



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



DINÁMICA DEL METABOLISMO EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

LUIS ANTONIO SALCIDO GUEVARA

LA PAZ, B.C.S. JUNIO DE 2012



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 28 del mes de Mayo del 2012 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

“DINÁMICA DEL METABOLISMO EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS”

Presentada por el alumno:

SALCIDO Apellido paterno	GUEVARA materno	LUIS ANTONIO nombre(s)
Con registro:		
B	0	8
1	2	8
5		

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA
Director(a) de Tesis

~~DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ~~

DR. ERNESTO AARÓN CHÁVEZ ORTIZ

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. JUST TOMÁS BAYLE SEMPERE

Just T. Bayle-
Sempere
2012.05.30
12:08:18
+02'00'

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 31 del mes Mayo del año 2012
el (la) que suscribe MC. LUIS ANTONIO SALCIDO GUEVARA alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro B081285 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"DINÁMICA DEL METABOLISMO EN ECOSISTEMAS ACUÁTICOS"

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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: salcidog@gmail.com - farregui@ipn.mx

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



MC. LUIS ANTONIO SALCIDO GUEVARA
nombre y firma

Con mucho amor y cariño para,

Mi Apá Toño

Mi Madre Chabela

Mi Amá Socorro†

Mi Madrastra Susana

Mi tío Luisillo†

Mis tíos Arturo, Juan y Raúl

Y muy especialmente para,

Mi amada Becky

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por permitirme continuar con mis estudios, gracias a todo su personal y los espacios asignados que en perfecta armonía crearon el nicho perfecto para mis ideas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con número de registro 162337, la cual fue clave para la realización de la tesis.

Al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN) y los proyectos SIP-20090932, SIP-20100404, SIP-20110785, SIP-20121444, SIP-20121417, los cuales estimularon la realización y difusión de la tesis. También al proyecto SEP-CONACYT 155900.

A mi director de tesis el Dr. Francisco Arreguín Sánchez, por la confianza que puso en mí para este proyecto. Doc, gracias por todos sus comentarios, sugerencias y consejos que evitaron desviarme del camino, y gracias sobre todo por ser como es, un excelente ser.

Al comité de revisión integrado por los doctores Ernesto Chávez, Just Bayle, Manuel Zetina y Pablo Del Monte. Gracias a todos por los comentarios y sugerencias. Particularmente te agradezco Pablo, por la revisión minuciosa de la tesis que la hizo más entendible. Te agradezco Manuel, por ser flexible a mis ideas y esa destreza que tienes para despertar dudas. Just, agradezco tus elocuencias y atenciones, ello aumentó mi confianza y optimismo en la tesis. Jefe Chávez, a usted le agradezco por esas pláticas amenas sobre las pesquerías y el Ecopath, siempre será mí “Muten Röshi”, que con todo respeto significa el “anciano maestro invencible” (según Wikipedia). Agradezco también al Dr. Daniel Lluch por su accesibilidad y apoyo de suplencia.

También deseo agradecer a mi familia por que forman parte de mi motivación. Un agradecimiento muy especial a mis padres José Antonio Salcido Nieblas y María Isabel Guevara Navarro. A mi padre por toda su sabiduría y enseñanzas, por inculcar en mí la honestidad y responsabilidad, por su gusto por la política y sus reflexiones que abrieron mi mundo a un mejor entendimiento de las cosas. Muchas gracias Apá, si volviera a nacer y me dieran a elegir un padre, sería usted, la persona más noble que conozco. Te agradezco madre por traerme a este mundo y si volviera a nacer, desearía volver a ser su hijo. A ti Susana Ortega De La Paz por apoyar a mi padre en la crianza de mi hermano Lalo y mía.

A mi cuasiesposa Rebeca Sánchez, eso y más que eso has sido a lo largo de estos últimos años en La Paz. Muchas gracias por tu apoyo y verdadero amor. Eres inmensa y sorprendente, siempre estás cuando te necesito. Gracias por existir y corregir mis traducciones al inglés, y por ser mi inspiración para todo lo que hago, siempre te amaré.

Gracias a mis suegros Doña Carmen y Don Carlos por aceptarme en su familia y por todos sus consejos. A mi suegro gracias por esas hieleras llenas de mariscos que nos mandaba de Mazatlán. A Víctor Zapata por transportarlas, y a mis cuñadas Karina y Karla y mi cuñadito Carlitos, gracias por todo su cariño y convivencia.

Agradezco el amor de mis hermanos. Lalo, te quiero hermano y gracias por darme el más grande de los ejemplos, el cambio que puede lograr una persona. Iraís, mi hermanito bien responsable como siempre, también eres mi inspiración. A mi Karlangas, mi chiwis Bibi y mi hermanota Kiyō ¡Ánimo hermanas que si se puede! Para Aransita mi consentida, te kelo ánimo con la escuela, y para Christian, todo se puede hermano, en esta vida es normal caer tanto como levantarse. También al cariño y afecto retribuido por mis sobrinos Cinthia la flakucha, Carito, Gael, Andrés mi seguidor, Yotzan y Gisel hermosa bebé. A mis tíos Arturo y Juan que los quiero mucho y siempre les hablo de mis andanzas aquí en La Paz. Gracias a todos por pensar en mí y esperarme. A mí tío Luisillo† que partió y a mi tío Raúl impaciente.

En adelante hago mención de esa parte sustancial en la supervivencia de todo ser humano. Los amigos y compañeros que nunca deben de faltar. Así que previniendo que más de alguno leerá esta sección, debo decirte que si no estás en la lista, te pido un millón de disculpas por el olvido. Voy a empezar por orden de frecuencia de convivencia y antigüedad. Por cuestión de espacio sólo diré un aspecto clave de nuestra amistad que de alguna manera me hicieron hacer un mejor trabajo. También dejaré a un lado los títulos de doctores y maestros.

Te agradezco Mónica Rivera por las discusiones amenas dentro y fuera de la institución, y tu perspicacia para las cosas. Gracias Mariana Rodríguez por tus fabulosos chistes, gran simpatía y nuestras payasadas, yo quiero tener un millón de amigos como tú. Gabriela García gracias por tu casa, no, perdón, por tu carácter rígido y a la vez sutil, de mucha confianza y amistad. Itzel García te agradezco por irrumpir y liberar mi memoria RAM cerebral, me hacías despejar mi mente mientras lamentabas estar interrumpiéndome; gracias por tus consejos y asesorías para resolver conflictos externos. Gracias Iram Suárez por tu

amistad y las pláticas e invitaciones al arte, cultura y ciencia que aliviaron mi espíritu. A Saúl Ramírez e Isabel por la amistad y convivencia. A Rocío Ronzón y Edgar Guzmán, a los Nayaritas Ivan Abonader, Trinidad Nieto, Emilio Inda y tomando un poco de aire, a Javier Marcial de Jesús Ruiz Velasco Arce, gracias jóvenes. A los Urugüayos Rodolfo Vögler (Fito) y Naty por su amistad; Fito gracias por las charlas y consejos, eres un buen hombre y amigo. A ti Myram Juárez, gracias por tu tierna amistad y darme la confianza de que si se puede conectar un cilindro de gas sin darle vuelta a la rosca, el ¿qué hubiera sucedido?, eso afortunadamente no supimos. A Miriam Meraz “Mam” gracias por tu amistad. A tí Lorena, poetisa de Fernando, gracias por corregir mis galones por botellas o envases de plástico PET. A Etel y Fernando, Armando Hernández, Enrique Arcos, Mirtha, Arturo Uvera y su carro meneíto, Arturo Tripp y sus app, Xchel y Marina, Lili y Armando, Alicia, Juan Brown, Susan, Millo, Mónica Ruiz, Juan Carlos y Paul, Anel y Alf, Victor Vargas, Romeo, Raúl, Peggy y Andrés, Javier Romo. También a Gladis y Manuel que en más de una ocasión convivimos. A Tiburón, Humberto Ceseña, César, Pacheco, Susy, Margarita, Tere y Lorenzo, Vanesa y Yassir, y demás conocidos de CICIMAR, CIBNOR (David y Cointia), UABCS (Roberto Carmona el señor de los pájaros), CISESE (Julieta y Romero), y resto del mundo: Christina d'B_e, Hugo Arancibia, Marian Torres, Ramoni y Carlos, Shingo Watari y Matias. A la risa de Sergio Neira y Pierre Legagneux con la crianza de Avestruz en el ártico. Gracias... ¡Totales!

Agradezco a un aparato muy importante, mi PSP (*Putativus* Sobrinos Paceños), Nanzure la niña, a David el niño araña y Esteban el niño genio. Muchas gracias por aceptar ser mis sobrinos adoptados de La Paz. A mi comarada Edgar Guzmán por las cuasitocadas. A Ulianov (¿Cómo vamos con Pantera?) y al Burrito por los raros convivios pero significativos cuando hay un sentimiento común, la música. También a José el Buzo y Ale Chávez por las charlas sobre la música. Gracias a todos por despejar mi mente saturada de números.

Doña Maruja agradezco la acogida durante mi estancia en España, muchas gracias por el paseo al mercado y sus deliciosas comidas catalanas, todo espléndido. Muchas gracias Just por enseñarme que un investigador puede hacer cosas como el “*Home Improvement*”; gracias por esos ejemplos, gracias por tu amistad, tus vinos y exquisitos quesos. Gracias Frances y Laia por su amistad y prestarnos a su padre, un gran hombre y de buen corazón.

Al Flakelo (Allan Salcedo), Chago (Santiago Paniagua), Paco (Francisco Fregoso) y Jimy (Jimen Rodríguez), gracias por ese *♪feeling♪* que me sigue transmitiendo su amistad *4ever*, y al Gato (Gastelum). A las criaturas peludas Yngwie, Coco† y Pituka† por su tierna compañía.

ÍNDICE

GLOSARIO	ii
FIGURAS	iv
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Implicaciones biológicas y ecológicas de la masa corporal	1
1.2. Escalamiento del metabolismo.....	3
1.3. Justificación	5
1.4. Antecedentes.....	7
1.5. Hipótesis.....	9
1.6. Objetivo General.....	9
1.7. Objetivos Específicos.....	9
2. MATERIAL Y MÉTODOS	10
2.1. Modelo de red trófica Ecopath	10
2.2. Índice de balance oferta-demanda (<i>SDB</i>)	12
2.3. Índice de elasticidad de la demanda (<i>ED</i>).....	14
2.4. Comportamiento dinámico de los ecosistemas	18
2.4.1. Simulación de los patrones de explotación pesquera.....	21
2.4.2. Índice climático	22
3. RESULTADOS	23
3.1. Descripción de los datos	23
3.1.1. Flujos y biomásas de los modelos tróficos Ecopath	23
3.1.2. Estandarización de la climatología <i>LOTI</i>	29
3.1.3. Patrones de explotación.....	32
3.2. Índice de balance oferta-demanda (<i>SDB</i>)	33
3.2.1. Simulación del forzamiento ambiental.....	35
3.3. Escalamiento inter-ecosistémico.....	40
3.4. Índice de elasticidad de la demanda (<i>ED</i>).....	42
3.4.1. Simulación del forzamiento ambiental.....	44
3.4.2. Relación del índice <i>ED</i> con otros indicadores del sistema.....	46
3.4.3. Simulación de la intensidad de pesca	50
4. DISCUSIÓN	52
4.1. Flujos y biomásas de las redes tróficas.....	52
4.2. Balance de la oferta y demanda de energía.....	53
4.2.1. Efecto de la agregación sobre el índice <i>SDB</i>	54
4.2.2. Caracterización dinámica del balance en la oferta y demanda	57
4.2.2.1. Efecto ambiental	57
4.2.2.2. Efecto de la pesca.....	60
4.3. Escalamiento del metabolismo de los ecosistemas.....	63
4.3.1. Explicaciones sobre el exponente de escalamiento $3/4$	66
4.4. Elasticidad de la demanda de energía	72
4.4.1. Caracterización dinámica de la demanda de energía.....	73
4.4.1.1. Efecto ambiental	73
4.4.1.2. Efecto de la pesca.....	76
5. CONCLUSIONES	78
6. REFERENCIAS	80
ANEXOS	98

GLOSARIO

Ascendencia. Índice ecológico que mide el crecimiento y desarrollo del ecosistema. Se basa en el tamaño y organización, considerando los flujos totales y contenido de información en la red trófica respectivamente (Ulanowicz, 1986).

Biocenosis. Comunidad biológica o conjunto de organismos que componen un ecosistema (Odum y Barret, 2005).

Biotopo. Ambiente fisicoquímico en el que se desenvuelve la biocenosis de un ecosistema (Odum y Barret, 2005).

Capacidad de desarrollo. Índice ecológico que mide el potencial de desarrollo del ecosistema; es el límite superior de la ascendencia (Ulanowicz, 1986).

Ecosistema. Es la unidad y objeto de estudio de la ecología. Es una aproximación sintética que parte de que la existencia entre organismos no puede comprenderse de forma aislada, debiéndose considerar la asociación entre las especies y su adaptación al ambiente.

Eficiencia ecotrófica. Proporción de la producción que se utiliza en el ecosistema por concepto de depredación, migración, capturas y acumulación de biomasa.

Estructura. Representa la comunidad biológica (biocenosis) y el medio ambiente (biotopo) de un ecosistema (Odum, 1985). En la tesis se refiere a la biocenosis.

Flujo. Vector de energía (biomasa) que describe una trayectoria y una magnitud para cada componente de la red trófica.

Grupo funcional. Compartimiento de especies que pueden ser agrupadas por pertenecer a un mismo taxón, tener hábitos alimentarios similares, ocupar un mismo hábitat o ser de interés comercial o de conservación.

Nivel trófico. Posición que ocupa en la red trófica un organismo o grupo funcional de acuerdo a sus hábitos alimentarios.

Overhead. Índice que mide el potencial de reserva del ecosistema ante perturbaciones, es la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia.

Producción primaria. Es la producción de materia orgánica realizada por los organismos autótrofos a través de los procesos de fotosíntesis o quimiosíntesis.

Red trófica. Representación abstracta de las relaciones alimentarias entre las especies de un ecosistema.

Resiliencia. Índice ecológico que mide la capacidad de los ecosistemas de absorber las perturbaciones, sin alterar significativamente sus características de estructura y funcionalidad.

Respiración. Es la energía perdida de los procesos metabólicos, se estima restando el consumo con la producción y el alimento no asimilado.

Sere. Secuencia de comunidades que se remplazan una a otra en un área determinada, las comunidades relativamente transitorias se denominan estadios serales o estadios de desarrollo (Odum, 1985).

Sucesión ecológica. Se refiere al desarrollo del ecosistema en cuanto a cambio en la partición de energía, la estructura por especies, y los procesos comunitarios en el tiempo (Odum & Barret, 2005). Una **sucesión alógena** sucede cuando las perturbaciones constantes del medio ambiente contribuyen en mayor parte a los cambios de la comunidad, siendo generada externamente (Odum, 1985). Una **sucesión autógena** sucede cuando las interacciones de las especies de una comunidad contribuyen en mayor parte a los cambios en su propia estructura, siendo generada internamente (Odum, 1985).

FIGURAS

Figura 1. Compartimiento hipotético que muestra los flujos de entrada y salida de una red trófica construida con el software Ecopath (Christensen & Pauly, 1992).	11
Figura 2. Distribución geográfica de las 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, islas, lagunas costeras, ríos, lagos y reservorios.	23
Figura 3. Distribución de los valores logarítmicos (base 10) de biomasa de 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.	24
Figura 4. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de biomasa de las 124 redes tróficas acuáticas. La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos tienen una distribución normal ($p>0.05$).	25
Figura 5. Distribución de los valores logarítmicos (base 10) de los flujos de salida de 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.	26
Figura 6. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de los flujos de salida de las 124 redes tróficas acuáticas. La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos no tienen una distribución normal ($p<0.05$).	27
Figura 7. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de los flujos de salida de 123 redes tróficas acuáticas (se excluye el Modelo No. 92 en Tabla A1). La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos tienen una distribución normal ($p>0.05$).	28
Figura 8. Algoritmo para estandarizar una anomalía climática considerando el valor mínimo ($x_{t,min}$) y máximo ($x_{t,max}$) de la serie de datos. LOT/e es el índice estandarizado en un rango de 0 a 2. Si $x_t=0 \rightarrow LOT/e=1$ indicando un impacto nulo en la ecuación de consumo de Ecosim ($S_{ij}=1$).	29
Figura 9. Representación de la serie de tiempo del índice de anomalía de temperatura global (LOT/e ; http://www.esrl.noaa.gov).	30
Figura 10. Índice de anomalía de temperatura global estandarizada (LOT/e) con el algoritmo descrito en la figura 8. Los números en los puntos representan la cronología de la serie de tiempo en Ecosim.	31
Figura 11. Patrones de explotación utilizados para simular cambios en la biomasa a través de los depredadores tope de 10 redes tróficas.	32

Figura 12. Índice de balance oferta-demanda (<i>SDB</i>) para cada red trófica. La línea continua indica la centralidad de los valores hacia la unidad, y la línea discontinua separa las redes con sobreoferta ($SDB > 3/4$).....	33
Figura 13. Efecto de la temperatura global en el balance de oferta y demanda de energía (<i>SDB</i>) de 16 redes tróficas simuladas con Ecosim. Los números en los datos indican la cronología de la simulación, siendo el valor de cero para el modelo original o inicial. 30-Plataforma Continental del Oeste de Florida, 48-Costa de Sarawak, 59-Lago Awasa, 73-Lago George, 83-Laguna de Sakumo, 89-Laguna Celestún, 93-Bahía de Tongoy, 97-Bahía de Maputo, 108-Océano Pacífico Central, 110-Estrecho de Bali, 116-Arrecife de coral Cayo Looe, 117-Arrecife de coral del Caribe Mexicano, 119-Reservorio de Broa, 120-Reservorio de Sri Lanka, 122-Río de Garona y 123-Río Paraná.	36
Figura 14. Efecto de la mortalidad por pesca en el balance de oferta y demanda de energía (<i>SDB</i>) de 10 redes tróficas simuladas con Ecosim. Se aplicó un cambio en la intensidad de pesca sobre el depredador tope de cada sistema. Cada punto representa un modelo trófico Ecopath balanceado, la simulación inicia desde el modelo original ($F=0$). El análisis se basa en estimaciones de biomasa y flujos de salida que tienen valores $\geq 0.001 \text{ t/km}^2\text{año}^{-1}$; el modelo No. 120 muestra el valor de <i>SDB</i> (puntos blancos) si fueran consideradas estimaciones con un valor $\geq 0.000000001 \text{ t/km}^2\text{año}^{-1}$	39
Figura 15. Regresión lineal de la relación log-log de la biomasa y el flujo de salida de las 124 redes tróficas. Los coeficientes de regresión son $a=2.47$ y $b=0.64$ con $R^2=0.53$. Se observan los intervalos de confianza al 95% para los datos observados.	40
Figura 16. Regresión lineal simple de la relación log-log entre la biomasa y el flujo de salida de 122 redes tróficas. Los coeficientes de regresión son $a=2.30$ y $b=0.72$ con $R^2=0.65$. Se observan los intervalos de confianza al 95% para los datos observados.	41
Figura 17. Distribución de los valores del índice de elasticidad de la demanda de energía (<i>ED</i>) de 123 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.....	42
Figura 18. Índice de elasticidad de la demanda (<i>ED</i>) para cada red trófica. La línea divide los valores correspondientes a un tipo de demanda elástica ($ED < 1$) e inelástica ($ED > 1$).....	43
Figura 19. Efecto de la temperatura global en 16 redes tróficas reflejado en el índice de elasticidad de la demanda de energía (<i>ED</i>). Los números en negrita corresponden a los modelos en la tabla A1. Los números en la dispersión indican la cronología de la simulación con Ecosim, siendo el valor de cero para el modelo inicial.....	45
Figura 20. Efecto de la mortalidad por pesca en la elasticidad de la demanda de energía (<i>ED</i>) de 10 redes tróficas simuladas con Ecosim. Se aplicó un cambio en la intensidad de pesca sobre el depredador tope de cada sistema. Cada punto representa un modelo trófico Ecopath balanceado, la simulación inicia desde el modelo original que tiene un $F=0$	51

TABLAS

Tabla 1. Resultado de la regresión lineal simple entre SDB y LOTIe de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	37
Tabla 2. Regresión lineal simple entre ED y LOTIe de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	46
Tabla 3. Regresión lineal simple entre ED y la resiliencia de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	47
Tabla 4. Regresión lineal simple entre ED y la capacidad de desarrollo de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	48
Tabla 5. Regresión lineal simple entre ED y la ascendencia de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	49
Tabla 6. Regresión lineal simple entre ED y la producción primaria requerida para sostener los consumos de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.	50
Tabla A1. Modelos tróficos Ecopath de ecosistemas acuáticos marinos y de agua dulce alrededor del mundo.	98
Tabla A2. Significancia estadística del índice de elasticidad de la demanda (ED) de 123 redes tróficas de ecosistemas acuáticos.	109
Tabla A3 Evaluación del valor de la información originado por las variables.	111
Tabla A4. Parámetros del modelo ANOVA.	111
Tabla A5. Prueba de Tukey de comparación múltiple de las diferencias de los promedios del índice SDB entre las distintas clases. Valor crítico del d de Tukey: 4.097 con un nivel de confianza del 95%.	112
Tabla A6. Evaluación del valor de la información originado por las variables.	112
Tabla A7. Parámetros del modelo ANOVA.	112
Tabla A8. Tukey (HSD) / Análisis de las diferencias entre grupos con un intervalo de confianza de 95.00%.	113

RESUMEN

Análogo a los puntos de referencia biológicos del manejo tradicional de las pesquerías, el enfoque del ecosistema ofrece índices basados en flujos de energía y topología de redes que podrían reforzar los criterios del manejo. En este estudio se muestra cómo el metabolismo de los ecosistemas obedece a la ley de escalamiento alométrico interespecífico de $3/4$. También se analizó el balance de oferta-demanda (*SDB*) de energía (expresada en biomasa) y elasticidad de la demanda (*ED*) como indicadores dinámicos del metabolismo del ecosistema. *ED* es propuesto como un indicador de cambios en la demanda (flujo entrante) y oferta (flujo saliente) de energía. Con el software “Ecopath with Ecosim” se analizaron 124 redes tróficas de ecosistemas marinos y agua dulce. Se escogieron 17 redes para simular cambios de biomasa, utilizando una climatología de temperatura de 59 años como forzamiento de la producción primaria (fitoplancton). Los datos de flujos y biomásas de las redes tróficas mostraron una distribución normal (K-S, $p > 0.05$), la relación log-log de ambos atributos a través de una regresión lineal simple originó una pendiente de 0.72 que no es significativamente diferente de 0.75 ($b = 3/4$; t-Student, $p = 0.28$), indicando que los ecosistemas siguen la regla de escalamiento de $3/4$. El 95% de las redes mostraron una sobreoferta de recursos ($SDB > 0.75$), lo que es característico de redes tróficas altamente indirectas por tener flujo de detritus. En la mayoría de los casos (70%) las redes tróficas mostraron una demanda inelástica ($ED > 1$, t-Student, $p < 0.05$), lo que sugiere que la disponibilidad de recursos tiende a ser más sensible a los cambios en los consumos. Las simulaciones mostraron que el comportamiento dinámico de *SDB* y *ED*, permite sugerir que hay cambios en el metabolismo de los ecosistemas por efecto del ambiente, permitiéndoles calificar como indicadores ecológicos sensibles a variaciones ambientales.

Palabras clave: metabolismo, ecosistema, Ecopath, oferta-demanda, elasticidad.

ABSTRACT

Analogous to the biological benchmarks of the conventional management of fisheries, the ecosystem approach provides indices based on energy flows and network topology that could strengthen the management criteria. This study shows how the metabolism of aquatic ecosystems obeys to the quarter-power allometric scaling of living organism, expressed in the $3/4$ exponent of the relationship of outflows and biomass of 123 marine and freshwater food webs. We also analyzed two indicators as possible indicators of metabolism, the supply-demand balance (*SDB*) and elasticity of demand (*ED*). The *ED* is proposed as an indicator of changes in demand (inflow) and supply of energy (outflows). We used the software Ecopath with Ecosim to analyze 124 food webs distributed around the world. To know the dynamic behavior of indices *SDB* and *ED* was simulated the climate forcing of temperature on phytoplankton compartment, and the effect of increased intensity of fishing on the top predators. The results show that the biomass and flows data are normally distributed (K-S, $p > 0.05$), the relationship (log-log) of both attributes using simple linear regression produced a slope of 0.72 which has not significant difference of 0.75 ($b = 3/4$; t-Student, $p = 0.28$). Most ecosystems (95%) showed an oversupply of resources ($SDB > 0.75$), which is characteristic of highly indirect networks such as food webs that have flow to detritus. Also in most cases (70%) there was an inelastic demand ($ED > 1$; t-Student, $p < 0.05$), suggesting that the availability of resources tends to greater sensitivity to changes in consumption. The simulations showed the dynamic behavior of *SDB* and *ED*, suggests changes in the metabolism of ecosystems as a result of environmental and anthropogenic factors, being considered ecological indicators sensitive to disturbance.

Keywords: metabolism, ecosystem, Ecopath, supply-demand, elasticity

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Implicaciones biológicas y ecológicas de la masa corporal

La forma y tamaño de los seres vivos se manifiesta en 22 órdenes de magnitud, desde las bacterias tales como el *Micoplasma* con un peso de 1×10^{-13} g hasta las secuoyas que son los organismos más grandes de la tierra, con un peso de 1×10^9 g (Brown *et al.*, 2007). El tamaño causa a nivel individual diferentes ritmos de vida que trascienden en la población y en el mismo ecosistema. El tamaño está relacionado con diversas funciones de los organismos. Por ejemplo, en los peces la respiración que es el consumo de oxígeno a través de la superficie branquial, se relaciona con la masa corporal (Pauly, 1982). Un factor biológico en función del tamaño corporal, $Y(X)$, generalmente tiene una ecuación potencial $Y=aX^b$, sugiriendo un fenómeno biológico que obedece a las leyes de la alometría (Fenchel, 1974; Peters, 1983; Calder, 1983; Damuth, 1981, 1987, 1991 en Ginzburg & Colyvan, 2004).

El término de alometría propuesto por Huxley & Teissier (1936) fue utilizado originalmente para describir los cambios en las dimensiones relativas a las partes del cuerpo (Y) que son correlacionados con el tamaño total (X) de un organismo. Es decir, la relación de los cambios en la forma durante el desarrollo ontogenético del individuo (Levinton, 1988). Mediante la expresión $Y=bX^\alpha$, Huxley & Teissier (1936) acordaron el uso del término isometría y alometría para indicar las desviaciones del exponente; esto es $\alpha=1$ y $\alpha \neq 1$, respectivamente.

Según Gayon (2000) es posible que el primer estudio sobre crecimiento relativo en organismos sea el trabajo de Frédéric Cuvier (1773-1838), quién observó que el cerebro de los mamíferos más grandes era proporcionalmente más pequeño que el de los mamíferos de menor tamaño. Posteriormente, Dubois (1897) y Lapique (1898) aplicaron la relación de tipo potencial en un plano de coordenadas logarítmicas para describir la relación entre el tamaño del cerebro y el cuerpo de varias especies de mamíferos. En ambos estudios se hicieron comparaciones

intraespecíficas (entre organismos de una misma especie) e interespecíficas (entre organismos de diferentes especies). La relación que encontraron originalmente es expresada como $e=c.s^r$, donde e (de encéfalo) y s (de soma) son la masa del cerebro y del cuerpo respectivamente, c es el coeficiente de cefalización y r el exponente que es casi invariable ($0.51 \leq r \leq 0.55$) en la tendencia descrita para varias especies (Dubois, 1897), y de 0.25 para una sola especie (*Canis lupus*, el perro; Lapique, 1898). Más observaciones de Lapique dieron un exponente de 0.25 (Gayon, 2000), y sólo en comparaciones interespecíficas el exponente ($0.5 \leq r \leq 0.6$) se traslapa con el estimado por Dubois (1897). Finalmente fue aceptado un exponente igual o aproximado a 0.55 en la relación interespecífica entre el cerebro y la masa corporal (Lapique, 1907).

Posteriormente, Pézard (1918) y Champy (1924) aportaron experimentalmente una evidencia decisiva en favor de la ley de crecimiento relativo a nivel del desarrollo individual, considerando características sexuales en función de la masa corporal (Gayon, 2000). Otras relaciones para la mayoría de las tasas y tiempos biológicos de los organismos, tales como el ritmo cardíaco, tasas de reproducción, tiempos de circulación de la sangre y tiempos de vida tienen la característica de escalarse con la masa corporal a un cuarto de potencia, $M^{1/4}$ y $M^{1/4}$ (Banavar *et al.*, 2010).

En estudios a nivel de población, la alometría se refiere a una función potencial que relaciona el tamaño corporal de los organismos con diferentes magnitudes poblacionales. Por ejemplo, la proporción de crecimiento poblacional, la duración del ciclo poblacional (periodos de alta y baja abundancia que definen el tamaño de la población) y la densidad poblacional en función de la masa corporal (Ginzburg & Colyvan, 2004). La ley de Fenchel (1974) o alometría de Fenchel explica la relación entre el crecimiento poblacional exponencial y la masa corporal, estableciendo que las especies de mayor tamaño tienen menores tasas de crecimiento poblacional. De esta manera, la tasa máxima de reproducción decrece con el tamaño en una potencia aproximada de 1/4 de la masa corporal. Esto se expresa como $r=aW^{1/4}$, donde r es la tasa intrínseca de incremento natural de la población, a es una

constante que posee tres valores diferentes (para organismos unicelulares, poiquilotermos y homeotermos), y W es la masa corporal promedio. La ley de Calder (1983) o alometría de Calder describe la relación entre el periodo de oscilación de las poblaciones de mamíferos herbívoros y su masa corporal, sugiriendo que especies de mayor tamaño comúnmente tienen ciclos poblacionales más largos. De esta forma, la duración de ciclo aumenta con el incremento del tamaño corporal en una potencia aproximada de $1/4$ de la masa corporal. Esto se expresa como $t=aW^{1/4}$, donde t es el tiempo promedio del ciclo, a es una constante y W es la masa corporal promedio.

Por otra parte, la ley de Damuth (1981, 1987, 1991) o alometría de Damuth, explica la relación de la densidad poblacional y la masa corporal de los organismos. Generalmente en vertebrados e invertebrados terrestres, las especies de mayor masa tienen densidades promedio más bajas. Por lo que la densidad poblacional promedio decrece con el tamaño en una potencia aproximada de $3/4$ de la masa corporal. Expresado como $d=aW^{3/4}$, donde d es la densidad promedio, a es una constante y W es la masa corporal promedio.

1.2. Escalamiento del metabolismo

La actividad diaria de los organismos requiere de energía para cubrir su costo de mantenimiento vital. Este gasto de energía medido a través de su metabolismo, generalmente se representa por un consumo de oxígeno o producción de calor, y su magnitud puede ser expresada con una tasa metabólica en vatios (W), la cual equivale a una cantidad de calor por unidad de tiempo (e.g. 1 Watt = 0.24 cal/s) según el sistema internacional de unidades (BIPM, 2006).

Según Eknoyan (1999), el estudio del metabolismo surgió en el siglo XVI con los trabajos de respiración realizados por Santorio Sanctorius (1561-1636). Tres siglos después permitieron el desarrollo de varias áreas de estudio como la calorimetría del

metabolismo respiratorio, donde el mayor esfuerzo es atribuido a Rubner (Chambers, 1952). La principal contribución de Rubner (1879) fue la denominada “Ley de área superficial” (traducción literal del inglés “Law of surface area”), que relaciona la superficie (S.A.) y masa corporal (W) de varias especies mediante la ecuación $S.A.=KW^{2/3}$, donde K es una constante para distintas formas corporales. Sugiriendo que el valor calórico del metabolismo de un individuo en reposo (metabolismo basal) es proporcional a la superficie corporal (Chambers, 1952).

El estudio de Rubner (1883) se enfocó sólo en animales homeotermos (aves y mamíferos que tienen sangre caliente y capacidad de termoregular), los cuales para mantener su temperatura constante necesitan tener actividad. Por ejemplo, un ratón que es un animal pequeño, debe ser más activo que un animal grande (e.g. caballo), ya que tiene una mayor superficie por unidad de masa (superficie/masa) que le ocasiona una mayor pérdida de calor, o tener una excesiva transpiración *sensu* Lesage (Thompson, 1977). Dicha explicación carece de generalidad y se limita a ese tipo de animales, ya que organismos poiquilotermos como peces e invertebrados que no termoregulan siguen la ley de superficie, y no necesariamente deben mantenerse activos (von Bertalanffy, 1957; Hemmingsen, 1960; Günther, 1971 en Singer, 2006).

Debido a que medir el peso corporal de los animales es más práctico (fácil y preciso) que medir la superficie corporal (difícil e inexacta), Brody & Proctor (1932) y Kleiber (1932) recomendaron respectivamente en cada uno de sus estudios, utilizar el peso corporal a una potencia de 0.7 como la unidad de referencia para el “tamaño corporal metabólico” o 0.75 como el “tamaño corporal fisiológicamente efectivo”, obteniéndose según Chambers (1952) una precisión suficiente para comparar entre especies, pero cuestionable para uso intraespecífico. Brody & Proctor (1932) obtuvieron un exponente de 0.734 y sugirieron redondear a 0.7, mientras que Kleiber (1932) obtuvo un valor de 3/4 (Blaxter, 1986).

El estudio de Kleiber sobre el metabolismo basal en mamíferos (ratas, perros, elefantes y el hombre), revela un escalamiento potencial de 3/4 ($b=0.75$) mediante la

expresión $R_{BM}=3.4m^{0.75}$; donde R_{BM} es la tasa metabólica basal y m es la masa corporal (Kleiber, 1932, 1947, 1961 en Singer, 2006). Dicha relación se conserva ($b=0.74$) aún si se incluyen otras especies de mamíferos, aves, organismos ectotérmicos, plantas, organismos unicelulares y el nivel intracelular (Hemmingsen, 1960; Kleiber, 1961 en West & Brown, 2004). De acuerdo con esto surgieron más investigaciones al respecto que respaldan la idea del escalamiento alométrico como una ley potencial generalizable que varía en torno a un exponente de $3/4$ en sistemas vivos (West *et al.*, 1997, 1999; Banavar *et al.*, 1999; Niklas & Enquist, 2001; Banavar *et al.*, 2002a; Banavar *et al.*, 2002b; Garlaschelli *et al.*, 2003; Garlaschelli, 2004; West & Brown, 2004, 2005; White & Seymour, 2005; Banavar *et al.*, 2010).

Según la regla de Rubner, el valor calórico del metabolismo en reposo de los organismos homeotermos es proporcional a su superficie corporal (Bertalanffy, 1976). Sin embargo, se sabe que la superficie de radiación efectiva, que son diferentes partes de la superficie corporal que disipan el calor de forma más eficiente, no es homogénea y varía de 20% a 35% entre organismos (Chambers, 1952), lo que podría explicar porque los datos empíricos muestran una tendencia alrededor de $3/4$ y no de $2/3$.

1.3. Justificación

El estudio de los sistemas, acuñado como Sistémica, hace posible la unión entre reduccionismo y holismo, adquiriendo del primero la propensión analítica y del segundo la tendencia a la síntesis. La conjunción de ambos enfoques ha permitido el desarrollo de la dinámica de sistemas, con la cual se determina la composición (las partes relevantes del sistema), y posteriormente estudia sus articulaciones y cómo se influyen entre sí, lo que define una trama caracterizada por una estructura y una función. Gracias al método de la dinámica de sistemas y al avance computacional aplicado a la ecología, ha sido posible estudiar una gran cantidad de ecosistemas acuáticos, los cuales son representados por redes tróficas que tienen

compartimientos (elementos, nodos o grupos funcionales) conectados entre sí por relaciones de tipo depredador-presa. Esto ha permitido describir el comportamiento de los ecosistemas mediante el análisis de la biomasa y flujos de energía.

En un mundo que parece limitado más por espacio que por tiempo, preocuparse por la alimentación de la población humana cuando ésta no deja de crecer podría parecer paradójico. Es sabido que la buena fe de un programa de subsidio solo prolonga la agonía. La preocupación de nuestra supervivencia ha significado en algunas instancias la caída drástica en la abundancia de otras especies. Eso es lo que refleja la sobreexplotación de recursos y el deterioro de ciertas pesquerías a nivel mundial. El enfoque del ecosistema, que tiene una visión más amplia del entorno, puede aportar información útil y de apoyo para el manejo tradicional de las pesquerías, fortaleciendo los criterios establecidos en el manejo conjunto de varias especies. Ante su posible incorporación al manejo en un futuro no muy lejano, el enfoque prevé la construcción de indicadores ecológicos sencillos y útiles que permitan definir el estado de salud de un ecosistema ante cambios antropogénicos y/o del ambiente.

El presente trabajo tiene la finalidad de analizar la dinámica de dos indicadores ecológicos como posible reflejo de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema. El índice de balance oferta-demanda de energía, *SDB*, (“supply-demand balance” por sus siglas en inglés) y el índice de elasticidad de la demanda, *ED*, cuya definición y base teórica se proponen en esta tesis. Para ello se realizaron experimentos de simulación temporal de cambios en la biomasa de los grupos funcionales de las redes tróficas, los cuales involucran el cambio ambiental como factor de forzamiento, y los cambios antropogénicos inducidos por el efecto de la intensidad de pesca.

1.4. Antecedentes

La teoría detrás de la ley alométrica del escalamiento potencial $3/4$, que relaciona el metabolismo basal de las especies con su masa corporal (Kleiber 1932; Hemmingen, 1960), se basa en una propiedad geométrica general que refleja la eficiencia de la red de transporte (de metabolitos en la sangre) de un organismo. En este sentido, una desviación del exponente ($3/4$) sugiere una deficiencia o una compensación de los mecanismos fisiológicos, lo cual implica un costo energético (Banavar *et al.*, 2002a; West & Brown, 2005; White & Seymour, 2005).

A nivel de ecosistema, se ha buscado dar una interpretación al exponente de escalamiento, originalmente con un enfoque relacionado al transporte de redes de sistemas hidrográficos (Rodríguez-Iturbe & Rinaldo, 1996), donde la forma, tamaño y número de nodos determinan un nivel de eficiencia en el transporte de energía del sistema (Garlaschelli *et al.*, 2003; Garlaschelli, 2004). Bendoricchio & Palmeri (2005) refieren este exponente de escalamiento como un índice que determina el estado del ecosistema según el balance entre la oferta y demanda de energía. Estos autores suponen que el ecosistema puede representarse como una red de compartimientos y flujos, y que la pendiente de la relación entre el flujo y biomasa de los compartimientos es análoga al exponente de escalamiento alométrico ($3/4$) de las especies. Así mismo señalan que esta pendiente es un indicador sensible a cambios en la sucesión estacional y anomalías ambientales, y que ecosistemas con valores superiores a $3/4$, tienen una oferta que supera la demanda de recursos, siendo en consecuencia más resilientes y tienen un costo de mantenimiento mayor.

El trabajo de Bendoricchio & Palmeri (2005) permite suponer que el ecosistema puede tener cambios en la oferta y demanda de energía cuando es sometido a un régimen ambiental o a perturbaciones de cualquier naturaleza. Es decir que pueden haber cambios en la intensidad del flujo que sale (e.g. depredación) y entra (consumos) en los nodos de la red trófica respectivamente. Este razonamiento sugiere un comportamiento dinámico en el balance oferta-demanda de energía de un

ecosistema. Un caso particular se refiere al efecto de la pesca. Se ha sugerido que la captura (energía exportada) podría aumentar la oferta de energía debido a la redistribución de recursos inactivos, o causar una interrupción de ciclos (en el sistema de flujos) que causan en el ecosistema una menor demanda de energía en el costo de mantenimiento. También sugiere que la captura por pesca y la demanda no son necesariamente proporcionales, ya que una misma cantidad de energía exportada puede ser más costosa y de mayor impacto que si se pesca sobre niveles tróficos altos, grupos clave o sin explotar (Barausse *et al.*, 2008 com. pers.). Considerando también que los grupos pelágicos altamente migratorios deben al menos parte de su producción a la biomasa que consumen en otros sistemas (Cubillos *et al.*, 1998), entonces estos podrían aumentar la oferta de energía en un sistema particular por una razón oferta/demanda elevada (bajo costo/beneficio para el sistema). La oferta y demanda de energía de un sistema podría estar afectada tanto por los aspectos propios de la dinámica de los grupos explotados, como por la redistribución de biomasa a través de los cambios en la disponibilidad de presas del sistema en conjunto, y/o asociado a la producción primaria requerida para sostener la pesca y los consumos (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002; Salcido-Guevara, 2006).

A nivel intra-ecosistema la dinámica del balance oferta-demanda de energía se espera que se comporte de manera análoga al análisis oferta-demanda en estudios de mercado, donde la elasticidad de la demanda es una medida de la capacidad de respuesta del sistema (mercado de combustible: Williams & Mount, 1987, Crôtte *et al.*, 2010; mercado del agua: Olmstead *et al.*, 2007; mercado de alimentos: Molina, 1994, Hupková *et al.*, 2009). De acuerdo con esto en un ecosistema definido por las relaciones tróficas y caracterizado por una dinámica que se traduce en un balance oferta-demanda necesario para su sostenibilidad, la dinámica de la elasticidad de la demanda podría dar como consecuencia una noción de la capacidad de respuesta del ecosistema, conocida como resiliencia.

1.5. Hipótesis

De manera general la hipótesis se centra en demostrar que en términos del balance oferta-demanda de energía, el metabolismo de los ecosistemas presenta patrones globales de comportamiento.

De manera particular se espera que desde una perspectiva holística, el balance oferta-demanda de energía entre ecosistemas siga la regla de escalamiento de los 3/4, tal como ocurre a nivel de organismos individuales; y que a nivel intra-ecosistema el balance oferta-demanda represente la dinámica asociada a la resiliencia del ecosistema.

1.6. Objetivo General

Demostrar que los ecosistemas siguen un patrón de escalamiento metabólico global de 3/4 medido a través de la oferta y demanda de energía, y que a nivel individual el balance oferta-demanda es un atributo intrínseco de cada ecosistema que representa la resiliencia del mismo.

1.7. Objetivos Específicos

- Demostrar la presencia de un patrón global para los ecosistemas con el índice de balance oferta-demanda.
- Demostrar la correspondencia del índice de elasticidad de la demanda con un índice de resiliencia del ecosistema.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Modelo de red trófica Ecopath

Los datos utilizados provienen de una base de 124 modelos tróficos Ecopath. Cada modelo es una red trófica constituida por los grupos funcionales que más contribuyen a la dinámica del sistema. Estos representan diferentes ecosistemas acuáticos del mundo, tales como ambientes oceánicos, plataformas continentales, lagunas costeras, arrecifes, islas, ríos, lagos y reservorios (ver www.ecopath.org y www.incofish.org).

El modelo trófico construido bajo el enfoque de Ecopath (Christensen & Pauly, 1992), es un sistema de ecuaciones lineales de balance de masas que representa cuantitativamente a cada uno de los grupos funcionales del ecosistema. Los flujos y biomasa se expresan generalmente en unidades de biomasa (peso húmedo) por unidad de área para una época determinada (e.g. un año).

Los grupos funcionales o compartimientos están constituidos por una o más especies seleccionadas bajo un criterio de similitud funcional (e.g. con frecuencia las especies de una misma familia pueden tener hábitos alimentarios similares). En el sistema, los grupos están conectados según sus relaciones de tipo depredador-presa, lo cual define los flujos de consumo. En el modelo trófico, los grupos vivos tienen una energía de entrada y salida balanceada de la siguiente forma.

$$\text{Consumo} = \text{Producción} + \text{Respiración} + \text{Alimento no asimilado} \quad (1)$$

La expresión respalda el concepto Winberg (1956), quién definió el consumo como la suma de crecimiento somático y desarrollo gonadal, costos metabólicos y productos de desecho (Christensen *et al.*, 2005). Además del consumo, se derivan flujos de salida por respiración y detritus del alimento no asimilado (excreción), además de otras causas de mortalidad, como las enfermedades o senectud. Otros

flujos de salida son la emigración natural y las capturas de la pesca que representan las exportaciones de energía del sistema (Fig. 1).

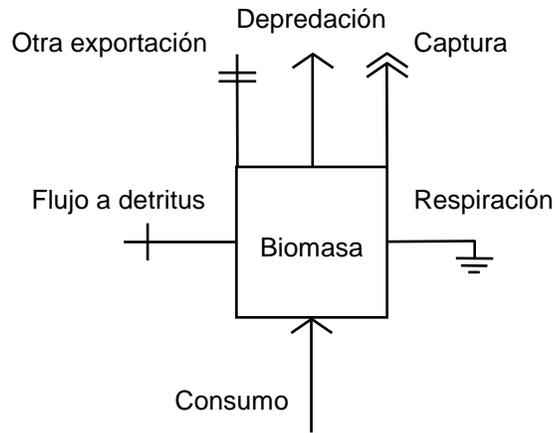


Figura 1. Compartimiento hipotético que muestra los flujos de entrada y salida de una red trófica construida con el software Ecopath (Christensen & Pauly, 1992).

Con el supuesto de estabilidad del sistema, la tasa de producción de biomasa de cada grupo es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Allen, 1971). La ecuación de producción de Ecopath expresa el balance de energía del sistema de acuerdo con la ley de la conservación de la energía.

$$P_i = Y_i + B_i M_{2i} + E_i + BA_i + P_i(1 - EE_i) \quad (2)$$

Donde P_i es la tasa de producción total del grupo i , Y_i es la tasa de captura total de la pesquería de i , M_{2i} es la tasa de depredación total para el grupo i , E_i es la tasa de migración neta de i (emigración-inmigración), BA_i es la tasa de acumulación de biomasa para i , $P_i(1 - EE_i)$ es la tasa de otra mortalidad (M_{0i}), EE_i es la eficiencia ecotrófica y cuantifica la proporción de la producción utilizada en el sistema. La ecuación (2) finalmente puede ser re-expresada en una serie de ecuaciones lineales que representa a cada uno de los grupos funcionales del sistema de la siguiente forma.

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \quad (3)$$

Donde $(P/B)_i$ es la proporción producción/biomasa del grupo i , $(Q/B)_i$ es la proporción de consumo/biomasa de i , y DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta promedio del depredador j .

2.2. Índice de balance oferta-demanda (SDB)

Banavar *et al.*, (2002) demostraron que el escalamiento metabólico interespecífico es una propiedad geométrica general que no se restringe sólo a la función biológica de los organismos individuales sino que puede aplicarse también a las redes de ecosistemas. Con base en una red física que transporta agua desde una fuente a varios sitios, considera que una red directa y perfectamente balanceada es aquella que no tiene flujos de retroalimentación (e.g. flujo a detritus en una red trófica) y que el suministro de energía es igual al demandado ($x_s = x_d$). En el ejemplo de los autores, la relación entre la tasa metabólica (flujo de agua desde una fuente) y la masa de la red física (proporcional a su volumen) tiene un exponente $\alpha = D/(D+1)$, siendo $\alpha = 2/3$ para redes físicas como los sistemas fluviales que se distribuyen en un espacio bidimensional ($D=2$), y $\alpha = 3/4$ para organismos con un sistema vascular que transporta recursos (metabolitos) y se distribuye en un espacio tridimensional ($D=3$), en ambos casos los exponentes indican un perfecto balance en la energía del sistema.

Para medir el balance de energía de las redes tróficas se utilizó el índice *SDB* propuesto por Bendoricchio & Palmeri (2005; Ecuación 4). Éste determina el balance entre la oferta y demanda de energía expresado por los flujos de salida y la biomasa de cada grupo en el sistema. De acuerdo con los autores, el índice *SDB* corresponde al exponente alométrico de $3/4$ análogo al exponente del metabolismo basal de las

especies (Niklas & Enquist, 2001). El índice puede presentar valores alrededor de uno y superiores que sugieren una sobreoferta de recursos para el ecosistema. Este proceso es representado como:

$$E_{out} \propto B^{SDB} \quad (4)$$

Donde E_{out} equivale a los flujos de salida (e.g. respiración en Fig. 1) que son considerados costos, mientras que B es la biomasa que expresa la oferta de energía. El índice SDB es el producto de $\alpha(1+x_s-x_d)$, siendo $\alpha=D/(D+1)$ con $D=3$, valor que indica el espacio Euclidiano tridimensional que ocupa la red trófica; x_s y x_d son las tasas de suministro y demanda de energía respectivamente. Si la tasa de suministro de energía es independiente de la biomasa ($x_s=0$), la tasa de demanda ($x_d=1/D^2$) es igual a $1/9$ y por tanto $SDB=2/3$. Esto indica que con un flujo constante de energía la biomasa varía; o viceversa, con una biomasa constante el flujo de energía puede variar. Si la oferta de energía es menor que la demanda ($x_s < x_d$) entonces $2/3 \leq SDB < 3/4$. En dicha situación el ecosistema no podría mantenerse por largo tiempo, por lo que la red se reordena incrementando el suministro de energía o disminuyendo la demanda. Si la oferta de energía es mayor que la demanda ($x_s > x_d$), entonces hay más energía suministrada de lo requerido. Este desbalance energético representa un costo para el ecosistema pero es compensado por una mayor estabilidad que le permite actuar como un buffer para mitigar las presiones externas (Bendoricchio & Palmeri, 2005).

Según Bendoricchio & Palmeri (2005), el índice SDB se basa en dos suposiciones. La primera es que el ecosistema al ser representado por una red de flujos y compartimientos, puede ser caracterizado utilizando modelos tróficos tipo Ecopath (Christensen & Pauly, 1992). Este enfoque permite construir un sistema de especies o grupos funcionales conectados por flujos de energía. La segunda suposición es que las tasas metabólicas de las especies se escalan con la masa corporal a una potencia aproximada de $3/4$, reconociéndose la alometría del escalamiento

metabólico probada para muchas especies (Hemmingsen, 1960; Niklas & Enquist, 2001).

Si bien el índice metabólico de balance de oferta-demanda de energía ha sido propuesto recientemente (Banavar *et al.* 2002, Bendoricchio & Palmeri 2005), éste aún no se ha empleado como indicador de funcionamiento de los ecosistemas. Bendoricchio & Palmeri (2005) reportan, con base en 33 modelos tróficos, valores mayores a 3/4 y cercanos a la unidad. Sin embargo, esto no se ha demostrado plenamente, requiriendo de una mayor evidencia, la cual se espera aportar en esta tesis. Esta caracterización no es únicamente en forma numérica, sino que también se plantea una explicación de los procesos funcionales asociados. Adicionalmente se generarán varios índices metabólicos que representen procesos específicos y/o parciales del ecosistema, los cuales, como en el caso anterior, deberán de ser definidos en términos teóricos y caracterizados en su comportamiento dinámico.

2.3. Índice de elasticidad de la demanda (ED)

El término de elasticidad matemáticamente se define como la proporción de cambio de una variable en función de otra. En economía, la elasticidad de la demanda se refiere a la proporción de cambio del precio (Y) en función de la venta o demanda (X) de un producto, y puede ser representada como la pendiente de un modelo de regresión lineal simple que puede tener un comportamiento de tipo elástico o inelástico en la curva de demanda (Mankiw, 2002). La elasticidad de la demanda mide el grado en que la cantidad demandada responde a una variación del precio. La demanda de un bien es elástica si la cantidad demandada responde significativamente a las variaciones del precio. La demanda es inelástica si la cantidad demandada sólo responde levemente a las variaciones del precio.

Si se considera que la demanda de un producto implica a cambio ofertar un bien o servicio, una analogía de ello puede hacerse a través de la relación depredador-

presa de la red trófica ya que a través del consumo los organismos demandan una cantidad de energía que permite cubrir sus requerimientos nutricios, y para ello necesitan invertir energía con la búsqueda de alimento lo que implica un riesgo a ser depredados (Walters *et al.*, 2000), lo que supone una oferta de energía para el sistema. En este sentido, el comportamiento de un ecosistema descrito por el flujo de energía de los compartimientos de una red trófica (Fig. 1), puede ser representado por una demanda de energía que puede ser de tipo elástica o inelástica, según la proporción de cambio entre el flujo de salida (oferta), Y , y el flujo de entrada (demanda), X . Por lo que el cociente ED se considera un indicador adimensional expresado de la siguiente forma (Ecuación 6).

$$ED = \frac{\Delta \text{flujos de salida}}{\Delta \text{flujos de entrada}} \quad (6)$$

Debido a la naturaleza termodinámica del balance de masas de los modelos tróficos Ecopath, la magnitud del flujo que entra y sale de los compartimientos es siempre equivalente, por lo que para cualquier modelo trófico balanceado se asume que tiene un índice $ED=1$. Sin embargo, para calcular la ED solo se consideran los flujos de la energía disponible para los compartimientos del sistema, excluyéndose del análisis los flujos a detritus y la respiración. El racional de este enfoque es porque la energía representada por el flujo a detritus, por lo general, no está inmediatamente disponible para el consumo global del sistema; y en el caso del flujo de respiración, este es energía disipada sin capacidad de realizar trabajo. En ese sentido la oferta de energía (o flujo de salida) de acuerdo con la ecuación de producción (Ecuación 2), queda expresada como:

$$P_{di} = Y_i + B_i M2_i + E_i + BA_i \quad (7)$$

Donde P_{di} es la producción disponible para los depredadores y exportaciones de energía, eliminándose el componente $P_i(1-EE_i)$ de la ecuación de producción (Ecuación 2) ya que es un flujo de energía no disponible y se pierde a causa de una

mortalidad distinta a la depredación (MO_i). Considerando lo anterior, el índice ED se obtiene de la siguiente relación.

$$P_d \propto Q^{ED} \quad (8)$$

Donde P_d es el flujo de producción de biomasa que sale de los compartimientos y es energía disponible para el sistema; Q , es el consumo y representa el flujo de energía que entra a los compartimientos.

En economía, la curva de demanda muestra cómo las variaciones en el precio de las cosas (oferta) afectan su consumo (demanda; Mankiw, 2002). Debido a que una empresa necesita vender y mantener un ingreso igual o superior a su costo, entonces se maneja una demanda en función de la oferta que puede ser controlada (aumentando la producción) para disminuir los costos. De acuerdo con Mankiw (2002), los mercados normalmente constituyen un buen mecanismo para organizar la actividad económica. El autor expone la idea de Smith (1776), la cual afirma que los participantes en la economía (hogares y empresas) son movidos por el interés personal y que la “mano invisible” del mercado lleva a este interés personal a promover el bienestar económico general. Según Mankiw (2002) los precios son el instrumento con el que la mano invisible dirige la actividad económica. Reflejan tanto el valor que tiene un bien para la sociedad como el costo social de producirlo. Como los hogares y las empresas observan los precios cuando deciden lo que van a comprar y a vender, tienen en consideración sin darse cuenta los beneficios y los costes sociales de sus actos. Como consecuencia, los precios llevan a cada uno a obtener unos resultados que en muchos casos maximizan el bienestar de la sociedad en su conjunto.

Para estudiar el índice de elasticidad de la demanda en las redes tróficas, se considera que la oferta está en función de la demanda, $P_d(Q)$. Debido a la naturaleza termodinámica del balance de masas en los modelos tróficos, se sugiere que el flujo de energía que sale de los compartimientos depende del flujo que entra en ellos. En

este sentido, las interpretaciones son similares al comportamiento de la curva de demanda en economía de Mankiw (2002), pero de forma opuesta; decir que, el índice ED mide el grado de sensibilidad de la oferta (P_d) ante las variaciones en la demanda (Q). Un valor de $ED \sim 0$ (cerca de cero) indicaría que la curva de demanda de la red trófica es relativamente plana, es decir la oferta tiene baja respuesta a las variaciones en la demanda de energía, sugiriendo que la producción de biomasa disponible tiene baja sensibilidad a los consumos. Por el contrario, un $ED \gg 0$ (lejos de cero) indicaría una pendiente relativamente alta en la curva de demanda, señalando que la oferta responde considerablemente a ligeras variaciones en la demanda de energía, y sugiriendo que la producción de biomasa disponible es sensible a los consumos.

Considerando el comportamiento en la curva de demanda, si $ED < 1$ hay una demanda de tipo elástica; si $ED > 1$ hay una demanda de tipo inelástica; y si $ED = 1$ hay una demanda unitaria. La bondad del índice de elasticidad de la demanda, es que es un coeficiente del modelo de regresión lineal simple (o análogo), y por tanto se puede estimar una significancia estadística.

Se espera que a través de las simulaciones temporales de biomasa de las redes tróficas, sometidas al forzamiento del ambiente (índice de clima) sobre los productores primarios y patrones de intensidad de pesca sobre grupos de nivel trófico superior (que son de interés comercial), se observen cambios en el comportamiento del sistema (en la magnitud de los flujos) que indiquen variaciones en la elasticidad de la demanda de energía, y que, si representan la capacidad del sistema, puedan tener alguna relación con la resiliencia, capacidad de desarrollo y producción requerida del ecosistema.

Un aspecto que resulta relevante en este enfoque es que es posible demostrar los efectos de perturbaciones en forma dinámica; esto es, no se necesita suponer el balance de masas representado en las ecuaciones (2) y (3), resolviendo en consecuencia las ecuaciones (7) y (8) de manera dinámica.

Los análisis estadísticos (pruebas de normalidad y ANOVA) de los datos de flujos y biomásas se realizaron utilizando los programas Statistica y Xlstat. Los índices de balance oferta y demanda (*SDB*), elasticidad de la demanda (*ED*), junto con sus significancias estadísticas se obtuvieron con algoritmos creados con Visual Basic de MS Excel 2003.

2.4. Comportamiento dinámico de los ecosistemas

Para caracterizar el comportamiento de los ecosistemas se utilizó el modelo Ecosim que representa la forma dinámica de la ecuación base del modelo Ecopath. Los resultados se utilizaron para describir la dinámica del metabolismo de los ecosistemas a través de los indicadores *SDB* y *ED*.

Ecosim es un modelo dinámico de biomásas que permite hacer simulaciones del sistema en el tiempo (Walters *et al.*, 1997). Se puede representar el efecto de factores de forzamiento como patrones de explotación a partir de una tasa de captura para un grupo comercialmente aprovechado y/o aplicando indicadores climáticos. El modelo simula cambios en la estructura, función y organización del sistema a través de la variación de biomasa de los compartimientos. Estos resultados se obtienen utilizando una serie de ecuaciones diferenciales derivadas del modelo Ecopath, y se expresan como:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j C_{ji} - \sum_j C_{ij} + I_i - B_i(M_i + F_i + e_i) \quad (7)$$

Donde dB_i/dt es la tasa de cambio de la biomasa del grupo *i* para un intervalo de tiempo dado; g_i es la eficiencia neta de crecimiento ($=P/Q$); F_i es la tasa de mortalidad por pesca; M_i es la tasa de otra mortalidad debida a enfermedad o senectud ($=MO_i$); e_i es la tasa de emigración; I_i es la tasa de inmigración; la primera

sumatoria expresa la tasa de consumo total del grupo i , y la segunda la tasa de consumo de todos los depredadores j sobre i . Las tasas de consumo se basan en la teoría de “arena de forrajeo” (Walters *et al.*, 1997), que es el área de alimentación en donde las presas exponen una vulnerabilidad de acuerdo con la siguiente expresión.

$$C_{ij} = \frac{a_{ij}v_{ij}B_iP_j}{2v_{ij} + a_{ij}P_j} \quad (8)$$

Donde a_{ij} es la tasa de búsqueda efectiva del depredador j sobre la presa i ; B_i es la biomasa de la presa; P_j , es la abundancia del depredador j (o biomasa B_j); v_{ij} expresa la tasa de vulnerabilidad de las presas, y es un parámetro que define la conducta de una presa con respecto a su depredador j , la cual puede ir de un estado vulnerable a uno invulnerable y viceversa (Walters *et al.*, 2000). Por defecto se asume como $v_{ij}=2$ (Christensen *et al.*, 2005). Bajo esta conducta de exposición a la depredación, se puede presentar un control sobre el patrón del flujo de biomasa, ya sea que la tasa de transferencia $v_{ij}=1$ represente un control “bottom-up”, mixto ($v_{ij}>1$) o “top-down” ($v_{ij}>>1$) (Walters *et al.*, 2000; Christensen *et al.*, 2005). De acuerdo con Walters *et al.*, (2000) la ecuación de consumo (Ecuación 8) puede ser re-expresada de la siguiente forma.

$$C_{ij} = \frac{a_{ij}v_{ij}B_iP_jT_iS_{ij}M_{ij} / D_j}{v_{ij} + v_{ij}T_iM_{ij} + a_{ij}M_{ij}P_jS_{ij}T_j / D_j} \quad (9)$$

Donde a_{ij} es la tasa de búsqueda efectiva del depredador i alimentándose de la presa j ; v_{ij} , tasa de vulnerabilidad que expresa el riesgo de la presa a ser depredada, cambia de un estado de mayor a menor vulnerabilidad; B_i y P_j , biomasa de la presa y del depredador respectivamente; T_i y T_j , tiempo de alimentación relativo a la presa y depredador respectivamente; M_{ij} , mediación de efectos forzantes y D_j es el tiempo de simulación máxima permitida para calcular los cambios en la ecuación de consumo de Ecosim. S_{ij} , es el factor de forzamiento e interacciona con diferentes parámetros del modelo Ecosim dependiendo del grupo funcional a forzar. Por ejemplo, en un

grupo heterótrofo S_{ij} puede multiplicar a la tasa de búsqueda, mientras que en los productores primarios a la tasa de producción.

Se utilizaron índices climáticos y patrones de explotación como factores forzantes, cuyo impacto a lo largo del tiempo genera cambios en las biomásas de los diferentes grupos funcionales. Estos cambios a su vez podrían modificar la estructura, función y organización del ecosistema, lo cual es información útil para estimar los índices de balance oferta-demanda y elasticidad de la demanda de energía. También podrán calcularse índices globales y parciales del ecosistema, que permitirán caracterizar aspectos específicos de la dinámica del metabolismo del ecosistema, así como relacionar estos cambios con atributos de resiliencia, desarrollo (ascendencia y capacidad) y producción primaria requerida.

La ascendencia (A) es una medida del promedio de información mutua (I) en un sistema, la cual es escalada por la suma del flujo total del sistema (T) de la forma $A \propto T \cdot I$, y es derivada de la teoría de la información (Ulanowicz & Norden, 1990; en Christensen *et al.*, 2005). La capacidad de desarrollo (C) es el límite superior para el tamaño de la ascendencia y se obtiene como $C = H \cdot T$, donde H es la entropía estadística y se estima como $H = -\sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i$, siendo Q la probabilidad de que una unidad de energía pase a través de i (más detalle en Ulanowicz & Norden, 1990). A partir de esto se estima la resiliencia (Re), que es una medida de la capacidad de recuperación que tienen los sistemas al ser perturbados, puede calcularse como $Re = \theta / C$, siendo θ el overhead del sistema que se obtiene con la diferencia entre capacidad de desarrollo y ascendencia ($\theta = C - A$), el cual provee los límites del incremento en la ascendencia y simultáneamente refleja la fuerza en reserva del sistema ante perturbaciones inesperadas (Ulanowicz, 1986; en Ulanowicz & Norden, 1990). La producción primaria requerida del ecosistema en este trabajo se refiere a la energía proveniente de los productores primarios que es utilizada directa e indirectamente por los grupos funcionales de la red trófica, y que se necesita para mantener los consumos en el ecosistema (más detalle de la formulación en Christensen & Pauly, 1993).

2.4.1. Simulación de los patrones de explotación pesquera

Se definió un patrón de explotación para el depredador tope (con captura) de cada sistema, el cual consistió en aumentar exponencialmente la intensidad de pesca. Se considera que el impacto sobre un grupo de la parte superior de la trama trófica permitirá contrastar la respuesta del ecosistema con el impacto efectuado a través de los productores primarios (fitoplancton). Los patrones de explotación se construyeron con el modelo de tasa de captura TC o cosecha *sensu* Ricker (1975) el cual es expresado de la siguiente forma.

$$TC = \frac{F}{F+M} [1 - e^{-(F+M)}] \quad (10)$$

Donde F es la mortalidad por pesca y M la mortalidad natural del grupo funcional en cuestión. Se utilizó el algoritmo de Newton mediante Solver (en hojas de cálculo de Microsoft Excel) para obtener el valor de F a partir de M como un valor constante y calculado como $P/B-F$ del modelo Ecopath inicial, y TC como una variable. Esto se realizó para una serie de valores TC de 50 años (del año 0 al 49). En el año 0 de la serie $TC=0$, mientras que en el año 1 $TC=0.016$ (obtenido como $TC_{t=1}/49$) y se incrementa gradualmente un 100% en cada año hasta alcanzar el último año de la serie ($t=49$) con un valor de $TC_{t=49}=0.8$ que corresponde a la tasa de captura máxima. Esto equivale a un 80% de extracción de biomasa que representa un nivel de sobreexplotación para el grupo y permite exhibir la respuesta de sus presas. De esta forma se obtuvo un patrón de intensidad de pesca (F) que impacta la biomasa del depredador tope a partir de un modelo Ecopath inicial en el que dicho grupo tiene un valor inicial de $F=0$ correspondiente a $TC=0$. Para ello se necesitó ajustar los parámetros iniciales de biomasa, captura y mortalidad del grupo para grupos donde $TC \neq 0$, lo que consistió en sumar la captura a la biomasa del grupo (Y_i+B_i) y restar la tasa de mortalidad por pesca a la mortalidad total, $(P/B)_i-F$. Esto significa que la mortalidad total del grupo es igual a su mortalidad natural en el modelo Ecopath inicial.

Al aplicar el factor forzante se espera que el cambio en la intensidad de pesca sobre el depredador tope se propague a través de la biomasa de sus presas y así sucesivamente al resto del ecosistema. Esto podría promover a lo largo del tiempo un cambio en la biomasa global del sistema con lo que se espera caracterizar los indicadores ecológicos de *SDB* y *ED*.

2.4.2. Índice climático

Se utilizó el índice de clima *LOTI* asumido como factor de forzamiento de las tasas de producción del fitoplancton. *LOTI* (“Land-Ocean Temperature Index” por sus siglas en inglés o conocido también como “Global Mean Temperature”) es un índice que combina la temperatura superficial del mar y de la superficie terrestre para la mayor parte del mundo. Debido a la información disponible en la página de internet de la NOAA, en su momento sólo se pudo acceder a los valores de anomalía promedio del índice *LOTI*, los cuales son expresados como una magnitud adimensional. La serie de tiempo del índice *LOTI* que es de 59 años, describe una anomalía de temperatura y en cada año se calcula un promedio (de enero a diciembre).

El índice está disponible en la página de internet de la NOAA: <http://www.esrl.noaa.gov/psd/data/climateindices/>. El índice *LOTI* provee una representación más realista de la tendencia promedio global de temperatura que otros indicadores que se basan solo en la temperatura del aire. El índice subestima ligeramente las tendencias de calentamiento o enfriamiento, es decir, responde con baja variación a los cambios del clima debido a que se basa en la temperatura del agua la cual tiene una capacidad calorífica mucho mayor que la del aire. *LOTI* representa valores de anomalías en lugar de temperaturas absolutas, ya que los valores de temperatura varían fuertemente en distancias cortas (en pequeñas porciones sobre la Tierra), mientras que las anomalías de temperatura son representativas de regiones más grandes. De hecho se ha reportado que las anomalías de temperatura son fuertemente correlacionadas con distancias del orden de 1000 km (Hansen & Lebedeff, 1987).

3. RESULTADOS

3.1. Descripción de los datos

3.1.1. Flujos y biomasa de los modelos tróficos Ecopath

El análisis de 124 redes tróficas construidas con el enfoque de Ecopath (Christensen & Pauly, 1992), cubre diferentes tipos de ecosistemas acuáticos marinos y continentales distribuidos alrededor del mundo (Fig. 2). Se anexa una lista de las características de los modelos tróficos analizados (Anexo Tabla A1). Las magnitudes de los datos de biomasa y flujos de energía fueron expresadas con un máximo de tres decimales, lo cual es calculado por defecto en Ecopath.

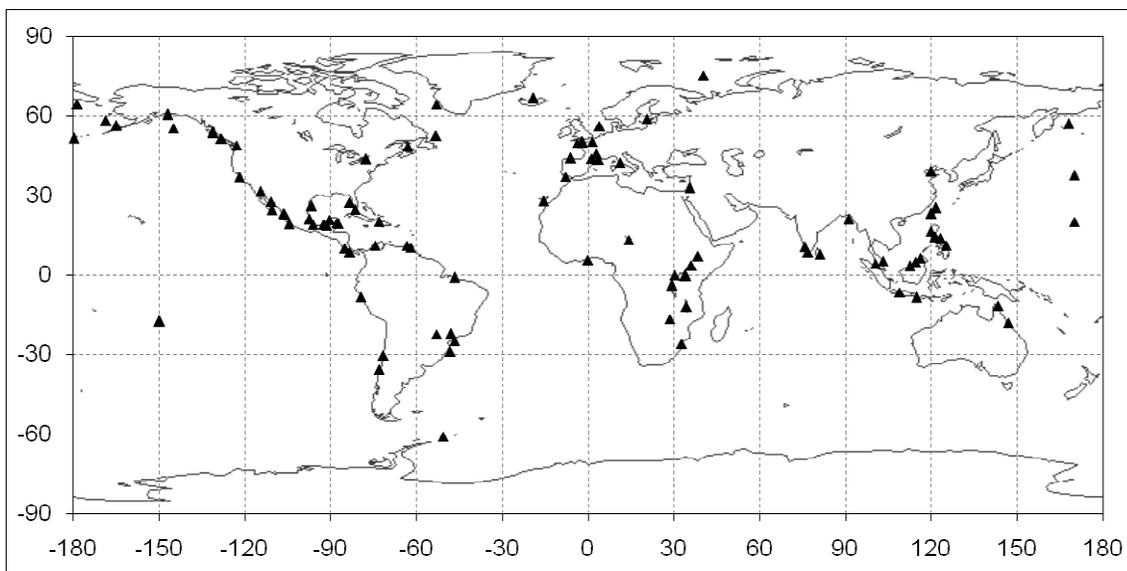


Figura 2. Distribución geográfica de las 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, islas, lagunas costeras, ríos, lagos y reservorios.

Los valores de biomasa de las redes tróficas analizadas tuvieron un rango de 4 a 13 000 t/km² (Fig. 3), correspondiendo el valor más bajo para la red trófica de Laguna de Términos (Modelo No. 92 en Tabla A1) y el más alto para la red trófica del Océano Pacífico Central que cubre una enorme extensión de área de estudio (Modelo No. 109; Tabla A1). La distribución de los valores de biomasa tuvo un coeficiente de asimetría positivo (Pearson) y cercano a cero (skewness=0.35),

indicando un grado de centralidad alto y con bajo sesgo a la derecha del promedio, lo cual se aproxima a la característica de una distribución normal y perfectamente simétrica que presenta un coeficiente de cero (Sokal & Rohlf, 1995).

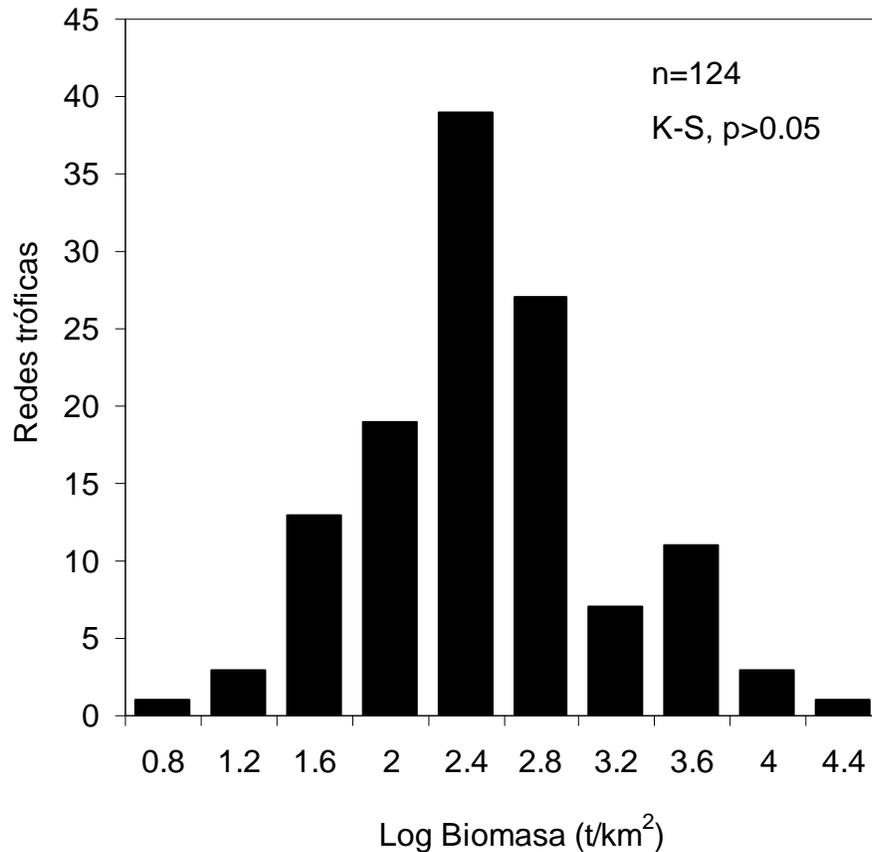


Figura 3. Distribución de los valores logarítmicos (base 10) de biomasa de 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.

Los datos de biomasa de las redes tróficas presentaron una distribución normal de acuerdo con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S, $p > 0.05$; Fig. 3) y la prueba de normalidad de los residuos de Jarque-Bera (J-B; $p = 0.14$; Fig. 4). La figura (4) muestra los valores observados de biomasa ajustados a la función de una distribución normal.

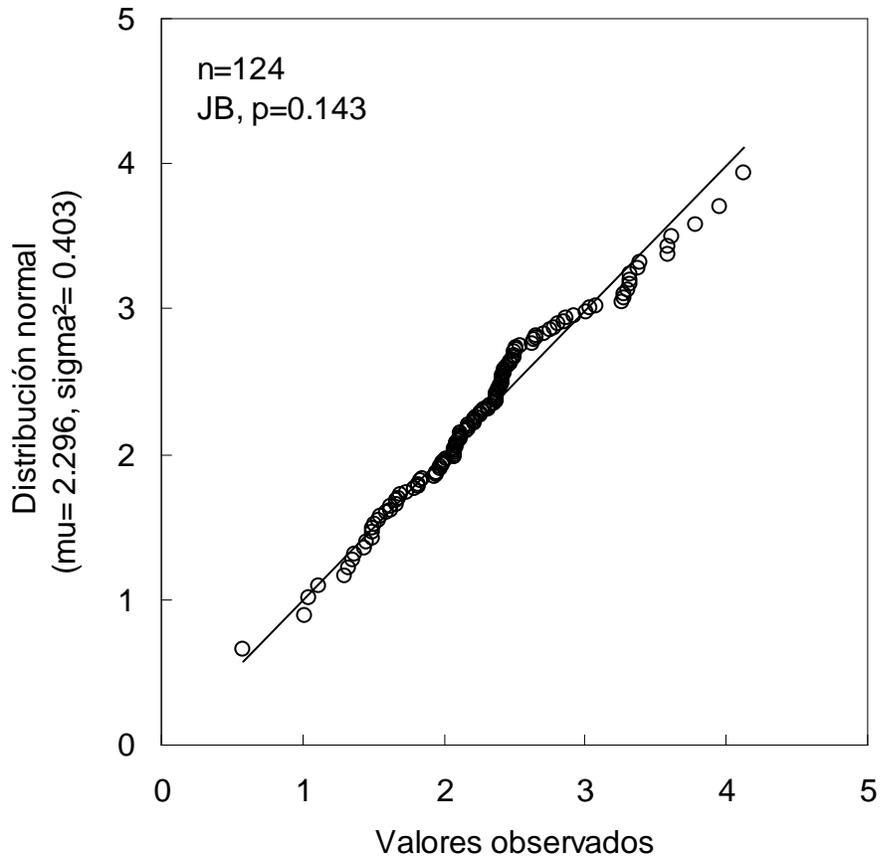


Figura 4. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de biomasa de las 124 redes tróficas acuáticas. La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos tienen una distribución normal ($p > 0.05$).

La distribución de los valores del flujo de energía de las redes tróficas (Fig. 5), de acuerdo con la suma del flujo de salida (Fig. 1) de los compartimientos que representan a los grupos funcionales vivos, también parece tener una distribución normal, con un sesgo ligero hacia la izquierda del promedio (K-S, $p > 0.05$; skewness = -0.09).

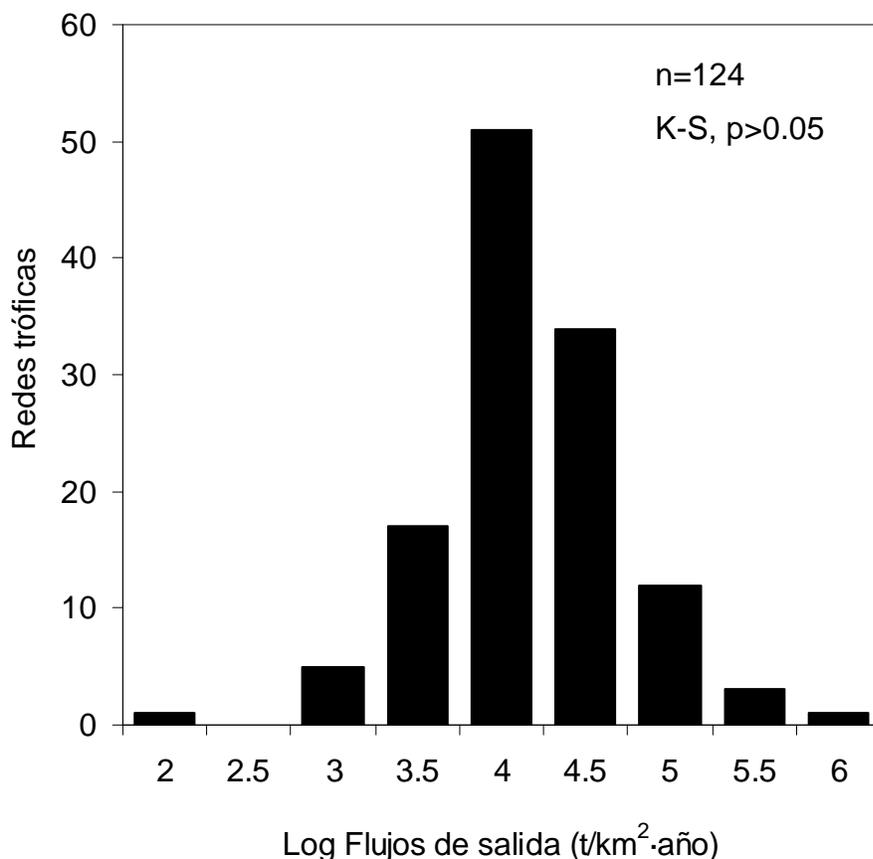


Figura 5. Distribución de los valores logarítmicos (base 10) de los flujos de salida de 124 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.

No obstante, la prueba de significancia de la distribución de los residuales (Bera & Jarque, 1981) mostró que la distribución de los flujos de energía no son normales (J-B, $p=0.007$). Por lo que al revisar los datos sobre la tendencia de la función de distribución normal (Fig. 6), se observa un valor que no se ajusta (parte inferior de la dispersión), y que corresponde al flujo de la red trófica de Laguna de Términos (Modelo No. 92 en Tabla A1).

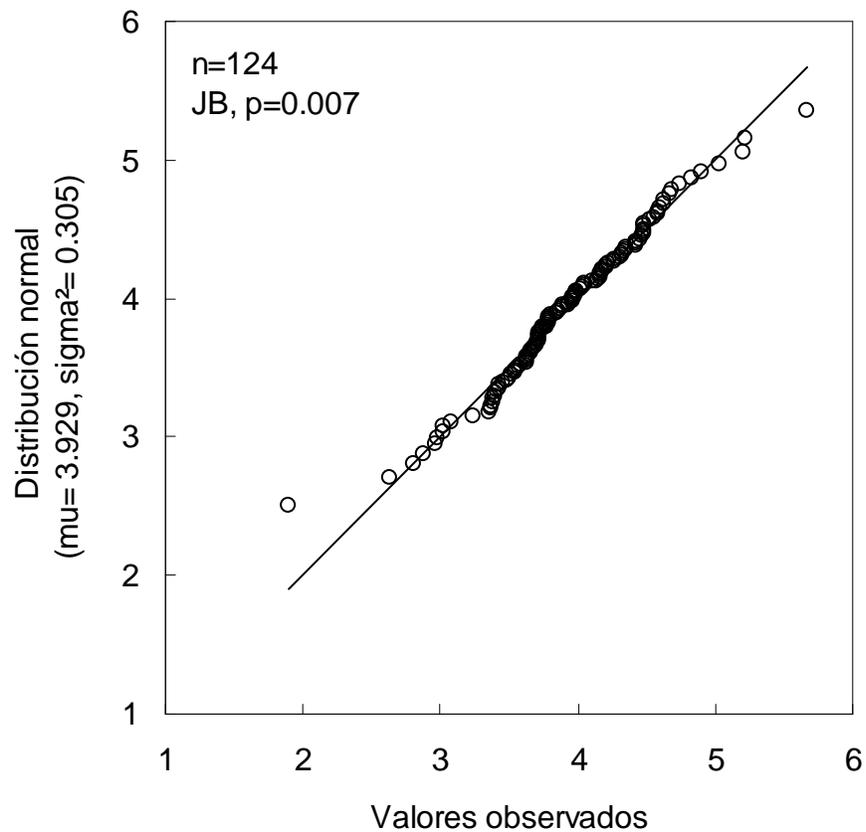


Figura 6. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de los flujos de salida de las 124 redes tróficas acuáticas. La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos no tienen una distribución normal ($p < 0.05$).

Al excluir el dato de Laguna de Términos de la distribución de los flujos de energía (Fig. 5), la prueba de significancia de los residuales indica que los datos son normales (J-B, $p > 0.05$; Fig. 7) con una nueva distribución sesgada hacia la derecha del promedio (skewness=0.28).

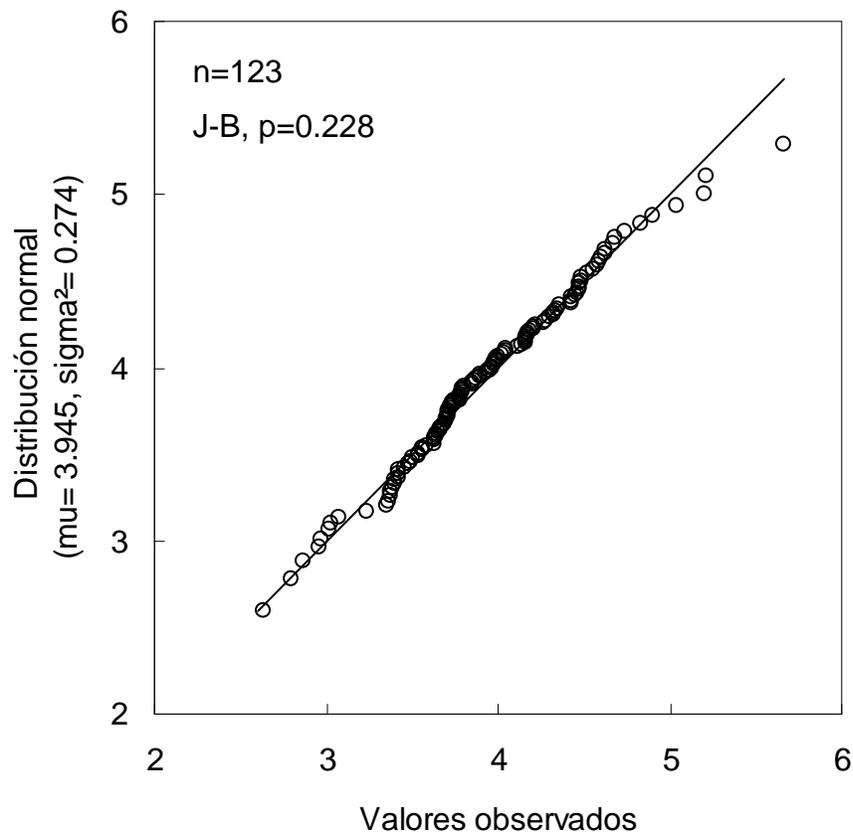


Figura 7. Comparación de la función de distribución acumulada de la muestra contra la función de distribución normal con media (μ) y desviación estándar (σ^2) de los valores logarítmicos de los flujos de salida de 123 redes tróficas acuáticas (se excluye el Modelo No. 92 en Tabla A1). La prueba de significancia Jarque-Bera (J-B) muestra que los datos tienen una distribución normal ($p > 0.05$).

La distribución de frecuencia de los datos originales de biomasa y flujos de las redes tróficas no fueron normales (K-S y J-B con $p < 0.01$ para ambas variables). Se prefirió presentar los análisis de dichas transformaciones (con \log_{10}) debido a que expresan la naturaleza del fenómeno de escalamiento potencial, el cual relaciona varios órdenes de magnitud. Debido a que los datos originales obedecen a una distribución log-normal (que en la tesis se maneja como normalidad), y que con mayor frecuencia sucede en los fenómenos naturales (que permite su modelación), se asume que cumple el requisito mínimo para los análisis de regresión.

3.1.2. Estandarización de la climatología *LOTI*

Ecosim es un modelo dinámico de biomásas que puede incorporar forzamientos de origen biológico y/o fisicoquímico para simular cambios en la estructura y funcionamiento de una red trófica. Esto permite comparar estimaciones de abundancia así como explorar el comportamiento del modelo ante diversos escenarios de disturbio ambiental y por pesca. El efecto ambiental puede simularse a través de índices de clima que actúan como factores forzantes en la ecuación de predicción de consumo de Ecosim. Debido a que el factor de forzamiento S_{ij} debe ser un valor positivo en la fórmula del consumo en el modelo Ecosim (Ecuación 9), se estandarizó la climatología a una escala entre 0 y 2, el método utilizado conserva el patrón original de variación del índice *LOTI*. El procedimiento utilizado para la estandarización del índice se ilustra en la figura 8.

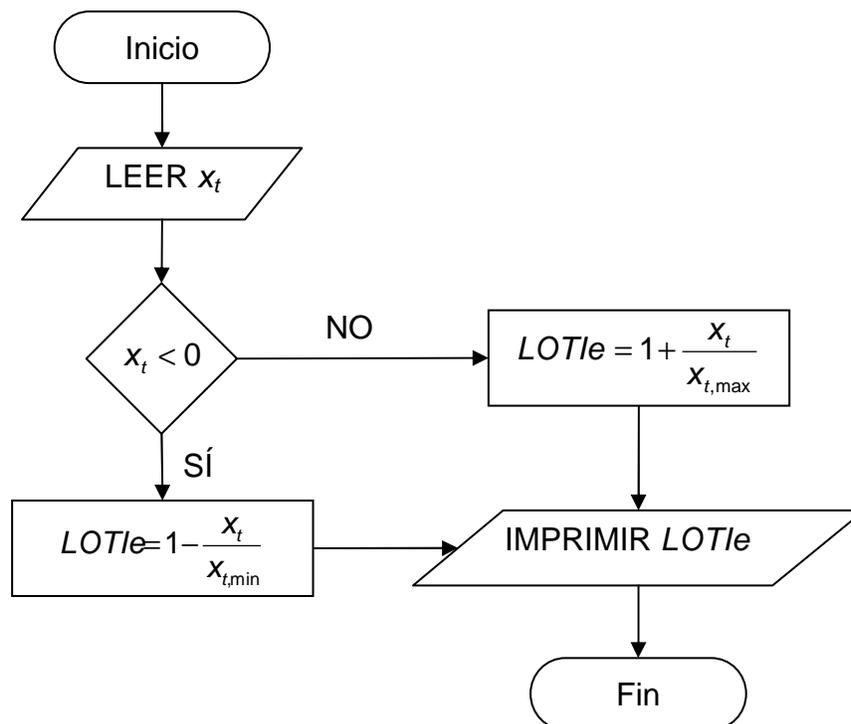


Figura 8. Algoritmo para estandarizar una anomalía climática considerando el valor mínimo ($x_{t,min}$) y máximo ($x_{t,max}$) de la serie de datos. *LOTIe* es el índice estandarizado en un rango de 0 a 2. Si $x_t=0 \rightarrow LOTIe=1$ indicando un impacto nulo en la ecuación de consumo de Ecosim ($S_{ij}=1$).

Se utilizó como factor de forzamiento la anomalía de temperatura global publicada por la NOAA, la cual describe a través del índice *LOTI* una serie de tiempo de 59 años (Fig. 9). El tiempo total de simulación es de 60 años donde el tiempo inicial, $t=0$, corresponde al estado inicial del modelo Ecopath que representa las condiciones promedio ($S_{ij}=1$) para la ecuación de Ecosim (Ecuación 9).

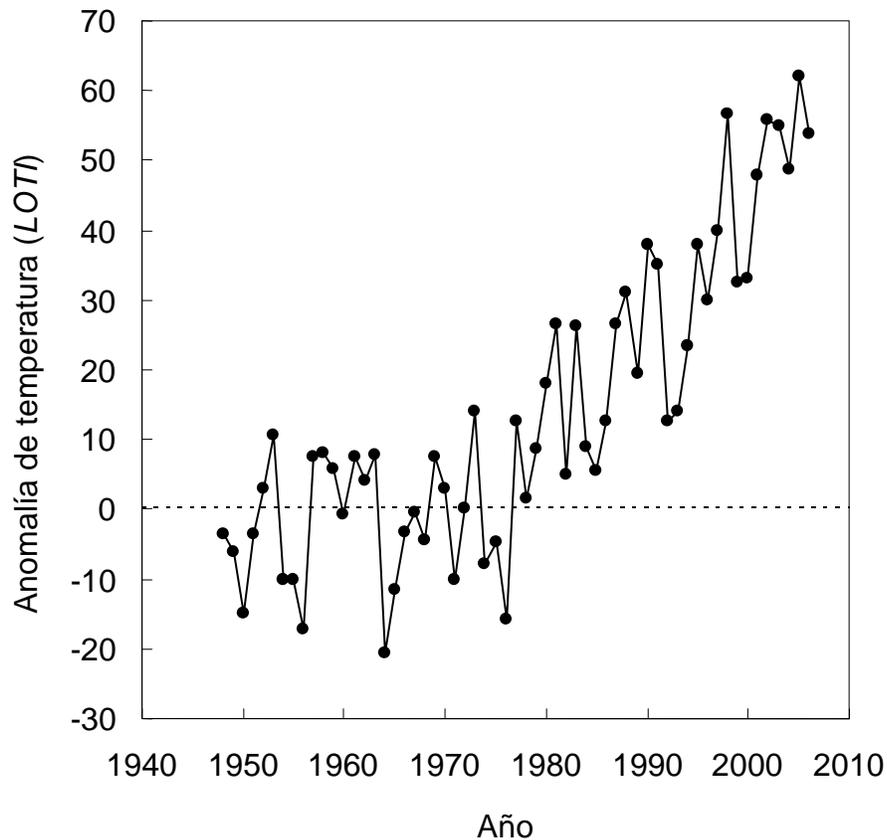


Figura 9. Representación de la serie de tiempo del índice de anomalía de temperatura global (*LOTI*; <http://www.esrl.noaa.gov>).

El modelo construido con el enfoque de Ecopath se basa en una red trófica de flujos y compartimientos con un balance en la entrada y salida de energía. Representan a ecosistemas acuáticos estudiados en el promedio de uno o varios años, aunque para el segundo caso se requiere que las condiciones del ambiente sean relativamente estables. De esta manera se puede asumir que el sistema en cuestión representa la estructura y funcionamiento promedio de un ecosistema sujeto a condiciones ambientales promedio anuales.

Por defecto, en el modelo Ecosim las condiciones ambientales promedio descritas por un índice de clima, son asumidas como un factor forzante de $S_{ij}=1$ (Ecuación 9) que multiplica procesos biológicos como la tasa de producción de los productores primarios. Un factor $S_{ij}=1$ no altera la biomasa del sistema. Un incremento ($S_{ij}>1$) o disminución ($0 \leq S_{ij} < 1$) en dicho factor genera cambios de biomasa en los grupos. El índice de clima estandarizado $LOTIe=1$ (Fig. 10) se corresponde con $LOTI=0$ de la climatología original (Fig. 9), asumiéndose que ambos valores son correspondientes con el promedio de la temperatura de los valores originales para obtener la anomalía. Por lo que, para efectos de Ecosim, el índice climático es estandarizado suponiendo $LOTIe=S_{ij}=1$ tal que al asumir este valor en la ecuación de consumo de Ecosim, el índice no ejerce cambios de biomasa y se ajusta a la escala por defecto del factor forzante en Ecosim, ya que la estandarización permite un forzamiento de $0 \leq S_{ij} \leq 2$.

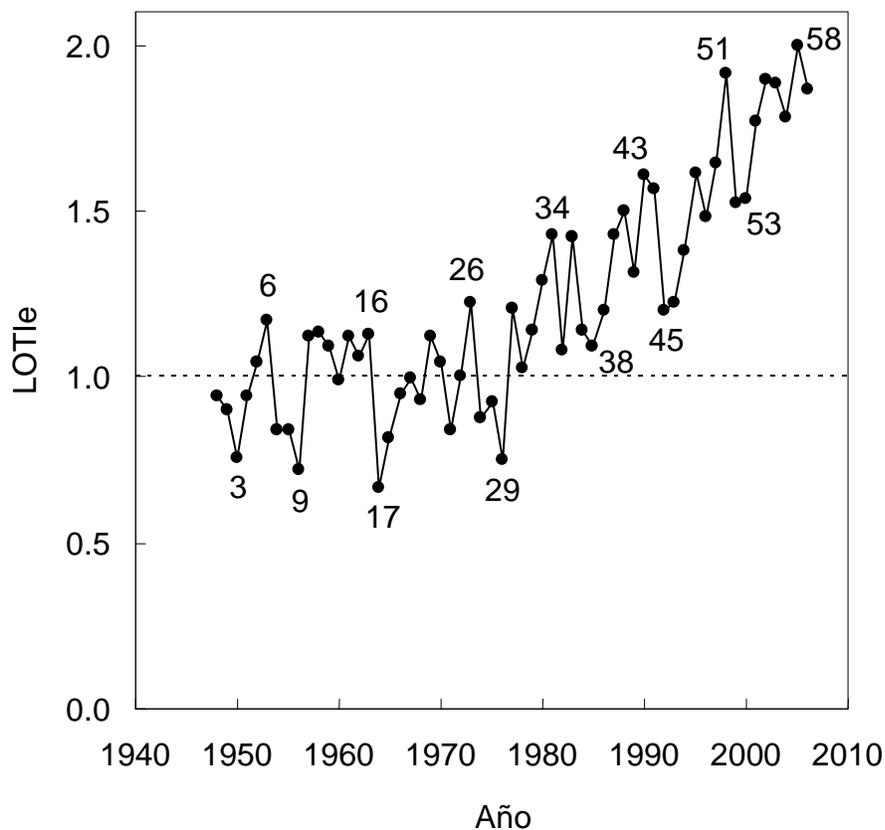


Figura 10. Índice de anomalía de temperatura global estandarizada ($LOTIe$) con el algoritmo descrito en la figura 8. Los números en los puntos representan la cronología de la serie de tiempo en Ecosim.

3.1.3. Patrones de explotación

Se obtuvieron los patrones de cambio en la intensidad de pesca para cada grupo funcional con el nivel trófico más alto en 10 redes tróficas (Fig. 11). Cada grupo en el año inicial ($t=0$) tuvo una tasa de captura y mortalidad por pesca de cero ($TC=0$ y $F=0$), y en el año final ($t=49$) alcanzó una tasa máxima ($TC=0.8$) y una mortalidad por pesca en función de la mortalidad natural respectiva del grupo. En cada red trófica se obtuvieron los estadísticos y parámetros del ecosistema para cada cinco años de la simulación.

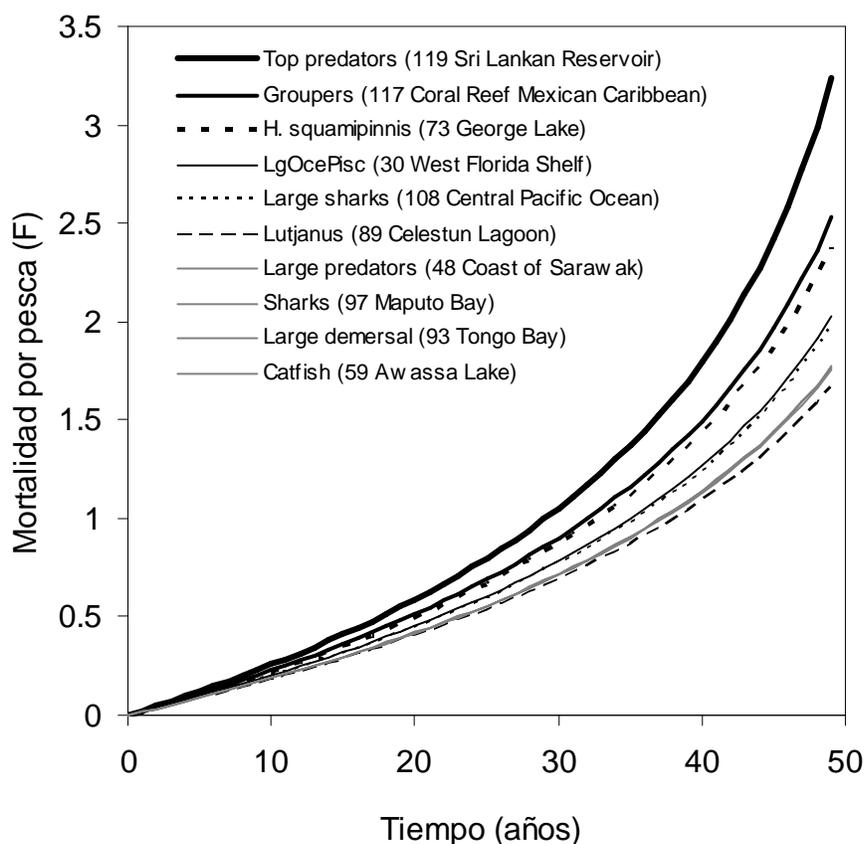


Figura 11. Patrones de explotación utilizados para simular cambios en la biomasa a través de los depredadores tope de 10 redes tróficas.

3.2. Índice de balance oferta-demanda (*SDB*)

En la mayoría de las redes tróficas (95%) el índice de balance oferta-demanda presenta un valor por encima de 0.75 (3/4), y alrededor de la unidad (Fig. 12).

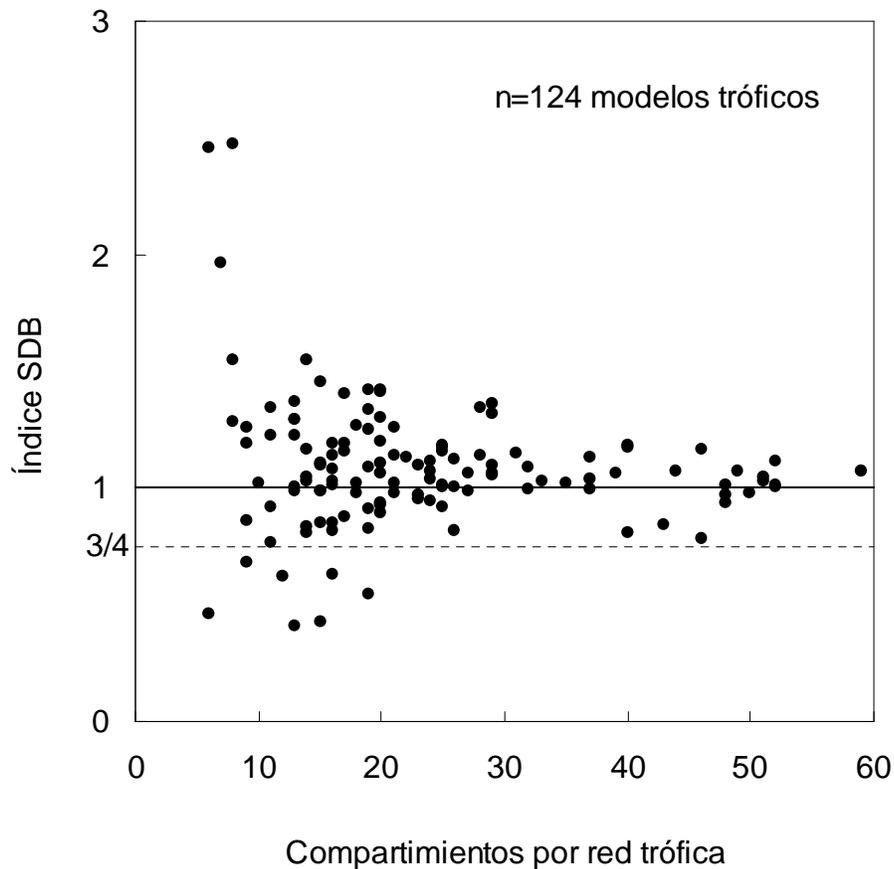


Figura 12. Índice de balance oferta-demanda (*SDB*) para cada red trófica. La línea continua indica la centralidad de los valores hacia la unidad, y la línea discontinua separa las redes con sobreoferta ($SDB > 3/4$).

De acuerdo con lo observado en la figura 12, parece que el número de compartimientos en cada modelo trófico podría estar relacionado con la variación de *SDB*, particularmente con aquellos modelos que tienen menos de veinte grupos. Para probar si la estimación de *SDB* puede ser afectada por el nivel de agregación taxonómica determinado por el criterio de agregación de especies en

compartimientos de los modelos tróficos que representan grupos funcionales, se analizaron los datos de *SDB* mediante un ANOVA. Con ello se prueba si la variación de *SDB* puede ser explicada por el “tamaño de la red trófica” descrita por el número de sus compartimientos, y si hay diferencias significativas entre las “clases de tamaño” de 10, 20, 30, 40, 50 y 60 grupos funcionales. El modelo ANOVA se aplicó asumiendo que la clase 60 (control) tiene el menor efecto en la variación de *SDB*, según su coeficiente de variación que fue el más bajo de todas las clases (C.V.=0.04). Dicha clase reúne a los modelos tróficos con el mayor número de grupos funcionales, lo que podría indicar que tienen una mayor representatividad del ecosistema modelado. También se aplicó la prueba de Tukey para comparar entre las clases.

De acuerdo con el coeficiente de ajuste del análisis ANOVA ($R^2=0.114$), sólo el 11.4% de la variabilidad del *SDB* es explicada por el tamaño de la red trófica, lo que sugiere que el número de grupos funcionales en cada modelo trófico no es el factor que explique la mayor parte de dicha variabilidad. Este resultado indica que el tamaño tiene poco efecto en la variabilidad de *SDB*. Sin embargo, la prueba F de Fisher del análisis de variancia (Tabla A3), indica que hay 1.3% ($p=0.013$) de riesgo de rechazar la hipótesis de que el tamaño de la red no ejerce efecto alguno en la variabilidad de *SDB*. Debido a que en este caso $p<0.05$ se rechaza la hipótesis, por lo que es probable que el tamaño de la red trófica influya en la variabilidad de *SDB* a pesar de explicar un porcentaje bajo de variabilidad.

Referente a los parámetros del modelo ANOVA (Tabla A4), la clase 10 es la única que tiene diferencias significativas (t-Student; $p=0.017$) con la clase 60 con un intervalo de confianza del 95%. En esta clase se encuentran las redes tróficas de los sistemas marinos de Laguna de Maspalomas, Bahías de Somme y Maputo; y los sistemas de agua dulce de Río Garona, Reservorio de Broa, Lagos de Tanganica (1980-1983 y 1974-1976), Turkana (1973 y 1987), Malawi y Kariba (Modelos No. 81, 95, 97, 121, 119, 57, 63, 78, 64, 76, 75 en Tabla A1).

La prueba de Tukey (Tabla A5) permite corroborar las diferencias encontradas entre clases con el ANOVA, mostrando que hay diferencias significativas al menos entre el promedio del índice *SDB* de la clase 10 con las clases 20 ($p=0.006$), 30 ($p=0.03$) y 50 ($p=0.018$).

3.2.1. Simulación del forzamiento ambiental

Se simuló la biomasa de 17 redes tróficas descritas en la tabla A1. Se seleccionó un par de redes de cada uno de los siguientes tipos de ecosistema: plataforma continental (Modelo No. 30 y 48), lagos (Modelo No. 59 y 73), lagunas costeras (Modelo No. 83 y 89), bahías (Modelo No. 93 y 97), oceánicos (Modelo No. 108 y 110), arrecifes (Modelo No. 116 y 117), reservorios (Modelo No. 119 y 120) y ríos (Modelo No. 122 y 123), con excepción de un solo modelo de isla (Modelo No. 118). Los modelos tróficos seleccionados, comparados con otros de su mismo tipo, se encuentran cerca de los valores centrales de la tendencia observada entre los flujos de salida y biomasa de las redes tróficas (Fig. 16).

Para las simulaciones se utilizó como factor de forzamiento la serie de 59 años del índice de clima estandarizado *LOTIe* (Fig. 10), obteniéndose un modelo trófico para cada uno de los siguientes años de la serie de tiempo de Ecosim: 0, 3, 6, 9, 16, 17, 26, 29, 34, 38, 43, 45, 51, 53 y 58. En estos años, que entre ellos hay un intervalo promedio de cinco años, la anomalía de temperatura posee valores extremos. El año 0 ($t=0$) corresponde al modelo inicial, original, o base (sin efectos $LOTIe=1$). Las simulaciones temporales generaron 238 nuevos modelos tróficos que sumados con los modelos de base, se tienen un total 255 para analizar la dinámica del índice *SDB*.

La relación entre el índice *SDB* y *LOTIe* muestra que el forzamiento del índice de clima produce en el 76% de las redes tróficas simuladas un patrón significativo en el comportamiento del índice *SDB* (Fig. 13; ver las pendientes en Tabla 1). Un 24% restante no muestra un patrón significativamente claro (Modelos No. 30, 59, 108 y 119). En la mayoría de las redes tróficas (65%; Modelos No. 48, 73, 83, 89, 97, 116,

117, 120, 122, 123 y 118 en Tabla 1) que involucra a todos los tipos de sistemas acuáticos (con excepción de los sistemas oceánicos), la relación es significativamente positiva. Hay una relación negativa para los modelos No. 108, 110 y 93, siendo significativa para los últimos dos modelos.

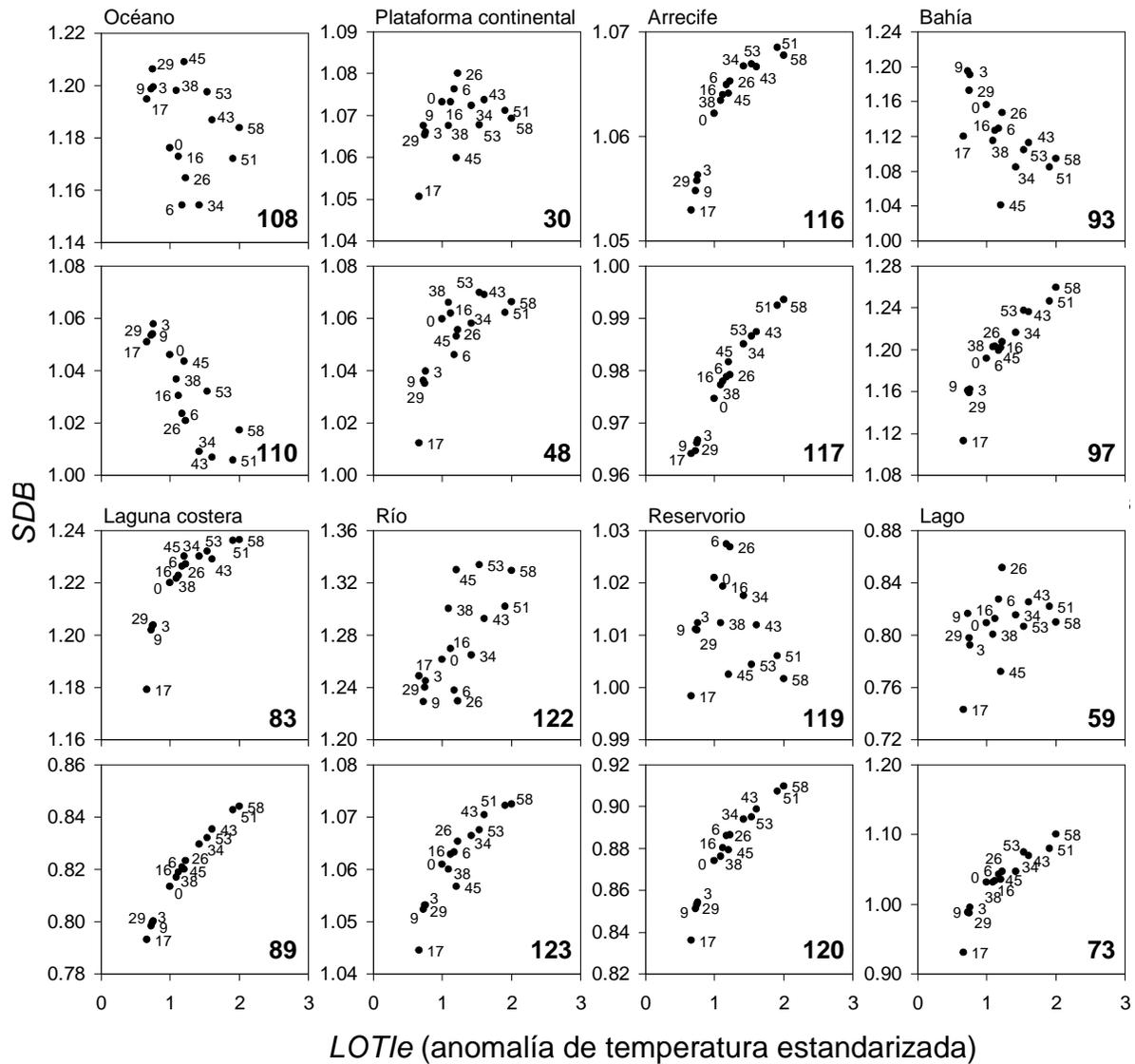


Figura 13. Efecto de la temperatura global en el balance de oferta y demanda de energía (*SDB*) de 16 redes tróficas simuladas con Ecosim. Los números en los datos indican la cronología de la simulación, siendo el valor de cero para el modelo original o inicial. 30-Plataforma Continental del Oeste de Florida, 48-Costa de Sarawak, 59-Lago Awasa, 73-Lago George, 83-Laguna de Sakumo, 89-Laguna Celestún, 93-Bahía de Tongoy, 97-Bahía de Maputo, 108-Océano Pacífico Central, 110-Estrecho de Bali, 116-Arrecife de coral Cayo Looe, 117-Arrecife de coral del Caribe Mexicano, 119-Reservorio de Broa, 120-Reservorio de Sri Lanka, 122-Río de Garona y 123-Río Paraná.

Tabla 1. Resultado de la regresión lineal simple entre SDB y LOTIe de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	-0.003	0.026	0.586	5.7×10 ⁻¹	No
93	Tongoy (bahía)	15	-0.066	0.422	3.084	8.7×10 ⁻³	Sí
59	Awasa (lago)	15	0.026	0.182	1.703	1.1×10 ⁻¹	No
122	Garona (río)	15	0.062	0.482	3.480	4.1×10 ⁻³	Sí
83	Sakumo (laguna)	15	0.032	0.716	5.730	6.9×10 ⁻⁵	Sí
89	Celestún (laguna)	15	0.038	0.966	19.207	6.3×10 ⁻¹¹	Sí
97	Maputo (bahía)	15	0.087	0.886	10.059	1.7×10 ⁻⁷	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	-0.016	0.131	1.402	1.8×10 ⁻¹	No
120	Sri Lanka (reservorio)	15	0.050	0.908	11.315	4.2×10 ⁻⁸	Sí
73	George (lago)	15	0.096	0.846	8.442	1.2×10 ⁻⁶	Sí
30	Florida (plataforma)	15	0.007	0.158	1.564	1.4×10 ⁻¹	No
116	Cayo Looe (arrecife)	15	0.010	0.799	7.185	7.1×10 ⁻⁶	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	0.023	0.962	18.090	1.3×10 ⁻¹⁰	Sí
123	Paraná (río)	15	0.018	0.859	8.905	6.8×10 ⁻⁷	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	0.029	0.574	4.189	1.1×10 ⁻³	Sí
110	Bali (océano)	15	-0.037	0.740	6.076	3.9×10 ⁻⁵	Sí
18	Vírgenes (islas)	15	0.012	0.901	10.857	6.9×10 ⁻⁸	Sí

*Prueba t-Student, p=0.05, bilateral, t crítico=2.16. H₀:b=0.

De las redes tróficas que no muestran un patrón significativo en la relación del índice *SDB* y *LOTIe*, la correspondiente al sistema de Plataforma Continental del Oeste de Florida (Modelo No. 30), produjo en las simulaciones seis modelos inconsistentes (Modelos de los años 6, 16, 26, 34, 43 y 51), según las eficiencias ecotróficas ligeramente sobrepasadas ($EE > 1$) en dos grupos funcionales. Estos modelos se localizan en la parte superior del grafo con los valores más altos de *SDB* (Modelo No. 30 en Fig. 13). Por otra parte, de las 17 redes tróficas simuladas con Ecosim que produjeron 238 modelos tróficos, solo el modelo correspondiente para la red trófica del Océano Pacífico Central (Modelo No. 108), produjo un modelo (del año 17) que tiene dos compartimientos de peces (“Mesopelagic” y “Epipelagic”) con flujo

de respiración negativo ($-1.305 \text{ t/km}^2 \cdot \text{año}^{-1}$ y $-0.304 \text{ t/km}^2 \cdot \text{año}^{-1}$), una eficiencia bruta de conversión alimenticia alta ($P/Q=0.99$ y 0.84), y un nivel trófico de 3 y 3.02 respectivamente.

3.2.2. Simulación de la intensidad de pesca

De las 17 redes tróficas simuladas con el índice de clima *LOTI*, se seleccionaron aquellas que tenían flujo de exportación por pesca. De esta forma se obtuvieron 10 redes tróficas (Fig. 14) para simular los efectos de la pesca sobre la biomasa de los depredadores tope. Se obtuvieron dos redes tróficas de plataforma continental (Modelos No. 30 y 48), dos redes tróficas de bahía (Modelos No. 93 y 97) y dos redes tróficas de lago (Modelo No. 59 y 73). El resto con una sola red representativa: laguna costera (Modelo No. 89), oceánico (Modelo No. 108), arrecife (Modelo No. 117) y reservorio (Modelo No. 120). De cada una de las 10 redes tróficas simuladas se obtuvieron 10 nuevos modelos tróficos Ecopath que se corresponden con cada cinco años de la serie de tiempo del patrón de explotación (Fig. 11), teniéndose un total de 110 modelos tróficos para analizar la dinámica del índice *SDB* (Fig. 14).

De acuerdo con la figura 14, para 6 de las 10 redes tróficas simuladas (Modelos No. 93, 89, 117, 120, 59 y 73) el aumento en la intensidad de pesca ($0 \leq F \leq 1.3$) causó un aumento en el índice de oferta demanda de energía ($0.91 \leq SDB \leq 1.19$). Después de alcanzar el *SDB* máximo hay una disminución que parece constante, teniendo al final de la simulación un *SDB* menor que el inicial. Este patrón no se observó en el resto de las redes tróficas (Modelos No. 30, 48, 97 y 108). Un patrón similar se observa en los ecosistemas de agua dulce (Modelos No. 120, 59 y 73), donde el índice *SDB* aumenta, luego disminuye y se mantiene casi constante conforme aumenta la mortalidad por pesca. Esto también se observa en los sistemas de laguna costera, arrecife y bahía (Modelos No. 89, 117 y 93). Por otra parte, el índice *SDB* en los sistemas de plataforma continental y océano (Modelos No. 30, 48 y 108) muestra dos caídas y subidas, para luego mantenerse con poco cambio.

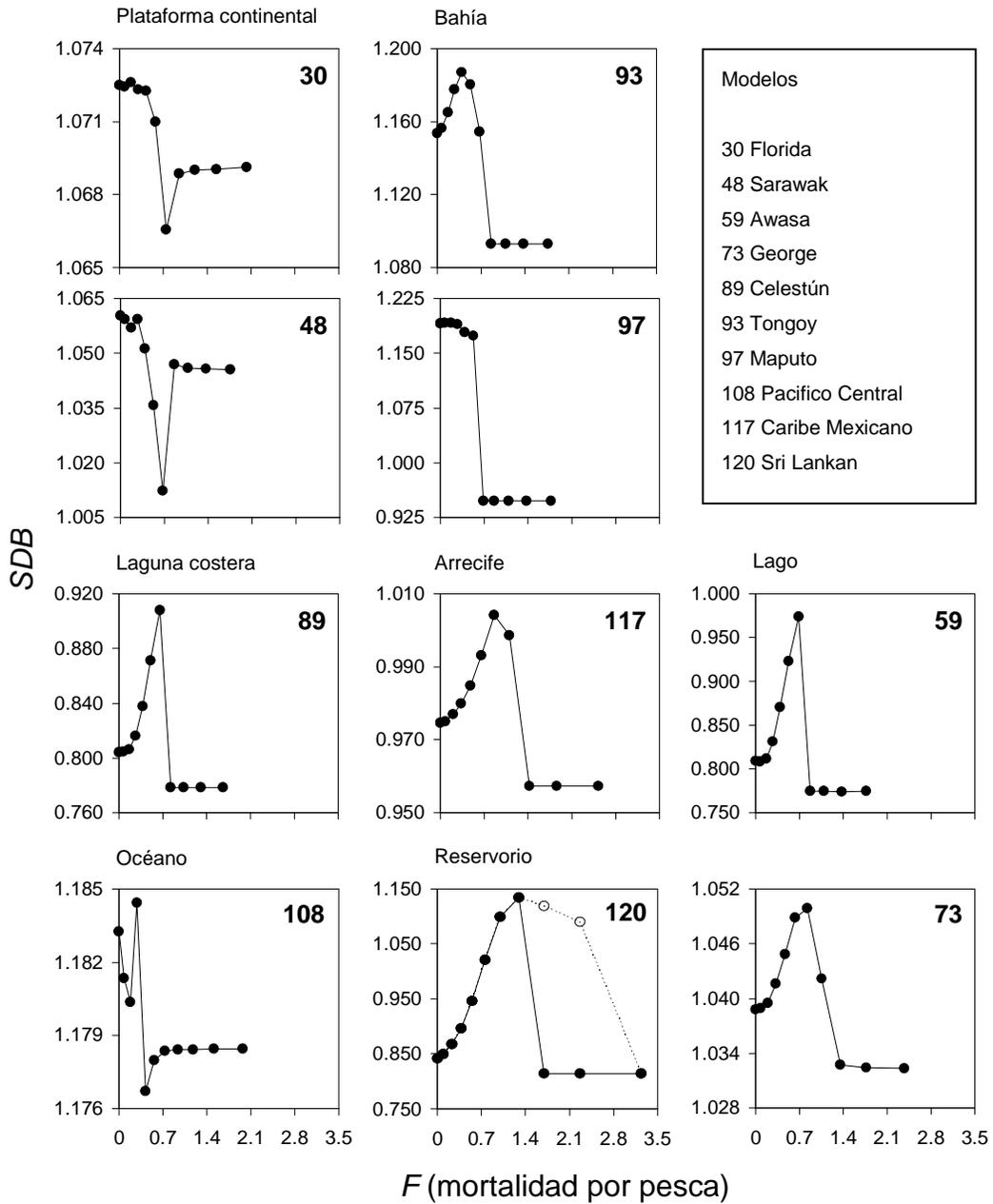


Figura 14. Efecto de la mortalidad por pesca en el balance de oferta y demanda de energía (*SDB*) de 10 redes tróficas simuladas con Ecosim. Se aplicó un cambio en la intensidad de pesca sobre el depredador tope de cada sistema. Cada punto representa un modelo trófico Ecopath balanceado, la simulación inicia desde el modelo original ($F=0$). El análisis se basa en estimaciones de biomasa y flujos de salida que tienen valores $\geq 0.001 \text{ t/km}^2\text{año}^{-1}$; el modelo No. 120 muestra el valor de *SDB* (puntos blancos) si fueran consideradas estimaciones con un valor $\geq 0.000000001 \text{ t/km}^2\text{año}^{-1}$.

3.3. Escalamiento inter-ecosistémico

Se aplicó un análisis de regresión lineal a los datos transformados del flujo y biomasa de las 124 redes tróficas (Fig. 15). El modelo tiene una pendiente ($b=0.64$) significativamente diferente de $b=0.75$ (t-Student, $p=0.017$) con un poder de explicación del 53%.

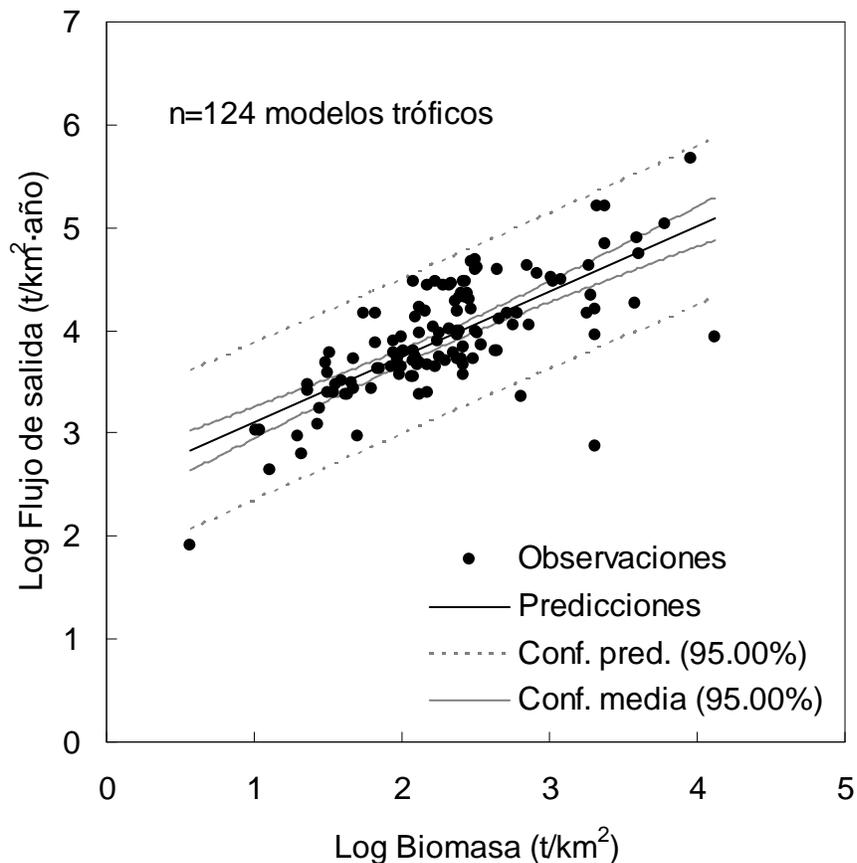


Figura 15. Regresión lineal de la relación log-log de la biomasa y el flujo de salida de las 124 redes tróficas. Los coeficientes de regresión son $a=2.47$ y $b=0.64$ con $R^2=0.53$. Se observan los intervalos de confianza al 95% para los datos observados.

Se identificaron cuatro redes tróficas con valores extremos (Modelos No. 80, 81, 92 y 119; Tabla A1) mediante el análisis de residuos estandarizados, los cuales estaban fuera del intervalo de confianza del 95%, es decir, residuos fuera del

intervalo de -1.96 a 1.96, por lo que se revisó la bibliografía correspondiente a estas redes tróficas. Para dos modelos, Laguna de Términos y el Reservoirio de Broa (Modelos No. 119 y 92), no se encontraron problemas con los parámetros de los modelos tróficos y sus estimaciones; pero si para el Estuario Caeté y Laguna de Maspalomas (Modelos No. 80 y 81), por lo que estos últimos fueron excluidos del análisis de regresión (explicación en la discusión sobre el escalamiento del metabolismo). El nuevo análisis de regresión de las 122 redes tróficas restantes mostró un exponente mayor con valor de $b=0.72$ (Fig. 16) y no tiene diferencias significativas con el valor $b=0.75$ (t-Student, $p=0.28$).

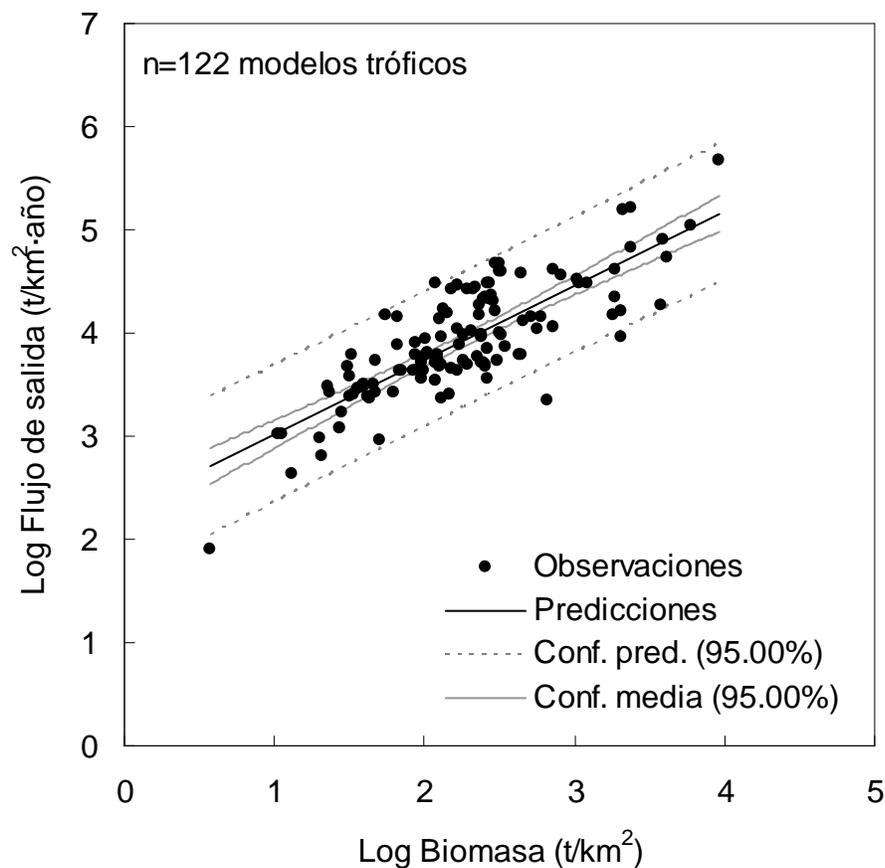


Figura 16. Regresión lineal simple de la relación log-log entre la biomasa y el flujo de salida de 122 redes tróficas. Los coeficientes de regresión son $a=2.30$ y $b=0.72$ con $R^2=0.65$. Se observan los intervalos de confianza al 95% para los datos observados.

3.4. Índice de elasticidad de la demanda (*ED*)

Los valores del índice *ED* presentaron una distribución normal (K-S, $p > 0.2$; J-B, $p = 0.11$; Fig. 17) ligeramente sesgada a la derecha (skewness=0.035), y un alto grado de centralidad si se compara su coeficiente de asimetría (Pearson) con el de una distribución normal y perfecta simetría (skewness=0; Sokal & Rohlf, 1995). El índice promedio (1.102) de las 123 redes tróficas fue significativamente diferente de $ED=1$ (t-Student, $p < 0.0001$; I.C.95% de 1.07 a 1.13). El mínimo ($ED=0.54$) fue para la red trófica del Reservorio de Broa (Modelo No. 119) y el máximo ($ED=1.53$) para la plataforma continental del Este del Mar de Bering (Modelo No. 3; Tabla A2). El índice promedio (1.13) para las redes tróficas marinas fue significativamente mayor (t-Student bilateral: $t = -3.5$, $t_{\alpha=0.05} = 1.98$, $p = 6.6 \times 10^{-4}$) que las de agua dulce ($ED=1.01$).

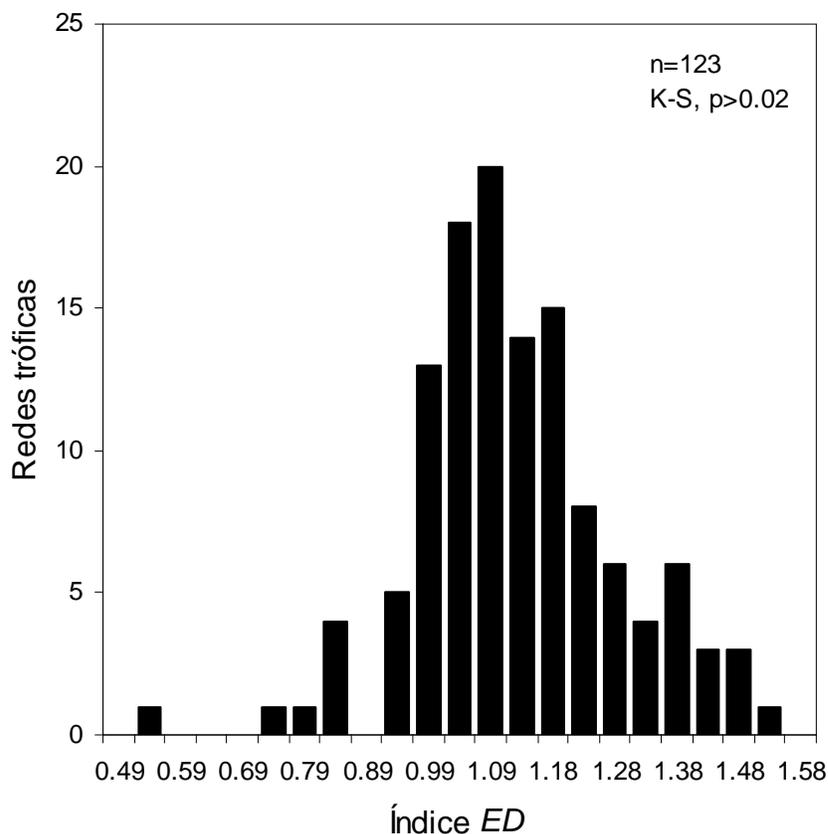


Figura 17. Distribución de los valores del índice de elasticidad de la demanda de energía (*ED*) de 123 redes tróficas de ecosistemas acuáticos de tipo oceánico, plataforma continental, arrecifes, lagunas costeras, islas, ríos, lagos y reservorios.

Todas las redes tróficas tuvieron un índice ED significativamente diferente de cero ($0.54 \leq ED \leq 1.53$; $4 \leq n \leq 49$; t-Student unilateral: $3.46 \leq t \leq 36.84$, $1.68 \leq t_{\alpha=0.05} \leq 2.92$, $7.5 \times 10^{-25} \leq p \leq 0.037$, $0.053 \leq \text{I.C.95\%} \leq 0.724$; Tabla A1), con excepción del sistema de Bahía de Somme que tuvo cuatro compartimientos para su análisis ($ED=1.48$; t-Student unilateral: $t=1.13$, $t_{\alpha=0.05}=2.91$, $p=0.189$, I.C.95% de -2.36 a 5.32; Modelo No. 95).

La mayoría de las redes tróficas (76%) tuvieron un índice ED por encima del valor de uno (Fig. 18). Con un índice significativamente diferente de la unidad ($ED \neq 1$) en el 70% de las redes (t-Student, $p < 0.0001$; I.C.95% de 1.07 a 1.13; Tabla A2), correspondiendo un 50% para $ED > 1$ y un 20% para $ED < 1$; El 30% de las redes restantes presenta un índice ED no significativamente diferente de uno.

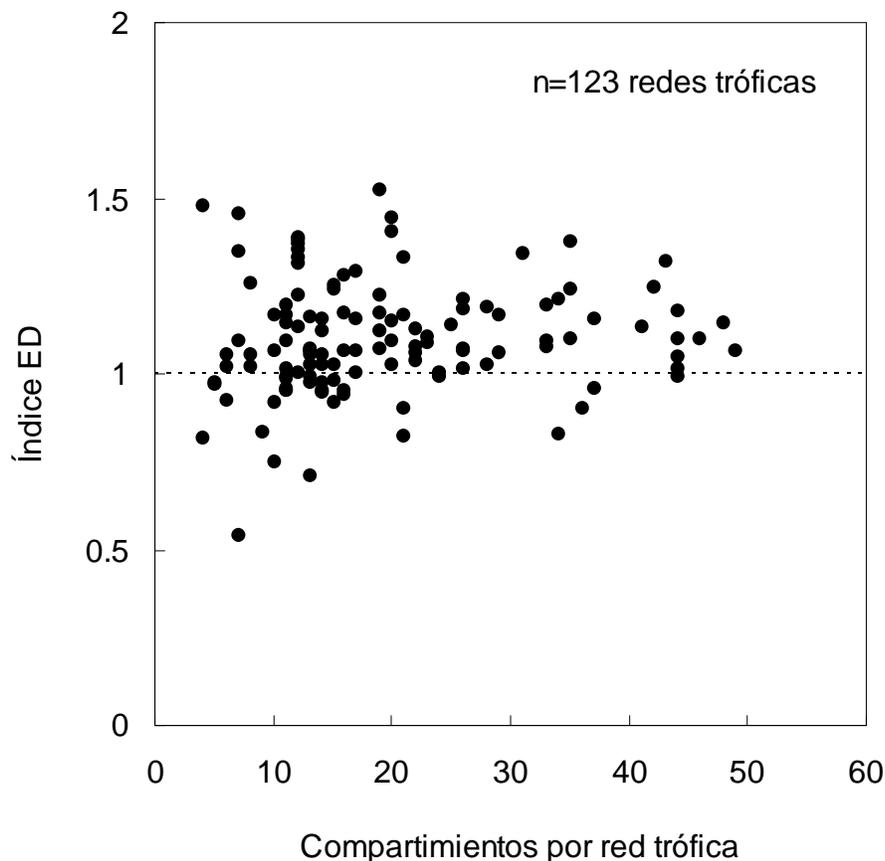


Figura 18. Índice de elasticidad de la demanda (ED) para cada red trófica. La línea divide los valores correspondientes a un tipo de demanda elástica ($ED < 1$) e inelástica ($ED > 1$).

La figura anterior (Fig. 18) también sugiere que el nivel de agregación de las redes tróficas (dada por el número de compartimientos), no tiene una relación o no influye en la variación del índice *ED*. Para probar si había una diferencia significativa entre los promedios del índice *ED* para cada clase o nivel de agregación, se aplicó un modelo ANOVA asumiendo a la clase 50 como control, por tener el menor efecto en la variación de *ED*, según su coeficiente de variación que fue el más bajo de todas las clases (C.V.=0.09). Dicha clase posee 11 redes tróficas con el mayor número de grupos funcionales, lo que sugiere una mayor representación del ecosistema modelado.

El coeficiente de ajuste del análisis ANOVA ($R^2=0.032$) indica que el 3.2% de la variabilidad modelada de *ED* es explicada por el número de compartimientos de las redes tróficas. En el análisis de variancia (Tabla A6), la prueba F de Fisher muestra que hay un 42.3% ($p=0.423$) de riesgo de rechazar la hipótesis de que el número de compartimientos no ejerce efecto alguno en la variabilidad de *ED*. Por lo tanto, no es posible descartar que el número de compartimientos de las redes tróficas no influye en la variabilidad de *ED*.

Referente a los parámetros del modelo ANOVA (Tabla A7), ninguna clase difiere significativamente (t-Student; $0.18 < p < 0.99$) con la clase 50 según los intervalos de confianza al 95%. Lo mismo sucede con la prueba de Tukey (Tabla A8), donde el índice *ED* promedio entre clases no tiene diferencias significativas ($0.3 < p < 1$).

3.4.1. Simulación del forzamiento ambiental

Para el análisis dinámico del índice de elasticidad de la demanda (*ED*), se consideraron las mismas 17 redes tróficas utilizadas para obtener *SDB*. En este caso, el forzamiento de *LOTIe* produce en el 88% de las redes tróficas simuladas un patrón significativo en el comportamiento del índice *ED* (Fig. 19, Tabla 2). Con una relación directa y significativa en la mayoría (76%) de las redes tróficas (Modelo No.

30, 48, 59, 73, 83, 89, 93, 108, 110, 117, 119, 120, 121). Sólo hubo dos casos de relación significativamente inversa en las redes tróficas de bahía (Modelo No. 97) y arrecife (Modelo No. 116), y aunque en las redes de río (Modelo No. 122) e isla (Modelo No. 118) el patrón es inverso, éste no es significativo.

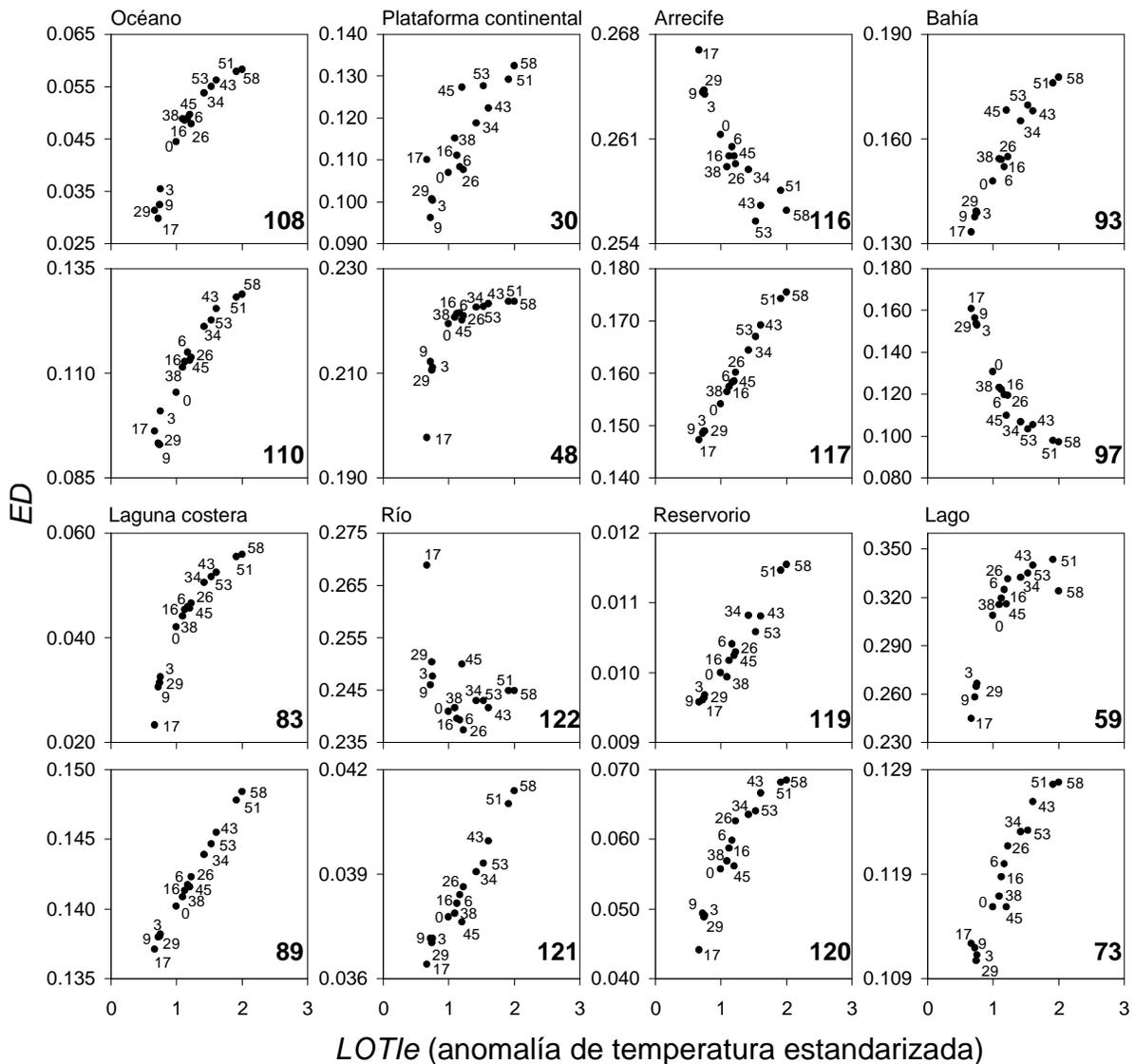


Figura 19. Efecto de la temperatura global en 16 redes tróficas reflejado en el índice de elasticidad de la demanda de energía (*ED*). Los números en negrita corresponden a los modelos en la tabla A1. Los números en la dispersión indican la cronología de la simulación con Ecosim, siendo el valor de cero para el modelo inicial.

Tabla 2. Regresión lineal simple entre ED y LOTIe de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	0.001	0.969	20.086	3.6×10 ⁻¹¹	Sí
93	Tongoy (bahía)	15	0.033	0.914	11.761	2.7×10 ⁻⁸	Sí
59	Awasa (lago)	15	0.065	0.691	5.397	1.0×10 ⁻⁴	Sí
122	Garona (río)	15	-0.007	0.165	1.602	1.3×10 ⁻¹	No
83	Sakumo (laguna)	15	0.022	0.868	9.240	4.5×10 ⁻⁷	Sí
89	Celestún (laguna)	15	0.008	0.998	78.487	8.7×10 ⁻⁹	Sí
97	Maputo (bahía)	15	-0.050	0.869	9.298	4.2×10 ⁻⁷	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	0.022	0.859	8.884	7.0×10 ⁻⁷	Sí
120	Sri Lanka (reservorio)	15	0.017	0.903	10.988	6.0×10 ⁻⁸	Sí
73	George (lago)	15	0.014	0.930	13.175	6.8×10 ⁻⁹	Sí
30	Florida (plataforma)	15	0.024	0.762	6.447	2.2×10 ⁻⁵	Sí
116	Cayo Looe (arrecife)	15	-0.007	0.809	7.425	5.0×10 ⁻⁶	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	0.022	0.996	58.644	3.8×10 ⁻¹⁷	Sí
123	Paraná (río)	15	0.003	0.963	18.295	1.2×10 ⁻¹⁰	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	0.013	0.588	4.304	9.0×10 ⁻⁴	Sí
110	Bali (océano)	15	0.028	0.922	12.393	1.4×10 ⁻⁸	Sí
118	Vírgenes (islas)	15	-0.001	0.116	1.304	2.1×10 ⁻¹	No

*Prueba t-Student, p=0.05, bilateral, t crítico=2.16. H₀:b=0.

3.4.2. Relación del índice *ED* con otros indicadores del sistema

De las 17 redes tróficas simuladas (255 modelos tróficos en total) se obtuvieron los índices de flujo de ascendencia (*A*), overhead (θ) y capacidad de desarrollo del sistema (*C*) para estimar la resiliencia (θ/C), y la producción primaria total requerida para mantener los consumos del sistema (*PPR_c*). Posteriormente se hicieron correlaciones con el índice *ED* (Tablas 3-6). En la mayoría de los casos se observan altas correlaciones con cambios significativos de *ED* en función de los índices de

resiliencia (t-Student, $8.6 \times 10^{-10} \leq p \leq 0.045$ en el 82% de las redes), capacidad de desarrollo (t-Student, $2.3 \times 10^{-22} \leq p \leq 0.0016$; 88%), ascendencia (t-Student, $3.3 \times 10^{-20} \leq p \leq 0.0013$; 88%) y *PPRc* (t-Student, $1.6 \times 10^{-19} \leq p \leq 0.0027$; 87.5%).

Tabla 3. Regresión lineal simple entre ED y la resiliencia de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	I.C.95%	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	1.6×10^{-4}	3.5×10^{-4}	0.265	0.991	3.4×10^{-1}	No
93	Tongoy (bahía)	15	3.3×10^{-2}	8.8×10^{-3}	0.911	7.961	2.4×10^{-6}	Sí
59	Awasa (lago)	15	1.3×10^{-2}	2.0×10^{-3}	0.968	13.925	3.4×10^{-9}	Sí
122	Garona (río)	15	2.0×10^{-3}	2.9×10^{-3}	0.381	1.486	1.6×10^{-1}	No
83	Sakumo (laguna)	15	2.9×10^{-2}	2.2×10^{-2}	0.619	2.841	1.4×10^{-2}	Sí
89	Celestún (laguna)	15	-2.3×10^{-2}	9.4×10^{-3}	0.829	5.344	1.3×10^{-4}	Sí
97	Maputo (bahía)	15	-5.0×10^{-2}	3.4×10^{-2}	0.666	3.223	6.7×10^{-3}	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	2.7×10^{-3}	5.6×10^{-4}	0.946	10.505	1.0×10^{-7}	Sí
120	Sri Lanka (reservorio)	15	2.1×10^{-2}	2.9×10^{-3}	0.974	15.590	8.6×10^{-10}	Sí
73	George (lago)	15	3.7×10^{-3}	9.0×10^{-4}	0.927	8.907	6.8×10^{-7}	Sí
30	Florida (plataforma)	15	1.3×10^{-2}	2.4×10^{-3}	0.958	12.074	1.9×10^{-8}	Sí
116	Cayo Looe (arrecife)	15	-1.8×10^{-2}	6.4×10^{-3}	0.864	6.183	3.3×10^{-5}	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	-4.0×10^{-2}	7.0×10^{-3}	0.960	12.309	1.5×10^{-8}	Sí
123	Paraná (río)	15	1.3×10^{-2}	1.3×10^{-2}	0.525	2.223	4.5×10^{-2}	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	2.6×10^{-3}	1.2×10^{-3}	0.794	4.711	4.1×10^{-4}	Sí
110	Bali (océano)	15	1.9×10^{-3}	3.6×10^{-4}	0.954	11.471	3.6×10^{-8}	Sí
118	Vírgenes (islas)	15	-2.9×10^{-3}	3.8×10^{-3}	0.419	1.665	1.2×10^{-1}	No

*Prueba t-Student, $p=0.05$, bilateral, t crítico=2.16. $H_0:b=0$.

Tabla 4. Regresión lineal simple entre ED y la capacidad de desarrollo de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	I.C.95%	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	2.8×10 ⁻⁷	3.5×10 ⁻⁸	0.980	17.623	1.9×10 ⁻¹⁰	Sí
93	Tongoy (bahía)	15	2.2×10 ⁻⁷	4.9×10 ⁻⁸	0.937	9.646	2.7×10 ⁻⁷	Sí
59	Awasa (lago)	15	4.9×10 ⁻⁷	2.1×10 ⁻⁷	0.815	5.065	2.2×10 ⁻⁴	Sí
122	Garona (río)	15	-3.0×10 ⁻⁷	4.6×10 ⁻⁷	0.360	1.390	1.9×10 ⁻¹	No
83	Sakumo (laguna)	15	3.1×10 ⁻⁶	7.9×10 ⁻⁷	0.920	8.480	1.2×10 ⁻⁶	Sí
89	Celestún (laguna)	15	1.2×10 ⁻⁶	1.8×10 ⁻⁸	1.000	147.875	2.3×10 ⁻²²	Sí
97	Maputo (bahía)	15	-3.1×10 ⁻⁶	7.5×10 ⁻⁷	0.927	8.914	6.7×10 ⁻⁷	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	3.7×10 ⁻⁷	1.0×10 ⁻⁷	0.913	8.058	2.1×10 ⁻⁶	Sí
120	Sri Lanka (reservorio)	15	2.4×10 ⁻⁷	4.9×10 ⁻⁸	0.946	10.556	9.6×10 ⁻⁸	Sí
73	George (lago)	15	4.6×10 ⁻⁷	7.9×10 ⁻⁸	0.961	12.478	1.3×10 ⁻⁸	Sí
30	Florida (plataforma)	15	1.0×10 ⁻⁷	3.2×10 ⁻⁸	0.889	7.003	9.3×10 ⁻⁶	Sí
116	Cayo Looe (arrecife)	15	-9.1×10 ⁻⁸	2.8×10 ⁻⁸	0.890	7.052	8.6×10 ⁻⁶	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	2.6×10 ⁻⁷	9.0×10 ⁻⁹	0.998	62.326	1.7×10 ⁻¹⁷	Sí
123	Paraná (río)	15	6.1×10 ⁻⁶	7.1×10 ⁻⁷	0.982	18.587	9.6×10 ⁻¹¹	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	3.9×10 ⁻⁷	2.2×10 ⁻⁷	0.739	3.954	1.6×10 ⁻³	Sí
110	Bali (océano)	15	4.2×10 ⁻⁷	8.0×10 ⁻⁸	0.953	11.358	4.0×10 ⁻⁸	Sí
118	Vírgenes (islas)	15	-1.6×10 ⁻⁸	2.5×10 ⁻⁸	0.367	1.421	1.8×10 ⁻¹	No

*Prueba t-Student, p=0.05, bilateral, t crítico=2.16. H₀:b=0.

Tabla 5. Regresión lineal simple entre ED y la ascendencia de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	I.C.95%	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	4.7×10 ⁻⁷	5.0×10 ⁻⁸	0.985	20.254	3.2×10 ⁻¹¹	Sí
93	Tongoy (bahía)	15	7.0×10 ⁻⁷	1.6×10 ⁻⁷	0.938	9.752	2.4×10 ⁻⁷	Sí
59	Awasa (lago)	15	1.3×10 ⁻⁶	5.6×10 ⁻⁷	0.821	5.187	1.8×10 ⁻⁴	Sí
122	Garona (río)	15	-7.2×10 ⁻⁷	1.0×10 ⁻⁶	0.389	1.521	1.5×10 ⁻¹	No
83	Sakumo (laguna)	15	9.9×10 ⁻⁶	2.5×10 ⁻⁶	0.919	8.418	1.3×10 ⁻⁶	Sí
89	Celestún (laguna)	15	4.0×10 ⁻⁶	8.6×10 ⁻⁸	0.999	101.088	3.3×10 ⁻²⁰	Sí
97	Maputo (bahía)	15	-7.9×10 ⁻⁶	1.8×10 ⁻⁶	0.933	9.371	3.8×10 ⁻⁷	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	7.6×10 ⁻⁷	2.0×10 ⁻⁷	0.912	8.008	2.2×10 ⁻⁶	Sí
120	Sri Lanka (reservorio)	15	7.6×10 ⁻⁷	1.6×10 ⁻⁷	0.947	10.606	9.1×10 ⁻⁸	Sí
73	George (lago)	15	1.4×10 ⁻⁶	2.4×10 ⁻⁷	0.964	12.996	8.0×10 ⁻⁹	Sí
30	Florida (plataforma)	15	4.1×10 ⁻⁷	1.3×10 ⁻⁷	0.882	6.760	1.3×10 ⁻⁵	Sí
116	Cayo Looe (arrecife)	15	-3.2×10 ⁻⁷	9.8×10 ⁻⁸	0.890	7.020	9.1×10 ⁻⁶	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	8.9×10 ⁻⁷	2.9×10 ⁻⁸	0.998	65.597	8.9×10 ⁻¹⁸	Sí
123	Paraná (río)	15	1.9×10 ⁻⁵	2.3×10 ⁻⁶	0.980	17.545	2.0×10 ⁻¹⁰	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	7.8×10 ⁻⁷	4.1×10 ⁻⁷	0.749	4.078	1.3×10 ⁻³	Sí
110	Bali (océano)	15	6.7×10 ⁻⁷	1.2×10 ⁻⁷	0.955	11.641	3.0×10 ⁻⁸	Sí
118	Vírgenes (islas)	15	-6.3×10 ⁻⁸	1.0×10 ⁻⁷	0.353	1.359	2.0×10 ⁻¹	No

*Prueba t-Student, p=0.05, bilateral, t crítico=2.16. H₀:b=0.

Tabla 6. Regresión lineal simple entre ED y la producción primaria requerida para sostener los consumos de 17 redes tróficas acuáticas. Prueba de comparación de pendientes, n representa el número de modelos Ecopath obtenidos de la simulación con Ecosim.

No	Red trófica	n	b	I.C.95%	R ²	t-Student	p	Rechazo*
119	Broa (reservorio)	15	7.3×10 ⁻⁵	1.4×10 ⁻⁵	0.912	11.589	3.2×10 ⁻⁸	Sí
93	Tongoy (bahía)	15	2.1×10 ⁻⁶	5.3×10 ⁻⁷	0.850	8.596	1.0×10 ⁻⁶	Sí
59	Awasa (lago)	15	7.6×10 ⁻⁶	3.4×10 ⁻⁶	0.636	4.768	3.7×10 ⁻⁴	Sí
122	Garona (río)	15	-4.0×10 ⁻⁶	6.8×10 ⁻⁶	0.111	1.275	2.2×10 ⁻¹	No
83	Sakumo (laguna)	15	2.4×10 ⁻⁵	6.1×10 ⁻⁶	0.848	8.506	1.1×10 ⁻⁶	Sí
89	Celestún (laguna)	15	1.1×10 ⁻⁵	2.6×10 ⁻⁷	0.998	89.239	1.6×10 ⁻¹⁹	Sí
97	Maputo (bahía)	15	-2.5×10 ⁻⁵	6.8×10 ⁻⁶	0.834	8.077	2.0×10 ⁻⁶	Sí
108	Pacífico Central (océano)	15	3.7×10 ⁻⁶	1.0×10 ⁻⁶	0.828	7.900	2.6×10 ⁻⁶	Sí
120	Sri Lanka (reservorio)	15	2.2×10 ⁻⁶	5.0×10 ⁻⁷	0.877	9.618	2.8×10 ⁻⁷	Sí
73	George (lago)	15	4.9×10 ⁻⁶	8.5×10 ⁻⁷	0.923	12.449	1.3×10 ⁻⁸	Sí
116	Cayo Looe (arrecife)	15	-1.2×10 ⁻⁶	4.0×10 ⁻⁷	0.764	6.479	2.1×10 ⁻⁵	Sí
117	Caribe Mexicano (arrecife)	15	2.7×10 ⁻⁶	1.1×10 ⁻⁷	0.995	52.217	1.7×10 ⁻¹⁶	Sí
123	Paraná (río)	15	9.7×10 ⁻⁵	9.8×10 ⁻⁶	0.972	21.370	1.6×10 ⁻¹¹	Sí
48	Sarawak (plataforma)	15	9.2×10 ⁻⁶	5.4×10 ⁻⁶	0.513	3.700	2.7×10 ⁻³	Sí
110	Bali (océano)	15	1.0×10 ⁻⁵	2.1×10 ⁻⁶	0.894	10.483	1.0×10 ⁻⁷	Sí
118	Vírgenes (islas)	15	-1.8×10 ⁻⁷	2.7×10 ⁻⁷	0.142	1.465	1.7×10 ⁻¹	No

*Prueba t-Student, p=0.05, bilateral, t crítico=2.16. H₀:b=0.

3.4.3. Simulación de la intensidad de pesca

Los efectos de la pesca sobre la biomasa de los depredadores tope y su propagación en el resto de los grupos funcionales del sistema se midieron a través del índice *ED*. Se utilizaron las mismas 10 redes tróficas simuladas para determinar el índice *SDB* (sección 3.2.2).

En la mayoría de las redes tróficas se observa que el índice *ED* inicia con un aumento, alcanza un valor máximo, luego disminuye y se mantiene más o menos

constante (Fig. 20). Solo en la red trófica de bahía y reservorio (Modelos No. 93 y 119) el índice ED tiene un comportamiento diferente al resto.

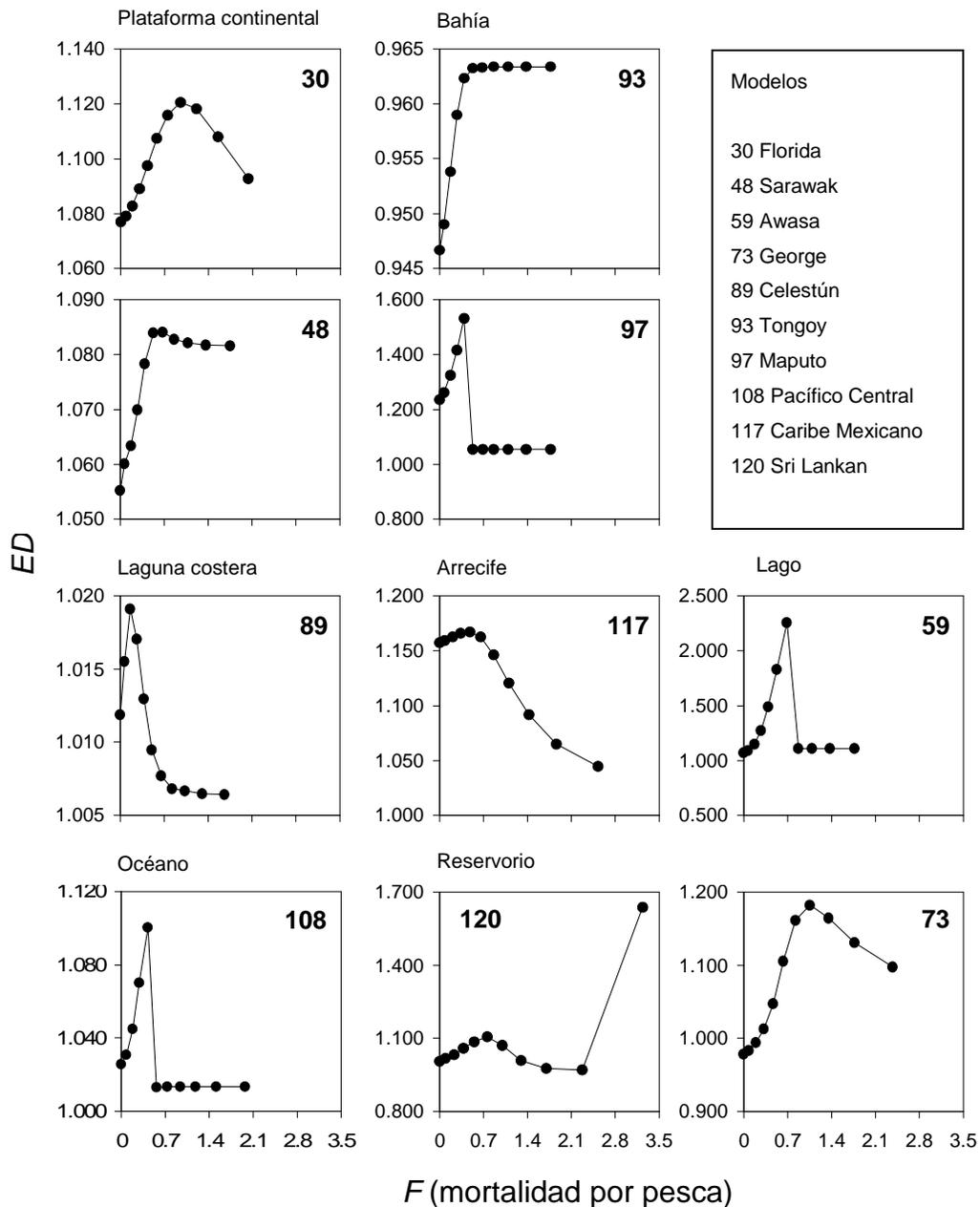


Figura 20. Efecto de la mortalidad por pesca en la elasticidad de la demanda de energía (ED) de 10 redes tróficas simuladas con Ecosim. Se aplicó un cambio en la intensidad de pesca sobre el depredador tope de cada sistema. Cada punto representa un modelo trófico Ecopath balanceado, la simulación inicia desde el modelo original que tiene un $F=0$.

4. DISCUSIÓN

4.1. Flujos y biomasa de las redes tróficas

Aún con las diferencias geográficas entre los ecosistemas acuáticos marinos y continentales, y las distintas presiones antropogénicas a las que cada uno está sujeto, la biomasa de las redes tróficas (suma de las biomasa de los grupos funcionales vivos), mostró una distribución de tipo log-normal con una tendencia central sesgada a la derecha, similar a la distribución de las masas corporales de la fauna en una escala continental y global (Hemmingsen, 1934 sensu Blackburn & Gaston, 1998; Brown & Maurer, 1989; Brown *et al.*, 1993; Blackburn & Gaston, 1994). A una menor escala, la distribución de biomasa de las redes tróficas puede ser claramente diferenciada con la distribución de masas corporales de una especie en particular (o población), por ejemplo con la distribución de la masa corporal de los mamíferos marinos (Blackburn & Gaston, 1998). Esto es debido a que las redes tróficas son altamente diversas, poseen compartimientos con distinto número de especies y de varios órdenes de magnitud.

Según Blackburn & Gaston (1998), existen varias hipótesis para explicar las diferentes formas en que se distribuye la masa corporal de las especies. Una que destaca es la hipótesis de conversión de energía que indica que las restricciones alométricas reflejan la eficiencia con la que se obtienen los recursos y se convierten dentro de la progenie. Dicha restricción está determinada por dos exponentes ($b_0=0.75$ y $b_1=-0.25$), el primero indica que la masa se escala con la tasa de adquisición de energía en excedente de las necesidades de mantenimiento, y el segundo que la masa se escala con la tasa de transformación de energía dentro del trabajo reproductivo. Ambos exponentes determinan la masa óptima para un grupo de organismos descendientes de un ancestro común. Dicha hipótesis permite describir la distribución de frecuencias del tamaño corporal de diferentes especies, y cómo la mayoría de las especies tienden a ganar masa corporal que es lo más eficiente cuando existe una restricción adicional que es la disponibilidad de energía y

competencia interespecífica. Lo anterior permite sugerir que la distribución de biomásas de las redes tróficas podría estar delimitada por una restricción alométrica correspondiente al metabolismo de los ecosistemas. Es decir, que el comportamiento del ecosistema medido a través de los flujos de salida, es un factor importante para la distribución de biomásas, la cual es explicada cuantitativamente por el exponente de escalamiento metabólico inter-ecosistémico.

Los análisis de distribución de frecuencias sugieren la importancia de realizar más de una prueba de normalidad para corroborar la significancia estadística de los datos. Mientras la prueba de Kolmogorov-Smirnov indicó normalidad para las distribuciones de valores de flujos y biomásas, la prueba de Jarque-Bera mostró lo contrario para los datos de flujos, aún cuando el coeficiente de asimetría y el mismo histograma, parecían indicar una tendencia más central que los datos de biomasa. Dicha prueba sustenta de manera formal la representación de los residuos que se hace en un gráfico de probabilidad normalidad "Q-Q" (Bera & Jarque, 1981). En este sentido, es recomendable apoyarse con un gráfico de función de distribución normal para detectar y explicar los datos anómalos como en el caso del modelo de Laguna de Términos. En la prueba de normalidad sólo se excluyó la red trófica de Laguna de Términos, ya que su biomasa y metabolismo fue significativamente inferior a las demás redes. Se considera que esta red trófica (Rivera-Arriaga *et al.*, 2003) tiene poca representación del comportamiento general del ecosistema, debido a que su estudio está enfocado a una de cinco secciones del sistema (mangles y pastos marinos en Boca De El Carmen) de acuerdo con lo descrito por Yáñez-Arancibia & Day (1982).

4.2. Balance de la oferta y demanda de energía

El análisis del índice *SDB* para los modelos estáticos Ecopath, muestra que la mayoría de las redes tróficas tienen una sobreoferta de recursos, que de acuerdo con Bendoricchio & Palmeri (2005), es característico de sistemas con alta proporción

en sus tasas de suministro/demanda, redes altamente indirectas caracterizadas por el incremento de flujo hacia detritus y un mayor costo de mantenimiento del sistema. Esto es posible debido a la naturaleza de los sistemas acuáticos, los cuales poseen un recurso de energía ilimitado (proveniente de la radiación solar) que ingresa a través de los productores primarios y se transfiere entre los componentes del sistema dispuestos eficientemente en un sustrato tridimensional. La distribución de los valores del índice *SDB* de las 124 redes tróficas analizadas concuerda con lo reportado por Bendoricchio & Palmeri (2005), quienes describen una tendencia central unitaria con 33 redes tróficas.

4.2.1. Efecto de la agregación sobre el índice *SDB*

Varios autores han señalado las consecuencias que tiene la agregación de compartimientos tanto en la topología de la red (Jordán & Osváth, 2009), como en las estimaciones del modelo, lo cual podría generar distintas opiniones sobre la posible estructura y funcionamiento de los ecosistemas, particularmente en el crecimiento y desarrollo según el contenido de información medido con el índice de ascendencia (Opitz, 1993; Abarca-Arenas & Ulanowicz, 2002; Baird *et al.*, 2009). Abarca-Arenas & Ulanowicz (2002) señalan que la ascendencia de un sistema puede ser afectada por el número y composición de los compartimientos, de manera que esta alcanza un valor mínimo y se mantiene con una agregación de menos de 29 compartimientos. También muestran la importancia del grupo de microbios, ya que una agregación de bacterias y ciliados produce una caída fuerte en dicho indicador.

Morissette (2007) considera que la calidad de los datos (medida con el índice pedigrí *sensu* Christensen & Walters, 2004) juega un papel importante en las estimaciones de un modelo trófico, señalando que los modelos de alta calidad, permiten hacer mejores predicciones de los cambios de biomasa durante una simulación. Sin embargo, esto es cuestionable debido a que el índice pedigrí mide

arbitrariamente la calidad en cuanto al origen de los datos, pero no dice nada con respecto a las características topológicas o funcionales del modelo.

Begon *et al.* (2006) consideran que el progreso en el entendimiento de las redes alimentarias depende críticamente de la calidad de los datos tomados en el campo y de la resolución taxonómica utilizada. En este sentido, la calidad de los modelos Ecopath en cuanto al nivel de representatividad de un ecosistema depende del número de compartimientos que se utilicen. Sin embargo, el nivel de representatividad también puede depender de los objetivos del estudio, sea para describir un ecosistema, donde se procura tener el menor número de especies por compartimientos, o la evaluación de un recurso en particular (especies agregadas con excepción del recurso específico). El criterio de agregación se considera un factor importante en la construcción de modelos, habiendo casos donde las especies pueden ser agregadas por edades (Palomares *et al.*, 1993) como por tamaños (Opitz, 1993).

En este trabajo se parte de modelos tróficos publicados que representan diferentes épocas y lugares alrededor del mundo, y que tienen un número variado de compartimientos con distinta composición. Si bien el objetivo de este trabajo no es el estudio minucioso de la agregación, sí se considera importante explicar por lo menos si los valores de los índices *SDB* y *ED* están influenciados por el tamaño de las redes tróficas, medido este como el número de compartimientos que contienen.

El análisis ANOVA mostró que el tamaño de la red trófica tiene influencia en el índice *SDB* sólo para modelos tróficos con menos de diez compartimientos. Estos modelos representan sistemas cerrados (lagos), en los que es posible que el criterio de agregación durante la construcción del modelo trófico, se haya debido a causas naturales (como una baja riqueza de la comunidad). Aún cuando existe una significancia estadística (corroborado con la prueba de Tukey) que indica que el nivel de agregación taxonómica de los modelos analizados influye en la variabilidad del índice *SDB*, es posible utilizar dicho índice para hacer comparaciones entre sistemas

que tienen más de diez compartimientos. Considerando esto, solo las redes tróficas más agregadas contribuyen a la tendencia central observada ($SDB \approx 1$).

Para tratar de explicar la influencia que tienen las redes tróficas menos agregadas sobre el índice SDB , particularmente de aquellas con el índice más alto, a continuación se describen algunos atributos y aspectos referentes a la construcción de los modelos tróficos.

Para la red trófica del Lago Malawi que tuvo el índice más alto ($SDB=2.47$) el autor (Degnbol, 1993), reconoce que el grupo fitoplancton tiene una proporción muy alta de P/B ($=502 \text{ año}^{-1}$), lo cual considera una estimación incorrecta aún cuando las muestras tomadas de forma independiente producen una estimación alta (300 año^{-1}). Sin embargo, señala que según datos no publicados, la producción primaria fue inusualmente alta para el tiempo y el área de estudio, lo cual podría ser la razón de los valores tan altos. Además que el autor no consideró las estimaciones de captura debido a su magnitud insignificante (0.01 g/m^2), lo que sugiere un menor uso de los recursos del sistema. Lo mismo podría pasar con la red trófica del Lago Tanganica (Moreau *et al.*, 1993b), la cual tiene un índice SDB alto en sus dos modelos correspondientes a los periodos 1974-1976 ($SDB=2.45$) y 1980-1983 ($SDB=1.96$). Los autores utilizan en estos modelos una proporción de P/B alta en el grupo fitoplancton ($P/B=450 \text{ año}^{-1}$). Otro ejemplo es el modelo trófico del Lago Turkana con un índice SDB alto en los modelos del periodo 1973 ($SDB=1.54$) y 1987 ($SDB=1.28$).

Al parecer las redes tróficas de menor tamaño (con menos grupos) y que tienen un grupo fitoplancton con un P/B alto, producen valores altos en SDB . Los modelos tróficos que tienen más de 10 grupos funcionales y un P/B (para fitoplancton) tan alto como los modelos tróficos más pequeños (≤ 10 grupos), tienen un índice SDB menor. Por ejemplo, la red trófica del Lago Chad con 15 compartimientos (>10) y un P/B de 365 año^{-1} (Palomares *et al.*, 1993), tiene un índice bajo (SDB de 0.43). Otro ejemplo es la red trófica del Lago Victoria con 16 grupos funcionales y un P/B de 365 año^{-1} (Moreau *et al.*, 1993a), tiene un SDB de 0.63. Lo anterior sugiere que un valor alto de

P/B del fitoplancton incrementa el valor del índice *SDB*, si y sólo si, el modelo trófico tiene menos de 10 compartimientos. Esto explica la dispersión de valores altos de *SDB* para las redes tróficas de menor tamaño. En este sentido se considera que las estimaciones de biomasa de fitoplancton juegan un papel importante para la construcción de los modelos tróficos con pocos grupos funcionales, ya que pueden producir sobrestimaciones (*SDB*) con respecto a los modelos tróficos más complejos. Esto sugiere evitar en lo posible la agregación de compartimientos para ecosistemas acuáticos en los que existe una baja riqueza.

4.2.2. Caracterización dinámica del balance en la oferta y demanda

4.2.2.1. Efecto ambiental

Una vez que se estimó el balance entre la oferta y demanda de energía en 124 modelos, se seleccionó un par de cada tipo de sistema (en total 17 modelos) y que estuvieran más cercanos a la recta de regresión en la relación de flujos de salida y biomasa (Fig. 16). Con esto se asume que los sistemas que siguen estrictamente dicha tendencia, tienen una actividad metabólica relativa a su tamaño, y por lo tanto, su capacidad de respuesta es atribuible a factores intrínsecos relacionados con su estructura y funcionamiento, más que a las condiciones ambientales locales o de logística en la construcción de los modelos tróficos (e.g. agregación taxonómica). En contraste, los factores extrínsecos podrían explicar en buena medida el comportamiento de las redes tróficas más alejadas de la tendencia central del escalamiento metabólico.

El análisis del índice *SDB* en función del forzamiento climático para la mayoría de las 17 redes tróficas simuladas mostró una relación proporcional directa en el 65% de los casos. También cabe mencionar que cada modelo exhibe una tendencia asintótica hacia un valor máximo de *SDB*. Esto sugiere que los ecosistemas acuáticos sometidos a perturbaciones climáticas similares a las del índice *LOTIe*,

podrían experimentar una variación en el balance de la oferta y demanda de sus recursos, oscilando entre niveles de energía mínima y máxima. Estos niveles posiblemente constituyen un umbral en la estructura y funcionamiento del ecosistema que puede ser relacionado con su capacidad de carga, y que de acuerdo con Odum (1985), el ecosistema podría experimentar uno de sus posibles estadios serales. El resultado obtenido en los experimentos de simulación permite respaldar lo observado por Bendoricchio & Palmeri (2005) en cuanto a que el índice es sensible a cambios en la sucesión estacional y perturbaciones ambientales.

Dos modelos tróficos mostraron una relación significativamente negativa entre el *SDB* y *LOTIe* (Bahía de Tongoy y Estrecho de Bali), y cuatro modelos no mostraron tendencia significativa (Plataforma Continental del Oeste de Florida, Océano Pacífico Central, Reservorio de Broa y Lago Awasa).

En el modelo del sistema de la Plataforma Continental del Oeste de Florida un factor que podría explicar la falta de tendencia de *SDB* y *LOTIe* es el fenómeno de oscurecimiento de la capa fótica debido al afloramiento masivo de fitoplancton que cubre temporalmente la superficie del océano de esa zona (Okey *et al.*, 2004). Es posible que la naturaleza y efecto de estos afloramientos no se relacione con los cambios en la temperatura pero si con la disponibilidad de nutrientes, y por ello las tasas de producción del fitoplancton causan una respuesta diferente en el balance de energía. Ya que se ha reportado que dicho sistema está fuertemente influenciado por los aportes de nutrientes provenientes por ríos como el Mississippi lo que tiende a incrementar la productividad primaria (Muller-Karger *et al.*, 1991, Gilbes *et al.*, 1996, y Del Castillo *et al.*, 2000 en Okey *et al.*, 2004). Otros subsidios energéticos como el hierro proveniente de la arena transportada vía aérea desde el desierto del Sahara, favorece la fijación de nitrógeno por las cianofitas (Lenes *et al.*, 2001 y Walsh & Steidinger, 2001 en Okey *et al.*, 2004).

En términos de sucesión del ecosistema sensu Odum (1985), se considera que aquellas redes tróficas que no mostraron un patrón de cambio con tendencia

asintótica en el balance de la oferta y demanda de energía ante la variación de la temperatura, son sistemas propensos a experimentar una sucesión de tipo autógena más que de tipo alógena. La sucesión autógena sugiere que los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema están influenciados más por factores intrínsecos de la comunidad que por factores extrínsecos como cambios en el ambiente que promueven la evolución del sistema. En este sentido, se asume que el forzamiento en las tasas de producción del fitoplancton no tuvo un efecto significativo en la estructura y funcionamiento del ecosistema medido a través del índice *SDB*. Estas explicaciones se basan en cuestiones teóricas originadas desde un enfoque holístico y podrían ser corroboradas apoyándose en una visión reduccionista que permita una revisión más detallada para estos sistemas. En este caso algunas redes tróficas no respondieron de forma similar a los cambios de temperatura, lo que sugiere que otros factores independientes de la temperatura podrían jugar un papel más importante en la estructura y funcionamiento del sistema, lo que justifica la investigación de otros factores, quizá locales, que permitan respaldar o rechazar las hipótesis sobre sucesión.

Por otra parte, la simulación de la red trófica del Pacífico Central fue la única que generó en el año 17 flujos de respiración negativa y altas eficiencias de conversión alimenticia ($P/Q \approx 1$). Es importante mencionar que el año 17 (1962) en la serie de tiempo de temperatura es el año más frío, lo que sugiere pueda tener un efecto en los cambios de biomasa. El factor de forzamiento (*LOTI_e*) aún cuando afecta directamente a la tasa de producción de los productores primarios, sus efectos se propagan a través de la red modificando los consumos de los grupos de niveles tróficos superiores. Christensen *et al.*, (2005) señalan que cuando se obtienen valores negativos en los flujos de respiración, se está violando la ecuación de consumo ($Q=P+R+U$), donde los cocientes de eficiencia de conversión alimenticia (P/Q) y de la proporción de alimento no asimilado (U/Q) exceden la unidad, ocasionando que el cociente de Respiración/Consumo, y por consiguiente la respiración tenga un valor negativo. Este efecto se vincula estrechamente con la conversión alimenticia del grupo particular donde se observa este efecto. Este

problema puede ser corregido en los principios de la construcción y balanceo del modelo trófico con la modificación de algunos de los parámetros iniciales del modelo (P/B, Q/B o U) reduciendo así la conversión alimenticia del grupo en particular.

4.2.2.2. Efecto de la pesca

Todas las redes tróficas mostraron tres patrones en el comportamiento dinámico del índice *SDB* al aumentar la intensidad de pesca del depredador tope. El primer patrón consiste en que en los últimos años de la simulación el índice *SDB* fue casi constante (Fig. 14). El segundo patrón consiste en un aumento inicial en la sobreoferta de recursos, seguido de una disminución al final. En el tercer patrón se observa una disminución inicial en la sobreoferta, seguida de un ligero aumento. Estos patrones se conservan entre los diferentes tipos de ecosistemas acuáticos (marinos y de agua dulce) los cuales han sido afectados a través de un depredador tope al que se le ha extraído gradualmente su biomasa hasta alcanzar un máximo del 80% de la original.

En cada paso (año) de la simulación, la mortalidad por pesca del depredador tope de cada ecosistema fue diferente, esto debido a que poseen distinta biomasa y niveles de mortalidad natural. Aún con ello, para todos estos grupos se procuró un mismo efecto gradual en la disminución de su biomasa a través de la tendencia exponencial característica del modelo de tasa de captura de Ricker (1975). En consecuencia, la diferencia entre los tres patrones observados no es adjudicable a la tasa de cosecha, sino a factores asociados con atributos relacionados a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas.

Para tratar de explicar el primer patrón observado, se revisaron los modelos tróficos, encontrando que el número de compartimientos para calcular el índice *SDB* es diferente (con un compartimiento) del modelo trófico inicial (Fig. 14). La diferencia corresponde a un grupo menos que es el depredador tope, el cual fue excluido

automáticamente (con el algoritmo para calcular *SDB*) debido a que los datos utilizados para el cálculo el índice tuvieron valores menores que un kilogramo ($<0.0005 \text{ t/km}^{-2}\text{año}^{-1}$). La exclusión del compartimiento se debió a que el programa “Ecopath with Ecosim” realiza un redondeo automático de las estimaciones, por lo que valores muy bajos en los flujos y biomásas (<0.0005) aparecen como datos nulos.

Las estimaciones muy pequeñas parecieran no ser importantes (<0.0005), pero no poder considerarlas (por limitación del algoritmo) repercute en la estimación del índice *SDB*. Un ejemplo es el modelo de un sistema de reservorio (Modelo No. 120; Fig. 14), en el que la decisión de incluir o no incluir el grupo funcional “Top predators” por tener biomásas muy pequeñas, repercute en diferentes estimaciones del índice *SDB*. Para poder incluir al grupo “Top predators” fue necesario cambiar el número de decimales en las cifras estimadas por el programa Ecopath, el cual por defecto muestra tres. De esta manera, para el año 40 se ajustaron seis cifras decimales que corresponden a cantidades en gramos de biomasa y flujos de salida del grupo ($B=0.000008 \text{ t/km}^{-2}$ y $E_{\text{out}}=0.00005 \text{ t/km}^{-2}\text{año}^{-1}$). Para el año 45, la biomasa y el flujo de salida disminuyeron aún más, por lo que tuvieron que ajustarse nueve cifras decimales que corresponden a cantidades en miligramos ($B=0.000000003 \text{ t/km}^{-2}$ y $E_{\text{out}}=0.000000024 \text{ t/km}^{-2}\text{año}^{-1}$). Para el último año de la simulación (50) la biomasa y flujo de salida del grupo fue tan baja que el programa Ecopath no permite visualizarlas (debido a la restricción a 9 decimales), por lo que el índice *SDB* obtenido corresponde a un modelo con 16 grupos. La decisión de utilizar cifras redondeadas de las biomásas y flujos puede repercutir en malas interpretaciones del índice *SDB*, particularmente en subestimaciones del índice cuando las biomásas de los grupos de los niveles tróficos más altos son muy pequeñas. Esto permite sugerir que el segundo patrón del índice *SDB* es confiable para la mayoría de las redes tróficas (6 de 10), y consiste en un aumento inicial en la sobreoferta de recursos hasta un valor máximo, seguido de una disminución. Dicha disminución se asume que no es mayor a la observada con las estimaciones de *SDB*, y también se asume que no alcanza un valor menor que el *SDB* del modelo trófico inicial ($F=0$).

Para las redes tróficas que mostraron el tercer patrón en el índice *SDB* (Modelos No. 30, 48, 97 y 108; Fig. 14), el cual consiste al principio de la simulación en una disminución y luego en un aumento en la sobreoferta de recursos, a partir del año 30 no se incluye al depredador tope, con excepción del modelo No. 108 que fue a partir del año 10. Para estas redes tróficas se asume un patrón de *SDB* que consiste solamente en una disminución de la sobreoferta hacia un valor menor que el del modelo inicial ($F=0$).

Los experimentos de simulación en las redes tróficas mostraron que el índice *SDB* responde al efecto ocasionado por el cambio en la intensidad de pesca en el grupo de mayor nivel trófico. Sugiriendo que un constante aumento en la intensidad de pesca puede llevar a una disminución o aumento en la disponibilidad de los recursos, dependiendo del grupo impactado. Los resultados permiten respaldar las observaciones en modelos tróficos estáticos que fueron construidos para representar ecosistemas en diferentes épocas. Como ejemplo, la red trófica del Lago Victoria (Moreau *et al.*, 1993a), que presenta dos modelos tróficos construidos en diferentes periodos de estudio, muestra un índice *SDB* que disminuye entre una época (1971-1972, $SDB=0.85$) y otra (1985-1986, $SDB=0.63$). Los autores mencionan que en la primera época, las pesquerías en el sector de Kenia, fueron poco aprovechadas y que para mediados de la década de 1980 algunas especies desaparecieron completamente de la pesquería, mientras que otras pasaron a ser dominantes en las capturas. Otros ejemplos son los modelos del Lago Tanganica (Moreau *et al.*, 1993b) y del Lago Turkana (Kolding, 1993), cada uno con dos versiones correspondientes a dos épocas diferentes. Se observa que el índice *SDB* disminuye conforme transcurre el tiempo. Esto también sugiere que el índice *SDB* refleja el efecto acumulado de la presión pesquera de los ecosistemas acuáticos a lo largo del tiempo.

En todo caso, aunque los cambios del índice *SDB* en condiciones extremas pueden deberse a limitaciones del algoritmo, la tendencia de cambio del índice *SDB* como reflejo de los cambios metabólicos del ecosistema al verse afectados por una perturbación intensa es un rasgo consistente entre modelos. Esto sugiere que se

trata de un índice sensible a cambios metabólicos colocándolo como un potencial indicador a nivel de ecosistema. En todo caso, en niveles intermedios de perturbación, el patrón de cambio es identificable, mientras que los procesos detrás de perturbaciones extremas, incluso la desaparición de grupos funcionales, requieren de mayor investigación.

4.3. Escalamiento del metabolismo de los ecosistemas

Palmeri & Bendoricchio (2005) proponen una forma de medir el balance entre la oferta y demanda de la energía interna de un ecosistema, adoptando el supuesto de escalamiento potencial de $3/4$ de redes directas y perfectamente balanceadas (Banavar *et al.*, 2002). El índice *SDB*, concebido originalmente por Palmeri & Bendoricchio (2005), es un exponente de la relación logarítmica entre la biomasa y los flujos de los compartimientos de una red trófica. Es un indicador que refleja el metabolismo individual del sistema (intra-ecosistema), pero de acuerdo con estos autores no puede ser considerado como una propiedad del escalamiento del metabolismo de los ecosistemas (inter-ecosistema) ya que refleja la variabilidad intrínseca de cada sistema (variación entre los compartimientos). Siguiendo con este razonamiento, la producción, respiración y el flujo a detritus son los atributos principales del flujo de energía que sale de los compartimientos, y pueden ser asociados como procesos anabólicos y catabólicos del metabolismo.

La producción contribuye a la estructuración del sistema, ya que es energía que se vuelve disponible a través de los consumos internos, por lo que puede considerarse como una medida del anabolismo. La respiración por su parte es energía libre, derivada tanto de la actividad física, como de los procesos fisiológicos del organismo, por lo que es asociada a procesos catabólicos.

El flujo de energía destinado al detritus proviene del alimento no asimilado y productos de desgaste de la reproducción, así como de la mortalidad natural

relacionada a causas distintas de la depredación (e.g. enfermedad y senectud), entre otros. En algunos ecosistemas (e.g. estuarios) el detritus juega un papel determinante, ya que una parte importante se recicla y contribuye a la estructura y función del sistema, por lo que puede ser asociado a un proceso anabólico. Wolff *et al.*, (2000) sugieren que una parte significativa de la producción del sistema se utiliza indirectamente a través del detritus, señalando que la producción de muchos grupos no se utiliza directamente y se destina al detritus, donde luego es utilizada por los grupos. Algunos autores mencionan que la capacidad de reutilización del detritus está fuertemente ligada a la estabilidad del sistema, jugando un papel de reservorio de energía que se asocia también a resiliencia (DeAngelis, 1980; Christensen & Pauly, 1992). Aunque también se ha observado que un alto reciclaje (>20%) puede disminuir la estabilidad según el overhead del sistema (Christensen & Pauly, 1993).

Para observar la tendencia del escalamiento metabólico de los ecosistemas acuáticos y verificar su correspondencia con el exponente $3/4$ del metabolismo interespecífico (Kleiber, 1932; Hemmingen, 1960) o regla de Kleiber (Banavar *et al.*, 2010), se utilizó el enfoque de red directa de Banavar *et al.*, (2002a). Para ello se excluyeron del análisis el flujo a detritus que representa un flujo de retroalimentación y es característico de una red indirecta. Sin embargo, no significa restar importancia al detritus y no considerar su influencia sobre el sistema, ya que la energía distribuida en la red trófica proviene tanto de los productores primarios como del detritus, por lo que la energía que se transfiere mediante la depredación (consumos), y que es una parte de la producción de las presas (otra se exporta por pesca o migración), tiene su origen en el detritus.

El escalamiento metabólico de los ecosistemas es medido a partir de la suma de biomasa de los grupos biológicos vivos, por lo que no se considera la biomasa del compartimiento de detritus. Considerando que los compartimientos afectan al metabolismo del ecosistema a través las tasas de suministro y demanda (Bendorichio & Palmeri, 2005) el detritus a diferencia del resto de los grupos, no cuenta con una tasa de suministro y demanda que dependa de un metabolismo

propio, siendo su biomasa el producto de la eficiencia metabólica del resto de los grupos. Un aspecto importante en la construcción de los modelos tróficos Ecopath es que el detritus es un compartimiento que viene por defecto aún cuando se carece de una estimación de su biomasa (Christensen & Pauly, 1992), y que puede ser estimada empíricamente (Pauly *et al.*, 1993). En algunos modelos tróficos (e.g. Laguna de Maspalomas), la biomasa del detritus es introducida como una importación para el sistema (Moreno & Castro, 1998).

La relación entre el logaritmo del flujo de salida y biomasa total del sistema, indica que el metabolismo de los ecosistemas se escala de forma alométrica con la biomasa a través de un exponente “inter-ecosistémico” de $3/4$ ($b=0.72$) que obedece a la regla de escalamiento metabólico interespecífico descrito originalmente por Kleiber (1932).

Para el análisis del escalamiento del metabolismo fue necesario excluir las redes tróficas del Estuario Caeté y Laguna de Maspalomas, ya que los resultados de la parametrización no coincidían con lo descrito en la literatura. Para el Estuario Caeté el modelo trófico calculó un flujo de exportación de $522 \text{ t/km}^2/\text{año}$ (y una biomasa sin detritus de $13,135 \text{ t/km}^2$) mucho menor que $2,186 \text{ t/km}^2/\text{año}$ (y B sin detritus de $13,132 \text{ t/km}^2$) reportado en la literatura por Wolff *et al.*, (2000). Para Laguna de Maspalomas el modelo trófico calculó una producción del sistema de $29 \text{ t/km}^2/\text{año}$ (B sin detritus de $2,032 \text{ t/km}^2$), lo que también es mucho menor que $172 \text{ t/km}^2/\text{año}$ (B sin detritus de $2,032 \text{ t/km}^2$) reportado en la literatura (Moreno & Castro, 1998). En ambos casos el alejamiento de la tendencia podría ser debido a una subestimación de los flujos de energía, ya que como se observó, las mayores diferencias son con la estimación del flujo que sale de los compartimientos y no con la biomasa de los compartimientos. El error observado en la variable dependiente es consistente con el método de mínimos cuadrados del análisis de regresión lineal simple, donde se asume la existencia de error para la ordenada.

Se revisaron los datos de los modelos tróficos del Estuario Caeté y Laguna de Maspalomas y no se encontraron errores evidentes en la información de entrada. Lo que sugiere que las diferencias entre lo estimado con los modelos tróficos en este estudio y lo reportado en la literatura respecto a dichos modelos, podrían deberse al proceso de estimación cuyas causas pueden ser diversas; más aún que entre ecosistemas, los ajustes de las distintas versiones del software de Ecopath.

4.3.1. Explicaciones sobre el exponente de escalamiento 3/4

Desde Rubner (1879) y Kleiber (1932) el escalamiento metabólico de los sistemas biológicos ha sido un tema de gran interés. Algunos autores han procurado dar un sentido biológico al exponente alométrico de 3/4. West *et al.*, (1997, 1999) desarrollaron un modelo (“WBE” de las siglas en inglés de los autores West, Brown y Enquist) del sistema de distribución de recursos para explicar el escalamiento de las tasas metabólicas en animales y plantas. Señala que el exponente es afectado por la geometría de la red que es de ramificación fractal (*e.g.* sistema vascular) y por la resistencia hidrodinámica (*e.g.* la sangre que transporta metabolitos). El modelo de WBE describe cómo la eficiencia en el transporte de recursos disminuye con el tamaño de la red, y su forma fractal ajustada a un espacio optimizado es asumida como un proceso de selección natural de los sistemas biológicos (West & Brown, 2004, 2005).

Banavar *et al.*, (2010) consideran algunas modificaciones significativas al modelo de WBE, y proponen un modelo de ramificación jerárquica que permite obtener un exponente de escalamiento metabólico de 2/3 si la velocidad del fluido en un sistema biológico (*e.g.* sistema vascular) es constante, o de 3/4 si la velocidad es variable con el tamaño (*e.g.* entre las diferentes masas corporales de las especies). El modelo conserva el diseño fractal del modelo de WBE, pero a diferencia de este, se basa en supuestos diferentes que han sido demostrados con datos empíricos. Por ejemplo, el modelo de Banavar *et al.*, (2010) se basa en los supuestos de que la velocidad de la

sangre se escala con la masa corporal como $M^{1/12}$ (contra M^0 del modelo de WBE), que la longitud de la aorta se escala con $M^{1/3}$ (contra $M^{1/4}$) y que el promedio del área de la sección transversal de la red se escala con $M^{2/3}$ (contra $M^{3/4}$). La explicación a estos exponentes tiene fundamento en la geometría Euclidiana.

Banavar *et al.*, (2010) consideran que las desviaciones del exponente (entre $\approx 2/3$ y $3/4$) del escalamiento metabólico (metabolismo basal) suceden en la naturaleza, y son debidas a factores no considerados por su modelo, tales como la capacidad de suministrar oxígeno entre un estado de descanso y uno activo, lo cual es afectado por la variación en el área de la sección transversal de las venas, lo que a su vez puede reducir o aumentar la velocidad del flujo sanguíneo. También consideran que dichas desviaciones del exponente pueden deberse al diseño de la red.

Considerando que el teorema de la eficiencia en el transporte de recursos puede ser aplicado para explicar la alometría de una red (Banavar *et al.*, 2002), es posible que el valor del exponente $3/4$ de escalamiento metabólico de las redes tróficas se deba en gran parte al diseño de la red, la cual es asumida como una red directa de acuerdo con Banavar *et al.*, (1999, 2002). Al excluir del análisis el flujo a detritus (flujo de salida de los compartimientos) y considerar sólo la biomasa de los grupos biológicos, es posible que el componente que explica el exponente sea el flujo de energía que sale de los productores primarios (o fuente de energía sensu Banavar *et al.*, 1999, 2002), ya que este flujo es mayor que la suma de los flujos que salen del resto de los compartimientos. Banavar *et al.*, (1999, 2002) consideran que el flujo de agua que sale (por unidad de tiempo) de una fuente, la cual suministra el recurso a los diferentes sitios de una red, es una medida de la tasa metabólica.

También se asume que, dentro del flujo de energía que sale de los compartimientos, el flujo por respiración (indicador del metabolismo sensu Odum, 1985 y de un proceso catabólico del sistema sensu Lindeman, 1942), pueda explicar en gran parte el valor del exponente $3/4$. Para ello se considera que el flujo de respiración de los compartimientos es una propiedad colectiva del sistema (Salt,

1979; Odum & Barrett, 2005) que determina el escalamiento metabólico observado (datos no publ., Salcido-Guevara & Arreguín-Sánchez, 2012). Esta idea no se contrapone con el enfoque de Banavar *et al.*, (1999, 2002) que considera que el flujo que sale de la fuente representa la tasa metabólica del sistema, ya que en una red trófica los flujos respiratorios representan la mayor cantidad de esa energía. Esta energía se disipa en el sistema en gran cantidad conforme se transfiere energía hacia los niveles tróficos superiores (Lindeman, 1942). Cabe considerar el supuesto de eficiencia de transferencia de energía (Lindeman, 1942), es decir la cantidad que cada nivel trófico transfiere mediante los consumos (10%). Lo cual es sabido que varía entre 2 y 24% pero con una media de 10% (Pauly & Christensen, 1995).

Por otra parte, si la relación entre la producción de biomasa (o masa de un organismo) y la masa corporal de las especies (algas, zooplancton y peces) tiene un exponente de $3/4$ que incluye un efecto exponencial de la temperatura (Gillooly *et al.*, 2001, 2002), entonces el flujo de producción como un proceso anabólico de las redes tróficas también podría mostrar una tendencia similar al escalamiento metabólico con el mismo efecto de la temperatura. Esta suposición permite explicar el valor obtenido del exponente del escalamiento metabólico, ya que el flujo de energía que sale de los compartimientos es la suma de los flujos de respiración y producción, y para ambos atributos se asume que siguen el mismo escalamiento con la biomasa del ecosistema ($\sim B^{3/4}$). Siempre que se considere el efecto de la temperatura ambiental sobre las tasas de respiración de los organismos (sensu Lindeman, 1942), independiente a la calidad de los datos (y de su manejo) de los modelos tróficos, lo cual puede afectar las estimaciones (e.g. de los flujos de energía; Allesina & Bondavalli, 2003).

Se asume que existen factores extrínsecos a las redes tróficas que contribuyen a las desviaciones observadas en la tendencia del exponente $3/4$ del escalamiento metabólico. Gillooly *et al.*, (2001, 2002) señalan que la temperatura afecta exponencialmente las tasas metabólicas de los organismos (unicelulares, plantas, invertebrados, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos), y calculan dichas tasas

aplicando un factor de corrección (factor Boltzmann-Arrhenius) que involucra propiedades fisicoquímicas (constante general de los gases, energía mínima de activación de las reacciones bioquímicas y la temperatura absoluta). Los autores comparan sus estimaciones con las observaciones de Hemmingsen (1960), y observan una tendencia similar en el escalamiento metabólico interespecífico.

Brown *et al.*, (2007) consideran que la teoría metabólica de la ecología incorpora los efectos fundamentales del tamaño corporal y la temperatura sobre la tasa metabólica individual para explicar los patrones y procesos en los diferentes niveles de la organización biológica, desde las historias de vida individual, la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades, hasta los flujos y compartimientos de energía y materiales en los ecosistemas.

Garlaschelli (2004) menciona que la evolución de las comunidades tiende a optimizar la transferencia de recursos y sugiere una generalización que indica que las especies pasan de maximizar su recurso de entrada (minimizando el nivel trófico) a disminuir el esfuerzo de competición (maximizando el nivel trófico). En este sentido propone que un sistema como red de transporte, debería de presentar una ramificación con una forma (de estrella) que permita maximizar la competencia y nivel trófico, a diferencia de una forma simple (de cadena). Por lo que considera que las propiedades específicas de la configuración de cada red dependen de las condiciones ambientales y evolutivas particulares.

Algunas utilidades del exponente $3/4$ han sido orientadas para explicar el crecimiento de las especies. West *et al.*, (2001) utilizaron el exponente $3/4$ para explicar el crecimiento de muchas especies a través de un modelo que se basa en el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1957). Según West *et al.*, (2001), el modelo de Bertalanffy sugiere que la tasa de crecimiento es la diferencia entre la tasa anabólica (producción de biomasa) y la tasa catabólica (descomposición de biomasa), siendo la tasa de crecimiento escalada con la masa corporal a una potencia de $3/4$. Los autores señalan que el modelo ajustado con el exponente refleja

cómo una red de distribución de forma fractal disminuye su capacidad de suministrar recursos con el aumento del tamaño corporal. Sin embargo, Banavar *et al.*, (2002b) señalan que un ajuste similar en el modelo de crecimiento de las especies se puede obtener mediante el uso del exponente de $2/3$, originalmente utilizado por von Bertalanffy (1957), así como por Banavar *et al.*, (1999) quienes utilizan un enfoque físico para explicar la eficiencia del transporte de recursos de una red (río) con espacio bidimensional ($D=2$). Lo anterior sugiere que detrás de una idea mecanicista y simple, como la que propone el enfoque físico (Banavar *et al.*, 1999), puede haber suficiente información para producir el mismo resultado que logra un enfoque basado en lo empírico y complejo (West *et al.*, 1997, 1999). El coeficiente $2/3$ de Bertalanffy se produce porque, por necesidades experimentales de su época, tuvo que suponer un crecimiento de tipo isométrico, ya que el cálculo de la integral para resolver su ecuación requería, con los elementos de cálculo de su época, que se supusiera una integral cerrada, lo cual únicamente ocurría si suponía isometría. Este concepto difiere del concepto alométrico del exponente $3/4$. Pauly (1981) propone un ajuste a la ecuación de Bertalanffy por alometría ($2/3$) debido a que en el crecimiento de los peces, la superficie de absorción de oxígeno (superficie de las branquias en peces) es una limitante mayor que el consumo de alimento, señalando que las especies que alcanzan mayores tamaños (e.g. atún), a diferencia de las pequeñas, tienen una superficie branquial casi proporcional a su peso corporal (pendiente de 0.9).

West *et al.*, (2004) señalan que los biólogos dedican mucho más atención a documentar la complejidad empírica (observada) que a la búsqueda de leyes generales. Muchos aparentemente como un acto de fe, donde categóricamente rechazan la posible existencia de nuevas leyes generales. Señalan además que las observaciones empíricas tienen poco valor a menos que haya marcos conceptuales para organizar la enorme variación entre las cosas vivientes.

El escalamiento del metabolismo ha sido importante para el estudio del crecimiento individual. Bertalanffy (1976) señaló tres tipos metabólicos para los modelos de crecimiento. Si el metabolismo (respiración) de un organismo está en

función de la superficie corporal, entonces es de tipo I que corresponde a un exponente de $\alpha=2/3$ para el modelo. Si está en función de la masa corporal es de tipo II ($\alpha=1$), y si depende de ambos es de tipo III ($2/3<\alpha<1$). En el primero considera que se encuentran los peces y mamíferos, en el segundo los insectos y en el último algunos gasterópodos. Si bien, el autor reconoce la crítica de Hemmingsen (1960) sobre el reducido número de ejemplos que utiliza para su teoría generalizada de los sistemas, con argumento en la variabilidad fisiológica de los organismos y de algunos datos, refuta la inexistencia como leyes, de las reglas de escalamiento $2/3$ y $3/4$ propuestas por Rubner (1879) y Kleiber (1932) respectivamente. Posiblemente Bertalanffy se refirió a la inexistencia de una “ley”, ya que hace de los exponentes una utilidad para sus modelos de crecimiento, lo que sugiere que detrás de su refutación, reconoce la posibilidad de que el escalamiento varía entorno a tales exponentes.

Brown *et al.*, (2002) indican que las leyes de escalamiento son descripciones de patrones importantes en la naturaleza, pero no son leyes científicas porque no describen de manera generalizable los procesos o mecanismos. Sin embargo, suponen que algunas relaciones de escalamiento ecológico reflejan los resultados de las leyes fundamentales, de manera que las leyes potenciales pueden ser utilizadas inductivamente, como patrones empíricos que sugieren cómo los principios universales de la ecología surgen desde las leyes de la física, química y biología.

El comportamiento de los ecosistemas, analizado a través de los índices *SDB* y *ED*, se hace mediante una relación metabólica de dependencia funcional. Esto consiste en una interdependencia funcional de las tasas de oferta y demanda representadas por los consumos y predación en el sistema. Debido a que los recursos son limitantes, entonces puede establecerse una relación denso-dependiente entre los grupos. En el cálculo de ambos indicadores se excluyó el compartimiento del detritus, ya que aunque tiene flujos de entrada y salida, no genera una tasa de demanda asociada con la oferta (predación); esto es que el detritus al no ser un grupo vivo, las tasas de oferta y demanda son independientes y

no vinculadas funcionalmente. La respiración es algo análogo en el sentido de que es un flujo de energía que se disipa y no se aprovecha. Hay una equivalencia funcional entre las ecuaciones de *SDB* (4) y *ED* (8), así como el hecho de que sus diferencias se basan en la inclusión (en *SDB*) y no inclusión (en *ED*) de los flujos de respiración y detritus, concentrándose la ecuación (8) meramente en los atributos funcionales de los componentes vivos.

4.4. Elasticidad de la demanda de energía

Considerando que el índice *ED* tiene una distribución normal y que es significativamente diferente de una elasticidad de demanda unitaria ($ED > 1$), se asume que el comportamiento de los ecosistemas acuáticos tiende en promedio hacia una demanda de energía de tipo inelástica. Esto significa que en la mayoría de los casos la producción de biomasa disponible es sensible a los cambios en el consumo, por lo que las redes tróficas con los índices más altos tienen una oferta más sensible a la demanda que las redes tróficas con los índices más bajos.

Los ecosistemas marinos tienen en promedio una oferta de energía significativamente más sensible a los cambios en la demanda que los ecosistemas de agua dulce. El 50% de las redes tróficas mostraron una mayor sensibilidad ($ED > 1$; Tabla A2). Un 20% mostró una menor sensibilidad ($ED < 1$), y un 30% una demanda unitaria ($ED = 1$) que señala una relación positiva y directamente proporcional entre la oferta y demanda.

No fue posible estimar el índice *ED* para la red trófica de Laguna de Maspalomas (Modelo No. 81) ya que sólo contaba con dos compartimientos con flujos de entrada y salida. Los compartimientos necesarios para el cálculo del índice *ED* son grupos funcionales heterótrofos que tienen un consumo (entrada de energía) y una producción secundaria que se transfiere a través de los consumos por depredación y/o exportación de energía, y que parte de ella puede reintegrarse al sistema ($EE > 0$).

Con esto se asume que los flujos de las redes tróficas analizadas describen adecuadamente el comportamiento del sistema, y que la elasticidad de la demanda de energía es un indicador de respuesta (oferta de energía) a posibles cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema.

El número de compartimientos en los modelos no afecta las estimaciones del índice *ED*. En este caso, ninguna clase presentó diferencias significativas en los promedios de sus índices *ED*.

4.4.1. Caracterización dinámica de la demanda de energía

4.4.1.1. Efecto ambiental

La elasticidad de la demanda mostró un patrón significativo en la mayoría de los modelos, el cual consistió en un aumento del índice *ED*, y en cerca del 50% de los casos con una tendencia asintótica ante la variación del índice climático de temperatura. Dicha tendencia permite suponer que el índice *ED* podría alcanzar un valor máximo asintótico, y estar relacionado con la capacidad de carga del sistema, lo que podría asociarse a la sucesión de los ecosistemas descrita por Odum (1985). Esta suposición se apoya en la relación que el índice *ED* tuvo con la ascendencia, capacidad de desarrollo del sistema y producción primaria requerida. La ascendencia es un índice derivado de la teoría de la información que mide el promedio de la información mutua (bits) en un sistema. Dicha información refleja la incertidumbre de hacia dónde podría fluir la energía, y se escala con el flujo total del sistema (Ulanowicz, 1986). La capacidad de desarrollo es el límite superior para el tamaño de la ascendencia en términos de información y flujos (Ulanowicz, 1986).

Muchos estudios remarcan la importancia de la resiliencia de los ecosistemas en términos de la estabilidad de su estructura y funcionamiento. Pimm (1984) se refiere a la resiliencia, como la velocidad de retorno al equilibrio pasada la perturbación.

Mientras que Holling (1973) hace referencia a la magnitud del disturbio necesario para desplazar a un sistema de su estabilidad. Con ello propone que los ecosistemas tienen más de un estado de equilibrio, y que una perturbación puede llevar a un sistema de un estado a otro. Carpenter *et al.*, (2001) y Folke *et al.*, (2002) consideran que los ecosistemas resilientes amortiguan las perturbaciones, se renuevan y reorganizan; además aprenden y se adaptan a la dinámica gobernante.

Si bien el concepto de resiliencia puede ser definido de diferentes maneras, todas convergen en que es la capacidad de recuperación de un sistema ante perturbaciones (Ulanowicz, 1986). Debido a ello, la resiliencia puede ser medida de diferentes formas, sea como la elasticidad de la estructura de un ecosistema o como la velocidad de recuperación cuando el sistema es desplazado de su equilibrio (Morissette, 2007). Esta misma autora mide la resiliencia como el tiempo en que tarda el sistema en volver a su equilibrio. Perez-España & Arreguín-Sánchez (2001) calculan la resiliencia como el cociente del overhead entre la capacidad de desarrollo del sistema (θ/C), considerando que el overhead refleja la fuerza o potencial de reserva del sistema ante perturbaciones inesperadas (Ulanowicz, 1986).

La resiliencia y el índice *ED* se correlacionaron positivamente. Las redes tróficas que tienen una demanda más inelástica ($ED > 1$) son más resilientes. Esto sugiere que un ecosistema resiliente, tiene mecanismos de recuperación a perturbaciones, y uno de ellos podría ser a través del aumento en la sensibilidad de la oferta a la demanda de energía. Es decir, ante una perturbación los cambios en la demanda producen cambios relativamente mayores en la oferta, lo que asegura una suficiente disponibilidad de energía en el sistema.

Los sistemas con la demanda más inelástica experimentan grandes cambios en la oferta de energía con ligeros cambios en la demanda. Esta demanda puede reflejarse en la producción primaria requerida (PPR, Christensen & Pauly, 1993), por lo que sistemas altamente inelásticos (en términos del índice *ED*), podrían reflejar cambios menores en la PPR. Christensen & Pauly (1993) señalan que la expansión

de la pesquería en el ecosistema de surgencias de Perú (de 1950 a 1960) significó un aumento del 2% al 5% de la PPR. Los autores señalan que el cambio relativamente bajo de PPR se debió a una pesca dirigida principalmente sobre la anchoveta, la cual es una especie que requiere menos producción primaria que otros grupos de niveles tróficos superiores. Si PPR depende del nivel trófico impactado, se asume que el forzamiento climático en las tasas de producción de los productores primarios podría estar reflejando un menor efecto en PPR que si se impactaran grupos de niveles tróficos superiores.

La resiliencia en esta tesis es considerada como una medida relativa del overhead del sistema (θ/C), y por tanto refleja los cambios en la capacidad de reserva del sistema en términos de flujos e información. De acuerdo con Ulanowicz & Norden (1990), los índices de A , θ y C se basan en una cuantificación de los flujos totales del sistema propuesta por Ulanowicz (1986), quién se basa en los trabajos de MacArthur (1955) y Rutledge *et al.*, (1976), quiénes a su vez aplicaron la teoría de la información de Shannon-Wiener. En este sentido, la resiliencia se basa en una proporción del consumo general que es determinada por la fracción del consumo de un depredador sobre su presa (MacArthur, 1955) y la fracción del consumo de todos los depredadores de una presa (con respecto al consumo total en el sistema), y que es asociado a una probabilidad de que una cantidad de flujo pase a través de los compartimientos (Rutledge *et al.*, 1976). Estas fracciones de consumo son ponderadas por el flujo total del sistema (Ulanowicz, 1986).

El índice ED , por otra parte, es una tasa de cambio del flujo de salida (depredación y exportación) en función del flujo de entrada (consumos de presas), el cual es medido como una elasticidad de la demanda que predice las variaciones en la oferta de energía del sistema. La resiliencia y el índice ED tienen un fundamento en los flujos de consumo, pero representan diferentes propiedades del ecosistema, siendo la resiliencia una capacidad de reserva de flujos para soportar perturbaciones, mientras que la elasticidad de la demanda un mecanismo de respuesta del sistema que refleja cambios en la disponibilidad de recursos. Ambas propiedades tuvieron

una relación directa y significativa en la mayoría de las redes tróficas simuladas (con el factor de forzamiento ambiental), lo que sugiere para la mayoría de los ecosistemas, que su resiliencia está ligada a la elasticidad de la demanda de energía, correspondiendo una alta resiliencia a una demanda inelástica.

Si bien en la mayoría de las redes tróficas simuladas se observó un patrón en los índices *SDB* y *ED*, es interesante que algunos sistemas no hayan mostrado un cambio similar. Para estos sistemas se supone que el comportamiento obedece a su metabolismo particular producto de una mayor fuerza en sus interacciones tróficas, lo que de acuerdo con Odum (1985) sugiere que estos ecosistemas obedecen a una sucesión de tipo autógena, donde factores intrínsecos como las relaciones interespecíficas (depredador-presa) son más fuertes y determinan la sucesión del sistema, más que los factores exógenos (ambiente fisicoquímico) que conlleva una sucesión halógena.

4.4.1.2. Efecto de la pesca

Las simulaciones originaron estimaciones muy bajas de los flujos y biomásas, lo que causó la exclusión de al menos un compartimiento durante el cálculo del índice *SDB* (ver sección 4.2.2.2), se revisaron las magnitudes de los flujos de entrada y salida de los compartimientos, encontrándose sólo en cuatro redes tróficas (Modelos No. 97, 59, 108 y 120; Fig. 20) la exclusión del grupo depredador tope. En la red trófica de la Bahía de Maputo y Océano Pacífico Central el depredador tope se excluyó del cálculo del índice *ED* a partir del año 25, con $F=0.53$ y $F=0.57$ respectivamente. En la red trófica del Reservorio de Sri Lanka se excluyó el grupo en el último año ($F=3.24$). Sólo en la red trófica del Lago Awasa en el año 30 ($F=0.68$) se excluyó el grupo, y a partir del año 35 ($F=0.87$) se excluyeron otros tres grupos.

El índice *ED* también mostró un patrón con el aumento en la intensidad de pesca que consistió en un aumento inicial seguido de una disminución; en algunos fue una

disminución exponencial (Modelos No. 30, 89, 117 y 73) mientras que en otros se mantiene casi constante (Modelos No. 93 y 48). Para obtener el índice *ED* en estos modelos tróficos no se excluyó ningún compartimiento. Los cambios observados en el índice *ED* sugieren que podría ser un buen indicador ecológico que refleja los impactos de los grupos funcionales en el sistema, permitiendo conocer la importancia relativa de cada grupo según la sensibilidad que tiene la oferta a los cambios en la demanda.

5. CONCLUSIONES

El metabolismo de los ecosistemas acuáticos obedece a la regla ecológica del escalamiento alométrico de $3/4$, tal como se demuestra por la relación entre el flujo total de salida de los compartimientos biológicos y su biomasa.

El índice de balance oferta-demanda de energía puede ser considerado como un indicador ecológico dinámico de los cambios del ecosistema. El índice *SDB* refleja el efecto ambiental y por pesca sobre el comportamiento de los modelos de ecosistemas acuáticos, y aún considerándose un indicador del metabolismo particular de los ecosistemas, este mostró dos patrones que consistieron en un aumento y una disminución del índice *SDB* respectivamente, sin importar si se trataba de ecosistemas marinos o de agua dulce.

De manera similar, el índice de elasticidad de la demanda de energía también describe el comportamiento de los ecosistemas acuáticos ante el efecto ambiental y por pesca. El comportamiento dinámico del índice mostró una relación significativa con los cambios de biomasa de varios ecosistemas, sugiriendo una sensibilidad a los cambios en las variables que describen la estructura y funcionamiento del ecosistema. Los cambios en el índice *ED* también mostraron una relación significativa con el indicador de resiliencia.

El índice *ED* también mostró una relación con la capacidad de desarrollo, ascendencia y producción primaria requerida para mantener los consumos, sugiriendo que podría ser un indicador ecológico que refleja el estado metabólico del ecosistema desde el punto de vista en la oferta y demanda de energía.

En términos dinámicos, el conocimiento y caracterización del estado metabólico del ecosistema, expresado a través de índices globales podría tener un potencial importante de aplicaciones prácticas en manejo de recursos.

Los experimentos de simulación permitieron observar el cambio de algunas salidas de los modelos de ecosistemas acuáticos sometidos a perturbaciones. Los cambios en la estructura y funcionamiento medidos a través de los indicadores ecológicos de *SDB* y *ED*, sugieren una relación con el desarrollo y evolución del ecosistema, que podría permitir revelar los umbrales de una sucesión.

6. REFERENCIAS

- Abarca-Arenas, L.G. & R. Ulanowicz. 2002. The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecol. Model.*, 149:285-296.
- Ainsworth, C., J.J. Heymans, T.J. Pitcher & M. Vasconcellos. 2002. Ecosystem models of Northern British Columbia for the time periods 2000, 1950, 1900 and 1750. *Fisheries Centre Research Reports*, 10(4):41.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.* 28:1573-1581.
- Allesina, S. & C. Bondavalli. 2003. Steady state of ecosystem flow networks: a comparison between balancing procedures. *Ecol. Model.*, 165:221-229.
- Angelini, R. & A.A. Agostinho. 2005. Food web model of the upper Paraná River floodplain: description and aggregation effects. *Ecol. Model.*, 181:109-121.
- Angelini, R. & Jr.M. Petrere. 1996. The ecosystem of Broa reservoir, Sao Paulo state, Brazil, as described using Ecopath. *NAGA, The ICLARM Quarterly*, 19(2):36-41.
- Araújo, J.N., S. Mackinson, J.R. Ellis & P.J.B. Hart. 2005. Ecopath model of the western English Channel ecosystem with an exploration of its dynamic properties. *Sci. Ser. Tech. Rep.*, 125, 45 p.
- Aravindan, C.M. 1993. Preliminary trophic model of Veli Lake, Southern India, 87-89. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Arreguín-Sánchez, F., A. Hernández-Herrera, M. Ramírez-Rodríguez & H. Pérez-España. 2004. Optimal management scenarios for the artisanal fisheries in the ecosystem of La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *Ecol. Model.*, 172:373-382.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos & E. Chávez. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecol. Model.*, 156:167-183.
- Aydin, K.Y., V. Lapko, V.I. Radchenko & P.A. Livingston. 2002. A comparison of the Eastern Bering and Western Bering Sea shelf and slope ecosystems through the use of mass-balance food web models. *NOAA Technical Memorandum*, 130:78 p.

- Baird, D., B.D. Fath, R.E. Ulanowicz, H. Asmus & R. Asmus. 2009. On the consequences of aggregation and balancing of networks on system properties derived from ecological network analysis. *Ecol. Model.*, 220:3465-71.
- Banavar, J.R., A. Maritan & A. Rinaldo. 1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature*, 399:130-132.
- Banavar, J.R., J. Damuth, A. Maritan & A. Rinaldo. 2002a. Supply–demand balance and metabolic scaling. *PNAS*, 99(16):10506-10509.
- Banavar, J.R., J. Damuth, A. Maritan, A. Rinaldo, G.B. West, B.J. Enquist & J.H. Brown. 2002b. Modelling universality and scaling. *Nature*, 420:626-627.
- Banavar, J.R., M.E. Moses, J.H. Brown, J. Damuth, A. Rinaldo, R.M. Sibly & A. Maritan. 2010. A general basis for quarter-power scaling in animals. *PNAS*, 107(36):15816-15820.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, United Kingdom, 759 p.
- Bendoricchio, G. & L. Palmeri. 2005. Quo vadis ecosystem? *Ecol. Model.*, 184:5-17.
- Bera, A.K. & C.M. Jarque. 1981. Efficient tests for normality, homoscedasticity and serial independence of regression residuals. Monte Carlo Evidence. *Econ. Lett.*, 7:313-318.
- BIPM. 2006. The international system of units (SI). 8 Edition. Bureau International des Poids et Mesures. Organisation Intergouvernementale de la Convention du Mètre. Disponible en: www.bipm.org/en/si/si_brochure/ [Accesado el 3/Abril/2012]
- Blackburn, T.M. & K.J. Gaston. 1994. Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.*, 9:471-474.
- Blackburn, T.M. & K.J. Gaston. 1998. The distribution of mammal body masses. *Divers. Distrib.*, 4:121-133.
- Blanchard, J.L., J.K. Pinnegar & S. Mackinson. 2002. Exploring marine mammal-fishery interactions using 'Ecopath with Ecosim': modelling the Barents Sea ecosystem. *CEFAS Sci. Ser. Tech. Rep.*, 117, 52 p.
- Blaxter, S.K. 1986. Bioenergetics and growth: The whole and the parts. *J. Anim. Sci.*, 63:1-10.

- Brando, V.E., R. Ceccarelli, S. Libralato & G. Ravagnan. 2004. Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecol. Model.*, 172:213-232.
- Browder, J.A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf, 279-284. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Brown, J.H. & B.A. Maurer. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243:1145-1150.
- Brown, J.H., P.A. Marquet & M.L. Taper. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *Am. Nat.*, 142:573-584.
- Brown, J.H., V.K. Gupta, B.L. Li, B.T. Milne, C. Restrepo & G.B. West. 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 357:619-626.
- Brown, J.H., A.P. Allen & J.F. Gillooly. 2007. The metabolic theory of ecology and the role of body size in marine and freshwater ecosystems, 1-10. En: Hildrew, A.G., Raffaelli, D.G. & Edmonds-Brown, R. (Eds.) *Body Size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, New York, 356 p.
- Buchary, E.A. 2001. Preliminary reconstruction of the Icelandic marine ecosystem in 1950 and some predictions with time series data. *Fisheries Centre Research Reports*, 9(5):198-206.
- Bundy, A. & D. Pauly. 2001. Selective harvesting by small-scale fisheries: ecosystem analysis of San Miguel Bay, Philippines. *Fish. Res.*, 53:263-281.
- Calder, W.A. 1983. An allometric approach to population cycles of mammals. *J. Theor. Biol.*, 100:275-282.
- Campos, W.L. 2003. An ecosystem model of San Pedro Bay, Leyte, Philippines: initial parameter estimates, 353-364. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I., Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.

- Carpenter, S.R., B. Walker, J.M. Anderies & N. Abel. 2001. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems*, 4:765-781.
- Chambers, W.H. 1952. Max Rubner: (June 2, 1854-April 27, 1932). *J. Nutr.*, 48:1-12.
- Champy, C. 1924. Sexualité et hormones. (Paris: Doin, 1924). La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Archives des sciences naturelles. *Zoologie*, 12:193-244.
- Chávez, E.A., M. Garduño & F. Arreguín-Sánchez. 1993. Trophic dynamic structure of Celestun Lagoon, southern Gulf of Mexico, 186-192. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Christensen, V. 1995. A model of trophic interactions in the North Sea in 1981, the Year of the Stomach. *Dana*, 11(1):1-28.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61:169-185.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems, 338-352. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Christensen, V. & C.J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.*, 172:109-139.
- Christensen, V., C.J. Walters & D. Pauly. 2005. *Ecopath with Ecosim: a user's guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 154 p.
- Cox, S.P., T.E. Essington, J.F. Kitchell, S.J.D. Martell, C.J. Walters, C. Boggs & I. Kaplan. 2002. Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952–1998. II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59:1736-1747.
- Crôte, A., R.B. Noland & D.J. Graham. 2010. An analysis of gasoline demand elasticities at the national and local levels in Mexico. *Energ. Policy*, 38(8):4445-4456.
- Cubillos, L., S. Nuñez & D. Arcos. 1998. Producción primaria requerida para sustentar el desembarque de peces pelágicos en Chile. *Invest. Mar.*, 26:83-96.

- Dalsgaard, J. & D. Pauly. 1997. Preliminary mass-balance model of Prince William Sound, Alaska, for the Pre-Spill period 1980-1989. *Fisheries Centre Research Reports*, 5(2):34.
- Damuth, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290:699-700.
- Damuth, J. 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biol. J. Linn. Soc.*, 31:193-246.
- Damuth, J. 1991. Of size and abundance. *Nature*, 351:268-269.
- DeAngelis, D.L. 1980. Energy flow, nutrient cycling and ecosystem resilience. *Ecology*, 61(4):764-771.
- Degnbol, P. 1993. The pelagic zone of central Lake Malawi - a trophic box model, 110-115. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Del Castillo, C.E., F. Gilbes, P.G. Coble & F.E. Müller-Karger. 2000. On the dispersal of riverine colored dissolved organic matter over the West Florida Shelf. *Limnol. Oceanogr.*, 45(6):1425-1432.
- De La Cruz-Agüero, G. 1993. A preliminary model of Mandinga Lagoon, Veracruz, México, 193-196. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- DE Paula E Silva, R., M.I. Sousa & A.M. Caramelo. 1993. The Maputo bay ecosystem (Mozambique), 214-223. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Delos Reyes, M.R., 1995. Geoecology of Laguna de Bay, Philippines: long-term alterations of a tropical-aquatic ecosystem, 1820 - 1992. Thesis doctoral, Universität Hamburg, Germany, 138 p.
- Duarte, L.O. & C.B. García. 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecol. Model.*, 172:323-338.
- Dubois, E. 1897. Sur le rapport du poids de l'encéphale avec la grandeur du corps chez les mammifères. B. Mem. Soc. Anthro. Par., 8(4):337-376.

- Eknoyan, G. 1999. Santorio Sanctorius (1561-1636) - Founding Father of Metabolic Balance Studies. *Am. J. Nephrol.*, 19(2):226-233.
- Enquist, B.J., E.P. Economo, T.E. Huxman, A.P. Allen, D.D. Ignace & J.F. Gillooly. 2003. Scaling metabolism from organisms to ecosystems. *Nature*, 423:639-642.
- Fenchel, T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia*, 14:317-326.
- Fetahi, T. 2005. Trophic analysis of Lake Awassa using mass-balance ecopath model. Master thesis. Addis Ababa University, Ethiopia, 99 p.
- Folke, C., S. Carpenter, T. Elmqvist, L. Gunderson, C.S. Holling, B. Walker, J. Bengtsson, F. Berkes, J. Colding, K. Danell, M. Falkenmark, L. Gordon, R. Kaspersen, N. Kautsky, A. Kinzig, S. Levin, K.G. Mäler, F. Moberg, L. Ohlsson, P. Olsson, E. Ostrom, W. Reid, J. Rockström, H. Savenije & U. Svedin. 2002. *Resilience and sustentability development: building adaptive capacity in a World of tanformations*. The Environmental Advisory Council to the Swedish Government, Stockholm, 74 p.
- Galván-Piña, V.H. 2005. Impacto de la pesca en la estructura, función y productividad del ecosistema de la plataforma continental de las costas de Jalisco y Colima, México. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN., México, 106 p.
- Gamito, S. & K. Erzini. 2005. Trophic food web and ecosystem attributes of a water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). *Ecol. Model.*, 181(4):509-520.
- Garces, L.R., M. Alias, A. Abu Talib, M. Mohamad-Norizam & G.T. Silvestre. 2003. A trophic model of the coastal fisheries ecosystem off the west coast of Sabah and Sarawak, Malaysia, 333-352. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I., Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.
- Garlaschelli, D., G. Caldarelli & L. Pietronero. 2003. Universal scaling relations in food webs. *Nature*, 423:165-168.
- Garlaschelli, D. 2004. Universality in food webs. *Eur. Phys. J. B.* 38:277-285.

- Gasalla, M.A. & C.L.D.B. Rossi-Wongtschowsky. 2004. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. *Ecol. Model.*, 172:283-306.
- Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. *Am. Zool.*, 40:748-758.
- Gilbes, F., C. Tomas, J.J. Walsh & F.E. Müller-Karger. 1996. An episodic chlorophyll plume on the West Florida Shelf. *Cont. Shelf Res.*, 16(9):1201-1224.
- Gillooly, J.F., J.H. Brown, G.B. West, V.M. Savage & E.L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293:2248-51.
- Gillooly, J.F., E.L. Charnov, G.B. West, V.M. Savage & J.H. Brown. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417:70-73.
- Ginzburg, L.R. & M. Colyvan. 2004. Ecological orbits: how planets move and populations grow. Oxford University Press, New York, 166 p.
- Günther, B. 1971. Stoffwechsel und körpergröße: dimensionsanalyse und similaritätstheorien. In: J. Aschoff, B. Günther, K. Kramer (Eds.). Energiehaushalt und temperaturregulation. Physiologie des menschen band 2. Urban & Schwarzenberg, München, 196 p.
- Haggan, N. & T.J. Pitcher. 2005. Ecosystem simulation models of Scotland's west coast and Sea Lochs. *Fisheries Centre Research Reports*, 13(4):67.
- Halfon, E. & N. Schito. 1993. Lake Ontario food web, an energetic mass balance, 29-39. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Harvey, C.J., S.P. Cox, T.E. Essington, S. Hansson & J.F. Kitchell. 2003. An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 60:939-950.
- Hemmingsen, A.M. 1934. A statistical analysis of the differences in body size of related species. *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kjøbenhavn*, 98:125-160.
- Hemmingsen, A.M. 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution, *Rep. Steno Mem. Hosp.* (Copenhagen), 9:1-110.
- Heymans, S.J.J. 2005. Ecosystem models of the western and central Aleutian Islands in 1963, 1979 and 1991. *Fisheries Centre Research Reports*, 13(1):8-82.

- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological system. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4:1-24.
- Hsing-Juh, L., S. Kwang-Tsao, H. Jiang-Shiou, L. Wen-Tseng, C. I-Jiunn & L. Lih-Huwa. 2004. A trophic model for Kuosheng bay in northern Taiwan. *J. Mar. Sci. Technol.*, 12(5):424-432.
- Hupková, D., P. Bielik & N. Turceková. 2009. Structural changes in the beef meat demand in Slovakia and demand elasticity estimation. *Agric. Econ. - Czech*, 55(8):361-367.
- Huxley, J.S. & G. Teissier. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, 137:780-781.
- Jarre-Teichmann & D. Pauly. 1993. Seasonal changes in the Peruvian Upwelling ecosystem, 307-314. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Jordán, F. & G. Osváth. 2009. The sensitivity of food web topology to temporal data aggregation. *Ecol. Model.*, 220:3141-46.
- Kitchell, J.F., T.E. Essington, C.H. Boggs, D.E. Schindler & C.J. Walters. 2002. The role of sharks and longline fisheries in a pelagic ecosystem of the Central Pacific. *Ecosystems*, 5:202-216.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6:315-353.
- Kleiber, M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiol. Rev.*, 27:511-541.
- Kleiber, M. 1961. *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. Wiley, New York, 454 p.
- Kolding, J. 1993. Trophic interrelationships and community structure at two different periods of Lake Turkana, Kenya: a comparison using the Ecopath II box model, 116-123. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Lapicque, L. 1898. Sur la relation du poids de l'encéphale aux poids du corps. *Cr. Soc. Biol.*, 5(10):62-63.
- Lapicque, L. 1907. Tableau général des poids somatiques et encéphaliques dans les espèces animales. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris*, 9(5):248-269.

- Lee-Bredesen, E. 2003. *Krill and the Antarctic: Finding the balance*. MSci thesis, University of British Columbia, Canada, 91 p.
- Lenes, J.M., B.D. Darrow, C. Cattrall, C.A. Heil, M. Callahan, G.A. Vargo, R.H. Byrne, J.M. Prospero, D.E. Bates, K.A. Fanning & J.J. Walsh. 2001. Iron fertilization and the *Trichodesmium* response on the West Florida Shelf. *Limnol. Oceanogr.*, 46(6):1261-1277.
- Levinton, J. 1988. *Genetics, paleontology and macroevolution*. Cambridge University Press, 637 p.
- Liew, H.C. & E.H. Chan. 1987. *Ecopath model of a tropical shallow-water community in Malaysia*. Fisheries and Marine Science Centre, Universiti Pertanian Malaysia, Kuala Terengganu, 32 p.
- Lin, H.J., K.T. Shao, S.R. Kuo, H.L. Hsieh, S.L. Wong, I.M. Chen, W.T. Lo & J.J. Hung. 1999. A trophic model of a sandy barrier lagoon at Chiku in southwestern Taiwan. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 48:575-588.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4):399-417.
- MacArthur, R.H. 1955. Fluctuations on animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3):533-536.
- Machena, C., J. Kolding & R.A. Sanyanga. 1993. Preliminary assessment of the trophic structure of Lake Kariba, Africa, 130-137. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philippines, 390 p.
- Mackinson, S. 2001. Representing trophic interactions in the North Sea in the 1880s, using the Ecopath mass-balance approach. *Fisheries Centre Research Reports*, 9(5):35-98.
- Man, A. 2003. Trophic model of the coastal fisheries ecosystem of the west coast of peninsular Malaysia, 313-332. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I., Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.

- Manickchand-Heileman, S., F. Arreguín-Sánchez, A. Lara-Dominguez & L.A. Soto. 1998a. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.*, 53:179-197.
- Manickchand-Heileman, S., J. Mendoza-Hill, A. Lum Kong & F. Arocha. 2004. A trophic model for exploring possible ecosystem impacts of fishing in the Gulf of Paria, between Venezuela and Trinidad. *Ecol. Model.*, 172:307-322.
- Manickchand-Heileman, S., L.A. Soto & E. Escobar. 1998b. A preliminary trophic model of the continental shelf, south-western Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 46(6):885-899.
- Mankiw, N.G. 2002. *Principios de economía*. McGraw-Hill Interamericana de España, Madrid, 507 p.
- Martell, S.J.D., A.I. Beattie, C.J. Walters, T. Nayar & 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.
- McMahon, T.A. & J.T. Bonner. 1983. *On Size and Life*. Scientific American Library, New York, 255 p.
- Mendoza, J.J. 1993. A preliminary biomass budget for the Northeastern Venezuela shelf ecosystem, 285-297. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Mendy, A.N. 1999. *Trophic modeling as a tool to evaluate and manage Iceland's multispecies fisheries*. United Nations University, Reykjavik, 26 p.
- Molina, J.A. 1994. Food demand in Spain: An application of the almost ideal system. *J. Agr. Econ.*, 45(2):252-258.
- Morales-Zárate, M.V., F. Arreguín-Sánchez, J. López-Martínez & S.E. Lluch-Cota. 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the northern Gulf of California, México. *Ecol. Model.*, 174:331-345.
- Moreau, J., B. Nyakageni, M. Pearce & P. Petit. 1993a. Trophic relationships in the pelagic zone of Lake Tanganyika (Burundi Sector), 138-143. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.

- Moreau, J., W. Ligtoet, & M.L.D. Palomares. 1993b. Trophic relationship in the fish community of Lake Victoria, Kenya, with emphasis on the impact of Nile perch (*Lates niloticus*), 144-152. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philippines, 390 p.
- Moreau, J., V. Christensen & D. Pauly. 1993c. A trophic ecosystem model of Lake George, Uganda, 124-129. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philippines, 390 p.
- Moreau, J. & M.C. Villanueva. 2002. Exploratory analysis of possible management strategies in Lake Victoria fisheries (Kenyan sector) using the recent Ecosim software. *Fisheries Centre Research Reports*, 10(2):150-154.
- Moreau, J., M.C. Villanueva, U.S. Amarasinghe & F. Schiemer. 2001. Trophic relationships and possible evolution of the production under various fisheries management strategies in a Sri Lankan reservoir. 201-214. En: Sena S. De Silva (Ed.) *Reservoir and culture-based fisheries: biology and management*. ACIAR Proceedings No. 98, Canberra, 384 p.
- Moreno, T. & J.J. Castro. 1998. Trophic structure of the Maspalomas Lagoon (Gran Canaria, Canary Islands), a regenerated ecosystem of brackish water. *Bol. Mus. Mun. Funchal*, 5:245-261.
- Morissette, L. 2007. *Complexity, cost and quality of ecosystem models and their impact on resilience: A comparative analysis, with emphasis on marine mammals and the Gulf of St. Lawrence*. Doctoral thesis. University of British Columbia, Canada, 260 p.
- Morissette, L., D. Simon-Pierre, C. Savenkoff, M.O. Hammill, H. Bourdages & D. Chabot. 2003. Data gathering and input parameters to construct ecosystem models for the northern Gulf of St. Lawrence (mid-1980s). *Can. Tech. Rep. Fish. Aqua. Sci.*, 2497:94.
- Muller-Karger, F.E., J.J. Walsh, R.H. Evans & M.B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *J. Geophys. Res.*, 96:2645–2665.
- Mustafa, M.G. 2003. Trophic model of the coastal ecosystem in the waters of Bangladesh, Bay of Bengal, 263-280. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I.,

- Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.
- Neira, S., H. Arancibia & L. Cubillos. 2004. Comparative analysis of trophic structure of commercial fishery species off Central Chile in 1992 and 1998. *Ecol. Model.*, 172:233-248.
- Niklas, K.J. & B.J. Enquist. 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98(5):2922-2927.
- Nsiku, E. 2002. Exploration of management and conservation strategies for the multispecies fisheries of Lake Malawi using an ecosystem modelling approach. *Fisheries Centre Research Reports*, 10(2):54-67.
- Nurhakim, S. 2003. Marine fisheries resources of the north coast of Central Java: An ecosystem analysis, 299-312. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I., Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.
- Odum, E.P. 1985. *Fundamentos de ecología*. Interamericana, México, 422 p.
- Odum, E.P. & G.W. Barrett. 2005. *Fundamentals of ecology*. Thomson Brooks, 598 p.
- Okey, T.A. & B. Mahmoudi. 2002. *An ecosystem model of the West Florida shelf for use in fisheries management and ecological research: Volume II. Model Construction*. Florida Marine Research Institute, USA, 153 p.
- Okey, T.A., G.A. Vargo, S. Mackinson, M. Vasconcellos, B. Mahmoudie, C.A. Meyer. 2004. Simulating community effects of sea floor shading by plankton blooms over the West Florida Shelf. *Ecol. Model.*, 172:339-359
- Okey, T.A. & D. Pauly. 1999. Trophic mass-balance model of Alaska's Prince William Sound ecosystem, for the Post-Spill period 1994-1996. *Fisheries Centre Research Reports*, 7(4):146.

- Olivieri, R.A., A. Cohen & F.P. Chavez. 1993. An Ecosystem Model of Monterey Bay, California, 315-322. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Olmsteada, S.M., W.M. Hanemann & R.N. Stavins. 2007. Water demand under alternative price structures. *J. Environ. Econ. Manag.*, 54(2):191-198.
- Opitz, S. 1993. A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem, p. 259-267. In V. Christensen & Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Palomares, M.L., B. Yulianto, L. Puy, D. Bengen & A. Belaud. 1993a. A preliminary model of the Garonne River (Toulouse, France) ecosystem in the spring, 172-179. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Palomares, M.L.D., K. Horton & J. Moreau. 1993b. An Ecopath II model of the Lake Chad system, 153-158. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Palomares, M.L., P. Reyes-Marchant, N. Lair, M. Zainure, G. Barnabé & G. Lasserre. 1993c. A trophic model of a Mediterranean Lagoon, Etang de Thau, France, 224-229. In: V. Christensen & D. Pauly (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, Philipines, 390 p.
- Pauly, D. 1981. The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung*, 28(4):251-282.
- Pauly, D. 2002. Spatial modelling of trophic interactions and fisheries impacts in coastal ecosystems: a case study of Sakumo Lagoon, Ghana, 289-297. En: McGlade, J.M., Cury, P., Koranteng, K.A. & Hardman-Mountford, N.J. (Eds.) *The Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem*. Elsevier Science, 428 p.
- Pauly, D. 1982. Further evidence of a limiting effect of gill size on the growth of fish: the case of Philippine goby, *Mistichthys luzonensis*. Kalikasan, Philipp. *J. Biol.*, 11(23):379-383.
- Pauly, D., M.L. Soriano-Bartz & M.L.D. Palomares. 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models, 1-13. En:

- Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Pauly, D. & V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255-257.
- Pauly, D., V. Christensen & N. Haggan. 1996. Mass-balance models of North-Eastern Pacific ecosystems. *Fisheries Centre Research Report*, 4(1):131.
- Pedersen, S.A. 1994. *Multispecies interactions on the offshore West Greenland shrimp grounds*. ICES, 26 p.
- Pérez-España, H. & F. Arreguín-Sánchez. 2001. An inverse relationship between stability and maturity in models of aquatic ecosystems. *Ecol. Model.*, 145:189-196.
- Peters, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press. USA. 329 p.
- Pézar, A. 1918. Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 52:1-176.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307:321-326.
- Pitcher, T.J., J.J. Heymans & M. Vasconcellos. 2002. Ecosystem models of Newfoundland for the time periods 1995, 1985, 1900 y 1450. *Fisheries Centre Research Reports*, 10(5):74.
- Reyes-Marchant, P., J.L. Jamet, N. Lair, H. Taleb & M.L.D. Palomares. 1993. A preliminary model of a eutrophic lake (Lake Aydat, France), 95-101. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* 191, Canada, 382 p.
- Rivera-Arriaga, E., A.L. Lara-Domínguez, G. Villalobos-Zapata & A. Yáñez-Arancibia. 2003. Trophodynamyc ecology of two critical habitats (seagrasses and mangroves) in Términos Lagoon, southern Gulf of Mexico. *Fisheries Centre Research Reports*, 11(6):245-154.
- Rodríguez-Iturbe, I. & A. Rinaldo. 1996. *Fractal river basins: chance and self-organization*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 564 p.

- Rosado-Solórzano, R. & Guzmán del Prío, S.A. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco Lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecol. Model.*, 109:141-154.
- Rubner, M. 1879. Ueber die Ausnützung einiger Nahrungsmittel im Darmcanale des Menschen. *Z. Biol-Munich*, 15:115-202.
- Rubner, M. 1883. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel. *Z. Biol-Munich*, 19:535–562.
- Rutledge, R.W., B.L. Basore & R.J. Mulholland. 1976. Ecological stability: an information theory viewpoint. *J. Theor. Biol.*, 57:355-371.
- Rybarczyk, H., B. Elkaim, L. Ochs & N. Loquet. 2003. Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the Bay of Somme (Eastern Channel). *Estuar. Coast. Shelf S.*, 58:405-421.
- Salcido-Guevara, L.A. 2006. *Estructura y flujos de biomasa en un ecosistema bentónico explotado en el sur de Sinaloa, México*. Tesis de maestría, CICIMAR, IPN. México, 84 p.
- Salcido-Guevara, L.A. & F. Arreguín-Sánchez. 2007. A benthic ecosystem model of the Sinaloa continental shelf, Mexico. *Fisheries Centre Research Reports*, 15(6): 170-188.
- Salt, G.W. 1979. "A comment on the use of the term emergent properties". *Am. Nat.*, 113(1):145-148.
- Sánchez, F. & I. Olaso. 2004. Effects of fisheries on the Cantabrian Sea shelf ecosystem. *Ecol. Model.*, 172:151-174.
- Silvestre, G., S. Selvanathan & A.H.M. Salleh. 1993. Preliminary trophic model of the coastal fisheries resources of Brunei Darussalam, South China Sea, 300-306. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Singer, D. 2006. Size relationship of metabolic rate: Oxygen availability as the "missing link" between structure and function? *Thermochim. Acta*, 446:20-28.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. Biometry. *The principles and practice of statistics in biological research*. Third edition. Freeman, New York, 887 p.
- Stanford, R. & T.J. Pitcher. 2004. Ecosystem simulations of the English Channel: Climate and trade-offs. *Fisheries Centre Research Reports*, 12(3):103.

- Tong, L., Q. Tang & D. Pauly. 2000. A preliminary approach on mass-balance Ecopath model of the Bohai Sea. *Chinese J. App. Ecol.*, 11(3):435-440.
- Trites, A.W., P.A. Livingston, M.C. Vasconcellos, S. Mackinson, A.M. Springer & D. Pauly. 1999. Ecosystem change and the decline of marine mammals in the Eastern Bering Sea: testing the ecosystem shift and commercial whaling hypotheses. *Fisheries Centre Research Reports*, 7(1):106.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and development: ecosystem phenomenology*. Springer Verlag, New York, 203 p.
- Ulanowicz, R.E. & J.S. Norden. 1990. Symmetrical overhead in flows networks. *Int. J. Syst. Sci.*, 21(2):429-437.
- Vasconcellos, M., M.A., Gasalla. 2001. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. *Fish. Res.*, 50:279-295.
- Vega-Cendejas, M.E. & F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecol. Model.*, 137:119-133.
- Vidal, L. & M. Basurto. 2003. A preliminary trophic model of Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, Mexico [modelo trófico preliminar de Bahía Ascención, Quintana Roo, México]. *Fisheries Centre Research Reports*, 11(6):255-264.
- Vivekanandan, E., M. Srinath, V.N. Pillai, S. Immanuel & K.N. Kurup. 2003. Trophic model of the coastal fisheries ecosystem of the southwest coast of India, 281-298. En: Silvestre, G., Garces, L., Stobutzki, I., Ahmed, M., Valmonte-Santos, R.A., Luna, C., Lachica-Aliño, L., Munro, P., Christensen V. & Pauly, D. (Eds.) *Assessment, Management and Future Directions of Coastal Fisheries in Asian Countries*. WorldFish Center Conf. Proc. (67), Malaysia, 1120 p.
- von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.*, 32:217-231.
- von Bertalanffy, L. 1976. Teoría general de los sistemas. Fondo de Cultura Económica, México, 311 p.
- White C.R. & R.S. Seymour. 2005. Allometric scaling of mammalian metabolism. *J. Exp. Biol.*, 208:1611-1619.

- Walline, P.D., S. Pisanty, M. Gophen & T. Berman. 1993. The ecosystem of Lake Kinneret, Israel, 103-109. En: Christensen, V. & Pauly, D. (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. 26, Philipines, 390 p.
- Walsh, J.J. & K.A. Steidinger. 2001. Saharan dust and Florida red tides: the cyanophyte connection. *J. Geophys. Res. (C. Oceans)*, 106(C6):11597-11612.
- Walters, C., D. Pauly, V. Christensen & J. Kitchell. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3:70-83.
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 7:139-172.
- Watkinson, S. & D. Pauly. 1999. *Changes in the ecosystem of Rivers Inlet, British Columbia: 1950 vs. the present*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Canada, 19 p.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276:122-126.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 1999. The Fourth Dimension of Life: Fractal Geometry and Allometric Scaling of Organisms. *Science*, 284:1677-1679.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature*, 413:628-631.
- West, G.B. & J.H. Brown. 2004. Life's universal scaling laws. *Physics Today*, 57(9):36-42.
- West, G.B., J.H. Brown & B.J. Enquist. 2004. Growth models based on first principles or phenomenology? *Funct. Ecol.*, 18:188-196.
- West, G.B. & J.H. Brown. 2005. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *J. Exp. Biol.*, 208:1575-1592.
- Williams, H.R. & R.I. Mount. 1987. OECD gasoline demand elasticities: An analysis of consumer behavior with implications for U.S. energy policy. *J. Behav. Econ.*, 16(1):69-79.

- Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. En: *Fish. Res. Board Can., Transl. Ser.*, 194. 253 p.
- Wolff, M. 1994. A trophic model for Tongoy Bay - a system exposed to suspended scallop culture (Northern Chile). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 182:149-168.
- Wolff, M., H.J. Hartmann & V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3):215-231.
- Wolff, M., V. Koch & V. Isaac. 2000. A trophic flow model of the Caeté Mangrove Estuary (North Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 50:789-803.
- Wolff, M., V. Koch, J.B. Chavarria & J. Vargas. 1998. A trophic flow model of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 46(6):63-79.
- Wolff, M., V. Koch & V. Isaac. 2000. A trophic flow model of the Caeté mangrove estuary (North Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 50:789-803.
- Yáñez-Arancibia, A. & J.W. Day. 1982. Ecological characterization of Términos Lagoon, a tropical lagoon-estuaries system in the Southern Gulf of Mexico, 431-440. In: Lasserre P. & Postma H. (Eds.) Coastal Lagoon. *Oceanol. Acta*, 5(4).
- Zetina-Rejón, M.J. & F. Arreguín-Sánchez. 2002. Flujos de energía y estructura trófica de la Sonda de Campeche, suroeste del Golfo de México. En: Wakida-Kusunoki, A., Solana-Sansores, R. & Uribe-Martínez, J. (Eds.). Memorias del Tercer Foro de Camarón, Instituto Nacional de la Pesca, México, 92 p.
- Zetina-Rejón, M.J., 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. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 57:803-815.

ANEXOS

Tabla A1. Modelos tróficos Ecopath de ecosistemas acuáticos marinos y de agua dulce alrededor del mundo.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)												
Plataforma continental																			
1	Giro de Alaska (Pauly et al., 1996)	25	-144.976	55.424	Canadá	-	1980	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2	Este del Mar de Bering 1950 (Trites et al., 1999)	25	-168.500	58.100	Canadá	484 508	1950	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
3	Este del Mar de Bering 1980 (Trites et al., 1999)	25	168.000	57.000	Canadá	484 508	1980	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
4	Brunéi (Silvestre et al., 1993)	13	114.600	4.990	Filipinas	7 396	1989-1990			x	x	x	x	x	x	x		x	x
5	Norte de la Columbia Británica 1750 (Ainsworth et al., 2002)	53	-131.210	53.670	Canadá	70 000	1750-1750	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
6	Norte de la Columbia Británica 1900 (Ainsworth et al., 2002)	53	-131.210	53.670	Canadá	70 000	1900-1900	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
7	Norte de la Columbia Británica 1950 (Ainsworth et al., 2002)	53	-131.210	53.670	Canadá	70 000	1950-1950	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
8	Norte de la Columbia Británica 2000 (Ainsworth et al., 2002)	53	-131.210	53.670	Canadá	70 000	2000-2000	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
9	Deltas 1950 (Watkinson & Pauly, 1999)	32	-128.167	51.383	Canadá	25	1950-1950	x	x		x	x	x	x	x	x			x
10	Deltas 1990 (Watkinson & Pauly, 1999)	32	-128.600	51.430	Canadá	25	1990-1990	x	x		x	x	x	x	x	x			x
11	Norte del Golfo de San Lorenzo (Morissette et al., 2003)	32	-63.000	48.500	Canadá	-	1985-1987	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detrítus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)												
Plataforma continental																			
12	Chile Central 1992 (Neira et al., 2004)	21	-73.165	-35.666	Chile	50 042	1992-1992	x	x	x	x		x	x				x	x
13	Chile Central 1998 (Neira et al., 2004)	21	-73.165	-35.666	Chile	50 042	1998-1998	x	x	x	x		x	x				x	x
14	Surgencias del Golfo de Salamanca (Duarte & García, 2004)	18	-74.419	11.069	Colombia	-	1993-1998			x	x	x	x	x	x	x		x	x
15	Golfo de Nicoya (Wolff et al., 1998)	21	-84.931	9.986	Costa Rica	1 530	-	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
16	Golfo Dulce (Wolff et al., 1996)	21	-83.265	8.586	Costa Rica	750	1993-1994	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x
17	Oeste de Groenlandia (Pedersen, 1994)	12	-53.040	64.260	Groenlandia	63 500	1991-1992				x	x	x	x	x	x		x	x
18	Islandia (Mendy, 1999)	21	-19.220	66.730	Islandia	758 000	1997-1997	x	x		x	x	x	x	x	x			x
19	Islandia 1950 (Buchary, 2001)	24	-19.220	66.730	Islandia	376 766	1950-1950	x	x		x	x	x	x	x	x		x	x
20	Terenga (Liew & Chan, 1987)	13	103.164	5.345	Malasia	9 656	1984-1985			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
21	Centro del Golfo de California (Arreguín-Sánchez et al., 2002)	27	-110.890	27.600	México	27 900	1978-1979	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
22	Sonda de Campeche (Manickchand-Heileman et al., 1998b)	19	-92.450	18.980	México	65 000	1988-1994			x	x	x	x	x	x	x		x	x
23	Alto Golfo de California (Morales-Zárate et al., 2004)	29	-114.470	31.350	México	7 200	-	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
24	Mar del Norte (Christensen, 1995)	29	4.000	56.000	-	570 000	1981-1981			x	x	x		x	x	x		x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)												
Plataforma continental																			
25	Georgia y Orcadas del Sur (Lee-Bredensen, 2003)	30	-50.670	-60.940	Territorio Británico	-	1990-1990	x	x		x	x	x	x	x			x	x
26	Mar Cantábrico (Sánchez & Olaso, 2004)	28	-6.000	44.000	España	16 000	1994-1994			x	x	x	x	x	x	x		x	x
27	Golfo de Paria (Manickchand-Heileman et al., 2004)	24	-62.110	10.380	Trinidad	7 600	1945-1945	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x
28	Canal Inglés 1973 (Stanford & Pitcher, 2004)	45	-2.016	50.149	Inglaterra	89 607	1973-1973	x	x	x	x	x	x	x	x				x
29	Canal Inglés 1995 (Stanford & Pitcher, 2004)	50	-2.016	50.149	Inglaterra	89 607	1995-1995	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x
30	Plataforma Oeste de Florida (Okey & Mahmoudi, 2002)	59	-83.250	27.250	Estados Unidos	170 000		-	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
31	Este del Mar de Bering (Aydin et al., 2002)	38	-164.880	56.240	Estados Unidos	485 000	1980-1985	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
32	Oeste del Mar de Bering (Aydin et al., 2002)	36	-178.600	64.400	Estados Unidos	254 000	1980-1985	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
33	Sonda del Príncipe Guillermo (Okey & Pauly, 1999)	48	-147.020	60.610	Alaska	9 000	1994-1996	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
34	Sonda del Príncipe Guillermo (Dalsgaard & Pauly, 1997)	19	-147.020	60.610	Estados Unidos	8 800	1980-1989	x	x		x	x	x	x	x	x			x
35	Plataforma de Venezuela (Mendoza, 1993)	16	-63.300	11.100	Venezuela	30 000	1988-1988			x	x	x	x	x	x			x	x
36	Sonda de Campeche (Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2002)	25	-92.450	18.980	México	65 000	1988-1994	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
37	Sur de Brasil (Vasconcellos & Gasalla, 2001)	13	-48.198	-28.848	Brasil	28 661	1950-1994			x	x	x	x	x	x			x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)												
Plataforma continental																			
38	Mar del Norte 1880 (Mackinson, 2001)	46	4.000	56.000	-	570 000	1980-1980	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
39	Mar de Barent 1990 (Blanchard et al., 2002)	41	40.210	75.130	-	1 400 000	1990-1990	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
40	Mar de Barent 1990 (Blanchard et al., 2002)	16	40.210	75.130	-	-	1990-1990	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
41	Mar de Barent 1995 (Blanchard et al., 2002)	41	40.210	75.130	-	1 400 000	1995-1995	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
42	Mar de Barent 1995 (Blanchard et al., 2002)	16	40.210	75.130	-	-	1995-1995	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
43	Oeste de Escocia (Haggan & Pitcher, 2005)	37	-2.016	50.149	Inglaterra	31 085	2000-2004	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
44	Oeste del Canal Inglés (Araújo et al., 2005)	52	-3.960	49.540	Reino Unido	56 452	1994-1994	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
45	Costa Suroeste de India (Vivekanandan et al., 2003)	11	75.630	10.600	India	75 390	1994-1996			x	x	x	x		x				x
46	Norte de Java Central (Nurhakim, 2003)	27	109.000	-6.500	Indonesia	-	1979-1979		x	x	x	x	x	x		x			x
47	Península de Malasia (Man, 2003)	15	100.400	4.200	Malasia	37 781	1987-1991		x	x	x	x	x						x
48	Costa de Sarawak (Garces et al., 2003)	29	112.500	3.260	Malasia	76 668	1972-1972			x	x	x	x	x	x	x			x
49	Costa de Sabah (Garces et al., 2003)	29	116.120	6.320	Malasia	20 209	1972-1972			x	x	x	x	x	x	x			x
50	Estrecho de Georgia (Martell et al., 2002)	27	-122.938	48.866	-	7 000	1950-1950	x	x		x	x	x	x	x	x			x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)												
Plataforma continental																			
51	Ensenada Sur de Brasil (Gasalla & Rossi-Wongtschowsky, 2004)	25	-46.639	-24.874	Brasil	97 000	1998-1999	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
52	Costas de Jalisco y Colima (Galván-Piña, 2005)	38	-104.594	19.124	México	700	1995-1996	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
53	Perú 50 (Jarre-Teichmann & Pauly, 1993)	20	-79.514	-8.406	Perú	-	1953-1959	x	x		x		x	x	x			x	x
54	Perú 60 (Jarre-Teichmann & Pauly, 1993)	20	-79.514	-8.406	Perú	-	1960-1969	x	x		x		x	x	x			x	x
55	Golfo de México (Browder, 1993)	15	-96.700	25.957	-	-	-		x	x	x	x		x	x			x	x
56	Sur del Golfo de California (Salcido-Guevara & Arreguín-Sánchez, 2007)	37	-106.580	23.330	México	6 250	1994-1997	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x
Lagos																			
57	Lago Tanganica (Moreau et al., 1993a)	7	29.317	-3.883	África	800	1980-1983				x		x	x				x	x
58	Lago Ontario (Halfon & Schito, 1993)	14	-77.661	43.630	Canadá	19 500	1991-1991				x	x		x	x			x	x
59	Lago Awasa (Fetahi, 2005)	14	38.443	7.064	Etiopía	90	2003-2004				x		x	x				x	x
60	Lago Aydat (Reyes-Marchant et al., 1993)	11	2.986	45.664	Francia	-	1990-1992				x		x	x	x			x	x
61	Lago Veli (Aravindan, 1993)	14	76.888	8.510	India	-	-				x	x		x	x	x		x	x
62	Lago Kinéret (Walline et al., 1993)	14	35.592	32.809	Israel	168	-				x		x	x	x	x	x	x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infaua/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe	
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)													
Lagos																				
63	Lago Turkana 1973 (Kolding, 1993)	8	36.060	3.500	Kenia	7 560	1973-1987				x			x	x			x	x	
64	Lago Turkana 1987 (Kolding, 1993)	8	36.060	3.500	Kenia	7 560	1973-1987				x			x	x			x	x	
65	Lago Victoria (Moreau et al., 1993b)	16	34.042	-0.288	Kenia	70 000	1971-1972				x		x	x	x	x			x	x
66	Lago Malawi (Degnbol, 1993)	9	34.420	-11.941	Malawi	30 800	1977-1981				x			x	x				x	
67	Laguna de Bay 1820 (Delos Reyes, 1995)	30	121.250	14.250	Filipinas	900	1820-1820	x		x	x	x	x	x	x	x			x	x
68	Laguna de Bay 1920 (Delos Reyes, 1995)	26	121.250	14.250	Filipinas	900	1920-1920	x			x	x	x	x	x	x			x	x
69	Laguna de Bay 1950 (Delos Reyes, 1995)	21	121.250	14.250	Filipinas	900	1950-1950	x			x	x	x	x	x	x			x	x
70	Laguna de Bay 1968 (Delos Reyes, 1995)	16	121.250	14.250	Filipinas	900	1968-1968				x	x		x	x	x			x	x
71	Laguna de Bay 1980 (Delos Reyes, 1995)	17	121.250	14.250	Filipinas	900	1980-1980				x	x		x	x	x			x	x
72	Laguna de Bay 1990 (Delos Reyes, 1995)	20	121.250	14.250	Filipinas	900	1990-1990				x	x	x	x	x	x			x	x
73	Lago George (Moreau et al., 1993c)	14	30.200	0.000	Uganda	250	1970-1970	x			x			x	x				x	x
74	Lago Chad (Palomares et al., 1993b)	15	14.100	13.330	Chad	25 000	1969-1972				x	x	x	x	x	x			x	x
75	Lago Kariba (Machena et al., 1993)	10	28.554	-16.563	Zimbabue	5 364	1980-1980				x			x	x	x			x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infaua/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe	
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)													
Lagos																				
76	Lago Malai (Nsiku, 2002)	26	34.420	-11.941	África	28 800	1977-1996	x			x	x	x	x					x	
77	Lago Victoria (Moreau & Villanueva, 2002)	18	34.042	-0.288	-	-	-				x	x		x	x	x			x	x
78	Lago Tanganica 75 (Moreau et al., 1993a)	7	29.317	-3.883	-	-	1975-1975							x	x				x	x
79	Lago Victoria 85 (Moreau et al., 1993b)	16	34.042	-0.288	Kenia	70 000	1985-1986				x	x		x	x				x	x
Lagunas costeras																				
80	Estuario Caeté (Wolff et al., 2000)	19	-46.621	-0.932	Brasil	220	-	x	x		x	x	x	x	x	x			x	x
81	Laguna de Maspalomas (Moreno & Castro, 1998)	7	-15.594	27.738	España	-	1993-1994				x					x				x
82	Etang de Thau (Palomares et al., 1993c)	11	3.617	43.404	Francia	88	1980-1980				x	x	x	x					x	x
83	Laguna de Sakumo (Pauly, 2002)	13	0.013	5.630	Ghana	1	1971-1971				x	x	x	x	x	x				x
84	Laguna de Orbetello (Brando et al., 2004)	12	11.214	42.441	Italia	27	1995-1996	x			x			x	x				x	x
85	Huizache-Caimanero (Zetina-Rejón et al., 2003)	26	-106.070	22.960	México	175	1984-1986				x	x	x	x	x	x			x	x
86	Laguna de Términos (Manickchand-Heileman et al., 1998a)	20	-91.500	18.600	México	2 500	-				x	x	x	x	x	x			x	x
87	Laguna de Mandinga (De La Cruz-Agüero, 1993)	20	-96.070	19.010	México	-	1982-1983				x	x	x		x	x	x			x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infaua/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe	
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)													
Lagunas costeras																				
88	Laguna de Tampamachoco (Rosado-Solórzano & Guzmán del Próo, 1998)	23	-97.356	21.007	México	15	-				x	x	x	x	x			x	x	
89	Laguna Celestún (Chávez et al., 1993)	16	-90.393	20.816	México	28	-				x	x	x	x	x	x			x	x
90	Mangles de Laguna Celestún (Vega-Cendejas & Arreguín-Sánchez, 2001)	19	-90.393	20.816	México	-	-				x		x	x	x	x			x	x
91	Laguna Chiku (Lin et al., 1999)	13	120.074	23.137	Taiwan	10	-				x	x	x	x	x	x			x	x
92	Laguna de Términos (Rivera-Arriaga et al., 2003)	16	-91.500	18.600	México	-	-				x	x		x	x				x	x
Bahías																				
93	Bahía de Tongoy (Wolff, 1994)	17	-71.548	-30.283	Chile	60	1978-1989	x			x	x	x	x	x	x	x			x
94	Mar de Bohai (Tong et al., 2000)	13	120.000	39.000	China	77 000	1982-1983				x	x	x	x	x				x	x
95	Bahía de Somme (Rybarczyk et al., 2003)	9	1.530	50.227	Francia	50	1998-1998	x			x		x	x	x	x			x	
96	Bahía de La Paz (Arreguín-Sánchez et al., 2004)	22	-110.500	24.500	México	-	1992-1998		x		x	x			x	x			x	x
97	Bahía de Maputo (DE Paula E Silva et al., 1993)	10	32.766	-26.024	Mozambique	1 100	1972-1985				x	x	x	x	x	x			x	x
98	Bahía de Kuosheng (Hsing-Juh et al., 2004)	17	121.667	25.217	Taiwan	8	1998-2001				x	x	x	x	x	x			x	x
99	Bahía de Monterey (Olivieri et al., 1993)	16	-122.000	36.780	Estados Unidos	-		-	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av Ma Pc Po Cr Mo Zo Fi Im Ba De Pe											
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)	Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe
Bahías																			
100	Bahía de San Miguel (Bundy & Pauly, 2001)	16	123.180	13.860	Filipinas	1 115	1992-1994			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
101	Bahía de la Ascención (Vidal & Basurto, 2003)	19	-87.580	19.650	México	260		-	x	x	x	x	x		x	x	x		x
102	Bahía de Bengala (Mustafa, 2003)	15	91.000	21.000	Bangladés	166 000	1984-1986			x	x	x	x	x	x				x
103	Bahía de San Pedro (Campos, 2003)	16	125.110	11.160	Filipinas	625	1994-1995			x	x	x	x	x	x	x			x
Océanos																			
104	Mar Báltico (Harvey et al., 2003)	16	20.499	58.949	-	-	1974-2000	x		x				x	x	x	x	x	x
105	Newfoundland 1450 (Pitcher et al., 2002)	50	-53.250	52.520	Canadá	495 000	1450-1450	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
106	Newfoundland 1900 (Pitcher et al., 2002)	50	-53.250	52.520	Canadá	495 000	1900-1900	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
107	Newfoundland 1995 (Pitcher et al., 2002)	50	-53.250	52.520	Canadá	495 000	1985-1985	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x
108	Océano Pacífico Central (Cox et al., 2002)	26	170.000	20.000	-	-	1990-1998			x	x		x		x				x
109	Pacífico Central (Kitchell et al., 2002)	22	170.000	37.500	-	30 000	1990-1998			x	x		x						
110	Estrecho de Bali (Buchary et al., 2002)	14	114.760	-8.570	-	-		-	x	x		x		x	x	x	x		x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplankton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe	
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)													
Arrecifes de coral																				
111	Centro del Arrecife de la Gran Barrera (Tudman, 2001)	25	147.000	-18.000	Australia	-	-			x	x	x	x	x	x	x			x	
112	Norte del Arrecife de la Gran Barrera (Gribble, 2001)	25	143.447	-11.561	Australia	10 000	1993-1994	x		x	x	x	x	x	x	x			x	
113	Arrecife de Barrera de Tiahura (Arias-González et al., 1997)	43	-149.901	-17.486	Polinesia Francesa	-	1971-1989				x	x	x	x			x	x	x	
114	Largo del Arrecife de Tiahura (Arias-González et al., 1997)	46	-149.901	-17.490	Polinesia Francesa	-	1971-1989				x	x	x	x	x	x	x	x	x	
115	Arrecife de Bolinao (Aliño et al., 1993)	26	119.917	16.436	Filipinas	240	-				x	x	x	x	x				x	
116	Cayo Looe (Venier & Pauly, 1997)	20	-81.400	24.655	Estados Unidos	30	-				x	x	x	x	x	x			x	
117	Arrecife del Caribe Mexicano (Alvarez-Hernández, 2003)	18	-87.240	19.300	México	-	1990-1990	x		x	x	x	x	x	x	x			x	x
118	Islas Vírgenes (Opitz, 1993)	21	-73.000	20.000	-	-	-	x		x	x	x	x	x	x	x			x	
Reservorios																				
119	Reservorio de Broa (Angelini & Petrere, 1996)	11	-47.888	-22.192	Brasil	6	-				x			x	x	x			x	
120	Reservorio de Sri Lanka (Moreau et al., 2001)	17	80.982	7.909	Sri Lanka	25	1970-1970	x			x			x	x				x	x
121	Laguna de Ria Formosa (Gamito & Erzini, 2005)	14	-7.804	37.033	Portugal	-	1996-1997				x	x	x	x	x	x			x	

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplancton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A1. Continuación.

No	Modelo trófico	Grupos	Ubicación aproximada		País	Realización del estudio		Av	Ma	Pc	Po	Cr	Mo	Zo	Fi	Im	Ba	De	Pe	
			Longitud	Latitud		Área (km ²)	Periodo (año)													
Ríos																				
122	Río de Garona (Palomares et al., 1993a)	10	1.319	43.761	Francia	5	1990-1991				x	x	x	x	x	x			x	
123	Río Paraná (Angelini & Agostinho, 2005)	40	-52.840	-22.360	Brasil	-	1992-1995				x			x	x	x			x	
Islas																				
124	Islas Aleutianas 1963 (Heymans, 2005)	40	-179.779	51.577	Alaska	56 936	1963-1963	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x

Av-Aves, Ma-Mamíferos, Pc-Peces cartilaginosos, Po-Peces óseos, Cr-Crustáceos, Mo-Moluscos, Zo-Zooplankton, Fi-Fitoplancton, Im-Infauna/Meiofauna, Ba-Bacterias, De-Detritus y Pe-Pesquería. Más detalle sobre los modelos en <http://www.ecopath.org> y www.incofish.com. Ubicación aproximada en grados sexagesimales.

Tabla A2. Significancia estadística del índice de elasticidad de la demanda (ED) de 123 redes tróficas de ecosistemas acuáticos.

Red trófica	n	ED	I.C.95%	R ²	t-Student	t _{α=0.05;1}	p
Plataforma continental	56	(1.138)					
Giro de Alaska	19	1.226	0.344	0.694	1.144	1.740	*0.134
Este del Mar de Bering 1950	20	1.444	0.216	0.882	3.563	1.734	**0.001
Este del Mar de Bering 1980	19	1.528	0.260	0.860	3.534	1.740	**0.001
Brunéi	11	1.198	0.176	0.945	2.052	1.833	**0.035
Norte de la Columbia Británica 1750	44	1.099	0.101	0.890	1.658	1.682	*0.052
Norte de la Columbia Británica 1900	46	1.102	0.118	0.849	1.451	1.680	*0.077
Norte de la Columbia Británica 1950	44	0.993	0.117	0.829	0.095	1.682	*0.463
Norte de la Columbia Británica 2000	44	1.053	0.108	0.864	0.816	1.682	*0.210
Deltas 1950	28	1.192	0.246	0.725	1.332	1.706	*0.097
Deltas 1990	28	1.029	0.232	0.688	0.211	1.706	*0.417
Norte del Golfo de San Lorenzo	29	1.062	0.248	0.663	0.424	1.703	*0.337
Chile Central 1992	19	1.176	0.145	0.921	2.110	1.740	**0.025
Chile Central 1998	19	1.122	0.133	0.927	1.598	1.740	*0.064
Surgencias del Golfo de Salamanca	15	1.254	0.179	0.922	2.504	1.771	**0.013
Golfo de Nicoya	16	0.942	0.061	0.981	1.665	1.761	*0.059
Golfo Dulce	17	1.005	0.053	0.986	0.157	1.753	*0.439
Oeste de Groenlandia	10	1.066	0.054	0.994	2.273	1.860	**0.026
Islandia	16	1.069	0.127	0.940	0.949	1.761	*0.179
Islandia 1950	21	1.171	0.343	0.647	0.860	1.729	*0.200
Terenga	11	1.096	0.146	0.955	1.208	1.833	*0.129
Centro del Golfo de California	22	1.065	0.092	0.953	1.217	1.725	*0.119
Sonda de Campeche	17	1.065	0.149	0.913	0.766	1.753	*0.228
Alto Golfo de California	26	1.187	0.172	0.853	1.863	1.711	**0.037
Mar del Norte	23	1.093	0.072	0.970	2.200	1.721	**0.020
Georgia y Orcadas del Sur	26	1.212	0.235	0.765	1.547	1.711	*0.067
Mar Cantábrico	25	1.139	0.114	0.928	2.096	1.714	**0.024
Golfo de Paria	20	1.096	0.079	0.970	2.106	1.734	**0.025
Canal Inglés 1973	33	1.198	0.163	0.834	2.068	1.696	**0.024
Canal Inglés 1995	41	1.135	0.095	0.912	2.381	1.685	**0.011
Plataforma Oeste de Florida	49	1.068	0.101	0.869	1.132	1.678	*0.132
Este del Mar de Bering	31	1.344	0.203	0.813	2.877	1.699	**0.004
Oeste del Mar de Bering	29	1.168	0.165	0.843	1.738	1.703	**0.047
Sonda del Príncipe Guillermo	37	1.159	0.259	0.619	1.032	1.690	*0.155
Sonda del Príncipe Guillermo	14	1.124	0.403	0.673	0.549	1.782	*0.297
Plataforma de Venezuela	13	1.072	0.101	0.970	1.280	1.796	*0.113
Sonda de Campeche	21	1.336	0.196	0.880	2.959	1.729	**0.004
Sur de Brasil	11	0.952	0.111	0.965	0.791	1.833	*0.225
Mar del Norte 1880	42	1.246	0.170	0.793	2.445	1.684	**0.009
Mar de Barent 1990	33	1.095	0.181	0.773	0.888	1.696	*0.191
Mar de Barent 1990	12	1.391	0.505	0.713	1.401	1.812	*0.096
Mar de Barent 1995	33	1.077	0.192	0.746	0.680	1.696	*0.251
Mar de Barent 1995	12	1.372	0.519	0.697	1.302	1.812	*0.111
Oeste de Escocia	35	1.244	0.181	0.803	2.275	1.692	**0.015
Oeste del Canal Inglés	48	1.145	0.126	0.834	1.921	1.679	**0.030
Costa Suroeste de India	9	0.835	0.147	0.943	2.127	1.895	***0.035
Norte de Java Central	24	1.004	0.218	0.739	0.035	1.717	*0.486
Península Malasia	11	0.955	0.070	0.986	1.195	1.833	*0.131
Costa de Sarawak	26	1.069	0.219	0.743	0.539	1.711	*0.297
Costa de Sabah	26	1.075	0.126	0.899	1.022	1.711	*0.158
Estecho de Georgia	23	1.109	0.197	0.816	0.948	1.721	*0.177
Ensenada Sur de Brasil	21	0.904	0.208	0.749	0.798	1.729	*0.217
Costas de Jalisco y Colima	35	1.103	0.139	0.845	1.257	1.692	*0.109
Perú 50	12	1.314	0.345	0.826	1.646	1.812	*0.065
Perú 60	12	1.331	0.394	0.790	1.522	1.812	*0.079
Golfo de México	11	0.994	0.183	0.917	0.056	1.833	*0.478

Demandas significativamente: * Unitaria, ** Inelástica, y *** Elástica. Los límites inferior y superior del I.C.95% se obtienen restando y sumando respectivamente el valor de la columna al valor de ED. Los valores entre paréntesis son promedios.

Tabla A2. Continuación.

Red trófica	n	ED	I.C.95%	R ²	t-Student	t _{α=0.05;1}	p
Plataforma continental							
Sur del Golfo de California	34	1.212	0.179	0.805	2.015	1.694	**0.026
Lagos	23	(1.009)					
Lago Tanganica	5	0.980	0.117	0.992	0.408	2.353	*0.355
Lago Ontario	12	1.133	0.171	0.935	1.409	1.812	*0.095
Lago Awasa	11	1.014	0.325	0.784	0.080	1.833	*0.469
Lago Aydat	8	1.059	0.276	0.903	0.417	1.943	*0.345
Lago Veli	11	0.990	0.141	0.949	0.129	1.833	*0.450
Lago Kinéret	11	1.147	0.218	0.912	1.235	1.833	*0.124
Lago Turkana 1973	6	1.024	0.386	0.889	0.132	2.132	*0.451
Lago Turkana 1987	6	0.926	0.362	0.881	0.435	2.132	*0.343
Lago Victoria	13	1.067	0.131	0.951	0.922	1.796	*0.188
Lago Malauí	4	0.819	0.691	0.857	0.764	2.920	*0.262
Laguna de Bay 1820	26	1.017	0.133	0.877	0.218	1.711	*0.415
Laguna de Bay 1920	20	1.027	0.093	0.953	0.510	1.734	*0.308
Laguna de Bay 1950	14	0.978	0.096	0.965	0.418	1.782	*0.342
Laguna de Bay 1968	14	0.956	0.145	0.920	0.539	1.782	*0.300
Laguna de Bay 1980	15	0.920	0.190	0.849	0.749	1.771	*0.234
Laguna de Bay 1990	15	0.982	0.086	0.969	0.370	1.771	*0.359
Lago George	10	0.919	0.155	0.938	0.971	1.860	*0.180
Lago Chad	12	1.007	0.219	0.874	0.057	1.812	*0.478
Lago Kariba	6	1.058	0.464	0.855	0.264	2.132	*0.402
Lago Malauí	22	1.131	0.156	0.887	1.448	1.725	*0.082
Lago Victoria	14	1.028	0.162	0.914	0.309	1.782	*0.381
Lago Tanganica 75	5	0.972	0.168	0.984	0.392	2.353	*0.361
Lago Victoria 85	13	1.058	0.194	0.897	0.534	1.796	*0.302
Laguna costera	12	(1.111)					
Estuario Caeté	16	0.953	0.332	0.647	0.249	1.761	*0.403
Etang de Thau	8	1.022	0.161	0.962	0.268	1.943	*0.399
Laguna de Sakumo	7	1.460	0.560	0.846	1.654	2.015	*0.080
Laguna de Orbetello	8	1.262	0.260	0.937	1.953	1.943	**0.049
Huizache-Caimanero	22	1.039	0.098	0.944	0.693	1.725	*0.248
Laguna de Términos	17	1.156	0.275	0.783	0.992	1.753	*0.168
Laguna de Mandinga	12	1.356	0.338	0.841	1.907	1.812	**0.043
Laguna de Tampamachoco	15	1.243	0.284	0.822	1.515	1.771	*0.077
Laguna de Celestún	13	0.993	0.184	0.895	0.072	1.796	*0.472
Mangles de Laguna Celestun	15	1.030	0.183	0.884	0.290	1.771	*0.388
Laguna Chiku	10	0.753	0.221	0.834	2.086	1.860	***0.035
Laguna de Términos	13	1.067	0.474	0.597	0.254	1.796	*0.402
Bahía	11	(1.081)					
Bahía de Tongoy	14	0.947	0.120	0.943	0.790	1.782	*0.222
Mar de Bohai	11	1.172	0.149	0.959	2.123	1.833	**0.031
Bahía de Somme	4	1.480	3.840	0.388	0.365	2.920	*0.375
Bahía de La Paz	19	1.073	0.259	0.753	0.487	1.740	*0.316
Bahía de Maputo	7	1.098	0.172	0.971	1.155	2.015	*0.150
Bahía de Kuosheng	13	1.026	0.277	0.801	0.166	1.796	*0.435
Bahía de Monterey	10	1.172	0.248	0.906	1.290	1.860	*0.117
Bahía de San Miguel	14	1.055	0.119	0.954	0.828	1.782	*0.212
Bahía de la Ascención	16	1.174	0.183	0.901	1.675	1.761	*0.058
Bahía de Bengala	13	0.714	0.299	0.626	1.721	1.796	*0.057
Bahía de San Pedro	13	0.979	0.065	0.985	0.577	1.796	*0.288
Oceánica	7	(1.187)					
Mar Báltico	13	1.163	0.265	0.849	1.105	1.796	*0.146
Newfoundland 1450	43	1.321	0.106	0.914	5.084	1.683	**<0.001
Newfoundland 1900	44	1.183	0.098	0.907	3.124	1.682	**0.002

Demandas significativamente: * Unitaria, ** Inelástica, y *** Elástica. Los límites inferior y superior del I.C.95% se obtienen restando y sumando respectivamente el valor de la columna al valor de ED. Los valores entre paréntesis son promedios.

Tabla A2. Continuación.

Red trófica	n	ED	I.C.95%	R ²	t-Student	t _{α=0.05;1}	p
Oceánica							
Newfoundland 1995	44	1.018	0.193	0.652	0.157	1.682	*0.438
Océano Pacífico Central	24	0.993	0.071	0.963	0.158	1.717	*0.438
Pacífico Central	20	1.406	0.136	0.947	5.181	1.734	**<0.001
Estrecho de Bali	12	1.227	0.527	0.640	0.780	1.812	*0.227
Arrecifes	8	(1.072)					
Centro Arrecife de la Gran Barrera	22	1.079	0.134	0.906	1.011	1.725	*0.162
Norte del Arrecife de la Gran Barrera	20	1.152	0.143	0.915	1.844	1.734	**0.041
Arrecife de Barrera de Tiahura	37	0.959	0.098	0.886	0.704	1.690	*0.243
Largo del Arrecife de Tiahura	34	0.829	0.102	0.855	2.825	1.694	***0.004
Arrecife de Bolinao	21	0.824	0.161	0.806	1.899	1.729	***0.036
Cayo Looe	16	1.281	0.170	0.926	2.915	1.761	**0.006
Arrecife del Caribe Mexicano	14	1.157	0.133	0.953	2.102	1.782	**0.029
Islas Vírgenes	17	1.294	0.106	0.968	4.871	1.753	**<0.001
Reservorios	3	(0.961)					
Reservorio de Broa	7	0.540	0.105	0.956	8.821	2.015	***<0.001
Reservorio de Sri Lanka	11	0.959	0.459	0.620	0.165	1.833	*0.436
Laguna de Ria Formosa	12	1.382	0.280	0.889	2.473	1.812	**0.016
Ríos	2	(1.125)					
Río de Garona	7	1.348	0.724	0.738	0.969	2.015	*0.189
Río Paraná	36	0.901	0.056	0.955	2.961	1.691	***0.003
Islas	1	(1.379)					
Islas Aleutianas 1963	35	1.379	0.198	0.808	3.243	1.692	**0.001

Demandas significativamente: * Unitaria, ** Inelástica, y *** Elástica. Los límites inferior y superior del I.C.95% se obtienen restando y sumando respectivamente el valor de la columna al valor de ED. Los valores entre paréntesis son promedios.

Tabla A3 Evaluación del valor de la información originado por las variables.

Fuente	GDL	Suma los cuadrados	Cuadrado medio	F de Fisher	Pr>F
Modelo	5	1.129	0.226	3.033	0.013
Residuos	118	8.784	0.074		
Total	123	9.913			

Tabla A4. Parámetros del modelo ANOVA.

Parámetro	Valor	Desviación típica	t-Student	Pr > t	Límite inferior 95%	Límite superior 95%
Intersección	1.046	0.111	9.387	< 0.0001	0.825	1.266
Clase-60	0.000	-	-	-	-	-
Clase-10	0.334	0.138	2.415	0.017	0.060	0.609
Clase-20	0.009	0.117	0.073	0.942	-0.223	0.241
Clase-30	0.038	0.122	0.315	0.753	-0.203	0.280
Clase-40	0.010	0.136	0.072	0.943	-0.260	0.280
Clase-50	-0.066	0.144	-0.456	0.649	-0.350	0.219

Tabla A5. Prueba de Tukey de comparación múltiple de las diferencias de los promedios del índice *SDB* entre las distintas clases. Valor crítico del *d* de Tukey: 4.097 con un nivel de confianza del 95%.

Clase	Diferencia	Diferencia estandarizada	<i>d</i>	Pr.>Dif	Significativo
10 ~ 50	0.400	3.261	2.897	0.018	Sí
10 ~ 60	0.334	2.415	2.897	0.160	No
10 ~ 20	0.326	3.620	2.897	0.006	Sí
10 ~ 40	0.325	2.850	2.897	0.057	No
10 ~ 30	0.296	3.077	2.897	0.030	Sí
30 ~ 50	0.104	1.003	2.897	0.916	No
30 ~ 60	0.038	0.315	2.897	1.000	No
30 ~ 20	0.030	0.484	2.897	0.997	No
30 ~ 40	0.029	0.308	2.897	1.000	No
40 ~ 50	0.075	0.626	2.897	0.989	No
40 ~ 60	0.010	0.072	2.897	1.000	No
40 ~ 20	0.001	0.014	2.897	1.000	No
20 ~ 50	0.074	0.757	2.897	0.974	No
20 ~ 60	0.009	0.073	2.897	1.000	No
60 ~ 50	0.066	0.456	2.897	0.997	No

Tabla A6. Evaluación del valor de la información originado por las variables.

Fuente	GDL	Suma los cuadrados	Cuadrado medio	F de Fisher	Pr>F
Modelo	4	0.102	0.026	0.977	0.423
Residuos	118	3.084	0.026		
Total	122	3.186			

Tabla A7. Parámetros del modelo ANOVA.

Parámetro	Valor	Desviación típica	t-Student	Pr > t	Límite inferior 95%	Límite superior 95%
Intersección	1.124	0.049	23.056	< 0.0001	1.027	1.220
Clase-50	0.000	-	-	-	-	-
Clase-10	-0.082	0.061	-1.341	0.182	-0.203	0.039
Clase-20	-0.005	0.053	-0.102	0.919	-0.111	0.100
Clase-30	-0.038	0.060	-0.630	0.530	-0.156	0.081
Clase-40	0.001	0.067	0.019	0.985	-0.132	0.135

Tabla A8. Tukey (HSD) / Análisis de las diferencias entre grupos con un intervalo de confianza de 95.00%.

Categorías	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	Pr.>Dif	Significativo
40 ~ 10	0.083	1.399	2.770	0.630	No
40 ~ 30	0.039	0.670	2.770	0.963	No
40 ~ 20	0.007	0.130	2.770	1.000	No
40 ~ 50	0.001	0.019	2.770	1.000	No
50 ~ 10	0.082	1.341	2.770	0.666	No
50 ~ 30	0.038	0.630	2.770	0.970	No
50 ~ 20	0.005	0.102	2.770	1.000	No
20 ~ 10	0.077	1.800	2.770	0.379	No
20 ~ 30	0.032	0.798	2.770	0.931	No
30 ~ 10	0.045	0.880	2.770	0.904	No

Valor crítico del d de Tukey: 3.918