



Instituto Politécnico Nacional  
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas  
Departamento de Pesquerías y Biología Marina



“Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes:  
Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México”

Manuscrito de Tesis:

Que para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias Marinas

Por:

Manuel J. Zetina Rejón

La Paz, Baja California Sur, noviembre de 2004



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL  
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes Noviembre del año 2004, el (la) que suscribe MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B001211 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "EFECTOS DE LA PESCA EN ECOSISTEMAS INTER-DEPENDIENTES: LAGUNA DE TÉRMINOS Y SONDA DE CAMPECHE, MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mzetina@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

  
**MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN**

*nombre y firma*



*A ti, por ser mi motivación*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Francisco Arreguín-Sánchez por la dirección de esta tesis, los conocimientos transmitidos, por el apoyo y oportunidades brindadas, gracias Paco por ser amigo.

A la comisión revisora de esta tesis por los comentarios y sugerencias hechas, Dr. Ernesto Chávez, Dr. Daniel Lluch Belda, Dr. Salvador Lluch Cota y Dr. Matthias Wolf.

Al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico otorgado.

A CONACyT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de doctorado.

A los compañeros del grupo de trabajo, Víctor Cruz, Pablo del Monte, por las discusiones fructíferas y las no tanto, Hugo Galván, Erika Cabrera. Así mismo, al Dr. Jon Elorduy por sus críticas al enfoque metodológico además de su amistad. Al Dr. Víctor Gómez por su ayuda para la formulación de un índice propuesto en este trabajo.

A los amigos que han estado cerca Teresa y Lorenzo por ahí siempre, a Lucy y Víctor, a Pablo, a la familia Elorduy-Suárez, a Lilí y Oscar, a Enrique Arcos.

A toda mi familia, especialmente a mis padres porque aún en la distancia me hacen sentir cerca de ellos.

A ti, Angélica, especialmente por estar a mi lado constantemente, por compartir todos los instantes y luchar a mi lado.

## TABLA DE CONTENIDO

Lista de tablas	iii
Lista de figuras	v
Glosario	vii
Resumen	x
Abstract	xi
1 Introducción	12
2 Planteamiento del problema	16
3 Antecedentes	17
4 Objetivos	20
4.1 Objetivo general	20
4.2 Objetivos particulares	20
5 Materiales y Métodos	21
5.1 Descripción del modelo a utilizar	21
5.2 Construcción del modelo	23
5.2.1 Biomasa ( $B_i$ )	24
5.2.2 Relación producción/biomasa ( $P/B$ ) <sub>i</sub>	25
5.2.3 Relación consumo/biomasa ( $Q/B$ ) <sub>i</sub>	26
5.2.4 Capturas ( $Y_i$ ) y descartes	27
5.2.5 Matriz depredador/presa ( $DC_{ji}$ )	28
5.3 Caracterización del ecosistema	30
5.4 Consistencia del modelo	32
5.5 Simulación temporal	32
5.6 Validación del modelo	36

5.7	Escenarios de simulación	36
5.8	Evaluación de impactos	37
6	Resultados	38
6.1	Modelo trófico: Sonda de Campeche y Laguna de Términos	38
6.2	Caracterización del ecosistema	42
6.3	Validación del modelo	50
6.4	Impactos de las pesquerías en el ecosistema	55
7	Discusión	69
8	Conclusiones	76
9	Bibliografía	78
10	Anexos	95

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Referencias de las dietas de las especies usadas para los grupos funcionales incluidas en el modelo.....	28
Tabla 2.- Datos de entrada y resultados básicos del modelo. Los datos subrayados fueron los estimados por el modelo. Los prefijos LT y SC indican el subsistema al que pertenece el grupo, Laguna de Términos y Sonda de Campeche respectivamente.....	40
Tabla 3. Flujos de biomasa por destino en los ecosistemas de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche.....	43
Tabla 4. Capturas pesqueras y valor del nivel trófico promedio de la captura total por ecosistema.....	44
Tabla 5.- Contribución a la Ascendencia (A) global de cada grupo considerado en el modelo. Se muestran los componentes de la Ascendencia para cada grupo, Flujos totales (T) y Contenido de Información (I).....	48
Tabla 6.- Persistencia (años) de cada grupo en cada uno de los escenarios realizados. Se señalan en <i>negrita-cursiva</i> los valores de persistencia menores...	55
Tabla 7.- Magnitud de cambio (%) de cada grupo en cada uno de los escenarios realizados. Se señalan en <i>negrita-cursiva</i> los valores máximos de magnitud de cambio.....	58
Tabla 8.- Tiempo de recuperación (años) de cada grupo en cada uno de los escenarios simulados. Se señalan en <i>negrita-cursiva</i> los valores máximos de tiempo de recuperación.....	60
Tabla 9.- Resiliencia (B relativa/año) de cada grupo en cada uno de los escenarios simulados. Se señalan en <i>negrita-cursiva</i> los valores mínimos de resiliencia.....	63



Tabla 10.- Atributos globales de estabilidad del ecosistema en cada uno de los escenarios realizados. Se presenta el área de cambio global (AC). P= persistencia, TR= tiempo de recuperación, MC= magnitud de cambio, R=Resiliencia (MC/TR)..... 67

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Sur del Golfo de México, Sonda de Campeche y Laguna de Términos. 13
- Figura 2.- Tendencia del cociente producción/consumo (P/Q) y del cociente respiración/asimilación (R/A) con el nivel trófico. .... 42
- Figura 3. Pirámides de capturas pesqueras, biomاسas y flujos por nivel trófico para la región sur del Golfo de México, Laguna de Términos y Sonda de Campeche. . 45
- Figura 4. Flujos por ecosistema y por nivel trófico de la región de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche. Se presentan los flujos absolutos (tabla) y en porcentaje (gráfica). Los flujos comunes se refieren a los que ocurren en ambos ecosistemas. .... 46
- Figura 5.- Modelo agregado por nivel trófico discreto para la región de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche. Se representan los flujos por capturas, biomاسas, a detritus y de respiración por cada nivel trófico (cuadros). Los porcentajes indican la eficiencia de transferencia entre un nivel trófico y el siguiente. .... 47
- Figura 6.- Ajuste del modelo, en la parte inferior se muestra la serie de mortalidad por pesca de camarón rosado y en la parte superior las biomاسas relativas observadas (puntos) y simuladas (línea) de camarón..... 51
- Figura 7.- Ajuste del modelo, en la parte inferior se muestra la serie de mortalidad por esfuerzo relativo de la pesquería de huachinango y en la parte superior las biomاسas relativas observadas (puntos) y simuladas (línea) de huachinango..... 52
- Figura 8.- Anomalías de productividad primaria generadas durante el proceso de ajuste del modelo a las series históricas camarón rosado y huachinango. .... 53

Figura 9.- Correlación entre la productividad primaria relativa (PP) y variables ambientales (salinidad y temperatura). .....	54
Figura 10.- Cambios globales en el ecosistema producidos en cada uno de los escenarios simulados. a) pesquería de camarón, b) pesquería demersal, c) pesquería pelágica, d) pesquería con chinchorro playero, e) pesquería de pulpo, f) pesquería de escama en la laguna, g) pesquería de ostión, h) pesquería de jaiba, i) todas las pesquerías. ....	66
Figura 11.- Correlación entre el área de cambio y la magnitud de cambio y tiempo de recuperación. Cada punto representa el efecto causado por cada una de las pesquerías.....	68
Figura 12.- Correlación entre el Área de cambio (AC) y el contenido de información ponderado de la pesquería ( $I_F$ ).....	75

## GLOSARIO

**Ascendencia.-** Es un indicador del grado de desarrollo de un ecosistema dado por su tamaño y grado de organización. Se calcula como el producto de los flujos totales y el contenido de información del ecosistema (Ulanowicz, 1986).

**Cadena alimenticia, trama trófica.-** Se refiere a la dependencia alimenticia de unos organismos hacia otros en una serie que comienza con los productores primarios y/o detritus y termina con los carnívoros de mayor tamaño.

**Capacidad de desarrollo.-** Es el límite superior de la ascendencia y mide el potencial de desarrollo del sistema (Ulanowicz, 1986).

**Detritus.-** Se refiere a toda la materia orgánica en partículas que se produce de la descomposición de organismos muertos.

**Ecopath.-** Modelo de flujos de biomasa balanceado, donde las entradas a un componente son iguales a las salidas. La producción de un grupo es igual a su consumo alimenticio menos sus pérdidas por respiración, depredación y exportación. Programa de computación que permite calcular los flujos de biomasa balanceados entre grupos incluidos en un modelo, a partir de datos de entrada particulares (Christensen y Pauly, 1992).

**Ecosim.-** Modelo dinámico para la simulación de los efectos en los cambios de la intensidad de pesca y vulnerabilidad por depredación sobre una población. El modelo permite considerar los cambios en los regímenes ambientales que alteran la abundancia y/o capturas de los grupos funcionales de un ecosistema (Walters *et al.*, 1997, 2000b).

**Ecosistema.-** Unidad ecológica compuesta por una comunidad biótica y el ambiente abiótico de un área particular.

**Eficiencia ecotrófica.-** Es la fracción de la producción de un grupo que fluye a través de la trama trófica o que es exportada del ecosistema.

- Estabilidad.-** Capacidad de los sistemas para permanecer sin cambios importantes en su estructura ante las perturbaciones.
- Grupo funcional.-** Conjunto de especies que tienen un mismo papel trófico en el ecosistema. Con frecuencia presentan dietas similares.
- Laguna costera.-** Depresión en la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas, que tiene una comunicación permanente o efímera con el mar, pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera.
- Magnitud de cambio.-** Cambio en la biomasa existentes respecto a la biomasa original ocasionado por la presencia de una perturbación en el sistema (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).
- Modelo.-** Representación abstracta o simplificada del sistema ecológico que destaca sólo los atributos funcionales importantes y los componentes estructurales más evidentes.
- Nivel trófico.-** Clasificación funcional de los organismos de una comunidad conforme a sus relaciones alimenticias. Posición de los organismos en la cadena alimenticia. El primer nivel trófico incluye a la plantas verdes, el segundo a los herbívoros y así sucesivamente (Lindeman, 1942).
- Overhead.-** La diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia. Indica el límite para el incremento de la ascendencia y refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones (Ulanowicz, 1986).
- P/B.-** Cociente entre la producción y la biomasa promedio de un grupo en particular. Valores altos indican organismos altamente productivos y por lo general de vida corta, mientras que valores bajos indican organismos de lento crecimiento. Bajo condiciones de equilibrio, es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Allen, 1971).
- Persistencia.-** Lapso de tiempo que sucede entre el inicio de una perturbación hasta la manifestación de un impacto significativo (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).
- Producción.-** Cantidad de energía o materiales generados por individuo, población o una comunidad en período específico.

**Q/B.-** Cociente entre la cantidad de alimento ingerido por un grupo respecto a su biomasa (Pauly, 1989).

**Resiliencia.-** Capacidad o rapidez con la que un sistema recupera su estado inicial después de haber sufrido una perturbación (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

**Respiración.-** Serie compleja de reacciones químicas en todos los organismos por virtud de la cual la energía es extraída de los compuestos orgánicos. Son los flujos de un grupo que no son reutilizables por ningún otro grupo. Se calcula a partir de la proporción del consumo de un grupo que no es asimilado menos la proporción de su producción que se debe a la producción primaria.

**Tiempo de recuperación-** Tiempo que se requiere para que un grupo recupere su estado original una vez que ha ocurrido una perturbación en el sistema (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

## RESUMEN

La Sonda de Campeche, ubicada en el sur del Golfo de México, es un área pesquera de gran relevancia para nuestro país, además de que se desarrollan otras importantes actividades económicas, como la extracción de petróleo. La Laguna de Términos se ubica en el sur del Estado de Campeche y en conjunto con la plataforma continental adyacente (Sonda de Campeche), constituyen un reconocido complejo ecológico, debido al activo intercambio de biomasa y energía entre estos ecosistemas. En este sentido, ambos son de gran importancia en el ciclo de vida de muchas especies, entre estas, algunas de interés pesquero que ocupan ambos ecosistemas en diferentes etapas de su ciclo de vida, ya sea por reproducción, alimentación y/o crianza. En este estudio se integró la información disponible de ambos ecosistemas en un modelo trófico global usando el enfoque Ecopath con Ecosim. El modelo incluye 32 grupos funcionales de la laguna, 44 de la plataforma y 3 grupos comunes. Los principales depredadores en ambos sistemas fueron los delfines y las aves marinas, los cuales ocupan los niveles tróficos superiores. Excluyendo a estos grupos, los niveles tróficos de la laguna son menores que los de la plataforma, debido a que en su mayoría los depredadores de la laguna están constituidos por poblaciones de peces juveniles que emigran hacia la plataforma cuando alcanzan su edad adulta ocupando niveles tróficos más altos. El detritus constituye la base de la estructura trófica en ambos ecosistemas. En general, se puede decir que la configuración de la estructura del sistema es la típica de ambientes tropicales, con una alta diversidad y la mayor parte de las interacciones tróficas en los niveles secundarios de la red trófica. Por otra parte, los flujos comunes entre ambos sistemas se presentan en los niveles tróficos superiores. En cuanto a los efectos de las pesquerías en el ecosistema, estas ocasionaron respuestas diferentes, debido a que el nivel trófico promedio de sus capturas es distinto, lo que implica que el efecto es diferencial. Desde el punto de vista de interdependencia del ecosistema, se puede decir que las pesquerías ocasionan efectos directos en el ecosistema donde se desarrollan, pero también ocasionan efectos indirectos en el ecosistema adyacente. Como medida global de la resiliencia del sistema ante los efectos de la pesca, se utilizó el área de cambio, esta mostró ser un buen indicador para evaluar los efectos en el sistema. Las pesquerías que capturan a las especies con menos interacciones tróficas afectan de manera más importante al sistema global.

## ABSTRACT

Campeche Sound, located in the south of the Gulf of Mexico, is a fishing area of great relevance for Mexico, besides others important economic activities are developed there, as the oil industry. Terminos Lagoon is located in the south of the State of Campeche and together with the adjacent continental platform (Campeche Sound), they constitute a recognized ecological complex due to the very active exchange of biomass and energy among these systems. In this sense, both are of great importance in the life cycle of many species, including some of commercial interest, either for reproduction, feeding or nurseries areas. In this study, the available information of both ecosystems has been integrated in a trophic global model using the Ecopath with Ecosim approach. The model includes 32 functional groups of the lagoon, 44 of the platform and 3 common groups. The main predators in both systems were the dolphins and the marine birds, which occupy the higher trophic levels. Excluding these groups, the trophic levels of the lagoon are minor than those of the platform, this is due to the fact that majority of the predators in the lagoon are constituted by juvenile populations of fishes that emigrate toward the platform when they reach their mature age occupying higher trophic levels. The detritus constitutes the base of the trophic structure in both ecosystems. In general, the configuration of the structure of the system is the typical of tropical environment, with a high diversity and most of the trophic interactions in the secondary level of the food web. On the other hand, the common flows between both systems occurred in the higher trophic levels. With regards to the effects of the fisheries in the ecosystem, these they caused different consequences, due to the different average trophic level of its catches, what implies that the effect is differential for each fishery. From the point of view of interdependence of the ecosystem, one can say that the fisheries cause direct effects in the ecosystem where they are developed, but they also cause indirect effects in the adjacent ecosystem. As a global measure of the system's resilience to evaluate the effects of fishing, the "area of change" indicator was used. This showed to be a good indicator to evaluate the global effects in the system. The fisheries that capture to the species with less trophic interactions affect in a more important way to the global system resilience.



## 1 INTRODUCCIÓN

La Laguna de Términos y sus pantanos fluvio deltáicos se sitúan frente a la Sonda de Campeche, que es una de las plataformas continentales más importantes en recursos pesqueros del Atlántico centro occidental, y le confieren al Estado de Campeche su relevancia pesquera (Figura 1). En esta zona se desarrollan importantes actividades económicas para nuestro país, entre las que destacan la actividad petrolera, la cual aporta cerca del 70% de la producción nacional, y la actividad pesquera de diversos recursos, entre los que destaca el camarón. Anterior al establecimiento de la industria del petróleo, a inicios de los 80's, la actividad económica principal era la pesquería de camarón que aportaba grandes volúmenes de captura y generaba importantes divisas. Esta región fue considerada como la más importante en captura de camarón en el Golfo de México debido a los altos volúmenes obtenidos, los cuales durante la década de los 60's y 70's estuvieron alrededor de 22,000 t. Sin embargo, a partir de la década de los 80's las capturas empezaron a decrecer aproximadamente a 12,000 t, posteriormente, durante 1991 a 1994 las capturas de camarón rosado apenas superaron las 5,000 t (Ramírez-Rodríguez *et al.*, 2000) y en años recientes difícilmente alcanzan las 2000 t.

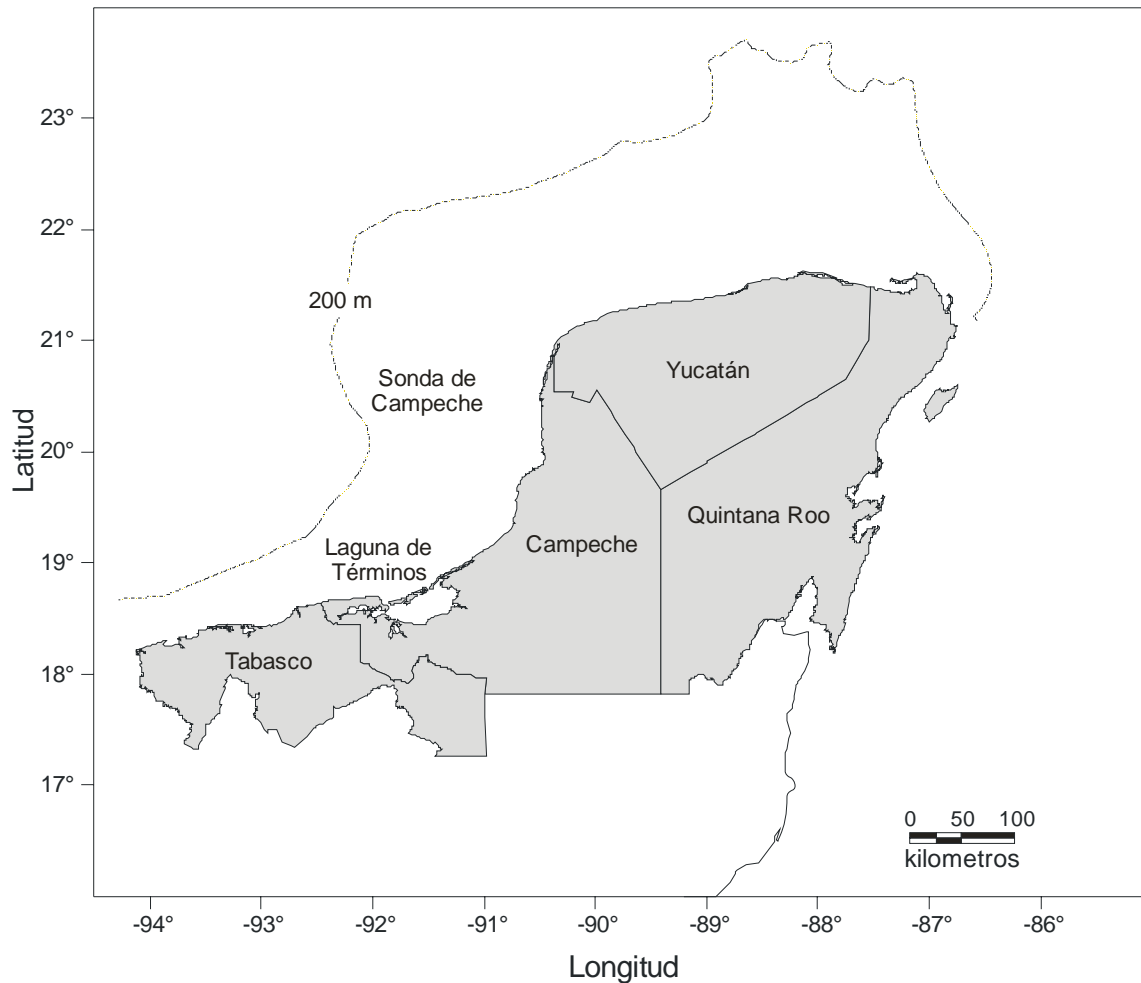


Figura 1. Sur del Golfo de México, Sonda de Campeche y Laguna de Términos.

Desde hace ya varios años, se ha sugerido que tanto la Laguna de Términos como la Sonda de Campeche tienen una fuerte interdependencia ecológica (Yáñez-Arancibia y Day Jr., 1988). Se ha manejado la hipótesis de que la productividad pesquera en la plataforma marina de Campeche depende, en parte, de diversos procesos ecológicos en la Laguna de Términos, tales como aportes fluviales y cobertura de vegetación intermareal (Sánchez-Gil *et al.*, 1981). Existen varios trabajos que han abordado las relaciones entre las capturas pesqueras y la influencia de la zona costera hacia la plataforma continental adyacente (Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia, 1985; Yáñez-Arancibia, 1985a; Yáñez-Arancibia, 1985b; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985a;

Arreguín-Sánchez, 1994; Flores-Hernández, 1997). Estos trabajos destacan la importancia de las zonas pantanosas, las descargas de ríos y la vegetación intermareal entre otros, en la producción natural de los recursos pesqueros. Asimismo, la diversidad, la distribución y abundancia de los recursos pesqueros en la zona costera están controladas por factores físicos e interacciones biológicas entre múltiples especies (Yáñez-Arancibia y Day Jr., 1988), así como por el uso de los ecosistemas (hábitats) (Soberón-Chávez *et al.*, 1988).

Por otra parte, existen evidencias que han mostrado que las interdependencias ecológicas entre las especies permiten explicar algunas variaciones en los rendimientos de los recursos pesqueros a través de los cambios en la abundancia de los depredadores y/o presas naturales del recurso (Christensen, 1996; Jennings y Polunin, 1997). Esto ha traído consigo que actualmente prevalezca un consenso general, entre los biólogos pesqueros y los administradores, sobre la necesidad de complementar el enfoque tradicional del manejo de los recursos basado en la dinámica poblacional, con un enfoque que analice el problema desde un punto de vista holístico, considerando al ecosistema explotado como una entidad (Botsford *et al.*, 1997). Una de las alternativas a seguir en este proceso se basa en la construcción de modelos matemáticos que incluyan los principales componentes bióticos de un ecosistema y sus interacciones existentes entre ellos, lo que permite crear escenarios con el fin de probar diferentes hipótesis, incluyendo las que tienen que ver con el manejo de los recursos pesqueros (Jennings y Kaiser, 1998; Christensen, 1999; Pauly *et al.*, 2000) y también las relacionadas con la sustentabilidad de los ecosistemas.

Uno de los enfoques actuales que permite tomar en cuenta las consideraciones hechas anteriormente y que será el utilizado en este estudio es el denominado Ecopath sugerido inicialmente por Polovina y Ow (1983) y Polovina (1984), posteriormente desarrollado y modificado por Christensen y Pauly (1992) y expandido en su versión dinámica (tiempo y espacio) por Walters *et al.* (1997), Walters *et al.* (2000a) y Walters *et al.* (2000b). Este modelo permite caracterizar la

---

estructura del ecosistema a través de las relaciones tróficas y la cuantificación de los flujos de biomasa entre los principales componentes del ecosistema usando para ello la información existente de las principales especies. El uso de este modelo ha sido ampliamente aceptado (ver contribuciones en Christensen y Pauly (1993); Pauly *et al.* (1996); Pauly (1998); Arreguín-Sánchez, 2001; *Ecological Modelling* 2004, volumen 172, números 2-4).

Por otra parte, también se ha reconocido que en la construcción de modelos tróficos es necesario integrar los subsistemas claves de un ecosistema, que presenten diferencias importantes en su estructura y tipos de hábitats (Pauly y Christensen, 1993; Okay y Pauly, 1999; Pauly, 1998; Pauly *et al.*, 1999). La Integración de los subsistemas permite que el modelo funcione como un sistema global, con sus partes interactuando vía exportación o importación de producción y/o detritus (Pauly y Christensen, 1993). Asimismo, la interconexión de ecosistemas (a menudo también referidos como estratos o estratificación) permite incorporar la información local de los grupos tróficos y las interacciones que ocurren entre ellos, tomando en cuenta las diferencias espaciales en la estructura de las tramas tróficas y los flujos de biomasa (Pauly *et al.*, 1999). Además, es posible representar las diferencias en la distribución espacial entre poblaciones de juveniles y adultos en el ecosistema.

Por lo anterior y tomando en cuenta que es necesario generar herramientas que apoyen el diseño de estrategias de un manejo integral de la región, considerando estrategias de pesca sustentable, y en el caso particular de la Sonda de Campeche a la recuperación del recurso camarón, en el presente este estudio construyó un modelo integral que representa las interacciones tróficas y flujos de energía entre los principales grupos biológicos de dos ecosistemas interdependientes del suroeste del Golfo de México, la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. Dicho modelo se utiliza para explorar los efectos de las pesquerías en el ecosistema y analizar la interdependencia entre la laguna y la plataforma continental.

## 2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Existen muchas especies, incluidas recursos pesqueros, que a lo largo de su desarrollo ontogénico habitan en más de un ecosistema donde transcurre alguna etapa de su ciclo de vida. La región de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche son dos ecosistemas que proveen importantes hábitats para las distintas etapas del ciclo de vida de muchas especies. Por otro lado, las prácticas de manejo actuales son generalmente aplicadas sin considerar el desarrollo de la propia especie objetivo en otros ecosistemas y menos aún, a otras especies con las que interactúan en el ecosistema. De particular importancia en este esquema son las interdependencias entre lagunas costeras y la plataforma continental adyacente por el activo intercambio de energía, lo cual se traduce, en términos pesqueros, en variaciones en las existencias de biomasa explotable y en el éxito del sostenimiento de las poblaciones y su persistencia en el tiempo. Es por ello que la construcción de un modelo trófico integral en el que se puedan evaluar simultáneamente estrategias de manejo de los recursos pesqueros de la región adquiere relevancia. Los resultados permitirían entender el funcionamiento general del sistema a través del conocimiento de las relaciones tróficas, sus flujos de energía y resiliencia global. Estos aspectos podrían ser considerados en investigaciones futuras y como conocimiento básico para coadyuvar en la administración de los recursos pesqueros y el manejo del ecosistema en su conjunto.

En este contexto, para el desarrollo de la investigación propuesta en este estudio, se formula la siguiente hipótesis:

“La integración de ecosistemas inter-dependientes en un modelo trófico que incluya los principales componentes bióticos de ambos ecosistemas, así como los principales recursos explotados de la región, permitirá conocer el funcionamiento

---

global de ambos sistemas, así como elucidar las consecuencias de la implementación de estrategias de manejo y cambios en el ecosistema”

### 3 ANTECEDENTES

El sur del Golfo de México, en particular la Laguna de Términos y su plataforma continental adyacente, es un área de gran interés para nuestro País. Su importancia radica en que es una zona de alta biodiversidad y donde se desarrollan actividades económicas relevantes, entre las que destacan, las industrias petrolera y pesquera. Lo anterior ha traído consigo que numerosos estudios científicos hayan sido realizados en esta área, por lo que constituyen dos de los ecosistemas más estudiados en México y el conocimiento que se tiene del ambiente y de sus componentes biológicos es relativamente completo (Lara-Domínguez *et al.*, 1990).

Asimismo, se han hecho varios intentos por integrar el conocimiento en modelos que permitan describir o representar el funcionamiento global del ecosistema y que sirvan para coadyuvar en el manejo pesquero de la región. El primer modelo conceptual para la región fue publicado por Yáñez-Arancibia (1984), en un esquema diagramático describe la estructura trófica y pesquerías en el ecosistema de la plataforma continental del sur del Golfo de México. En él describe que las pesquerías dependen de los procesos costeros y las variables físicas en interacción (definidas por el autor como *mecanismos de producción*). Posteriormente, un intento de modelación más formal fue realizado por Soberón-Chávez (1985) y Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia (1985) quienes describen los mecanismos de producción y control ecológico de las poblaciones de peces mediante una serie de análisis de correlación entre las abundancias de los recursos pesqueros y diferentes variables físicas. También, en estos estudios se aborda el tema de la interacción estuario-plataforma y se concluye, que para el caso de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche, los grandes aportes fluviales hacen que la interacción entre estos sistemas sea importante haciendo

que la producción pesquera se encuentre muy relacionada con la descarga fluvial. Estos autores mencionan, entre otros factores físicos importantes para la producción biológica, el área de extensión de lagunas costeras y estuarios, la amplitud de mareas y los factores climáticos. En ese mismo año, y basándose en diferentes estudios realizados en la Laguna de Términos y Sonda de Campeche, Yáñez-Arancibia *et al.* (1985a) propone un modelo conceptual que muestra las relaciones entre las comunidades de peces de la Laguna de Términos y la plataforma continental adyacente. Describe que las interacciones entre las comunidades de peces se llevan a cabo mediante las bocas de conexión de la laguna y describe las principales migraciones entre estos dos sistemas para las especies dominantes de la región. Posteriormente, Soberón-Chávez (1987) y Soberón-Chávez *et al.* (1988) realizan un modelo ecológico de la Sonda de Campeche y la Laguna de Términos, concluyendo que la producción natural de recursos pesqueros en el área de interacción laguna-plataforma depende de la dinámica de variables físicas de la zona costera, que actúan modulando al ecosistema y condicionando la dinámica de las comunidades bióticas. Además, sugieren que los cambios en las interacciones ecológicas producen cambios en la diversidad, distribución, abundancia y persistencia de los recursos. Asimismo, detectan que existe una importante correlación entre los mecanismos de producción primaria y la producción de recursos pesqueros dado que en esta zona se presenta una alta interrelación estuario/plataforma, a diferencia de otros ecosistemas costeros tropicales, donde la relación productividad primaria/productividad secundaria no es necesariamente una relación de causa/efecto. Mencionan que los principales productores primarios del área son el fitoplancton (72% del total de PP), pastos marinos (16%) y manglar (12%) y mencionan también las macroalgas, pero no cuantifican el aporte que éstas realizan. Sugieren que la estructura trófica del ecosistema es compleja y que ésta tiene dos fuentes de energía primaria, la cadena de pastoreo y la cadena de detritus, y sugieren la necesidad de estudiar en detalle la estructura trófica de ambos sistemas, ya que éstos tienen interdependencia ecológica y los efectos en

---

un ecosistema se reflejan en el otro, tanto en niveles de variables abióticas como en diversidad y abundancia de recursos bióticos.

Con el avance tecnológico en el área de las computadoras ha sido posible desarrollar modelos ecológicos más complejos, el modelo que han ganado popularidad entre la comunidad científica ha sido el modelo Ecopath (Christensen y Pauly, 1992; Pauly *et al.*, 2000) por su estructura y versatilidad en aplicaciones prácticas y teóricas, no obstante existen otras propuestas metodológicas de gran interés ecológico (Whipple *et al.* 2000; Jorgensen y Bendoricchio, 2001). Para la región del Golfo de México se han desarrollado diversos modelos tipo Ecopath que han descrito la estructura y funcionamiento de varios ecosistemas (Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 1993; Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993a, 1993b; Vega-Cendejas *et al.*, 1993, Chávez *et al.* 1993, De la Cruz-Agüero 1993, Browder, 1993; Rosado-Solorzano y Guzman del Proo, 1998; Vidal-Hernández, 2000, Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001).

Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) desarrollaron dos modelos independientes tipo Ecopath para esta región. Los autores mencionan que en ambos ecosistemas la cadena de detritos es más importante que la de pastoreo, como fuente principal de energía para el ecosistema, señalando que este proceso es más marcado en la laguna. Posteriormente, Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003) retomaron el modelo de la plataforma e incorporaron algunos grupos para hacer una versión mejorada, discutiendo el potencial del modelo como herramienta para el manejo de los recursos pesqueros de la región. Usando este último modelo Arreguín-Sánchez (2002) y Arreguín-Sánchez *et al.* (2004) exploraron diferentes estrategias de manejo de los principales recursos pesqueros de la región. Estos autores también demostraron que modelos de este tipo pueden ser capaces de reproducir series de tiempo de datos de abundancia observados y/o estimados independientemente y de manera particular discuten su aplicación para explorar estrategias de manejo que conlleven a la recuperación de la pesquería de camarón rosado.



Por otra parte, a partir del concepto de *Large Marine Ecosystems* (LME) (Sherman, 1990; Sherman y Alexander, 1986, 1989 y Sherman y Gold, 1990) se iniciaron los primeros esfuerzos conceptuales por construir modelos estratificados de estos ecosistemas usando el enfoque Ecopath (Pauly y Christensen, 1993) para el Mar del Sur de China. Los autores hicieron recomendaciones importantes acerca de la interconexión de modelos de subsistemas. Posteriormente, este mismo enfoque fue aplicado para el LME del Golfo de México por Pauly *et al.* (1999), estos autores reconocieron que la metodología para construir modelos estratificados puede ser adecuada para la construcción de modelos interconectados, y que además existe la necesidad de modelos más locales para problemáticas particulares.

## **4 OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

Representar las interacciones ecológicas entre los ecosistemas de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche en un modelo trófico integral que permita evaluar los efectos de las pesquerías de la región en el contexto de ecosistemas interdependientes.

### **4.2 Objetivos particulares**

1. Construir un modelo trófico que integre los ecosistemas de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche.
2. Analizar la interdependencia ecológica entre la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche en términos de los flujos de energía existentes entre ellos.

3. Analizar los efectos de la pesca nivel del ecosistema en la región de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, bajo el contexto de ecosistemas interdependientes.

## **5 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **5.1 Descripción del modelo a utilizar**

Durante la década de los años 70 se reconoció la importancia del estudio global de los ecosistemas, principalmente los que están sujetos a explotación pesquera. Esto condujo a que se desarrollaran modelos de simulación altamente complejos (p.e. Andersen y Ursin, 1977) que más adelante dieron origen a herramientas de manejo como el análisis multiespecífico de población virtual (Pope, 1979; Gulland, 1984; Sparre, 1991, Magnússon, 1995). Sin embargo, a pesar de la demanda de datos que estos modelos requerían no consideraban suficientemente las interacciones tróficas y los flujos existentes entre los componentes biológicos del ecosistema, además de que eran demasiado complejos para su uso generalizado.

Por otra parte, las aportaciones a la energética de los ecosistemas hecha por Odum (1968) sirvieron como base para el planteamiento de modelos de ecosistemas basados en las relaciones tróficas (flujos de energía), así como también para el planteamiento de índices de crecimiento y madurez del ecosistema y su cuantificación (Odum, 1969; Ulanowicz, 1986).

En este estudio se utilizó el enfoque de modelación Ecopath con Ecosim (EcE) (Paluy *et al.*, 2000; Christensen y Walters, 2004). El enfoque EcE combina un modelo trófico de balance de masas (Ecopath) con un modelo de simulación dinámica (Ecosim). Ambos, modelos se encuentran integrados en un programa de computación, en este estudio se utilizó la versión mas reciente (EcE Ver. 5.1). El

modelo Ecopath consiste de un conjunto de ecuaciones lineales, una para cada especie o grupo funcional (conjunto de especies que tienen un mismo papel trófico), que representan un balance de flujos de biomasa en el ecosistema, mediante dos ecuaciones principales:

ecuación 1

$$\text{Producción (P)} = \text{Capturas (C)} + \text{Depredación (D)} + \text{Otras pérdidas (OP)}$$

ecuación 2

$$\text{Consumo (Q)} = \text{Producción (P)} + \text{Respiración (R)} + \text{Alimento no asimilado (ANA)}$$

La ecuación 1 describe la producción (P) biológica de cada grupo en el sistema, en tanto que la ecuación 2 garantiza el balance energético de cada grupo, una vez que el modelo ha sido alimentado con los datos de entrada de la ecuación 1. Para este caso, en la ecuación 2 se utilizó el valor por defecto que asume el modelo Ecopath (20%) para el alimento que no es asimilado (ANA) (Winberg, 1956). La respiración (R) se estima de la siguiente manera  $R = (1 - \text{ANA}) \cdot Q - (1 - \text{MT}) \cdot P$ , donde MT es el “modo trófico” y es igual a 1 si es un autótrofo y 0 si es un heterótrofo.

De esta manera, la producción para cada grupo  $i$  se puede expresar mediante una ecuación lineal de la forma:

ecuación 3

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

donde  $B_i$  es la biomasa de  $i$ ,  $(P/B)_i$  es el cociente Producción/Biomasa de  $i$ ,  $B_j$  es la biomasa del depredador  $j$  que consume  $i$ ,  $(Q/B)_j$  es el cociente consumo por unidad de biomasa del depredador  $j$ ,  $DC_{ji}$  representan las interacciones tróficas

entre los componentes biológicos del ecosistema, las cuales son cuantificadas como las proporciones de las presas ( $i$ ) en las dietas de los depredadores ( $j$ ). El término precedido por la sumatoria representa los consumos totales de  $i$  por todos los depredadores  $j$ .  $EE_i$  es la eficiencia ecotrófica de  $i$ , que representa la proporción de la producción que es capturada por la pesca o consumida por los depredadores, de tal manera que  $(1-EE_i)$  representa otras pérdidas.

## 5.2 Construcción del modelo

Como primer paso en la construcción del modelo se definieron los grupos funcionales que se incluirían, lo cual se hizo basándose en la importancia de las especies (p. e. comercial, ecológica, conservación, la abundancia relativa, etc.). Dado que este estudio pretende la integración de dos ecosistemas ecológicamente relacionados (Laguna de Términos y Sonda de Campeche), algunas consideraciones adicionales se tomaron en cuenta para la definición de los grupos. Por ejemplo, las especies que tienen cambios considerables en su dieta y que presentan procesos de migración entre la laguna y la zona costera adyacente como consecuencia de su desarrollo ontogénico fueron divididos en dos grupos, uno que representa los individuos juveniles y otro los adultos (Walters *et al.*, 1997; 2000b). Por otra parte, los grupos que sólo se presenten en un subsistema deberán ser incluidos también, ya que pueden tener gran importancia en la estructura del ecosistema influyendo en las relaciones tróficas locales. También los grupos de los niveles tróficos inferiores fueron representados en ambos ecosistemas, tales como detritus, productores primarios, infauna, entre otros, los cuales soportan la base de la trama alimenticia en cada ecosistema. En total, se consideraron 79 grupos funcionales, 32 en la Laguna de Términos, 44 en la Sonda de Campeche y 3 grupos comunes, los cuales fueron tortugas marinas, aves marinas y delfines.

Una vez que se definieron los grupos se obtuvieron los datos de entrada del modelo, que de acuerdo a la ecuación 1 son: biomasa, el cociente

producción/biomasa, el cociente consumo/biomasa, la eficiencia ecotrófica, las capturas pesqueras, y las relaciones tróficas representadas en una matriz depredador/presa. Todos los datos de entrada fueron estandarizados en términos de unidades de tiempo y área. En el caso de grupos explotados comercialmente también se incorporaron las capturas pesqueras, las cuales fueron tomadas de los anuarios estadísticos de pesca. También se incorporaron las capturas incidentales de especies no objetivo de la pesquería de camarón.

### **5.2.1 Biomasa ( $B_i$ )**

En este trabajo se utilizó la biomasa en peso húmedo por unidad de área ( $t \cdot km^{-2}$ ). También se estimó la biomasa de cada grupo en cada subsistema y la biomasa global en ambos ecosistemas; para este caso se consideró que la Laguna de Términos representa aproximadamente el 5% y la Sonda de Campeche el 95% del área total considerada en el modelo. En algunos casos fue necesario aplicar factores de conversión ya que, por lo general, los estudios de los organismos del bentos presentan resultados en peso seco. Las biomásas de los grupos de peces se tomaron de los estudios realizados por Amezcua-Linares y Yáñez-Arancibia, 1980; Yáñez-Arancibia *et al.*, 1993; Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1983; Álvarez Guillén *et al.*, 1985 y Vargas-Maldonado y Yáñez-Arancibia, 1987 para la Laguna de Términos, y para la Sonda de Campeche del estudio de Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986. En todos los estudios anteriormente mencionados se emplearon redes de arrastre para las estimaciones de abundancia de peces, por lo que se optó dejar que el modelo calculara la biomasa de los peces pelágicos, ya que éstos no suelen estar bien representados en las capturas de arrastre. En el caso de los grupos heterótrofos no peces, las biomásas se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) y Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003). Para los autótrofos y detritus, las biomásas se obtuvieron de las estimaciones hechas por Soberón-Chávez *et al.* (1988).

### 5.2.2 Relación producción/biomasa (P/B)*i*

De acuerdo con Allen (1971) Merz y Myers (1998), el cociente P/B es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Z), usada en estudios de dinámica de poblaciones. De esta manera, para los peces no explotados, este valor es igual a la tasa instantánea de mortalidad natural (M), la cual se estimó mediante la ecuación empírica de Pauly (1980):

ecuación 4

$$M = L_{\infty}^{-0.279} \cdot K^{0.65} \cdot T^{0.463}$$

donde  $L_{\infty}$  (cm) y  $K$  (año<sup>-1</sup>) son los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy y  $T$  es la temperatura media anual del sistema (°C). La mortalidad natural fue calculada para la especie más representativa de cada grupo funcional. En los casos de las especies en las que no existían estimaciones de  $L_{\infty}$  se utilizó, como aproximación general, la relación siguiente propuesta por (Pauly, 1983):

ecuación 5

$$L_{\infty} = \frac{L_{Max}}{0.95}$$

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

Para los grupos de peces explotados, se estimó la mortalidad por pesca mediante la ecuación de captura:

ecuación 6

$$C = B \cdot \left( \frac{F}{F + M} \right) \cdot \left( 1 - e^{-(F+M)} \right)$$

donde C representa la captura ( $t \cdot km^{-2}$ ), B es la biomasa ( $t \cdot km^{-2}$ ), M es la tasa instantánea de mortalidad natural y F es la tasa instantánea de mortalidad por pesca la cual fue estimada usando métodos iterativos hasta hallar un valor de F que satisface la igualdad.

En el caso de los grupos no peces, los cocientes P/B se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman *et al.* 1998a y 1998b y Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003.

### 5.2.3 Relación consumo/biomasa (Q/B)<sub>i</sub>

El consumo/biomasa (Q/B) se refiere a la cantidad de alimento ingerido por un grupo expresado con respecto a su propia biomasa en el periodo considerado. Para peces fue obtenido a través la ecuación empírica propuesta por Palomares y Pauly (1998) basada en la temperatura del ambiente, el tamaño y aspectos morfológicos del pez:

ecuación 7

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

donde  $W_{\infty}$  es peso asintótico del modelo de von Bertalanffy (g), T es la temperatura media del hábitat de los peces ( $^{\circ}C$ ), 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), f y d son variables auxiliares y que son definidas en base al tipo de alimento que consume el organismo, ( $f=1$  y  $d=0$  cuando es herbívoro,  $f=0$  y  $d=1$

---

cuando es detritívoro,  $f=0$  y  $d=0$  cuando es carnívoro y  $f=0.65$  y  $d=0$  cuando es omnívoro).

En el caso de los grupos no peces, los cocientes Q/B se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman *et al.* 1998a y 1998b y Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003.

Cabe mencionar que para los cálculos de mortalidad natural (M) y consumo biomasa (Q/B) de peces se utilizó la herramienta “*Life history tool*” de la base de datos Fishbase que se encuentra en Internet (<http://www.fishbase.org>). Esta herramienta interactiva permite hacer el cálculo rápido de estos parámetros ya que reúne la información requerida.

#### **5.2.4 Capturas ( $Y_i$ ) y descartes**

Existen en la zona dos tipos de pesquerías: la pesca de arrastre de camarón, que opera en la plataforma continental, y las pesquerías artesanales. Estas últimas se pueden dividir según el tipo de artes de pesca empleados y por las especies que capturan. Para la región de la Sonda de Campeche se consideraron cinco pesquerías: 1) Demersal, en la cual se emplean líneas de anzuelos y anzuelos a mano y captura pargos y meros entre otros; 2) Pelágica, en la que se utilizan redes de enmalle para capturar sierras y jureles, y palangres para capturar tiburones; 3) Chinchorro, la cual se realiza en zonas más costeras y captura varias especies de escama; 4) Pulpo, la cual se realiza con varas de bambú (“jimbas”) con líneas de polipropileno (Solís-Ramírez, 1997). Para la región de la Laguna de Términos se incluyeron tres pesquerías: 1) Escama, 2) Ostión y 3) Jaiba. Todos los datos de capturas de los grupos explotados fueron obtenidos de los registros en las estadísticas pesqueras, correspondientes al periodo de 1978 a 1982 (Secretaría de Pesca, 1984; Yáñez-Arancibia y Aguirre-León, 1988), éstas fueron promediadas para representar la época para la cual fueron incorporados los datos de abundancia (biomasa) del modelo. Las capturas incidentales (o fauna de



acompañamiento) de la pesquería de camarón fueron calculados a partir de la relación proporción de peces:camarón reportada por Yañez-Arancibia (1984), quién reporta una relación aproximada 12:1 para la zona de estudio. Estas capturas incidentales sólo fueron estimadas para los grupos de peces, ya que no se contó con información cuantitativa de otros grupos, como invertebrados, aunque generalmente se considera que una proporción importante de los invertebrados de la fauna de acompañamiento permanecen vivos cuando son devueltos al mar (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002).

### 5.2.5 Matriz depredador/presa ( $DC_{ji}$ )

Esta matriz se construyó sobre la base de la descripción de las dietas realizadas en diferentes estudios de contenidos estomacales para las diferentes especies o grupos funcionales. En algunos casos, cuando no existía información, se utilizó la dieta de la misma especie en un ecosistema similar, o bien de otra especie similar, suponiendo que no existen cambios importantes. En este caso, se supuso que los consumos totales dependen fundamentalmente de la biomasa de las presas. Las fuentes de donde fueron extraídas las dietas se presentan en la Tabla 1. En todos los casos se adaptó la información para tener una representación de la dieta de los grupos tanto en la laguna como en la plataforma.

Tabla 1.- Referencias de las dietas de las especies usadas para los grupos funcionales incluidas en el modelo.

Grupo	Fuente
Delfines	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Aves marinas	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Tortugas marinas	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Agujas	Randall, 1967
Anchovetas	Ayala Pérez <i>et al.</i> , 1997; Vega Cendejas, 1998
Bagres	Yañez-Arancibia y Lara Dominguez, 1988
Barbudos	Rivera-Arriaga <i>et al.</i> , 1995
Camarón blanco	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Camarón café	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003

<b>Grupo</b>	<b>Fuente</b>
Camarón rosado	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Jaibas	Zetina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Cintillas	Bowman <i>et al.</i> , 2000; Peláez-Rodríguez, 1996
Corvinas	Chavance <i>et al.</i> 1984; Tapia-García <i>et al.</i> 1988a y 1988b
Equinodermos	Okey y Mahmoudi, 2002
Jureles	Chávez-López, 1999; Sierra <i>et al.</i> 1994
Meiobentos	Manickhand-Heileman <i>et al.</i> , 1998a
Microcrustáceos	Manickhand-Heilemand <i>et al.</i> , 1998; Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Mojarras	Aguirre-León y Yañez-Arancibia, 1986; Zetina-Rejón, 1997
Mojarras mexicanas	Vega Cendejas, 1998
Moluscos	Manickhand-Heileman <i>et al.</i> , 1998a
Pargos	Rivera-Arriaga <i>et al.</i> , 1995; Chávez-López, 1999
Peces globo	Mallard-Colmenero, 1982; Austin y Austin, 1971
Peces planos	Vega Cendejas, 1998; Carr <i>et al.</i> , 1972
Pejesapos	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Poliquetos	Manickhand-Heilemand <i>et al.</i> , 1998a; Zetina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Rayas	Chávez-López, 1999
Isabelitas	Randall, 1967
Robalos	Chavez-López, 1999
Roncos	Yañez-Arancibia <i>et al.</i> , 1985c
Sardinas	Zetina-Rejón, 1997
Sargos	Zetina-Rejón, 1997; Chavance, 1986
Barracudas	Sierra <i>et al.</i> , 1994
Calamar	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Chivos	Yañez-Arancibia <i>et al.</i> , 1985
Iguanas	Chávez-López, 1999; Vega Cendejas, 1998
Meros	Randall, 1967
Ojones	Randall, 1967
Palometas	Sierra <i>et al.</i> , 1994
Mariposas	Randall, 1967; Cruz-Escalona <i>et al.</i> , 2001
Pericos	Cervigón, 1994
Pulpo	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Rémoras	Randall, 1967
Sierras	Finucane <i>et al.</i> , 1990; Bowman <i>et al.</i> , 2000
Tiburones	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Torpedos	Sierra <i>et al.</i> , 1994
Zooplancton	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003

### 5.3 Caracterización del ecosistema

Una vez construido el modelo, se caracterizó el ecosistema sobre la base de algunos resultados básicos. La caracterización se hizo en términos comparativos de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. Consistió en describir los atributos tróficos más importantes de los grupos funcionales y del ecosistema. Estos atributos son estimados por Ecopath; entre ellos se calculó el nivel trófico (NT) discreto de cada grupo mediante la relación:

ecuación 8

$$NT = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j$$

Se calcularon los índices de flujo del sistema *sensu* Ulanowicz (1986): ascendencia (A), capacidad de desarrollo (C) y “overhead” (O). La A es un indicador que fusiona dos medidas de un ecosistema, el tamaño y el desarrollo de un ecosistema. El tamaño del ecosistema se refiere a la cantidad total de flujos existentes y el desarrollo al grado de organización. La A se calcula como el producto de los flujos totales del sistema (T) y el contenido de información (I):

ecuación 9

$$A = T \cdot I$$

T se calcula como  $T = \sum_{i=1, j=1}^n T_{ij}$ , siendo  $T_{ij}$  el flujo de energía del grupo j al grupo i. I se

calcula sobre la base de la teoría de la información usando una medida de la incertidumbre de la dirección que una unidad de materia pueda tomar en la trama trófica del sistema. Este índice expresa el contenido de información mutua del ecosistema, basado en el número de conexiones tróficas existentes y la probabilidad de que una partícula siga una vía trófica particular. Se calculó con la siguiente expresión:

ecuación 10

$$I = \sum_{i=1, j=1}^n f_{ij} Q_i \log(f_{ij} / \sum_{k=1}^n f_{kj} Q_k)$$

donde, si  $T_{ij}$  es una medida del flujo de energía de  $j$  a  $i$ ,  $f_{ij}$  es la fracción del flujo total de  $j$  que es representado por  $T_{ij}$ , o sea:

ecuación 11

$$f_{ij} = T_{ij} / \sum_{k=1}^n T_{kj}$$

$Q$  es la probabilidad que una unidad de energía fluya hacia el grupo  $i$ :

ecuación 12

$$Q_i = \sum_{k=1}^n T_{ki} / \sum_{l=1, m=1}^n T_{lm}$$

El límite superior de la  $A$  es la  $C$  del sistema que mide su potencial para crecer y se calcula de la siguiente forma:

ecuación 13

$$C = H \cdot T$$

donde  $H$  es la entropía estadística o también conocida como la diversidad de flujos calculada por:

ecuación 14

$$H = \sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i$$

El O se calcula como la diferencia entre A y C; O refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones externas (Ulanowicz, 1986).

La estructura trófica del sistema fue agregada en niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942), utilizando como base el enfoque propuesto por Ulanowicz (1995). Este proceso consiste en revertir la rutina para el cálculo de los niveles tróficos discretos, se atribuye la biomasa y los flujos de un grupo a otro, proporcionalmente a los niveles tróficos en que actúe el grupo. Esto permitió cuantificar la biomasa y los flujos que ocurren en cada nivel trófico discreto, así como la eficiencia de transferencia de biomasa (energía).

#### **5.4 Consistencia del modelo**

Una vez construido el modelo, utilizando algunas variables fisiológicas de las mencionadas anteriormente, fue posible evaluar la consistencia del modelo, siguiendo los criterios de Christensen *et al.*, (2000). Se entiende como modelo consistente aquel en el que las estimaciones hechas para cada grupo sean coherentes con lo que se espera según su biología. Para ello se utilizaron 3 indicadores, el cociente producción/consumo o eficiencia de conversión alimenticia (P/Q), el cociente respiración/asimilación (R/A) y el cociente producción/respiración (P/R).

#### **5.5 Simulación temporal**

La simulación temporal se llevó a cabo empleando el modelo Ecosim (Walters *et al.*, 1997, Walters *et al.*, 2000, Christensen y Walters, 2004). Ecosim consiste en una transformación dinámica de la ecuación en equilibrio del modelo Ecopath

(ecuación 3), en donde los cambios de biomasa en el tiempo de cualquier grupo funcional son representados por una ecuación diferencial de la forma:

ecuación 15

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_o B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n Q_{ij}$$

donde  $f(B)$  representa la producción en función de la biomasa si  $i$  es un grupo productor primario, o  $f(B) = g_i \sum Q_{ji}$  si  $i$  es un consumidor y representa la biomasa del grupo en función de su tasa de crecimiento y su consumo alimenticio ( $g_i$ =eficiencia de conversión alimenticia,  $g_i=P/Q$ ),  $M_o B_i$  representa las pérdidas por otras causas que no son pesca ni depredación,  $F_i B_i$  son las pérdidas por pesca y  $\sum Q_{ij}$  representa las pérdidas por depredación.

La función utilizada en el modelo Ecosim para la estimación de la producción de los grupos autótrofos fue:

ecuación 16

$$f(B_i) = \frac{r_i B_i}{(1 + B_i h_i)}$$

donde  $r_i$  es el máximo  $P/B$  (mortalidad total) que un grupo productor primario puede presentar cuando su biomasa ( $B_i$ ) es baja, y  $h_i$  es la producción primaria neta máxima de  $i$  cuando la biomasa es alta.

Ecosim permite tres opciones diferentes para la predicción del consumo  $Q$  que dependen del *control de flujos tróficos* que se suponga en el ecosistema, entendiendo por control de flujos la manera en que la estructura de la comunidad es modificada (los cambios en biomasa, desde el punto de vista cuantitativo). Se

han reconocido dos tipos de control de flujos, cuando la estructura (abundancia, distribución y/o diversidad) de los niveles tróficos depende directa o indirectamente de los niveles tróficos superiores ("top-down"), y cuando la estructura de la comunidad depende directa o indirectamente de los factores que alteren o varíen la producción en los niveles tróficos inferiores ("bottom-up"). El modelo Ecosim permite seleccionar alguno de estos dos enfoques o bien que el control de flujos sea mixto, lo cual es recomendable cuando no se tiene evidencia de que exista algún tipo de control, como en este caso de estudio.

Para la predicción del consumo de los grupos heterótrofos Ecosim utiliza la siguiente función:

ecuación 17

$$Q_{ij} = \frac{a_{ij} m_{ij} B_i B_j}{(m_{ij} + a_{ij} B_i B_j)}$$

donde  $a_{ij}$  es la tasa instantánea de mortalidad de  $i$  ocasionada por cada unidad de  $j$ , o bien la vulnerabilidad a depredación o la tasa de búsqueda efectiva y  $m_{ij}$  es el flujo máximo entre  $i$  y  $j$ . Ecosim calcula estos parámetros a partir de datos de entrada adicionales proporcionados por el usuario; éstos son: la máxima mortalidad total relativa y el máximo consumo alimenticio relativo respectivamente, en este caso se utilizaron los valores por defecto del programa, en el cual se supone que en ambos casos es el doble de los valores de entrada originales.

Por otra parte, dado que en el área de estudio es evidente que la laguna es utilizada por la fracción juvenil de las poblaciones de varias especies, es necesario vincular los grupos juveniles que habitan la laguna con los grupos de adultos correspondientes en la plataforma, ya que si se omite este paso podría resultar en simulaciones irrealistas en donde la fracción juvenil de la población puede aumentar su abundancia cuando la disponibilidad de alimento no esta restringida,

a pesar de que la fracción adulta disminuya su abundancia por alguna causa (p. e. mortalidad por pesca). Para ello, Ecosim incorpora el modelo en diferencia con retraso de Deriso-Schnute (Deriso, 1980; Schnute, 1987; Walters *et al.*, 2000) para calcular la biomasa de reclutas que se incorporan a la fracción de adultos de la población. La estructura básica del modelo como es empleado por Ecosim es la siguiente:

ecuación 18

$$B_{A,t+1} = e^{-Z_{A,t}}[\alpha_{A,t}(C_{A,t})N_{A,t} + \rho_A B_{A,t}] + I_A + w_{J,k,t} N_{J,k,t} \quad (18a)$$

$$N_{A,t+1} = N_{A,t} e^{-Z_{A,t}} + N_{J,k,t} \quad (18b)$$

$$N_{J,1,t+1} = R(B_{A,t}, N_{A,t}, C_{A,t}) \quad (18c)$$

$$N_{j,a,t+1} = e^{-Z_{j,t}} N_{j,a-1,t} \quad a = 1, \dots, k \quad (18d)$$

$$w_{J,a,t+1} = w_{J,a-1,t} + g' C_{J,t} / N_{J,t} \quad (18e)$$

donde los subíndices  $A$  y  $J$  denotan a los adultos y a los juveniles respectivamente;  $t$  es el tiempo en meses;  $Z$  es la tasa de mortalidad total,  $N$  es el número de individuos en el tiempo  $t$  con edad  $a$  (en meses);  $R(B_{A,t}, N_{A,t}, C_{A,t})$  predice el número de juveniles con edad  $0$ , producidos en el mes  $t$ , como una función del número de adultos, la biomasa y el consumo alimenticio ( $C$ );  $k$  es la edad de reclutamiento;  $w$  es el peso individual en el tiempo  $t$  a la edad  $a$  o  $k$ ;  $g'$  es la eficiencia de crecimiento;  $\alpha_{A,t}(C_{A,t})$  es el intercepto de la gráfica de  $w_{A,t+1}$  vs.  $w_{A,t}$  (donde  $w_A > w_k$ );  $\rho = e^{-K/12}$  (el factor 12 sirve para convertir valores anuales del parámetro de crecimiento  $K$  del modelo de von Bertalanffy en valores mensuales). Las ecuaciones 18a y 18b son la básicas del modelo de Deriso-Schnute (ver Hilborn y Walters, 1992 para detalle de la derivación), en tanto que las ecuaciones 18c a 18e son adicionales al modelo original necesarias para representar el movimiento de juveniles desde el nacimiento a la edad  $k$  de reclutamiento a la fracción de adultos de la población.



## 5.6 Validación del modelo

Por otra parte, se probó la robustez del modelo contrastando series independientes de datos observados con los simulados por el modelo. Para ello se utilizaron dos conjuntos de series de tiempo: el primero de ellos corresponde a una serie de tiempo de 1977 a 1994 con valores de mortalidad por pesca y biomasa relativa de camarón rosado (Ramírez-Rodríguez *et al.* 2000) y el segundo corresponde a una serie de tiempo de 1984 a 1999 con valores de captura por unidad de esfuerzo y biomasa relativa de huachinango (Cruz *et al.*, 2000). Una vez incorporadas las series de tiempo, cada vez que Ecosim se ejecuta, se calcula una medida de bondad de ajuste basada en la sumatoria de las desviaciones al cuadrado (SS) del logaritmo de las biomásas respecto al logaritmo de las biomásas simuladas. El algoritmo empleado por Ecosim para la minimización de las desviaciones es el método de búsqueda no lineal de Marquardt (More, 1977). En cada paso durante el proceso de minimización el modelo Ecosim es ejecutado y se calcula la SS y el proceso finaliza cuando el algoritmo converge en el valor mínimo posible de SS.

Para realizar el ajuste de los valores simulados con los observados se empleó una rutina integrada en el programa EcE que consiste en generar una serie de tiempo de anomalías de productividad primaria. La serie de anomalías generada actúa como un factor forzante sobre los productores primarios del ecosistema y su efecto se propaga en toda la red trófica. Esta serie de tiempo de anomalías puede ser considerada como análoga a las series de anomalías de reclutamiento estimadas en las evaluaciones mono específicas de recursos pesqueros (Martell *et al.*, 2002).

## 5.7 Escenarios de simulación

La ecuación 15 permite inducir cambios en el valor de la mortalidad por pesca (F) de cualquier grupo para simular dinámicamente las tendencias temporales de las

biomasas resultantes producidas por los efectos directos e indirectos de la pesca, sobre los componentes biológicos del ecosistema. En el presente trabajo se realizó un escenario de simulación por cada pesquería, su duración fue de 50 años cada uno. Se simularon incrementos en el esfuerzo pesquero para cada una de las pesquerías de la región. En todos los casos, se simuló un impacto con una duración de 10 años, el esfuerzo pesquero fue aumentado gradualmente al doble a partir del quinto año hasta el décimo y se mantuvo este esfuerzo por un periodo de 5 años más regresando instantáneamente al valor original de esfuerzo para cada pesquería. En todos los escenarios la simulación se continuó hasta el año 50. Estos escenarios fueron seleccionados para analizar cómo la pesca puede influir en cada uno de los componentes biológicos y en el ecosistema.

## 5.8 Evaluación de impactos

Los efectos sobre los grupos del ecosistema fueron analizados a través de los cambios de biomasa que experimentaron; se consideró que un grupo presentó un cambio significativo cuando se incrementaba o reducía su biomasa más del 10% de la biomasa original. Los impactos fueron medidos utilizando los siguientes atributos de estabilidad: 1) *persistencia* o *resistencia* (P), 2) *tiempo de recuperación* (TR), 3) *magnitud de cambio* (MC) y 4) *resiliencia* (R). La P es el tiempo que transcurre entre el inicio de la perturbación simulada hasta que el grupo presenta un cambio significativo en su biomasa. El TR es el tiempo que se requiere para volver a la biomasa original sin que existan futuros cambios significativos. La MC del impacto significativo es el cambio máximo en biomasa respecto a la biomasa original expresado como una proporción, se calcula como la diferencia entre el valor máximo y el mínimo. La R se define como la rapidez con que un sistema recupera su estado inicial después de un cambio, y se calcula como el cociente de la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación. Pérez-España y Arreguín-Sánchez (1999a) han utilizado los conceptos anteriores para evaluar la respuesta del ecosistema a impactos y analizar su estabilidad.

Una de las razones de analizar los efectos de las pesquerías en el ecosistema es generar indicadores globales que permitan evaluar dichos efectos ante diferentes escenarios de manejo. Por ello, con el objetivo de tener una idea general del impacto que las pesquerías tienen en el ecosistema en su conjunto, se propuso formular un indicador global. Se definió el *área de cambio* (AC). Esta es definida por los valores máximos y mínimos de cambio proporcional de biomasa durante el periodo de simulación. El supuesto es que esta AC representa una medida que puede ser correlacionada con la magnitud de cambio y tiempo de recuperación del sistema, y por tanto puede ser una medida de la resiliencia global del ecosistema. Se supone que mientras mayor es el AC, mayor el impacto producido y mayor el tiempo necesario para que el sistema retorne a su estado inicial. Se utilizó la integral definitiva para la estimación de la AC con la siguiente formulación:

ecuación 19

$$AC = \int_{t_{ini}}^{t_{fin}} (BMax_{(t)} - BMin_{(t)}) dt$$

$$BMax_{(t)} = MaxB_{(i,t)}$$

$$BMin_{(t)} = MinB_{(i,t)}$$

donde  $BMax_{(t)}$  y  $BMin_{(t)}$  denotan los valores máximos y mínimos de biomasa relativa en cada intervalo de tiempo de cada grupo  $i$  en el modelo del ecosistema, es el valor mínimo de biomasa relativa en cada intervalo de tiempo, desde el tiempo inicial ( $t_{ini}$ ) hasta el tiempo final ( $t_{fin}$ ) de la simulación.

## 6 RESULTADOS

### 6.1 Modelo trófico: Sonda de Campeche y Laguna de Términos

Una vez que fueron introducidos los valores de entrada al programa, se resolvió el modelo. Los primeros resultados proporcionaron un modelo desequilibrado en los

flujos de energía, presentando valores de  $EE > 1$  para diferentes grupos. Lo anterior representa una situación irreal, donde el consumo por los depredadores y/o pesca de un grupo dentro del sistema es más elevado que su producción en el periodo modelado (1 año). De acuerdo a la ecuación 2, los valores de  $EE$  deben estar entre 0 y 1. Se presupone que este desequilibrio de flujos se debía a la matriz de dietas construida, ya que los estudios de contenido estomacal en los cuales se basó su construcción, muchas veces proporcionan información puntual y no un registro completo de lo que el organismo consume a lo largo de su vida. Con el fin de equilibrar el modelo se procedió a realizar ajustes haciendo modificaciones graduales en la proporción de la presa en la dieta del depredador, de modo que el consumo de las presas fuera compatible con su producción. Esto se determinó cuando los valores de  $EE$  resultaron entre 0 y 1.

Una vez balanceado el modelo se utilizó la rutina denominada *EcoRanger*, la cual considera la incertidumbre de los datos de entrada, y se asignó un 20% de variabilidad para cada dato de entrada. *EcoRanger* genera valores de entrada aleatorios dentro del intervalo de variabilidad asignado usando una función de densidad probabilística determinada, que en este caso se consideró la distribución normal. En cada iteración se genera un modelo con nuevos datos de entrada, y este es evaluado siguiendo 5 restricciones del balance de masas y otras fisiológicas (p. e.  $0 < EE < 1$  o  $P/Q < 0.5$ ), si el modelo supera estas restricciones entonces se considera como viable. Este proceso se repite  $n$  veces en proceso de simulación Monte Carlo, al final se elige el modelo más apropiado usando, en este caso, como criterio la minimización de residuales. En este caso la selección del modelo final se hizo cuando el proceso generó 3000 modelos viables del total de las iteraciones.

Los valores de entrada del modelo y la matriz de dietas utilizadas se presentan en la Tabla 2 y el Anexo 1 respectivamente. Por otra parte, se probó la consistencia del modelo analizando los resultados de algunas variables fisiológicas que Ecopath calcula para cada grupo, siguiendo los criterios de Christensen *et al.*

(2000). El cociente P/Q presentó valores entre 0.001 y 0.38, y presentó una tendencia como la esperada, esto es, que sea mayor en los grupos de los niveles tróficos inferiores (Figura 2). El cociente R/A no debe exceder a 1, debido a que la respiración no puede ser mayor que la asimilación. En este caso, los resultados estuvieron en el intervalo de 0.5 a 0.9, en este caso también se presentó una tendencia como la esperada, siendo mayores para los niveles tróficos superiores (Figura 2). El cociente P/R también mostró valores lógicos, aunque este cociente puede tomar cualquier valor positivo, las restricciones termodinámicas limitan el verdadero intervalo, el cual no debe exceder a 1, en este caso sucedió así.

Tabla 2.- Datos de entrada y resultados básicos del modelo. Los datos subrayados fueron los estimados por el modelo. Los prefijos LT y SC indican el subsistema al que pertenece el grupo, Laguna de Términos y Sonda de Campeche respectivamente.

	H	B en H	BT	P/B	Q/B	EE	P/Q	R/A	P/R	TL
Delfines	1	0.016	0.016	0.10	33.50	<u>0.20</u>	0.003	1.00	0.00	3.67
Aves marinas	1	0.001	0.001	0.10	75.00	<u>0.79</u>	0.001	1.00	0.00	3.48
Tortugas marinas	1	0.287	0.287	0.15	3.50	<u>0.24</u>	0.04	0.95	0.06	2.54
LT-Agujas	0.05	<u>0.576</u>	<u>0.029</u>	1.13	15.84	0.85	0.07	0.91	0.10	3.06
LT-Anchovetas	0.05	<u>0.173</u>	<u>0.009</u>	3.36	16.78	0.93	0.20	0.75	0.33	2.87
LT-Bagres	0.05	1.52	0.076	1.19	6.47	<u>0.92</u>	0.18	0.77	0.30	2.52
LT-Barbudos	0.05	0.03	0.002	3.09	15.74	<u>0.77</u>	0.20	0.75	0.33	3.27
LT-Camarón blanco	0.05	<u>0.245</u>	<u>0.012</u>	13.50	35.50	0.95	0.38	0.53	0.91	2.38
LT-Camarón café	0.05	<u>0.124</u>	<u>0.006</u>	12.00	34.30	0.95	0.35	0.56	0.78	2.38
LT-Camarón rosado	0.05	<u>0.203</u>	<u>0.010</u>	12.50	35.70	0.95	0.35	0.56	0.78	2.38
LT-Jaibas	0.05	0.18	0.009	2.23	6.29	<u>0.93</u>	0.35	0.56	0.80	2.41
LT-Cintillas	0.05	<u>0.0355</u>	<u>0.002</u>	0.50	5.75	0.75	0.09	0.89	0.12	3.65
LT-Corvinas	0.05	0.57	0.029	0.72	12.51	<u>0.98</u>	0.06	0.93	0.08	3.25
LT-Equinodermos	0.05	<u>4.569</u>	0.228	2.25	12.60	0.96	0.18	0.78	0.29	2.32
LT-Fitoplancton	0.05	149.033	7.452	3.67	-	<u>0.14</u>	-	-	-	1
LT-Jureles	0.05	<u>0.202</u>	<u>0.010</u>	1.22	13.28	0.80	0.09	0.89	0.13	3.11
LT-Meio bentos	0.05	<u>4.182</u>	<u>0.209</u>	10.38	48.76	0.95	0.21	0.73	0.36	2.04
LT-Microcrustáceos	0.05	<u>1.802</u>	<u>0.090</u>	11.44	35.80	0.90	0.32	0.60	0.67	2.1
LT-Mojarras	0.05	0.23	0.012	1.90	13.46	<u>0.83</u>	0.14	0.82	0.21	2.93
LT-Mojarras mexicanas	0.05	0.055	0.003	1.41	10.90	<u>0.30</u>	0.13	0.84	0.19	2.87
LT-Moluscos	0.05	1.506	0.075	4.62	15.77	<u>0.96</u>	0.29	0.63	0.58	2.11
LT-Pargos	0.05	0.12	0.006	0.59	7.42	<u>0.94</u>	0.08	0.90	0.11	3.41
LT-Pastos marinos	0.05	178.637	8.932	8.82	-	<u>0.05</u>	-	-	-	1
LT-Peces globo	0.05	1.17	0.059	1.20	15.08	<u>0.54</u>	0.08	0.90	0.11	2.44
LT-Peces planos	0.05	0.04	0.002	1.50	13.25	<u>0.65</u>	0.11	0.86	0.17	3.01

	H	B en H	BT	P/B	Q/B	EE	P/Q	R/A	P/R	TL
LT-Pejasapos	0.05	0.29	0.015	1.13	9.32	<u>0.84</u>	0.12	0.85	0.18	3.03
LT-Poliquetos	0.05	8.013	0.401	4.43	21.54	<u>0.49</u>	0.21	0.74	0.35	2.06
LT-Rayas	0.05	0.315	0.016	0.56	6.78	<u>0.46</u>	0.08	0.90	0.12	2.99
LT-Isabelitas	0.05	0.34	0.017	0.52	18.70	<u>0.75</u>	0.03	0.97	0.04	3.08
LT-Robalos	0.05	<u>0.0471</u>	<u>0.002</u>	1.42	5.39	0.70	0.26	0.67	0.49	3.34
LT-Roncos	0.05	0.43	0.022	0.87	7.76	<u>0.88</u>	0.11	0.86	0.16	3.14
LT-Sardinias	0.05	<u>0.657</u>	<u>0.033</u>	1.21	11.94	0.93	0.10	0.87	0.15	2.29
LT-Sargos	0.05	1.64	0.082	2.23	19.57	<u>0.58</u>	0.11	0.86	0.17	2.48
LT-Zooplanton	0.05	1.127	0.056	18.62	71.97	<u>0.96</u>	0.26	0.68	0.48	2.03
SC-Anchovetas	0.95	<u>0.793</u>	<u>0.753</u>	4.57	15.22	0.95	0.30	0.63	0.60	2.51
SC-Bagres	0.95	0.445	0.423	0.73	6.48	<u>1.00</u>	0.11	0.86	0.17	2.63
SC-Barbudos	0.95	0.12	0.114	3.04	14.27	<u>0.83</u>	0.21	0.73	0.36	3.11
SC-Barracudas	0.95	<u>0.0492</u>	<u>0.047</u>	0.86	3.43	0.65	0.25	0.69	0.46	3.89
SC-Calamar	0.95	0.11	0.104	3.00	35.00	<u>0.95</u>	0.09	0.89	0.12	3.17
SC-Camarón blanco	0.95	<u>0.0295</u>	<u>0.028</u>	9.37	37.90	0.95	0.25	0.69	0.45	2.3
SC-Camarón café	0.95	<u>0.0233</u>	<u>0.022</u>	10.58	37.90	0.95	0.28	0.65	0.54	2.3
SC-Camarón rosado	0.95	<u>0.0495</u>	<u>0.047</u>	11.79	37.90	0.95	0.31	0.61	0.64	2.31
SC-Chivos	0.95	0.065	0.062	1.09	9.93	<u>0.96</u>	0.11	0.86	0.16	2.84
SC-Cintillas	0.95	<u>0.805</u>	<u>0.764</u>	0.55	5.22	0.80	0.10	0.87	0.15	3.36
SC-Corvinas	0.95	0.415	0.394	0.73	5.86	<u>0.96</u>	0.13	0.84	0.19	3.01
SC-Equinodermos	0.95	<u>3.695</u>	<u>3.510</u>	1.20	3.70	0.80	0.32	0.60	0.68	2.29
SC-Fitoplancton	0.95	45.5	43.225	102.60	-	<u>0.05</u>	-	-	-	1
SC-Iguanas	0.95	0.215	0.204	0.82	9.49	<u>0.93</u>	0.09	0.89	0.12	2.92
SC-Isabelitas	0.95	0.03	0.029	0.95	16.96	<u>0.96</u>	0.06	0.93	0.08	2.93
SC-Jureles	0.95	<u>0.69</u>	<u>0.655</u>	1.26	12.05	0.80	0.11	0.87	0.15	2.94
SC-Macroalgas	0.95	<u>28.931</u>	<u>27.485</u>	4.00	-	0.40	-	-	-	1
SC-Meros	0.95	0.095	0.090	2.32	10.63	<u>0.95</u>	0.22	0.73	0.38	3.28
SC-Microcrustáceos	0.95	<u>7.288</u>	<u>6.924</u>	7.01	27.14	0.95	0.26	0.68	0.48	2.16
SC-Mojarras	0.95	0.21	0.199	1.46	12.21	<u>1.00</u>	0.12	0.85	0.18	2.82
SC-Moluscos	0.95	<u>0.589</u>	<u>0.559</u>	6.90	23.00	0.95	0.30	0.63	0.60	2.05
SC-Ojones	0.95	0.08	0.076	1.27	7.25	<u>0.99</u>	0.18	0.78	0.28	3.16
SC-Palometas	0.95	<u>0.376</u>	<u>0.357</u>	1.09	10.11	0.70	0.11	0.87	0.16	3.19
SC-Pargos	0.95	0.085	0.081	0.54	4.76	<u>0.90</u>	0.11	0.86	0.17	3.45
SC-Pastos marinos	0.95	<u>76.774</u>	<u>72.936</u>	10.24	-	0.10	-	-	-	1
SC-Peces globo	0.95	0.08	0.076	0.88	6.65	<u>0.98</u>	0.13	0.83	0.20	2.28
SC-Peces planos	0.95	0.31	0.294	1.43	12.38	<u>1.00</u>	0.12	0.86	0.17	2.84
SC-Mariposas	0.95	0.095	0.090	1.39	8.22	<u>0.99</u>	0.17	0.79	0.27	3.26
SC-Pejasapos	0.95	0.02	0.019	1.09	8.45	<u>0.92</u>	0.13	0.84	0.19	2.93
SC-Pericos	0.95	0.01	0.010	0.90	4.51	<u>0.94</u>	0.20	0.75	0.33	2.24
SC-Poliquetos	0.95	37.4	35.530	4.85	24.20	<u>0.23</u>	0.20	0.75	0.33	2.07
SC-Pulpo	0.95	<u>0.38</u>	<u>0.361</u>	1.12	3.56	0.97	0.32	0.61	0.65	3.23
SC-Rayas	0.95	0.065	0.062	0.26	2.25	<u>0.79</u>	0.12	0.85	0.17	3.08
SC-Rémoras	0.95	0.01	0.010	0.47	6.35	<u>0.61</u>	0.07	0.91	0.10	2.88
SC-Robalos	0.95	0.11	0.104	0.63	4.89	<u>0.28</u>	0.13	0.84	0.19	3

	H	B en H	BT	P/B	Q/B	EE	P/Q	R/A	P/R	TL
SC-Roncos	0.95	0.07	0.067	2.87	9.56	<u>0.91</u>	0.30	0.63	0.60	3.01
SC-Sardinas	0.95	<u>4.08</u>	<u>3.876</u>	1.23	9.69	0.95	0.13	0.84	0.19	2.28
SC-Sargos	0.95	0.075	0.071	2.16	17.75	<u>0.97</u>	0.12	0.85	0.18	2.36
SC-Sierras	0.95	<u>0.551</u>	<u>0.523</u>	1.04	4.18	0.95	0.25	0.69	0.45	3.45
SC-Tiburones	0.95	<u>0.0659</u>	<u>0.063</u>	0.82	5.04	0.60	0.16	0.80	0.25	4.12
SC-Torpedos	0.95	0.015	<u>0.014</u>	0.74	6.91	<u>0.99</u>	0.11	0.87	0.16	2.76
SC-Zooplankton	0.95	<u>1.984</u>	<u>1.884</u>	21.76	119.70	0.95	0.18	0.77	0.29	2.03
LT-Detritus	0.05	84.71	4.235	-	-	<u>0.22</u>	-	-	-	1
SC-Descartes	0.95	0.222	0.211	-	-	<u>0.97</u>	-	-	-	1
SC-Detritus	0.95	20.51	19.485	-	-	<u>0.17</u>	-	-	-	1

H: proporción del hábitat (proporción)  
 B: biomasa (t/km<sup>2</sup>)  
 P: producción (t/km<sup>2</sup>/año)  
 Q: consumo (t/km<sup>2</sup>/año)  
 EE: eficiencia ecotrófica  
 R: respiración (t/km<sup>2</sup>/año)  
 A: asimilación (t/km<sup>2</sup>/año)  
 NT: nivel trófico

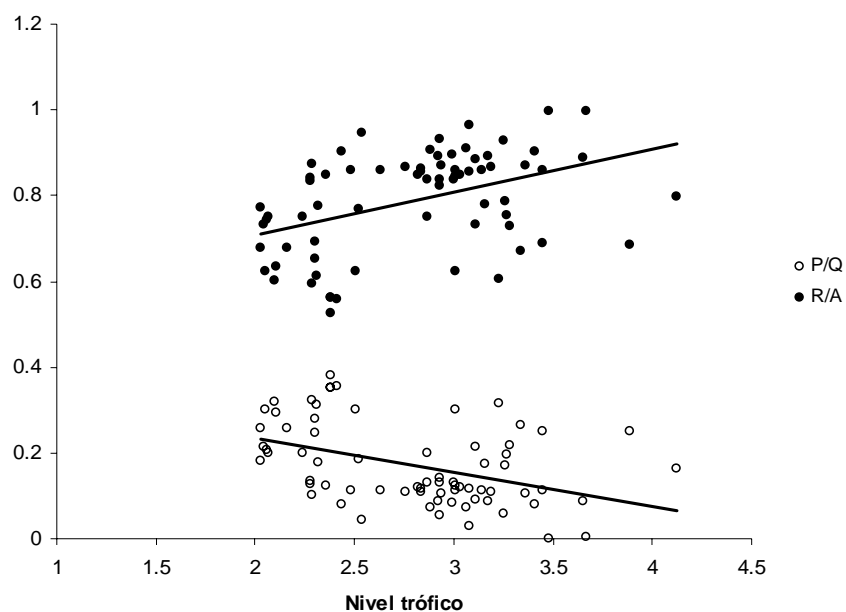


Figura 2.- Tendencia del cociente producción/consumo (P/Q) y del cociente respiración/asimilación (R/A) con el nivel trófico.

## 6.2 Caracterización del ecosistema

En general, las aves marinas (NT=3.67) y los delfines (NT=3.48) ocupan niveles tróficos altos en ambos ecosistemas. En la laguna, los depredadores con niveles

tróficos más altos fueron las cintillas (NT=3.65), pargos (NT=3.41) y robalos (NT=3.34). En la plataforma entre los depredadores principales, destacan los tiburones (NT=4.12), barracudas (NT=3.89), pargos (NT=3.45) y sierras (NT=3.45). Se encontró que de manera general, y excluyendo a los grupos comunes en ambos ecosistemas, los niveles tróficos de la laguna son menores que los de la plataforma.

En cuanto a los flujos de biomasa, se encontró que la mayor parte de ellos son los flujos a detritus y los flujos de consumo (flujos tróficos). En todos los casos los flujos fueron mayores en la Sonda de Campeche (Tabla 3), lo cual es de esperarse si tomamos en cuenta que es un ecosistema de mayor tamaño.

Tabla 3. Flujos de biomasa por destino en los ecosistemas de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche.

<b>Tipo de flujos</b>	<b>LT</b>	<b>SC</b>	<b>Unidades</b>
Consumo	36.73	1,396.85	t/km <sup>2</sup> /año
Capturas	0.01	0.97	t/km <sup>2</sup> /año
Respiratorios	21.54	832.37	t/km <sup>2</sup> /año
A detritus	191.32	5,377.99	t/km <sup>2</sup> /año
<b>Total</b>	<b>249.6</b>	<b>7,608.18</b>	<b>t/km<sup>2</sup>/año</b>
<b>Total (%)</b>	<b>3.2</b>	<b>96.8</b>	

Por otro lado, las capturas pesqueras son mayores en la Sonda de Campeche y el nivel trófico promedio de la capturas por pesquería fue en general más alto debido a que las especies de escama alcanzan un nivel trófico mayor en este sistema, lo que contribuye a elevar el valor promedio del nivel trófico de la captura (Tabla 4). La excepción fue la pesquería de camarón, ya que estos organismos se ubican en niveles tróficos bajos en ambos ecosistemas.



Tabla 4. Capturas pesqueras y valor del nivel trófico promedio de la captura total por ecosistema.

Grupo	Camarón	Demersal	Pelágica	Chinchorro	Pulpo	Escama	Ostión	Jaiba
LT-Anchovetas						0.002		
LT-Bagres						0.003		
LT-Jaibas								0.001
LT-Corvinas						0.002		
LT-Mojarras						0.007		
LT-Moluscos							0.003	
LT-Pargos						0.001		
LT-Robalos						0.001		
LT-Roncos						0.003		
LT-Sardinias						0.001		
SC-Anchovetas				0.052				
SC-Bagres				0.018				
SC-Camarón blanco	0.116							
SC-Camarón café	0.089							
SC-Camarón rosado	0.285							
SC-Corvinas				0.021				
SC-Jureles			0.012					
SC-Meros		0.001						
SC-Mojarras				0.024				
SC-Pargos		0.01						
SC-Pulpo					0.045			
SC-Sargos				0.004				
SC-Sierras			0.066					
SC-Tiburones			0.025					
<b>Captura total</b>	<b>0.49</b>	<b>0.011</b>	<b>0.103</b>	<b>0.119</b>	<b>0.045</b>	<b>0.02</b>	<b>0.003</b>	<b>0.001</b>
<b>Nivel trófico medio</b>	<b>2.31</b>	<b>3.43</b>	<b>3.56</b>	<b>2.67</b>	<b>3.23</b>	<b>2.94</b>	<b>2.11</b>	<b>2.41</b>

Después de la agregación de las biomásas, capturas y flujos en niveles tróficos discretos, encontramos que en general, la mayor parte de la biomasa total de ambos ecosistemas puede ser ubicada en los dos primeros niveles tróficos con cerca del 95% del total de biomasa. En tanto que la mayor parte de las capturas pesqueras se realizan en el segundo y tercer nivel trófico, con un 47% y 41% del total de capturas respectivamente. Respecto a los flujos de biomasa, la mayor cantidad de éstos ocurre principalmente en el nivel trófico primario y el secundario en ambos ecosistemas con aproximadamente del 98% del los flujos totales (Figura 3). Al separar los flujos totales de biomasa por nivel trófico y por ecosistema, se encontró que éstos fueron mayores en la Sonda de Campeche, pero en ambos ecosistemas, los flujos tienden a ser menores al aumentar el nivel trófico (Figura 4).

Además, los flujos comunes entre ambos ecosistemas se ubicaron en niveles tróficos relativamente altos. Lo anterior se debe a que de los tres grupos que fueron considerados como comunes en ambos ecosistemas, dos de ellos ocupan posiciones de depredadores topes, los delfines y las aves marinas. Cabe mencionar, que en este sentido se está considerando solo los flujos tróficos y no los flujos por efecto de migración cíclica de las especies.

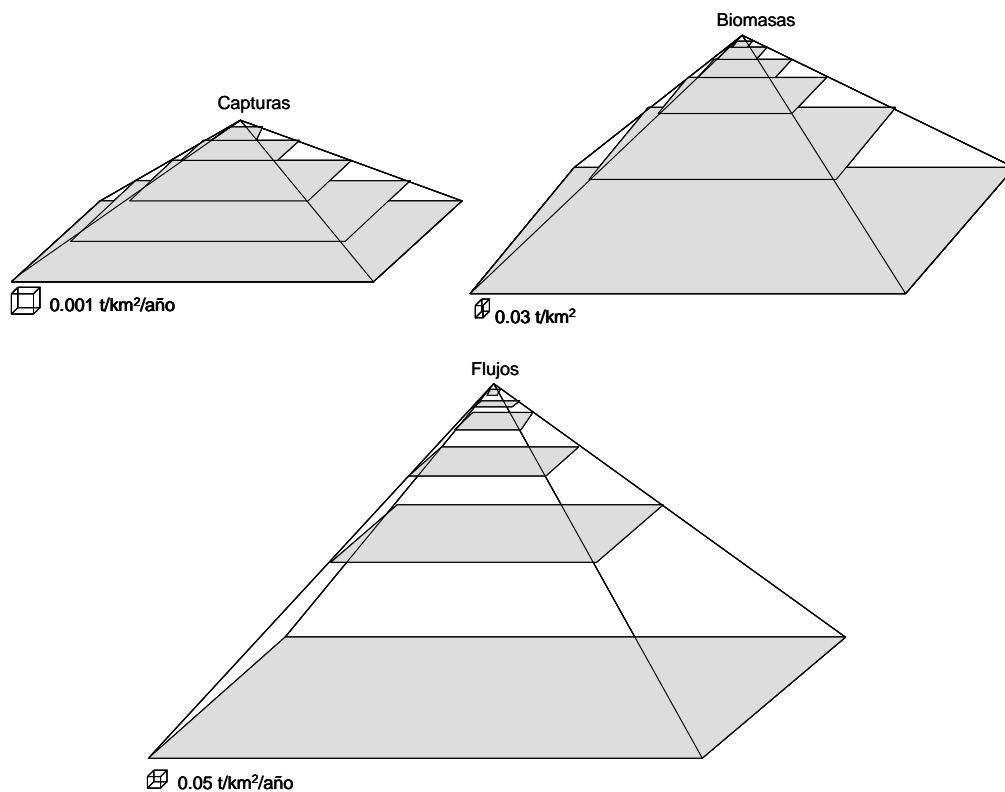


Figura 3. Pirámides de capturas pesqueras, biomasas y flujos por nivel trófico para la región sur del Golfo de México, Laguna de Términos y Sonda de Campeche.

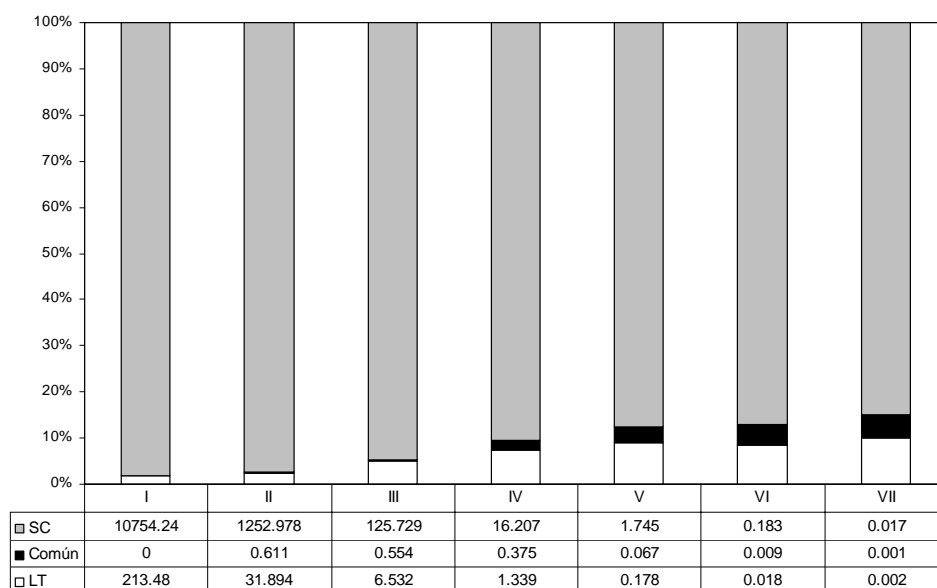


Figura 4. Flujos por ecosistema y por nivel trófico de la región de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche. Se presentan los flujos absolutos (tabla) y en porcentaje (gráfica). Los flujos comunes se refieren a los que ocurren en ambos ecosistemas.

En muchos ecosistemas costeros, el detritus juega un papel ecológico de gran importancia para el sostenimiento de la tramas tróficas (Day, *et al.*, 1989), lo cual pudo ser comprobado en este complejo ecológico constituido por la laguna y la sonda, ya que del total de flujos que se originan en el primer nivel trófico y pasan a lo largo de la trama trófica, el 73% proviene del detritus y sólo el 27% de los productores primarios, por lo que se deduce que el detritus constituye la base de la estructura trófica en ambos ecosistemas (Figura 5).

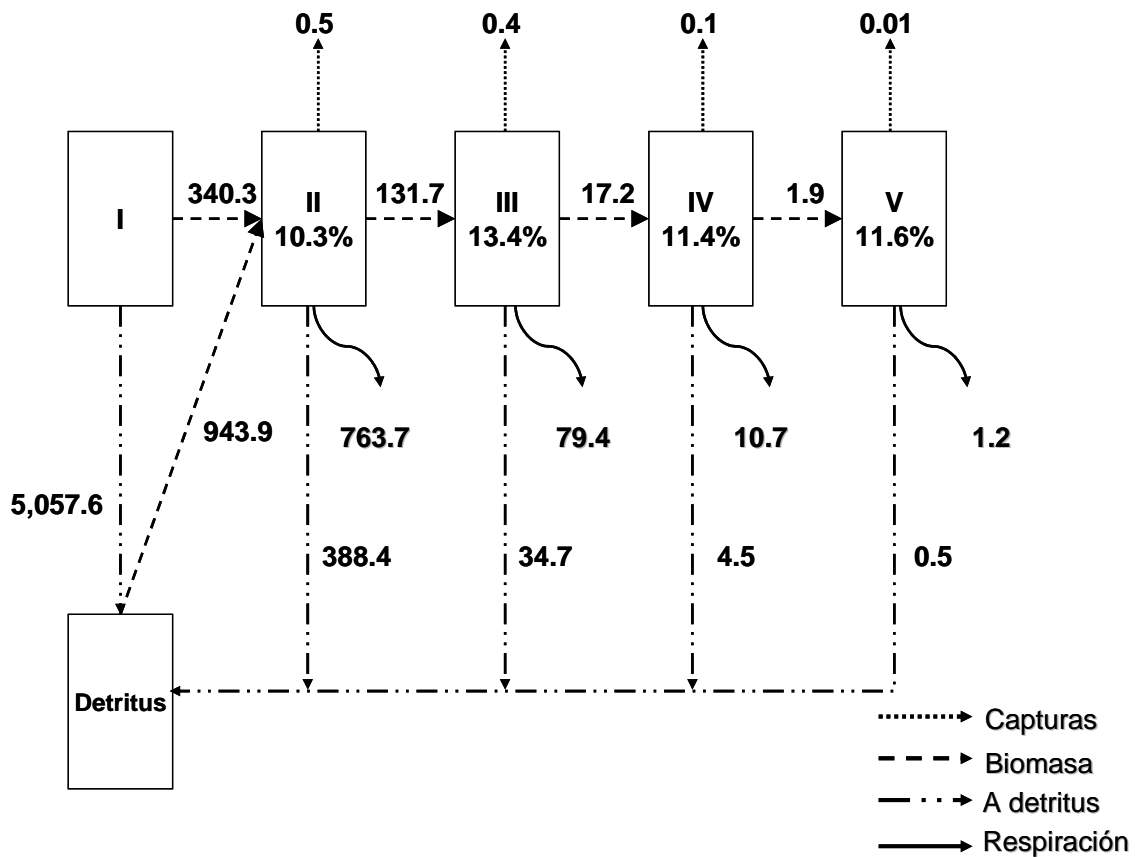


Figura 5.- Modelo agregado por nivel trófico discreto para la región de la Laguna de Términos y Sonda de Campeche. Se representan los flujos por capturas, biomasa, a detritus y de respiración por cada nivel trófico (cuadros). Los porcentajes indican la eficiencia de transferencia entre un nivel trófico y el siguiente.

Por otro lado, la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos tiende a ser ligeramente más alta en los niveles intermedios, en el tercer y cuarto nivel trófico. Tradicionalmente se ha supuesto un valor promedio del 10% de eficiencia de transferencia entre niveles tróficos (Lindeman, 1942); sin embargo cuantitativamente esto fue probado recientemente por Pauly y Christensen (1995) utilizando diferentes modelos de ecosistemas construidos bajo el enfoque Ecopath. Para los ecosistemas de la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche se encontró que el valor promedio fue del 11.6%, valor muy cercano al promedio esperado.

En cuanto a la Ascendencia del ecosistema, se encontró que ésta representa un 45% de la capacidad total del sistema. Para tratar de conocer cuál es la contribución de cada grupo a la estructura y funcionamiento global del sistema, se consideró el aporte porcentual de cada grupo a la Ascendencia global, los resultados se muestran en la Tabla 5. En general, se observa que los grupos de productores primarios y organismos del nivel trófico secundario como poliquetos, microcrustáceos y el zooplancton hacen la mayor contribución a la Ascendencia global, porque tienen una alta productividad biológica y porque muchos organismos se alimentan de ellos en cantidades relativamente importantes.

Tabla 5.- Contribución a la Ascendencia (A) global de cada grupo considerado en el modelo. Se muestran los componentes de la Ascendencia para cada grupo, Flujos totales (T) y Contenido de Información (I)

<b>Grupo</b>	<b>A (flowbits)</b>	<b>A (%)</b>	<b>T (t/km<sup>2</sup>/año)</b>	<b>I (bits)</b>
Delfines	1.39	0.01	0.536	2.59
Aves marinas	0.20	0.00	0.075	2.60
Tortugas marinas	2.50	0.02	1.005	2.49
LT-Agujas	1.82	0.01	0.456	3.99
LT-Anchovetas	0.69	0.00	0.145	4.75
LT-Bagres	2.28	0.01	0.492	4.62
LT-Barbudos	0.11	0.00	0.024	4.71
LT-Camarón blanco	2.56	0.02	0.435	5.89
LT-Camarón café	1.26	0.01	0.213	5.89
LT-Camarón rosado	2.16	0.01	0.362	5.96
LT-Jaibas	0.34	0.00	0.057	5.98
LT-Cintillas	0.04	0.00	0.01	4.40
LT-Corvinas	1.40	0.01	0.357	3.91
LT-Equinodermos	12.86	0.08	2.878	4.47
LT-Fitoplancton	187.92	1.19	27.377	6.86
LT-Jureles	0.56	0.00	0.134	4.19
LT-Meio bentos	42.14	0.27	10.196	4.13
LT-Microcrustáceos	16.08	0.10	3.225	4.98
LT-Mojarras	0.59	0.00	0.155	3.79
LT-Mojarras mexicanas	0.12	0.00	0.03	4.13
LT-Moluscos	5.95	0.04	1.187	5.02
LT-Pargos	0.18	0.00	0.045	3.91
LT-Pastos marinos	527.82	3.35	78.788	6.70
LT-Peces globo	3.47	0.02	0.882	3.94
LT-Peces planos	0.11	0.00	0.026	4.31

<b>Grupo</b>	<b>A (flowbits)</b>	<b>A (%)</b>	<b>T (t/km<sup>2</sup>/año)</b>	<b>I (bits)</b>
LT-Pejesapos	0.59	0.00	0.135	4.37
LT-Poliquetos	35.34	0.22	8.632	4.09
LT-Rayas	0.43	0.00	0.107	4.05
LT-Isabelitas	1.22	0.01	0.318	3.85
LT-Robalos	0.05	0.00	0.013	4.08
LT-Roncos	0.68	0.00	0.167	4.07
LT-Sardinas	1.64	0.01	0.392	4.18
LT-Sargos	6.56	0.04	1.605	4.09
LT-Zooplancton	18.77	0.12	4.056	4.63
SC-Anchovetas	34.75	0.22	11.465	3.03
SC-Bagres	7.13	0.05	2.738	2.60
SC-Barbudos	4.73	0.03	1.627	2.90
SC-Barracudas	0.48	0.00	0.16	3.03
SC-Calamar	9.88	0.06	3.657	2.70
SC-Camarón blanco	2.10	0.01	1.062	1.97
SC-Camarón café	1.75	0.01	0.839	2.08
SC-Camarón rosado	3.17	0.02	1.782	1.78
SC-Chivos	1.73	0.01	0.613	2.83
SC-Cintillas	10.31	0.07	3.989	2.58
SC-Corvinas	6.15	0.04	2.31	2.66
SC-Equinodermos	37.59	0.24	12.988	2.89
SC-Fitoplancton	4,926.84	31.30	4434.885	1.11
SC-Iguanas	5.05	0.03	1.938	2.61
SC-Isabelitas	1.28	0.01	0.483	2.64
SC-Jureles	19.90	0.13	7.896	2.52
SC-Macroalgas	154.51	0.98	109.938	1.41
SC-Meros	3.19	0.02	0.96	3.32
SC-Microcrustáceos	336.27	2.14	187.907	1.79
SC-Mojarras	6.27	0.04	2.435	2.57
SC-Moluscos	39.43	0.25	12.87	3.06
SC-Ojones	1.72	0.01	0.551	3.11
SC-Palometas	9.37	0.06	3.61	2.59
SC-Pargos	0.97	0.01	0.385	2.53
SC-Pastos marinos	779.45	4.95	746.857	1.04
SC-Peces globo	1.47	0.01	0.506	2.90
SC-Peces planos	10.54	0.07	3.646	2.89
SC-Mariposas	2.32	0.01	0.742	3.12
SC-Pejesapos	0.48	0.00	0.161	2.97
SC-Pericos	0.15	0.00	0.043	3.42
SC-Poliquetos	1,490.64	9.47	859.826	1.73
SC-Pulpo	4.70	0.03	1.285	3.66
SC-Rayas	0.35	0.00	0.139	2.52
SC-Rémoras	0.15	0.00	0.06	2.57
SC-Robalos	1.12	0.01	0.511	2.19

<b>Grupo</b>	<b>A (flowbits)</b>	<b>A (%)</b>	<b>T (t/km<sup>2</sup>/año)</b>	<b>I (bits)</b>
SC-Roncos	2.22	0.01	0.636	3.49
SC-Sardinas	99.87	0.63	37.558	2.66
SC-Sargos	3.54	0.02	1.264	2.80
SC-Sierras	6.30	0.04	2.187	2.88
SC-Tiburones	0.54	0.00	0.315	1.71
SC-Torpedos	0.29	0.00	0.098	2.99
SC-Zooplankton	495.01	3.14	225.611	2.19
LT-Detritus	220.25	1.40	107.315	2.05
SC-Descartes	2.03	0.01	0.222	9.13
SC-Detritus	6,115.63	38.85	5462.34	1.12
<b>Total</b>	<b>15,741.41</b>	<b>45.39</b>	<b>12402.922</b>	<b>1.27</b>

### 6.3 Validación del modelo

En la segunda parte de este estudio se procedió a la validación del modelo con base en las series de tiempo datos observados de la pesquería de camarón. La SS de las biomásas observadas respecto a las simuladas originalmente fue de 4.56 sin incorporar ningún cambio en los parámetros del modelo, y esta SS fue reducida a 1.6 una vez que se crearon las anomalías de productividad primaria. El ajuste conseguido se muestra en la Figura 6 para la serie de tiempo de camarón rosado y en la Figura 7 para la serie de tiempo de huachinango.

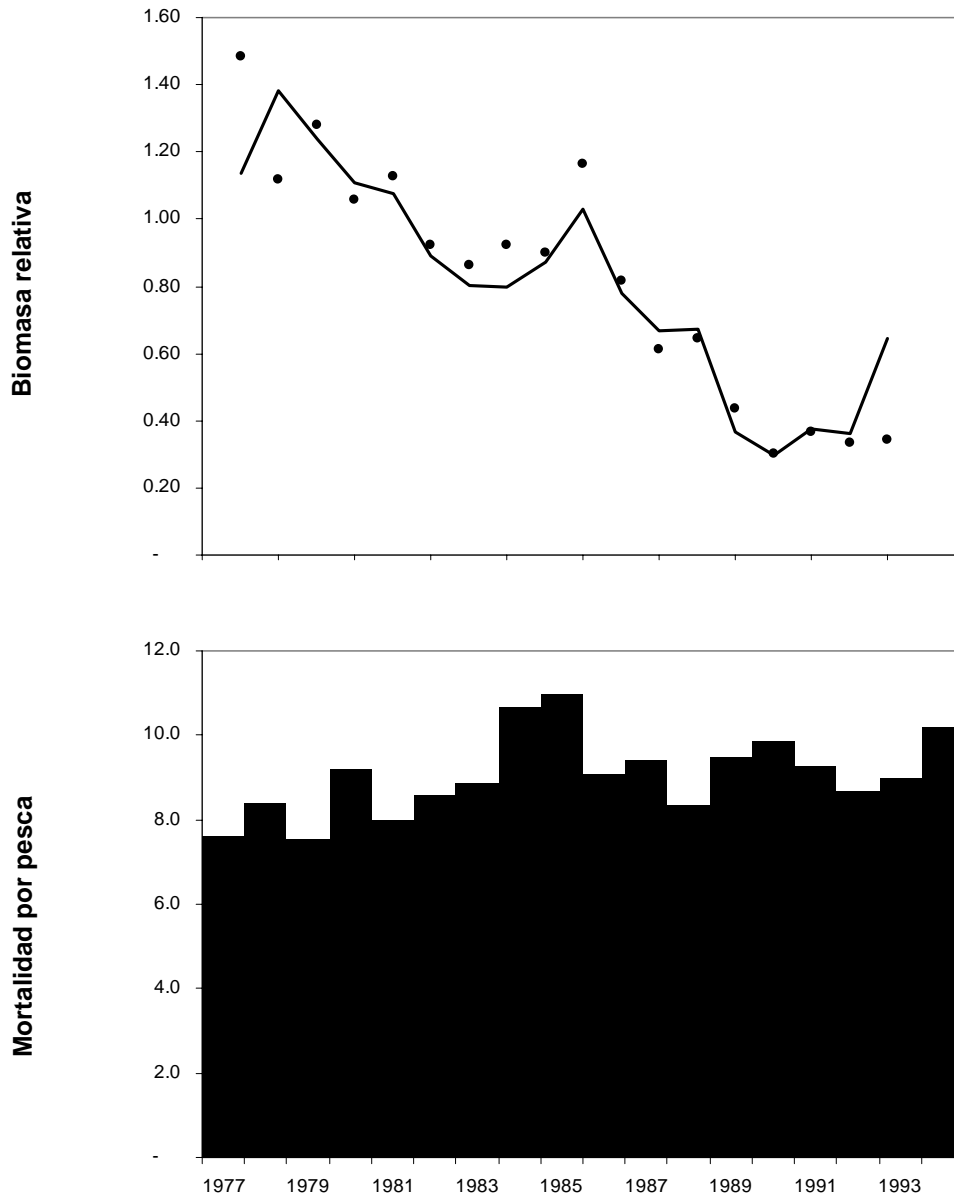


Figura 6.- Ajuste del modelo, en la parte inferior se muestra la serie de mortalidad por pesca de camarón rosado y en la parte superior las biomasa relativa observadas (puntos) y simuladas (línea) de camarón.



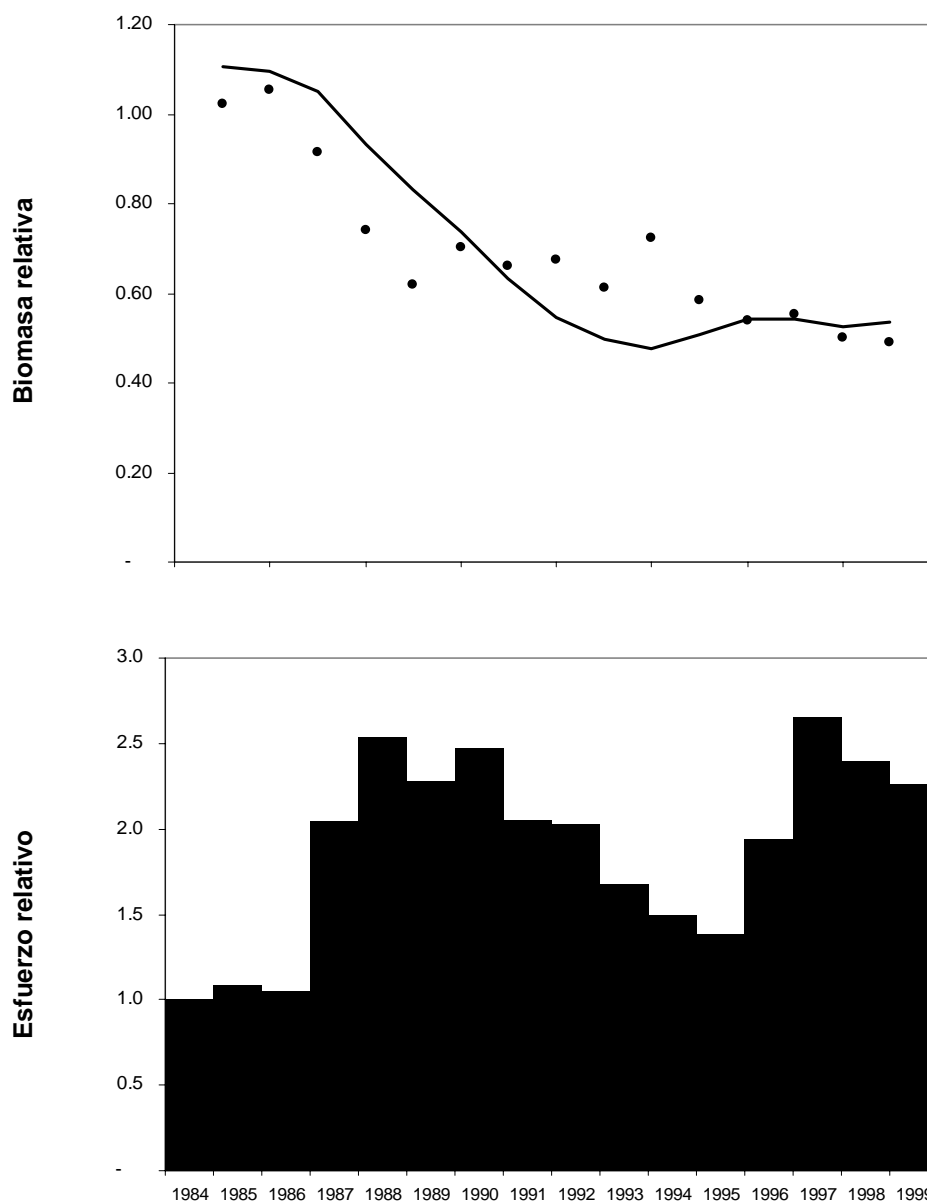


Figura 7.- Ajuste del modelo, en la parte inferior se muestra la serie de mortalidad por esfuerzo relativo de la pesquería de huachinango y en la parte superior las biomasa relativa observadas (puntos) y simuladas (línea) de huachinango

El ajuste logrado con el modelo construido fue bastante satisfactorio, consiguiendo una adecuada representación de la serie histórica. La serie de anomalías producidas se muestran en la Figura 8. Estas anomalías se relacionaron con datos

observados de variables ambientales de salinidad y temperatura, en todos los casos mostró un grado de correlación satisfactorio (Figura 9).

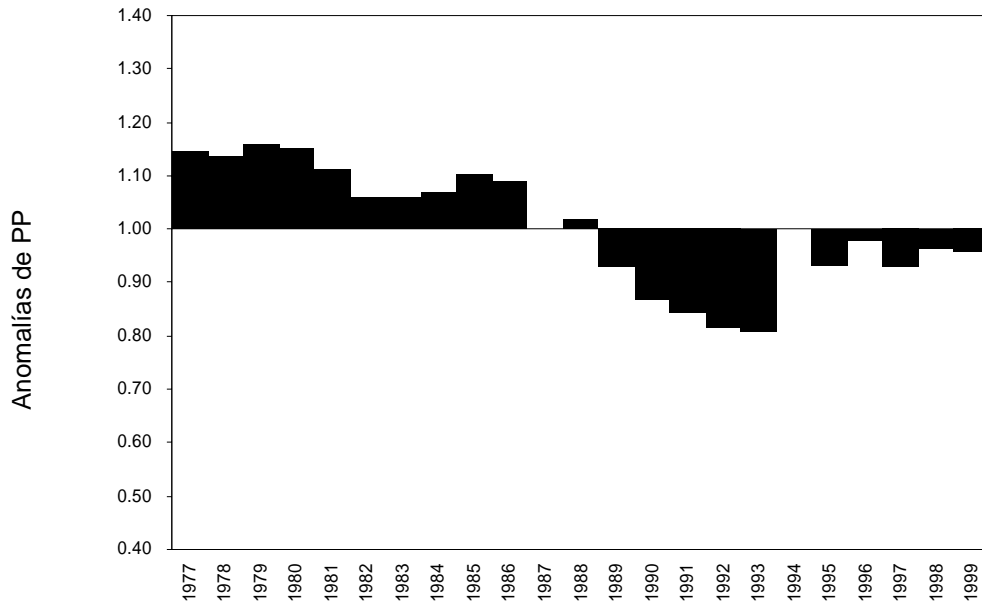


Figura 8.- Anomalías de productividad primaria generadas durante el proceso de ajuste del modelo a las series históricas camarón rosado y huachinango.

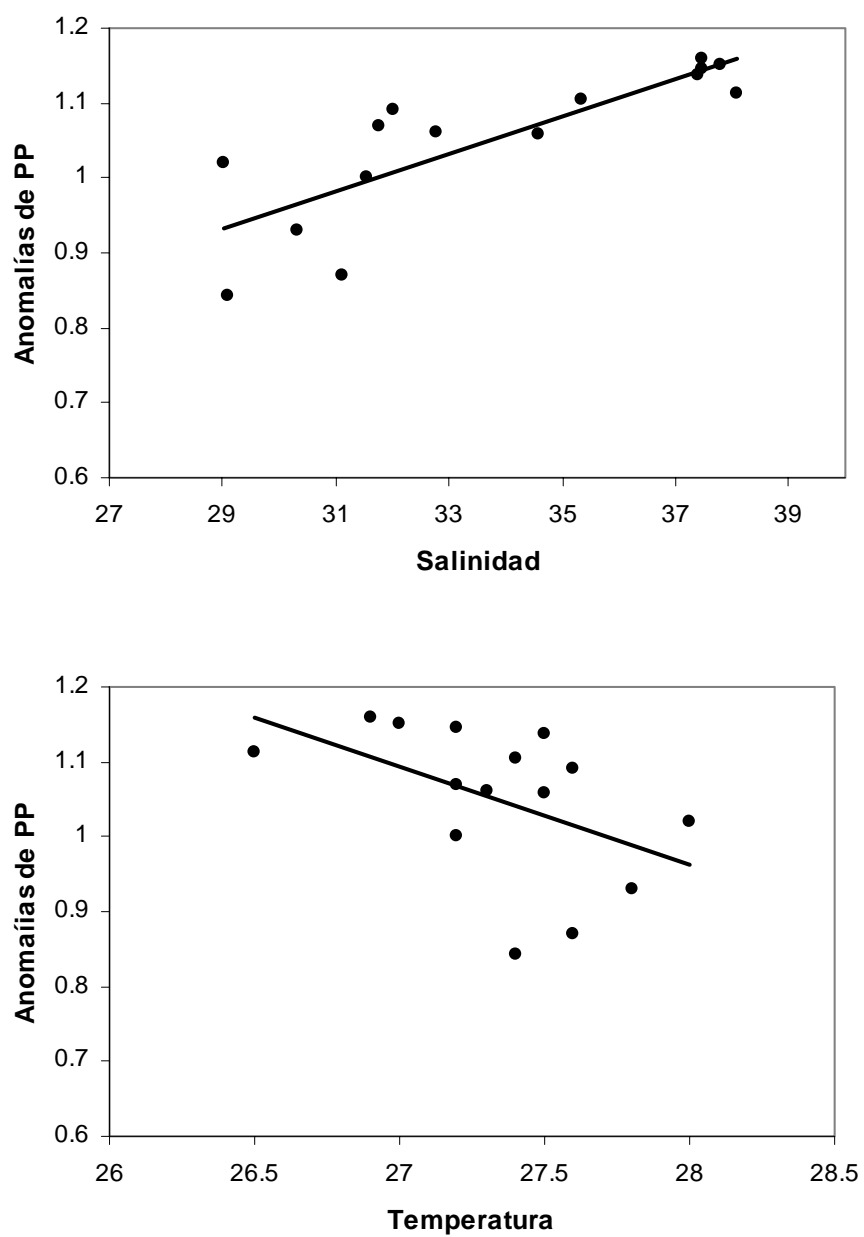


Figura 9.- Correlación entre la productividad primaria relativa (PP) y variables ambientales (salinidad y temperatura).

## 6.4 Impactos de las pesquerías en el ecosistema

Los atributos de resiliencia de cada grupo fueron medidos en cada escenario creado. Los incrementos en el esfuerzo de las pesquerías de ostión y jaiba no generaron impactos significativos en ninguno de los atributos de resiliencia. La persistencia de cada grupo se presenta en la Tabla 6, mientras menor sea ésta, significa que el impacto producido produce cambios significativos más rápidos en la estructura del ecosistema. Se puede apreciar que los escenarios que producen las menores persistencias es cuando se aumenta el esfuerzo de todas las flotas y cuando se aumenta el esfuerzo de las flotas, pelágica, escama y camaronera, esta última por las capturas incidentales de grupos no objetivo de pesca. El incremento en el esfuerzo de las flotas demersal, chinchorro y pulpo ocasionaron un menor impacto, dadas las mayores persistencias de los grupos y el número menor de grupos que sufrieron cambios en sus biomاسas.

Tabla 6.- Persistencia (años) de cada grupo en cada uno de los escenarios realizados. Se señalan en negrita-cursiva los valores de persistencia menores.

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
Delfines	4.8	5.6	-	<b>4.6</b>	-	-	8.0
Aves marinas	<b>2.1</b>	2.3	-	2.6	9.9	-	4.3
Tortugas marinas	4.3	4.9	-	<b>3.3</b>	-	-	8.3
LT-Agujas	<b>2.7</b>	3.6	-	-	-	-	3.9
LT-Anchovetas	1.3	5.3	-	11.1	-	-	<b>1.1</b>
LT-Bagres	<b>1.8</b>	7.3	-	5.4	-	-	2.7
LT-Barbudos	<b>0.7</b>	<b>0.7</b>	9.6	3.8	-	-	2.8
LT-Camarón blanco	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	-	-	-	-	2.6
LT-Camarón café	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	-	7.5	-	-	2.7
LT-Camarón rosado	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	-	11.0	-	-	2.7
LT-Jaibas	3.4	1.8	5.3	13.8	-	-	<b>1.6</b>
LT-Cintillas	<b>2.2</b>	13.8	-	12.7	-	-	2.3
LT-Corvinas	<b>1.0</b>	1.2	11.1	5.7	-	-	1.5
LT-Equinodermos	<b>5.3</b>	11.1	6.7	-	-	-	5.9

	Todas	Camarón	Demersal	Pelágica	Chinchorro	Pulpo	Escama
LT-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
LT-Jureles	<b>1.6</b>	1.8	-	4.7	-	-	-
LT-MeioENTOS	2.5	<b>1.9</b>	-	-	-	-	10.3
LT-Microcrustáceos	<b>2.9</b>	8.8	-	10.3	-	-	3.5
LT-Mojarras	0.6	3.2	-	7.5	2.1	-	<b>0.3</b>
LT-Mojarras mexicanas	2.1	4.8	-	7.0	-	-	<b>1.8</b>
LT-Moluscos	<b>3.7</b>	10.7	-	7.9	-	-	5.0
LT-Pargos	0.8	1.6	2.2	3.5	-	-	<b>0.8</b>
LT-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
LT-Peces globo	4.3	-	7.3	5.7	-	-	<b>3.7</b>
LT-Peces planos	2.3	4.5	8.3	5.9	-	-	<b>1.7</b>
LT-Pejesapos	4.8	<b>4.1</b>	-	5.1	-	-	5.3
LT-Poliquetos	<b>1.8</b>	2.9	-	-	-	-	2.9
LT-Rayas	2.3	<b>2.0</b>	-	7.6	-	-	4.7
LT-Isabelitas	<b>2.8</b>	7.7	5.3	5.3	-	-	<b>2.8</b>
LT-Robalos	0.6	1.0	-	7.0	-	-	<b>0.4</b>
LT-Roncos	<b>0.9</b>	1.3	4.7	4.9	-	-	<b>0.9</b>
LT-Sardinas	5.9	<b>4.7</b>	-	7.5	-	-	10.3
LT-Sargos	3.8	<b>3.4</b>	-	4.7	4.8	-	9.9
LT-Zooplancton	<b>7.2</b>	10.4	-	8.8	-	-	-
SC-Anchovetas	1.3	3.2	-	9.3	-	-	<b>1.2</b>
SC-Bagres	<b>1.3</b>	1.8	-	5.9	1.8	-	6.0
SC-Barbudos	<b>1.0</b>	<b>1.0</b>	8.0	4.1	-	-	2.3
SC-Barracudas	2.3	3.5	8.5	<b>1.7</b>	-	-	2.7
SC-Calamar	3.3	3.3	-	<b>1.7</b>	-	7.8	11.3
SC-Camarón blanco	<b>0.4</b>	<b>0.4</b>	-	-	-	-	1.7
SC-Camarón café	<b>0.4</b>	<b>0.4</b>	-	6.5	-	-	1.7
SC-Camarón rosado	0.4	<b>0.3</b>	-	8.6	-	-	1.6
SC-Chivos	1.8	<b>1.5</b>	3.7	6.0	-	-	3.7
SC-Cintillas	3.7	7.8	-	12.7	-	-	<b>3.3</b>
SC-Corvinas	<b>1.3</b>	1.8	5.8	3.3	1.5	-	6.6
SC-Equinodermos	<b>2.3</b>	3.3	-	-	-	-	3.6
SC-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
SC-Iguanas	<b>1.6</b>	1.7	-	3.3	6.3	-	-
SC-Isabelitas	3.0	<b>2.3</b>	3.9	3.2	-	-	3.1
SC-Jureles	<b>1.6</b>	2.0	-	3.3	-	-	-

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
SC-Macroalgas	<b>10.2</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Meros	2.1	1.9	6.0	<b>1.3</b>	7.8	11.2	3.6
SC-Microcrustáceos	<b>4.8</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Mojarras	<b>0.8</b>	3.5	9.4	6.6	1.2	-	<b>0.8</b>
SC-Moluscos	<b>1.4</b>	1.6	-	-	5.8	-	-
SC-Ojones	<b>2.5</b>	3.3	3.0	4.2	-	-	3.4
SC-Palometas	4.0	3.4	-	9.7	10.8	-	<b>3.3</b>
SC-Pargos	<b>0.9</b>	1.6	<b>0.9</b>	2.0	-	10.3	1.8
SC-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Peces globo	3.4	<b>1.9</b>	3.7	3.9	6.1	-	2.3
SC-Peces planos	3.2	10.1	-	3.8	4.3	<b>2.7</b>	4.4
SC-Mariposas	<b>1.6</b>	<b>1.6</b>	-	2.8	-	-	3.8
SC-Pejesapos	1.3	<b>1.2</b>	2.7	3.8	9.8	-	6.0
SC-Pericos	2.3	1.9	3.2	<b>1.7</b>	-	-	3.7
SC-Poliquetos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Pulpo	1.3	4.0	8.7	1.9	6.7	<b>0.9</b>	4.8
SC-Rayas	1.5	<b>1.4</b>	-	3.4	-	-	5.8
SC-Rémoras	<b>1.8</b>	<b>1.8</b>	9.2	3.6	-	-	-
SC-Robalos	<b>1.3</b>	<b>1.3</b>	4.5	5.8	4.6	-	3.3
SC-Roncos	<b>1.5</b>	3.9	4.2	5.3	-	-	<b>1.5</b>
SC-Sardinias	4.8	<b>4.4</b>	-	7.4	-	-	10.5
SC-Sargos	5.4	3.2	6.2	3.7	<b>2.9</b>	-	4.8
SC-Sierras	1.2	2.7	-	<b>1.0</b>	-	3.2	3.0
SC-Tiburones	0.6	1.3	6.0	<b>0.4</b>	6.0	3.8	4.3
SC-Torpedos	2.6	<b>1.8</b>	-	1.9	-	2.3	6.3
SC-Zooplancton	5.1	-	-	13.7	-	-	<b>4.8</b>

En cuanto a la magnitud de cambio, se espera que mientras mayor sea ésta, mayor será la influencia del impacto. Se pudo observar que ésta fue mayor cuando se incrementa el esfuerzo pesquero en todas las flotas simultáneamente. Los valores para cada grupo se presentan en la Tabla 7. Asimismo, se pudo observar que los incrementos en el esfuerzo de las flotas camarón, pelágica y escama generan importantes cambios en un gran número de grupos, en relación con las flotas demersal, chinchorro y pulpo.

Tabla 7.- Magnitud de cambio (%) de cada grupo en cada uno de los escenarios realizados. Se señalan en negrita-cursiva los valores máximos de magnitud de cambio.

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
Delfines	<b>8.77</b>	3.60	-	5.65	-	-	1.31
Aves marinas	<b>55.60</b>	18.43	-	41.75	1.06	-	4.28
Tortugas marinas	<b>14.90</b>	1.92	-	13.27	-	-	1.34
LT-Agujas	<b>4.09</b>	2.29	-	-	-	-	2.40
LT-Anchovetas	6.27	2.49	-	1.50	-	-	6.56
LT-Bagres	<b>6.33</b>	4.25	-	5.52	-	-	2.82
LT-Barbudos	18.94	19.55	1.10	3.52	-	-	3.55
LT-Camarón blanco	<b>31.77</b>	30.27	-	-	-	-	5.69
LT-Camarón café	34.28	35.17	-	1.31	-	-	5.72
LT-Camarón rosado	<b>51.50</b>	50.50	-	1.01	-	-	10.16
LT-Jaibas	<b>13.21</b>	6.49	2.56	2.60	-	-	9.63
LT-Cintillas	3.97	2.17	-	3.60	-	-	4.69
LT-Corvinas	<b>23.85</b>	18.74	1.12	3.84	-	-	5.13
LT-Equinodermos	<b>5.74</b>	2.08	1.86	-	-	-	2.43
LT-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
LT-Jureles	<b>9.24</b>	5.48	-	6.51	-	-	-
LT-Meio bentos	3.86	3.97	-	-	-	-	1.07
LT-Microcrustáceos	<b>4.12</b>	1.56	-	1.19	-	-	2.04
LT-Mojarras	<b>53.44</b>	4.64	-	2.00	4.74	-	46.49
LT-Mojarras mexicanas	<b>16.39</b>	3.67	-	2.48	-	-	12.21
LT-Moluscos	<b>3.95</b>	1.75	-	1.60	-	-	1.98
LT-Pargos	<b>35.67</b>	12.32	16.03	14.19	-	-	17.14
LT-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
LT-Peces globo	<b>5.45</b>	-	1.53	4.45	-	-	2.42
LT-Peces planos	<b>25.90</b>	13.90	1.77	5.88	-	-	10.05
LT-Pejesapos	<b>7.57</b>	4.19	-	4.36	-	-	2.00
LT-Poliquetos	<b>5.33</b>	2.30	-	-	-	-	3.19
LT-Rayas	<b>8.94</b>	8.86	-	3.68	-	-	2.00
LT-Isabelitas	<b>9.21</b>	2.67	1.85	1.94	-	-	3.89
LT-Robalos	<b>69.78</b>	25.65	-	5.38	-	-	50.68
LT-Roncos	<b>14.27</b>	7.24	2.70	7.46	-	-	12.20
LT-Sardinas	<b>4.95</b>	2.65	-	2.69	-	-	1.80

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
LT-Sargos	<b>3.66</b>	3.23	-	3.27	1.48	-	1.01
LT-Zooplancton	<b>1.99</b>	1.68	-	1.30	-	-	-
SC-Anchovetas	6.54	3.45	-	2.47	-	-	9.27
SC-Bagres	<b>14.39</b>	7.33	-	2.42	6.53	-	1.52
SC-Barbudos	29.19	31.83	1.58	3.39	-	-	7.49
SC-Barracudas	<b>38.74</b>	11.37	1.47	30.75	-	-	6.81
SC-Calamar	5.13	3.36	-	7.85	-	1.24	1.42
SC-Camarón blanco	<b>34.46</b>	32.44	-	-	-	-	7.39
SC-Camarón café	38.96	39.09	-	1.63	-	-	6.60
SC-Camarón rosado	47.96	50.58	-	1.44	-	-	8.39
SC-Chivos	<b>10.57</b>	6.58	4.43	10.05	-	-	5.33
SC-Cintillas	2.76	1.90	-	2.48	-	-	3.91
SC-Corvinas	<b>22.20</b>	8.11	2.08	7.21	11.03	-	2.37
SC-Equinodermos	<b>6.19</b>	2.46	-	-	-	-	2.93
SC-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
SC-Iguanas	<b>16.11</b>	7.48	-	7.72	1.59	-	-
SC-Isabelitas	<b>21.28</b>	6.07	4.47	3.20	-	-	6.53
SC-Jureles	<b>7.17</b>	3.39	-	3.70	-	-	-
SC-Macroalgas	<b>1.00</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Meros	<b>30.83</b>	5.75	2.53	21.80	1.43	2.45	5.94
SC-Microcrustáceos	<b>1.34</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Mojarras	<b>57.03</b>	6.38	1.21	2.41	6.43	-	49.43
SC-Moluscos	<b>7.27</b>	6.01	-	-	1.24	-	-
SC-Ojones	<b>18.82</b>	7.08	7.01	10.76	-	-	7.68
SC-Palometas	<b>7.43</b>	4.36	-	5.10	1.13	-	4.17
SC-Pargos	<b>35.67</b>	13.49	22.74	32.69	-	1.19	15.86
SC-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Peces globo	<b>21.94</b>	5.34	5.20	7.45	1.35	-	16.76
SC-Peces planos	<b>7.25</b>	4.17	-	4.89	2.39	5.23	2.13
SC-Mariposas	<b>14.85</b>	7.05	-	13.61	-	-	4.26
SC-Pejesapos	11.84	14.47	7.99	11.41	1.35	-	2.89
SC-Pericos	<b>54.54</b>	10.05	7.41	26.73	-	-	6.45
SC-Poliquetos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Pulpo	10.61	2.16	1.67	10.76	1.24	14.83	3.14
SC-Rayas	18.81	23.08	-	11.99	-	-	2.30
SC-Rémoras	<b>21.87</b>	12.69	1.56	11.55	-	-	-



	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
SC-Robalos	<b>19.84</b>	14.50	3.45	4.14	2.52	-	4.82
SC-Roncos	12.27	7.27	4.01	8.42	-	-	14.81
SC-Sardinias	<b>5.28</b>	3.17	-	2.81	-	-	1.76
SC-Sargos	<b>6.31</b>	5.68	1.40	4.92	2.23	-	1.58
SC-Sierras	<b>16.50</b>	7.31	-	13.35	-	3.79	4.21
SC-Tiburones	<b>84.49</b>	17.14	1.50	74.80	1.33	2.77	2.57
SC-Torpedos	<b>41.04</b>	7.09	-	25.08	-	13.80	1.75
SC-Zooplankton	1.38	-	-	1.07	-	-	1.80

Por otra parte, el tiempo de recuperación también fue mayor cuando se incrementó el esfuerzo pesquero en todas las flotas. Indicando esto que cuando es mayor la magnitud de cambio mayor es el tiempo de recuperación necesario para volver al estado inicial. Los tiempos de recuperación se muestran en la Tabla 8. De nuevo, las flotas camarón, pelágica y escama ocasionan impactos que requieren mayores tiempos de recuperación, en relación con las flotas demersal, chinchorro y escama, además que estas últimas flotas impactan a un menor número de grupos en el ecosistema.

Tabla 8.- Tiempo de recuperación (años) de cada grupo en cada uno de los escenarios simulados. Se señalan en negrita-cursiva los valores máximos de tiempo de recuperación.

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
Delfines	<b>27.4</b>	19.3	-	21.8	-	-	4.4
Aves marinas	<b>42.8</b>	42.7	-	42.3	1.7	-	25.6
Tortugas marinas	<b>35.2</b>	5.8	-	33.6	-	-	6.0
LT-Agujas	<b>11.2</b>	7.1	-	-	-	-	7.3
LT-Anchovetas	<b>16.4</b>	8.3	-	5.7	-	-	9.7
LT-Bagres	<b>29.9</b>	14.6	-	22.5	-	-	7.6
LT-Barbudos	<b>13.1</b>	13.0	2.2	12.4	-	-	8.0
LT-Camarón blanco	<b>17.6</b>	14.4	-	-	-	-	9.2
LT-Camarón café	13.1	15.2	-	5.1	-	-	8.5
LT-Camarón rosado	<b>17.1</b>	15.9	-	0.8	-	-	9.4
LT-Jaibas	<b>30.5</b>	22.6	8.9	15.9	-	-	10.3
LT-Cintillas	<b>30.0</b>	3.2	-	17.8	-	-	10.2

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
LT-Corvinas	<b>33.7</b>	19.0	2.5	25.8	-	-	10.5
LT-Equinodermos	<b>29.3</b>	2.5	7.3	-	-	-	6.9
LT-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
LT-Jureles	<b>29.9</b>	21.4	-	22.2	-	-	-
LT-Meio bentos	8.8	9.0	-	-	-	-	0.1
LT-Microcrustáceos	<b>20.0</b>	3.9	-	7.8	-	-	6.7
LT-Mojarras	<b>32.2</b>	13.9	-	23.3	9.3	-	15.0
LT-Mojarras mexicanas	<b>23.5</b>	10.7	-	14.9	-	-	12.3
LT-Moluscos	<b>8.5</b>	1.0	-	7.3	-	-	6.6
LT-Pargos	<b>44.1</b>	32.8	16.4	41.4	-	-	13.5
LT-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
LT-Peces globo	<b>20.9</b>	-	5.7	17.6	-	-	7.5
LT-Peces planos	<b>37.0</b>	24.1	8.1	29.6	-	-	10.2
LT-Pejesapos	<b>26.3</b>	18.6	-	20.8	-	-	5.8
LT-Poliquetos	<b>11.7</b>	7.3	-	-	-	-	8.8
LT-Rayas	<b>28.4</b>	20.9	-	18.6	-	-	6.2
LT-Isabelitas	<b>22.4</b>	10.0	7.3	15.7	-	-	8.8
LT-Robalos	<b>33.6</b>	26.1	-	21.9	-	-	17.0
LT-Roncos	<b>23.4</b>	14.6	8.7	17.5	-	-	12.6
LT-Sardinas	<b>17.8</b>	6.8	-	13.8	-	-	0.7
LT-Sargos	<b>13.8</b>	7.8	-	11.8	5.3	-	0.1
LT-Zooplancton	<b>12.8</b>	0.5	-	7.6	-	-	-
SC-Anchovetas	<b>22.7</b>	10.9	-	14.7	-	-	11.0
SC-Bagres	<b>21.8</b>	11.7	-	14.5	10.7	-	5.9
SC-Barbudos	<b>29.1</b>	14.6	6.8	23.0	-	-	10.0
SC-Barracudas	<b>25.5</b>	11.3	7.1	24.5	-	-	14.2
SC-Calamar	<b>13.0</b>	8.8	-	10.3	-	4.8	0.8
SC-Camarón blanco	<b>21.6</b>	16.3	-	-	-	-	9.9
SC-Camarón café	13.2	15.7	-	9.1	-	-	9.3
SC-Camarón rosado	<b>16.8</b>	16.1	-	8.4	-	-	11.8
SC-Chivos	<b>24.3</b>	12.8	12.2	18.3	-	-	11.2
SC-Cintillas	<b>23.3</b>	4.4	-	15.3	-	-	9.8
SC-Corvinas	<b>24.3</b>	16.3	9.9	19.5	12.8	-	9.2
SC-Equinodermos	<b>10.1</b>	8.0	-	-	-	-	8.7
SC-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
SC-Iguanas	<b>21.5</b>	14.0	-	18.2	6.8	-	-

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
SC-Isabelitas	<b>30.3</b>	20.2	11.8	26.9	-	-	11.3
SC-Jureles	<b>14.5</b>	8.3	-	12.2	-	-	-
SC-Macroalgas	<b>0.2</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Meros	<b>27.8</b>	14.2	8.2	25.8	4.3	2.2	9.7
SC-Microcrustáceos	<b>5.6</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Mojarras	<b>34.1</b>	15.3	3.3	26.3	9.7	-	13.8
SC-Moluscos	<b>10.9</b>	10.3	-	-	4.7	-	-
SC-Ojones	<b>32.5</b>	9.1	14.2	29.0	-	-	12.4
SC-Palometas	<b>19.7</b>	8.3	-	12.3	0.8	-	11.8
SC-Pargos	<b>44.0</b>	33.3	18.3	42.9	-	2.6	13.1
SC-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Peces globo	<b>34.3</b>	21.6	14.4	31.2	4.9	-	14.8
SC-Peces planos	9.7	2.8	-	9.2	8.2	10.1	6.8
SC-Mariposas	<b>19.3</b>	13.6	-	16.5	-	-	9.6
SC-Pejesapos	<b>38.8</b>	26.9	15.3	33.1	2.4	-	8.8
SC-Pericos	<b>37.8</b>	25.2	15.8	35.8	-	-	12.3
SC-Poliquetos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Pulpo	<b>20.8</b>	7.6	6.7	19.1	4.9	11.5	7.6
SC-Rayas	25.2	30.2	-	27.1	-	-	10.2
SC-Rémoras	<b>43.1</b>	30.5	7.9	39.5	-	-	-
SC-Robalos	<b>28.8</b>	12.2	12.5	11.5	8.8	-	12.5
SC-Roncos	<b>23.5</b>	13.5	11.2	17.7	-	-	13.3
SC-Sardinas	<b>19.0</b>	7.7	-	13.9	-	-	1.9
SC-Sargos	13.6	8.6	4.9	13.8	7.2	-	6.2
SC-Sierras	<b>23.2</b>	9.8	-	20.1	-	9.8	11.7
SC-Tiburones	25.8	18.3	7.0	305.8	5.3	9.5	7.7
SC-Torpedos	<b>22.5</b>	14.7	-	12.9	-	14.6	6.7
SC-Zooplankton	<b>14.6</b>	-	-	3.5	-	-	5.3

En cuanto a la resiliencia, se espera que mientras menor sea ésta, la perturbación producida en el sistema habrá causado mayores impactos, ya que el estado inicial se recuperará más lentamente. Los resultados se muestran en la Tabla 9, se observa de nuevo que cuando se incrementa el esfuerzo simultáneamente en todas las flotas, los grupos tienden a recuperarse lentamente y que las flotas

camarón, pelágica y escama ocasionan impactos más importantes que el resto de las flotas en el ecosistema.

Tabla 9.- Resiliencia (B relativa/año) de cada grupo en cada uno de los escenarios simulados. Se señalan en negrita-cursiva los valores mínimos de resiliencia.

	<b>Todas</b>	<b>Camarón</b>	<b>Demersal</b>	<b>Pelágica</b>	<b>Chinchorro</b>	<b>Pulpo</b>	<b>Escama</b>
Delfines	0.32	0.19	-	0.26	-	-	0.30
Aves marinas	1.30	0.43	-	0.99	0.63	-	0.17
Tortugas marinas	0.42	0.33	-	0.40	-	-	0.22
LT-Agujas	0.37	0.32	-	-	-	-	0.33
LT-Anchovetas	0.38	0.30	-	0.26	-	-	0.68
LT-Bagres	<b>0.21</b>	0.29	-	0.25	-	-	0.37
LT-Barbudos	1.45	1.50	0.51	0.28	-	-	0.44
LT-Camarón blanco	1.81	2.10	-	-	-	-	0.62
LT-Camarón café	2.62	2.32	-	0.26	-	-	0.67
LT-Camarón rosado	3.01	3.17	-	1.21	-	-	1.08
LT-Jaibas	0.43	0.29	0.29	0.16	-	-	0.93
LT-Cintillas	<b>0.13</b>	0.68	-	0.20	-	-	0.46
LT-Corvinas	0.71	0.99	0.45	0.15	-	-	0.49
LT-Equinodermos	<b>0.20</b>	0.83	0.26	-	-	-	0.35
LT-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
LT-Jureles	0.31	0.26	-	0.29	-	-	-
LT-Meio bentos	<b>0.44</b>	0.44	-	-	-	-	12.86
LT-Microcrustáceos	0.21	0.40	-	0.15	-	-	0.31
LT-Mojarras	1.66	0.33	-	0.09	0.51	-	3.10
LT-Mojarras mexicanas	0.70	0.34	-	0.17	-	-	0.99
LT-Moluscos	0.46	1.75	-	0.22	-	-	0.30
LT-Pargos	0.81	0.38	0.98	0.34	-	-	1.27
LT-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
LT-Peces globo	0.26	-	0.27	0.25	-	-	0.32
LT-Peces planos	0.70	0.58	0.22	0.20	-	-	0.99
LT-Pejesapos	0.29	0.23	-	0.21	-	-	0.35
LT-Poliquetos	0.46	0.31	-	-	-	-	0.36
LT-Rayas	0.31	0.42	-	0.20	-	-	0.32
LT-Isabelitas	0.41	0.27	0.25	0.12	-	-	0.44
LT-Robalos	2.08	0.98	-	0.25	-	-	2.98

	Todas	Camarón	Demersal	Pelágica	Chinchorro	Pulpo	Escama
LT-Roncos	0.61	0.50	0.31	0.43	-	-	0.97
LT-Sardinas	0.28	0.39	-	0.19	-	-	2.70
LT-Sargos	<b>0.27</b>	0.42	-	0.28	0.28	-	12.16
LT-Zooplancton	<b>0.16</b>	3.36	-	0.17	-	-	-
SC-Anchovetas	0.29	0.32	-	0.17	-	-	0.84
SC-Bagres	0.66	0.63	-	0.17	0.61	-	0.26
SC-Barbudos	1.00	2.18	0.23	0.15	-	-	0.75
SC-Barracudas	1.52	1.01	0.21	1.26	-	-	0.48
SC-Calamar	0.39	0.38	-	0.76	-	0.26	1.89
SC-Camarón blanco	1.60	2.00	-	-	-	-	0.75
SC-Camarón café	2.96	2.49	-	0.18	-	-	0.71
SC-Camarón rosado	2.86	3.15	-	0.17	-	-	0.71
SC-Chivos	0.44	0.52	0.36	0.55	-	-	0.48
SC-Cintillas	<b>0.12</b>	0.43	-	0.16	-	-	0.40
SC-Corvinas	0.92	0.50	0.21	0.37	0.86	-	0.26
SC-Equinodermos	0.61	0.31	-	-	-	-	0.34
SC-Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-
SC-Iguanas	0.75	0.53	-	0.43	0.24	-	-
SC-Isabelitas	0.70	0.30	0.38	0.12	-	-	0.58
SC-Jureles	0.49	0.41	-	0.30	-	-	-
SC-Macroalgas	<b>6.01</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Meros	1.11	0.41	0.31	0.84	0.33	1.13	0.61
SC-Microcrustáceos	<b>0.24</b>	-	-	-	-	-	-
SC-Mojarras	1.67	0.42	0.36	0.09	0.67	-	3.57
SC-Moluscos	0.67	0.59	-	-	0.27	-	-
SC-Ojones	0.58	0.78	0.49	0.37	-	-	0.62
SC-Palometas	0.38	0.52	-	0.42	1.36	-	0.35
SC-Pargos	0.81	0.40	1.25	0.76	-	0.46	1.21
SC-Pastos marinos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Peces globo	0.64	0.25	0.36	0.24	0.28	-	1.14
SC-Peces planos	0.75	1.52	-	0.53	0.29	0.52	0.31
SC-Mariposas	0.77	0.52	-	0.82	-	-	0.44
SC-Pejesapos	<b>0.31</b>	0.54	0.52	0.34	0.56	-	0.33
SC-Pericos	1.44	0.40	0.47	0.75	-	-	0.53
SC-Poliquetos	-	-	-	-	-	-	-
SC-Pulpo	0.51	0.29	0.25	0.56	0.25	1.29	0.41

	Todas	Camarón	Demersal	Pelágica	Chinchorro	Pulpo	Escama
SC-Rayas	0.75	0.76	-	0.44	-	-	0.23
SC-Rémoras	0.51	0.42	0.20	0.29	-	-	-
SC-Robalos	0.69	1.19	0.28	0.36	0.29	-	0.39
SC-Roncos	0.52	0.54	0.36	0.48	-	-	1.11
SC-Sardinas	0.28	0.41	-	0.20	-	-	0.92
SC-Sargos	0.46	0.66	0.28	0.36	0.31	-	0.26
SC-Sierras	0.71	0.75	-	0.66	-	0.39	0.36
SC-Tiburones	3.28	0.93	0.21	0.24	0.25	0.29	0.33
SC-Torpedos	1.82	0.48	-	1.94	-	0.95	0.26
SC-Zooplanton	<b>0.09</b>	-	-	0.31	-	-	0.34

De manera general en los 4 atributos de resiliencia analizados, se observó que el número de grupos que sufrieron impactos fue bajo, y que el aumento en el esfuerzo de las pesquerías de camarón y pelágica, causaron el mayor número de grupos impactados.

Para tener una idea general del impacto que cada pesquería tiene en el ecosistema global, se realizó la Figura 10 con los resultados de los escenarios de simulación. El área en gris representa el *área de cambio* (AC) global de biomasa producido y las líneas, las tendencias de biomasa de cada uno de los grupos del ecosistema. Se aprecia que las pesquerías de pelágicos, de camarón y de escama son las que generan los cambios más importantes en el ecosistema.

Se calculó el AC en cada escenario y se encontró que ésta fue mayor en los escenarios donde se aumentó el esfuerzo en todas las pesquerías; sin embargo, se notó que la pesquería pelágica, la de camarón y la de escama muestran valores altos de AC. Los atributos de resiliencia global del ecosistema se presentan en la Tabla 10. La hipótesis básica es que esta AC puede estar relacionada con la resiliencia global del ecosistema, dado que es definida por MC y TR, lo cual se pudo verificar al analizar la correlación estrecha entre estos atributos medidos (Figura 11).

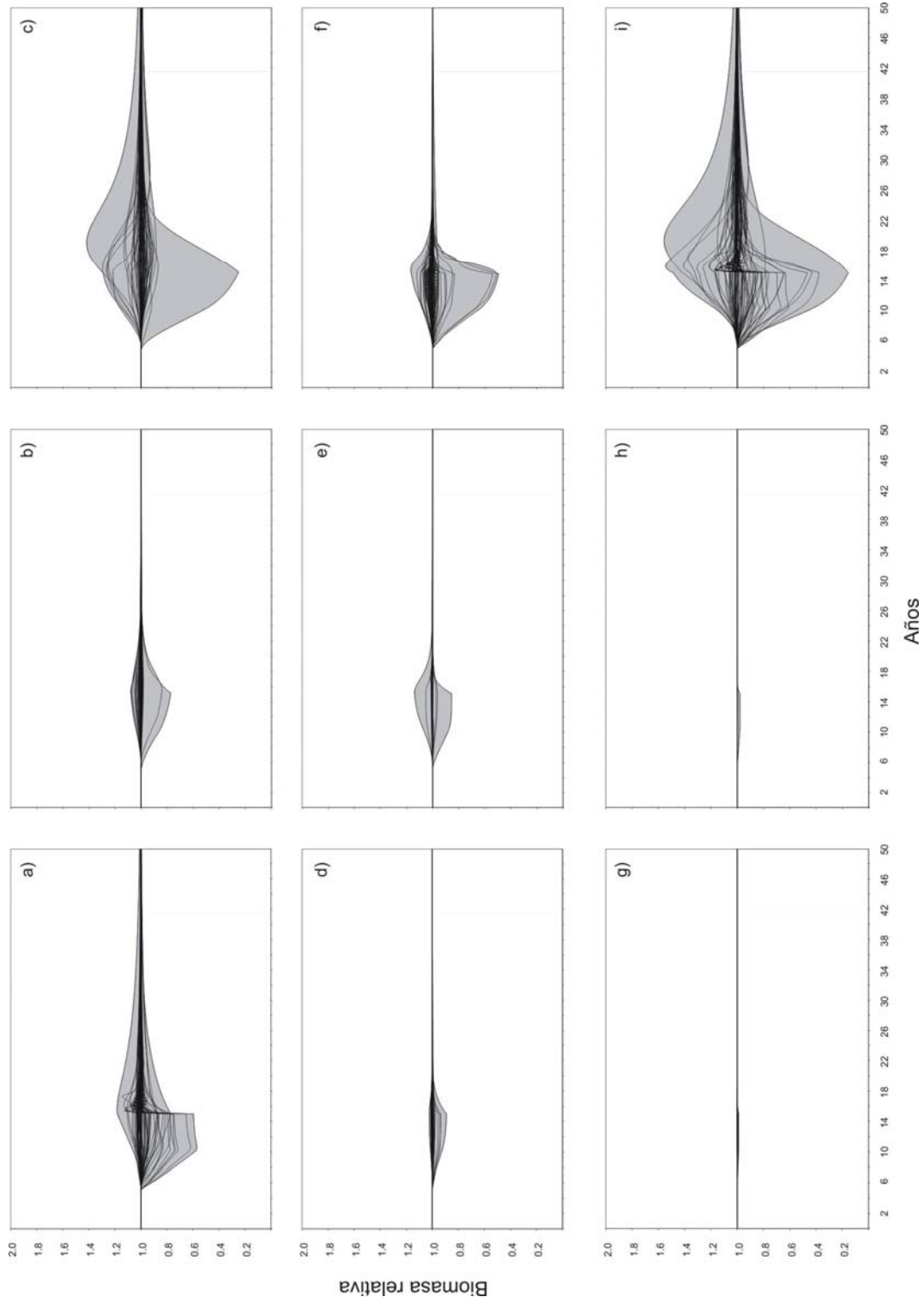


Figura 10.- Cambios globales en el ecosistema producidos en cada uno de los escenarios simulados. a) pesquería de camarón, b) pesquería demersal, c) pesquería pelágica, d) pesquería de chinchorro playero, e) pesquería de escama en la laguna, f) pesquería de ostión, g) pesquería de escama en la laguna, h) pesquería de jaiba, i) todas las pesquerías.

Tabla 10.- Atributos globales de estabilidad del ecosistema en cada uno de los escenarios realizados. Se presenta el área de cambio global (AC). P= persistencia, TR= tiempo de recuperación, MC= magnitud de cambio, R=Resiliencia (MC/TR).

	<b>AC</b>	<b>P</b>	<b>TR</b>	<b>MC</b>	<b>MC (%)</b>	<b>R</b>
Camaron	102.8	1.3	17.2	0.6	61.4	3.6
Demersal	43.3	4.2	8.8	0.2	22.7	2.6
Pelágica	201.3	1.8	27.4	1.2	116.6	4.3
Chinchorro	22.8	7.4	2.8	0.1	10.9	4.0
Pulpo	37.0	4.4	7.4	0.3	28.4	3.8
Escama	77.9	2.0	10.4	0.7	67.3	6.5
Todas	258.4	1.4	30.3	1.4	140.1	4.6



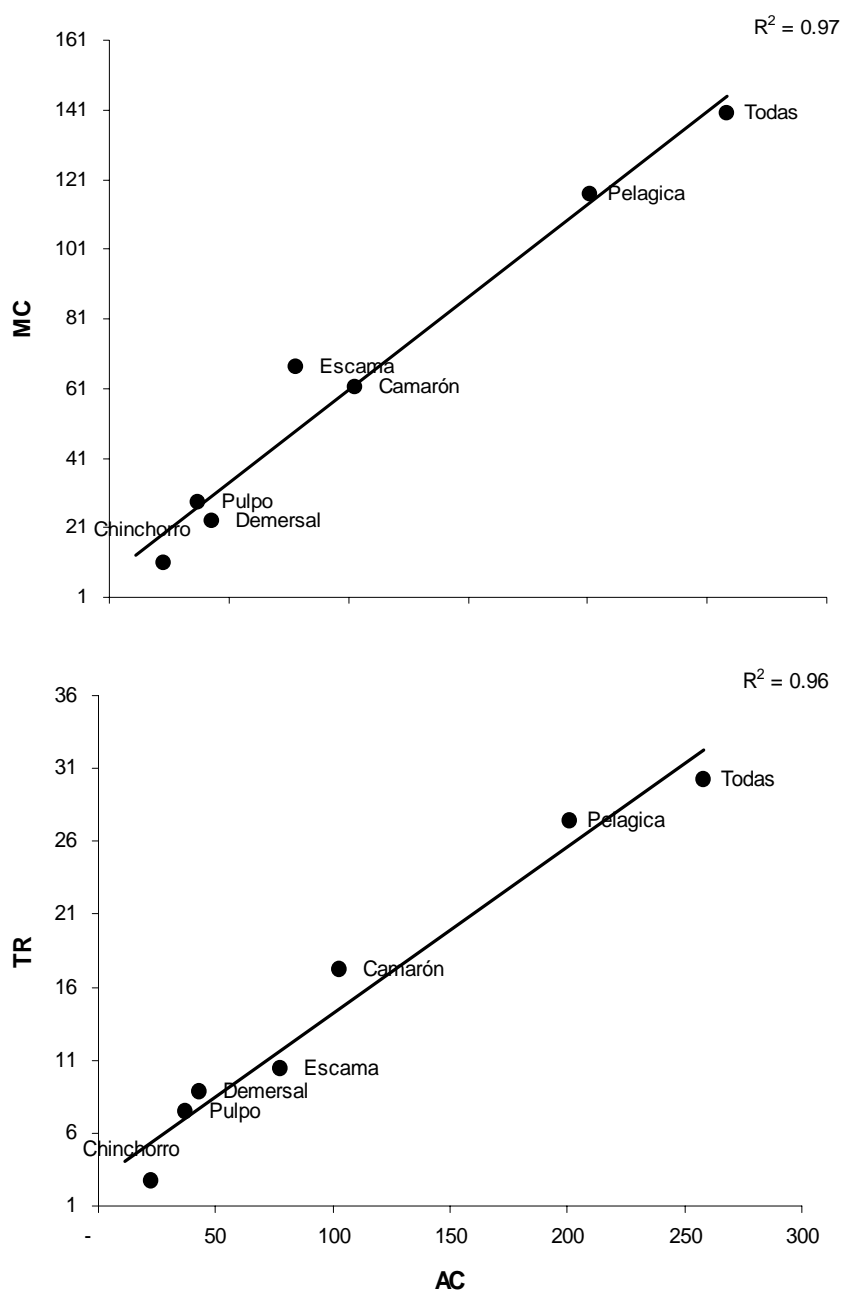


Figura 11.- Correlación entre el área de cambio y la magnitud de cambio y tiempo de recuperación. Cada punto representa el efecto causado por cada una de las pesquerías.

## 7 DISCUSIÓN

El modelo construido demostró ser consistente en términos ecológicos, así como también de que fue capaz de reproducir series históricas observadas o independientemente estimadas. Por otra parte, en la construcción del modelo fue importante que los datos de entrada, particularmente las estimaciones de biomasa, correspondieran a estudios realizados aproximadamente en los mismos años. Esto último fue de gran importancia, ya que tratándose de un modelo integral que representará la interdependencia entre la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, la estructura de los sistemas deben de corresponder a la misma época, ya que la configuración del ecosistema puede haber sufrido cambios en épocas diferentes. Los modelos independientes construidos para la Laguna de Términos (Manickhand-Heileman *et al.*, 1998a) y para la plataforma continental del suroeste del Golfo de México (Manickhand-Heileman *et al.*, 1998b) correspondían a épocas distintas, lo cual hizo imposible utilizarlos en un modelo integral. En el primer caso, el modelo de la laguna se basó en estudios realizados alrededor del 1980 y en el segundo caso, el modelo de la plataforma, las estimaciones de biomasa provienen de estudios realizados aproximadamente una década después. Además, para el caso de la laguna, el modelo construido utiliza las estimaciones de biomasa de peces del estudio de Yañez-Arancibia *et al.* (1988), el cual sólo reporta las abundancias de especies dominantes de peces en 3 de los 5 hábitats principales reconocidos para la laguna. Sin embargo, no se le resta importancia a los mencionados estudios, ambos son de gran utilidad ya que describen de manera detallada el funcionamiento básico de cada ecosistema con los principales componentes biológicos.

Dado lo anterior, en este estudio se procedió a construir un nuevo modelo utilizando la información de cada ecosistema de los estudios realizados a principios de 1980 por Yañez-Arancibia y colaboradores. Se incorporaron un mayor número de grupos respecto a los anteriores, así como las principales pesquerías de la región. Por otra parte, el modelo construido considera

explícitamente las migraciones que algunos grupos tienen a lo largo de su ciclo de vida entre un sistema y otro. Sin embargo, dado que los estudios utilizados para las estimaciones de abundancia se emplearon redes de arrastre, las abundancias de los grupos de organismos pelágicos pueden estar sesgadas (posiblemente subestimadas), por lo cual se prefirió que el modelo estimara las abundancias de esta clase de organismos.

El modelo construido mostró ser biológicamente robusto, ya que los atributos utilizados para verificar su consistencia cayeron dentro de las referencias biológicas esperadas. Asimismo, el proceso de calibración con las series de tiempo resultó en ajustes aceptables.

En cuanto a las mortalidades por pesca ( $F$ ) estimadas por Ecopath para los grupos que fueron utilizados para el ajuste de los valores simulados con los observados, camarón rosado y huachinango, éstos mostraron consistencia con las estimaciones hechas independientemente por otros autores. Para el caso del camarón rosado, se estimó una  $F=6.1$ , en tanto que Guzmán (1987) estima valores de  $F$  entre 6.37, 7.13 y 7.68 para las temporadas de pesca de 1975, 1976 y 1977 respectivamente. Estas temporadas de pesca aproximadamente corresponden a la época de la cual provienen los datos de entrada del modelo. En tanto que Ramírez-Rodríguez *et al.* (2000) en un análisis de población virtual estiman los valores anuales de  $F$ , y se encuentra que para el periodo modelado en este estudio (1978-1981) un valor promedio de  $F=8.2$ , el cual es ligeramente más alto que el estimado en el presente trabajo. En cuanto al huachinango, el modelo estima una  $F=0.18$ , González y de la Rosa (1988) reportan valores de  $F$  de 0.19 y 0.18 para las temporadas de pesca de 1984 y 1985 respectivamente en la Sonda de Campeche, valores muy cercanos al estimado en este estudio.

Los resultados mostraron que el nivel trófico promedio de la laguna ( $NT=2.5$ ) fue relativamente más bajo que el de la plataforma ( $NT=2.6$ ), debido a que en gran parte de los depredadores de la laguna están constituidos por poblaciones de

peces juveniles que emigran hacia la plataforma cuando alcanzan su edad adulta ocupando niveles tróficos más altos ya que presentan cambios importantes en sus dietas como consecuencia de su madurez sexual (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985b). Este hecho es el que permite un constante intercambio de biomasa entre ambos ecosistemas. Empero, la diferencia no resultó ser significativa, por lo que pudiera argumentarse que posiblemente es debida a los datos de entrada.

En general, se puede decir que la configuración de la estructura del sistema es la típica de ambientes tropicales, con una alta diversidad y la mayor parte de las interacciones en los niveles secundarios de la red trófica. Por otra parte, aunque la cantidad de flujos siempre es menor en la laguna que en la plataforma, resulta importante destacar un patrón, que la proporción de los flujos que ocurren en la laguna respecto al total tiende a ser mayor en los niveles tróficos superiores (Figura 4). Este patrón puede deberse a que los depredadores en la laguna son organismos juveniles y pueden dominar la cantidad de flujos que existen por consumo alimenticio; en cambio, en la plataforma donde la mayor parte de los organismos son adultos, la competencia por alimento se hace más intensa, haciendo que disminuya la magnitud de las relaciones tróficas. Esta idea puede reforzarse con el patrón de transferencia de energía que reporta Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) para la Laguna de Términos y la plataforma continental adyacente respectivamente. Estos autores mencionan que para el caso de la laguna, la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos es más alta en la parte superior de la red trófica, en cambio en la plataforma se presenta un patrón inverso. Esto puede ser la razón de que la proporción de flujos que aporta la laguna al sistema global, tienda a ser mayor en los últimos niveles tróficos. Este patrón permanece en el sistema global (Figura 5) pero esto se debe a que la cantidad de flujos siempre es mayor en la plataforma.

De manera general ambos ecosistemas presentan un estructura básica muy similar, donde el detritus juega un importante papel como fuente de energía primaria para todo el ecosistema, ya que en el modelo global también resultó

importante la cantidad de detritus que es utilizado como fuente de energía primaria, ya que este es aproximadamente 2.8 veces más utilizado que la producción primaria (Figura 5), coincidiendo con lo citado por Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b), quienes mencionan que el detritus es 4.6 y 2.5 veces más utilizado en la laguna y en la plataforma respectivamente. Sin embargo, es posible que aún cuando éste tiene preponderancia como fuente de energía primaria, puede no tener un efecto modulador en el ecosistema tan importante como los productores primarios, debido a su gran disponibilidad. En cambio, el análisis del ajuste de series de tiempo mostró cómo la productividad primaria actúa como grupo modulador de todo el funcionamiento del ecosistema, ya que las anomalías construidas para dicho ajuste mostraron que se presentan anomalías negativas durante los últimos años de simulación, justo cuando se presenta el colapso de la pesquería de camarón rosado y otros recursos como el huachinango muestran también tendencias decrecientes. Aún cuando este proceso de modulación del funcionamiento del ecosistema mediante cambios en la productividad primaria ha sido sugerido por otros autores (Soberón-Chávez 1987 y Soberón-Chávez *et al.* 1988) es necesario hacer más investigaciones al respecto. Por ejemplo, realizar o reconstruir series con valores observados de productividad primaria, así como incluir otras variables ambientales que pudieran actuar como factores forzantes en estos ecosistemas interdependientes.

En cuanto a los efectos de las pesquerías en el ecosistema, en general para los 4 atributos de resiliencia utilizados en este estudio se espera que una perturbación en un ecosistema ocasione impactos más severos cuando la Persistencia y la Resiliencia sean menores, y cuando la Magnitud de Cambio y Tiempo de Recuperación sean mayores. Esto es, si una perturbación ocasiona cambios rápidos, grandes y se recupera más lentamente, entonces habrá afectado de manera importante la estabilidad del sistema. Estos atributos son útiles para evaluar la estabilidad del ecosistema, entendiendo en este caso por estabilidad, que las biomásas de los grupos permanezcan relativamente constantes (Tilman *et al.*, 1998). En todos los escenarios planteados el sistema presentó una tendencia

---

a regresar a su configuración original, aunque el tiempo de recuperación fue distinto en cada escenario.

Por otra parte, cada una de las pesquerías ocasionaron respuestas diferentes en el ecosistema; algunos autores han sugerido que este efecto diferencial posiblemente se debe al nivel trófico promedio de sus capturas, sobre todo cuando se impactan niveles tróficos superiores, es decir, cuando las especies capturadas son principalmente piscívoras (Garrison y Link, 2000). Sin embargo, no existe un patrón claro entre el nivel trófico promedio de las capturas de cada pesquería y la magnitud del impacto. Por ejemplo, las pesquerías de camarón (NT=2.31), pelágica (NT=3.56) y escama (NT=2.94) presentan diferentes niveles tróficos, en algunos casos altos y en otros no.

Desde el punto de vista de interdependencia del ecosistema, se puede decir que las pesquerías que ocurren en la plataforma continental ocasionan impactos que se ven reflejados en la laguna y que de las tres pesquerías que se llevan a cabo en la laguna, sólo la pesquería artesanal de escama causa impactos que se ven reflejados en la plataforma adyacente. Las pesquerías de jaiba y ostión no representaron impactos negativos importantes en ninguno de los subsistemas, probablemente debido a sus bajas capturas y altas abundancia, lo que hace que tengan bajas tasas de explotación. Por otra parte, las pesquerías de la plataforma tienen injerencias mayores sobre los grupos de la laguna.

En cuanto a la medición de la resiliencia global, se ha argumentado que este atributo del ecosistema es difícil de medir, ya que requiere la habilidad de poder predecir la dinámica del ecosistema bajo condiciones de estrés (Neubert y Caswell, 1997, Constanza y Mageau, 1999, Gunderson, 2000, Carpenter *et al.*, 2001). Una de las alternativas es utilizar modelos de simulación dinámica; en nuestro estudio, se propone utilizar el área de cambio (AC) que se produce en el sistema, suponiendo que en las simulaciones realizadas el sistema no sufre impactos cuando las biomásas permanecen sin cambio significativo (AC=0).

Cuando las biomásas de los grupos son alteradas se producen curvas de cambio en las tendencias sobre el tiempo de los grupos y los valores máximos y mínimos en biomásas relativas definen el AC. De manera general, el AC utilizada como indicador global a nivel del ecosistema en este estudio, puede ser un buen indicador de la resiliencia. Diferentes autores (Pimm, 1982; Constanza y Mageau 1999; Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999a y 1999b, Gunderson, 2000) han sugerido que la resiliencia tiene dos componentes, uno es la magnitud del impacto (cambio en abundancia) y el tiempo que necesita el sistema para retornar a su estado inicial (tiempo de recuperación).

Para probar, el significado de este índice como medida de resiliencia se comprobó su relación con el contenido de información mutua de cada grupo que es capturado por cada pesquería. El contenido de información mutua se ha asociado con la estabilidad del ecosistema (Ulanowicz, 1986), ya que a mayor número de conexiones de un grupo con otros, habrá mayor número de vías alternas para la circulación de la energía.

Se calculó el contenido de información de la pesquería ( $I_F$ ) como la suma del contenido de información de cada grupo capturado por la pesquería ponderado por su captura relativa, esto es:

ecuación 20

$$I_F = \sum_{i=1}^n \left( \frac{C_i}{C_t} \cdot I_i \right)$$

Ulanowicz (1986) ha sugerido que valores bajos de  $I$  tienden a estar asociados con sistemas en etapas tempranas de desarrollo, antes de que aparezca un mayor número de vías alternativas para el flujo de la energía en el ecosistema. En este caso se puede decir que si una pesquería tiene un valor relativamente bajo de  $I_F$ , entonces es más propensa a causar mayores impactos en el ecosistema, ya que estará removiendo biomasa de organismos con conexiones más vulnerables. Lo

anterior se pone en evidencia en la Figura 12; como puede verse, se encontró la tendencia esperada, las pesquerías con más impactos en el sistema, son las que tienen el menor contenido de información mutua.

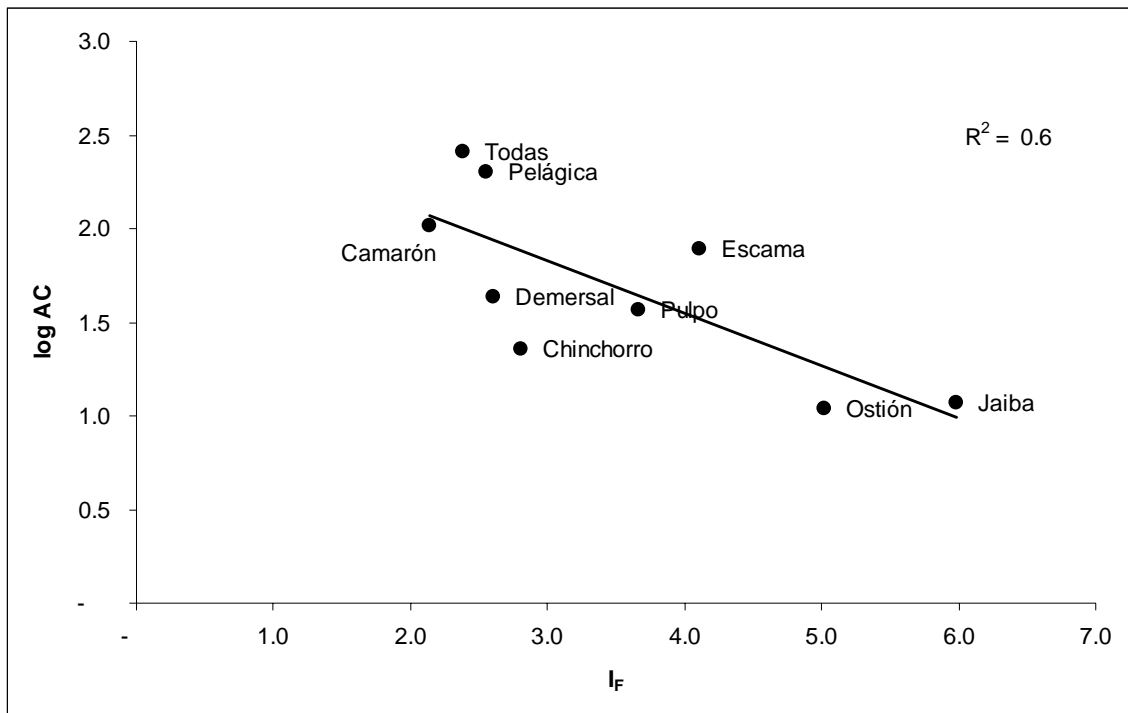


Figura 12.- Correlación entre el Área de cambio (AC) y el contenido de información ponderado de la pesquería ( $I_F$ )

Lo anterior hace posible postular la hipótesis de que cuando una pesquería remueve organismos con menor diversidad de conexiones tróficas se puede causar un impacto más severo, haciendo que la estabilidad y resiliencia del ecosistema se vea amenazada cuando se extraen grandes cantidades de biomasa. De nuevo se fortalece la idea de que el AC puede ser un indicador de la resiliencia del sistema, ya que a diferencia de la resiliencia “específica” (calculada por grupo) no es lineal y refleja de manera más adecuada la dinámica no lineal del ecosistema, en el sentido de que los valores máximos y mínimos usados para su cálculo, no corresponden a más de un grupo y éstos no necesariamente están relacionados directamente como depredador-presa en la red trófica.



Gunderson (2000) menciona que la resiliencia es una propiedad emergente de los ecosistemas y se relaciona con su capacidad de auto-organización, además de que se mantiene por procesos claves, entre ellos la biodiversidad, y que cuando se ven alterados estos procesos se modifica de manera importante la resiliencia del sistema. En este caso, el hecho de que cuando se incrementa el esfuerzo de las pesquerías con menor diversidad de enlaces tróficos los impactos producidos son más severos, nos demuestra la relación entre diversidad y estabilidad, al menos en la diversidad de flujos. Walker (1992) menciona que existen especies o grupos claves que controlan en mayor medida la organización de la estructura del sistema, las cuales en este caso pueden ser aquellos grupos con mayor contenido de información mutua (mayor diversidad de flujos tróficos). Sin embargo, es un hecho que el debate sobre si la diversidad favorece la estabilidad continuará generando futuras discusiones en la ecología (May, 1973). Empero, Ulanowicz (2001) ha mencionado que la teoría de la información cuando ha sido empleada para cuantificar los procesos tróficos a nivel del ecosistema ha tenido éxito.

Por lo anterior, se puede decir que la resiliencia global del sistema puede ser utilizada como indicador clave respecto de cómo las acciones de manejo sobre los recursos pesqueros deben de ser estructuradas, y en el caso particular de ecosistemas interdependientes, como la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, puede servir para el entendimiento de los efectos directos e indirectos de las acciones implementadas en uno u otro sistema.

## **8 CONCLUSIONES**

El modelo construido mostró una buena consistencia y validez respecto a sus resultados y capacidad de predicción. La caracterización del ecosistema global fue muy similar a lo que había reportado independientemente Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) para cada sistema por separado. El ecosistema posee la estructura típica de un ambiente costero tropical, con una red trófica basada en los

detritus y con la mayor parte de los flujos y biomasa ocurriendo en los niveles tróficos secundarios. En general, los niveles tróficos de la laguna son menores que los de la plataforma, debido a que en su mayoría los depredadores de la laguna están constituidos por poblaciones de peces juveniles que emigran hacia la plataforma cuando alcanzan su edad adulta ocupando niveles tróficos más altos. Por otra parte, los flujos comunes entre ambos sistemas se presentan en los niveles tróficos superiores a través del intercambio energético por medio de los depredadores tope del sistema.

En cuanto a los efectos de las pesquerías en el ecosistema, éstas ocasionaron respuestas diferentes en el mismo. Esto se debe en principio a que cada pesquería afecta a distintos niveles tróficos del ecosistema, por tanto el impacto de cada pesquería es diferencial, así como también la respuesta del ecosistema ante el incremento pesquero de las distintas pesquerías.

Desde el punto de vista de interdependencia del ecosistema, se puede decir que las pesquerías ocasionan efectos directos en el ecosistema donde se desarrollan, pero también ocasionan efectos indirectos en el ecosistema adyacente. Las pesquerías que se llevan a cabo en la plataforma continental fueron las que ocasionaron los efectos más importantes en el sistema. En particular, las pesquerías pelágica y de camarón son las que mayores impactos tienen en el ecosistema globalmente, tanto en la plataforma como en la laguna. Sin embargo la pesca artesanal de escama que ocurre dentro de la laguna, generó impactos importantes, no sólo en la laguna misma sino también cambios considerables en la plataforma adyacente.

La medida global de la resiliencia del sistema propuesta como el “área de cambio”, mostró ser un buen indicador para evaluar los efectos en el sistema, ya que se relaciona a nivel global con los dos principales componentes de la resiliencia, la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación. Este indicador permitió concluir que las pesquerías que capturan a las especies con menos interacciones tróficas

afectan de manera más importante al sistema global, debido a que éstas son más vulnerables a las perturbaciones externas.

## 9 BIBLIOGRAFÍA

Abarca-Arenas, L. G. y E. Valero-Pacheco. 1993. Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in 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, 181-185.

Aguirre-León, A y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Los mojarros de la Laguna de Terminos: Taxonomía, biología y dinámica trófica. (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 13(1):369-444.

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

Álvarez Guillén, H.; A. Yáñez-Arancibia, A. L. Lara-Domínguez 1985. Ecología de la Boca del Carmen, Laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, 12(1):107-144.

Amezcu-Linares, F. y A. Yáñez-Arancibia. 1980. Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la Laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, 7(1):69-118.

Andersen, K. P. y E. Ursin. 1977. "A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production." *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-Og Havundersogelser, NY Serie*, 7: 319-435.

Arreguín-Sánchez, F. 1994. Biodiversidad y la explotación de los recursos pesqueros del ecosistema. 87-109 p. En: Yáñez-Arancibia, A. (Ed.). *Recursos faunísticos del litoral de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica, 2. 136 p.

Arreguín-Sánchez, F. 2001. Hacia el manejo de pesquerías en el contexto del ecosistema: el caso de México. *EC Fisheries Cooperation Bulletin* 14(1-4):4-6.

Arreguín-Sánchez, F. 2002. Impact of harvesting strategies on fisheries and community structure on the continental shelf of the Campeche Sound, Southern Gulf of Mexico. 127-134 p. En: Pithcer, T. y K. Cochrane (Eds.). *The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries*. *Fisheries Centre Reports* 10(2): 156 p.

Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco y E. Chávez. 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., Seijo, J. C., y Valero-Pacheco, E. 1993b. An application of Ecopath to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, 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. 269-278.

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

Arreguín-Sánchez, F., M. J. Zetina-Rejón, S. Manickchand-Heileman, M. Ramírez-Rodríguez y L. Vidal. 2004. Simulated response to harvesting strategies of an exploited ecosystem on the southwestern Gulf of Mexico. *Ecological Modelling* 172(2-4):421-432.

Austin, H y S. Austin. 1971. The feeding habits of some juvenile marine fishes from the mangroves in western Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* Vol. 11(1-2):27-39.

Ayala-Pérez, L. A., J. L. Galáviz y O. A. Avilés-Alatraste. 1997. Crecimiento, reproducción y dinámica poblacional de *Anchoa mitchillii* (Pisces: Engraulidae) en el sistema Palizada del Este, Campeche, México. *Reviews in Tropical Biology* 44-45, 507-518.

Botsford, L. W., J. C. Castilla y C. H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509-515.

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

Browder, J. A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico Continental Shelf. 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. 273-284.

Carpenter, S., B. Walker, J. Marty Anderies y N. Abel. 2001. From metaphor to measurement: Resilience of what to what? *Ecosystems* 4:765-781.

Carr, W. E. S. y C.A. Adams. 1972. Food habits of juvenile marine fishes: evidence of the cleaning habit in the leatherjacket, *Oligoplites saurus*, and the spottail pinfish, *Diplodus holbrooki*. *Fishery Bulletin* 70(4):1111-1120.

Cervigón, F. 1994. *Los peces marinos de Venezuela*. Volume 3. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela. 295 p.

Constanza, R. y M. Mageau. 1999. What is a healthy ecosystem? *Aquatic ecology* 33:105-115.

Chavance, P., D. Flores Hernandez, A. Yanez-Arancibia; F. Amezcua Linares. 1984. Ecology, biology and population dynamics of *Bairdiella chrysoura* from Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico (Pisces: Sciaenidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, vol. 11(1): 123-162.

Chavance, P., A. Yanez-Arancibia, D. Flores-Hernandez, A. L. Lara-Dominguez, y F. Amezcua Linares. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, vol. 13(2): 11-30.

Chávez, E. A., Garduño, M. y Arreguín-Sánchez, F. 1993. Trophic structure of Celestun Lagoon, Southern 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. 186-192.

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.

Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 417-442.

Christensen, V. 1999. *Ecosystem modelling and the challenge of ecosystem-based management*. Proceedings of the EXPO 98 Conference, Ocean food webs and Economic productivity, Lisboa, Portugal, ACP-EU Fisheries Report N° 5, 25-29.

Christensen, V. y D. Paluy. 1993. *Trophic models of aquatic ecosystems*. Philippines, ICLARM Conference Proceedings 26, 390 p.

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

Christensen, V. y C. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172(2-4):109-139.

Christensen, V., C. Walters y D. Pauly. 2000. *Ecopath with Ecosim: a user's guide*. October 2000 edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada e ICLARM, Penang, Malasia. 130 p.

Cruz-Escalona, V. H., A. Abitía-Cárdenas, L. Campos-Dávila y F. Galván-Magaña. 2001. Feeding ecology of the blackwing searobin *Prionotus rubio* (Jordan, 1886) over the western Continental Shelf off Alvarado, Veracruz, México. *Gulf of Mexico Science*, 1:1-6.

Cruz R., M., E. Espino B., P. del Monte L., A. García B., A. Ayala, J. J. González R. y S. Sánchez G. 2000. *Huachinango*. En: Cisneros M., M. A., L. Beléndez M., E. Zárate B. Ma. T. Gaspar D., L. del C. López G., C. Saucedo R., J. Tovar A. (Eds.) *Sustentabilidad y pesca responsable en México: evaluación y manejo 1999-2000*. SAGARPA-INP, México.

Day Jr., J. W., C. Hall, W. M. Kemp y A. Yañez-Arancibia. 1989. *Estuarine ecology*. 1a. Edición. John Wiley & Sons, 558 p.

De la Cruz, A. G. 1993. A preliminary Model of Mandinga Lagoon, Veracruz, 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, 193-196.

Deriso, R.B. 1980. Harvesting strategies and parameter estimation on an age-structured model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37, 268-282.

Finucane, J.H., C.B. Grimes y S.P. Naughton. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel off the Southeast United States. *Northeast Gulf Science* 11(2):145-153.

Flores-Hernández, D., P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo y F. Arreguín-Sánchez. 1997. Panorama de los recursos pesqueros críticos del Golfo de México. p. 1-17. En: Flores-Hernández, D., P. Sánchez-Gil, J. C. Seijo y F. Arreguín-Sánchez (Eds.) *Análisis y diagnóstico de lo recursos pesqueros críticos del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche, EPOMEX Serie Científica, 7, 496 p.

Hilborn, R. y C. Walters. 1992. *Quantitative fisheries stock assesment: Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York, 570 p.

Garrison, L. P. y J. S. Link. 2000. Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. *ICES Journal of Marine Science*, 57: 723–730.

González y de la Rosa, M. E. 1988. Estudio de la pesquería de huachinango (*Lutjanus campechanus* Poey) del Banco de Campeche. Tesis de Maestría, Centro de Investigación y Estudios Avanzados del I. P. N., Unidad Mérida, México, 66 p.

Gulland, J. and S. García. 1984. Observed patterns in multispecies fisheries. 155-190p. En: R.M. May (Ed.). *Exploitation of Marine Communities*. Dahlem Konferenzen, Springer-Verlag. 32. The Netherlands.

Gunderson, L. H. 2000. Ecological resilience—in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31:425–39.

Guzmán, V. 1987. Dinámica poblacional del camarón rosado (*Penaeus duorarum* Burkenroad, 1939) del Banco de Campeche durante tres temporadas de pesca, 1975-77. Tesis Profesional, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, México.



Jennings, S. y M. J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34: 201-351.

Jennings, S. y N. V. C. Polunin. 1997. Impacts of predators depletions by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs* 16:71-82.

Jorgensen, S. E. y G. Bendoricchio. 2001. *Fundamentals of ecological modelling*. 3a. edición. Elsevier. 530 pags.

Lara-Domínguez, A .L., G. J. Villalobos-Zapata, E. Rivera-Arriaga. 1990. Catálogo bibliográfico de la región de la Sonda de Campeche. *EPOMEX Serie Científica 1*, 162p.

Lindeman, R. L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 23:399-418.

Mallard Colmenero, L., A. Yanez-Arancibia, y F. Amezcua Linares. 1982. Taxonomy and biological and ecological aspects of puffers in Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico (Pisces, Tetraodontidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. vol. 9(1):161-212.

Magnússon, K. G. 1995. An overview of multispecies VPA - theory and applications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 5(2): 195-212.

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

Martell, S. A. I. Beattie, C. J. Walters, T. Nayar y R. Briese. 2002. Simulating fisheries management strategies in the Strait of Georgia ecosystem using Ecopath and Ecosim. *Fisheries Centre Research Reports*, 10(2):16-23.

May, R. M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princenton Landmarks in Biology, Princenton University Press. 265 p.

Merz, G., y Myers, R. A. 1998. A simplified formulation for fish production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(2): 478–484.

More, J. J. 1977. The Levenberg-Marquardt algorithm: implementation and theory. 105-116 p. En: Watson, G. A. (Ed.) *Numerical analysis*. Lecture Notes in Mathematics, vol. 630. Springer-Verlag, Berlin.

Neubert, M. y H. Caswell. 1997. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology* 78(3):653-665.

Odum, E. P. 1968. Energy flow in ecosystems: a historical review. *American Zoologist* 8:11-18.

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

Okey, T. y Pauly, D. (eds). 1999. A Trophic Mass-Balance Model of Alaska's Prince William Sound Ecosystem for the Post-Spill Period 1994-1996, 2nd Edition. *Fisheries Centre Research Report* 7(4): 136p.

Okey, T. y B. Mahmoudi. 2002. *Ecosystem model of the West Florida Shelf for use in fisheries management and Ecological Research: Vol. II. Model Construction*. Florida Marine Research Institute, St. Petersburg, Florida 154 p.

Palomares, M. L. y D. Pauly. 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 temperatures in its fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 39(3):175-192.

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

Pauly, D. (Ed.) 1998. Use of Ecopath with Ecosim to evaluate strategies for sustainable exploitation of multispecies resources. *Fisheries Centre Research Reports* 6(2). 49 p.

Pauly, D. y V. Christensen. 1993. Stratified model of large marine ecosystems: A general approach and an application to the South China Sea. 148-174. En: Sherman, K., L. M. Alexander y B. D. Gold (Eds.) *Stress, mitigation and sustainability of large marine ecosystems*. Washington, D.C., AAAS Press.

Pauly, D., y V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374(6519): 255-257.

Pauly, D., V. Christensen y N. Haggan (Eds). 1996. Mass-balance models of Northeastern Pacific Ecosystems. *Fisheries Centre Reports* 4(1): 131.

Pauly, D., F. Arreguín-Sánchez, J. Browder, V. Christensen, S. Manickhand-Heileman, E. Martínez y L. Vidal. 1999. Toward a stratified mass-balance model of trophic fluxes in the Gulf of Mexico large marine ecosystem. 278-293. En: Kumpf, H. , K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: Assessment, sustainability and management*. USA, Blackwell Science.

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

Peláez-Rodríguez, E. 1996. Relaciones tróficas de los peces ictiófagos demersales de la zona de pesca comercial de camarón de Alvarado, Ver. Tesis

---

Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, 84 pp.

Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999a. Complexity related to behavior of stability in modeled coastal zone ecosystems. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 2:129-135.

Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999b. A measure of the ecosystem stability. *Ecological Modelling* 119:79-85.

Pimm, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman and Hall, New York.

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.

Polovina, J. J. y M. D. Ow. 1983. Ecopath user's manual and program listings, NMFS/NOAA.

Pope, J. 1979. Stock assessment and multispecies fisheries with special reference to the trawl fishery in the Gulf of Thailand. South China Sea Fisheries Development and Coordinating Program. FAO, Rome, SCS/DEV/79/19. 106p.

Randall, J. E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies of Tropical Oceanography Miami*, 5:665-847

Ramírez-Rodríguez, M., E. A. Chávez y F. Arreguín-Sánchez. 2000. Perspectiva de la pesquería de camarón rosado (*Farfantepenaeus duorarum* Burkenroad) en la Sonda de Campeche, México. *Ciencias Marinas* 26(1): 97-112.

Rivera-Arriaga, E., A. L. Lara Domínguez, P. Sánchez Gil, A. Yáñez Arancibia. 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: 137-15.

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

Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia y F. Amezcua-Linares. 1981. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (Verano 1978). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM* 8(1): 209-240.

Secretaría de Pesca. 1984. *Anuario estadístico pesquero 1982*. Dirección General de Planeación, Estadística e Informática, México. 513 p.

Sherman, K. 1990. *Large marine ecosystems as global units for management: An ecological perspective*. ICES CM 1990/L:24

Sherman, K. y L. M. Alexander (Eds.)1986. *Variability and management of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposium 99. Westview Press, Inc, Boulder, CO.

Sherman, K. y L. M. Alexander (Eds.)1989. *Biomass yields and geography of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposium 111. Westview Press, Inc, Boulder, CO.

Sherman, K. y B. D. Gold. 1990. Perspective: Large marine ecosystems, vii-xi. En: Sherman, K., L. M. Alexander y B. D. Gold. *Large marine ecosystems: patterns, processes and yields*. AAAS Symposium. AAAS, Washington, DC.

Schnute, J., 1987. A general fishery model for a size-structured fish population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 44, 924–940.

Sierra, L. M., R. Claro y O. A. Popova, 1994. Alimentación y relaciones tróficas. p. 263-284. 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.

---

Sparre, P. 1991. Introduction to multispecies virtual population analysis. *ICES Marine Science Symposium* 193:12-21.

Soberón-Chávez, G. 1985. Mecanismos de producción natural de las poblaciones de peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México: variables físicas de interacción ecológica. Tesis de Maestría en Ciencias del Mar (Oceanografía Biológica y Pesquerías) CCH, ICMYL, Universidad Nacional Autónoma de México, 121 p.

Soberón-Chávez, G. 1987. Modelo ecológico de la producción de los recursos demersales del litoral sur del Golfo de México. Tesis de Doctorado en Ciencias del Mar (Oceanografía Biológica y Pesquera). CCH, ICMYL, Universidad Nacional Autónoma de México, 140p.

Soberón-Chávez, G. A. Yáñez-Arancibia y J. W. Day Jr. 1988. Fundamentos para un modelo ecológico preliminar de la Laguna de Términos. 381-414 pp. En: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr. (Eds.) *Ecología de los ecosistemas costeros en el Sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México-Organización de los Estados Americanos 518p.

Soberón-Chávez, G. y A. Yáñez-Arancibia. 1985. Control ecológico de los peces demersales: Variabilidad ambiental de la zona costera y su influencia en la producción natural de los recursos pesqueros. En: Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) *Recursos pesqueros potenciales de México: La pesca acompañante del camarón*. México, D.F., UNAM-PUAL-SEPESCA: 748.

Solís-Ramírez, M. 1994. Mollusca de la península de Yucatán. p 13-31. En: Yáñez-Arancibia, A. (Ed.). Recursos faunísticos de la península de Yucatán. Universidad Autónoma de Campeche. *EPOMEX Serie Científica*, 2, 136 p.

Tapia Garcia, M. , A. Yanez-Arancibia, P. Sanchez-Gil, M. C. Garcia-Abad. 1988a. Biología y ecología de *Cynoscion arenarius* (Ginsburg) en las comunidades

demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de Mexico (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología tropical* 36(1): 1-27.

Tapia Garcia, M. , A. Yanez-Arancibia, P. Sanchez-Gil, M. C. Garcia-Abad. 1988b. 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.

Tilman, D., C. L. Lehman y C. E. Bristow. 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence? *The American Naturalist* 15(3):277-282.

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

Ulanowicz, R. E. 2001. Information theory in ecology. *Computers and Chemistry*, 25:393-399.

Vega-Cendejas, M. E. 1998. Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán. Tesis Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 170 pp.

Vega-Cendejas, M. E., F. Arreguín-Sánchez y M. Hernández. 1993. Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. Internacional Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings 26, 206-213.

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

Vargas Maldonado, I. y Yáñez-Arancibia, A. 1987 Estructura de las comunidades de peces en sistemas de pastos marinos (*Thalassia testudineum*) de la Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, 14(2):181-196.

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

Walker, B. H. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6:18–23.

Walters, C., D. Pauly y V. Christensen. 2000a. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems* 2: 539-554.

Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., Kitchell, J.F., 2000b. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems* 3: 70–83.

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

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

Winberg, G.G. 1956. *Rate of metabolism and food requirements of fishes*. Belorussian University, Minsk, 253pp (Translated by Fisheries Research Board of Canada, Translation. No. 164, 1960).

Yáñez-Arancibia, A. 1984. Evaluación de la pesca demersal costera. *Ciencia y desarrollo CONACyT*, 58(X):61-71.

Yáñez-Arancibia, A. y A. Aguirre-León. 1987. Pesquerías en la región de la Laguna de Términos. 431-452 p. En: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr., (Eds.) *Ecología de los ecosistemas costeros del sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*. México, UNAM-OEA.



Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr., Eds. 1988. *Ecología de los ecosistemas costeros del sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*. México, UNAM-OEA.

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 horas (Laguna de Términos, Sur del Golfo de México). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, 10(1):85-116.

Yáñez-Arancibia, A. y P. Sánchez-Gil. 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 UNAM* 9: 230 p.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez. 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. (Ed.) 1985a. *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. México, D.F., UNAM 654 p.

Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) 1985b. *Recursos pesqueros potenciales de México: La Pesca acompañante del camarón*. México, D.F., UNAM-PUAL-SEPESCA.

Yáñez-Arancibia, A., G. Soberón-Chávez y P. Sánchez-Gil. 1985a. Ecology of control mechanisms of natural fish production in the coastal zone. p. 571-594. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. México, D.F., UNAM: 654 p.

Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, I. Vargas Maldonado, Ma. De la C. García Abad, H. Alvarez-Guillén, M. Tapia García, D. Flores-Hernández & F. Amezcua-Linares. 1985b. Ecology and evaluation of fish community in coastal ecosystems: Estuary-shelf interrelationships in the Southern

Gulf of Mexico. p. 475-498. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons*. Towards an ecosystem integration, UNAM, Mexico, 654p.

Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, F. Amezcua-Linares, D. Flores-Hernández y P. Chavance. 1985c. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológica y la producción. p. 311-366. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. Towards an ecosystem integration*, UNAM, Mexico, 654p.

Yáñez-Arancibia, A., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil y H. Alvarez-Guillén. 1988. Evaluación ecológica de las comunidades de peces en la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. 323-356 p. En: Yáñez-Arancibia, A. y J. W. Day Jr., (Eds.) *Ecología de los ecosistemas costeros del sur del Golfo de México: la región de la Laguna de Términos*. México, UNAM-OEA.

Yáñez-Arancibia, A.; Lara-Domínguez, A. L. y Day Jr, J. W 1993 Interactions between mangrove and seagrasses habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production. *Hydrobiologia*, 264:1-12.

Zetina-Rejón, M. J. 1997. Patrones tróficos de utilización espacio-temporal de los hábitats críticos de pastos marinos y raíces de manglar por tres especies de peces dominantes (*Harengula jaguana*, Poey 1865; *Eucinostomus gula*, Cuvier in C & V 1830; y *Archosargus rhomboidalis*, Linnaeus 1758) en la Laguna de Términos, Campeche, México. Tesis de licenciatura Biología Marina. Universidad Autónoma de Campeche. 64 p.

Zetina-Rejón, M., F. Arreguín-Sánchez, E. A. Chávez. 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: 803-815.

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

## 10 ANEXOS

Anexo 1.- Matriz depredador/presa utilizada en el modelo construido.

Presa \ Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	19	20
1 Delfines																			
2 Aves marinas																			
3 Tortugas marinas																			
4 LT-Agujas	0.03					0.005	0.01						0.01		0.015				
5 LT-Anchovetas	0.01	0.047			0.001		0.052					0.226	0.005		0.05				0.014
6 LT-Bagres	0.08	0.05	0.005										0.073		0.005				
7 LT-Barbudos	0.002												0.007						
8 LT-Camarón blanco			0.02			0.02	0.343	0.027	0.028	0.028	0.036	0.025	0.079	0.004	0.097				
9 LT-Camarón café			0.02			0.009	0.019	0.002	0.002	0.002	0.002	0.001	0.089		0.009				
10 LT-Camarón rosado			0.038			0.01	0.023	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.146		0.01				
11 LT-Jaibas			0.002		0.008	0.001	0.012						0.044	0.005	0.022				0.017
12 LT-Cintillas															0.005				
13 LT-Corvinas	0.012	0.013										0.103	0.005						
14 LT-Equinodermos	0.008		0.031			0.031					0.073	0.176		0.046					
15 LT-Fitoplancton					0.172									0.048	0.04				
16 LT-Jureles	0.018						0.01												
17 LT-Meio bentos			0.01	0.1	0.004	0.11	0.162	0.192	0.192	0.192			0.12	0.051		0.02	0.073	0.134	0.006
18 LT-Microcrustáceos	0.025		0.051	0.18	0.526	0.108	0.236	0.001	0.001	0.001	0.019		0.257	0.051	0.367		0.021	0.076	0.473
19 LT-Mojarras	0.002	0.029													0.02				
20 LT-Mojarras mexicanas						0.001													
21 LT-Moluscos			0.01	0.176	0.01	0.032	0.001				0.203			0.019	0.088				0.247
22 LT-Pargos		0.025										0.041							
23 LT-Pastos marinos			0.199		0.024	0.034		0.148	0.148	0.148	0.313		0.027	0.179		0.02	0.383	0.025	0.063
24 LT-Peces globo	0.025		0.015			0.004													
25 LT-Peces planos													0.005						
26 LT-Pejesapos	0.021																		

Presa \ Depredator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	19	20
27 LT-Poliquetos				0.101		0.014	0.067	0.103	0.103	0.103	0.014		0.011	0.05	0.11	0.02			0.606
28 LT-Rayas																			
29 LT-Isabelitas						0.005						0.081							
30 LT-Robalos															0.01				
31 LT-Roncos	0.015	0.018																	
32 LT-Sardinias	0.016	0.047					0.026					0.3	0.04		0.026				0.013
33 LT-Sargos	0.074						0.025						0.11		0.039				
34 LT-Zooplancton				0.443	0.255	0.109	0.015	0.022	0.022	0.022				0.072		0.001			0.059
35 SC-Anchovetas	0.043	0.048																	
36 SC-Bagres	0.034	0.056	0.005																
37 SC-Barbudos	0.069	0.01																	
38 SC-Barracudas																			
39 SC-Calamar	0.052																		
40 SC-Camarón blanco			0.007																
41 SC-Camarón café			0.007																
42 SC-Camarón rosado			0.015																
43 SC-Chivos	0.023	0.031	0.01																
44 SC-Cintillas	0.021																		
45 SC-Corvinas		0.037																	
46 SC-Equinodermos		0.006	0.051																
47 SC-Fitoplancton																			
48 SC-Iguanas		0.021																	
49 SC-Isabelitas			0.005																
50 SC-Jureles	0.08	0.092																	
51 SC-Macroalgas			0.123																
52 SC-Meros	0.003	0.006																	
53 SC-Microcrustáceos	0.082	0.01	0.065																
54 SC-Mojarras	0.03	0.029																	
55 SC-Moluscos		0.039	0.026																
56 SC-Ojones	0.026	0.029																	

Presa \ Depredator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	17	18	19	20
57 SC-Palometas																			
58 SC-Pargos		0.029																	
59 SC-Pastos marinos			0.239																
60 SC-Peces globo																			
61 SC-Peces planos			0.001																
62 SC-Mariposas																			
63 SC-Pejesapos																			
64 SC-Pericos																			
65 SC-Poliquetos			0.031																
66 SC-Pulpo																			
67 SC-Rayas																			
68 SC-Rémoras		0.01																	
69 SC-Robalos																			
70 SC-Roncos	0.005	0.023																	
71 SC-Sardinas	0.056	0.031																	
72 SC-Sargos	0.05																		
73 SC-Sierras	0.053	0.069																	
74 SC-Tiburones																			
75 SC-Torpedos																			
76 SC-Zooplancton																			
77 LT-Detritus						0.507		0.503	0.502	0.502	0.338		0.011	0.48	0.087	0.939	0.523	0.1	0.167
78 SC-Descartes	0.035	0.196	0.013																
79 SC-Detritus																			
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Presa \ Depredador	21	22	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1 Delfines																			
2 Aves marinas																			
3 Tortugas marinas																			
4 LT-Agujas		0.002									0.008								
5 LT-Anchovetas					0.025				0.007										
6 LT-Bagres									0.021	0.01									
7 LT-Barbudos																			
8 LT-Camarón blanco		0.19					0.053		0.392	0.1									
9 LT-Camarón café		0.01					0.035		0.022	0.033									
10 LT-Camarón rosado		0.012					0.042		0.026	0.099									
11 LT-Jaibas		0.078		0.021	0.015				0.08	0.01									
12 LT-Cintillas																			
13 LT-Corvinas									0.029	0.045									
14 LT-Equinodermos			0.1		0.104		0.12	0.535		0.041	0.03								
15 LT-Fitoplancton	0.047				0.16						0.454		0.832						
16 LT-Jureles																			
17 LT-Meio bentos	0.07		0.034	0.015	0.128	0.062	0.1	0.126		0.084		0.233							
18 LT-Microcrustáceos		0.32	0.1	0.806	0.36		0.2		0.128	0.025	0.051	0.027							
19 LT-Mojarras					0.024						0.005								
20 LT-Mojarras mexicanas									0.053										
21 LT-Moluscos			0.045				0.12	0.086	0.15			0.036							
22 LT-Pargos									0.003										
23 LT-Pastos marinos	0.141		0.254	0.012		0.029		0.116		0.05	0.033	0.436							
24 LT-Peces globo		0.163																	
25 LT-Peces planos										0.001									
26 LT-Pejesapos										0.015									
27 LT-Poliquetos		0.025	0.02	0.038	0.074		0.18	0.137	0.08	0.374		0.062							
28 LT-Rayas					0.03														
29 LT-Isabelitas		0.073																	
30 LT-Robalos																			

Presa \ Depredador	21	22	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
31 LT-Roncos		0.093																	
32 LT-Sardinas		0.002							0.009		0.005								
33 LT-Sargos					0.075					0.063									
34 LT-Zooplancton	0.032	0.032	0.086	0.036							0.16	0.095	0.032						
35 SC-Anchovetas														0.005		0.032	0.211	0.11	
36 SC-Bagres																			0.015
37 SC-Barbudos																			0.023
38 SC-Barracudas																			
39 SC-Calamar																	0.105	0.006	
40 SC-Camarón blanco															0.001	0.004		0.001	0.001
41 SC-Camarón café															0.001	0.004		0.001	0.001
42 SC-Camarón rosado															0.005	0.006		0.001	0.001
43 SC-Chivos																0.008			
44 SC-Cintillas																			0.015
45 SC-Corvinas																			0.017
46 SC-Equinodermos															0.011	0.023			0.048
47 SC-Fitoplancton														0.397					
48 SC-Iguanas																0.017	0.053		
49 SC-Isabelitas																0.003			
50 SC-Jureles																0.026		0.061	
51 SC-Macroalgas																			0.026
52 SC-Meros																			
53 SC-Microcrustáceos														0.1	0.113	0.139		0.027	0.104
54 SC-Mojarras																0.013		0.007	
55 SC-Moluscos															0.108	0.032			0.096
56 SC-Ojones																0.013			
57 SC-Palometas																0.006	0.053		
58 SC-Pargos																			
59 SC-Pastos marinos														0.024	0.014				0.154
60 SC-Peces globo																0.006			



Presa \ Depredator	21	22	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
61 SC-Peces planos																			
62 SC-Mariposas																0.013	0.15		
63 SC-Pejesapos																			
64 SC-Pericos																			
65 SC-Poliquetos														0.05	0.202	0.165			0.052
66 SC-Pulpo																			
67 SC-Rayas																			
68 SC-Rémoras																			
69 SC-Robalos																			
70 SC-Roncos																0.04			
71 SC-Sardinas																0.103	0.211	0.122	
72 SC-Sargos																0.015			
73 SC-Sierras																0.038	0.211		
74 SC-Tiburones																			
75 SC-Torpedos																			
76 SC-Zooplancton														0.324	0.138	0.108		0.448	0.023
77 LT-Detritus	0.71		0.361	0.072	0.005	0.909	0.15			0.05	0.253	0.111	0.136						
78 SC-Descartes															0.005		0.008		
79 SC-Detritus														0.1	0.402	0.186		0.099	0.542
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Presa \ Depredator	41	42	43	44	45	46	48	49	50	52	53	54	55	56	57	58	60	61	62
1 Delfines																			
2 Aves marinas																			
3 Tortugas marinas																			
4 LT-Agujas																			
5 LT-Anchovetas																			
6 LT-Bagres																			
7 LT-Barbudos																			
8 LT-Camarón blanco																			

Presa \ Depredator	41	42	43	44	45	46	48	49	50	52	53	54	55	56	57	58	60	61	62
9 LT-Camarón café																			
10 LT-Camarón rosado																			
11 LT-Jaibas																			
12 LT-Cintillas																			
13 LT-Corvinas																			
14 LT-Equinodermos																			
15 LT-Fitoplancton																			
16 LT-Jureles																			
17 LT-Meio bentos																			
18 LT-Microcrustáceos																			
19 LT-Mojarras																			
20 LT-Mojarras mexicanas																			
21 LT-Moluscos																			
22 LT-Pargos																			
23 LT-Pastos marinos																			
24 LT-Peces globo																			
25 LT-Peces planos																			
26 LT-Pejesapos																			
27 LT-Poliquetos																			
28 LT-Rayas																			
29 LT-Isabelitas																			
30 LT-Robalos																			
31 LT-Roncos																			
32 LT-Sardinas																			
33 LT-Sargos																			
34 LT-Zooplancton																			
35 SC-Anchovetas				0.214	0.027		0.03		0.029			0.015			0.175				
36 SC-Bagres					0.023				0.007							0.037			0.056
37 SC-Barbudos				0.018			0.037			0.014									
38 SC-Barracudas									0.001										

Presa \ Depredator	41	42	43	44	45	46	48	49	50	52	53	54	55	56	57	58	60	61	62
39 SC-Calamar									0.012					0.033					
40 SC-Camarón blanco	0.001	0.003	0.01	0.002	0.003	0.0005	0.003		0.001	0.007		0.003		0.01		0.02			0.01
41 SC-Camarón café	0.001	0.003	0.01	0.002	0.003	0.0005	0.003		0.001	0.007		0.003		0.01		0.02			0.01
42 SC-Camarón rosado	0.001	0.005	0.026	0.002	0.006	0.001	0.005		0.001	0.007		0.005		0.016		0.033			0.023
43 SC-Chivos																0.031			
44 SC-Cintillas				0.005					0.023										
45 SC-Corvinas				0.003			0.043									0.061			
46 SC-Equinodermos			0.153		0.029	0.051	0.037	0.25				0.101		0.109			0.122	0.2	0.167
47 SC-Fitoplancton									0.082				0.2						
48 SC-Iguanas				0.009			0.005		0.003	0.033						0.013			
49 SC-Isabelitas				0.001			0.001									0.015			
50 SC-Jureles				0.018	0.012		0.031		0.006	0.055									
51 SC-Macroalgas	0.026	0.026				0.36	0.053			0.002	0.1		0.2				0.25		
52 SC-Meros				0.007						0.005						0.042			
53 SC-Microcrustáceos	0.104	0.104	0.211	0.01	0.121		0.082	0.2	0.018	0.16	0.025	0.253		0.282	0.2	0.08	0.02	0.34	0.298
54 SC-Mojarras					0.012		0.007		0.004										
55 SC-Moluscos	0.096	0.095	0.079		0.093	0.102		0.1				0.061		0.163	0.075	0.043	0.04	0.05	0.095
56 SC-Ojones				0.005			0.005									0.061			
57 SC-Palometas				0.043	0.006											0.024			
58 SC-Pargos				0.001															
59 SC-Pastos marinos	0.154	0.152				0.36	0.178	0.1			0.25	0.126	0.15				0.357	0.012	
60 SC-Peces globo										0.01		0.005				0.037			0.019
61 SC-Peces planos					0.029					0.14						0.061			0.061
62 SC-Mariposas				0.005						0.02				0.034		0.031			0.006
63 SC-Pejesapos					0.001									0.011		0.021			0.001
64 SC-Pericos										0.002						0.006			
65 SC-Poliquetos	0.052	0.052	0.16		0.241	0.103	0.221	0.25	0.154	0.271	0.075	0.132		0.229	0.15	0.078	0.02	0.09	0.214
66 SC-Pulpo										0.078									0.028
67 SC-Rayas										0.005									
68 SC-Rémoras										0.001									

Presa \ Depredator	41	42	43	44	45	46	48	49	50	52	53	54	55	56	57	58	60	61	62
69 SC-Robalos																0.031			
70 SC-Roncos									0.01							0.055			
71 SC-Sardinas				0.38	0.117		0.036		0.088	0.016		0.04			0.175	0.004			
72 SC-Sargos					0.006		0.011		0.001	0.027						0.049			
73 SC-Sierras				0.025			0.011		0.018										
74 SC-Tiburones																			
75 SC-Torpedos																			
76 SC-Zooplanton	0.023	0.023	0.084	0.217	0.106		0.121		0.398		0.05	0.098	0.05	0.059	0.225	0.038	0.031	0.036	0.013
77 LT-Detritus																			
78 SC-Descartes				0.005	0.01		0.01		0.002	0.02		0.006		0.028		0.03			
79 SC-Detritus	0.542	0.538	0.267	0.028	0.155	0.021	0.067	0.1	0.14	0.119	0.5	0.152	0.4	0.016		0.082	0.16	0.272	
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Presa \ Depredator	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
1 Delfines												0.001		
2 Aves marinas												0.00025		
3 Tortugas marinas												0.033		
4 LT-Agujas														
5 LT-Anchovetas														
6 LT-Bagres														
7 LT-Barbudos														
8 LT-Camarón blanco														
9 LT-Camarón café														
10 LT-Camarón rosado														
11 LT-Jaibas														
12 LT-Cintillas														
13 LT-Corvinas														
14 LT-Equinodermos														
15 LT-Fitoplancton														
16 LT-Jureles														

Presa \ Depredator	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
17 LT-MeioENTOS														
18 LT-Microcrustáceos														
19 LT-Mojarras														
20 LT-Mojarras mexicanas														
21 LT-Moluscos														
22 LT-Pargos														
23 LT-Pastos marinos														
24 LT-Peces globo														
25 LT-Peces planos														
26 LT-Pejesapos														
27 LT-Poliquetos														
28 LT-Rayas														
29 LT-Isabelitas														
30 LT-Robalos														
31 LT-Roncos														
32 LT-Sardinias														
33 LT-Sargos														
34 LT-Zooplancton														
35 SC-Anchovetas						0.005	0.011		0.009		0.182	0.071		
36 SC-Bagres							0.033							
37 SC-Barbudos														
38 SC-Barracudas													0.051	
39 SC-Calamar											0.046	0.052		
40 SC-Camarón blanco	0.035			0.003	0.026		0.015	0.012			0.001			
41 SC-Camarón café	0.035			0.003	0.026		0.015	0.012			0.001			
42 SC-Camarón rosado	0.05			0.003	0.045		0.041	0.012			0.005			
43 SC-Chivos											0.005			
44 SC-Cintillas											0.027			
45 SC-Corvinas							0.046						0.081	
46 SC-Equinodermos	0.15	0.05		0.35	0.27	0.05	0.16	0.173		0.075	0.005		0.2	

Presa \ Depredator	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
47 SC-Fitoplancton	0.15								0.494					0.832
48 SC-Iguanas														
49 SC-Isabelitas												0.01		
50 SC-Jureles												0.121		
51 SC-Macroalgas	0.06	0.2	0.02				0.145			0.15				0.025
52 SC-Meros											0.047	0.12		
53 SC-Microcrustáceos	0.1		0.04	0.25	0.378	0.25		0.288		0.075	0.02			0.25
54 SC-Mojarras	0.079			0.015			0.1		0.001					
55 SC-Moluscos	0.1	0.15		0.15	0.108	0.075	0.239	0.15		0.03				0.075
56 SC-Ojones														
57 SC-Palometas											0.025	0.01		
58 SC-Pargos							0.005					0.051		
59 SC-Pastos marinos		0.59	0.02					0.066	0.033	0.436				0.025
60 SC-Peces globo														
61 SC-Peces planos				0.076								0.101		
62 SC-Mariposas														
63 SC-Pejesapos														
64 SC-Pericos												0.01		
65 SC-Poliquetos	0.2		0.02	0.135	0.054	0.095		0.231	0.009	0.048	0.035			0.125
66 SC-Pulpo											0.101	0.098		
67 SC-Rayas												0.011		
68 SC-Rémoras		0.01												
69 SC-Robalos														
70 SC-Roncos														
71 SC-Sardinas						0.005	0.014		0.005		0.152	0.005		
72 SC-Sargos														
73 SC-Sierras											0.006	0.157		
74 SC-Tiburones												0.005		
75 SC-Torpedos				0.005								0.01		
76 SC-Zooplancton						0.32	0.067		0.241	0.095	0.316			0.032

---

Presa \ Depredator	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
77 LT-Detritus														
78 SC-Descartes	0.006				0.029						0.005	0.00025		
79 SC-Detritus	0.035		0.9	0.01	0.064	0.2	0.109	0.058	0.208	0.091	0.02		0.3	0.136
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

---