



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



COMPARACIÓN TEMPORAL DEL ESTADO  
DE LA RED TRÓFICA DE LA LAGUNA DE  
TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO DURANTE  
1980, 1998 Y 2011

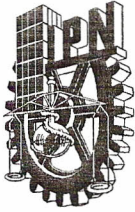
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS  
MARINOS

PRESENTA

ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2014



**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 26 del mes de Mayo del 2014 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:

**“COMPARACIÓN TEMPORAL DEL ESTADO DE LA RED TRÓFICA DE LA LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO DURANTE 1980, 1998 Y 2011”**

Presentada por el alumno:

ABASCAL  
Apellido paterno

MONROY  
materno

ISAURA MICHELLE  
nombre(s)

Con registro: 

B	1	2	0	6	5	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

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. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

DRA. GLADIS ANGÉLICA LÓPEZ IBARRA

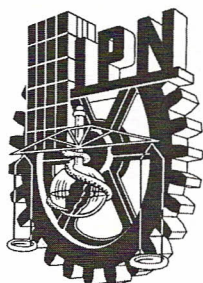
DR. ATAHUALPA SUÑA LÓPEZ

**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES**

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



**IPN  
CICIMAR  
DIRECCION**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 03 del mes Junio del año 2014  
el (la) que suscribe BIÓL. ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY alumno(a) del  
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS  
con número de registro B120655 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

y cede los derechos del trabajo titulado:

"COMPARACIÓN TEMPORAL DEL ESTADO DE LA RED TRÓFICA DE LA

LAGUNA DE TÉRMINOS, CAMPECHE, MÉXICO DURANTE 1980, 1998 Y 2011"

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: michelle.abascal@gmail.com - mizetina@gmail.com

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

BIOL. ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY

*nombre y firma*

*Con todo mi cariño para  
mis padres y hermanos*

*"La familia es la brújula que nos guía. Es la inspiración para llegar a grandes alturas, y  
nuestro consuelo cuando ocasionalmente fallamos "*

*Brad Henry*

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico otorgado para la realización de esta maestría.

Agradezco a los proyectos de Investigación SEP-CONACYT: *Procesos de autoorganización y orientadores ecológicos en redes tróficas de ecosistemas marinos* (clave 155900); ANR-CONACYT: *Long-term effects of environmental changes on the nekton biodiversity and the functioning of tropical estuaries* (clave 111465) y SIP: El rol de la ictiofauna en la organización de la red trófica de Laguna de Términos, Sur del Golfo de México (clave 20140981).

Al Dr. Manuel Zetina Rejón por brindarme la oportunidad de realizar esta tesis bajo su dirección. Gracias por estar siempre disponible para asesorías, consejos y apoyo moral (aunque este en otro país), por brindarme su amistad y sobre todo por su paciencia durante estos dos años; trabajar bajo su dirección fue una muy buena experiencia, espero que se repita pronto.

A la Dra. Gladis A. López Ibarra, por su revisión al manuscrito, sus consejos y sobre todo por brindarme su amistad, mil gracias por todo. Al Dr. Francisco Arreguín Sánchez, por sus asesorías, revisión, comentarios y sugerencias del manuscrito. Al Dr. Pablo del Monte Luna por sus comentarios y sugerencias atinadas para el manuscrito y al Dr. Atahualpa Sosa López, por su apoyo durante la realización de la estancia de investigación en Campeche y por sus comentarios y sugerencias para el manuscrito.

Al M.C. Fabián Escobar Toledo por sus asesorías, consejos, paciencia, revisiones, apoyo moral y sobre todo por brindarme tu amistad durante estos dos años y espero que por muchos años más, de verdad mil gracias por todo “padrino”. Al M.C. Juan Carlos Hernández Padilla por sus asesorías consejos y amistad durante esta etapa.

Al Ing. Armando Hernández López por su asesoría y edición de las imágenes del manuscrito.

A mis amigos de toda la vida Ricardo, Carolina, Maribel, Cintya y Manuel por brindarme su amistad después de tantos años de conocerlos y por estarme apoyando y dándome ánimos en todo momento.

A los amigos que conocí durante esta etapa Sofía, Fabián, Margarita, Tatiana, Juan Carlos, Adrián, Sergio, Fernando, Jorge, Marcela, Rocío, Eduardo, Itzi, Mónica y Fabiola, por brindarme su amistad, cariño y apoyo.

A mi familia por brindarme su apoyo incondicional y por creer en mí para que realice todo lo que me propongo.

Al C.P. Humberto Ceseña y César Casas, por su ayuda y asesoría en los trámites académicos durante estos dos años.

## ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	IV
LISTA DE TABLAS.....	VI
GLOSARIO.....	VII
RESUMEN.....	X
ABSTRACT.....	XI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	7
4. OBJETIVOS.....	8
4.1. Objetivo General .....	8
4.2. Objetivos Específicos .....	8
5. MÉTODOS.....	9
5.1. Área de Estudio.....	9
5.2. Modelación trófica .....	10
5.3. Datos de entrada.....	12
5.4. Construcción de los modelos .....	12
5.4.1. Biomasa .....	13
5.4.2. Producción/Biomasa (P/B).....	14
5.4.3. Consumo/Biomasa (Q/B).....	15
5.4.4. Capturas (Y) .....	16
5.4.5. Depredación externa .....	16
5.4.6. Matriz depredador/presa ( $DC_{ij}$ ).....	17
5.5. Pedigree de los modelos .....	19

5.6.	Ecoranger.....	20
5.7.	Consistencia de los modelos.....	21
5.8.	Indicadores funcionales del sistema.....	21
5.8.1.	Estadísticas básicas.....	21
5.8.2.	Impactos tróficos.....	21
5.8.3.	Índice de especie clave.....	22
5.8.4.	Indicadores de crecimiento y desarrollo.....	23
5.9.	Indicadores estructurales.....	25
5.9.1.	Índices de centralidad.....	25
5.9.2.	Análisis de subestructuras.....	27
6.	RESULTADOS.....	29
6.1.	Modelación.....	29
6.2.	Indicadores funcionales del sistema.....	35
6.2.1.	Estadísticas Básicas.....	35
6.2.2.	Agregación trófica.....	37
6.2.3.	Eficiencia de transferencia.....	39
6.2.4.	Impactos tróficos.....	39
6.2.5.	Índice de especie clave.....	44
6.2.6.	Indicadores de crecimiento y desarrollo.....	46
6.3.	Indicadores estructurales.....	47
6.3.1.	Índices de centralidad.....	47
6.3.2.	Análisis de subestructuras.....	52
8.	DISCUSIÓN.....	54
8.1.	Características de los modelos tróficos para las tres épocas.....	54
8.2.	Indicadores funcionales del sistema.....	55



8.3. Indicadores estructurales .....	58
9. CONCLUSIONES .....	63
10. BIBLIOGRAFÍA.....	64
11. ANEXOS.....	79

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio y localización de las estaciones de muestreo utilizadas en los estudios de 1980-1981, 1998-1999 y 2010-2011. ....	10
Figura 2. Cociente P/Q (producción/consumo) y cociente R/A (respiración/asimilación) respecto al nivel trófico, para los tres años del presente estudio.....	34
Figura 3. Proporciones de los flujos de energía del ecosistema de la Laguna de Términos, en las tres diferentes épocas. Las barras en negro corresponden a la época 1980, las barras en gris claro 1998 y las barras en gris oscuro 2011. FT: Flujos totales, FC: Flujos de consumo, SE: Suma de las exportaciones, FR: Flujos respiratorios, FD: Flujos a detritus y BT: Biomasa total.....	36
Figura 4. Modelo trófico agregado por nivel trófico discreto para el sistema Laguna de Términos. Se representan los diferentes tipos de flujos por nivel trófico, están en $t \cdot km^2 \cdot año^{-1}$ . Eficiencia de transferencia entre un nivel trófico y otro (%). a) 1980, b) 1998 y c) 2011 .....	38
Figura 5. Eficiencia de transferencia (%) de los flujos de energía del ecosistema de la Laguna de Términos, México, en tres diferentes épocas. ....	39
Figura 6. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 1980. ....	41
Figura 7. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 1998. ....	42
Figura 8. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 2011. ....	43

Figura 9. Índice de grupo clave basado en impactos tróficos del ecosistema Laguna de Términos, para tres diferentes épocas. ....	45
Figura 10. Proporciones de la organización y desarrollo del ecosistema (A/C), resiliencia del ecosistema (O/A) y potencial de crecimiento (O/C) para tres épocas. Las barras en negro corresponden a la época 1980, Las barras en gris claro 1998 y las barras en gris oscuro 2011. ....	47
Figura 11. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de grado entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia. ....	48
Figura 12. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de cercanía entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia .....	50
Figura 13. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de status entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia. ....	51

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Origen de los datos para la construcción de las matrices de dietas de los grupos funcionales de los tres modelos Ecopath. ....	18
Tabla 2. Datos de entrada de tres modelos tróficos para la Laguna de Términos, México. Los datos en negrita fueron estimados por el modelo. H: proporción de hábitat ocupado por el grupo funcional en la laguna; NT: nivel trófico .....	32
Tabla 3. Estadísticas básicas del ecosistema de la Laguna de Términos para tres diferentes épocas. Todas las unidades, exceptuando el índice de Finn (%), están dadas en t/km <sup>2</sup> /año. ....	35
Tabla 4. Indicadores funcionales del ecosistema de la Laguna de Términos para las tres diferentes épocas (Unidades flow bits/1000). ....	46
Tabla 5. Número de cliques encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes. ....	52
Tabla 6. Cliques encontrados idénticos en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes. ....	52
Tabla 7. Bloques y puntos de corte encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes. ....	53
Tabla 8. Conjuntos lambda encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes. ....	53

## GLOSARIO

**Asimilación.-** Es el material ingerido que es utilizado para la producción y el gasto metabólico asociado. Representa todo el material ingerido que no es evacuado (Christensen & Pauly, 1992).

**Biomasa.-** Cantidad de materia viva o peso total de organismos vivos en un área y tiempo determinado (Christensen & Pauly, 1992).

**Centralidad.-** Es una característica que indica la posición central del grupo funcional en la red trófica. (Borgatti et al., 2013).

**Consumo.-** Cantidad de alimento ingerido por un grupo funcional por unidad de tiempo (Christensen & Pauly, 1992).

**Detritívoro.-** Organismo que se alimenta del detritus proveniente de la materia orgánica en descomposición.

**Detritus.-** Materia orgánica en partículas que se produce de la

descomposición de organismos muertos.

**Ecopath.-** Modelo de flujos de biomasa balanceado, que establece que la producción de un grupo funcional es igual a su consumo alimenticio menos sus pérdidas por respiración, depredación y exportación (Christensen & Pauly, 1992).

**Ecosistema.-** Sistema natural que está formado por un conjunto de organismos vivos y el medio físico donde se relacionan (Odum et al., 2006).

**Eficiencia ecotrófica.-** Fracción de la producción de un grupo funcional que fluye a través de la trama trófica o que es exportada del ecosistema (Christensen & Pauly, 1992).

**Eficiencia de transferencia.-** Energía transferida desde un nivel trófico al siguiente; a menudo se expresa como un porcentaje.

**Estabilidad.-** Capacidad de los sistemas para permanecer sin cambios importantes en su estructura ante las perturbaciones (Pimm, 1992).

**Flujo trófico.-** Movimiento de energía y materia en el ecosistema a través de las relaciones tróficas.

**Grupo funcional.-** Conjunto de especies que tienen un papel ecológico similar (hábitat, dieta, crecimiento, entre otros; Christensen et al., 1992).

**Laguna costera.-** Depresión en la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas, que tiene una comunicación permanente o efímera con el mar, pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera (Lankford, 1977).

**Madurez.-** Etapa final en la sucesión ecológica de los ecosistemas que se alcanza después de haber pasado por diferentes etapas intermedias (seriales) que involucran cambios en la estructura (Odum, 1969).

**Modelo.-** Representación abstracta o simplificada del sistema ecológico que destaca sólo los atributos funcionales importantes y los componentes estructurales más evidentes (Odum et al., 2006).

**Nivel trófico.-** Posición de los organismos en la red trófica, dicha posición está clasificado por medio de la manera por la cual obtiene su energía. El primer nivel trófico incluye a los autótrofos y detritus, el segundo a los herbívoros y así sucesivamente (Krebs, 2003).

**Organización.-** En términos de flujos se define como el grado de restricción que guía un flujo típico en el sistema (Ulanowicz, 2000).

**P/B.-** Cociente entre la producción y la biomasa promedio de un grupo en particular. Valores altos indican organismos de rápido crecimiento y valores bajos indican organismos de lento crecimiento. Bajo condiciones de equilibrio, es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Allen, 1971).

**Producción.-** Cantidad de energía o materia generada por un grupo en un período específico (Christensen & Pauly, 1992).

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

**Red trófica.** Representación abstracta de las relaciones alimentarias entre las especies de un ecosistema. Tanto organismos autótrofos como heterótrofos forman parte de una red trófica.

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

**Respiración.-** Es la energía utilizada en los procesos metabólicos, se puede calcular restando al consumo la producción y el alimento no asimilado (Christensen & Pauly, 1992).

**Subestructuras.-** Conjunto de grupos funcionales altamente conectados y cohesivos (Borgatti et al., 2013).

## RESUMEN

La Laguna de Términos ubicada en el estado de Campeche, considerada la laguna costera más grande en el sur del Golfo de México, es un ecosistema relevante por su alta diversidad de especies y hábitats. Es un área natural protegida y su plan de manejo permite el aprovechamiento de sus recursos naturales. En los últimos años, se han reportado cambios ambientales que han modificado las comunidades y los hábitats, lo que podría resultar en alteraciones en la estructura y funcionamiento del ecosistema. Por ello el objetivo de este trabajo fue comparar diferentes estados de este ecosistema mediante la modelación de los flujos de energía de la red trófica y su análisis funcional y estructural. Se utilizaron tres modelos correspondientes a los períodos anuales de 1980, 1998 y 2011. Cada modelo consta de 41 grupos funcionales (incluyendo desde productores primarios hasta depredadores tope). Se encontró que la biomasa para la mayoría de los grupos funcionales disminuyó entre épocas. El nivel trófico promedio del sistema fue el mismo para las tres épocas ( $NT=2.7$ ), pero el de algunos grupos funcionales disminuyó ligeramente. Los flujos de energía disminuyeron en un 39.6% en 1998 y en un 57.8% en 2011 respecto a 1980. Se encontraron diferencias en el funcionamiento de la red ya que los flujos de energía y la eficiencia de transferencia de energía entre niveles tróficos fueron distintos entre épocas. Así mismo, en relación al periodo de 1980, hubo un decremento en la organización y desarrollo del ecosistema del 11% durante 1998 y del 7% durante 2011. En cuanto al análisis estructural los resultados indicaron que existen ciertos grupos como pastos marinos, microcrustáceos, meiobentos y equinodermos que son los de mayor centralidad en las tres épocas analizadas, así como también que existen subestructuras que se mantienen relativamente estables en las tres épocas. Se concluyó si bien existe un funcionamiento diferente de la red trófica, la estructura de esta se mantiene, debido a que existen subestructuras que se han mantenido relativamente estables, las cuales están asociadas con la estabilidad del ecosistema.

**Palabras clave:** modelo trófico, ecopath, flujos de energía, análisis de redes, relaciones tróficas.



## ABSTRACT

The Terminos Lagoon is located in the state of Campeche, it's considered the largest coastal lagoon in the southern Gulf of Mexico and it's an important ecosystem because the lagoon has a high diversity of species and habitats. It is a protected natural area and its management plan allows the exploitation of its natural resources. Recently, environmental changes which modified biological communities and habitats have been reported, those changes could result in alterations in ecosystem structure and functioning. In this sense, the aim of this studio was compare different status of this ecosystem by modeling energy flows of the food web and its structural and functional analysis. We used three models corresponding to annual periods of 1980, 1998 and 2011. Each model has 41 functional groups (included from primary producers to top predators). The results suggest that the biomass to most functional groups had decreased between years. The average ecosystem trophic level was the same for the three periods (TL= 2.7), but the trophic level decreased slightly for some functional groups. It was found that most energy flows decreased by 39.6% in 1998 and 57.8% in 2011 in relation to 1980. There were differences in trophic web functioning due that energy flows and transfer efficiency among trophic levels were different between years. In relation to 980, it was found a decreased in ecosystem's organization and development of 11% in 1998 and 7% in 2011. For the structural analysis results indicated that there are certain groups such as seagrasses, microcrustaceans, meiobenthos and echinoderms are the most central in the three periods analyzed, as well as the prevalence of stable substructures. It was concluded while there is a different functioning of the food web, the structure is maintained, because there are substructures that have remained relatively stable, which are associated with ecosystem stability.

**Keywords:** trophic model, Ecopath, energy flows, network analysis, trophic interactions.

## 1. INTRODUCCIÓN

La Laguna de Términos, localizada en el sureste del Golfo de México, es la laguna costera más grande de esta zona, presentando una superficie de más de 70 hectáreas. Presenta un gran interés para México debido a su gran biodiversidad y a las actividades económicas que se realizan en esta zona. Entre estas actividades las más importantes están la pesca y la extracción petrolera (representa el 75% de la producción nacional de petróleo). Debido a estas características esta laguna es la más estudiada del país, por lo que se existe cantidad de información tanto ambiental como biológica (Lara-Domínguez et al., 1990).

La Laguna de Términos también es relevante en términos de conservación. Su fauna está oficialmente bajo un estado de conservación, ya que fue declarada como “área natural protegida de flora y fauna” el 6 de junio de 1994 (México-DOF, 1994). La laguna tiene interacciones con la Sonda de Campeche, la cual constituye la plataforma continental adyacente, y en ella también se soportan importantes pesquerías como la de peces y crustáceos. Asimismo, la laguna es un hábitat crítico para especies de larvas y juveniles de peces (Yáñez-Arancibia & Day, 1988) los cuales apoyan a la actividad de pesca en la Sonda de Campeche.

Desde hace aproximadamente 30 años, la laguna ha enfrentado diversos impactos antropogénicos específicamente relacionados con el desarrollo de la industria petrolera, la deforestación de humedales y manglares y el desarrollo agrícola y ganadero. Particularmente presenta relevancia la expansión de las zonas urbanas en la Isla del Carmen. También se han reportado cambios en las condiciones hidrológicas (Ramos-Miranda et al., 2005).

En la década de los ochenta se empezó a considerar la utilización de modelos matemáticos como una de las alternativas para el estudio del manejo de los recursos desde el punto de vista holístico, donde se considera como una entidad al ecosistema explotado (Botsford et al., 1997). Estos modelos matemáticos incluyen

tanto los componentes bióticos del ecosistema, así como las relaciones que existen entre ellos. Asimismo, estos pueden ser utilizados ya sea desde el punto de vista del manejo de los recursos pesqueros o bien de aquellos aspectos relacionados con la sustentabilidad del sistema.

En la actualidad, uno de los enfoques que permite tomar en cuenta la interacción entre los componentes bióticos y su hábitat es el enfoque Ecopath, modificado por Christensen & Pauly (1992). Este modelo permite caracterizar la estructura del ecosistema a través de las relaciones tróficas y cuantificar los flujos de biomasa entre los principales grupos componentes del ecosistema (especies o grupos de especies). Debido a que en las últimas dos décadas, los estudios de redes tróficas han tenido aceptación en la comunidad científica, los modelos ecosistémicos han podido ser utilizados como instrumentos importantes para mejorar la comprensión de los sistemas ecológicos.

El estudio de la función y la estructura de la red trófica es de suma importancia, para conocer si en aquellos ecosistemas influenciados por la actividad pesquera o factores ambientales, se produce algún cambio en su estructura y función a través del tiempo (Zhang & Chen, 2007). Se conocen a nivel mundial gran variedad de estudios en los que se describe la estructura y funcionamiento de varios tipos de ecosistemas. Sin embargo, cabe mencionar que son pocos en los que se compara un mismo ecosistema durante diferentes épocas (Shannon et al., 2003; Hernández-Padilla, 2012). En el presente trabajo se analizaron los principales cambios en la estructura y función de la red trófica de un ecosistema lagunar-estuarino tropical (Laguna de Términos) del sur del Golfo de México durante 1980, 1998 y 2011.

## 2. ANTECEDENTES

Para la Laguna de Términos se han realizado diferentes modelos que describen el funcionamiento del ecosistema. Yáñez-Arancibia et al., (1985a) mediante un modelo conceptual, describe que las interacciones entre las comunidades de peces se realizan por las bocas de conexión de la laguna, destacando la interacción existente entre la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche.

Por su parte Soberón-Chávez et al., (1988) realizan un modelo ecológico para la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche, concluyendo que los cambios en las interacciones ecológicas producen cambios en la diversidad, distribución, abundancia y persistencia de los recursos. Por otra parte, mencionan que existe una importante correlación entre los mecanismos de producción primaria y la producción de recursos pesqueros, dado que en esta zona se presenta una alta interrelación estuario/plataforma. Los autores también mencionan que los principales productores primarios del área son fitoplancton, pastos marinos y manglar; sugieren además que la estructura trófica es compleja y que presenta dos fuentes de energía, una relacionada con el pastoreo y la segunda con el detritus. Finalmente recomendaron que se estudien a detalle la estructura trófica tanto de la Laguna de Términos como de la Sonda de Campeche, debido a la interdependencia que presentan entre ellos y los efectos que pasen en uno de ellos pueden verse reflejados en el otro sistema.

Con el paso de los años y los avances computacionales, el enfoque Ecopath se ha convertido en uno de los enfoques de modelación más aceptados por los científicos, por lo que se han realizado varios trabajos con este enfoque sobre diferentes ecosistemas, y el caso de los ecosistemas del Golfo de México no es la excepción (Arreguín-Sánchez et al., 1993a, 1993b; Vega-Cendejas et al., 1993; Chávez et al., 1993; Vega-Cendejas & Arreguín-Sánchez, 2001).

Para la Laguna de Términos Manickhand-Heileman et al., (1998) hicieron un modelo con el enfoque Ecopath. Los autores encontraron que la fuente principal de energía

es el detritus. Posteriormente Zetina-Rejón (2004) tomando como base el modelo de Manickhand-Heileman et al, (1998) desarrolló un modelo integrando la Laguna de Términos y la Sonda de Campeche. El autor también concluye que la base de la estructura trófica es el detritus y encuentra que las pesquerías ocasionan efectos directos en el ecosistema local, pero también ocasionan efectos indirectos en el ecosistema adyacente.

Por otro lado, también se han realizado otros estudios en la Laguna de Términos enfocados a las comunidades ícticas. Ramos-Miranda et al. (2005) reportaron cambios en la diversidad y abundancia de peces en la laguna en dos épocas con 18 años de diferencia (1980-1981 y 1998-1999). Los autores reportan que la pérdida de diversidad está influenciada por cuatro factores principales: 1) la actividad pesquera, la cual fue regulada a partir de 1994 al ser declarada como zona de protección de flora y fauna; 2) los contaminantes producidos por la industria petrolera, el incremento en la actividad agrícola y el incremento de la población humana de Isla del Carmen (Currie-Alder, 2001); 3) la degradación del hábitat por la pérdida de vegetación sumergida (pastos marinos) y de zonas de manglar; y 4) la pérdida de las condiciones estuarinas de la laguna debido al incremento de los aportes de agua marina. Esto ha incrementado la transparencia, la salinidad y, la temperatura, así como también una disminución en la profundidad (Villalobos-Zapata et al., 2002). Lo anterior ha traído como consecuencia que en años recientes estén mejor representadas familias de peces de afinidad marina tales como Mugilidae, Serranidae, Lobotidae y Achiridae entre otras.

Por otra parte Sosa-López et al. (2005) realizaron un trabajo sobre indicadores ecológicos basados en la distribución de la biomasa a lo largo de los niveles tróficos de la comunidad de peces en la Laguna de Términos. Los autores encontraron que a finales de la década de los noventa, la biomasa de las especies omnívoras de tipo estuarino de niveles tróficos intermedios (especies que dominaban en la laguna durante la década de los ochenta), han sido sustituidas por especies carnívoras y herbívoras-detritívoras de tipo marino. Los autores sugieren que esto se puede deber

al aumento de las condiciones marinas, así como también a los arrecifes artificiales que han sido construidos en zonas adyacentes, los cuales pueden aumentar la biomasa de los depredadores marinos y especies detritívoras. Mencionan que también se puede deber a que la laguna fue establecida como un área marina protegida, lo que pudo originar un aumento en la biomasa de los depredadores por la reducción de los niveles de pesca y la consecuente disminución de las presas.

Por su parte Villéger et al. (2010) realizó un estudio sobre cambios en la taxonomía y diversidad funcional de las comunidades de peces después de la degradación del hábitat debida a las actividades humanas. Encontraron una disminución en las especies especialistas, que presentan preferencias hacia los hábitats de pastos marinos. Una explicación de esto es que en la Laguna de Términos tanto los pastos marinos como los manglares han sufrido una reducción en cuanto a su cobertura.

Arreguín-Sánchez et al. (2008) realizaron un estudio sobre la pesquería del camarón rosado, la cual tenía gran importancia para la economía de la zona, pero a partir de los ochentas presentó un grave decremento en su población. Los autores encontraron que la tasa de reclutamiento del camarón disminuyó posiblemente a causa del aumento de la temperatura, disminución de la salinidad y reducción en los niveles de productividad primaria; coincidentemente, los aportes de los ríos (en los cuales van los nutrientes que sirven de alimento para el camarón) también disminuyeron.

Los autores argumentaron que esta serie de cambios pudieron haber reducido la capacidad de respuesta del ecosistema ante las fluctuaciones. Sin embargo, no es claro si dicha reducción se trató de una tendencia a largo plazo inducida por las actividades humanas, o fue parte de la variabilidad interanual natural (Ramos-Miranda et al., 2005). Generalmente estos cambios en la diversidad son estudiados por medio de análisis de comunidades y relacionados con las condiciones ambientales. Para complementar estos estudios es conveniente detectar si el

ecosistema muestra cambios en su estructura y funcionamiento independiente de su composición específica a nivel de comunidades.

### **3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

Cambios en la estructura trófica de La Laguna de Términos han sido documentados (e.g. Sosa-López et al., 2005), esto dado por las continuas presiones ambientales y actividades antropogénicas que podrían modificar la estructura del ecosistema a través del tiempo y conducir a la pérdida de la capacidad de respuesta ecológica. Cuando se requiere saber si estos cambios trascienden a nivel del funcionamiento del ecosistema, es necesario analizar el sistema de una manera holística. Una alternativa es el uso de indicadores de su estructura y función como alternativa para modelar la red trófica de la comunidad.

La organización de la red trófica podría revelar aquellos procesos ecológicos que ocurren o han ocurrido en un ecosistema (Christensen & Pauly, 1992). Además, es importante conocer los mecanismos internos que se presentan naturalmente en los ecosistemas para garantizar la tendencia natural a un orden y preservar su estructura y función. Los cambios pueden suceder tanto en escala evolutiva como a mediano plazo y los más notables son generalmente en la composición de especies y biodiversidad, aunque esto puede ser reflejo propio de la dinámica trófica de la estructura.

Por ello, es necesario realizar evaluaciones en el mediano plazo de los cambios que suceden a nivel del ecosistema que podrían poner en riesgo la sustentabilidad del mismo. En México son pocos los ecosistemas donde se cuenta información sistemática que pueda ser usada para estudios comparativos de este tipo, pero el ecosistema de la Laguna de Términos se cuenta con suficientes estudios que han generado los datos necesarios para realizar estudios comparativos de su red trófica.



## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. Objetivo General**

Determinar si se presentan cambios en la estructura y función de la red trófica del ecosistema de Laguna de Términos, Campeche, México durante 1980, 1998 y 2011.

### **4.2. Objetivos Específicos**

- a) Analizar la funcionalidad de la red trófica de Laguna de Términos para las tres diferentes épocas.
  
- b) Analizar la estructura de la red trófica de Laguna de Términos para las tres diferentes épocas.

## 5. MÉTODOS

### 5.1. Área de Estudio

La Laguna de Términos, (91°15' y 92°00' W y 18°25' y 19°00' N) constituye un sistema lagunar que comprende aproximadamente 14 lagunas costeras menores y está incluida en la provincia fisiográfica de la "Llanura costera del Golfo" y la "Península de Yucatán" (Gutiérrez-Estrada y Castro del Río, 1988). El cuerpo principal es una amplia penetración de agua de aproximadamente 70 km x 28 km que cubren un área de 2500 km<sup>2</sup> y está separada del mar por la Isla del Carmen que tiene una extensión aproximadamente de 37.5 x 3 km (Tamayo, 1949).

La profundidad promedio es de 3.5 m con excepción de las bocas de Puerto Real de 10 m y Ciudad del Carmen de 7 m (Figura 1). La Laguna de Términos recibe descargas de agua dulce principalmente de cuatro ríos: El río Palizada con una descarga media de  $9.08 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{año}^{-1}$ ), río Chumpan con una descarga media de  $0.57 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{año}^{-1}$ ), río Candelaria con una descarga media de  $2.11 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{año}^{-1}$ ) y el río Mamantel con una descarga media de  $0.16 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{año}^{-1}$ ). Combinando estas descargas, Laguna de Términos recibe un aporte medio de  $12 \times 10^9 \text{ m}^3 \cdot \text{año}^{-1}$  de agua dulce (David, 1999).

En el Sur del Golfo de México existen tres temporadas climáticas las cuales han sido descritos por Yáñez-Arancibia & Day (1982), la temporada de "secas" ocurre de febrero a mayo, la temporada de "lluvias" de junio a septiembre y la temporada de "nortes", que se caracteriza por tormentas generadas por los frentes fríos provenientes del norte, de octubre a febrero.

En la laguna, las corrientes la mayor parte del año son hacia el oeste, altamente afectadas por vientos del noreste y sureste. Durante la estación de secas los vientos se tornan calmados (<8 km/h) lo que permite a las corrientes ser dominadas por las mareas. Durante la temporada de nortes, las tormentas de invierno traen fuertes

lluvias y fuertes vientos del norte y noroeste (>25 km/h). Los resultados de un modelo de circulación de la laguna indican un principal flujo neto de agua salada a través de la entrada de Puerto Real, en el lado oriental de la laguna, y una salida por la boca del Carmen en el oeste (Graham et al., 1981).

La temperatura más alta (33°C) se observa durante la temporada de lluvias (Yáñez-Arancibia & Day, 1982), mientras que la temperatura más baja (24°C) se observa en la temporada de nortes (Ramos-Miranda, 2000). Dentro de la laguna se observa más de un gradiente horizontal, las temperaturas más altas se observan de Norte hacia Oriente, las condiciones relativamente templadas se observan en la parte central de la cuenca hacia Occidente, y por último las condiciones cálidas se observan en la parte sur.

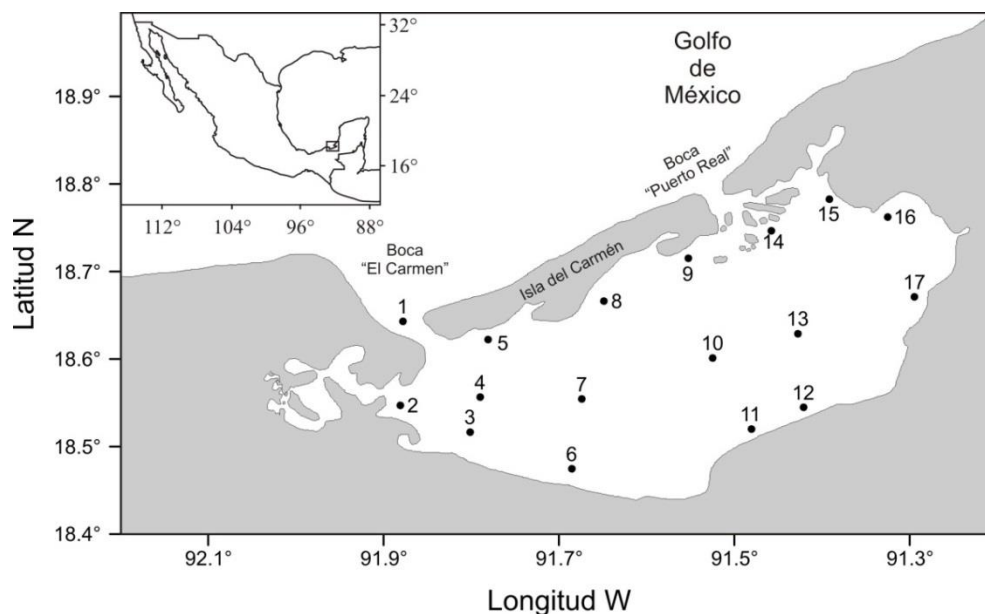


Figura 1. Área de estudio y localización de las estaciones de muestreo utilizadas en los estudios de 1980-1981, 1998-1999 y 2010-2011.

## 5.2. Modelación trófica

En el presente estudio se utilizaron tres modelos tróficos que representan al ecosistema de Laguna de Términos y los cuales corresponden a los años 1980, 1998 y 2011. Los modelos tróficos fueron construidos usando el enfoque Ecopath con

Ecosim (Pauly & Christensen, 2000; Christensen & Walters, 2004). Este se basa en que los flujos tróficos de un ecosistema se pueden representar como un sistema de ecuaciones de balance de masas, con las entradas y salidas equilibradas de energía de y hacia un grupo.

Para construir un modelo con este enfoque, es necesario primero definir los grupos funcionales del ecosistema, los cuales son conjuntos de especies que tienen hábitat y dieta similar. El modelo se basa en un conjunto de ecuaciones lineales, una para cada grupo funcional. Con esto se obtiene una representación de los flujos de energía a través de las relaciones tróficas (depredador-presa). La ecuación básica de Ecopath sugiere que para un grupo funcional en un periodo:

Ecuación 1

Producción (P) = Capturas Pesqueras (C) + Depredación (D) + Otras Pérdidas (OP)

Esta expresión se formula matemáticamente así:

Ecuación 2

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

donde  $i$  es la presa,  $j$  es el depredador,  $B_i$  es la biomasa de la presa,  $B_j$  es la biomasa del depredador,  $(P/B)$  es el cociente de producción/biomasa,  $(Q/B)$  es el cociente de consumo/biomasa,  $Y_i$  son las capturas pesqueras en caso de que se trate de un grupo explotado,  $DC_{ji}$  es la proporción de la presa  $i$  en la dieta del depredador  $j$  y  $EE_i$  es la eficiencia ecotrófica de las presas. Dado que el modelo representa un sistema en balance de masas, es posible que alguno de los datos de entrada sea desconocido, con excepción de las dietas.

### **5.3. Datos de entrada**

Los datos de entrada para la construcción del modelo de 1980 provienen de los modelos tróficos Ecopath elaborados previamente por Manickhand-Heileman et al. (1998) y Zetina-Rejón (2004). Debido a que los autores no incluyeron en los modelos aquellos grupos funcionales con baja abundancia, se optó por modificar los modelos originales.

Todos los datos de entrada para los tres modelos provienen de campañas de muestreo similares. Para el caso de 1998 y 2011, se realizaron campañas de muestreo utilizando las mismas estaciones y artes de pesca que los reportados por Yáñez-Arancibia et al. (1982). Las campañas consistieron en realizar muestreos biológicos en 17 estaciones durante un ciclo anual (Figura 1). Los meses de muestreo fueron de febrero de 1980 a enero de 1981, de febrero de 1998 a enero de 1999 y de noviembre de 2010 a octubre de 2011. En cada estación las comunidades biológicas fueron muestreadas utilizando una red de arrastre de 5 m de largo, con una abertura de 2,5 m de diámetro de la boca, y el tamaño de malla de 19 mm. La duración del arrastre fue de 12 minutos a una velocidad constante de 2,5 nudos (4.63 km/h). Para cada muestra, se identificaron todos los individuos a nivel de especie y se pesaron hasta el decigramo más cercano. En todos los muestreos se recolectó información para la estimación de las abundancias, biometrías y dietas.

### **5.4. Construcción de los modelos**

Como primer paso en la construcción del modelo se definieron los grupos funcionales, lo cual se hizo basándose en la importancia de las especies (p. e. comercial, ecológica, conservación, la abundancia relativa, etc.). Se consideraron 41 grupos funcionales, de los cuales dos son productores primarios, uno de detritus, nueve de invertebrados, 25 de peces además de las tortugas marinas, aves marinas y delfines.

Una vez que se definieron los grupos se obtuvieron los datos de entrada del modelo, que de acuerdo a la ecuación 2 son: biomasa, cociente producción/biomasa, el cociente consumo/biomasa, la eficiencia ecotrófica, las capturas pesqueras, y las relaciones tróficas representadas en una matriz depredador/presa. Todos los datos de entrada fueron estandarizados en términos de unidades de tiempo y área. En el caso de grupos explotados comercialmente también se incorporaron las capturas pesqueras, las cuales fueron tomadas de los anuarios estadísticos de pesca.

#### **5.4.1. Biomasa**

En este trabajo se utilizó densidad de la biomasa ( $t \cdot km^{-2}$ ) y se estimó para cada uno de los grupos. Para tres de los 41 grupos, se determinó la proporción del área ya que estos no se encuentran en toda el área de la laguna. Esta proporción se obtuvo calculando el área de distribución respecto al área total de la laguna y con esta proporción del área se le determinó su biomasa. Las biomases de los grupos de peces se estimaron con la siguiente fórmula:

Ecuación 3

$$B = \frac{(P_{obs} \cdot C_E) / C_M}{a}$$

donde  $B$  es la biomasa de la especie en cada una de las estaciones en  $t \cdot km^2$ ;  $P_{obs}$  es el peso total del grupo en la estación en t;  $C_E$  es el peso de la captura en la estación en t;  $C_M$  es el peso de la muestra en la estación en t y  $a$  es el área de barrido en la estación.

Para el cálculo del área de barrido, se utilizó el método de Sparre & Venema (1997) el cual se expresa de la siguiente forma:

Ecuación 4

$$a = v \cdot t \cdot Ar$$

donde  $v$  es la velocidad de desplazamiento de la red sobre el fondo (=4.63 km/h),  $t$  es el tiempo del arrastre (0.2 h) y  $Ar$  es el área recorrida (0.0025 km).

En el caso de los grupos heterótrofos distintos a los peces, las biomásas se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman et al. (1998), Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez (2003) para el caso del modelo de 1980. Para los modelos 1998 y 2011 se dejó que Ecopath las estimara. Para los autótrofos y detritus, las biomásas se obtuvieron de las estimaciones hechas por Soberón-Chávez et al. (1988) para el modelo de 1980, mientras que para los otros dos modelos se dejó que Ecopath estimara la biomasa de los autótrofos.

#### **5.4.2. Producción/Biomasa (P/B)**

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

Ecuación 5

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

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

Ecuación 6

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

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

Para los grupos de peces explotados, la mortalidad por pesca (F) se obtuvo de trabajos publicados para la Laguna de Términos o zonas cercanas (Zetina-Rejón, 2004 y Chávez et al., 1993). En el caso de los grupos no peces, los cocientes P/B se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman et al. (1998), Zetina-Rejón & Arreguín- Sánchez (2003) y Zetina-Rejón (2004).

#### **5.4.3. Consumo/Biomasa (Q/B)**

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

Ecuación 7

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

donde  $W_{\infty}$  es el peso asintótico del modelo de von Bertalanffy (g),  $T$  es la temperatura media del hábitat de los peces (°C),  $A$  es el aspecto de la aleta caudal ( $A = h^2/s$ , donde  $h$  es la altura de la aleta caudal y  $s$  es la superficie de la aleta caudal) y  $d$  es una variable auxiliar que se define con base al tipo de alimento que consume el organismo ( $d=0$  cuando es carnívoro u omnívoro y  $d=1$  cuando es detritívoro u herbívoro).



En el caso de los grupos que no son peces, los cocientes Q/B se obtuvieron de los trabajos de Manickhand-Heileman et al. (1998), Zetina-Rejón & Arreguín- Sánchez, (2003) y Zetina-Rejón (2004). Para los cálculos de mortalidad natural (M) y consumo biomasa (Q/B) de peces se utilizó la herramienta “*Life history tool*” de la base de datos Fishbase (<http://www.fishbase.org>).

#### **5.4.4. Capturas (Y)**

Para las capturas se incluyeron las pesquerías de escama, ostión y jaiba. Los datos de capturas de los grupos explotados para los tres modelos del presente estudio, fueron obtenidos aplicando la fórmula propuesta por Christensen et al. (2000):

Ecuación 8

$$C = B \cdot F$$

Donde  $C$  son las capturas pesqueras,  $B$  la biomasa del grupo funcional y  $F$  es la mortalidad por pesca.

Los valores de la mortalidad por pesca ( $F$ ) se aproximaron a los obtenidos por Manickhand-Heileman et al. (1998) y Zetina-Rejón (2004).

#### **5.4.5. Depredación externa**

Las aves marinas, delfines, tortugas marinas, cintillas, rayas, peces rocas, pericos, pez iguana y meros no son residentes permanentes de la laguna y por tanto están sujetos a depredación en la plataforma continental adyacente. Para considerar explícitamente esta depredación en el modelo, se optó por incluirla como mortalidad externa. Para ello se incluyó una “pesquería” cuyo equivalente de sus capturas

pesqueras es la biomasa extraída por depredadores ocasionales. Al incluirla la depredación externa de esta manera no es necesario especificar la biomasa de los depredadores ni sus tasas de productividad, pero se asume que esta cambia principalmente en función de la abundancia de las presas. Para cuantificar la depredación externa se usó la ecuación 8 reemplazando el valor de  $F$  por la mortalidad por depredación obtenida del modelo integral Laguna de Términos-Sonda de Campeche realizado por Zetina-Rejón (2004) y  $C$  es equivalente a la biomasa removida por esta depredación.

#### **5.4.6. Matriz depredador/presa ( $DC_{ji}$ )**

Esta matriz se construyó con base en los contenidos estomacales actuales; para la mayoría de los grupos de peces y se complementó con lo reportado en la bibliografía. En los casos cuando no se contó con la información de contenidos estomacales, se utilizó la dieta del mismo grupo en un ecosistema similar, o bien de otra especie similar, asumiendo que no existen cambios importantes. En la Tabla 1 se muestra la bibliografía consultada para corroborar dietas de los grupos en los cuales se tuvo muestras de contenido estomacal, así como para aquellos grupos en los cuales no se contó con esa información y se utilizó la reportada en la bibliografía.

Tabla 1. Origen de los datos para la construcción de las matrices de dietas de los grupos funcionales de los tres modelos Ecopath.

Grupo	Fuente
Delfines	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Aves Marinas	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Tortugas Marinas	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Agujas	Randall, 1967
Anchovetas	Ayala-Pérez et al., 1997; Vega-Cendejas, 1998
Anguilas	Reporte de la NOAA
Bagre	Yáñez-Arancibia & Lara-Domínguez, 1988
Barbudos	Rivera-Arriaga et al., 1995
Cintillas	Bowman et al., 2000; Peláez-Rodríguez, 1996
Corvinas	Chavance et al. 1984; Tapia-García et al. 1988a y 1988b
Iguanas	Chávez-López, 1999; Vega-Cendejas, 1998
Isabelitas	Randall, 1967
Jureles	Chávez-López, 1999; Sierra et al. 1994
Lisas	Chávez et al., 1993; Zetina-Rejón, 1999
Meros	Randall, 1967
Mojarras	Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986; Zetina-Rejón, 1997
Cíclidos	Vega-Cendejas, 1998
Pargos	Rivera-Arriaga et al., 1995; Chávez-López, 1999
Peces globo	Mallard-Colmenero et al., 1982; Austin y Austin, 1971
Peces planos	Vega-Cendejas, 1998; Carr et al., 1972
Peces Roca	Randall, 1967; Cruz-Escalona et al., 2001
Pejesapos	Bowman et al., 2000
Pericos	Cervigón, 1994
Rayas	Chávez-López, 1999
Robalos	Chávez-López, 1999
Roncos	Yáñez-Arancibia et al., 1985b
Sardinas	Zetina-Rejón, 1997
Rayas	Chávez-López, 1999

Tabla 1. Continuación...

Grupo	Fuente
Robalos	Chávez-López, 1999
Roncos	Yáñez-Arancibia et al., 1985b
Sardinas	Zetina-Rejón, 1997
Sargos	Zetina-Rejón, 1997; Chavance et al., 1986
Jaibas	Zetina-Rejón et al., 2003
Camarón blanco	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Camarón café	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Camarón rosado	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Moluscos	Manickhand-Heileman et al., 1998
Equinodermos	Okey & Mahmoudi, 2002
Microcrustáceos	Manickhand-Heileman et al., 1998; Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003
Poliquetos	Manickhand-Heileman et al., 1998; Zetina-Rejón et al., 2003
Meiobentos	Manickhand-Heileman et al., 1998
Zooplancton	Zetina-Rejón & Arreguín-Sánchez, 2003

### 5.5. Pedigree de los modelos

Para poder tener una medida relativa de la calidad de los modelos construidos respecto a los datos de entrada, se estimó el índice de Pedigree (Funtowicz & Ravetz, 1990). Este índice califica de manera cualitativa el origen de cada dato de entrada de los modelos tróficos. Los valores de este índice van en una escala de 0 a 1, donde 0 corresponde un modelo con calidad nula y 1 corresponde a un modelo de excelente calidad. Al aplicar este índice se puede comparar la calidad de estos modelos y proporcionar valores de incertidumbre que son considerados en la construcción del modelo

Para el cálculo del pedigree se califica cada dato de entrada y en general se asume que los datos estimados de información de campo local y precisa son mejores que aquellos datos que son obtenidos de otra zona de estudio. De esta forma un dato de entrada con alta calidad toma un valor de 1 y uno de nula calidad toma valores de 0. Se asignan valores intermedios dependiendo del nivel de calidad de cada dato de entrada. Una vez asignados valores a todos los datos de entrada, se promediaron para obtener un índice de calidad del modelo, para lo cual se aplicó la siguiente fórmula:

Ecuación 9

$$P = \sum_{i=1}^n \frac{I_{ij}}{n}$$

donde:  $I_{ij}$  es el valor del índice para cada dato de entrada y  $n$  es el número de datos entrados en el modelo.

## 5.6. Ecoranger

Una vez obtenidos los modelos balanceados, se procedió a optimizarlos utilizando la rutina Ecoranger. Esta rutina es una aproximación semi-bayesiana que permite incorporar incertidumbre a los datos de entrada.

En la rutina EcoRanger se generan valores de entrada aleatorios dentro del intervalo de variabilidad asignado, para lo cual usa una función de densidad probabilística determinada. Ecoranger en cada iteración genera un modelo con nuevos datos de entrada, el cual es evaluado siguiendo las restricciones del balance de masas, algunas fisiológicas (p.e.  $0 < EE < 1$ ,  $P/Q < 0.5$  y  $0 < R/A < 1$ ). Si el modelo generado pasa las restricciones mencionadas, se le considera como un modelo viable. Para elegir el modelo apropiado se utilizó el criterio de minimización de residuales.

## **5.7. Consistencia de los modelos**

Se utilizaron algunas variables fisiológicas para evaluar la consistencia de los modelos según los criterios propuestos por Christensen et al., (2000). Cabe mencionar que por modelo consistente se entiende que es aquel en el que las estimaciones hechas para cada grupo funcional son coherentes con lo que se espera según su biología o historia de vida. Para ello en el presente trabajo se utilizaron dos indicadores, el cociente producción/consumo (P/Q) conocido como la eficiencia de conversión alimenticia, el cual presenta un rango de 0.1 a 0.3, dado que el consumo de la mayoría de los grupos funcionales es de 3 a 10 veces más alto que su producción, excepto organismos de rápido crecimiento, presentando una tendencia de que los valores más altos se encuentran en los niveles tróficos inferiores. El otro cociente es el de respiración/asimilación (R/A), el cual no puede presentar un valor mayor a 1, debido a que la asimilación no puede exceder a la respiración.

## **5.8. Indicadores funcionales del sistema**

### ***5.8.1. Estadísticas básicas***

Se estimaron los flujos totales del ecosistema los cuales representan el tamaño del ecosistema en términos de flujos de energía (Ulanowicz, 1986). Los flujos totales son estimados como la suma de los flujos de consumo, flujos de exportación, flujos de respiración y flujos a detritus.

### ***5.8.2. Impactos tróficos***

Se aplicó un algoritmo para evaluar los impactos tróficos directos e indirectos que ejerce cada grupo sobre los demás (Ulanowicz & Puccia, 1990). Este algoritmo se encuentra incorporado en el software Ecopath. El resultado produce una matriz de

impactos tróficos que representa las interacciones entre grupos funcionales que impactan (i) y grupos impactados (j). Los valores de los elementos de la matriz van de -1 a 1 y representan los cambios proporcionales de cada grupo funcional ante un eventual incremento del grupo que impacta. Los valores de la matriz se calculan de la siguiente manera:

Ecuación 10

$$MTT_{ij} = DC_{ij} - FC_{ij}$$

donde  $MTT_{ij}$  es el impacto trófico mixto,  $DC_{ij}$  es la matriz de dieta (cantidad con la que contribuye  $j$  a la dieta de  $i$ ) y  $FC_{ij}$  es la proporción de las pérdidas dadas por la depredación sobre  $j$  debido al depredador.

### **5.8.3. Índice de especie clave**

Con el objetivo de identificar aquellos grupos funcionales que pueden ser elementos claves en la red trófica, se utilizó el índice de especie clave propuesto por Libralato et al. (2006). Este índice se basa en el uso de la matriz de impactos tróficos mixtos, creada en la sección anterior, y la contribución de biomasa del grupo funcional a la biomasa total de la red trófica. Este índice se representa con la siguiente ecuación:

Ecuación 11

$$KS_i = \log[\varepsilon_i (1 - p_i)]$$

donde  $KS_i$  es el índice de especie clave,  $\varepsilon$  efecto trófico total del grupo funcional al ecosistema (que es equivalente al impacto trófico mixto neto) y  $p_i$  es la contribución de biomasa del grupo funcional a la biomasa total de la red trófica.

Este índice tiene la propiedad de atribuir valores altos a los grupos funcionales que tienen baja biomasa y un alto efecto trófico, por lo tanto las identifica como las especies clave y a su vez asigna un valor bajo a los grupos que tengan alta biomasa y alto efecto trófico (e.g. macrófitas). El cálculo de este índice se aplica a los grupos

funcionales vivos, es decir, se excluye al detritus. El índice de especie clave utilizado en esta parte del trabajo se encuentra fuertemente influenciado por las proporciones de biomasa que presenten los grupos funcionales, así como por los efectos tróficos que estos mismos presenten.

#### **5.8.4. Indicadores de crecimiento y desarrollo**

Los indicadores de crecimiento y desarrollo de los ecosistemas propuestos por Ulanowicz (1986) que se utilizaron para comparar el estado de organización de la red trófica son: la Ascendencia ( $A$ ), el Overhead ( $O$ ) y la Capacidad de Desarrollo ( $C$ ).

La Ascendencia es un indicador de crecimiento y desarrollo de un sistema; el crecimiento se refiere al total de flujos de energía existentes y el desarrollo al contenido de la información en el sistema. Este fue calculado de la siguiente forma:

Ecuación 12

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

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

Ecuación 13

$$T_{..} = \sum_{i,j} T_{ij}$$

Adicionalmente se debe reconocer que dado que la Ascendencia está ligada al desarrollo de los ecosistemas y, debido a que los ecosistemas no pueden crecer indefinidamente, existe un límite teórico para el crecimiento y su desarrollo. Este



límite es definido como la Capacidad de Desarrollo (Ulanowicz, 1986), el cual es variable en la escala temporal y se expresa como:

Ecuación 14

$$C = \sum_{i,j} T_{ij} \log \left( \frac{T_{ij}}{T_{..}} \right)$$

donde  $T_{ij}$  es el flujo de energía del grupo funcional  $i$  a otro grupo funcional  $j$  y  $T_{..}$  representa los flujos totales de energía.

Los ecosistemas nunca llegan a su Capacidad de Desarrollo y siempre habrá una diferencia positiva entre la Capacidad de Desarrollo y la Ascendencia, a la cual se le denomina “Overhead” del sistema (Ulanowicz, 1986). Este es un indicador que cuantifica el potencial de adaptación a nuevas circunstancias (Ulanowicz, 1997). Sin embargo, un sistema con elevada Ascendencia e insuficiente “Overhead”, puede no ser capaz de responder efectivamente a las exigencias de su ambiente. (Ulanowicz, 2004).

Ecuación 15

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

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

Para fines comparativos, estos indicadores suelen expresarse como cocientes para reducir los posibles sesgos por diferencias en las magnitudes de los flujos tróficos. Se estimaron los cocientes A/C, considerado como un indicador de organización y desarrollo del ecosistema; O/A el cual se considera como un indicador de resiliencia del ecosistema; y O/C que es un indicador del potencial de crecimiento del ecosistema (Kay et al., 1989).

## 5.9. Indicadores estructurales

### 5.9.1. Índices de centralidad

Se usaron índices de centralidad con base en la topología de redes para determinar la relevancia de un grupo funcional en términos tanto de su posición en la trama trófica, como de la cantidad de energía que circula a través de él (Molina et. al., 2006). Para el cálculo de estos índices se tomaron en cuenta los flujos de consumo para cada grupo funcional para cada una de las tres diferentes épocas.

En primer lugar se calculó el índice de grado (D), el cual es la medida más simple de centralidad. Esta dado por el número total de flujos (tróficos) de un grupo funcional en la red (Izquierdo & Hanneman, 2006). El índice de grado que se utilizó en el presente estudio esta ponderado por la intensidad de los flujos.

Ecuación 16

$$D_i = D_{in\ i} + D_{out\ i}$$

donde  $D_{in\ i}$  son los flujos tróficos de entrada del grupo  $i$  y  $D_{out\ i}$  son los flujos tróficos de salida del grupo  $i$ .

Posteriormente se calculó el índice de cercanía (Cc), definido como la capacidad de un grupo funcional para llegar a todos los demás grupos de la red. Desde esta perspectiva, los miembros de la red más centrales son aquellos que se encuentran a una menor distancia del resto, de tal manera que interactúan rápidamente con otros grupos y con pocos intermediarios. Los valores más altos de este índice indican que existe una mayor facilidad de acceso al resto de los miembros de la red (Borgatti & Foster, 2003). El índice se calcula de la siguiente manera:

Ecuación 17

$$CC_i = \frac{N - 1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

donde  $N$  corresponde al número de grupos funcionales en la red,  $\sum_{j=1}^N d_{ij}$  es la suma de las distancias cortas (distancias geodésicas) entre el grupo funcional  $i$  (presa) y  $j$  (depredador).

Por último se calculó el índice de status propuesto por Katz (1953). Este índice calcula la influencia relativa de un grupo funcional dentro de una red. A diferencia del índice de grado, este índice no solo cuantifica los flujos con los vecinos inmediatos, sino también con los grupos funcionales con los que se conecta a través de estos vecinos inmediatos. Sin embargo, las conexiones indirectas a través de los vecinos inmediatos se penalizan con un factor de atenuación ( $\alpha$ ), por lo que la influencia disminuye respecto a la longitud de las rutas. Este índice se expresa de la siguiente forma:

Ecuación 18

$$C_{Katz}(i) = \sum_{k=1}^{\infty} \sum_{j=1}^n \alpha^k (M^k)_{ji}$$

donde  $n$  es el número total de grupos funcionales,  $M^k$  es la multiplicación de  $k$  veces de la matriz de adyacencia,  $\alpha$  es un factor de atenuación, el cual oscila entre 0 y 1, aunque el valor comúnmente usado es de 0.5 (Katz, 1953),  $i$  y  $j$  ya fueron definidos con anterioridad.

Todos los índices de centralidad fueron calculados usando el software VISIONE 2.7 (Baur et al., 2002).

### **5.9.2. Análisis de subestructuras**

Las subestructuras son un conjunto de grupos funcionales que están altamente conectados y cohesivos entre sí que con el resto de los grupos de la red. Su estudio permite analizar la relevancia de los grupos funcionales en función de su frecuencia de aparición en dichas subestructuras. Para este análisis, los flujos tróficos se convirtieron en relaciones binarias y simétricas. Esto consistió en asignar un valor de 1 cuando existe un flujo trófico entre dos grupos y 0 cuando no. Adicionalmente, la conversión de la matriz de consumos en simetría consistió en asignar un valor de 1 cuando dos grupos están relacionados, no importando si la relación es como presa o como depredador.

Generalmente el objetivo de los análisis de subestructuras es identificar un número razonable de grupos, es decir reducir la complejidad de la red en un número adecuado de conjuntos. Por ello, previo a la conversión de las matrices de consumo en binarias y simétricas, sólo se consideraron aquellos flujos que fueran iguales o mayores al 20% de los flujos totales. Aunque este es un criterio arbitrario, se optó así porque el número de grupos identificados en los análisis resultó adecuado. Algunos autores como Junker & Schreiber (2008) y Borgatti et al. (2013) sugieren que el número de subgrupos debe ser por supuesto menor al número de grupos funcionales que forman la red, pero además un número lo suficientemente manejable para describir las subestructuras.

El primer análisis de subestructuras que se aplicó se conoce como cliques y se define como aquella subestructura de una red en la cual los grupos funcionales están más intensamente conectados (en términos de flujos) entre sí que con otros miembros de la red. Este método consiste en obtener un grafo máximo completo, dado el número mínimo de grupos funcionales que lo componen, se determina a partir de una matriz simétrica (Luce & Perry, 1949). Un grafo máximo completo es aquel en el que todos los miembros del conjunto están conectados con todos los

demás. Para formar los cliques se busca que los elementos de cada subestructura tengan el mínimo diámetro posible; la máxima conectividad y el máximo índice de grado para cada grupo funcional que conforman el clique o subestructura. Usualmente para este análisis se utiliza un mínimo de tres para que el clique sea considerado como relevante. De esta manera, un nodo que aparece en más subestructuras tiene mayor relevancia. Este análisis se realizó con el software UCINET 6.2 para Windows (Borgatti et al., 2002).

El siguiente análisis que se aplicó es el de bloques y puntos de corte. En este análisis se define a un punto de corte como aquel grupo funcional que en caso de ser eliminado, dividirá la estructura en sistemas desconectados. Los bloques son las subestructuras de grupos funcionales en los que los puntos de corte dividen la red. En este análisis el énfasis se hace en encontrar los puntos de corte, para lo cual se utilizó el software UCINET 6.2 para Windows (Borgatti et al., 2002).

Por último se realizó el análisis de subestructuras llamado conjunto lambda. Aquí se trata de identificar la relación entre grupos funcionales que afectarían el flujo entre los demás grupos, en el caso de que estos se desconectarán de la red (eliminando la relación). Dentro de este conjunto se establece que hay una cierta cantidad de conectividad que da forma a toda la red. Un alto valor sugerirá una especie con una alta conectividad entre el conjunto al que pertenece y otros. Este indicador se obtuvo utilizando el software UCINET 6.2 para Windows (Borgatti et al., 2002).

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Modelación

En el presente estudio, para la construcción de los tres modelos tróficos (1980, 1998 y 2011) del sistema Laguna de Términos, fue importante que las estimaciones de los datos de entrada, (particularmente el caso de las biomásas) provinieran de estudios realizados en la zona de estudio. Para el modelo de 1980 se utilizó como base el modelo construido por Manickhand-Heileman et al. (1998) y Zetina-Rejón (2004), en el cual los datos para las estimaciones provenían del estudio realizado para ese año por Yáñez-Arancibia et al., (1982). Para 1998 se utilizó el estudio realizado entre 1998 y 1999 por Ramos-Miranda et al., (2000) y para el último periodo del presente estudio se obtuvieron los datos del proyecto “Long-term effects of environmental changes on the nekton biodiversity and the functioning of tropical estuaries” el cual abarcó el periodo entre 2010 y 2011.

Como se mencionó anteriormente para 1980 se utilizó como base el modelo de Manickhand-Heileman et al. (1998) y Zetina-Rejón (2004), sin embargo se le agregaron un total de nueve grupos funcionales a ese modelo ya que los autores no consideraron ciertos grupos de peces por presentar una baja abundancia en la laguna pero que para fines de este estudio comparativo se consideran relevantes incluirlos porque se sabe que las abundancias relativas entre periodos fueron diferentes, quedando en total 41 grupos funcionales. Por lo tanto para 1998 y 2011 los modelos se construyeron utilizando los mismos grupos funcionales que en 1980.

Una vez introducidos todos los datos de entrada a los tres modelos, estos resultaron desbalanceados, lo que quiere decir que presentaron valores de eficiencia ecotrófica mayores a 1. Este parámetro debe oscilar entre 0 y 1, por lo que se procedió a realizar ajustes en la matriz depredador/presa, ya que se sabe que las dietas suelen estar sujetas a una alta incertidumbre (Christensen et al., 2000). Estos ajustes se realizaron hasta conseguir que los valores de EE estuvieran entre 0 y 1. En la Tabla

2 se presentan los datos de entrada de los modelos balanceados para los 41 grupos funcionales y para cada uno de los tres años de estudio.

El índice de pedigree mostró un valor de 0.58 para el modelo de 1980, 0.48 para el de 1998 y 0.47 para el de 2011. Estos valores nos indican que los modelos presentan una calidad media con respecto al origen de los datos de entrada al modelo.

Por otro lado, al utilizar la rutina Ecoranger, se asignó un 10% de variabilidad para cada dato de entrada y se utilizó la función probabilística de distribución normal en todos los casos para generar los valores aleatorios dentro del intervalo de variabilidad asignado. Ecoranger repite este proceso  $n$  veces haciendo simulaciones tipo Monte Carlo y al final se elige el modelo utilizando el criterio de minimización de residuales. La selección del modelo final se realizó cuando el proceso generó 3000 modelos viables del total de las iteraciones.

En general, se detectaron cambios de biomasa a través de toda la trama trófica. Los grupos más abundantes en las tres épocas fueron los productores primarios (Fitoplancton, Pastos marinos y Detritus), Poliquetos, Equinodermos y Meiobentos. Se observó que para 1999 la biomasa de 25 grupos funcionales aumentó en comparación con 1980, sin embargo para la época 2010 la biomasa de 31 grupos funcionales disminuyó. Para las tres épocas se puede observar que los grupos menos abundantes fueron los de nivel trófico superior: Barbudos, Cintillas, Peces planos, entre otros (Tabla 2).

Para la consistencia del modelo se probaron dos variables que Ecopath calcula para cada uno de los grupos funcionales. La primera variable es el cociente P/Q (producción/consumo) que presentó valores entre 0.001 y 0.42 para 1980, de 0.001 y 0.49 para 1998; y de 0.001 y 0.43 para 2011. Como es de esperarse (Christensen et al., 2000; Figura 2) este cociente en los tres años tuvo los valores más altos en los

grupos funcionales de niveles tróficos inferiores, esta tendencia es la que se esperaba.

El otro cociente que se utilizó fue R/A (respiración/asimilación). Los resultados estuvieron en un intervalo de valores de 0.46 a 0.98 para 1980, de 0.37 a 0.99 para 1998 y de 0.45 a 0.99. En el caso de este cociente también se encontró la tendencia esperada: los valores mayores los presentan los grupos funcionales de los niveles tróficos superiores (Figura 2).



Tabla 2. Datos de entrada de tres modelos tróficos para la Laguna de Términos, México. Los datos en negrita fueron estimados por el modelo. H: proporción de hábitat ocupado por el grupo funcional en la laguna; NT: nivel trófico

Grupo	H	B			P/B			Q/B			EE			NT		
		1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Delfines	1	<b>0.03</b>	<b>0.03</b>	<b>0.02</b>	0.11	0.11	0.09	27.51	35.09	34.40	0.31	0.33	0.44	3.67	3.61	3.56
Aves Marinas	1	<b>0.02</b>	<b>0.03</b>	<b>0.03</b>	0.09	0.10	0.11	77.69	64.72	72.94	0.12	0.09	0.09	3.91	3.89	4.03
Tortugas Marinas	1	<b>0.61</b>	<b>0.53</b>	<b>0.50</b>	0.16	0.13	0.15	3.33	3.60	3.38	0.34	0.47	0.44	2.71	2.58	2.66
Agujas	1	0.02	0.05	0.02	1.86	1.83	1.98	14.20	16.50	13.64	<b>0.94</b>	<b>0.84</b>	<b>0.28</b>	3.06	3.06	3.06
Anchovetas	1	0.02	0.07	0.04	3.53	3.95	3.17	18.41	19.45	17.39	<b>0.82</b>	<b>0.61</b>	<b>0.52</b>	2.9	2.92	2.87
Anguilas	1	0.06	0.14	0.06	0.55	0.58	0.53	7.13	8.44	7.77	<b>0.77</b>	<b>0.71</b>	<b>0.87</b>	3.31	3.33	3.3
Bagres	1	0.52	0.40	0.21	1.17	1.05	1.05	6.75	6.20	6.36	<b>0.73</b>	<b>0.90</b>	<b>0.33</b>	2.54	2.46	2.51
Barbudos	1	0.10	0.03	0.03	3.66	3.02	3.70	12.92	16.27	19.76	<b>0.66</b>	<b>0.34</b>	<b>0.38</b>	3.23	3.29	3.23
Cintillas	1	0.01	0.02	0.02	0.75	1.42	1.04	5.89	8.18	8.64	<b>0.94</b>	<b>0.71</b>	<b>0.70</b>	3.73	3.79	3.71
Corvinas	1	0.44	0.22	0.34	0.79	2.33	1.17	9.81	12.51	13.58	<b>0.70</b>	<b>0.90</b>	<b>0.61</b>	3.34	3.26	3.19
Iguanas	1	0.02	0.28	0.04	1.51	1.34	1.52	9.18	8.29	10.10	<b>0.91</b>	<b>0.92</b>	<b>0.88</b>	3.28	3.05	3.05
Isabelitas	1	0.08	0.12	0.04	0.73	0.75	0.68	17.50	17.71	22.27	<b>0.82</b>	<b>0.80</b>	<b>0.89</b>	3.13	3.11	3.07
Jureles	1	0.04	0.08	0.04	1.12	1.32	1.22	12.01	13.14	13.52	<b>0.71</b>	<b>0.23</b>	<b>0.14</b>	3.15	3.08	3.04
Lisas	0.41	0.14	0.02	0.01	1.41	1.67	1.85	18.23	22.43	21.91	<b>0.69</b>	<b>0.85</b>	<b>0.82</b>	2.55	2.57	2.55
Meros	0.25	0.02	0.13	0.01	2.36	2.30	2.39	9.21	13.54	11.14	<b>0.97</b>	<b>0.79</b>	<b>0.89</b>	3.47	3.43	3.4
Mojarras	1	0.23	0.41	0.24	1.57	1.75	1.75	11.55	16.89	17.87	<b>0.89</b>	<b>0.16</b>	<b>0.28</b>	2.92	2.92	2.93
Cíclidos	1	0.08	0.03	0.01	1.13	1.29	1.12	7.56	6.23	6.67	<b>0.59</b>	<b>1.00</b>	<b>0.95</b>	2.85	2.87	2.87
Pargos	1	0.12	0.23	0.10	0.85	1.11	1.45	7.18	6.35	6.46	<b>0.71</b>	<b>0.69</b>	<b>0.76</b>	3.35	3.32	3.31
Peces Globo	1	0.55	0.37	0.52	1.12	1.16	0.90	15.25	15.71	15.09	<b>0.35</b>	<b>0.91</b>	<b>0.44</b>	2.43	2.46	2.43
Peces Planos	1	0.10	0.06	0.15	1.48	0.82	0.84	12.42	14.61	15.57	<b>0.83</b>	<b>0.39</b>	<b>0.53</b>	3.02	3.02	3.01
Peces Roca	1	0.22	0.05	0.46	1.28	1.43	1.33	7.19	7.42	6.83	<b>0.89</b>	<b>0.84</b>	<b>0.92</b>	3.27	3.25	3.24
Pejesapos	1	0.06	0.08	0.10	1.10	1.58	1.43	9.87	11.67	13.51	<b>0.59</b>	<b>0.35</b>	<b>0.23</b>	3.13	3.03	2.99
Pericos	0.31	0.04	0.04	0.05	1.46	1.07	1.27	39.77	36.67	36.08	<b>0.99</b>	<b>0.74</b>	<b>0.64</b>	2.45	2.48	2.49
Rayas	1	0.66	2.46	0.69	0.64	0.60	0.52	6.03	4.52	4.89	<b>0.32</b>	<b>0.24</b>	<b>0.36</b>	2.98	3.01	2.98
Róbalos	1	0.03	0.12	0.04	1.55	0.89	1.07	5.24	6.43	7.71	<b>0.75</b>	<b>0.14</b>	<b>0.18</b>	3.38	3.36	3.32
Roncos	1	0.12	0.11	0.14	1.03	0.86	0.78	6.72	13.58	13.49	<b>0.88</b>	<b>0.75</b>	<b>0.39</b>	3.18	3.15	3.12

Tabla 2. Continuación...

Grupo	H	B			P/B			Q/B			EE			NT		
		1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Sardinas	1	0.02	0.05	0.04	1.65	1.40	1.42	10.59	12.61	13.76	<b>0.89</b>	<b>0.84</b>	<b>0.75</b>	2.22	2.28	2.25
Sargos	1	0.70	0.27	0.28	2.34	2.72	2.43	15.75	18.03	20.79	<b>0.55</b>	<b>0.86</b>	<b>0.61</b>	2.47	2.5	2.46
Jaibas	1	0.18	<b>1.08</b>	<b>0.59</b>	2.59	2.42	2.37	6.33	6.75	5.56	<b>0.86</b>	0.89	0.87	2.44	2.42	2.39
Camarón Blanco	1	0.22	<b>0.30</b>	<b>0.23</b>	13.69	14.84	13.53	32.25	29.89	31.20	<b>0.85</b>	0.74	0.92	2.38	2.43	2.37
Camarón Café	1	0.11	<b>0.09</b>	<b>0.07</b>	12.15	12.84	12.95	30.44	36.71	33.07	<b>0.68</b>	0.86	0.85	2.32	2.37	2.35
Camarón Rosado	1	0.22	<b>0.13</b>	<b>0.12</b>	10.05	10.21	11.85	29.65	34.19	36.09	<b>0.52</b>	0.96	0.88	2.42	2.36	2.37
Moluscos	1	1.40	<b>1.19</b>	<b>0.78</b>	4.66	4.70	4.29	14.82	17.43	15.50	<b>0.59</b>	0.99	0.80	2.1	2.1	2.11
Equinodermos	1	4.74	<b>2.78</b>	<b>1.79</b>	2.06	2.27	2.30	12.46	11.05	12.42	<b>0.60</b>	1.00	0.88	2.36	2.33	2.31
Microcrustáceos	1	1.76	<b>1.36</b>	<b>1.05</b>	12.56	10.43	10.47	35.03	38.76	34.87	<b>0.56</b>	0.81	0.93	2.1	2.11	2.1
Poliquetos	1	8.92	<b>7.12</b>	<b>4.23</b>	4.26	3.87	4.00	20.12	21.15	18.35	<b>0.33</b>	0.56	0.60	2.07	2.07	2.07
Meiobentos	1	3.02	<b>3.14</b>	<b>2.02</b>	10.67	11.63	10.79	46.04	45.39	47.57	<b>0.94</b>	0.78	0.85	2.04	2.05	2.05
Zooplancton	1	1.13	<b>0.52</b>	<b>0.30</b>	19.84	18.99	18.41	71.78	80.78	71.14	<b>0.48</b>	0.80	0.91	2.03	2.04	2.04
Pastos Marinos	1	180.19	<b>101.97</b>	<b>85.30</b>	8.87	9.63	8.43	-	-	-	<b>0.04</b>	0.05	0.05	1	1	1
Fitoplancton	1	154.60	<b>55.85</b>	<b>39.18</b>	3.45	3.86	3.55	-	-	-	<b>0.14</b>	0.17	0.14	1	1	1
Detritus	1	84.71	84.71	84.71	-	-	-	-	-	-	<b>0.18</b>	<b>0.28</b>	<b>0.24</b>	1	1	1

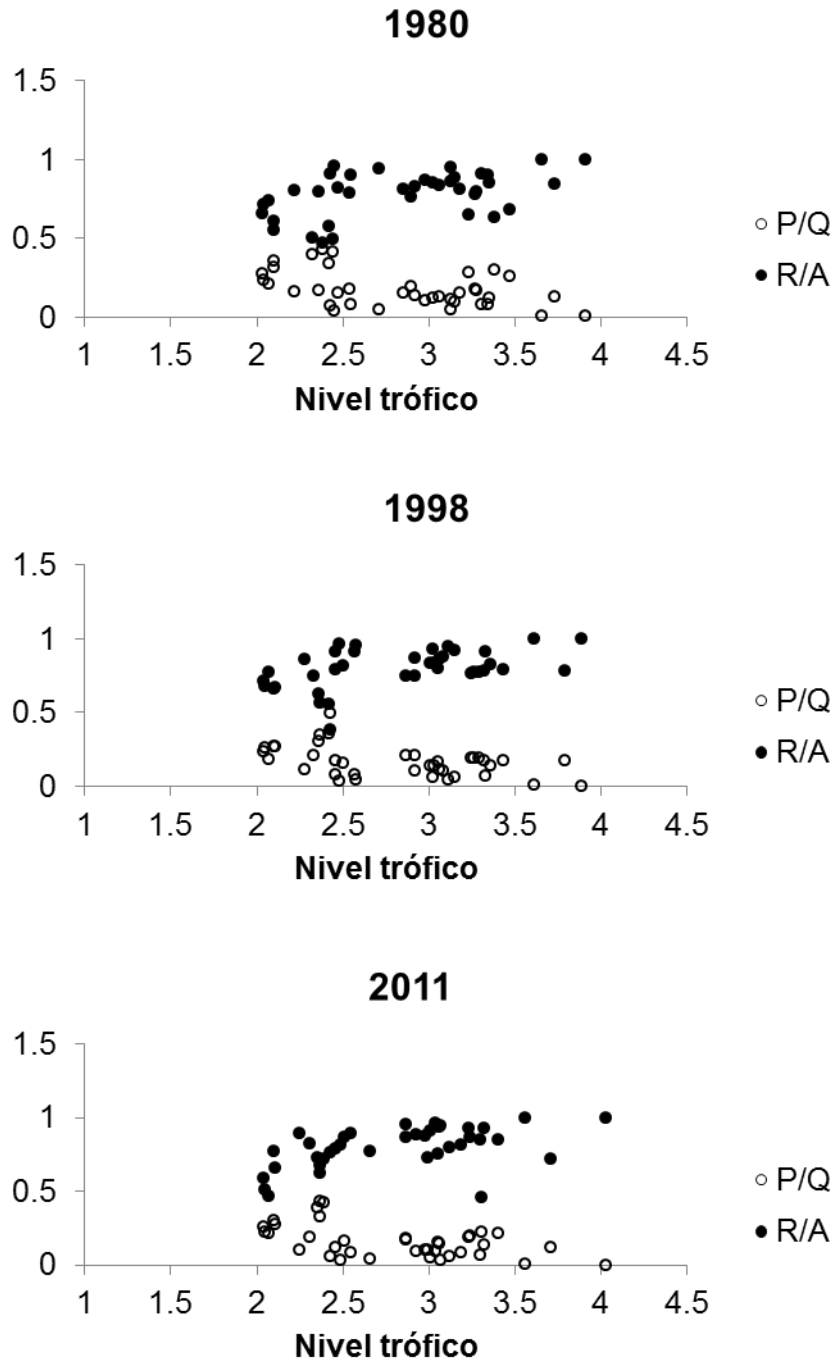


Figura 2. Cociente P/Q (producción/consumo) y cociente R/A (respiración/asimilación) respecto al nivel trófico, para los tres años del presente estudio.

## 6.2. Indicadores funcionales del sistema

### 6.2.1. Estadísticas Básicas

El análisis de las estadísticas básicas del ecosistema mostró que los flujos totales del ecosistema fueron distintos entre las tres épocas, resultando en mayor cantidad de flujos en 1980 y menor en 2011. Para los diferentes tipos de flujos en las tres épocas, se observó que el 42%-44% de los flujos son a detritus, después los dirigidos a exportaciones (30%-35%), seguidos de los flujos a consumo (12%-17%) y por último los flujos respiratorios (7%-10%). El índice de reciclaje de Finn indicó que entre el 3 y 4.3% de los flujos totales son reciclados por el sistema. El valor más alto de reciclaje se encontró en 1998 (4.3%). El índice de omnivoría del sistema presentó un valor similar en los tres años de estudio (Tabla 3). Al aplicarse la prueba no paramétrica de Friedman para muestras relacionadas, se encontró que las diferencias entre las tres épocas fueron significativas estadísticamente ( $p < 0.05$ ).

Tabla 3. Estadísticas básicas del ecosistema de la Laguna de Términos para tres diferentes épocas. Todas las unidades, exceptuando el índice de Finn (%), están dadas en t/km<sup>2</sup>/año.

Parámetro	1980	1998	2011
Total de flujos del sistema	4926	2972	2080
Suma de flujos de consumo	611.99	521.57	331.34
Suma de las exportaciones	1790.08	900.69	671.51
Suma de los flujos respiratorios	345.69	301.01	191.03
Suma de los flujos a detritus	2178.27	1248.35	885.92
Suma total de la producción	2272	1311	929
Biomasa total/flujos totales	0.07	0.06	0.07
Índice de Omnivoría del sistema	0.24	0.22	0.22
Índice de reciclaje de Finn	3.04	4.32	3.65

Se encontró que para el año 1998, hubo una mayor demanda de energía en comparación con 1980 y 2011, medida como la proporción de flujos de consumo respecto a los flujos totales. De igual manera, la proporción flujos respiratorios respecto a los totales indicó un mayor costo metabólico para 1998. Sin embargo en el caso del cociente biomasa total/flujos totales (BT/FT) se observa que para 1998 y 2011 disminuyó ligeramente en comparación con 1980 (Figura 3). Para el caso de 2011 este valor de BF/FT, junto con los bajos valores de biomasa y de flujos totales del sistema para ese año, podría sugerir que el sistema presenta una mayor eficiencia en los flujos tróficos.

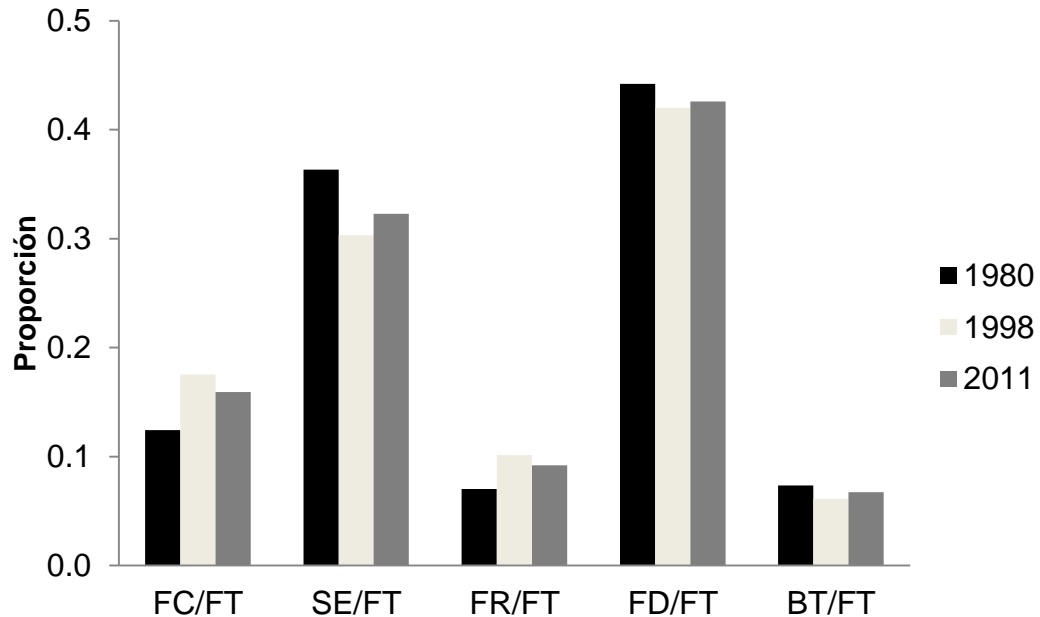


Figura 3. Proporciones de los flujos de energía del ecosistema de la Laguna de Términos, en las tres diferentes épocas. Las barras en negro corresponden a la época 1980, las barras en gris claro 1998 y las barras en gris oscuro 2011. FT: Flujos totales, FC: Flujos de consumo, SE: Suma de las exportaciones, FR: Flujos respiratorios, FD: Flujos a detritus y BT: Biomasa total.

### **6.2.2. Agregación trófica**

La biomasa del ecosistema Laguna de Términos, excluyendo el detritus, se redujo 50.32% en 1998 y en un 38.65% en 2011 respecto a 1980. Para los tres años del presente estudio se observó que la biomasa se distribuyó de manera similar, es decir, el mayor porcentaje de biomasa se concentró en el nivel trófico I, seguido por consumidores primarios, consumidores secundarios y por último los depredadores. La diferencia que se puede observar entre los años, es que los porcentajes de biomasa en cada nivel trófico cambiaron ligeramente (Figura 4).

Tomando en cuenta la biomasa del detritus, se puede observar que del total de flujos que se originan en el primer nivel trófico y pasan a lo largo de la trama trófica, 53.73% proviene del detritus y el 46.27% de los productores primarios para 1980. Sin embargo para 1998 el 68.94% proviene de detritus y el 31.06% de los productores primarios; para el 2011 el detritus (63.40%) aporta más que los productores primarios (36.6%), por lo que se deduce que el detritus juega un papel importante en la estructura trófica del ecosistema.

En cuanto al gasto metabólico (respiración) se encontró que estos son mayores en el nivel trófico II para las tres épocas, y además se observó que estos valores disminuyen conforme el nivel trófico aumenta. (Figura 4).

En cuanto a los flujos de captura para los tres años del presente estudio se encontró que son mayores para los niveles II y III (Figura 4).

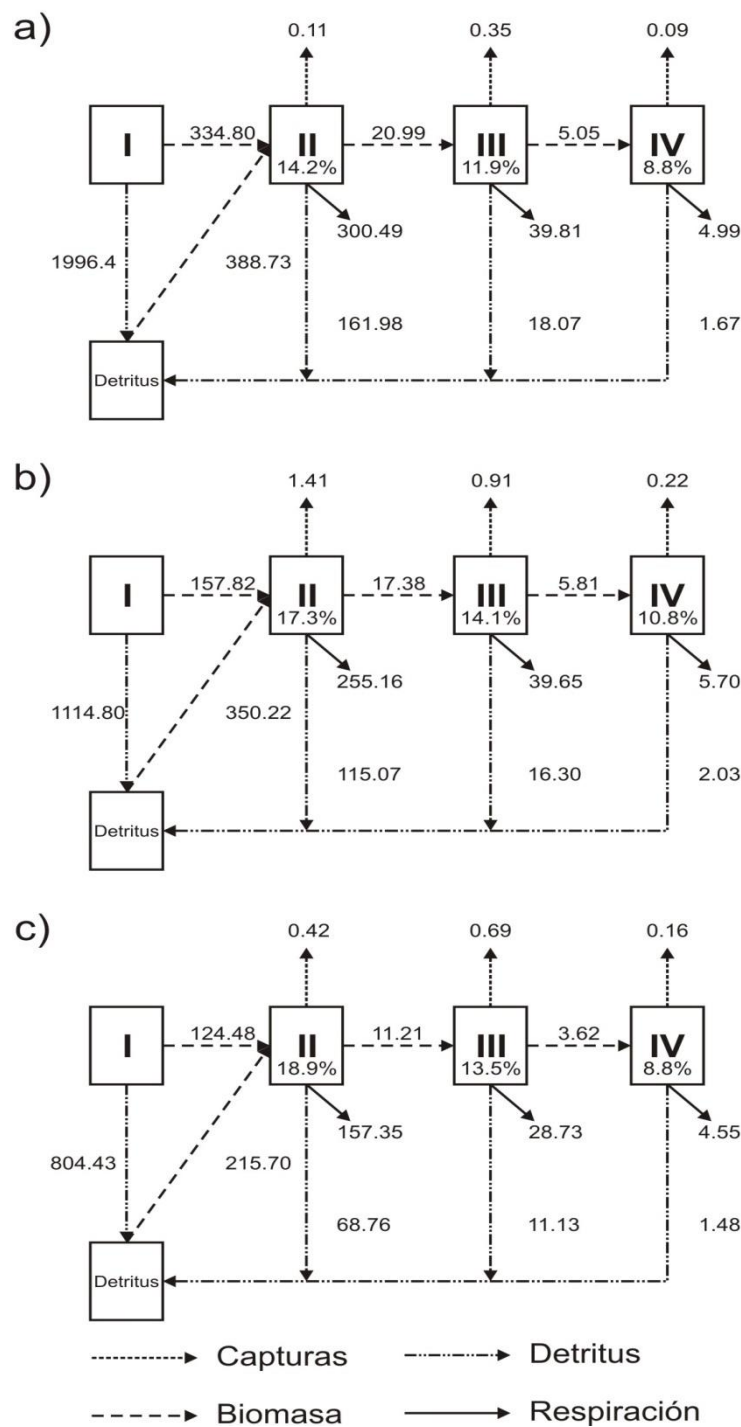


Figura 4. Modelo trófico agregado por nivel trófico discreto para el sistema Laguna de Términos. Se representan los diferentes tipos de flujos por nivel trófico, están en t·km<sup>2</sup>·año<sup>-1</sup>. Eficiencia de transferencia entre un nivel trófico y otro (%). a) 1980, b) 1998 y c) 2011

### 6.2.3. Eficiencia de transferencia

Se calculó un aumento en la eficiencia de transferencia promedio, pasando de 11.40% en 1980 a 13.80% en 1998, y 13.10% para el 2011. El patrón de transferencia entre niveles tróficos es similar para los tres años, presentando la mayor transferencia en el nivel trófico II en las tres épocas de estudio (Figura 5).

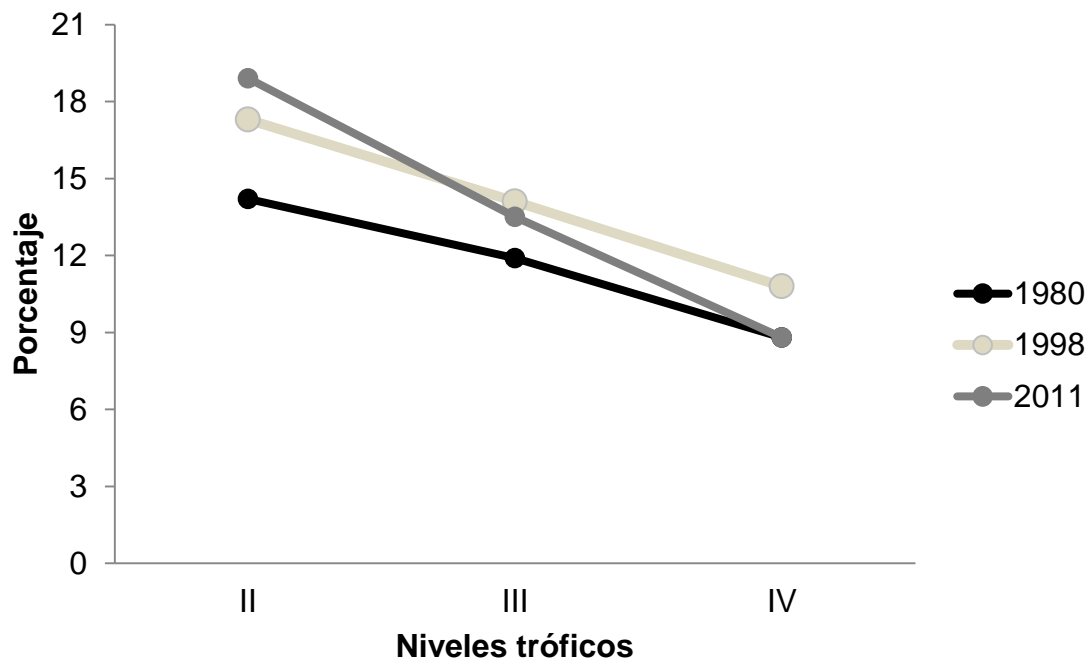


Figura 5. Eficiencia de transferencia (%) de los flujos de energía del ecosistema de la Laguna de Términos, México, en tres diferentes épocas.

### 6.2.4. Impactos tróficos

En el caso de los impactos tróficos entre los grupos funcionales, se encontró que en las tres épocas, existe una mayor frecuencia de impactos tróficos negativos que positivos (Figuras 6, 7 y 8). En el caso de los impactos tróficos positivos, se puede observar que aunque existen diferencias en el número de impactos positivos que se generan en las diferentes épocas, los grupos que presentaron más importancia fueron detritus, pastos marinos, microcrustáceos y moluscos. Cabe mencionar que el



grupo funcional que presenta mayores impactos tróficos positivos es el detritus, presentando 15.8% del total de impactos tróficos positivos para 1980, 15% en 1998 y 10.4% en 2011.

Por otra parte, los impactos tróficos negativos presentaron diferencias en la magnitud de los efectos que generan en las distintas épocas, los grupos más importantes para este caso fueron corvinas, pargos, peces roca y microcrustáceos. El grupo funcional que presentó mayores impactos tróficos negativos fueron las corvinas, presentando el 9.2% del total de los impactos tróficos negativos para 1980, 9.7% para 1998 y 9.1% para el 2011.

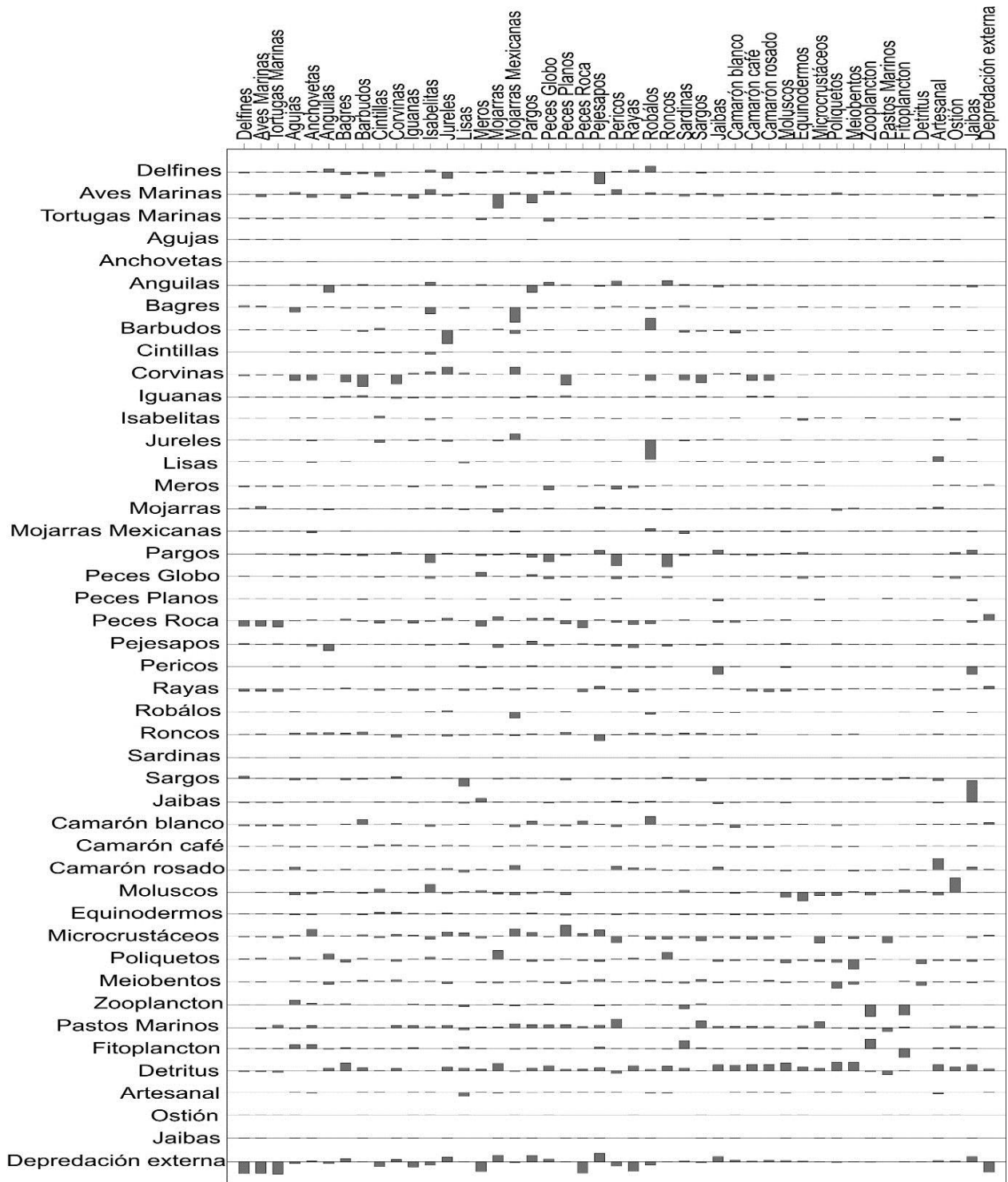


Figura 6. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 1980.

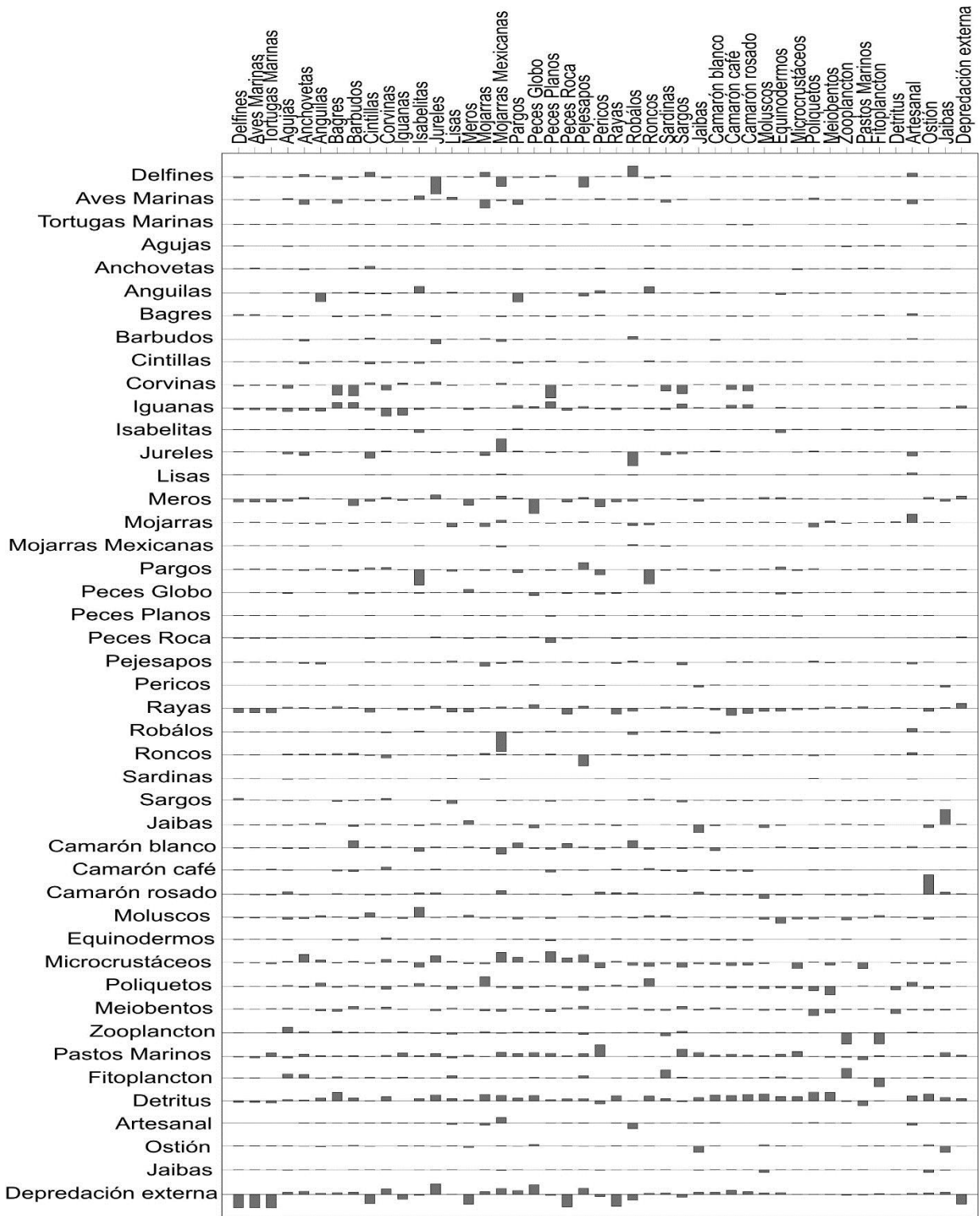


Figura 7. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 1998.

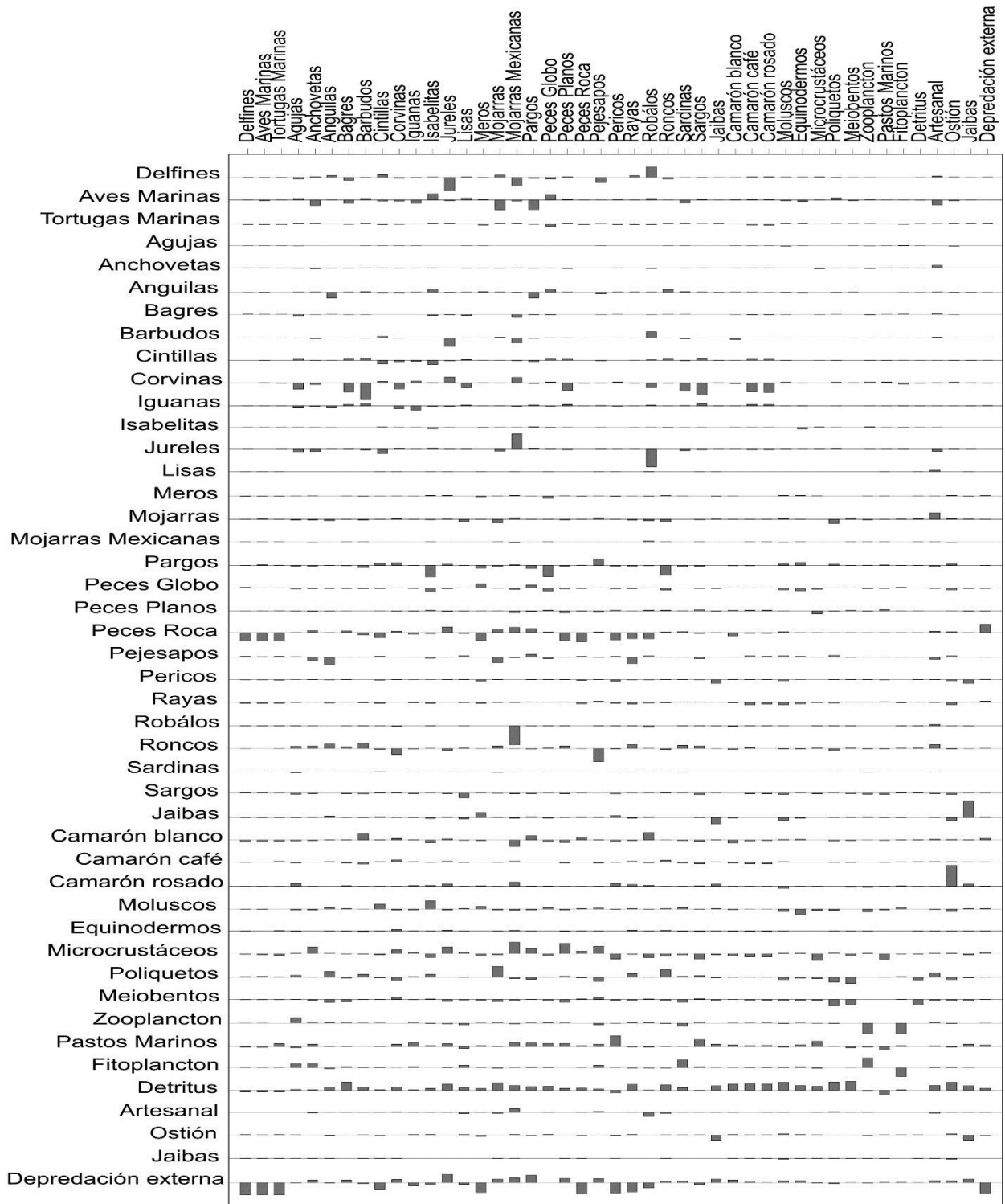


Figura 8. Impactos tróficos entre los grupos funcionales y flotas pesqueras del ecosistema Laguna de Términos durante 2011.

### **6.2.5. Índice de especie clave**

Para el caso de este índice de especie clave, los grupos funcionales identificados como clave son aquellos que presentan un valor de este índice cercano o mayor a cero. Las corvinas, pargos y microcrustáceos, resultaron claves en las tres épocas, sin embargo hubo otros grupos que presentaron un papel más relevante en una época que en otra. Por ejemplo los delfines aparecieron como el grupo más relevante para la época de 1998 mientras que los peces roca aparecen como uno de los más importantes para el 2011. Estos grupos presentaron el valor más alto del índice debido a que ejercieron un alto impacto trófico en el ecosistema (positivo o negativo). Se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para muestras independientes y se encontró que no existen diferencias significativas entre las épocas estudiadas ( $p > 0.05$ ).

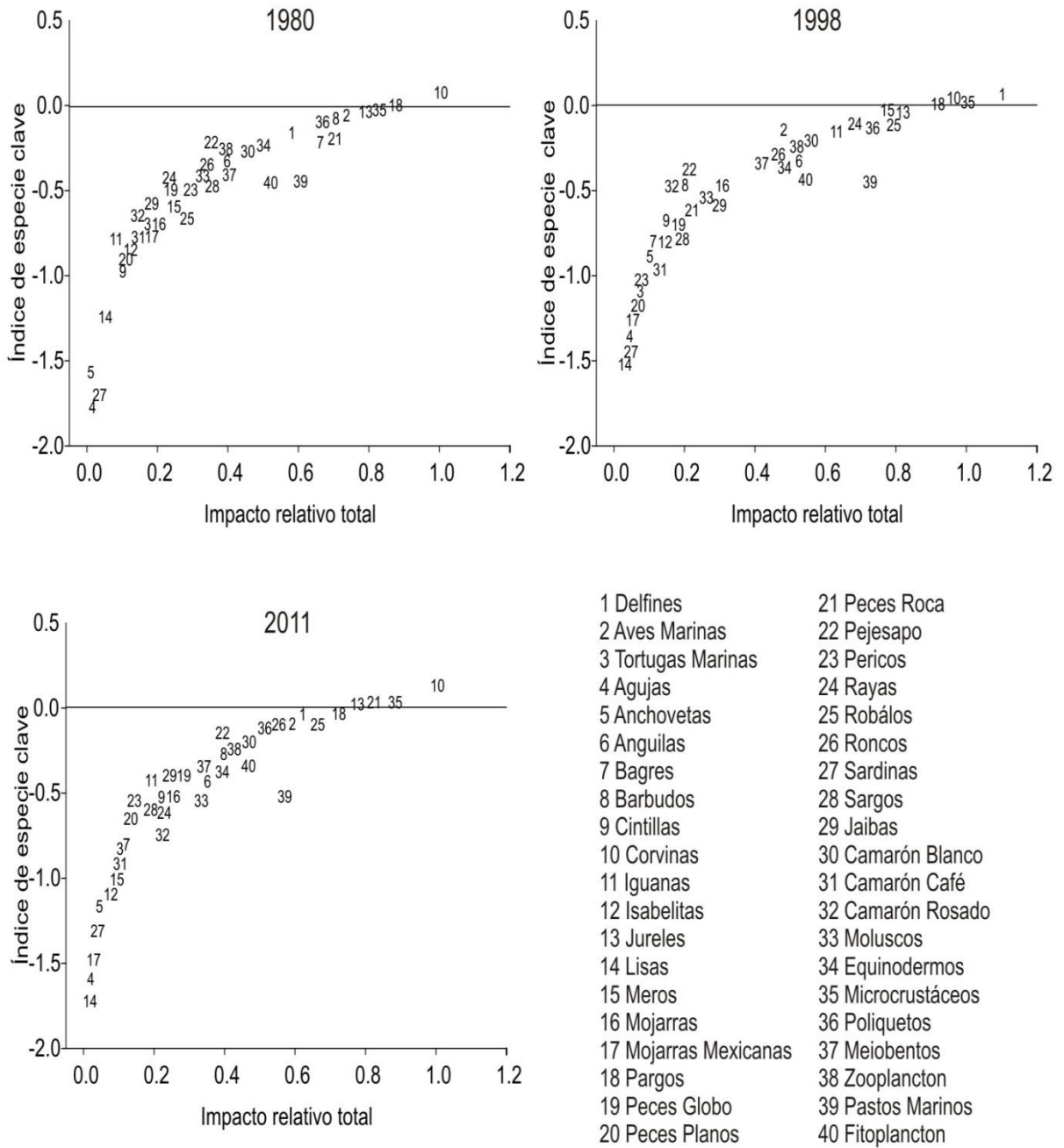


Figura 9. Índice de grupo clave basado en impactos tróficos del ecosistema Laguna de Términos, para tres diferentes épocas.

### 6.2.6. Indicadores de crecimiento y desarrollo

En cuanto a los índices de flujo del ecosistema, se encontró una reducción de 38% en la ascendencia (A) en 1998 respecto a 1980 y una reducción del 30% en 2011 con respecto a 1998. De igual manera, se encontró una reducción de 26% en el overhead (O) en 1998 respecto a 1980 y también una reducción del 34% en 2011 respecto a 1998. Por último la capacidad de desarrollo (C) se redujo 31% con respecto a 1998 y 32% en 2011 con respecto a 1998 (Tabla 4).

Tabla 4. Indicadores funcionales del ecosistema de la Laguna de Términos para las tres diferentes épocas (Unidades flow bits/1000).

	<b>1980</b>	<b>1998</b>	<b>2011</b>
<b>Ascendencia (A)</b>	6	3	2
<b>Overhead (O)</b>	9	6	4
<b>Capacidad (C)</b>	14	10	7

Para 1998 se encontró un decremento en la organización y desarrollo del ecosistema (A/C) del 11% y como consecuencia un aumento en su potencial de crecimiento (O/C; 7%) y en la resiliencia (O/A; 20%) en comparación con 1980. De 1980 a 2011 la organización y desarrollo del sistema disminuyó 7%, su potencial de crecimiento aumentó 5% al igual que su resiliencia, en 13% (Figura 10). Se aplicó la prueba no paramétrica de Friedman de muestras relacionadas y el resultado sugiere que las diferencias entre épocas pueden considerarse significativas ( $p=0.05$ ).

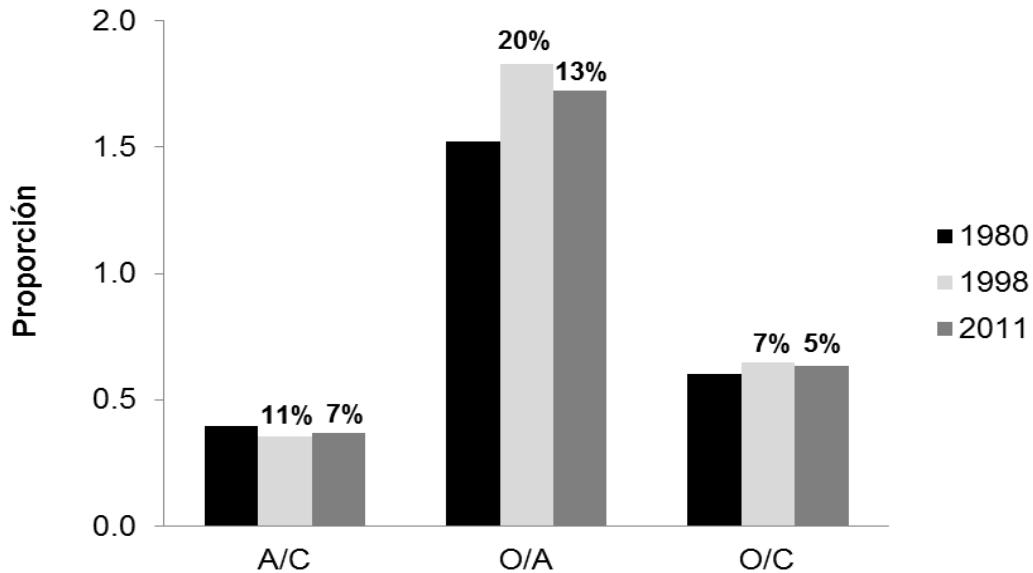


Figura 10. Proporciones de la organización y desarrollo del ecosistema (A/C), resiliencia del ecosistema (O/A) y potencial de crecimiento (O/C) para tres épocas. Las barras en negro corresponden a la época 1980, Las barras en gris claro 1998 y las barras en gris oscuro 2011.

### 6.3. Indicadores estructurales

#### 6.3.1. Índices de centralidad

El primer índice de centralidad que se obtuvo fue el índice de grado ( $D$ ). Se encontró que en todos los modelos, cuatro de los cinco grupos con mayor porcentaje de grado son los mismos, aunque entre años se observaron diferencias en su posición relativa (Figura 11). Por su parte la prueba de Kruskal-Wallis no reveló diferencias significativas entre las épocas ( $p > 0.05$ ). Los valores del índice de grado para todos los grupos en los tres años se encuentran en el Anexo 6.



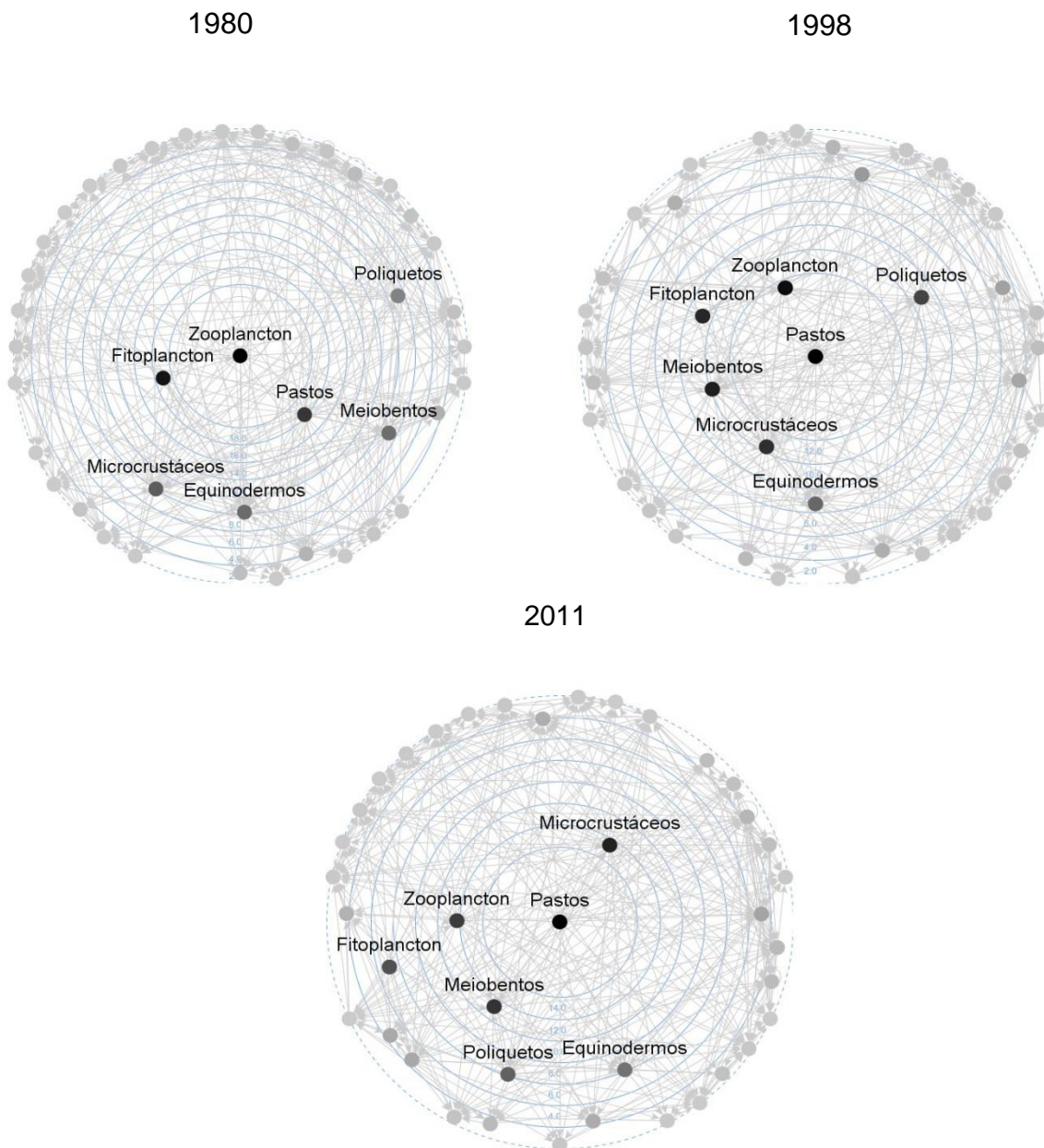


Figura 11. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de grado entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia.

En el caso del índice de cercanía ( $C_c$ ) se encontró que tres de los cinco grupos funcionales que presentaron el valor más alto son los mismos, pero su posición difiere entre años (Figura 12). La prueba de Kruskal-Wallis reveló que sí existen diferencias significativas entre las épocas estudiadas ( $p < 0.05$ ). Los valores del índice de cercanía para todos los grupos en los tres años se encuentran en el Anexo 7.

Por último se calculó el índice de status (Katz, 1953). Se encontró que en los tres años, cuatro de los grupos de mayor porcentaje de status son los mismos, la única diferencia es su posición relativa entre años (Figura 13). Al aplicarse la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis se encontró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las épocas estudiadas ( $p > 0.05$ ). Los valores del índice de status para todos los grupos en los tres años se encuentran en el Anexo 8.

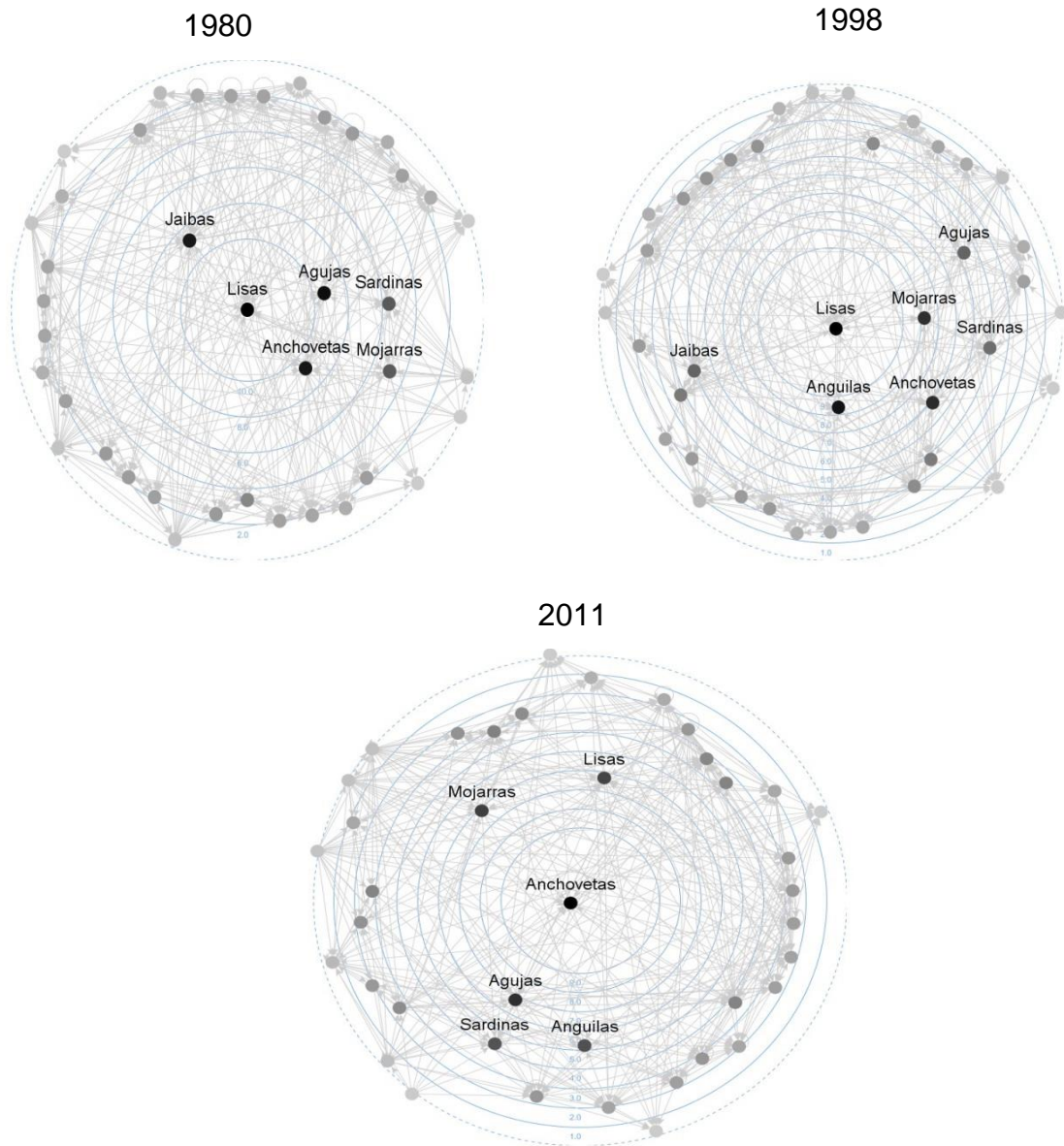


Figura 12. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de cercanía entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia

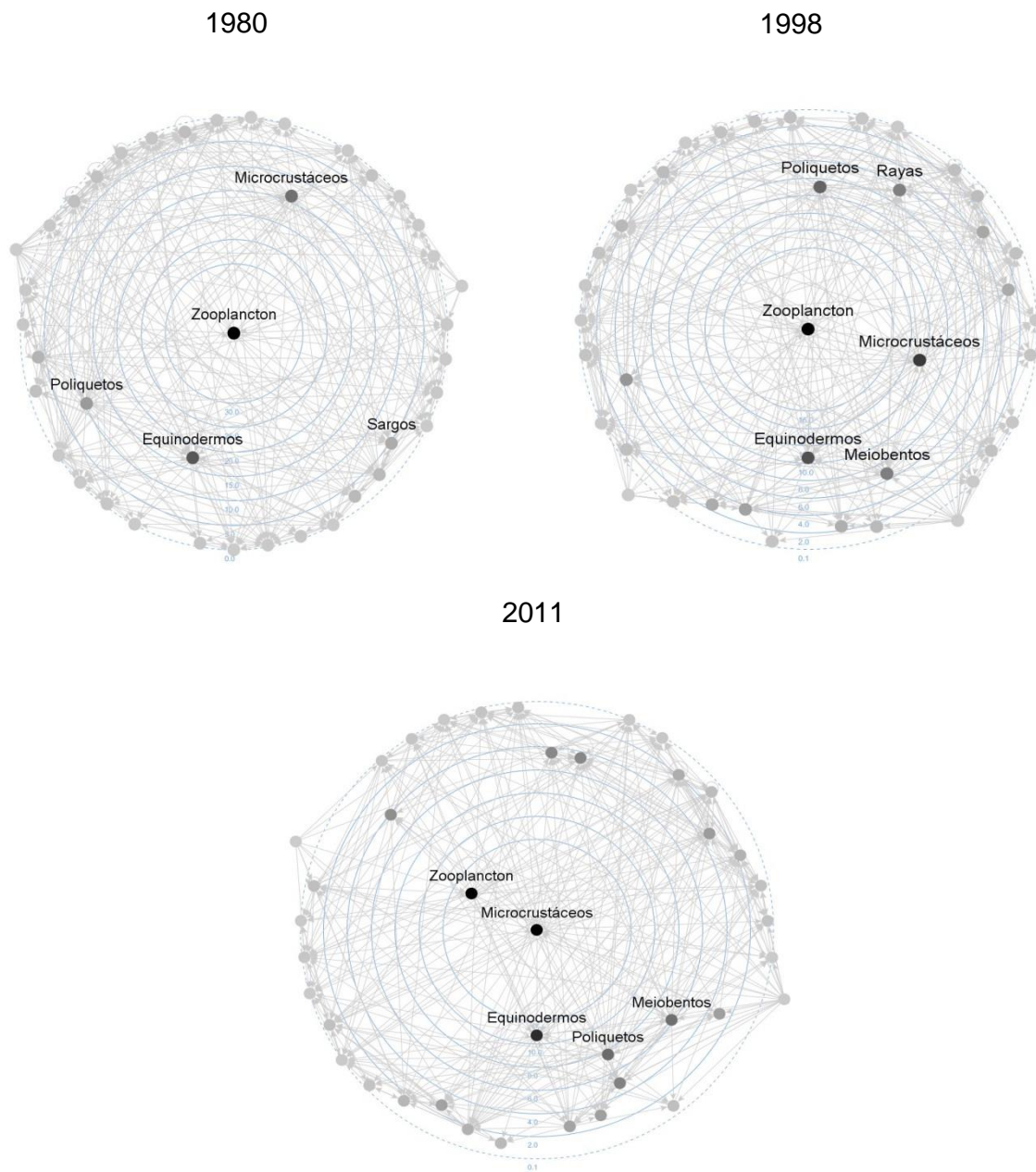


Figura 13. Grupos funcionales del ecosistema de laguna de Términos, Campeche, con el mayor porcentaje de status entre tres épocas (1980, 1998 y 2011). El centro del diagrama representa el valor más alto del índice y disminuye hacia la periferia.

### 6.3.2. Análisis de subestructuras

En el análisis de cliques se encontró que para el modelo de 1980 existen ocho cliques, siete cliques para 1998 y seis cliques para 2011 (Tabla 5). También se observó que el número de grupos funcionales dentro de los cliques, así como el número de cliques entre años, disminuye. Se encontró que cuatro cliques estuvieron presentes en los tres años (Tabla 6). Por otro lado, a pesar de estas disminuciones, en los tres años se encontró que tres nodos son los más recurrentes dentro de los cliques: pastos marinos, meiobentos y moluscos. Lo anterior nos indica que estos grupos son particularmente relevantes para la red, que son grupos de niveles tróficos bajos y de ambientes bentónicos.

Tabla 5. Número de cliques encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes.

	1980	1998	2011
Cliques	8	7	6
Nodos totales en los cliques	13	12	9
Nodos totales en los cliques (%)	32	30	22

Tabla 6. Cliques encontrados idénticos en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes.

Número de clique	Grupos funcionales dentro de los cliques
1	sargos, meiobentos y pastos marinos
2	jaibas, moluscos y pastos marinos
3	moluscos, meiobentos y pastos marinos
4	camarón blanco, poliquetos, meiobentos y pastos marinos

El análisis de bloques y puntos de corte se encontró que para los tres años de estudio, seis puntos de corte fueron los mismos. La excepción es el fitoplancton, el

cual aparece como punto corte en 1980 y 2011 (Tabla 8). Estos puntos indican que en caso de que sean eliminados de la red, la estructura se vería dividida en sistemas desconectados. En este caso, si se eliminaran estos nodos, se formarían 14 bloques aislados en 1980, 14 en 1998 y 12 en 2011.

Tabla 7. Bloques y puntos de corte encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes.

<b>Año</b>	<b>Bloques</b>	<b>Puntos de corte</b>
1980	14	Camarón blanco, equinodermos, microcrustáceos, poliquetos, zooplancton, pastos marinos y fitoplancton
1998	14	Camarón blanco, equinodermos, microcrustáceos, poliquetos, zooplancton y pastos marinos
2011	12	Camarón blanco, equinodermos, microcrustáceos, poliquetos, zooplancton, pastos marinos y fitoplancton

El análisis de conjuntos lambda indicó que para 1980, la relación entre pastos marinos y meiobentos es la más importante para mantener la estructura de la red trófica. Para los modelos de 1998 y 2011 se encontró que la relación entre pastos marinos y microcrustáceos es la más importante para mantener la estructura de la red trófica (Tabla 9). Si alguna de estas relaciones se desconectara de la red, se afectaría el flujo entre los demás grupos funcionales.

Tabla 8. Conjuntos lambda encontrados en la red trófica de la Laguna de Términos en tres años diferentes.

<b>Año</b>	<b>Nodos que conforman la relación</b>
1980	Meiobentos y pastos marinos
1998	Microcrustáceos y pastos marinos
2011	Microcrustáceos y pastos marinos

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Características de los modelos tróficos para las tres épocas

Los tres modelos tróficos, según el valor de pedigree, presentaron una calidad media (Christensen, 1995). Los modelos fueron consistentes, ya que en las variables fisiológicas de referencia se mantuvieron dentro de los límites teóricos: el cociente P/Q presentó los valores más altos entre los grupos funcionales de los niveles tróficos inferiores y el cociente R/A no excedió el valor de 1 (la respiración no puede ser mayor que la asimilación).

Comparando los niveles tróficos obtenidos en el presente trabajo para 1980 y 1998, con los obtenidos por Zetina-Rejón (2004), se puede observar que estos son similares. Sin embargo para 2011 hubo una ligera disminución de nivel trófico para la mayoría de los grupos funcionales. Esto se puede deber a que exista una expansión del nicho trófico de las especies, y estas incluyan en su dieta organismos de niveles tróficos más bajos. Sirot et al. (Pers. Comm.) ha encontrado que *Bairdiella chrysoura* ha expandido su nicho trófico en los últimos años en la Laguna de Términos. En el estudio compararon la señal isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  de proteínas solubles en muestras de otolitos correspondientes a 1980 y 2011, encontrado que la señal de  $\delta^{13}\text{C}$ , la cual se relaciona con las fuentes orgánicas del alimento, ha incrementado. En contraste, la señal de  $\delta^{15}\text{N}$ , la cual se relaciona con el nivel trófico, ha disminuido por la inclusión en la dieta de componentes de niveles tróficos más bajos.

La comparación de biomasa entre los modelos tróficos, muestra cambios a través de toda la red trófica. La biomasa de los productores primarios disminuyó a través del tiempo. Para el caso de los pastos marinos esto coincide con lo reportado por Herrera-Silveira et al. (2011) para la Laguna de Términos, quienes detectan que la cobertura de pastos marinos se ha visto reducida desde 1990. Para el caso de los niveles tróficos medios (p.e. cíclidos, bagres, mojarra, entre otros) también se observó una tendencia a disminuir su biomasa en el tiempo, coincidiendo con lo



reportado desde 1998 por Ramos-Miranda et al. (2005). En contraste, para los grupos funcionales de niveles tróficos superiores, se mostró en la mayoría una tendencia positiva (p.e. corvinas, peces roca, peces planos, pejesapos). Sosa-López et al. (2005) sugieren que esto se debe al aumento de las condiciones marinas, la construcción de arrecifes artificiales en zonas adyacentes y la designación de la laguna como área natural marina protegida.

## **8.2. Indicadores funcionales del sistema**

En el caso de las estadísticas básicas del ecosistema, se encontraron diferencias entre los distintos tipos de flujos en el sistema. Con respecto al modelo de 1980, los flujos totales del sistema presentaron una disminución de 40% en 1998 y del 53% en 2011. Una tendencia diferente a la de la Laguna de Términos se encontró en un ecosistema de surgencias (sur de Benguela). Shannon et al. (2003) compararon la funcionalidad del sistema entre las décadas de 1980 y 1990, reportando un incremento del 3% de los flujos totales en 1990, lo que sugiere que en la última época de su estudio, se incrementó la productividad y crecimiento del sistema. En el contexto del presente trabajo, la disminución en los flujos totales, según Ulanowicz (1986) pudiera tener origen en una reducción en la productividad, crecimiento y energía procesada por el ecosistema.

Los valores obtenidos del índice de reciclaje de Finn nos indican que una muy pequeña parte de los flujos totales se reciclaron en el sistema en los tres años del presente estudio, pero que existen diferencias en el reciclaje. Odum (1969) sugiere que los constantes aportes de nutrientes externos al ecosistema reducen el reciclaje de los flujos totales del sistema. Akoglu et al. (2014) han reportado que cuando se presenta una disminución en el índice de Finn los ciclos de los nutrientes en la red trófica aumentan, por lo que podría indicar que para laguna de Términos presentó este aumento en los ciclos de los nutrientes en 1980 y 2011. Mientras que por otra parte estos mismos autores reportan que un aumento en el índice de Finn se puede



deber a una mejora en la eficiencia de transferencia de la energía en el sistema. Esto sugiere que en ese periodo se presentó una ligera recuperación del sistema. Por lo tanto un proceso similar pudiera haber sucedido en Laguna de Términos durante 1998, ya que en este año se presentó el mayor porcentaje de energía reciclada, así como la mayor eficiencia de transferencia promedio.

La eficiencia de transferencia promedio para el ecosistema Laguna de Términos se encontró en un intervalo entre 11.4%-13.8%. Lo anterior concuerda con lo reportado por Pauly & Christensen (1995), quienes al analizar diferentes ecosistemas acuáticos reportan que la transferencia de energía es de alrededor del 10%. Sin embargo, la eficiencia de transferencia (%) fue mayor para 1998 y levemente menor en 2011. En el presente trabajo se encontró que para los tres años del estudio la mayor transferencia de energía se encontró en el nivel trófico II y esta transferencia de energía tiende a disminuir en los niveles tróficos superiores, sugiriendo que los grupos funcionales de niveles tróficos bajos son relevantes para esta red trófica. Esto coincide con lo reportado por Zetina-Rejón et al. (2003) para la laguna costera de Huizache-Caimanero, donde los autores encontraron un patrón similar en la transferencia de energía y sugieren que esto se puede deber a que en ecosistemas acuáticos que tienen manglar, constituyen hábitats de protección, por lo que disminuyen la vulnerabilidad de las presas a los depredadores. En contraste, Shannon et al. (2003) encontraron que la mayor eficiencia de transferencia era entre los niveles tróficos III y IV, debido a que en ecosistemas de surgencias, los grupos funcionales relevantes pertenecían a niveles superiores.

Por otro lado, el análisis de impactos tróficos, sugiere que el detritus es un grupo relevante para la laguna, debido a que en las tres épocas este grupo ocasionó efectos positivos sobre la mayoría de los grupos funcionales incluidos en el modelo. Este mismo efecto por parte del detritus fue encontrado por Zetina-Rejón et. al., (2003) en un sistema similar al del presente estudio (Huizache-Caimanero), los autores sugieren que el detritus es de suma importancia para este tipo de ecosistemas acuáticos, como fuente de alimentación para los grupos funcionales en

los cuales tuvo algún impacto. De igual manera, en las tres épocas, los pastos marinos y microcrustáceos ocasionaron efectos positivos importantes, pero menores a los ocasionados por el detritus. Lo anterior podría sugerir que los grupos de niveles tróficos bajos, principalmente el detritus pueden ser considerados como elementos fundamentales en el ecosistema.

En cuanto al índice de especies clave, se encontraron tres grupos funcionales en común en las tres épocas (corvinas, pargos y microcrustáceos) y en general no hubo diferencias entre épocas. Es evidente que el rol trófico de los grupos no cambia significativamente a pesar del cambio en el funcionamiento de la red trófica. Libralato et al., (2006) mencionan que los grupos con un valor alto en este índice tienen impactos tróficos relevantes en el sistema y juegan un papel relevante en el control de los flujos tróficos. Por otro lado, los grupos encontrados como clave en las tres épocas, son tanto de nivel trófico intermedio como alto. Lo anterior, indica que el control de flujos de energía de la red trófica se ejerce en más de un nivel trófico. Este resultado coincide con un estudio comparativo entre cuatro épocas realizado por Akoglu et al., (2014), en el Mar Negro. Los autores encontraron que en tres de las cuatro épocas, el grupo de zooplancton fue el grupo clave, y en la otra época el grupo clave fue delfines, lo que interpretan como que la red trófica del Mar Negro presenta efectos top-down y bottom-up.

Se sabe que los ecosistemas presentan una tendencia al incremento de su Ascendencia a través del tiempo y a su vez el Overhead disminuya (Ulanowicz, 1986). Sin embargo, los indicadores de desarrollo y crecimiento del ecosistema de la Laguna de Términos, mostraron que la Ascendencia del sistema disminuyó tanto en 1998 como en 2011, con el consiguiente aumento en el Overhead para estos años. Lo anterior evidencia que existió un funcionamiento diferencial de la red trófica en las épocas analizadas que puede deberse a que en las épocas más recientes la laguna se ha visto sujeta a presiones ambientales y antropogénicas.

Se encontró, en promedio, un decremento en la ascendencia a lo largo del tiempo, lo que trajo consigo un decremento en la organización del sistema ( $A/C$ ) de 11% (1998) y 7% (2011) tomando como referencia el modelo de 1980. La ascendencia tiene dos componentes, el tamaño del ecosistema (cantidad de flujos totales,  $T$ ) y el desarrollo del mismo (representado por el contenido de información mutual promedio,  $I$ ), es decir,  $A = T * I$  (Ulanowicz, 1986). Al calcular el valor de  $I$  para cada época se obtuvo un valor de 1.20 (1980), 1.23 (1998) y 1.24 (2011), notándose que este no cambió sustancialmente durante las tres épocas. Por ello, el decremento en la ascendencia se debe principalmente a la reducción del tamaño del sistema, esto es, la cantidad total de flujos de biomasa del sistema, la cual fue diferente entre épocas, tal como ha sido reportado por (Sosa-López et al., 2005; Villegger et al., 2010 y Ramos-Miranda et al., 2005)

Ulanowicz (1986) propone que cuando un ecosistema se ve perturbado, como resultado de esto su ascendencia tiende a aproximarse a la capacidad de desarrollo, afectando al overhead, reduciendo su capacidad de respuesta a presiones externas. Debido a que en el presente trabajo se encontró un decremento en la organización ( $A/C$ ) para 1998 y 2011, ocasionando que su resiliencia ( $O/A$ ) y potencial de crecimiento ( $O/C$ ) aumente. Lo anterior sugiere de acuerdo que si bien el ecosistema presenta cambios en cuanto a su función y organización, este presenta la capacidad de respuesta necesaria ante perturbaciones externas

### **8.3. Indicadores estructurales**

En cuanto al índice de grado, se encontró que para las tres épocas, los grupos más importantes fueron los mismos, los cuales pertenecen a niveles tróficos bajos ( $NT=1$  y  $NT=2$ ). Aunque existen ciertas diferencias en cuanto a la posición de dichos grupos entre épocas, estas no son significativas Vasas et al. (2007) sugieren que los grupos de productores primarios y en algunos casos los consumidores primarios aparezcan como los que tienen más flujos, podría indicarnos que en la estructura trófica se tiene

un tipo de control abajo-arriba (bottom-up). Sin embargo, ya se ha comentado que existen especies clave en más de un nivel trófico. Por lo que el hecho de que el índice de grado identifique solo a grupos de niveles tróficos inferiores puede deberse a que en su estimación se consideraron la ponderación de las conexiones tróficas por la cantidad de energía que conducen.

El índice de cercanía evidenció que en las tres épocas los grupos que presentaron los valores más altos fueron similares pero en este caso, las diferencias en la posición de algunos grupos resultaron significativas. A pesar de ello, para 1980 y 1998, el grupo de lisas aparece como el de mayor índice de cercanía. Mientras que para 2011 el grupo con mayor índice de cercanía son anchovetas, desplazando a lisas hasta la cuarta posición. Borgatti et al., 2002 menciona que los grupos funcionales que presentaron los valores más altos de este índice son los que tienen mayor acceso al resto de los grupos de la red. Asimismo, Borgatti & Foster (2003) sugieren que el grupo que presenta el valor más alto del índice de cercanía es el que interactúa con otros con la intervención de menos intermediarios. Aunque lisas y anchovetas son de nivel trófico similar su alimentación es diferente. Las lisas hacen mayor uso del detritus, en tanto que las anchovetas de fitoplancton. Esto podría indicar que la relevancia de las fuentes de energía primaria a la red trófica haya sido diferente en las épocas analizadas.

El índice de status mostró lo mismo que los dos índices anteriores. Para 1980 y 1998 el grupo de zooplancton es el que tiene el valor más alto, sin embargo para 2011 fueron los microcrustáceos, desplazando a una segunda posición al zooplancton. Grupos con valores altos de este índice se interpreta como que presentan una mayor influencia sobre otros grupos ya sea con vecinos directos o vecinos indirectos (Katz, 1953). Se puede observar que este índice presenta casi los mismos grupos del índice de grado, por lo que la red trófica del ecosistema Laguna de Términos pudiera tener un control abajo-arriba (bottom-up). Es importante resaltar que este índice no ha sido aplicado a redes tróficas, por lo que no se puede comparar con algún otro trabajo. Este índice ha sido más aplicado en redes sociales para detectar la

transmisión e influencia de mensajes (Estrada & Hatano, 2008; Grindrod et al., 2011), con especial énfasis en correos electrónicos y teléfonos móviles (Grindrod & Highman, 2012; Grindrod et al., 2011). Por lo tanto, y a pesar de que este índice no se ha aplicado en redes tróficas, se decidió utilizarlo porque se considera como indicador de la importancia relativa de un grupo en la red trófica con base en la influencia que tenga sobre el resto de los grupos.

El análisis de subestructuras se utilizó para detectar si existen cambios en la estructura de la red trófica en las tres épocas. El análisis de cliques permitió identificar aquellas subestructuras en las que los grupos funcionales están más cercanos e intensamente unidos entre sí, que con el resto de los grupos de la red. En el presente estudio se encontró que de 1980 a 2011 número de cliques disminuyó de 8 a 6. Sin embargo, de estos cuatro fueron recurrentes, lo cual indica que esto relevantes para mantener la estructura de la red trófica. Rezende et al. (2009); Krause et al. (2003) y Teng & Mc Cann (2004) sugieren que este tipo de subestructuras pueden reducir la propagación de alguna perturbación en toda la red y, por lo tanto, conservan su estructura a través de contribuir a la coherencia de los elementos de la red. En el caso del ecosistema Laguna de Términos los grupos que se forman estos cuatro cliques contribuyen a estabilizar la red a pesar de que existen cambios en su funcionamiento.

Es importante resaltar que si un nodo aparece con más frecuencia en las subestructuras, su rol trófico es de mayor relevancia. En este sentido estos grupos fueron los pastos marinos, seguido por meiobentos, moluscos y poliquetos. Ya se ha mencionado que los pastos marinos resultaron ser el grupo más relevante en cuanto al índice de grado. El hecho de que los pastos marinos tengan el mayor número de conexiones también se ha reportado por Estrada (2007) quien sugiere que un grupo con un alto valor del índice de grado participe en la mayoría de las subestructuras que presenta la red.

En el caso del análisis de bloques y puntos de corte, se encontró que los puntos de corte son grupos con niveles tróficos bajos (NT=1 y NT=2). Abarca-Arenas et al (2007) y Abarca-Arenas & Ulanowicz (2002) observaron que, efectivamente, los puntos de corte tendían a ser especies de niveles tróficos bajos. Abarca-Arenas et al (2007) sugieren que el número de bloques que se encuentran en una red trófica puede indicar qué tan homogénea es la estructura de la red, por lo que conforme el número de bloques aumenta en una red, la relación entre sus componentes se vuelve más complicada y heterogénea. En este sentido, la disminución en el número de ente 1980 y 1998 (14) y 2011 (12) indica que en la actualidad la red trófica se encuentra un más homogénea y con relaciones más estrechas entre los grupos funcionales que en el pasado.

En el análisis de conjuntos lambda se encontró que los pastos marinos fue uno de los grupos funcionales más importantes en los tres modelos; la diferencia se encuentra en el grupo funcional con el que se relaciona: para 1980 es con el meiobentos, y en 1998 y 2011 es con los microcrustáceos (niveles tróficos bajos). Esto coincide con lo reportado por Abarca-Arenas et al. (2007), quienes detectan que el conjunto lambda para la Laguna de Alvarado en Veracruz, está formado por grupos de niveles tróficos bajos (detritus, camarón y pastos marinos), siendo estos grupos importantes para la estructura de esta laguna. Por esta razón, los pastos marinos y microcrustáceos podrían tener un gran peso relativo en el mantenimiento de la estructura y función de la red trófica de la Laguna de Términos.

En general, las evidencias reveladas por el análisis de subestructuras sugieren que estas fueron similares en las tres épocas. Las subestructuras recurrentes que se encontraron están integradas por los grupos funcionales reportados en el presente trabajo como los más relevantes o importantes para la red trófica. Por lo que se podría deducir que los encargados de mantener la estabilidad de la red trófica de Laguna de Términos, son los grupos funcionales de niveles tróficos bajos (pastos marinos, meiobentos, microcrustáceos y poliquetos). Cabe mencionar que a pesar de que la laguna ha sufrido impactos tanto antropogénicos como ambientales, la

estructura de la red trófica durante las tres épocas del presente estudio se ha mantenido relativamente similar, al menos en sus estructuras más importantes.

Krause et al. (2003) señala que si en la estructura de una red se encuentran subestructuras recurrentes, estas ayudan a reducir la propagación de alguna perturbación en toda la red, manteniendo así la estabilidad de la red trófica. Por su parte Milo et al. (2002) sugieren que las subestructuras surgen como consecuencia a las presiones a las que un sistema se ve sujeto durante su evolución o desarrollo, lo cual estaría relacionado con los procesos de auto-organización en las redes tróficas.

## 9. CONCLUSIONES

Se detectaron cambios funcionales, más no estructurales, en la red trófica del ecosistema de Laguna de Términos, Campeche, México durante 1980, 1998 y 2011. En lo referente a la parte funcional, existe una tendencia negativa en la magnitud de flujos de energía entre las tres épocas. La eficiencia de transferencia energética promedio entre niveles tróficos del sistema presentó un comportamiento no lineal, con los niveles más altos en 1998. El grado de desarrollo del ecosistema mostró una tendencia contraria a la eficiencia de transferencia y a la tendencia esperada según la teoría de crecimiento y desarrollo de los ecosistemas.

En cuanto a la parte estructural, los índices obtenidos a partir del análisis de redes no mostraron cambios evidentes en el tiempo. Más particularmente, los grupos de especies con mayor cohesión y conectividad en el sistema (cliques, bloques, puntos de corte y conjuntos lambda) resultaron ser los mismos entre épocas. Los grupos son pastos marinos, microcrustáceos, meiobentos y poliquetos. Lo anterior sugiere que la fuerza con la que se establecen las relaciones entre las especies en estos grupos mantiene la estructura del ecosistema de la Laguna de Términos y le confieren estabilidad o capacidad de auto-organización.



## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Abarca-Arenas, L. G., & Ulanowicz, R. E. 2002. The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling*, 149(3): 285-296.
- Abarca-Arenas, L. G., J. Franco-López, M.S. Peterson, N.J. Brown-Peterson, & E. Valero-Pacheco. 2007. Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico based on by-catch. *Fisheries Research*, 87(1): 46-57.
- Aguirre-León, A & A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojaras de la Laguna de Términos: Taxonomía, biología y dinámica trófica. (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 13(1): 369-444.
- Akoglu, E., B. Salihoglu, S. Libralato, T. Oguz, & C. Solidoro. 2014. An indicator-based evaluation of Black Sea food web dynamics during 1960-2000, *Journal of Marine Systems*. doi: 10.1016/j.jmarsys.2014.02.010
- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28: 1573-1581.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco & E. Chávez. 1993a. A trophic box model of the coastal fish communities of the south-western Gulf of Mexico. En: V. Christensen y D. Pauly, (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas. pp. 197-205.
- Arreguín-Sánchez, F., J.C. Seijo, & E. Valero-Pacheco. 1993b. An application of Ecopath to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico. En: V. Christensen y D. Pauly, (Eds.), *Trophic models of aquatic ecosystems*.

International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 269-278.

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

Arreguín-Sánchez, F., 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. *Ecological Modelling*. 172, 373–382.

Arreguín-Sánchez F., M. Ramírez-Rodríguez, M.J. Zetina-Rejón & V.H. Cruz-Escalona. 2008. Natural Hazards, Stock Depletion, and Stock Management in the Southern Gulf of Mexico Pink Shrimp Fishery. American Fisheries Society Symposium 64:000–000.

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

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

Baur, M., M. Benkert, U. Brandes, S. Cornelsen, M. Gaertler, B. Köpf, J. Lerner & D. Wagner. 2002. Visone Software for visual social network analysis. In *Graph Drawing*. pp. 463-464. Springer Berlin Heidelberg.

- Borgatti S.P. & P.C. Foster. 2003. The network paradigm in organizational research: A review and typology. *Journal of management* vol. 29 (6) pp. 991
- Borgatti S.P., M.G. Everett & J.C. Johnson. 2013. *Analyzing Social Networks*. Ed.Sage. pp 296.
- Borgatti, S.P., M.G. Everett & L.C. Freeman. 2002. Ucinet 6 for Windows: Software for Social Network Analysis Harvard: Analytic Technologies.
- Botsford, L. W., J. C. Castilla & C. H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509-515.
- Bowman, R. E., C. E. Stilwell, W. L. Michaels, & M. D. Grosslein. 2000. Food of Northwest Atlantic Fishes and Two Common Species of Squid. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-155, USA, 149 pp.
- Carr, W. E. S. & C.A. Adams. 1972. Food habits of juvenile marine fishes: evidence of the cleaning habit in the leatherjacket, *Oligoplites saurus*, and the spottail pinfish, *Diplodus holbrooki*. *Fishery Bulletin* 70(4):1111-1120.
- Cervigón, F. 1994. Los peces marinos de Venezuela. Volumen 3. Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela. 295 p.
- Chavance, P., A. Yáñez-Arancibia, D. Flores-Hernández, A. L. Lara- Domínguez, & F. Amezcua Linares. 1986. Ecology, biology and population dynamics of *Archosargus rhomboidalis* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon system, southern Gulf of Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, vol. 13(2): 11-30.
- Chavance, P., D. Flores Hernández, A. Yanez-Arancibia & F. Amezcua Linares. 1984. Ecology, biology and population dynamics of *Bairdiella chrysoura* from

Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico (Pisces: Sciaenidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnologia*, UNAM, vol. 11(1): 123-162.

Chávez, E. A., M. Garduño & F. Arreguín-Sánchez. 1993. Trophic structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico. En: V. Christensen y D. Pauly, (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 186-192.

Chávez-López, R., 1999. Caracterización ecológica de la comunidad de peces asociados a praderas de *Ruppia maritima* en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 146 pp

Christensen V. & C. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172:109-139.

Christensen V. & D. Pauly. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems. 186-192. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.

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

Christensen, V. & D. Pauly. 1996. *Ecopath for Windows: a user's guide*. ICLARM, Manila.

Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity-towards quantification. *Ecological Modeling*. 77:3-32.

- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. Ecopath II—software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61, 169–185.
- Cruz-Escalona, V. H., A. Abitía-Cárdenas, L. Campos-Dávila & F. Galván-Magaña. 2001. Feeding ecology of the blackwing searobin *Prionotus rubio* (Jordan, 1886) over the western Continental Shelf off Alvarado, Veracruz, México. *Gulf of Mexico Science*, 1:1-6.
- Currie-Alder, B.A.B. 2001. Collaborative management of the Mexican coast. Public participation and oil industry in the Terminos Lagoon Protected Area. MSc thesis. Simon Fraser University, Burnaby, BC.
- David, L. T. 1999. La Laguna de Terminos, Campeche. Pages 9-15 in Smith, S.V., J.I. Marshall Crossland and C.J. Crossland. (Eds). Mexican and Central American Coastal Lagoon Systems: Carbon, Nitrogen and Phosphorus Fluxes (Regional workshop II). LOICZ Reports and Studies No. 13. LOICZ, Texel, The Netherlands, 115 p.
- Estrada, E. 2007. Characterization of topological keystone species: local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4(1), 48-57.
- Estrada, E. & N. Hatano. 2008. Communicability in complex networks. *Physical Review E*. 77(3), 036111.
- Funtowicz, S. O. & J. R. Ravetz. 1990. Uncertainty and quality in Science for policy. Kluwer, Dordrecht
- Graham, D. S., J.P. Daniels, J.M. Hill & J.W. Day, Jr. 1981. A Preliminary model of circulation of the Laguna de Términos, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. 8, 51-62.

- Grindrod, P. & D.J. Higham. 2012. Models for evolving networks: with applications in telecommunication and online activities. *IMA Journal of Management Mathematics*, 23(1), 1-15.
- Grindrod, P., M.C. Parsons, D.J. Higham y E. Estrada. 2011. Communicability across evolving networks. *Physical Review E*, 83(4), 046120.
- Gutiérrez-Estrada, M., & A. Castro del Río. 1988. Origen y desarrollo geológico de la Laguna de Términos. *Ecology of Coastal Ecosystems in the Southern Gulf of México: The Términos Lagoon Region* Universidad Nacional Autónoma de México, México, 89-110.
- Hernández Padilla, J. C. 2012. Estructura trófica del ecosistema bentónico del sur de Sinaloa en dos épocas (1994/95 y 2006/07). Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 129 pp.
- Herrera-Silveira, J.A., L. Arellano-Méndez & S. Morales-Ojeda. 2011. Report of the Pilot Project Natural Habitat and Ecosystem Conservation of Coastal and Marine Zones of the Gulf of Mexico: Seagrass beds characterization for restoration pilot project: Phase I-2011.
- Izquierdo, L.R. & R.A. Hanneman. 2006. *Introduction to the formal analysis of social networks using mathematical Version 2*. [Publicado en línea]. Disponible en: <http://www.luis.izquierdo.name>. Burgos, España.
- Junker, B. H., & F. Schreiber. 2008. *Analysis of biological networks* (Vol. 2). John Wiley & Sons. 346p.

- Katz, L. 1953. A new status index derived from sociometric analysis. *Psychometrika*, 18(1), 39-43. 39–43 (1953)
- Krause A.E., K.A. Frank, D.M. Mason, R.E. Ulanowicz & W.W. Taylor. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*. 426:282-285.
- Krebs, C.J. 2003. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2da Edición. Oxford University Press, México, 753 p.
- Kay, J.J., L.A. Graham & R.E. Ulanowicz. 1989. A detailed guide to network analysis Chap. 2. In: Wulff, F., Field, J.G., Mann, K.H. (Eds.), *Network Analysis in Marine Ecology*. Coastal and Estuarine Studies, vol. 32. Springer-Verlag, Germany, pp. 15–61.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico, their origin and classification, 182–215. En: *Estuarine Processes II: Circulation, Sediment and Transfer of Material in Estuary*. Academic Press Inc. New York.p.
- Lara-Domínguez, A .L., G. J. Villalobos-Zapata & E. Rivera-Arriaga. 1990. Catálogo bibliográfico de la región de la Sonda de Campeche. *EPOMEX Serie Científica* 1, 162p.
- Libralato, S., V. Christensen & D. Pauly. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195:153-171.
- Luce, R. D., & A.D. Perry. 1949. A method of matrix analysis of group structure. *Psychometrika*, 14(2), 95-116.
- Mallard Colmenero, L., A. Yáñez-Arancibia, & F. Amezcua Linares. 1982. Taxonomy and biological and ecological aspects of puffers in Terminos Lagoon, southern

Gulf of Mexico (Pisces, Tetraodontidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM. vol. 9(1):161-212.

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

México-DOF, 1994. Decreto por el que se declara como área natural protegida, con carácter de área de protección de flora y fauna, la región conocida como La Laguna de Términos, ubicada en los municipios de Carmen, Palizada y Champotón, Estado de Campeche, México. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de Junio.

Milo, R. S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii & U. Alon. 2002. Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks. *Science*, 298: 824- 827.

Molina, L.J., A. Quiroga & A. de Federico. 2006. Taller de autoformación con programas informáticos de análisis de redes sociales. España, 107 p.

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

Odum, E.P., G.W. Barrett y M.T.A. Ortega. 2006. *Fundamentos de ecología*. México. 598 p.

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

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



- Pauly, D. 1980. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 39(2):175-192.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO Documento Técnico Pesquero*. 234:49 p.
- Pauly, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate marine fishes: some generalizations. *Journal of Fish Biology*. 35(Supplement A):11-20.
- Pauly D., M. Soriano & M. L. Palomares, 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models, 1-13. En: Christensen V. y D. Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Pauly, D. & V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374, 255–257.
- Pauly, D., & V. Christensen. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*. 57:697-706.
- Peláez-Rodríguez, E. 1996. Relaciones tróficas de los peces ictiófagos demersales de la zona de pesca comercial de camarón de Alvarado, Veracruz. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, 84 pp.
- Pérez-España, H. & F. Arreguín-Sánchez. 1999. A measure of ecosystem maturity. *Ecological Modelling*, 119: 79-85.

- Pimm, S.L. 1992. *The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press.
- Ramos-Miranda J., D. Mouillot, D. Flores-Hernández, A. Sosa-López., T. Do-Chi & L. Ayala-Pérez. 2005. Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*. 304:1-13.
- Ramos-Miranda, J. 2000. Biologie, ecologie, exploitation de la crevette blanche *litopenaeus setiferus* en Campeche, mexique. Tesis doctoral. Université de Bretagne Occidentale spécialité: Oceanographie. 320 pp.
- Randall, J. E., 1967. *Food habits of reef fishes of the West Indies*. Studies of Tropical Oceanography Miami, 5:665-847
- Rezende, E. L., E.M. Albert, M.A. Fortuna & J. Bascompte. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12(8), 779-788.
- Rivera-Arriaga, E., A. L. Lara Domínguez, P. Sánchez Gil & A. Yáñez Arancibia. 1995. Trophodynamic ecology of *Polydactylus octonemus* (Atlantic thread fin) and *Lutjanus synagris* (Lane snapper) in Terminos Lagoon inlets, Campeche Sound: Estuarine-shelf interactions. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 46: 137-15.
- Shannon, L. J., C.L. Moloney, A. Jarre & J.G. Field. 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems*, 39(1), 83-116.
- Sierra, L. M., R. Claro & O. A. Popova, 1994. Alimentación y relaciones tróficas. p. 263-284. En: Claro, R. (Ed.) *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. Instituto

de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.

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

Sosa-López A., D. Mouillot, T. Do-Chi & J. Ramos-Miranda. 2005. Ecological indicators based on fish biomass distribution along trophic levels: an application to the Terminos coastal lagoon, Mexico. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 453-458.

Sparre, P. & S.C. Venema. 1997. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte I. Manual. *FAO, Documento Técnico de Pesca*, No. 306.1 Rev. 2., Chile.

Tamayo, J.L. 1949. *Geografía general de México*. v.1: Geografía física. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas, México. 562 p.

Tapia García, M., A. Yanez-Arancibia, P. Sánchez-Gil & M. C. Garcia-Abad. 1988a. Biología y ecología de *Cynoscion arenarius* (Ginsburg) en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México (Pisces: Sciaenidae). *Revista de Biología tropical* 36(1): 1-27.

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

- Teng, J., & K.S. McCann. 2004. Dynamics of compartmented and reticulate food webs in relation to energetic flows. *The American Naturalist*, 164(1), 85-100.
- Ulanowicz, R. E. 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York.
- Ulanowicz, R. 2004. On the nature of ecodynamics. *Ecological complexity* 1, 341–354.
- Ulanowicz, R. E. & C. J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses* 5:7-16.
- Ulanowicz, R.E. 1997. *Ecology, the Ascendent Perspective*. Columbia University Press, New York. 201 p.
- Ulanowicz, R.E.2000. Toward the measurement of ecological integrity. In: Pimentel,D., L. Westra & R.F. Noss (Eds) *Ecological Integrity: Integrating Environment, Conservation and Health*. Island Press, Washington DC. Pp. 99-113.
- Vasas, V., C. Lancelot, V. Rousseau & F. Jordán. 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. *Marine Ecology Progress Series*, 336:1-14.
- Vega-Cendejas, M. E. 1998. Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán. Tesis Doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 170 pp.

- Vega-Cendejas, M. E. & F. Arreguín-Sánchez. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling* 137:119-133.
- Vega-Cendejas, M. E., F. Arreguín-Sánchez & M. Hernández. 1993. Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. Internacional Center for Living Aquatic Resources Management Conference Proceedings 26, 206-213.
- Villalobos-Zapata G., G. Palacio-Aponte, A. Sosa-López, H. Álvarez-Guillén & A. Reda-Deara. 2002. *Ecología del paisaje y Diagnóstico Ambiental del ANP "Laguna de Términos"*. Informe Final. SISIERRAP/SISIERRA 20000706030.
- Villéger S, J. Ramos-Miranda, D. Flores-Hernández & D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 2010, pp. 1512–1522.
- Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) 1985a. *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. México, D.F., UNAM 654 p.
- Yáñez-Arancibia, A. (Ed.) 1985b. *Recursos pesqueros potenciales de México: La Pesca acompañante del camarón*. México, D.F., UNAM-PUALSEPESCA.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera, análisis de siete tópicos*. 1a. Edición. A.G.T. Editor, México, D. F., 189p.
- Yáñez-Arancibia, A. & J.W. Day Jr. 1982. Ecological characterization of Terminos Lagoon a tropical lagoon-estuarine system in the southern Gulf of México. *Oceanol Acta* 5:431-440.

- Yáñez-Arancibia, A., G. Soberón-Chávez y P. Sánchez-Gil. 1985a. Ecology of control mechanisms of natural fish production in the coastal zone. p. 571-594. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. México, D.F., UNAM: 654 p.
- Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, F. Amezcua-Linares, D. Flores-Hernández y P. Chavance. 1985b. Ecología de poblaciones de peces dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. p. 311-366. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. Towards an ecosystem integration*, UNAM, México, 654p.
- Yáñez-Arancibia, A., A.L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, H. Álvarez-Guillen, I. Vargas-Maldonado, A. Aguirre-León, M. Tapia-García, M. García-Abad, D. Flores-Hernández, P. Chavance, F. Amezcua-Linares, S. Díaz-Ruiz, M. Álvarez-Rubio y J.L. Rojas-Galaviz. 1982. Caracterización ambiental del sistema ecológico y análisis comparativo de las poblaciones de peces de la Sonda de Campeche y de la Laguna de Términos, antes y después del derrame petrolero del Pozo IXTOC-I. Final Report. PCEESC/UNAM/ICML/ (IF) 4 parts 221 p.
- Yáñez-Arancibia, A. & A. L. Lara-Dominguez. 1988. Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem-southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* 49(3): 215-230.
- Zetina-Rejón, M. J. 1997. Patrones tróficos de utilización espacio-temporal de los hábitats críticos de pastos marinos y raíces de manglar por tres especies de peces dominantes (*Harengula jaguana*, Poey 1865; *Eucinostomus gula*, Cuvier in C & V 1830; y *Archosargus rhomboidalis*, Linnaeus 1758) en la Laguna de Términos, Campeche, México. Tesis de licenciatura Biología Marina. Universidad Autónoma de Campeche, México. 64 pp.

- Zetina Rejón, M. J. 1999. Influencia de la pesca de camarón en la estructura del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 108pp.
- Zetina-Rejón M.J. 2004. Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: “Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México”. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 91pp
- Zetina-Rejón, M. J. & F. Arreguín-Sánchez. 2003. Flujos de energía y estructura trófica de la Sonda de Campeche, Suroeste del Golfo de México. 55-62 pp. En: Wakida Kusunoki, A., R. Solana Sansores y J. A. Uribe Martínez (Eds.) *Memorias del III Foro de Camarón del Golfo de México y del Mar Caribe*. INPSAGARPA y Gob. del Edo. de Campeche; México. 96 págs.
- Zetina-Rejón, M., F. Arreguín-Sánchez & E. A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 57: 803-815.
- Zhang Y & Y. Chen. 2007. Modeling and evaluating ecosystem in 1980s and 1990s for American Lobster (*Homarus americanus*) in the Gulf of Maine. *Ecological Modelling*, 203:475-489.

## 11. ANEXOS

Anexo 1. Familias y/o especies incluidas en cada grupo funcional de la ictiofauna presente en los modelos tróficos.

Grupo Funcional	Orden o Familia	Especie
Agujas	Beloniformes, Sygnathiformes	<i>Chriodorus atherinoides</i> <i>Hippocampus erectus</i> <i>Strongylura notata notata</i> <i>Syngnathus fuscus</i> <i>Syngnathus louisianae</i> <i>Syngnathus scovelli</i>
Anchovetas	Engraulidae	<i>Anchoa hepsetus</i> <i>Anchoa lamprotaenia</i> <i>Anchoa lyolepis</i> <i>Anchoa mitchilli</i> <i>Cetengraulis edentulus</i>
Bagres	Ariidae	<i>Ariopsis felis</i> <i>Bagre marinus</i> <i>Cathorops melanopus</i>
Barbudos	Polynemidae	<i>Polydactylus octonemus</i>
Cintillas	Trichiuridae	<i>Trichiurus lepturus</i>
Corvinas	Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i> <i>Bairdiella ronchus</i> <i>Cynoscion arenarius</i> <i>Cynoscion nebulosus</i> <i>Cynoscion nothus</i> <i>Menticirrhus americanus</i> <i>Menticirrhus saxatilis</i> <i>Micropogonias furnieri</i> <i>Micropogonias undulatus</i> <i>Odontoscion dentex</i> <i>Stellifer lanceolatus</i>
Jureles	Carangidae	<i>Caranx crysos</i> <i>Caranx hippos</i> <i>Caranx latus</i>



<b>Grupo Funcional</b>	<b>Orden ó Familia</b>	<b>Especie</b>
Jureles	Carangidae	<i>Caranx ruber</i> <i>Chloroscombrus chrysurus</i> <i>Hemicaranx amblyrhynchus</i> <i>Oligoplites saurus</i> <i>Selene setapinnis</i> <i>Trachinotus carolinus</i> <i>Trachinotus falcatus</i> <i>Trachinotus goodei</i>
Mojarras	Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i> <i>Diapterus rhombeus</i> <i>Eucinostomus argenteus</i> <i>Eucinostomus gula</i> <i>Eucinostomus melanopterus</i> <i>Eugerres plumieri</i>
Cíclidos	Cichlidae	<i>Cichlasoma urophthalma</i>
Pargos	Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i> <i>Lutjanus apodus</i> <i>Lutjanus griseus</i> <i>Lutjanus synagris</i> <i>Ocyurus chrysurus</i>
Peces globo	Tetraodontiformes	<i>Acanthostracion quadricornis</i> <i>Aluterus schoepfii</i> <i>Chilomycterus schoepfii</i> <i>Lagocephalus laevigatus</i> <i>Monacanthus ciliatus</i> <i>Sphoeroides greeleyi</i> <i>Sphoeroides maculatus</i> <i>Sphoeroides marmoratus</i> <i>Sphoeroides nephelus</i> <i>Sphoeroides pachygaster</i> <i>Sphoeroides parvus</i> <i>Sphoeroides spengleri</i> <i>Sphoeroides testudineus</i> <i>Stephanolepis hispidus</i>
Peces planos	Pleuronectiformes	<i>Achirus lineatus</i> <i>Ancylopsetta ommata</i>

<b>Grupo Funcional</b>	<b>Orden ó Familia</b>	<b>Especie</b>
Peces planos	Pleuronectiformes	<i>Bothus ocellatus</i> <i>Citharichthys spilopterus</i> <i>Etropus crossotus</i> <i>Syacium gunteri</i> <i>Symphurus civitatum</i> <i>Symphurus plagiusa</i> <i>Trinectes maculatus</i>
Pejesapos	Batrachoidoformes	<i>Opsanus beta</i> <i>Porichthys porosissimus</i>
Rayas	Rajiformes	<i>Dasyatis americana</i> <i>Dasyatis hastata</i> <i>Dasyatis sabina</i> <i>Gymnura micrura</i> <i>Himantura schmardae</i> <i>Rhinobatos lentiginosus</i> <i>Urobatis jamaicensis</i>
Isabelitas	Ehippidae	<i>Chaetodipterus faber</i>
Róbalos	Centropomidae	<i>Centropomus parallelus</i> <i>Centropomus poeyi</i> <i>Centropomus undecimalis</i>
Roncos	Haemulidae	<i>Conodon nobilis</i> <i>Haemulon aurolineatum</i> <i>Haemulon bonariense</i> <i>Haemulon plumierii</i> <i>Orthopristis chrysoptera</i>
Sardinas	Clupeidae	<i>Brevoortia gunteri</i> <i>Dorosoma anale</i> <i>Dorosoma petenense</i> <i>Harengula jaguana</i> <i>Opisthonema oglinum</i> <i>Sardinella brasiliensis</i>
Sargos	Sparidae	<i>Archosargus probatocephalus</i> <i>Archosargus rhomboidalis</i> <i>Calamus penna</i> <i>Lagodon rhomboides</i>

<b>Grupo Funcional</b>	<b>Orden ó Familia</b>	<b>Especie</b>
Meros	Serranidae	<i>Diplectrum bivittatum</i> <i>Diplectrum formosum</i> <i>Epinephelus itajara</i> <i>Mycteroperca bonaci</i>
Pericos	Scaridae	<i>Nicholsina usta usta</i>
Peces Roca	Scorpaeniformes	<i>Dactylopterus volitans</i> <i>Prionotus beanii</i> <i>Prionotus carolinus</i> <i>Prionotus martis</i> <i>Prionotus punctatus</i> <i>Prionotus rubio</i> <i>Prionotus scitulus</i> <i>Prionotus tribulus</i> <i>Scorpaena brasiliensis</i> <i>Scorpaena plumieri</i>
Iguanas	Synodontidae	<i>Synodus foetens</i>
Anguilas	Anguiliformes	<i>Gymnothorax nigromarginatus</i> <i>Gymnothorax saxicola</i> <i>Ophichthus gomesii</i>

Anexo 2. Matriz de dieta del modelo balanceado del ecosistema Laguna de Términos para 1980.

<b>Presa/Depredador</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas	0.002						0.002	0.001		0.005	0.003		0.002
5 Anchovetas	0.003	0.005			0.001			0.002	0.002	0.005	0.005		0.006
6 Anguilas						0.028					0.010		
7 Bagres	0.075	0.054	0.006							0.060			0.004
8 Barbudos	0.028									0.048			
9 Cintillas	0.002								0.002				0.002
10 Corvinas	0.011	0.019							0.119	0.025	0.159		
11 Iguanas		0.003							0.005		0.005		0.003
12 Isabelitas							0.005		0.114				
13 Jureles	0.013							0.015					
14 Lisas				0.004			0.002			0.004			0.003
15 Meros	0.001	0.001							0.002				
16 Mojarras	0.017	0.126											0.058
17 Cíclidos							0.010						
18 Pargos		0.018				0.094			0.016				
19 Peces Globo	0.035		0.017				0.003						
20 Peces Planos										0.024			
21 Peces Roca									0.002				
22 Pejesapos	0.027												
23 Pericos													
24 Rayas													

Anexo 2. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>
25 Róbalos													0.068
26 Roncos	0.008	0.015											
27 Sardinas	0.002	0.002						0.003	0.004	0.003	0.007		0.002
28 Sargos	0.103							0.064		0.151			0.044
29 Jaibas			0.002		0.007	0.038	0.001	0.004	0.023	0.002			0.005
30 Camarón Blanco			0.020				0.019	0.308	0.036	0.065	0.031		0.099
31 Camarón Café			0.020				0.012	0.033	0.069	0.114	0.025		0.012
32 Camarón Rosado			0.046				0.010	0.029	0.065	0.129	0.027		0.011
33 Moluscos			0.012	0.169	0.010		0.028	0.014			0.049	0.072	0.083
34 Equinodermos	0.008		0.029			0.220	0.031		0.175			0.586	
35 Microcrustáceos	0.024		0.053	0.158	0.554	0.213	0.113	0.271		0.207	0.137		0.356
36 Poliquetos				0.107		0.406	0.011	0.081		0.023	0.045	0.122	0.111
37 Meiobentos			0.011	0.115	0.004		0.113	0.151		0.095		0.119	
38 Zooplancton				0.446	0.255		0.109	0.024			0.080		
39 Pastos Marinos			0.175		0.020		0.043			0.027	0.088	0.101	
40 Fitoplancton					0.150						0.012		0.033
41 Detritus							0.488			0.012			0.099
Importación	0.641	0.757	0.612						0.365		0.318		
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 2. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas		0.001			0.001								
5 Anchovetas				0.006					0.007			0.006	
6 Anguilas		0.001							0.018				
7 Bagres												0.02	0.011
8 Barbudos		0.006											
9 Cintillas													
10 Corvinas												0.024	0.0661
11 Iguanas		0.005			0.001								
12 Isabelitas					0.0299								
13 Jureles													
14 Lisas			0.002		0.002						0.002	0.002	0.005
15 Meros		0.003			0.002								
16 Mojarras									0.0771				
17 Cíclidos												0.107	
18 Pargos												0.003	
19 Peces Globo		0.229			0.1098								
20 Peces Planos								0.013					0.001
21 Peces Roca		0.002			0.003			0.002					
22 Pejesapos								0.004					0.014
23 Pericos		0.040			0.0399								
24 Rayas		0.053							0.044				

Anexo 2. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
25 Róbalos													
26 Roncos					0.0798								
27 Sardinas				0.006	0.002							0.002	
28 Sargos									0.0611				0.0541
29 Jaibas		0.207		0.019	0.018		0.032	0.0539	0.007	0.0979		0.079	0.009
30 Camarón Blanco	0.015	0.079			0.1537			0.2787			0.0549	0.393	0.0902
31 Camarón Café	0.013	0.004			0.0579			0.017			0.0349	0.021	0.0321
32 Camarón Rosado	0.015	0.006			0.0519			0.015			0.0459	0.021	0.0852
33 Moluscos	0.018			0.2657		0.041		0.02		0.1838	0.1407	0.152	
34 Equinodermos		0.124				0.1059		0.0889	0.0821	0.044	0.0898		0.0401
35 Microcrustáceos	0.135	0.003	0.0841	0.4625	0.3114	0.1069	0.7958	0.2717	0.3674		0.2006	0.101	0.024
36 Poliquetos	0.071	0.003	0.5866		0.0888	0.017	0.044		0.0771		0.1637	0.069	0.3878
37 Meiobentos	0.101		0.1291	0.007		0.026	0.019	0.0679	0.1421		0.0948		0.0942
38 Zooplancton	0.025		0.0611		0.0479	0.0729	0.031						
39 Pastos Marinos			0.03	0.0779		0.2118	0.011			0.5714			0.0421
40 Fitoplancton	0.154								0.1131				
41 Detritus	0.244		0.1071	0.1558		0.4186	0.0671		0.004		0.1577		0.0441
Importación	0.209	0.233						0.1678		0.1029	0.015		
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 2. Continuación....

<b>Presa/Depredador</b>	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Delfines												
2 Aves Marinas												
3 Tortugas Marinas												
4 Agujas		0.001			0.001							
5 Anchovetas				0.006					0.007			0.006
6 Anguilas		0.001							0.018			
7 Bagres												0.02
8 Barbudos		0.006										
9 Cintillas												
10 Corvinas												0.024
11 Iguanas		0.005			0.001							
12 Isabelitas					0.0299							
13 Jureles												
14 Lisas			0.002		0.002						0.002	0.002
15 Meros		0.003			0.002							
16 Mojarras									0.0771			
17 Cíclidos												0.107
18 Pargos												0.003
19 Peces Globo		0.229			0.1098							
20 Peces Planos								0.013				
21 Peces Roca		0.002			0.003			0.002				
22 Pejesapos								0.004				
23 Pericos		0.040			0.0399							
24 Rayas		0.053							0.044			



Anexo 2. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>
25 Róbalos												
26 Roncos					0.0798							
27 Sardinas				0.006	0.002							0.002
28 Sargos									0.0611			
29 Jaibas		0.207		0.019	0.018		0.032	0.0539	0.007	0.0979		0.079
30 Camarón Blanco	0.015	0.079			0.1537			0.2787			0.0549	0.393
31 Camarón Café	0.013	0.004			0.0579			0.017			0.0349	0.021
32 Camarón Rosado	0.015	0.006			0.0519			0.015			0.0459	0.021
33 Moluscos	0.018			0.2657		0.041		0.02		0.1838	0.1407	0.152
34 Equinodermos		0.124				0.1059		0.0889	0.0821	0.044	0.0898	
35 Microcrustáceos	0.135	0.003	0.0841	0.4625	0.3114	0.1069	0.7958	0.2717	0.3674		0.2006	0.101
36 Poliquetos	0.071	0.003	0.5866		0.0888	0.017	0.044		0.0771		0.1637	0.069
37 Meiobentos	0.101		0.1291	0.007		0.026	0.019	0.0679	0.1421		0.0948	
38 Zooplancton	0.025		0.0611		0.0479	0.0729	0.031					
39 Pastos Marinos			0.03	0.0779		0.2118	0.011			0.5714		
40 Fitoplancton	0.154								0.1131			
41 Detritus	0.244		0.1071	0.1558		0.4186	0.0671		0.004		0.1577	
Importación	0.209	0.233						0.1678		0.1029	0.015	
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 3. Matriz de dieta del modelo balanceado del ecosistema Laguna de Términos para 1998.

<b>Presa/Depredador</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas	0.009						0.001	0.005		0.007	0.011		0.007
5 Anchovetas	0.009	0.023			0.001			0.034	0.111	0.003	0.011		0.028
6 Anguilas						0.027					0.007		
7 Bagres	0.062	0.040	0.004							0.079			0.003
8 Barbudos	0.002									0.007			
9 Cintillas									0.009				0.005
10 Corvinas	0.010	0.013							0.168	0.005	0.125		
11 Iguanas		0.006							0.040		0.048		0.009
12 Isabelitas							0.001		0.062				
13 Jureles	0.019							0.009					
14 Lisas				0.000			0.000			0.001			0.002
15 Meros	0.001	0.001							0.006				
16 Mojaras	0.002	0.031											0.021
17 Cíclidos							0.001						
18 Pargos		0.025				0.098			0.080				
19 Peces Globo	0.018		0.008				0.004						
20 Peces Planos										0.005			
21 Peces Roca									0.000				
22 Pejesapos	0.022												
23 Pericos													
24 Rayas													

Anexo 3. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>
25 Róbalos													0.011
26 Roncos	0.005	0.007											
27 Sardinas	0.004	0.005						0.006	0.006	0.007	0.007		0.006
28 Sargos	0.088							0.029		0.114			0.040
29 Jaibas			0.002		0.008	0.138	0.001	0.012	0.092	0.004			0.023
30 Camarón Blanco			0.021				0.016	0.383	0.044	0.075	0.045		0.084
31 Camarón Café			0.021				0.009	0.018	0.001	0.106	0.002		0.010
32 Camarón Rosado			0.033				0.010	0.024	0.004	0.177	0.002		0.010
33 Moluscos			0.010	0.162	0.010		0.027	0.001			0.050	0.083	0.086
34 Equinodermos	0.006		0.032			0.174	0.031		0.266			0.555	
35 Microcrustáceos	0.024		0.042	0.163	0.586	0.273	0.105	0.201		0.267	0.165		0.411
36 Poliquetos				0.091		0.289	0.013	0.071		0.009	0.062	0.145	0.104
37 Meiobentos			0.010	0.102	0.004		0.087	0.192		0.093		0.119	
38 Zooplancton				0.483	0.232		0.104	0.015			0.116		
39 Pastos Marinos			0.223		0.022		0.030			0.029	0.216	0.099	
40 Fitoplancton					0.138						0.011		0.044
41 Detritus							0.559			0.012			0.098
Importación	0.721	0.850	0.585						0.114		0.123		
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 3. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas		0.008			0.001								
5 Anchovetas				0.009					0.009			0.005	
6 Anguilas		0.000							0.009				
7 Bagres												0.010	0.008
8 Barbudos		0.007											
9 Cintillas													
10 Corvinas												0.032	0.048
11 Iguanas		0.007			0.007								
12 Isabelitas					0.041								
13 Jureles													
14 Lisas			0.001		0.002						0.000	0.000	0.001
15 Meros		0.001			0.007								
16 Mojarra									0.026				
17 Cíclidos												0.051	
18 Pargos												0.003	
19 Peces Globo		0.190			0.010								
20 Peces Planos								0.012					0.001
21 Peces Roca		0.000			0.000			0.000					
22 Pejesapos								0.001					0.015
23 Pericos		0.006			0.006								
24 Rayas		0.005							0.027				

Anexo 3. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
25 Róbalos	0.011												
26 Roncos						0.035							
27 Sardinas	0.006				0.007	0.001							0.001
28 Sargos	0.040									0.079			
29 Jaibas	0.023		0.333		0.017	0.102		0.020	0.050	0.017	0.177		0.085
30 Camarón Blanco	0.084	0.017	0.080			0.247			0.228			0.058	0.397
31 Camarón Café	0.010	0.014	0.005			0.011			0.014			0.039	0.019
32 Camarón Rosado	0.010	0.013	0.006			0.016			0.017			0.041	0.031
33 Moluscos	0.086	0.029			0.266		0.053		0.019		0.142	0.122	0.139
34 Equinodermos			0.151				0.114		0.080	0.090	0.046	0.128	
35 Microcrustáceos	0.411	0.113	0.003	0.085	0.468	0.441	0.099	0.800	0.347	0.361		0.187	0.121
36 Poliquetos	0.104	0.064	0.002	0.577		0.036	0.021	0.037		0.071		0.176	0.106
37 Meiobentos		0.125		0.140	0.006		0.033	0.016	0.074	0.148		0.103	
38 Zooplancton		0.023		0.058		0.036	0.077	0.044					
39 Pastos Marinos				0.027	0.070		0.233	0.010			0.617		
40 Fitoplancton	0.044	0.148								0.158			
41 Detritus	0.098	0.225		0.113	0.155		0.368	0.071		0.005		0.134	
Importación		0.229	0.191						0.163		0.018	0.012	
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 3. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Delfines												
2 Aves Marinas												
3 Tortugas Marinas												
4 Agujas		0.004										
5 Anchovetas												
6 Anguilas												
7 Bagres	0.008											
8 Barbudos												
9 Cintillas												
10 Corvinas	0.048											
11 Iguanas												
12 Isabelitas												
13 Jureles												
14 Lisas	0.001		0.001	0.0001								
15 Meros												
16 Mojarras		0.005										
17 Cíclidos												
18 Pargos												
19 Peces Globo												
20 Peces Planos	0.001											
21 Peces Roca												
22 Pejesapos	0.015											
23 Pericos												
24 Rayas												

Anexo 3. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
25 Róbalos												
26 Roncos												
27 Sardinas		0.001										
28 Sargos	0.065											
29 Jaibas	0.010											
30 Camarón Blanco	0.095			0.042	0.028	0.028	0.029			0.004		
31 Camarón Café	0.030			0.002	0.002	0.002	0.002					
32 Camarón Rosado	0.079			0.002	0.002	0.002	0.002					
33 Moluscos			0.033	0.192						0.019		
34 Equinodermos	0.048	0.026		0.077						0.051		
35 Microcrustáceos	0.022	0.054	0.027	0.022	0.001	0.001	0.001			0.044	0.022	
36 Poliquetos	0.388		0.064	0.015	0.125	0.088	0.102			0.052		0.025
37 Meiobentos	0.087		0.236		0.217	0.194	0.174	0.063	0.045	0.077	0.070	0.023
38 Zooplancton		0.161	0.107		0.024	0.020	0.018	0.030	0.078			0.001
39 Pastos Marinos	0.056	0.042	0.425	0.353	0.152	0.168	0.116	0.170	0.179	0.347	0.030	0.021
40 Fitoplancton		0.460						0.048	0.054			
41 Detritus	0.048	0.247	0.106	0.295	0.449	0.496	0.555	0.689	0.474	0.553	0.900	0.930
Importación												
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 4. Matriz de dieta del modelo balanceado del ecosistema Laguna de Términos para 2011.

<b>Presa/Depredador</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas	0.002						0.000	0.001		0.001	0.005		0.002
5 Anchovetas	0.007	0.009			0.001			0.011	0.013	0.002	0.010		0.015
6 Anguilas						0.020					0.011		
7 Bagres	0.013	0.006	0.001							0.008			0.001
8 Barbudos	0.002									0.008			
9 Cintillas									0.013				0.006
10 Corvinas	0.014	0.014							0.211	0.006	0.133		
11 Iguanas		0.005							0.022		0.030		0.001
12 Isabelitas							0.001		0.039				
13 Jureles	0.005							0.004					
14 Lisas				0.000			0.001			0.002			0.001
15 Meros	0.000	0.000							0.001				
16 Mojaras	0.002	0.031											0.023
17 Cíclidos							0.001						
18 Pargos		0.028				0.099			0.080				
19 Peces Globo	0.030		0.016				0.004						
20 Peces Planos										0.007			
21 Peces Roca									0.003				
22 Pejesapos	0.011												
23 Pericos													
24 Rayas													



Anexo 4. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
25 Róbalos													0.010
26 Roncos	0.006	0.006											
27 Sardinas	0.002	0.004						0.005	0.023	0.005	0.007		0.005
28 Sargos	0.029							0.008		0.067			0.001
29 Jaibas			0.002		0.007	0.123	0.001	0.012	0.081	0.006			0.025
30 Camarón Blanco			0.020				0.022	0.394	0.047	0.106	0.040		0.121
31 Camarón Café			0.022				0.010	0.019	0.001	0.098	0.003		0.011
32 Camarón Rosado			0.043				0.010	0.024	0.003	0.165	0.003		0.011
33 Moluscos			0.011	0.179	0.010		0.033	0.001			0.063	0.077	0.113
34 Equinodermos	0.010		0.033			0.172	0.033		0.323			0.541	
35 Microcrustáceos	0.029		0.048	0.169	0.540	0.247	0.109	0.269		0.309	0.162		0.383
36 Poliquetos				0.098		0.338	0.015	0.067		0.011	0.061	0.135	0.123
37 Meiobentos			0.010	0.102	0.004		0.109	0.169		0.153		0.127	
38 Zooplancton				0.451	0.241		0.104	0.016			0.122		
39 Pastos Marinos			0.188		0.022		0.034			0.033	0.202	0.120	
40 Fitoplancton					0.176						0.011		0.046
41 Detritus							0.512			0.013			0.101
Importación	0.841	0.897	0.607						0.137		0.133		
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 4. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1 Delfines													
2 Aves Marinas													
3 Tortugas Marinas													
4 Agujas		0.0002			0.0002								
5 Anchovetas				0.006					0.008			0.004	
6 Anguilas		0.001							0.010				
7 Bagres												0.005	0.003
8 Barbudos		0.006											
9 Cintillas													
10 Corvinas												0.028	0.043
11 Iguanas		0.005			0.001								
12 Isabelitas					0.021								
13 Jureles													
14 Lisas			0.000		0.000						0.000	0.001	0.000
15 Meros		0.000			0.001								
16 Mojarras									0.027				
17 Cíclidos												0.033	
18 Pargos												0.003	
19 Peces Globo		0.232			0.184								
20 Peces Planos								0.012					0.001
21 Peces Roca		0.002			0.004			0.001					
22 Pejesapos								0.001					0.010
23 Pericos		0.006			0.005								
24 Rayas		0.004							0.033				

Anexo 4. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
25 Róbalos													
26 Roncos					0.033								
27 Sardinas				0.003	0.000							0.001	
28 Sargos									0.022				0.024
29 Jaibas		0.345		0.015	0.089		0.021	0.066	0.016	0.172		0.081	0.009
30 Camarón Blanco	0.017	0.076			0.198			0.248			0.054	0.446	0.098
31 Camarón Café	0.012	0.004			0.010			0.015			0.036	0.022	0.032
32 Camarón Rosado	0.012	0.005			0.014			0.017			0.040	0.022	0.099
33 Moluscos	0.024			0.260		0.045		0.021		0.157	0.115	0.141	
34 Equinodermos		0.136				0.095		0.082	0.102	0.049	0.118		0.038
35 Microcrustáceos	0.113	0.003	0.078	0.492	0.369	0.104	0.813	0.287	0.377		0.181	0.132	0.023
36 Poliquetos	0.078	0.002	0.612		0.027	0.020	0.035		0.080		0.192	0.081	0.433
37 Meiobentos	0.106		0.133	0.005		0.036	0.013	0.082	0.139		0.099		0.091
38 Zooplancton	0.027		0.054		0.041	0.077	0.031						
39 Pastos Marinos			0.027	0.062		0.258	0.012			0.604			0.049
40 Fitoplancton	0.172								0.179				
41 Detritus	0.223		0.097	0.157		0.365	0.076		0.006		0.152		0.047
Importación	0.219	0.170						0.167		0.018	0.011		
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 4. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Delfines												
2 Aves Marinas												
3 Tortugas Marinas												
4 Agujas	0.001											
5 Anchovetas												
6 Anguilas												
7 Bagres												
8 Barbudos												
9 Cintillas												
10 Corvinas												
11 Iguanas												
12 Isabelitas												
13 Jureles												
14 Lisas		0.001	0.001									
15 Meros												
16 Mojarra	0.004											
17 Cíclidos												
18 Pargos												
19 Peces Globo												
20 Peces Planos												
21 Peces Roca												
22 Pejesapos												
23 Pericos												
24 Rayas												

Anexo 4. Continuación...

<b>Presa/Depredador</b>	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
25 Róbalos												
26 Roncos												
27 Sardinas	0.001											
28 Sargos												
29 Jaibas												
30 Camarón Blanco			0.034	0.028	0.024	0.028		0.004				
31 Camarón Café			0.002	0.002	0.002	0.002						
32 Camarón Rosado			0.002	0.002	0.002	0.002						
33 Moluscos		0.036	0.182					0.017				
34 Equinodermos	0.027		0.078					0.043				
35 Microcrustáceos	0.053	0.027	0.018	0.001	0.001	0.001		0.050	0.021			
36 Poliquetos		0.061	0.013	0.107	0.100	0.094		0.052			0.022	
37 Meiobentos		0.213		0.184	0.180	0.190	0.069	0.043	0.074	0.066	0.022	
38 Zooplancton	0.144	0.097		0.023	0.019	0.022	0.032	0.068			0.001	0.034
39 Pastos Marinos	0.031	0.457	0.308	0.148	0.140	0.149	0.117	0.176	0.392	0.029	0.022	
40 Fitoplancton	0.467						0.045	0.044				0.828
41 Detritus	0.272	0.109	0.362	0.506	0.533	0.512	0.737	0.503	0.513	0.906	0.933	0.138
Importación												
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Anexo 5. Calificación asignada para el cálculo del pedigree a cada uno de los datos de entrada de los modelos para las tres épocas.

Grupo funcional	B			P/B			Q/B		
	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Delfines	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Aves Marinas	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Tortugas Marinas	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Agujas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Anchovetas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Anguilas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Bagres	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Barbudos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Cintillas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Corvinas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Iguanas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Isabelitas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Jureles	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Lisas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Meros	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Mojarras	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Cíclidos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Pargos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Peces Globo	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Peces Planos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Peces Roca	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Pejesapos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Pericos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Rayas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Róbalos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8

Anexo 5. Continuación...

Grupo funcional	B			P/B			Q/B		
	1980	1998	2011	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Roncos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Sardinas	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Sargos	1	1	1	1	0.8	0.8	1	0.8	0.8
Jaibas	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Camarón Blanco	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Camarón Café	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Camarón Rosado	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Moluscos	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Equinodermos	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Microcrustáceos	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Poliquetos	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Meiobentos	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Zooplancton	1	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Pastos Marinos	0	0	0	0	0.2	0.2	-	-	-
Fitoplancton	0	0	0	0	0.2	0.2	-	-	-

Anexo 5. Continuación...

Grupo funcional	Dietas			Capturas		
	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Delfines	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Aves Marinas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Tortugas Marinas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Agujas	0	0	0	-	-	-
Anchovetas	0.7	0.7	0.7	0.5	-	0.5
Anguilas	0	0	0	-	-	-
Bagres	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Barbudos	1	1	1	-	-	-
Cintillas	0	0	0	0.2	0.1	0.1
Corvinas	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Iguanas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Isabelitas	0	0	0	-	-	-
Jureles	0	0	0	-	-	-
Lisas	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Meros	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Mojarras	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Cíclidos	0	0	0	-	-	-
Pargos	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Peces Globo	1	1	1	-	-	-
Peces Planos	0	0	0	-	-	-
Peces Roca	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Pejesapos	0	0	0	-	-	-
Pericos	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Rayas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Róbalos	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Roncos	0	0	0	0.5	0.5	0.5



Anexo 5. Continuación...

Grupo funcional	Dietas			Capturas		
	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Delfines	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Aves Marinas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Tortugas Marinas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Agujas	0	0	0	-	-	-
Anchovetas	0.7	0.7	0.7	0.5	-	0.5
Anguilas	0	0	0	-	-	-
Bagres	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Barbudos	1	1	1	-	-	-
Cintillas	0	0	0	0.2	0.1	0.1
Corvinas	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Iguanas	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Isabelitas	0	0	0	-	-	-
Jureles	0	0	0	-	-	-
Lisas	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Meros	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Mojarras	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Cíclidos	0	0	0	-	-	-
Pargos	1	1	1	0.5	0.5	0.5
Peces Globo	1	1	1	-	-	-
Peces Planos	0	0	0	-	-	-
Peces Roca	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Pejesapos	0	0	0	-	-	-
Pericos	0	0	0	0.1	0.1	0.1
Rayas	0	0	0	0.1	0.1	0.1

Anexo 5. Continuación...

Grupo funcional	Dietas			Capturas		
	1980	1998	2011	1980	1998	2011
Róbalos	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Roncos	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Sardinas	1	1	1	-	-	-
Sargos	1	1	1	-	-	-
Jaibas	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Camarón Blanco	0	0	0	-	-	-
Camarón Café	0	0	0	-	-	-
Camarón Rosado	0	0	0	-	-	-
Moluscos	0	0	0	0.5	0.5	0.5
Equinodermos	0	0	0	0.5	-	-
Microcrustáceos	0	0	0	-	-	-
Poliquetos	0	0	0	-	-	-
Meiobentos	0	0	0	-	-	-
Zooplancton	0	0	0	-	-	-
Pastos Marinos	-	-	-	-	-	-
Fitoplancton	-	-	-	-	-	-

Anexo 6. Valores absolutos del índice de grado (*D*) correspondientes a las épocas 1980, 1998 y 2011.

<b>Grupo</b>	<b>1980</b>	<b>1998</b>	<b>2011</b>
Delfines	0.28	0.28	0.13
Aves Marinas	0.44	0.25	0.20
Tortugas Marinas	0.79	0.78	0.66
Agujas	0.31	0.97	0.30
Anchovetas	0.36	1.46	0.78
Anguilas	0.43	1.26	0.48
Bagres	2.23	1.46	0.74
Barbudos	1.46	0.55	0.62
Cintillas	0.04	0.15	0.14
Corvinas	4.49	3.15	4.78
Iguanas	0.14	2.21	0.35
Isabelitas	1.49	2.18	0.83
Jureles	0.42	0.99	0.48
Lisas	1.50	0.26	0.17
Meros	0.16	1.43	0.09
Mojarras	2.70	6.32	4.06
Cíclidos	0.53	0.22	0.06
Pargos	0.94	1.62	0.79
Peces Globo	5.08	4.07	5.16
Peces Planos	1.30	0.83	2.30
Peces Roca	1.33	0.30	2.61
Pejesapos	0.62	0.97	1.32
Pericos	1.34	1.36	1.63
Rayas	3.34	9.51	2.87
Róbalos	0.17	0.80	0.28
Roncos	0.85	1.44	1.82
Sardinas	0.19	0.56	0.44
Sargos	10.84	4.94	5.57
Jaibas	1.16	6.49	2.91
Camarón Blanco	6.27	8.20	6.38
Camarón Café	2.59	2.57	1.92
Camarón Rosado	4.66	3.28	3.47
Moluscos	9.41	11.24	5.75
Equinodermos	39.18	22.43	14.63
Microcrustáceos	45.11	35.10	28.07
Poliquetos	29.63	30.53	17.44
Meiobentos	38.02	38.68	24.95
Zooplancton	83.10	42.74	23.78
Pastos Marinos	60.41	45.76	33.70
Fitoplancton	74.69	36.92	20.15

Anexo 7. Valores absolutos del índice de cercanía (Cc) correspondientes a las épocas 1980, 1998 y 2011.

<b>Grupo</b>	<b>1980</b>	<b>1998</b>	<b>2011</b>
Delfines	0	0	0
Aves Marinas	0	0	0
Tortugas Marinas	0	0	0
Agujas	1.012	0.435	1.158
Anchovetas	0.963	0.678	1.506
Anguilas	0.363	0.782	0.904
Bagres	0.229	0.186	0.495
Barbudos	0.232	0.138	0.324
Cintillas	0.159	0.123	0.272
Corvinas	0.250	0.103	0.243
Iguanas	0.242	0.179	0.381
Isabelitas	0.225	0.206	0.528
Jureles	0.157	0.131	0.299
Lisas	1.090	0.863	0.993
Meros	0.221	0.154	0.320
Mojarras	0.602	0.663	1.040
Cíclidos	0.142	0.203	0.528
Pargos	0.203	0.142	0.286
Peces Globo	0.206	0.207	0.426
Peces Planos	0.258	0.274	0.261
Peces Roca	0.247	0.209	0.384
Pejesapos	0.261	0.334	0.540
Pericos	0.208	0.162	0.362
Rayas	0.234	0.239	0.420
Róbalos	0.104	0.115	0.254
Roncos	0.089	0.094	0.199
Sardinas	0.606	0.397	0.878
Sargos	0.159	0.156	0.465
Jaibas	0.955	0.436	0.531
Camarón Blanco	0.179	0.218	0.337
Camarón Café	0.219	0.233	0.355
Camarón Rosado	0.217	0.233	0.356
Moluscos	0.208	0.343	0.451
Equinodermos	0.148	0.073	0.140
Microcrustáceos	0.253	0.266	0.380
Poliquetos	0.048	0.045	0.070
Meiobentos	0.040	0.042	0.074
Zooplancton	0.048	0.050	0.091
Pastos Marinos	0.035	0.035	0.056
Fitoplancton	0.002	0.004	0.007

Anexo 8. Valores absolutos del índice de status ( $C_{katz}$ ) correspondientes a las épocas 1980, 1998 y 2011.

<b>Grupo</b>	<b>1980</b>	<b>1998</b>	<b>2011</b>
Delfines	0.31	0.33	0.19
Aves Marinas	0.46	0.28	0.24
Tortugas Marinas	0.90	0.91	0.84
Agujas	0.45	1.56	0.51
Anchovetas	0.48	2.20	1.30
Anguilas	0.54	1.80	0.71
Bagres	2.52	1.72	1.10
Barbudos	1.51	0.71	0.88
Cintillas	0.04	0.18	0.20
Corvinas	4.94	3.51	6.77
Iguanas	0.16	2.79	0.48
Isabelitas	2.03	3.15	1.28
Jureles	0.48	1.41	0.75
Lisas	1.70	0.33	0.21
Meros	0.18	1.77	0.12
Mojarras	3.10	9.64	6.12
Cíclidos	0.62	0.26	0.09
Pargos	1.08	2.11	1.06
Peces Globo	6.55	5.21	7.29
Peces Planos	1.72	1.40	4.41
Peces Roca	1.66	0.44	4.11
Pejesapos	0.74	1.35	2.07
Pericos	1.36	1.46	1.78
Rayas	4.19	13.87	4.41
Róbalos	0.15	1.01	0.36
Roncos	0.89	1.85	2.48
Sardinas	0.19	0.65	0.52
Sargos	11.79	5.61	6.68
Jaibas	0.84	6.02	2.52
Camarón Blanco	4.22	6.59	4.76
Camarón Café	1.91	2.10	1.50
Camarón Rosado	4.05	2.66	2.92
Moluscos	6.46	7.59	3.95
Equinodermos	43.94	22.63	15.93
Microcrustáceos	34.83	26.82	20.48
Poliquetos	18.53	19.23	9.70
Meiobentos	8.95	14.19	9.16
Zooplancton	77.47	37.74	20.11
Pastos Marinos	0	0	0
Fitoplancton	0	0	0