sánchez, F. y Hernández, M., 1993. *Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico*. En: Christensen, V. y Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. International Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings 26, 390 p.

Vidal-Hernández, L. 2000. Exploring the Gulf of Mexico as a large marine ecosystem through a stratified spatial model. Master's Thesis. University of British Columbia. 158 p.

Walsh, J. J. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature* 290: 200–304.

Walters, C. Christensen, V. y Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass balance assessments. *Review in Fish Biology and Fisheries* 7(2): 139–172.

Whipple, S.J., Link, J.S., Garrison, L.P. y Fogarty, M.J. 2000. Models of predatory and fishing mortality in aquatic ecosystems. *Fish and Fisheries* 1: 22-40.

Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera. Análisis de siete tópicos*. A.G.T. Editor, México. 189 p.

Yáñez-Arancibia, A. y Day Jr, J.W. 1982. *Ecological characterization of Terminos Lagoon, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico*. En: Lasserre, P. y Postma, H. (Eds.) *Coastal Lagoons*. Oceanologica Acta, Vol. Spec., 5 (4): 462 p.

Yáñez-Arancibia, A. y Lara-Domínguez, A.L. 1983., Dinámica ambiental de la Boca de Estero Pargo y estructura de sus comunidades de peces en cambios estacionales y

ciclos de 24 hrs. (Laguna de Términos, sur del Golfo de México). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 85-116 p.

Yáñez-Arancibia, A. y Lara-Domínguez, A.L. 1988. Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem - southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 49(3): 215-230.

Yáñez-Arancibia, A. y Sánchez-Gil, P. 1986. *Los peces demersales de la Plataforma Continental del sur del Golfo de México. 1.- Caracterización del ecosistema y ecología de las especies, poblaciones y comunidades*. Publicaciones Especiales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 9: 230 p.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J.W. y Currie-Alder, B., 2009. *Functioning of the Grijalva Usumacinta river delta, Mexico: Challenges for coastal management*. *Ocean Yearbook*, 23, 473-501.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J.W. y Reyes, E. 2013. Understanding the coastal ecosystem-based management approach in the Gulf of Mexico. En: Brock, J.C., Barras, J.A., y Williams, S.J. (Eds.), *Understanding and Predicting Change in the Coastal Ecosystems of the Northern Gulf of Mexico*. *Journal of Coastal Research* 63: 244–262.

Yáñez-Arancibia, A., Day, J.W., Lara-Domínguez, A.L., Sánchez-Gil, P., Villalobos, G.J. y Herrera-Silveira, J.A. 2012. *Ecosystem functioning, the basis for sustainable management of Terminos Lagoon, Campeche Mexico*. En: Day, J.W. y Yáñez-Arancibia, A. (Eds.) *The Gulf of Mexico: Ecosystem-based Management*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Series, Vol. 4, pp. 167–199.

Yáñez-Arancibia, A., Lara-Domínguez, A.L., Aguirre-León, A., Díaz-Ruiz, S., Amezcua Linares, F., Flores-Hernández, D. y Chavance, P. 1985c. *Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológica y la producción*. En. Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. Towards an ecosystem integration. Universidad Nacional Autónoma de México. 654 p.

Zetina-Rejón, M. J. 2004. Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 91 pp.

Zetina-Rejón, M. J. y Arreguín-Sánchez, F. 2003. Flujos de energía y estructura trófica de la Sonda de Campeche, Suroeste del Golfo de México. 55-62 pp. En: Wakida Kusunoki, A., Solana Sansores, R. y Uribe Martínez, J.A. (Eds.) *Memorias del III Foro de Camarón del Golfo de México y del Mar Caribe*. INP-SAGARPA y Gobierno del Estado de Campeche; México. 96 p.

Zetina-Rejón, M.J., Arreguín-Sánchez, F. y Chávez, E.A., 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57: 1-13

Zetina-Rejón, M.J., Cabrera-Neri, E., López-Ibarra, G.A., Arcos-Huitrón, N.E. y Christensen, V. 2015. Trophic modeling of the continental shelf ecosystem outside of Tabasco, Mexico: A network and modularity analysis. *Ecological Modelling* 313: 14–324.

8. ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies incluidas en los grupos funcionales para el modelo trófico del ecosistema costero de Seybaplaya. En negritas las especies más representativas.

Familia	Grupo	Especie
Delphinidae	Delfines	<i>Tursiops truncatus</i>
Fregatidae	Aves	Fragatas
Laridae		Gaviotas
Hydrobatidae		Petrelas
Cheloniidae	Tortugas	<i>Chelonias mydas</i> <i>Lepidochelys kempii</i> <i>Lepidochelys olivácea</i>
Arridae	Bagres	<i>Bagre marinus</i> <i>Ariopsis felis</i>
Sphyraenidae	Barracudas	<i>Sphyraena barracuda</i> <i>Sphyraena guachancho</i>
Penaecidae	Camarón rosado	<i>Farfantepenaeus duorarum</i>
	Camarón blanco	<i>Litopenaeus setiferus</i>
	Camarón café	<i>Farfantepenaeus aztecus</i>
Pomacentridae	Chopas	<i>Stegastes fuscus</i>
Lobotidae		<i>Lobotes surinamesis</i>
Ephippidae		<i>Chaetodipterus faber</i>
Trichiuridae	Cintillas	<i>Trichiurus lepturus</i>
Rachycentridae	Cobia	<i>Rachycentron canadum</i>
Sciaenidae	Corvinas	<i>Cynoscion nebulosus</i>
		<i>Cynoscion arenarius</i>
Carangidae	Jureles y Pámpanos	<i>Caranx crysos</i>
		<i>Caranx hippos</i>
		<i>Selene setapinnis</i>
		<i>Selene vomer</i> <i>Trachinotus falcatus</i>

Continúa.

Familia	Grupo	Especie
Carangidae	Jureles y Pámpanos	<i>Trachinotus carolinus</i> <i>Pomatomus saltatrix</i>
Mugilidae	Lisas	<i>Mugil curema</i>
Elopidae	Macabíes	<i>Elops saurus</i>
Serranidae	Meros	<i>Epinephelus morio</i> <i>Epinephelus itajara</i>
Gerreidae	Mojarras	<i>Eucinostomus argenteus</i> <i>Eucinostomus gula</i>
Ostreidae	Ostras	<i>Crassostrea virginica</i>
Lutjanidae	Pargos	<i>Lutjanus griseus</i> <i>Lutjanus campechanus</i> <i>Lutjanus synagris</i> <i>Ocyurus chrysurus</i>
Octopodidae	Pulpo	<i>Octopus maya</i>
Dasyatidae	Rayas	<i>Dasyatis americana</i>
Centropomidae	Robalos	<i>Centropomus undecimalis</i> <i>Centropomus paralelus</i>
Haemulidae	Roncos	<i>Haemulon plumieri</i> <i>Anisotremus virginicus</i> <i>Orthopristis chrysoptera</i>
Sparidae	Sargos	<i>Archosargus probatocephalus</i> <i>Archosargus rhomboidalis</i>
Scombridae	Sierras y Peto	<i>Scomberomorus regalis</i> <i>Euthynnus alletteratus</i> <i>Scomberomorus cavalla</i>

Continúa.

Familia	Grupo	Especie
Carcharhinidae	Tiburones	<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>
Carcharhinidae		<i>Carcharhinus falciformis</i>
Sphyrnidae		<i>Sphyrna lewini</i>
Sphyrnidae		<i>Sprhyna Tiburo</i>
Ginglymostomatidae		<i>Ginglymostoma cirratum</i>
<hr/>		
Gasteropoda	Epifauna	
Malascostraca		
Ophiuroidea		
<hr/>		
Oligocheta	Infauna	
Sipincula		
Gastropoda		
Cumacea		
Crustácea		
<hr/>		
Copépodos	Zooplancton	<i>Acantia sp.</i>
Ostrácodos		<i>Centropages sp.</i>
Eufásidos		<i>Eucalunus sp.</i>
Ictioplancton		<i>Sagitta sp.</i>
<hr/>		
Diatomeas	Fitoplancton	<i>Chaetoceros sp.</i>
Dinoflagelados		<i>Pendulus sp.</i>
Cianophyceae		<i>Phyrodiniun sp</i>
Chlorophyta		
<hr/>		
Hydrocharitaceae	Pastos marinos	<i>Thalassia testudinum</i>
<hr/>		
	Detritus	
<hr/>		

Anexo 2. Matriz de dieta utilizada en el modelo construido para el ecosistema costero de Seybaplaya. En las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas.

Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 Delfines														
2 Aves														
3 Tortugas														
4 Bagres	0.007	0.180							0.006	0.093	0.005			0.037
5 Barracudas									0.246	0.369	0.256		0.386	0.220
6 Camarones	0.455		0.290	0.180			0.104	0.049	0.010					
7 Chopas			0.000						0.019					
8 Cintillas	0.002										0.001			
9 Cobias											0.001			
10 Corvinas	0.001	0.010						0.010	0.004	0.010				0.033
11 Jureles y P.	0.030	0.202			0.029				0.266	0.014				0.200
12 Lisas											0.000		0.000	
13 Macabíes									0.06					
14 Meros					0.010			0.001						
15 Mojarras	0.001			0.000							0.000			
16 Ostras				0.076							0.138			
17 Pargos		0.050			0.136			0.039					0.009	0.066
18 Pulpo													0.003	0.104
19 Rayas														
20 Robalos							0.100		0.079		0.010			
21 Roncos	0.004	0.051											0.010	0.008
22 Sargos	0.000									0.000	0.000			0.017
23 Sierras y Peto	0.012	0.085						0.092						0.046
24 Tiburones														
25 Epifauna	0.486	0.422	0.273		0.687			0.442		0.151	0.297		0.335	0.174
26 Infauna				0.282	0.136	0.150	0.028		0.305	0.300			0.176	
27 Zooplankton				0.184		0.069	0.549	0.326				0.024		0.008
28 Fitoplankton							0.069				0.100	0.807		
29 Pastos marinos			0.434	0.276		0.198	0.100			0.060				
30 Detritus						0.583	0.050	0.039			0.190	0.169	0.076	

Continúa.

Presas/Depredador	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1 Delfines										0.004			
2 Aves										0.000			
3 Tortugas										0.093			
4 Bagres							0.010		0.009	0.029			
5 Barracudas									0.000				
6 Camarones			0.150	0.257	0.754	0.347	0.172	0.203	0.249	0.550			
7 Chopas													
8 Cintillas													
9 Cobias			0.015						0.002				
10 Corvinas						0.001	0.000			0.001			
11 Jureles y P.						0.030			0.009	0.029			
12 Lisas					0.000	0.000							
13 Macabíes					0.010				0.003	0.009			
14 Meros			0.000						0.000	0.000			
15 Mojarras				0.000		0.001			0.000	0.000			
16 Ostras	0.10			0.299		0.195		0.036		0.234			
17 Pargos									0.182	0.009			
18 Pulpo			0.102										
19 Rayas			0.005							0.002			
20 Robalos													
21 Roncos			0.015		0.010					0.009			
22 Sargos							0.000		0.000	0.000			
23 Sierras y Peto													
24 Tiburones						0.020				0.020			
25 Epifauna	0.140						0.241	0.267	0.183		0.010		
26 Infauna	0.250		0.46	0.289	0.225	0.161	0.158	0.048	0.180		0.588	0.020	
27 Zooplancton	0.160	0.062	0.112			0.160	0.058	0.079	0.174		0.130	0.010	0.050
28 Fitoplancton		0.067						0.118					0.700
29 Pastos marinos		0.161					0.096	0.048				0.400	

