



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



SUBGRUPOS EN REDES TROFICAS DE ECOSISTEMAS MARINOS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY

LA PAZ, BCS, DICIEMBRE DE 2018



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 27 del mes de Noviembre del 2018 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:

"SUBGRUPOS EN REDES TRÓFICAS DE ECOSISTEMAS MARINOS"

Presentada por el alumno:

ABASCAL MONROY ISAURA MICHELLE
Apellido paterno materno nombre(s)

Con registro:

A	1	5	0	1	6	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

DR. ARTURO TRIPP VALDEZ

DR. JAMES DAVID SIMONS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 04 del mes de Diciembre del año 2018

El (la) que suscribe MC. ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY Alumno (a) del Programa
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro A150166 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:

"SUBGRUPOS EN REDES TRÓFICAS DE ECOSISTEMAS MARINOS"

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 - mzetina@ipn.mx

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

MC. ISAURA MICHELLE ABASCAL MONROY

Nombre y firma del alumno

*Con todo cariño para
mis padres*

"Debes recordar que la familia nace a menudo de la sangre, pero no depende de la sangre. Tampoco es exclusivo de la amistad. Los miembros de tu familia pueden ser los mejores amigos. Y los mejores amigos, estén o no relacionados contigo, pueden ser tu familia."

Trenton Lee Stewart

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.

Al Dr. Manuel Zetina Rejón por brindarme la oportunidad de realizar esta tesis bajo su dirección. Gracias por estar disponible para asesorías y consejos, y sobre todo por su paciencia durante estos años; trabajar bajo su dirección fue una muy buena experiencia. Gracias por todo Doc.

Al Dr. Francisco Arreguín Sánchez, por sus asesorías, revisión, comentarios y sugerencias del manuscrito. También por todo el apoyo que me brindó para la realización de mi estancia en Texas y por sus sabias palabras cuando más las he necesitado. Al Dr. Pablo del Monte Luna por sus comentarios y sugerencias atinadas para el desarrollo de mi tesis y manuscrito. Al Dr. Arturo Tripp Valdez, por sus comentarios y sugerencias en el desarrollo de mi tesis y manuscrito, así como por todas las asesorías relacionadas con temas de tecnología; y al Dr. James Simons, por todo el apoyo que me brindó para realizar mi estancia en Corpus Christi, Texas, muchísimas gracias por abrirme las puertas de su casa y compartir a su familia y tan buenos momentos conmigo, así como sus comentarios y sugerencias para el manuscrito.

Al Dr. Villy Christensen y Dr. Mathieu Colléter por su apoyo, asesorías y brindarme acceso a Ecobase, para que pudiera obtener los modelos Ecopath que utilicé en mi tesis.

A María del Pilar Melgajero (“mi manta”), eres una de las cosas buenas que obtuve en este doctorado, mil gracias por tu amistad y sobre todo por darme tu apoyo durante toda etapa, nunca nos desanimamos y siempre has estado ahí para mí.

A mis amigos Carolina, Maribel, Ricardo, Sofía, Marcela, Gladis, Jorge, Casandra, Jorge F., Melissa, Stephanie, Rocío, Tatiana por estarme apoyando y dándome ánimos en todo momento.

A mis amigas lectoras y autoras que he conocido y me han apoyado durante todo esta etapa de mi vida, siempre brindándome una palabra de motivación y cariño (Rachel, Rebecca, Susana, Sanaa, Suzianne, Becca, Ann, Courtenay, Jennifer, Tasha y Asha).

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 años.

INDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
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. METODOS	9
5.1. Modelos de redes tróficas.....	9
5.1.1. Relaciones depredador-presa basados en estudios de dieta.....	9
5.1.2. Modelos de redes tróficas de carbono.....	12
5.1.3. Modelos Tróficos Ecopath	15
5.2. Identificación de subgrupos en modelos de redes tróficas.....	18
5.2.1 Cliques	19
5.2.2 Comunidades	20
5.2.3. Motifs.....	21
5.3. Indicadores funcionales del ecosistema.....	22
6. RESULTADOS.....	25
6.1 Cliques	25
6.2. Comunidades	30
6.3. Motifs	36

6.4 Indicadores funcionales del ecosistema	42
7. DISCUSIÓN	44
8. CONCLUSIONES.....	53
9. BIBLIOGRAFIA.....	44
10. ANEXOS.....	69

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Plataforma Continental de Texas, Estados Unidos, la cual abarca desde isla del Padre hasta Galveston. 11
- Figura 2. Representación gráfica de cómo se elaboró el modelo de la red trófica de la plataforma continental de Texas 12
- Figura 3. Distribución de los modelos tróficos de carbono utilizados en el presente estudio. Representando 7 tipos de ecosistemas marinos 14
- Figura 4. Distribución de los modelos tróficos utilizados en el presente estudio. Representando 7 tipos de ecosistemas marinos. BAYFJ: bahía/fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: laguna costera, OCEAB: Océano Abierto, ARREC: Arrecife, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia. 18
- Figura 5. Principales cliques identificados en la red trófica de Laguna de Términos, Campeche, sur del Golfo de México (Abascal-Monroy, 2014). 19
- Figura 6. Representación esquemática de una red con sus respectivas comunidades. En esta red se pueden observar tres comunidades donde se observa que cada comunidad tiene conexiones intensas y solo algunas entre comunidades (Newman, 2011). 21
- Figura 7. Trece tipos de motifs de tres nodos posibles para redes dirigidas. 22
- Figura 8. Diagrama de caja y bigotes del número de cliques mayores por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera,

LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.... 26

Figura 9. Número de cliques mayores identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath. 27

Figura 10. Diagrama de caja y bigotes del tamaño de los cliques mayores por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.... 28

Figura 11. Tamaño de los cliques mayores identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath. 29

Figura 12. Comunidades identificadas en la red trófica de la plataforma continental de Texas, cada comunidad se encuentra identificada de un diferente color, A en naranja, B en azul claro, C en azul fuerte, D en amarillo y E en verde. 30

Figura 13. Diagrama de caja y bigotes del número de comunidades por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.... 31

Figura 14. Número de comunidades identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath. 32

Figura 15. Distribución del valor de modularidad en redes aleatorias con características similares a la de la plataforma continental de Texas. 33

Figura 16. Diagrama de caja y bigotes del valor de modularidad por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia. 34

Figura 17. Valor de modularidad respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath. 35

Figura 18. Representación gráfica de los motifs encontrados con mayor frecuencia. a) Red trófica de la plataforma continental de Texas, b) Redes tróficas de carbono y c) Redes tróficas de modelos Ecopath. El valor indica el número de veces que se encontró cada motif. 37

Figura 19. Número de motifs identificados en las redes tróficas de carbono de acuerdo con el tipo de ecosistema. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal y RIO: Río. Al número de motifs se le aplicó el logaritmo para que así quedara una representación gráfica mejor. 38

Figura 20. Número de motifs identificados en las redes tróficas de modelos Ecopath de acuerdo al tipo de ecosistema. ARREC: Arrecifes, BAYFJ: Bahía/Fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: Laguna Costera, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia. Al número de motifs se le aplicó el logaritmo para que así quedara una representación gráfica mejor. 39

Figura 21. Correlación lineal de Spearman de los diferentes subgrupos y modularidad en relación con los tres indicadores funcionales de los ecosistemas. IC: Índice de Conectancia, BT: Biomasa Total y FT: Flujos Totales..... 42

Figura 22. Correlación lineal de Spearman de los diferentes subgrupos y modularidad en relación con los veintidós diferentes indicadores funcionales de los ecosistemas. FT: Flujos Totales, FC: Flujos de Consumo, FE: Flujos de Exportación, FD: Flujos a Detritus, FR: Flujos a Respiración, PT: Producción Total, NTMC: Nivel Trófico Medio de Capturas, EB: Eficiencia Bruta, PNS: Producción Neta del Sistema, PPTC: Producción Primaria Total Calculada, PPT/RT: Producción Primaria Total/Respiración Total, PPT/BT: Producción Primaria Total/Biomasa Total, BT/FT: Biomasa Total/Flujos Totales, BT: Biomasa Total (sin detritus), CT: Capturas Totales, IC: Índice de Conectancia, IOS: Índice de Omnivoría del Sistema, ID: Índice de Diversidad de Shannon, A. Ascendencia, C: Capacidad de Desarrollo, O: Overhead y A/C: Organización. 43

Figura 23. Grafica que presenta la comparación de lo reportado por Newth (2005) y los datos encontrados en el presente trabajo. Las barras de error se observan de color gris. 47

Figura 24. Motifs que se han identificado en redes biológicas y tecnológicas. Se muestran los números de los nodos y los enlaces de cada red. Para cada motif, N_{real} es el número de apariciones en la red real y N_{rand} son los valores redondeados en las redes creadas al azar (Milo et al 2002). 48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Redes tróficas de carbono, utilizadas en el presente trabajo.	12
Tabla 2. Clasificación por tipo de ecosistema y latitud de las redes tróficas de carbono utilizadas en el presente trabajo.....	14
Tabla 3. Clasificación de los modelos tróficos utilizados por tipo de ecosistema marinos y por latitud.....	16
Tabla 4. Matriz de consumo obtenida del modelo trófico del ecosistema laguna costera de Celestún, México (Vega-Cendejas & Arreguín-Sánchez, 2001).....	17
Tabla 5. Indicadores del ecosistema, extraídos de los modelos Ecopath que se utilizaron en el presente trabajo.	23
Tabla 6. Motifs identificados en las redes tróficas de carbono por tipo de ecosistema. Valor superior es la media de la muestra y el inferior la desviación estándar.	40
Tabla 7. Motifs identificados en las redes tróficas Ecopath por tipo de ecosistema. Valor superior es la media de la muestra y el inferior la desviación estándar.	41

RESUMEN

Se sabe que las redes tróficas presentan subgrupos que están formados por grupos de especies que tienen alta cohesión entre sí que con el resto de la red y su función está relacionada con la estabilidad o resiliencia de los ecosistemas. En la actualidad no se sabe si existe algún patrón de la presencia de dichos subgrupos por tipo de ecosistema o gradiente latitudinal. Por esta razón, el objetivo del presente estudio es identificar los subgrupos en redes tróficas y determinar si su presencia se relaciona con algún factor particular de los ecosistemas, tales como la latitud, el tipo de ecosistema o con indicadores funcionales de ecosistemas marinos. Para ello, se utilizaron modelos de redes tróficas, los cuales representan diferentes tipos de ecosistemas. El análisis de subgrupos consistió en identificar tres diferentes tipos de subgrupos. En el primer caso, se identificaron los cliques, que son subgrupos formados por grupos que están conectados todos entre sí. Para el segundo se identificaron comunidades, que son conjuntos en los cuales las interacciones son más intensas dentro de ellas que entre otras comunidades. En tercer lugar, se identificaron motivos, que constituyen patrones topológicos recurrentes de conectividad. Como resultados se encontró que la presencia de los subgrupos en las redes no tuvo ninguna relación con el tipo de ecosistema, gradiente latitudinal que presentan e incluso con los indicadores funcionales de los ecosistemas. Se pudo establecer que la omnivoría entre niveles tróficos es altamente recurrente en los ecosistemas marinos, ya que estos fue una de las formas de subgrupos más frecuentes.

Palabras clave: red trófica, subgrupos, cliques, comunidades, latitud

ABSTRACT

It is known that food webs have subgroups that are formed by groups of species that have high cohesion with each other that with the rest of the network and its function is related to the stability or resilience of ecosystems. Nowadays it is not known if there is any pattern of the presence of such subgroups by type of ecosystem or latitudinal gradient. For this reason, the aim of this study is to identify subgroups in food webs and determine if their presence is related to any particular factor of ecosystems, such as latitude, type of ecosystem or functional indicators of marine ecosystems. To do this, food webs models were used, which represent different types of ecosystems. The subgroup analysis consisted in identifying three different types of subgroups. In the first case, cliques were identified, which are subgroups formed by groups that are all connected to each other. For the second, communities were identified, which are groups in which the interactions are more intense within them than between other communities. Third, motifs were identified, which constitute recurrent topological patterns of connectivity. As results, it was found that the presence of the subgroups in the food webs did not have any relationship with the type of ecosystem, latitudinal gradient and even with the functional indicators of the ecosystems. It was established that the omnivory between trophic levels is highly recurrent in marine ecosystems, since these were one of the most frequent forms of subgroups.

Keywords: food web, subgroups, cliques, communities, latitude

1. INTRODUCCIÓN

El enfoque del análisis de redes para sistemas complejos ha recibido una mayor atención por parte de la comunidad científica en las últimas décadas (Newman, 2003; Newman, 2004; Alon, 2007; Guimerá et al., 2007; Allesina, 2013). Los científicos se han interesado en el estudio de las redes que describen las topologías de una amplia variedad de sistemas artificiales y naturales, tales como la World Wide Web, las redes sociales y de comunicación, redes bioquímicas, redes tróficas entre otras (Dorogovtsev & Mendes, 2003; Bornholdt & Schuster, 2002; Pastor-Santorrás et al., 2003). El análisis de redes para este tipo de sistemas es relevante porque permite comprender las complejas relaciones entre las entidades y sus propiedades o atributos que puedan poseer (Balasundaram et al., 2005). Por ejemplo, es posible identificar componentes claves de la red (Jordan et al., 2006) o detectar patrones estructurales de acuerdo a la naturaleza de la red (Milo et al., 2002).

De esta manera, en redes de diferente naturaleza, se ha logrado identificar que existen subgrupos con mayor cohesión interna respecto al resto de la red. En redes sociales un subgrupo puede estar representado por un grupo de personas, más relacionadas entre sí, que con el resto de la red (p.e. la junta directiva de una organización). Se ha sugerido que los subgrupos sirven para mantener la estabilidad de la estructura en la red (Balasundaram et al., 2005; Milo et al., 2002; Alon, 2007). El análisis de los subgrupos puede proveer de información necesaria para el entendimiento del funcionamiento de la red, es decir conocer cómo es la vinculación entre sus integrantes (Balasundaram et al., 2005).

Por otro lado, la modelación de las redes tróficas ha permitido describir y cuantificar la complejidad de los ecosistemas mediante la conexión de las interacciones entre las especies de estos (Bascompte, 2009). Su análisis facilita entender cuáles son los efectos de los factores tanto ambientales como antropogénicos en la dinámica, productividad y estabilidad del ecosistema (Zhang & Chen, 2007).

En la actualidad se sabe que en las redes tróficas también se presentan subgrupos y su análisis permite identificar la relevancia de los grupos funcionales, ya sea por la frecuencia de aparición en ellos o si estos actúan a modo de “puente” permitiendo la conexión de dos o más subgrupos. Estos subgrupos tienen como función reducir la propagación de alguna perturbación en toda la red, manteniendo así la estabilidad de la red trófica (Milo et al., 2002; Krause et al., 2003).

Guimerá et al. (2010) encontraron que la aparición de los subgrupos en redes tróficas puede explicarse por la organización del nicho de las especies y sus relaciones tróficas. Stouffer & Bascompte (2011) demostraron que estos subgrupos amortiguan la propagación de impactos en toda las redes tróficas. De esta forma se aumenta la persistencia a largo plazo de las especies y sugieren que, ésta es mayor cuanto más compleja es la red trófica, permitiendo la simultánea complejidad y estabilidad de las redes naturales.

Newth (2005) analizó diferentes redes tróficas donde como resultados el autor encontró que la topología de redes tróficas se relaciona con la latitud; señalando que las situadas cerca del ecuador tienden a tener cadenas tróficas más cortas y mayor presencia de subgrupos y sugiriendo que este resultado era lógico ya que aquellos ecosistemas cercanos al ecuador presentan mayor productividad y diversidad de especies. Sin embargo, en este estudio no se tomó en cuenta la intensidad de los flujos de energía en las relaciones tróficas.

En la actualidad no se ha abordado el estudio de los subgrupos para determinar si existe la posible presencia de algún patrón que determine la presencia de estos en las redes tróficas. Por esta razón, el presente trabajo pretende explorar si existe relación en la presencia de subgrupos respecto al tipo de ecosistema, o al gradiente latitudinal o si se relaciona con los indicadores funcionales ecosistémicos.

2. ANTECEDENTES

El concepto de grupo y subgrupo ha estado presente en la biología permanentemente. Como base de las clasificaciones en la evolución y ecología, ha sido utilizado para describir los niveles filogenéticos, hábitat y roles funcionales de los diferentes organismos de los ecosistemas. Sin embargo, este concepto no se incluye explícitamente en modelos simples para la estructura de las redes tróficas. Debido a las similitudes que se han encontrado entre las redes tróficas y las redes sociales a través de intercambios de investigación entre sociólogos y ecólogos (Johnson et al., 2001; McMahon et al., 2001), se han utilizado métodos de las ciencias sociales, para el estudio de los subgrupos en la ecología.

La idea de los subgrupos surgió de diversas teorías de grupos sociales centradas en la cohesión (Friedkin, 1984). El estudio de la cohesión en grupos sociales permite conocer la cantidad de conexiones que un individuo tiene con el grupo, qué tan estrecha es la conexión entre ellos y cómo afecta a los demás miembros de este. Generalmente, en los grupos sociales los miembros tienen comportamientos homogéneos (Collins, 1988). Los subgrupos son cohesivos, debido a la intensa interacción directa entre sus miembros, o de manera indirecta a través de intermediarios (Freeman, 1984; Freeman, 1992).

Aunque el concepto de subgrupo cohesivo ha sido sugerido desde hace décadas, se carecían de métodos para la detección de estos (Frank, 1995; Frank, 1996). Con el fin de ir más allá de la idea conceptual de subgrupos, metodólogos han desarrollado diversas técnicas para su identificación teniendo como base el grado de interacción entre cada par de actores (Alba, 1973; Arabie & Hubert, 1990; Borgatti et al., 1990; Katz, 1947; Seidman & Foster, 1978). Como primeros aportes, se introdujeron definiciones de subgrupos basados en el número mínimo de interacciones que cada actor debe de compartir con otros en su subgrupo, o con base en la cantidad máxima

de las interacciones que pueden estar ausentes entre cada actor y los miembros del subgrupo.

En la actualidad, se define como subgrupo al conjunto cohesivo de actores que están más conectados entre sí que con otros actores de la red. Su estudio permite analizar la relevancia de los actores en función de su frecuencia de aparición en los subgrupos; y además es útil para reducir la complejidad de la red en un número adecuado de conjuntos. Se conocen diferentes ideas de conceptualizar los subgrupos, pero en general existen cuatro propiedades generales que lo formalizan: la mutualidad de los enlaces, la proximidad y accesibilidad de los miembros del subgrupo, la frecuencia de los enlaces entre los miembros y la frecuencia relativa de los enlaces entre los miembros del subgrupo en comparación con los que no son miembros (Frank, 1995).

En la ecología, los modelos de redes tróficas se utilizan para evaluar la magnitud y la importancia de las relaciones entre especies. Tienen un alto valor heurístico para la teoría ecológica y los vínculos entre ellas determinan en última instancia el destino y el flujo de cada población en un ecosistema, en particular los niveles tróficos superiores de importancia fiscal (May, 1973; Pimm, 1982). En las últimas décadas se ha dicho que el primer paso para la comprensión de la funcionalidad del ecosistema es la caracterización de la red trófica (Link, 2002).

A mediados de los setenta, se empezó a considerar la aparición de los subgrupos en las redes tróficas (Pimm, 1979; Pimm, 1980; Yodzis, 1982), surgiendo trabajos enfocados en la detección de estos utilizando métodos desarrollados en las ciencias sociales (Frank, 1995; Frank et al., 1998). May (1972) fue uno de los primeros en mencionar que el promedio de las interacciones entre especies no aumenta a medida que el número de especies aumenta. Señaló que esto es posible en aquellos ecosistemas que están compuestos por “bloques” de especies que tienen más interacciones dentro de los bloques que entre los bloques mismos. Por otro lado, Pimm & Lawton (1980) examinaron en una serie de redes tróficas la presencia de estos compartimentos y concluyeron que las redes se organizan al azar. Recientemente se

demonstró que las redes tróficas son significativamente más compartimentalizadas de lo que se esperaría al azar, es decir que tienden a estar organizadas en subgrupos de especies que interactúan con mayor frecuencia entre sí que con otros miembros del ecosistema (Girvan & Newman, 2002; Krause et al., 2003).

A pesar del interés que se tiene en la investigación de los subgrupos, en la actualidad se pueden encontrar pocos trabajos que aborden el tema (Girvan & Newman, 2002; Krause et al., 2003; Rezende et al., 2009; Guimera et al., 2010). Sin embargo, el interés en estos ha permanecido porque los reconocen como bloques funcionales dentro de las redes y en la dinámica o evolución de ellas (Leichy & Newman, 2008). Se ha sugerido que estos bloques se forman debido a los límites del hábitat (Pimm & Lawton, 1980) o que pueden estar relacionados con el tamaño corporal (Cohen et al. 1993; Cohen et al., 2003; Stouffer et al., 2005), la historia evolutiva de las especies (Cattin et al., 2004), o incluso que su presencia se relaciona con la distribución espacial y de hábitat de las especies que lo conforman (Allesina et al., 2009). Rezende et al. (2009) analizaron diferentes redes tróficas, encontrando como resultado que la formación de estos compartimentos tiene relación con la historia evolutiva de las especies y corroboraron que la formación de estos tiene relación con el hábitat, tamaño del cuerpo y las preferencias de la dieta de las especies.

Por otra parte, Guimerá et al. (2010) analizaron diferentes redes tróficas empíricas, encontrando que la presencia de los subgrupos se puede explicar por el valor del nicho de las especies y sus dietas. También mencionan que este tipo de redes están significativamente más divididas en subgrupos que aquellas simuladas aleatoriamente. Además, coinciden que un incremento en el número de subgrupos conlleva a un incremento en la estabilidad del ecosistema y amortiguan la propagación de ciertas perturbaciones. Por último, los autores concluyen que la composición de los compartimentos puede ser usada para hacer frente a la pregunta de qué determina el nicho ecológico de las especies. Esto último coincide con lo sugerido por Stouffer et al. (2011), quienes estudiaron la relación entre el grado de compartimentalización y el comportamiento dinámico de las redes tróficas, encontrando como resultado que, a

mayor número de estos, los ecosistemas tendrán mayor persistencia a las perturbaciones, por lo que los compartimentos y la complejidad de las comunidades están directamente relacionados con el incremento de la persistencia a largo plazo.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En la actualidad la mayoría de los ecosistemas están experimentando una pérdida de biodiversidad. Los efectos de estas pérdidas pueden afectar la estructura y funcionamiento del ecosistema (Dunne et al., 2002). Por esta razón, durante décadas, se ha intentado comprender la estabilidad y persistencia de los ecosistemas (May, 1972; May, 1973; Pimm, 2002; Allesina, 2013).

Por otro lado, se ha demostrado que las redes tróficas tienden a ser organizadas en subgrupos de especies que interactúan con mayor frecuencia entre sí que con otros miembros del ecosistema (Girvan & Newman, 2002; Krause et al., 2003; Rezende et al., 2009). Estos subgrupos le permiten reducir la propagación de alguna perturbación en toda la red, manteniendo así la estabilidad y complejidad de la red. En las redes tróficas también se han detectado la presencia de estos subgrupos y se ha argumentado que contribuyen a la resiliencia de los ecosistemas.

Sin embargo, no se sabe si existe algún patrón en estos subgrupos entre los diferentes tipos de ecosistemas marinos. Aún resulta necesario responder preguntas como: ¿el número de subgrupos se relaciona al tipo de ecosistema, gradiente latitudinal o algún atributo funcional del ecosistema?

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo General

Identificar subgrupos y determinar si su presencia se relaciona con la latitud, tipo de ecosistema y con indicadores funcionales del ecosistema.

4.2 Objetivos Específicos

a) Explorar la presencia de diferentes tipos de subgrupos en las redes tróficas de ecosistemas marinos.

b) Identificar posibles relaciones entre la presencia de subgrupos en las redes tróficas y el tipo de ecosistema.

c) Identificar posibles relaciones entre la presencia de subgrupos y el gradiente latitudinal de los ecosistemas.

d) Identificar posibles relaciones entre la presencia de subgrupos y atributos funcionales del ecosistema.

5. METODOS

En el presente trabajo se utilizaron diferentes tipos de modelos de redes tróficas, para explorar la presencia de subgrupos independientemente del tipo de modelo de red trófica. Se utilizaron tres tipos de modelos tróficos:

- a) Relaciones depredador-presa basados en estudios de dieta.
- b) Modelos de redes tróficas de carbono.
- c) Modelos de redes tróficas tipo Ecopath

Estos tres diferentes tipos de modelos representan las relaciones entre depredadores y presas en un ecosistema y constituyen la base para la identificación de subgrupos en las redes tróficas de diferentes ecosistemas.

5.1. Modelos de redes tróficas

5.1.1. Relaciones depredador-presa basados en estudios de dieta

Para la creación de esta red, se necesitan los datos de alimentación de las diferentes especies del área de interés, con la cual se construye una matriz de dietas. Para obtener esta información, se utilizó la base de datos GoMexSi, la cual es una base de datos con información sobre las interacciones de las especies registradas en el Golfo de México. Las fuentes de los datos incluyen información publicada, obras inéditas y contribuciones de datos crudos (Simons & Poelen, 2017). La información disponible en la base de datos GoMexSI es la siguiente:

- Enfoque de Gran Ecosistema Marino
- Datos desde 1881-presente
- Datos ambientales y de hábitat
- Múltiples taxones
- Múltiples tipos de interacciones

Una vez realizada una revisión a detalle de la base de datos, se eligió la zona de estudio de la plataforma continental de Texas, ya que esta fue una de las zonas del Golfo de México de la que más información se tiene disponible en la base de datos.

La plataforma continental de Texas es única en el Golfo de México, debido a su morfología, su proximidad a una fuente principal de agua dulce, la variación estacional de su circulación, y la posible modificación de estos por la incursión de los remolinos del Golfo. Sin embargo, el impacto ocasional de tormentas tropicales severas, aunque no es exclusivo de esta región, es destacable por la morfología de la plataforma (Mitchell, 1988).

Esta plataforma se encuentra sujeta a la influencia de los vientos del sureste durante la mayor parte del año, excepto durante los nortes, invierno o los huracanes raros pero dramáticos que pueden ocurrir durante el verano o principios del otoño. Al igual que la mayoría de las regiones costeras en el Golfo de México, tiene un oleaje bajo (incluidas las mareas), excepto durante los eventos de tormentas tropicales severas. La circulación de la plataforma se rige por la climatología eólica, la afluencia de agua dulce de los ríos Mississippi y Atchafalaya y por la posible influencia de los anillos anticiclónicos en el oeste del Golfo que ocasionalmente migran hacia el norte e inciden en la pendiente continental frente a la costa de Texas (Mitchell, 1988).

Para la construcción de la red trófica, primeramente, se realizó la búsqueda de las referencias en la base de datos GoMexSI que sirvieron para esta zona de estudio, encontrándose 31 referencias (Anexo 1). Posteriormente se procedió a revisar la información que cada una de estas referencias y se extrajeron la información de las relaciones depredador-presa.

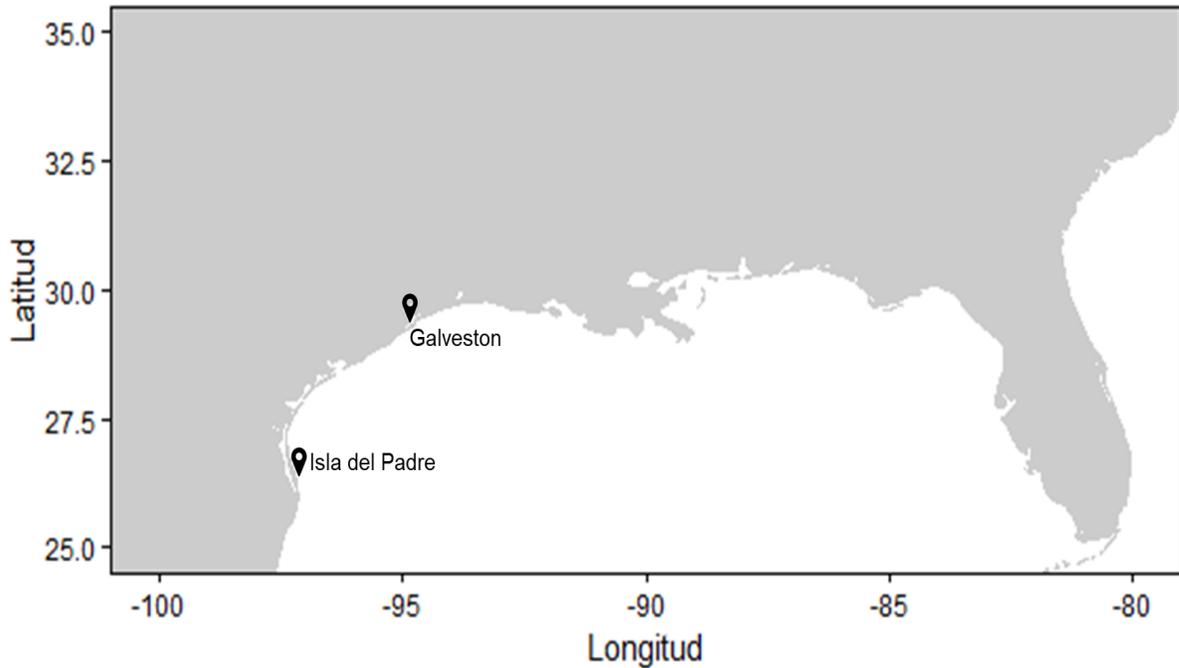


Figura 1 Plataforma Continental de Texas, Estados Unidos, la cual abarca desde isla del Padre hasta Galveston.

Posteriormente, se identificaron las especies de las que se tuvo la información necesaria para la construcción del modelo de red trófica. Se encontraron 100 especies de depredadores, los cuales solo estuvieron representados por peces; y a su vez se identificaron 104 presas para estos (Anexo 2). Teniendo identificados las presas y depredadores se revisó si la información que se tiene de estas especies es cualitativa (indicando de qué se alimentan) o cuantitativa (indicando en qué proporción). Se encontró que la mayoría de la información es solo cualitativa, por lo que se decidió construir una red trófica de tipo binaria, la cual se elaboró indicando cuáles son las presas de cada depredador. La figura 2 ilustra esto.

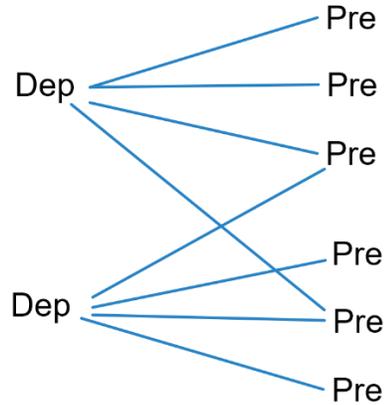


Figura 2. Representación gráfica de cómo se elaboró el modelo de la red trófica de la plataforma continental de Texas

5.1.2. Modelos de redes tróficas de carbono

En esta parte se utilizaron 20 modelos de redes tróficas cuyas relaciones se expresan en unidades de carbono (gramos y miligramos). Estos modelos representan diferentes escalas de temporalidad, ya sea por época, año o día. Representan diferentes tipos de ecosistemas, tanto marinos como terrestres. Estas redes se encuentran disponibles en el paquete igraph (Csardi & Nepusz, 2006) del software R (Tabla 1) y en la figura 3 se muestra su posición geográfica. Las 20 redes tróficas de carbono que se usaron en el presente trabajo pertenecen a siete diferentes tipos de ecosistemas y dos tipos de latitudes: tropicales y templadas (Tabla 2).

Tabla 1. Redes tróficas de carbono, utilizadas en el presente trabajo.

Área de Estudio	Ecosistema	Temporalidad	Referencia
Sur de Chesapeake	Bahía	Verano	Hagy, J.D., 2002
Central Chesapeake	Bahía	Verano	Hagy, J.D., 2002.
Norte de Chesapeake	Bahía	Verano	Hagy, J.D., 2002
Chesapeake	Bahía	Año	Baird D. & Ulanowicz R.E., 1989

Continuación...

Área de Estudio	Ecosistema	Temporalidad	Referencia
Crystal Control	Río	Días	Homer, M. & W.M. Kemp. (Unpublished)
Crystal Delta	Río	Días	Homer, M. & W.M. Kemp. (Unpublished)
Maspalomas	Laguna Costera	Días	Almunia, J., G. et al., 1999
Michigan	Lago	Año	Krause, A. & D. Mason. (In preparation)
Mondego	Estuario	Año	Patricio, J. (In Preparation)
Narragan	Bahía	Año	Monaco, M.E. & R.E. Ulanowicz., 1997
Rhode	Río	Año	Correll, D. (Unpublished manuscript)
StMarks	Río	Días	Baird, D., J. Luczkovich & R. R. Christian., 1998
Florida	Bahía	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1998
Florida húmedo	Bahía	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1998
Cypress secas	Humedal	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1997
Cypress lluvias	Humedal	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1997
Everglades secas	Pastizal	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 2000
Everglades lluvias	Pastizal	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 2000
Mangle Flo. secas	Estuario	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1999
Mangle Flo. Lluvias	Estuario	Año	Ulanowicz, R. E. et al., 1999.

Tabla 2. Clasificación por tipo de ecosistema y latitud de las redes tróficas de carbono utilizadas en el presente trabajo.

Ecosistema	Latitud		Total
	Tropical	Templado	
Bahía	2	5	7
Rio	0	4	4
Laguna Costera	1	0	1
Lago	0	1	1
Estuario	0	3	3
Pastizal	2	0	2
Humedal	0	2	2
Total	5	15	20

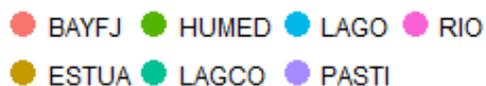
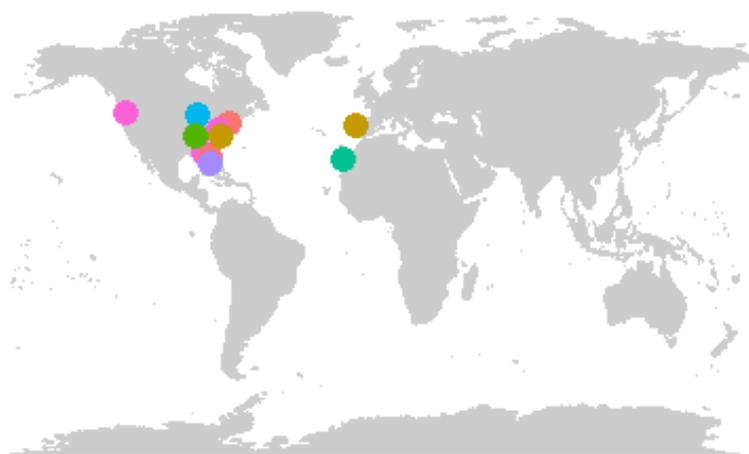


Figura 3. Distribución de los modelos tróficos de carbono utilizados en el presente estudio. Representando 7 tipos de ecosistemas marinos. *BAYFJ*: bahía/fiordo, *ESTUA*: estuarios, *HUMED*: humedales, *LAGCO*: laguna costera, *LAGO*: lago, *PASTI*: Pastizales y *RIO*: río

5.1.3. Modelos Tróficos Ecopath

Para la obtención de los modelos Ecopath, se contó con acceso a la base de datos EcoBase (Colléter et al., 2013), la cual integra más de 400 modelos tróficos de este enfoque. Los modelos se encuentran compilados, estandarizados y cuentan con metadatos que describen la particularidad de cada uno. Estos modelos representan una gran diversidad de regiones y tipos de ecosistemas. En este estudio, se realizó una búsqueda de aquellos modelos que cumplieran con los siguientes criterios de selección:

1. Representar un ecosistema marino.
2. Tener al menos de 15 grupos funcionales, número mínimo que es considerado para una buena representación del ecosistema.
3. Haber sido construido después del año 2000, porque el modelo contaría con información mas actualizada, que si fuera de años anteriores al 2000.

El enfoque Ecopath permite caracterizar la estructura del ecosistema a través de las relaciones tróficas y cuantificar la intensidad de los flujos de energía entre los principales grupos componentes de un ecosistema (especies o grupos de especies). Este se basa en una representación de los flujos de energía a través de las relaciones tróficas (depredador-presa). Este enfoque cuantifica los flujos de energía que existen en la red trófica entre cada uno de sus componentes biológico. La ecuación básica de Ecopath sugiere que para cada componente biológico en un periodo determinado:

Ecuación 1

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

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.

Se eligieron 103 modelos tróficos que cumplieron con los criterios mencionados, los cuales se encuentran distribuidos alrededor del mundo (Figura 4) y se encuentran clasificados en siete diferentes tipos de ecosistemas (Tabla 3). De cada uno de los modelos tróficos, se procedió a obtener la matriz de consumos tróficos, la cual es uno de los resultados de este tipo de modelos. Esta representa los flujos de energía entre los diferentes componentes del sistema y es la representación matricial de la red trófica. Esta matriz de consumo fue la base para la realización del presente trabajo, en la tabla 4 se presenta un ejemplo.

Tabla 3. Clasificación de los modelos tróficos utilizados por tipo de ecosistema marinos y por latitud.

Ecosistema	Latitud			Total
	Tropical	Templado	Alta Latitud	
Bahía/Fiordo	9	4	3	16
Canal/Estrecho	2	3	0	4
Laguna Costera	7	0	0	7
Plataforma Continental	22	21	3	46
Arrecife	8	0	0	8
Océano Abierto	5	6	4	15
Surgencia	4	3	0	7
Total	56	37	10	103

Tabla 4. Matriz de consumo obtenida del modelo trófico del ecosistema laguna costera de Celestún, México (Vega-Cendejas & Arreguín-Sánchez, 2001)

Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Consumidores fitoplancton									0.24							
2 Consumidores zooplancton																
3 Consumidores microzooplacton									0.24							
4 Consumidores microzooplancton									2735							
5 Consumidores microrustráceos																
6 Omnívoros									1242							
7 Piscívoros									3978							
8 Zooplancton	0.27	0.63	0.13	124	0.67	0.53	0.94	0.34	0.49	7476					5585	
9 Insectos			0.03	0.52			0.47		0.49		0.316					
10 Microcrustáceos	0.77	0.08	128	2812	1377	1765	3595	1265	6217				7221			
11 Macrocrustáceos	0.07			0.52		4815	2363		1740							
12 Moluscos				0.52		1926							1745			
13 Poliquetos	0.42				0.06	0.53	2361		0.497			17456				
14 Fitoplancton	2164		0.35	8335			0.47	0.27		2093	4751	11782	6620	8123	657	
15 Macrofitas	0.15		0.05	0.52	0.06	2140	1417	153	1740		1077			5839	2497	
16 Detritus						6956				530837	1583	3014	2527	5831	9988	

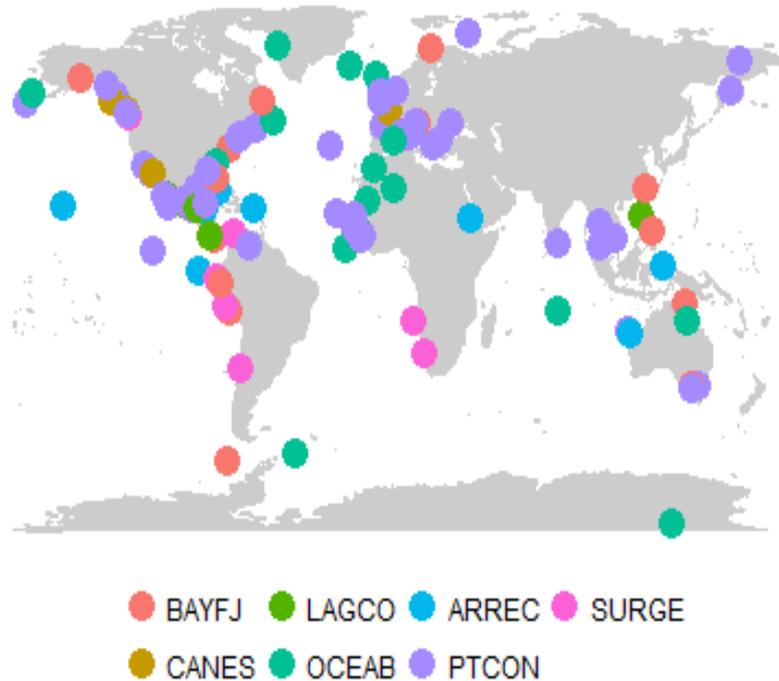


Figura 4. Distribución de los modelos tróficos utilizados en el presente estudio. Representando 7 tipos de ecosistemas marinos. BAYFJ: bahía/fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: laguna costera, OCEAB: Océano Abierto, ARREC: Arrecife, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

5.2. Identificación de subgrupos en modelos de redes tróficas

En las redes tróficas seleccionadas se aplicaron diferentes enfoques para la identificación de subgrupos, para lo cual se utilizó el paquete `igraph` versión 1.01 para el lenguaje de programación R (Csárdi & Nepusz, 2006). El análisis de la identificación de subgrupos se abordó de tres formas, 1) solo considerando la presencia/ausencia de las conexiones tróficas, 2) considerando la intensidad de las conexiones y 3) considerando la direccionalidad de las conexiones. Estos son los tipos de métodos para la identificación de subgrupos que más se han utilizado en el análisis de redes y actualmente no son exclusivos de las ciencias sociales, sino que se ha incrementado su uso en otras líneas de investigación. Los métodos se detallan a continuación y para el caso de la aplicación a redes tróficas, estas se representan como grafos (G), los grupos funcionales como vértices (V) y las relaciones depredador-presa como las conexiones (E). De esta

forma la expresión matemática de una red está constituida por un grafo y su el total de los vértices y conexiones, $G = (V, E)$.

5.2.1 Cliques

Los cliques son subgrupos altamente cohesivos entre los cuales hay conexiones fuertes. Formalmente en la teoría de grafos (en este estudio, la red trófica) se representa como $G = (V, E)$ formado por un conjunto de V de vértices (en este estudio, los grupos funcionales) y un conjunto de E de conexiones (en este estudio los enlaces tróficos). Se dice que un subconjunto $U \subseteq V$ es un clique si y solo si $G(U)$ es un grafo completo. Cada miembro del clique tiene conexiones entre sí. Normalmente, el tamaño mínimo de un clique se considera de tres vértices y estos pueden superponerse, por ejemplo, el mismo vértice podría pertenecer a más de un clique (Borgatti et al., 2013). En caso del presente estudio se identificaron los cliques mayores, que son aquellos que están formados del mayor número de nodos posibles, al cual no se le puede agregar ni uno más.

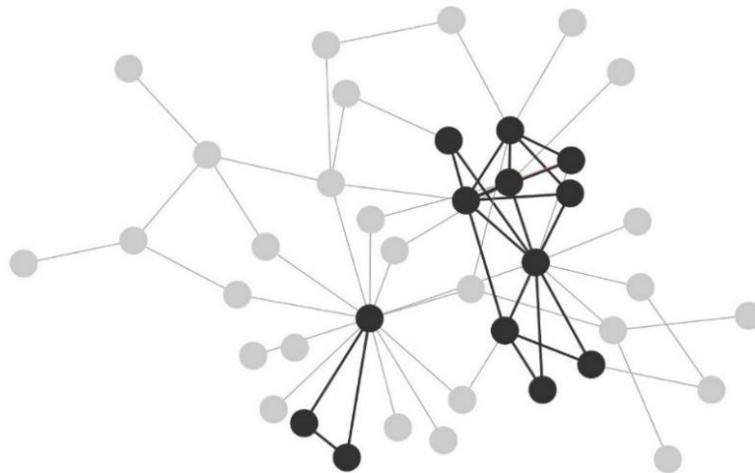


Figura 5. Principales cliques identificados en la red trófica de Laguna de Términos, Campeche, sur del Golfo de México (Abascal-Monroy, 2014).

5.2.2 Comunidades

Para la identificación de las comunidades, se utilizó el algoritmo de búsqueda de comunidad (Newman & Girvan, 2004) incluido en la versión 0.7.0 del paquete igraph del programa R (Csárdi & Nepusz, 2006). Este algoritmo es una función de maximización basada en la modularidad que mide las divisiones de red en comunidades, basado en la noción de que debería haber conexiones más intensas dentro de las comunidades que entre ellos (Guimerà et al., 2007; Newman & Girvan, 2004). De esta manera, la modularidad califica la calidad de divisiones particulares en las comunidades de las redes. Aunque no hay una definición matemática formal disponible para una estructura dividida en estos subgrupos, el valor de modularidad de la división de red es actualmente la función más popular utilizada para detectarlos (Nascimento & Pitsoulis, 2013). Para redes ponderadas como las redes tróficas, la modularidad (M_W) se calcula como:

$$M_W = \sum_{s=1}^{N_M} \left[\left(\frac{w_s^{\text{in}}}{W} \right) - \left(\frac{w_s^{\text{all}}}{2W} \right)^2 \right]$$

donde W es la suma de los pesos (flujos de biomasa) de todas las interacciones depredador-presa, w_s^{in} es la suma de los pesos de las interacciones depredador-presa dentro de la comunidad s y w_s^{all} es la suma de los pesos de las interacciones involucrando el grupo i dentro de la comunidad s con todos los otros grupos. Los valores de M_W diferentes de 0 indican una desviación de la aleatoriedad y los valores mayores de 0.3 indican una estructura de comunidad significativa (Newman & Girvan, 2004).

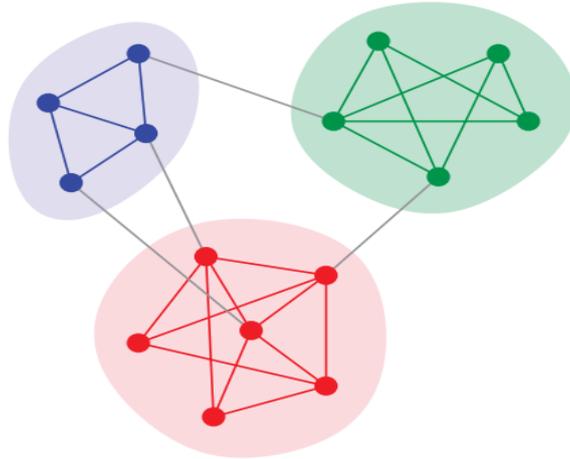


Figura 6. Representación esquemática de una red con sus respectivas comunidades. En esta red se pueden observar tres comunidades donde se observa que cada comunidad tiene conexiones intensas y solo algunas entre comunidades (Newman, 2011).

5.2.3. Motifs

Los motifs, son patrones de conexiones recurrentes que se presentan en las redes y que se encuentran con mayor frecuencia de lo que se esperaría en una red aleatoria de tamaño y conectividad similar. El tamaño del motif está definido por el número de conexiones que lo conforman. La recurrencia de los motifs indica su relevancia en el funcionamiento de la red (Almaas et al., 2007). Se ha sugerido que los motifs se relacionan a la forma en que se transcribe o procesa la información de la red (Milo et al., 2002). Para las redes dirigidas, como es el caso de las redes tróficas, se pueden identificar 13 diferentes tipos de isomorfismos formados por tres nodos (Figura 7).

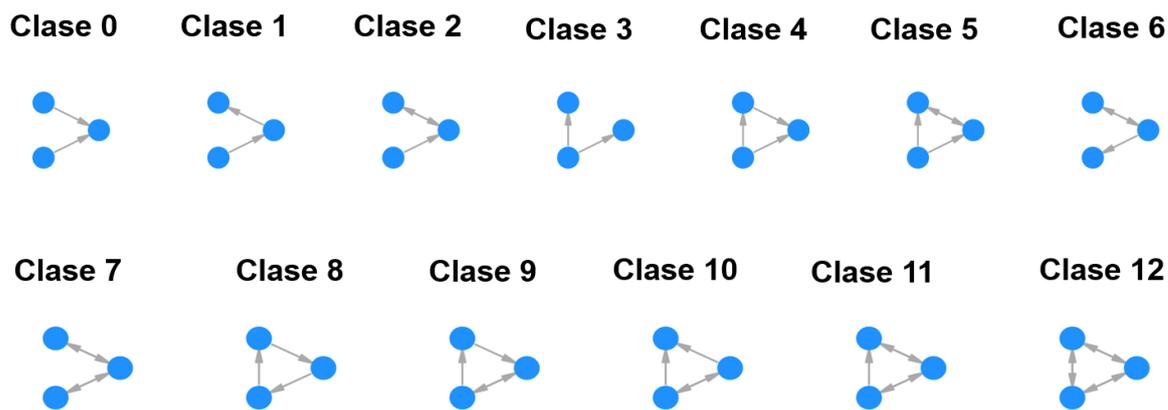


Figura 7. Trece tipos de motivos de tres nodos posibles para redes dirigidas.

5.3. Indicadores funcionales del ecosistema

Para contrastar si la presencia de los subgrupos se relaciona con el funcionamiento de los ecosistemas, de los 103 modelos Ecopath se obtuvieron 22 indicadores funcionales derivados de los mismos modelos. Los indicadores pueden clasificarse en cuatro categorías de acuerdo a su tipo: indicadores de intensidad de flujos, tasas de producción, indicadores de conectividad e indicadores de desarrollo del ecosistema (Tabla 5). Se aplicó un análisis de correlación de estos indicadores con los indicadores de la presencia de subgrupos.

En el caso de las redes tróficas de carbono se pudieron obtener solo tres de los indicadores funcionales mencionados: Biomasa Total, Flujos Totales y el Índice de Conectancia. Estos se utilizaron para analizar si tenían relación con los subgrupos en las redes tróficas.

Tabla 5. Indicadores del ecosistema, extraídos de los modelos Ecopath que se utilizaron en el presente trabajo.

Acrónimo	Indicador	Definición	Cita
Intensidad de flujo			
FT	Flujos totales	Suma de todos los flujos del ecosistema	Christensen et al (2005)
FC	Flujos de Consumo	Flujos de Consumo del ecosistema	Christensen et al (2005)
FE	Flujos de Exportación	Flujos de Exportación del ecosistema	Christensen et al (2005)
FD	Flujos a Detritus	Flujos a Detritus del ecosistema	Christensen et al (2005)
FR	Flujos de Respiración	Flujos a Respiración del ecosistema	Christensen et al (2005)
Tasas de producción			
PT	Producción Total	Producción Total del ecosistema	Christensen et al (2005)
NTMC	Nivel Trófico Medio de las Capturas	Nivel trófico promedio de todas las especies capturadas, usando el rendimiento ponderado	Pauly et al (1998)
EB	Eficiencia Bruta	Es la producción dividida por la parte asimilada de la comida en el ecosistema	Christensen et al (2005)
PNS	Producción Neta del Sistema	Diferencia entre la producción primaria total y la respiración total	Christensen et al (2005)
PPTC	Producción Primaria Total Calculada	Suma de la producción primaria de todos los productores del ecosistema	Christensen et al (2005)
PPT/RT	Producción Primaria Total/Respiración Total	Producción Primaria Total sobre la suma total de los Flujos de Respiración de ecosistema	Christensen et al (2005)
PPT/BT	Producción Primaria Total/Biomasa Total	Producción Primaria Total sobre la suma total de Biomasa del ecosistema	Christensen et al (2005)

Continuación...

Acrónimo	Indicador	Definición	Cita
BT/FT	Biomasa Total/Flujos Totales	Biomasa Total sobre la suma de todos los flujos del ecosistema	Christensen et al (2005)
BT	Biomasa Total (sin detritus)	Biomasa Total del ecosistema, excluyendo al detritus	Christensen et al (2005)
CT	Capturas Totales	Total de desembarques y descartes exportados del ecosistema	Christensen et al (2005)
Conectividad			
IC	Índice de Conectancia	Proporción entre el número de enlaces reales y el número de enlaces posibles en el ecosistema	Libralato et al (2006)
IOS	Índice de Omnivoría del Sistema	Varianza de niveles tróficos en la dieta	Libralato (2008)
ID	Índice de Diversidad de Shannon	Índice que mide la biodiversidad específica, en este caso es una modificación del índice original que trabaja con biomاسas	Libralato (2008)
Desarrollo del Ecosistema			
A	Ascendencia	Indicador de Crecimiento y Desarrollo del ecosistema	Ulanowicz (1986)
C	Capacidad de Desarrollo	Limite teórico para el Crecimiento y Desarrollo del ecosistema	Ulanowicz (1986)
O	Overhead	Indicador que cuantifica el potencial de adaptación a nuevas circunstancias	Ulanowicz (1986)
A/C	Organización	Grado de restricción que guía un flujo típico en el sistema	Ulanowicz (1986)

6. RESULTADOS

6.1 Cliques

Debido a la estructura de la red trófica de la plataforma continental de Texas, no fue posible detectar cliques porque no se contó con información de la dieta de las presas. Esto genera que, en la estructura de esta red trófica en particular, no se pueda cumplir el criterio de los cliques (todos los elementos deben de estar conectados entre sí).

Para el caso de las redes tróficas de carbono, se identificaron desde uno hasta cuarenta y nueve cliques mayores. Al observar la Figura 8a, se puede deducir que no existe alguna relación entre el número de cliques mayores de acuerdo con el tipo de ecosistema, lo cual se confirmó al realizar la prueba Kruskal-Wallis ($X^2=8.86$ $p>0.05$). En los modelos tróficos Ecopath se identificaron de uno hasta veinticuatro cliques mayores, encontrándose el mismo resultado que en las redes de carbono. Para corroborar esto se aplicó la prueba Kruskal-Wallis y se encontró que las diferencias entre tipos de ecosistemas no son significativas ($X^2=3.76$, $p= >0.05$, Figura 8b).

En cuanto al número de cliques mayores y la latitud de los ecosistemas, la prueba de correlación de Spearman sugiere que tanto para las redes tróficas de carbono ($\rho=-0.30$, $p >0.05$, Figura 9a) como para las redes tróficas de Ecopath ($\rho=0.13$, $p >0.05$, Figura 9b) no existe una relación entre estos, es decir, la latitud no influye en la frecuencia de los cliques.

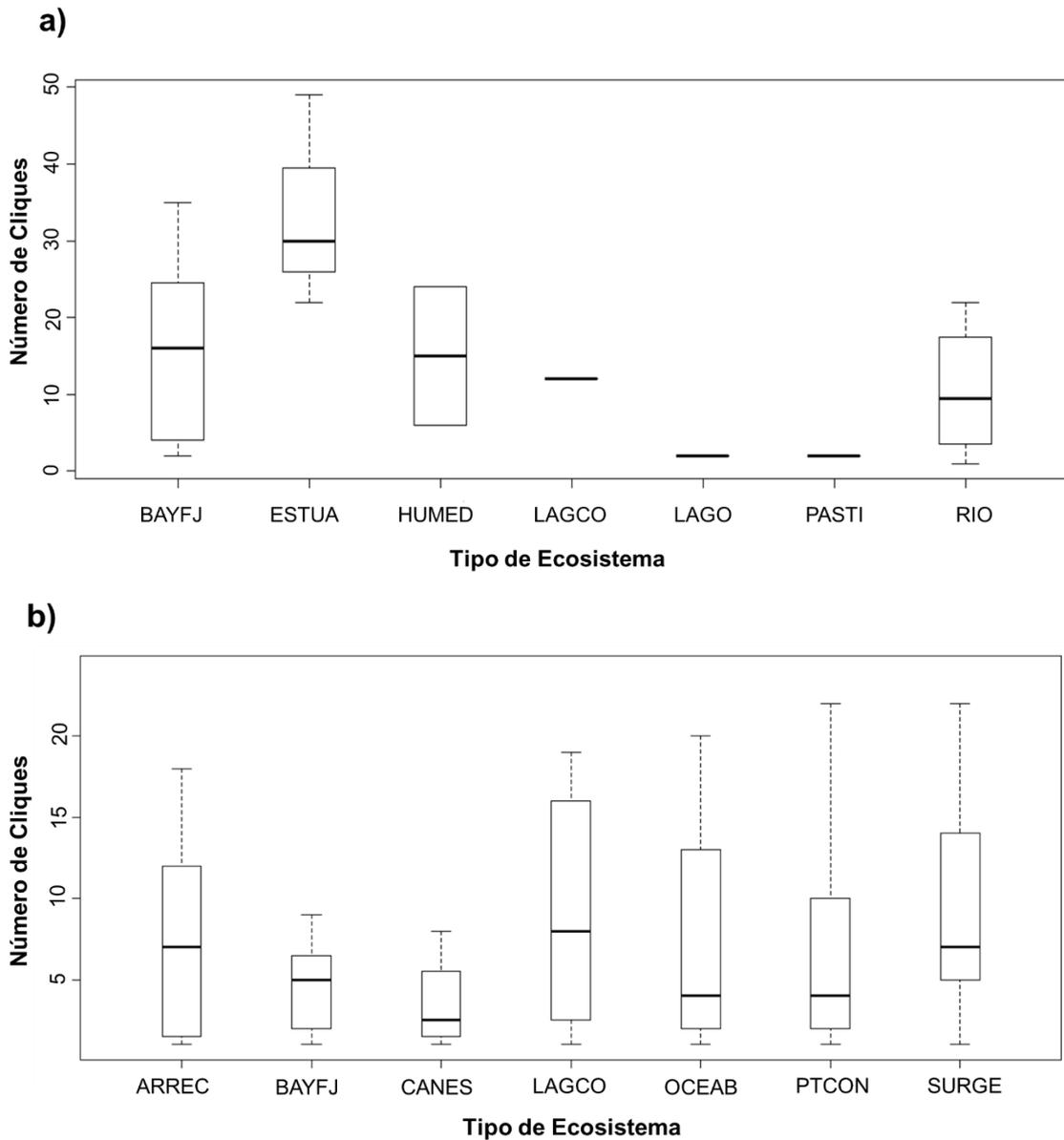


Figura 8. Diagrama de caja y bigotes del número de cliques mayores por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

Los cliques mayores que se identificaron en las redes tróficas de carbono, están formados de cuatro a diez grupos de especies (Figura 10a). Se observaron diferencias en el tamaño de los cliques según el tipo de ecosistema ($X^2= 16.05$, $p<0.05$). Los ecosistemas de humedales y estuarios presentaron los cliques con el mayor número de grupos funcionales. Para el caso de las redes tróficas de

Enfoque Ecopath, se encontró que los cliques mayores están formados de tres hasta quince grupos funcionales, pero no existe relación entre el número de estos subgrupos con el ecosistema que representan. Igualmente se aplicó la prueba estadística Kruskal-Wallis y no se encontraron diferencias significativas entre la cantidad de cliques y el tipo de ecosistema ($X^2=4.88$, $p= >0.05$), tal como se reportó en las redes tróficas de carbono (Figura 10b).

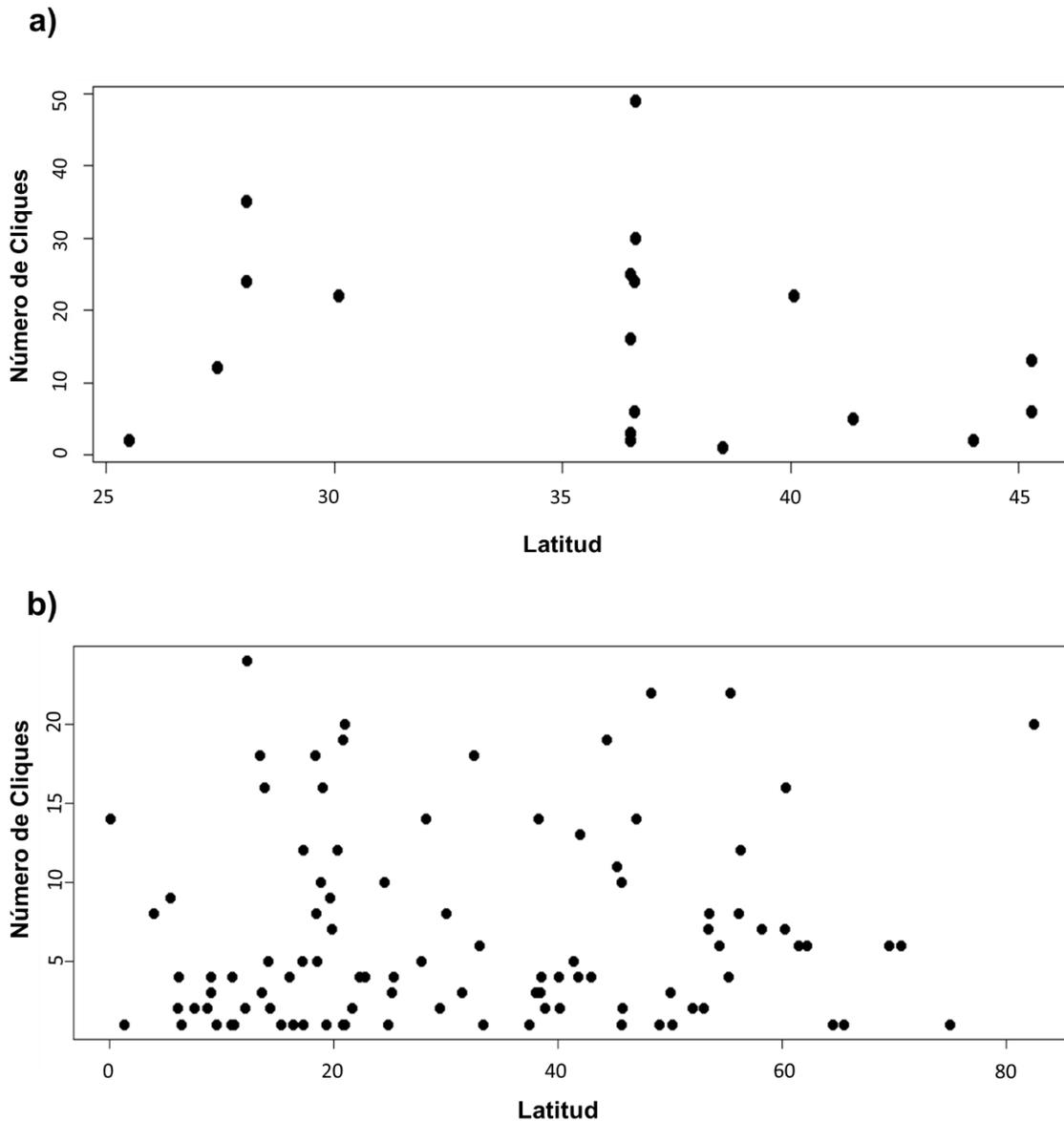


Figura 9. Número de cliques mayores identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath.

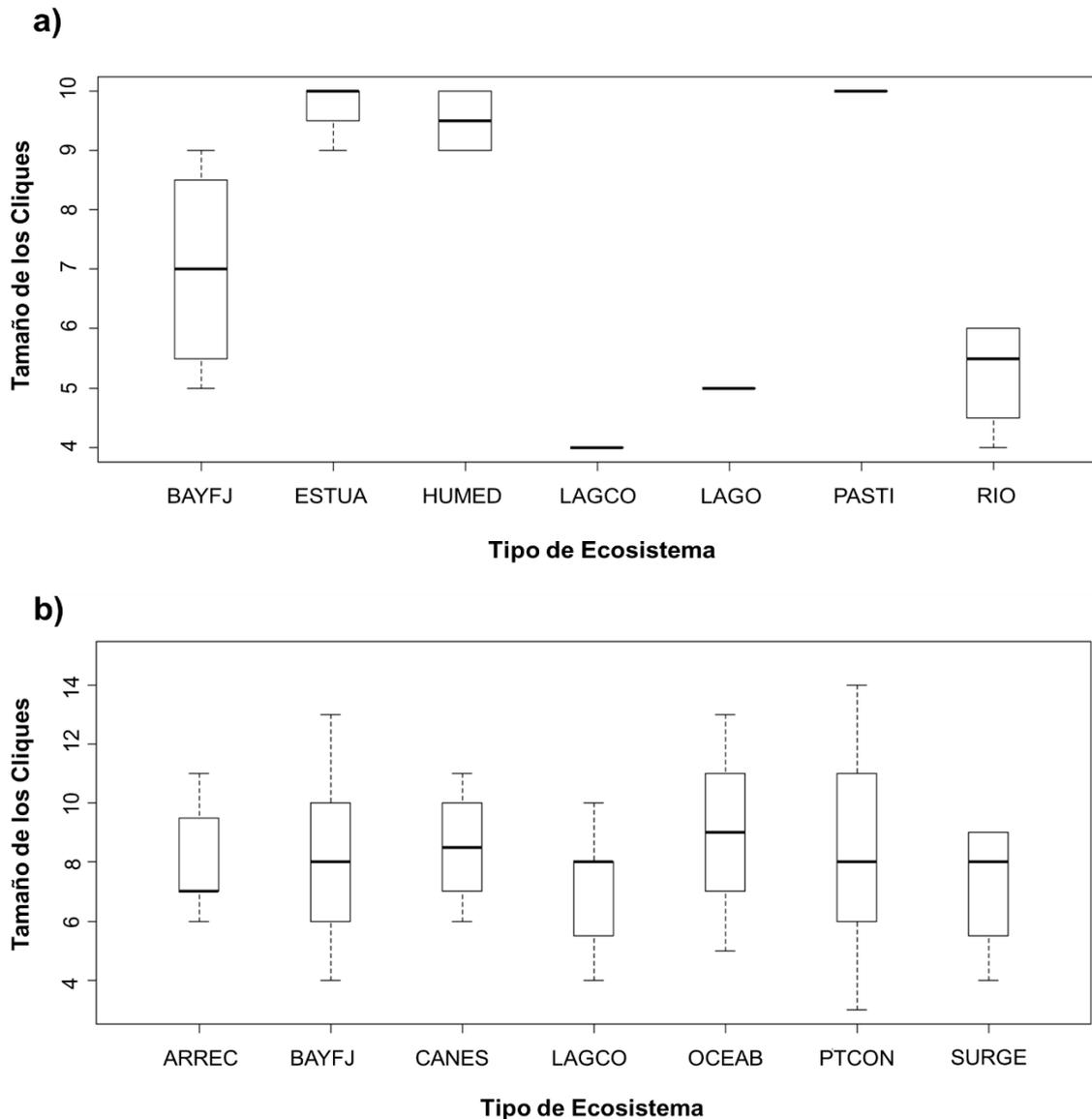


Figura 10. Diagrama de caja y bigotes del tamaño de los cliques mayores por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

En cuanto al tamaño de los cliques mayores y la latitud, para el caso de las redes de carbono, no se observó relación, lo cual se confirma con la prueba de correlación de Spearman ($\rho = -0.024$, $p > 0.05$; figura 11a). Para el caso de las redes de enfoque Ecopath, sí existen diferencias significativas entre el tamaño de los cliques y la latitud, pero la relación es débil ($p < 0.05$, $\rho = 0.232$, Figura 11b).

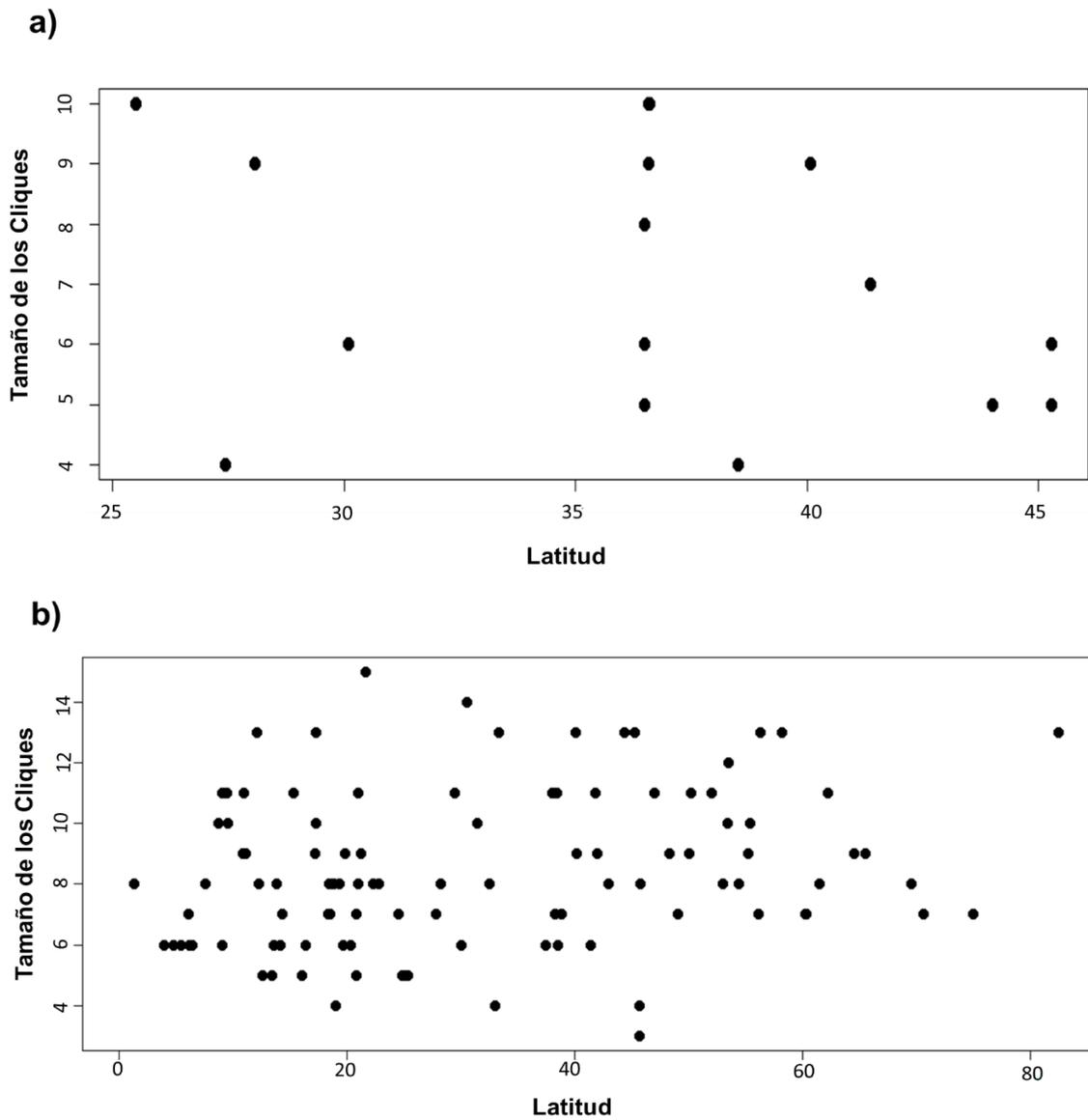


Figura 11. Tamaño de los cliques mayores identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath.

6.2. Comunidades

Para la red trófica de la plataforma continental de Texas, se identificaron cinco comunidades (Figura 12), las cuales están formadas por diferente número de especies pertenecientes a diferentes niveles tróficos.

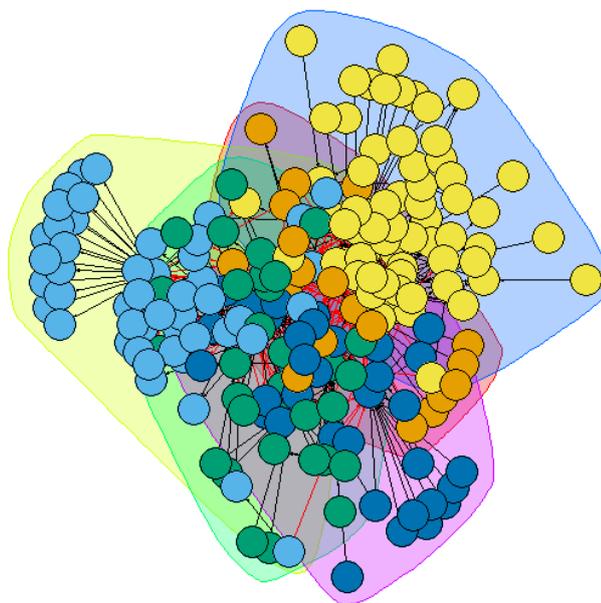


Figura 12. Comunidades identificadas en la red trófica de la plataforma continental de Texas, cada comunidad se encuentra identificada de un diferente color, A en naranja, B en azul claro, C en azul fuerte, D en amarillo y E en verde.

Se identificaron de dos a cuatro comunidades en las redes tróficas de carbono (Figura 13a). No existe relación entre el número de comunidades y el tipo de ecosistema, de acuerdo a la prueba Kruskal-Wallis ($X^2= 6.35$, $p >0.05$). En las redes tróficas de modelos Ecopath, se identificaron de igual forma de dos hasta cuatro comunidades (Figura 13b) y tampoco se encontró una relación entre el número de comunidades y el tipo de ecosistema, según la prueba Kruskal-Wallis ($X^2= 8.65$, $p >0.05$).

En cuanto a la latitud y el número de comunidades, se pudo observar que tanto para las redes tróficas de carbono (Figura 14a) y las redes de modelos Ecopath (Figura 14b), no se encontró relación entre el número de comunidades y la latitud a la que pertenece el ecosistema. Esto se probó mediante una prueba de

correlación de Spearman, tanto para las redes de carbono ($\rho=-0.21$, $p >0.05$) como para las redes Ecopath ($\rho=0.13$, $p >0.05$).

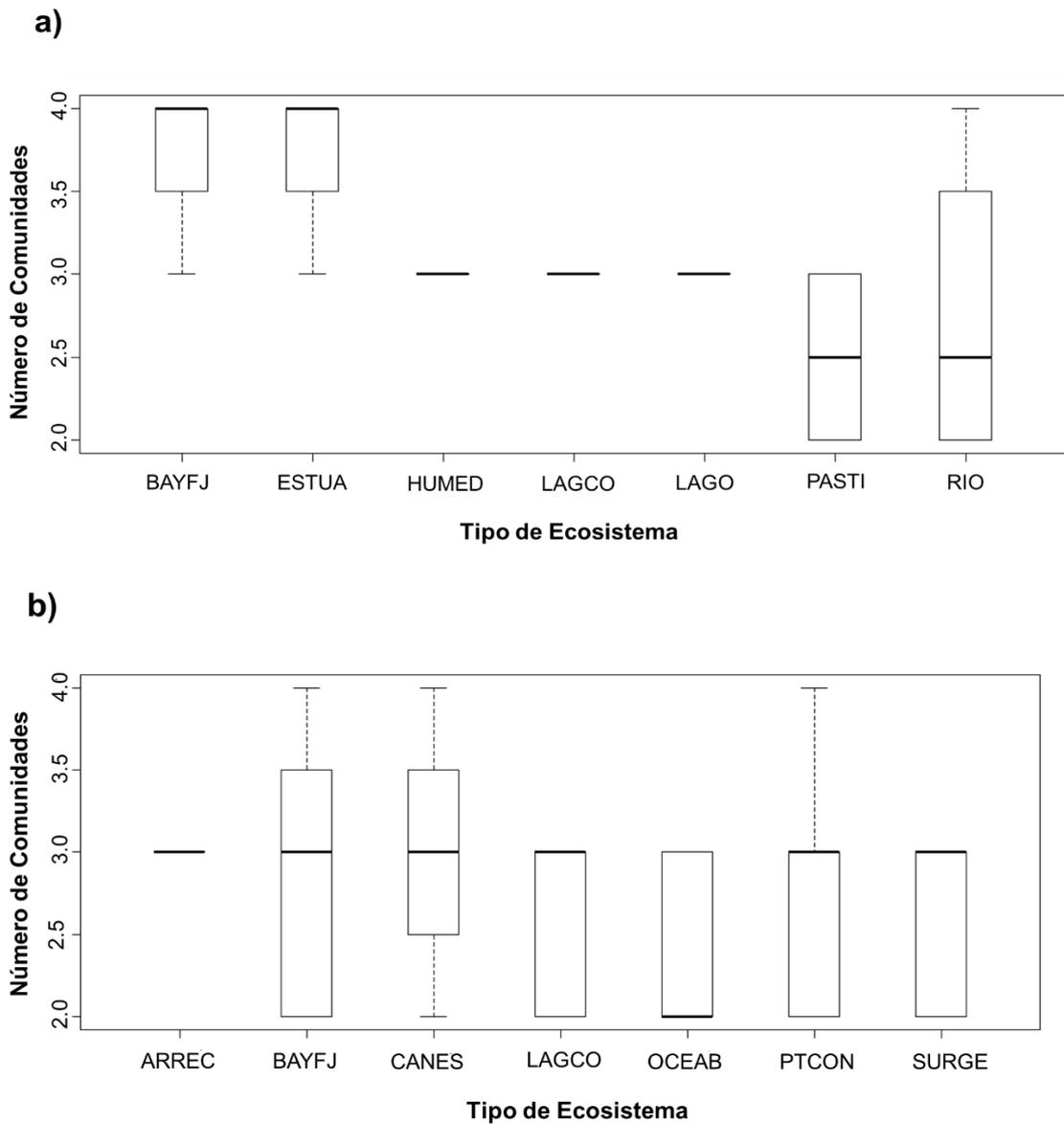


Figura 13. Diagrama de caja y bigotes del número de comunidades por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

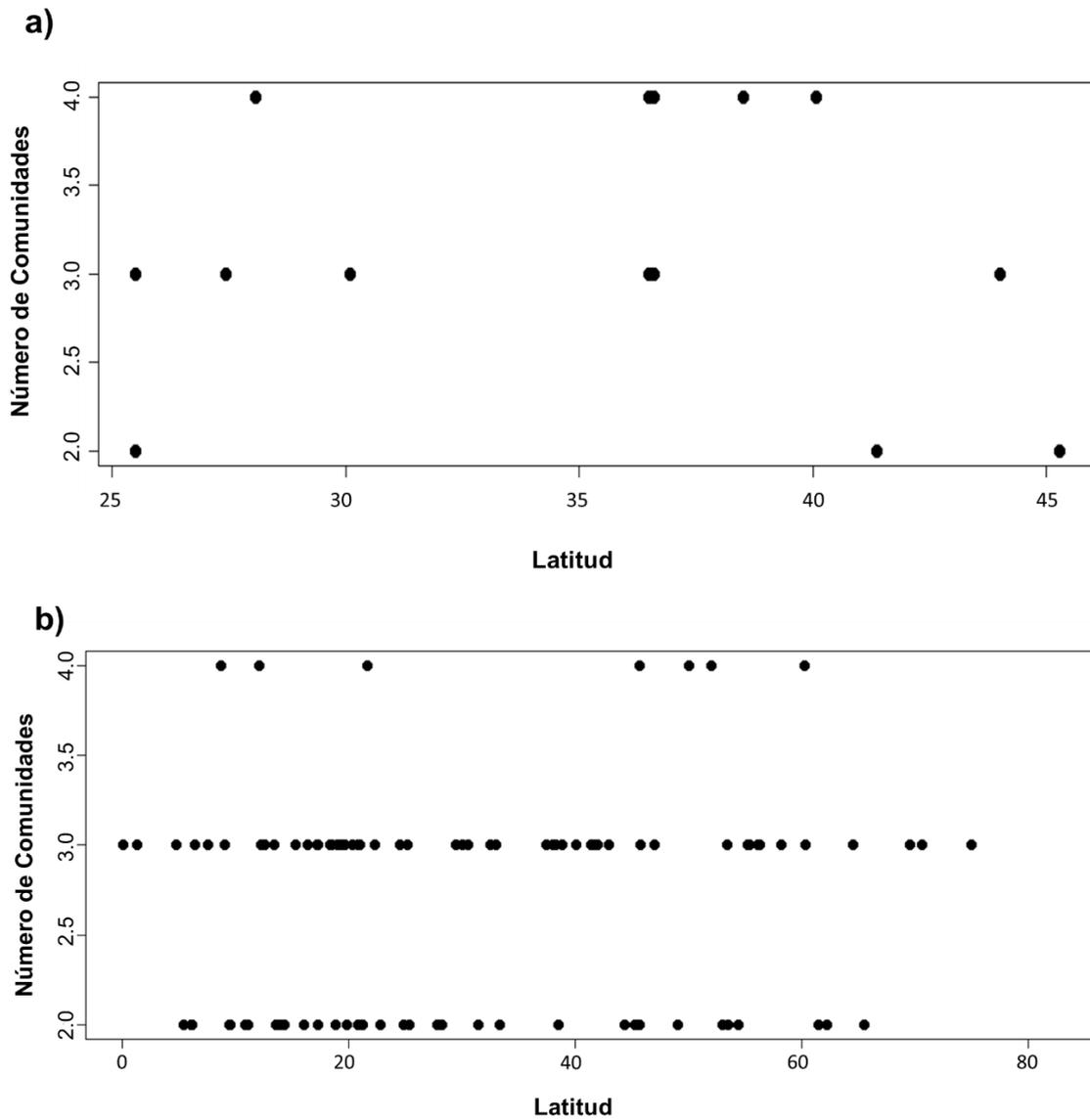


Figura 14. Número de comunidades identificados respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath.

El valor de modularidad para la red trófica de Texas arrojó un valor de 0.39, lo que indica que las relaciones tróficas dentro de cada comunidad son aproximadamente un 40% más intensas que las relaciones con elementos de otras comunidades. Para probar si este valor es diferente o no a lo que se esperaría al azar, se utilizó el modelo de Erdős-Rényi (1959) con el cual se simularon 1000 redes tróficas con el mismo número de grupos funcionales y enlaces tróficos que la red trófica de la plataforma continental de Texas.

Posteriormente se comparan los valores de modularidad estimados de la red real con los de la red aleatoria, encontrando que el valor de modularidad entre ambas redes es similar (Figura 15).

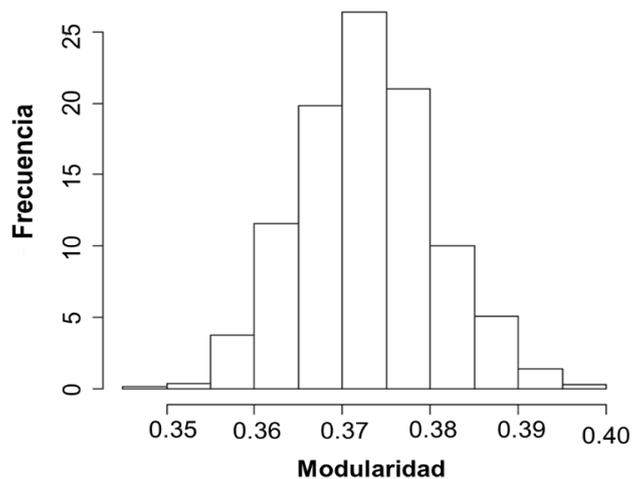


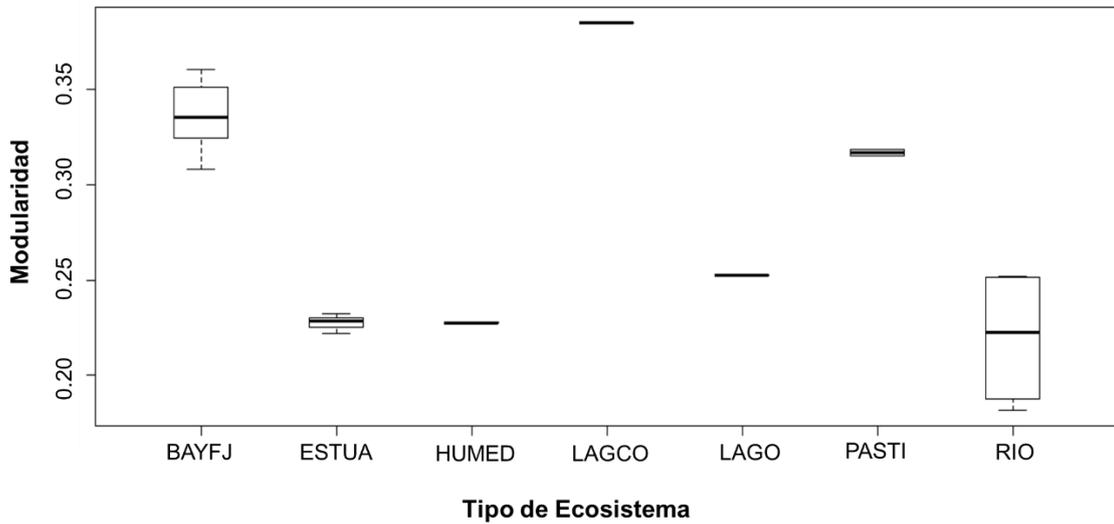
Figura 15. Distribución del valor de modularidad en redes aleatorias con características similares a la de la plataforma continental de Texas.

Para las redes tróficas de carbono se encontraron valores de modularidad que van desde 0.18 a 0.39, lo que indica que las relaciones tróficas dentro de cada comunidad son aproximadamente entre 20 y 40% más intensas que las relaciones con elementos de otras comunidades. En la Figura 16a, se puede observar que los ecosistemas de tipo bahía y pastizales, son los que presentaron valores más altos de modularidad. La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre tipos de ecosistema ($X^2= 16.05$, $p<0.05$), corroborando que el valor de modularidad en estas redes tiene relación con el tipo de ecosistema.

Para el caso de las redes tróficas de modelos Ecopath, se encontraron valores que van desde 0.004 a 0.58. Esto indica que las relaciones tróficas dentro de cada comunidad son aproximadamente entre 4 y 60% más intensas que las relaciones con elementos de otras comunidades. Por tipo de ecosistema se puede observar que no existe relación entre este y el número de comunidades (Figura 16b), según lo indicó la prueba de Kruskal-Wallis: no hay diferencias

significativas entre tipos de ecosistema y el número de comunidades ($X^2=8.65$, $p > 0.05$).

a)



b)

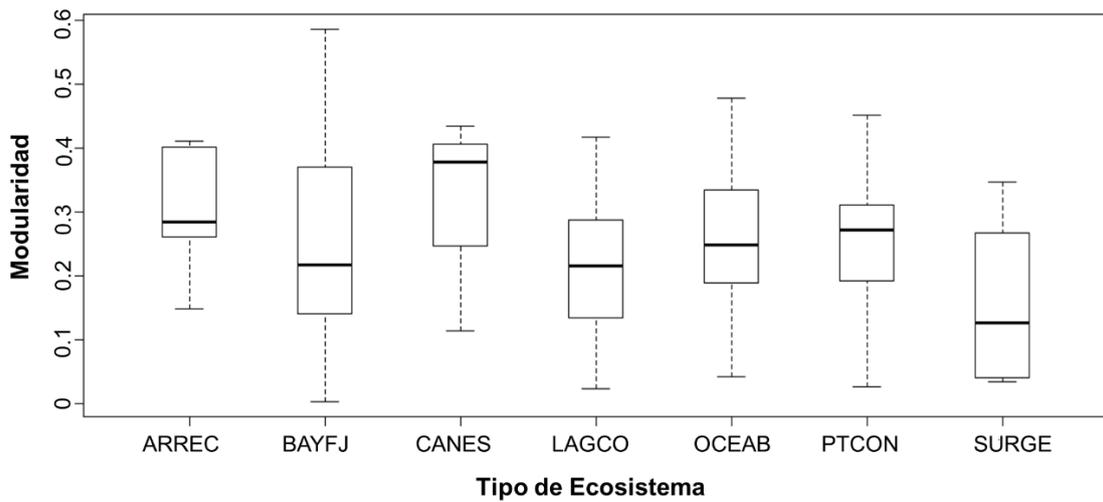


Figura 16. Diagrama de caja y bigotes del valor de modularidad por tipo de ecosistema. a) redes tróficas de carbono, b) redes tróficas de modelos Ecopath. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal, RIO: Río, ARREC: Arrecifes, CANES: Canal/Estrecho, OCEAB: Océano Abierto, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

La modularidad en función de la latitud en las redes tróficas de carbono, se observa en la figura 17a, que las redes que se localizan en latitudes tropicales (0-30) presentaron valores más altos, sugiriendo que la modularidad tiene alguna relación con la latitud. Al realizar la prueba de correlación de Spearman, se

corroboró que si hay diferencias significativas entre los valores de modularidad de acuerdo a la latitud del ecosistema ($p < 0.05$, $\rho = 0.612$). En el caso de las redes tróficas de modelos Ecopath, se puede observar en la Figura 17b, que no existe alguna relación entre la latitud y el valor de modularidad, como lo mostró la correlación de Spearman ($\rho = 0.090$, $p > 0.05$).

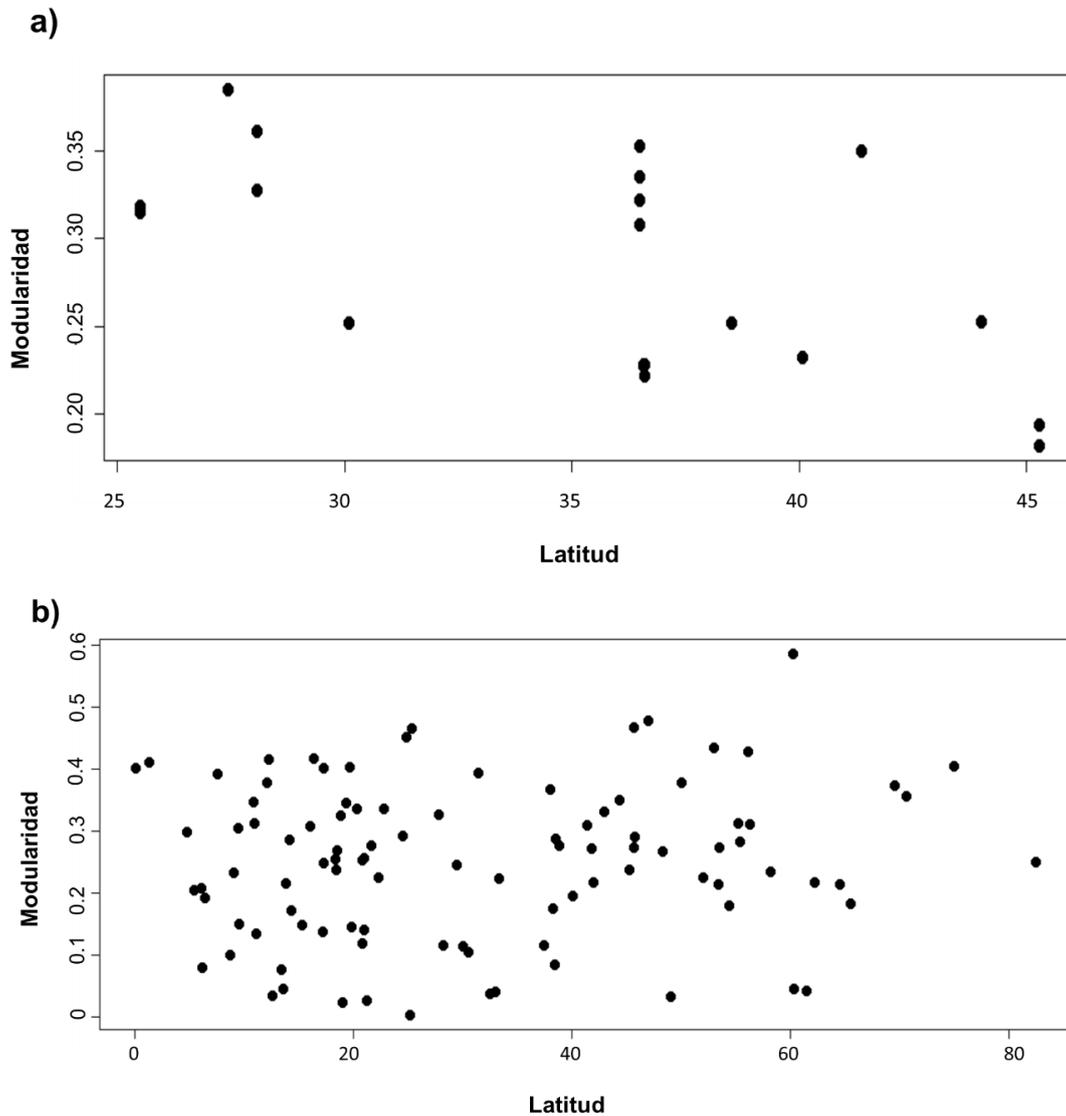


Figura 17. Valor de modularidad respecto a la latitud de los ecosistemas analizados. a) Redes tróficas de carbono, b) Redes tróficas de modelos Ecopath.

6.3. Motifs

Para la red trófica de la plataforma continental de Texas, se identificaron solo dos tipos de motifs de los trece posibles, representando una relación trófica entre un depredador y dos presas; y una presa con dos depredadores (Figura 18a). Estos motifs suelen ser de los más comunes y frecuentes en las redes tróficas. Tanto para las redes tróficas de carbono (Figura 18b) como para las redes tróficas de modelos Ecopath (Figura 18c), se encontraron con mayor frecuencia los mismos cuatro tipos de motifs, los cuales muestran diferentes tipos de relaciones, 1: una simple cadena; 2: un depredador con dos presas; 3: una presa con dos depredadores; 4: una presa con dos depredadores, pero que a la vez uno de estos depredadores se alimenta del otro. Este último indica que la omnivoría entre distintos niveles tróficos es recurrente entre redes tróficas.

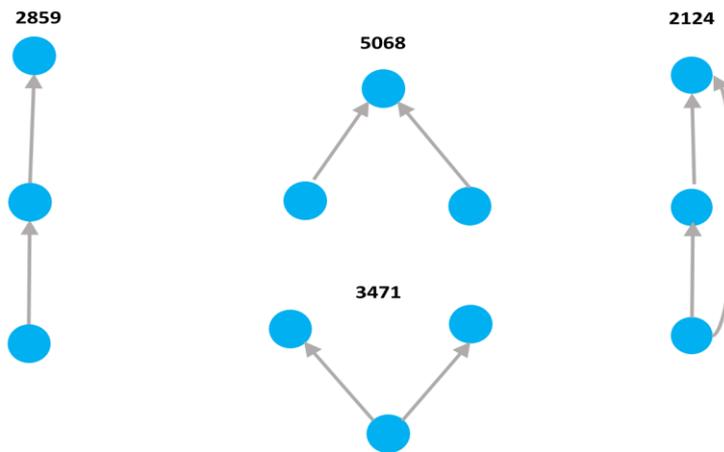
En cuanto al tipo de ecosistema, se encontró que tanto para las redes tróficas de carbono (Figura 19) como para las redes tróficas de modelos Ecopath (Figura 20), sin importar el tipo de ecosistema que representen, los primeros tipos de motifs son los que presentaron un mayor número. No existe algún patrón entre el tipo de ecosistema y el tipo de motif entre ecosistemas.

En la tabla 6 y 7 se presentan los valores de media y desviación estándar por ecosistema y por tipo de motif, utilizando redes tróficas de carbono y redes tróficas de modelos Ecopath. Se observa todos los tipos de ecosistemas presentan como más frecuentes los mismos tipos de motifs, y la mayoría de ellos presentan una gran desviación estándar.

a)



b)



c)

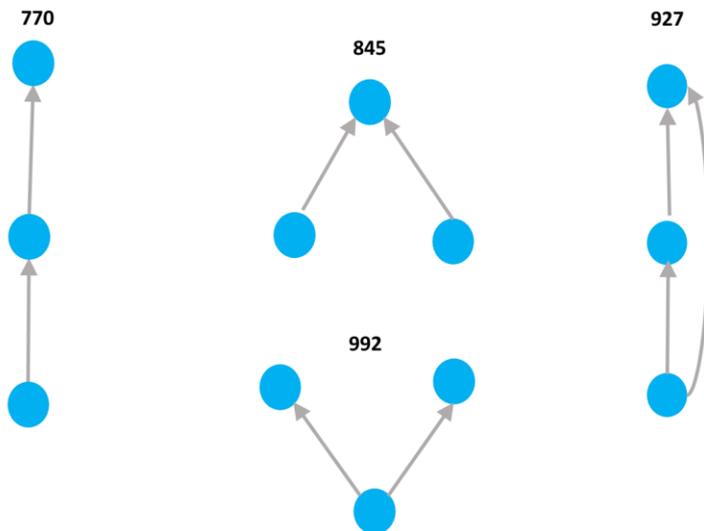


Figura 18. Representación gráfica de los motifs encontrados con mayor frecuencia. a) Red trófica de la plataforma continental de Texas, b) Redes tróficas de carbono y c) Redes tróficas de modelos Ecopath. El valor indica el número de veces que se encontró cada motif.

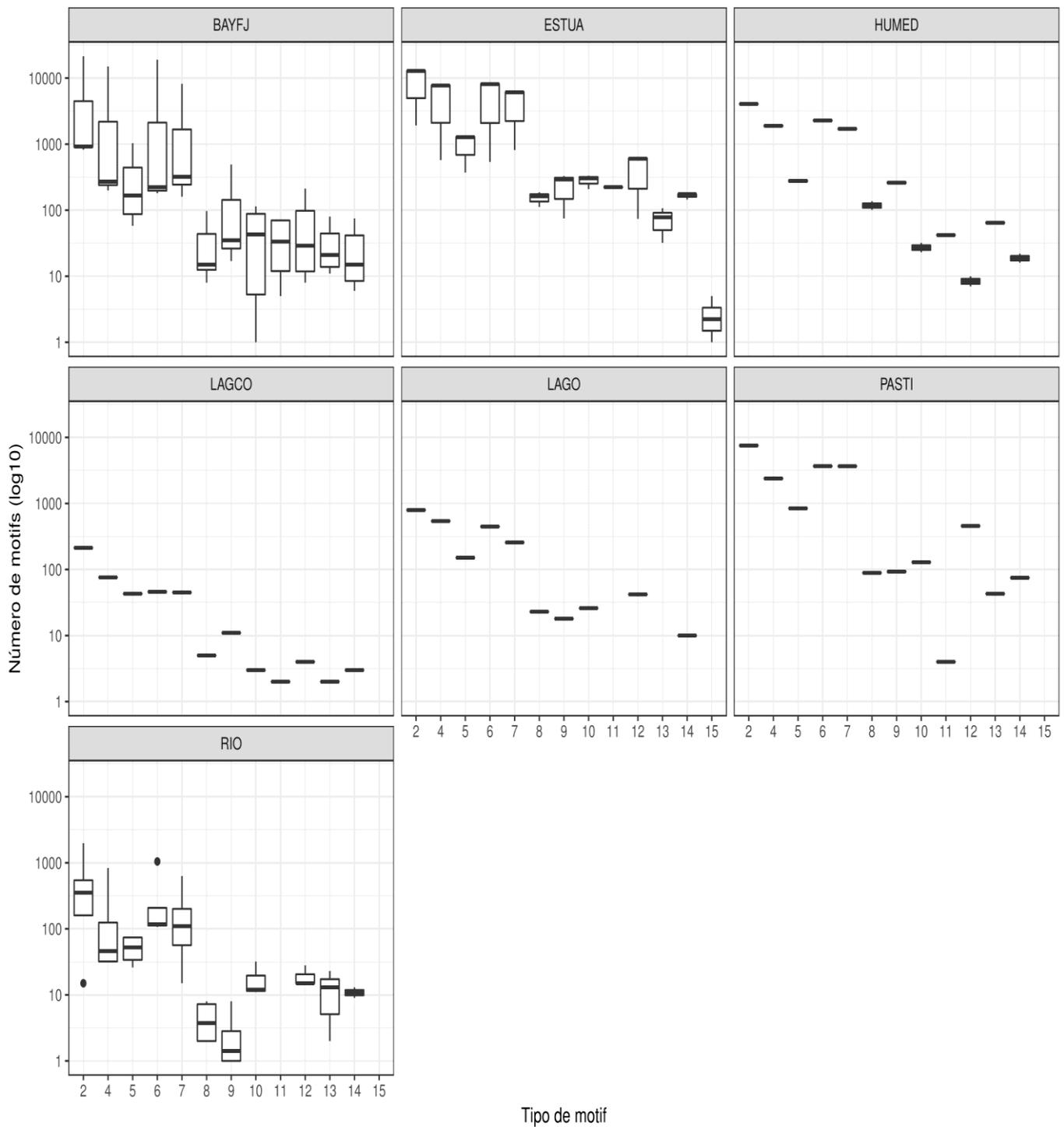


Figura 19. Número de motivos identificados en las redes tróficas de carbono de acuerdo con el tipo de ecosistema. BAYFJ: Bahía/Fiordo, ESTUA: Estuario, HUMED: Humedal, LAGCO: Laguna Costera, LAGO: Lago, PASTI: Pastizal y RIO: Río. Al número de motivos se le aplicó el logaritmo para que así quedara una representación gráfica mejor.

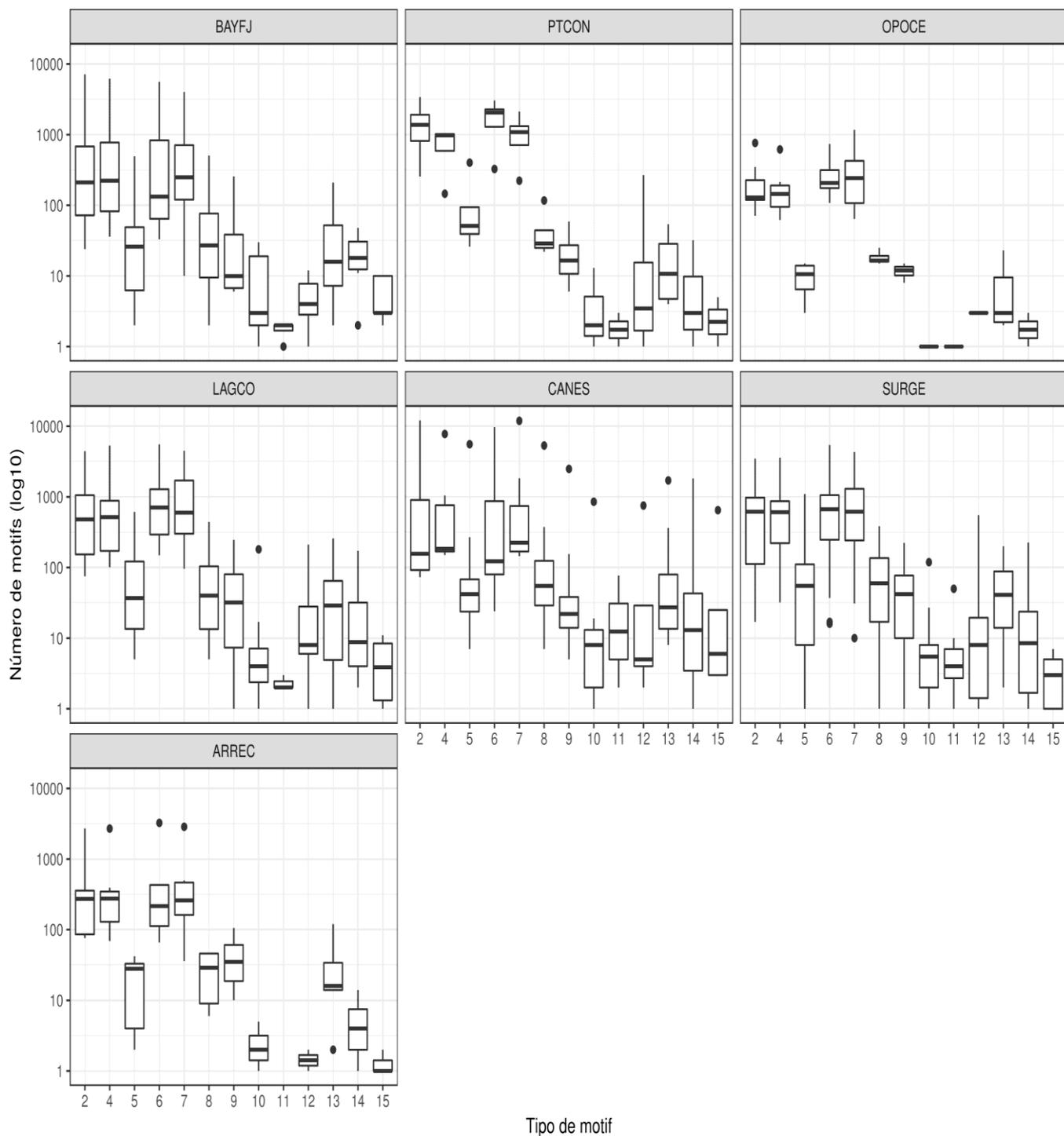


Figura 20. Número de motifs identificados en las redes tróficas de modelos Ecopath de acuerdo al tipo de ecosistema. ARREC: Arrecifes, BAYFJ: Bahía/Fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: Laguna Costera, OCEAB: Océano Abierto, PTCO: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia. Al número de motifs se le aplicó el logaritmo para que así quedara una representación gráfica mejor.

Tabla 6. Motifs identificados en las redes tróficas de carbono por tipo de ecosistema. Valor superior es la media de la muestra y el inferior la desviación estándar.

TIPO MOTIF	TIPO DE ECOSISTEMA							GENERAL
	BAYFJ	ESTUA	HUMED	LAGCO	LAGO	PASTI	RIO	
	6684.1 73,1	9216.0 6321.2	4061.5 16.3	213.0 —	796.0 —	7540.5 24.7	675.3 884.3	5067.8 6768.0
	4418.9 7111.0	5361.7 4146.3	1894.0 52.3	76.0 —	542.0 —	2391.5 13.4	241.3 396.2	2858.6 4684.2
	376.6 443.5	983.3 530.5	278.0 18.4	43.0 —	151.0 —	843.0 0.0	52.8 24.9	411.7 450.6
	5535.6 9099.2	5619.3 4401.0	2282.0 59.4	46.0 —	447.0 —	3679.5 2.1	347.3 466.5	3470.6 5815.9
	2490.0 3797.4	4373.3 3080.3	1705.0 26.9	45.0 —	257.0 —	3670.5 13.4	217.8 280.0	2123.7 2803.7
	36.7 339.4	154.0 38.3	119.0 25.5	5.0 —	23.0 —	89.0 0.0	4.8 3.2	59.1 60.0
	159.7 222.4	232.0 137.2	261.0 12.7	11.0 —	18.0 —	93.0 1.4	3.0 3.4	128.2 162.3
	50.1 49.9	282.0 64.9	27.5 6.4	3.0 —	26.0 —	129.0 0.0	13.8 13.3	79.7 99.8
	23.0 32.6	149.0 129.1	42.0 0.0	2.0 —	—	4.0 0.0	0.0 0.0	35.1 68.4
	75.3 93.0	432.3 310.5	8.5 2.1	4.0 —	42.0 —	457.0 0.0	14.5 11.4	143.0 212.4
	34.9 30.9	72.3 37.8	64.5 2.1	2.0 —	—	43.0 0.0	9.5 10.7	35.8 32.3
	30.1 31.2	165.0 17.3	19.0 4.2	3.0 —	10.0 —	75.0 0.0	5.5 6.6	46.5 57.9
		2.0 2.6						0.3 1.1

Tabla 7. Motifs identificados en las redes tróficas Ecopath por tipo de ecosistema. Valor superior es la media de la muestra y el inferior la desviación estándar.

TIPO MOTIF	TIPO DE ECOSISTEMA							GENERAL
	ARREC	BAYFJ	CANES	LAGCO	OCEAB	PTCON	SURGE	
	1856 4152.9	826.4 1793.3	1610.8 1320.2	242.9 246.6	916.9 1123.9	717.6 763.2	564.6 957.1	844.9 1523.9
	1293.8 2637	812.9 1551.8	784.5 427.7	200.4 191.4	946.9 1328.8	717 686.4	572.4 947.0	769.2 1178.3
	752.3 1949.7	54.6 125.9	132.8 180	8.6 5.9	99.4 157.4	72.3 163.7	15.6 18.1	120.9 560.5
	1511.9 3341.8	809.7 1461.9	1873.3 1131.9	298.4 226.2	1231.3 0.0	955.3 1085.8	663.1 1153.1	991.3 1447.0
	1906.1 4092.7	657.6 1014	1131 780	364.4 387.1	1102.7 1163.6	894.5 872.5	634.6 997.0	926.4 1425.2
	745 1856.8	61.3 130.6	49.3 45.4	15.6 7.7	91.3 131.7	64.3 80.0	19.6 20.8	114.0 527.9
	343.3 868.7	27.7 76	24.8 23.6	6.7 6.6	58.1 76	45.7 54.9	21.6 39.4	63.0 248.2
	111.9 299.9	3.7 8.8	4 6.1	0.3 0.5	14.2 44.7	5.9 18.0	1.1 1.9	14.3 86.3
	9.9 27.1	0.5 0.8	1 1.4	0.1 0.4	0.4 1.0	2.1 7.6	0.0 0.0	1.9 9.1
	99.3 264.7	2.6 3.9	69 132	0.4 1.1	21.4 53.1	18.4 80.9	0.4 0.8	22.3 96.5
	276.4 592	33.6 61.6	21.5 23.4	6.7 8.5	54.8 78.0	47.3 55.4	26.6 42.9	59.1 176.4
	248.1 638.5	10.3 15.4	9.0 15.4	0.6 1.1	18.6 42.8	12.9 34.3	2.7 5.2	30.0 181.3
	85.8 227.7	1.9 3.5	1.5 2.4		1.9 3.6	1.4 2.3	0.6 0.8	7.9 63.9

6.4 Indicadores funcionales del ecosistema

Con la información utilizada para crear la red trófica de la plataforma continental de Texas, no fue posible calcular los indicadores funcionales. Para las redes tróficas de carbono, se utilizaron tres indicadores: Flujos Totales, Biomasa Total e Índice de Conectancia. Se realizó una prueba de correlación de Spearman para explorar si existe relación entre estos y la presencia de los subgrupos en las redes tróficas. Se encontró que ni cliques, ni comunidades o el valor de modularidad tuvieron relación con los indicadores funcionales (Figura 21).

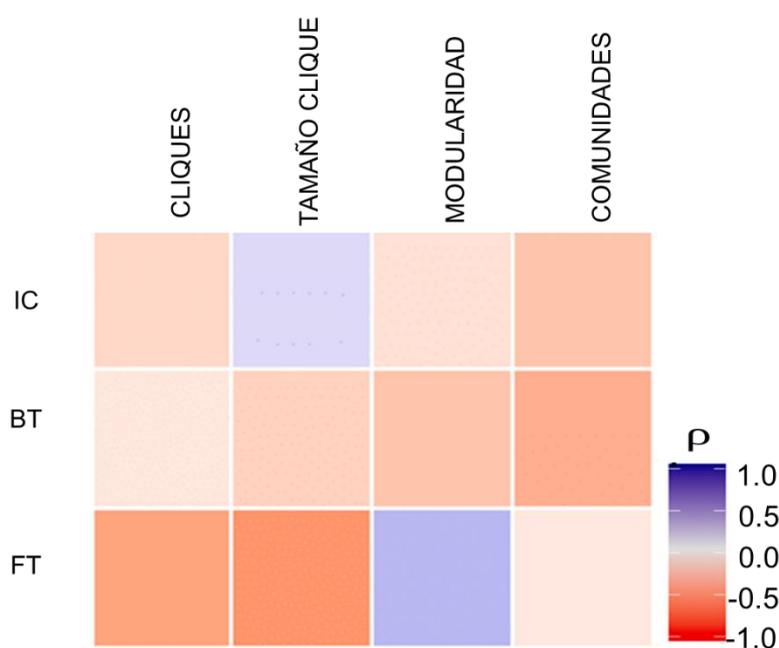


Figura 21. Correlación lineal de Spearman de los diferentes subgrupos y modularidad en relación con los tres indicadores funcionales de los ecosistemas. IC: Índice de Conectancia, BT: Biomasa Total y FT: Flujos Totales

En las redes tróficas Ecopath, se utilizaron 22 indicadores (ver métodos) para correlacionarlos con la presencia de los subgrupos. Para ello se aplicó una correlación de Spearman cuyo resultado fue que no existe relación lineal entre los indicadores y los subgrupos (Figura 22), es decir que la presencia de los subgrupos no depende de los indicadores funcionales de cada ecosistema.

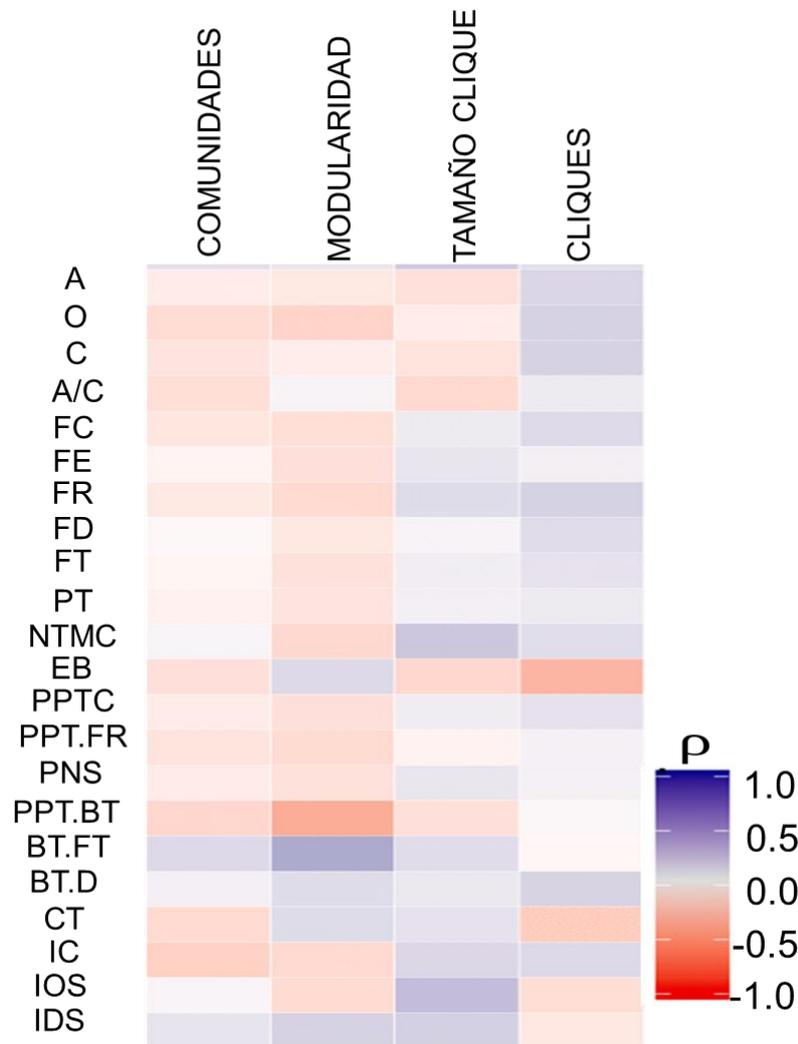


Figura 22. Correlación lineal de Spearman de los diferentes subgrupos y modularidad en relación con los veintidós diferentes indicadores funcionales de los ecosistemas. FT: Flujos Totales, FC: Flujos de Consumo, FE: Flujos de Exportación, FD: Flujos a Detritus, FR: Flujos a Respiración, PT: Producción Total, NTMC: Nivel Trófico Medio de Capturas, EB: Eficiencia Bruta, PNS: Producción Neta del Sistema, PPTC: Producción Primaria Total Calculada, PPT/RT: Producción Primaria Total/Respiración Total, PPT/BT: Producción Primaria Total/Biomasa Total, BT/FT: Biomasa Total/Flujos Totales, BT: Biomasa Total (sin detritus), CT: Capturas Totales, IC: Índice de Conectividad, IOS: Índice de Omnivoría del Sistema, ID: Índice de Diversidad de Shannon, A. Ascendencia, C: Capacidad de Desarrollo, O: Overhead y A/C: Organización.

7. DISCUSIÓN

El estudio de las redes tróficas se utiliza para conocer el funcionamiento y la estructura de un ecosistema, y en las últimas décadas se ha incrementado el uso del análisis de redes para ese fin. En este estudio se usaron tres tipos de redes tróficas: a) modelo basada en las relaciones depredador-presa con información de estudios de dieta; b) modelos de flujos de carbono y c) modelos con enfoque Ecopath y los resultados mostraron ser similares en todos los tipos de modelos usados.

El análisis realizado fue útil para evidenciar que aquellos ecosistemas que están estructurados en subgrupos tienen mayor probabilidad de ser estables (Pimm & Walton, 1980). La presencia de estos subgrupos se ha relacionado con estabilidad no solo en redes tróficas, si no también se han estudiado para evitar la propagación de enfermedades, la propagación de incendios forestales y para evitar crisis económicas que pasen de un país a otro (May et al., 2008).

En este estudio, se identificaron tres diferentes tipos de subgrupos en modelos de redes tróficas. Posteriormente se analizó si existe algún patrón que determine la presencia de dichos grupos en función al tipo de ecosistema que representan, a la latitud en la que se localizan o bien si presentan alguna relación con sus indicadores funcionales.

En cuanto a los cliques mayores, se encontró que estos se pudieron identificar en dos de los tres tipos de redes tróficas (redes de carbono y redes Ecopath). Para la red de la plataforma continental de Texas, los cliques no pudieron ser identificados debido a que no se contó con información de las relaciones tróficas de las presas; i.e. no todos los miembros del grupo están conectados entre ellos (presas desconectadas de sus depredadores; Luce & Perry, 1949).

En los dos tipos de redes en las que sí se identificaron estos subgrupos, se encontró que, sin importar el tipo de red, ambos presentaron similar número de cliques mayores. Estos, a su vez, estuvieron formados por un número similar de grupos de especies. De acuerdo al concepto de clique (todos sus miembros

deben de estar unidos entre sí), se esperaría que estos estuvieran formados por grupos de especies de niveles tróficos similares, lo que es consistente con lo reportado por Abascal-Monroy et al. (2016). Tanto el número de cliques, como el número de nodos que estos los conforman, fueron similares entre todos los diferentes tipos de ecosistemas de los dos tipos de redes tróficas, por lo que esto nos indica que la presencia de los cliques no tienen alguna relación con el tipo de ecosistema o latitud de las diferentes redes tróficas utilizadas en el presente trabajo.

En el caso de las comunidades, se identificaron de dos a cinco comunidades en los tres tipos de redes. El número de comunidades que se identificaron en todas los tipos de redes tróficas está dentro del rango de lo que otros autores han reportado. Por ejemplo, Krause et al. (2003) sugirieron que el número de compartimentos en una red trófica oscila entre dos y cinco, con diferentes niveles de agregación, es decir que cada uno está formado por diferente número de grupos funcionales.

Se ha reportado que, a mayor número de comunidades, los ecosistemas tendrán mayor persistencia a las perturbaciones. Las comunidades y la complejidad de estas están directamente relacionadas con el incremento de la persistencia a largo plazo (Stouffer et al 2011). El número de comunidades identificadas en el presente trabajo es relativamente alto, lo que sugiere que los ecosistemas que estudiamos tienen mayor persistencia a las perturbaciones. Esto coincide con lo reportado por Rezende et al. (2009) y Zetina-Rejon et al. (2015). Estos autores reportaron que la característica importante para la identificación de las comunidades es la intensidad de la conexión entre los grupos de especies que las conforman. El número de comunidades identificadas en el presente trabajo fue similar para todas las redes tróficas, sin importar el tipo de ecosistema o latitud que estas representan, por lo que esto nos sugiere que al igual que en el caso de los cliques, este otro tipo de subgrupo tampoco tiene alguna relación con el tipo de ecosistema o latitud.

En cuanto a la modularidad, se encontró que las relaciones tróficas dentro de cada comunidad son entre 5% y 60% más intensas dentro de las comunidades

que entre de ellas. Newman & Girvan (2004) reportaron que, si las interacciones dentro de las comunidades fueran aleatorias, los valores de modularidad tenderían a cero. Esto sugiere que las comunidades identificadas en este estudio son significativas, ya que la mayoría de los ecosistemas reportaron valores mayores de 0.2, el cual representa un valor medio de modularidad de acuerdo a un estudio realizado a 15 modelos de redes tróficas (Stouffer & Bascompte, 2011).

Cabe destacar que el número de modelos de carbono es mucho menor que los de Ecopath, y que para algunos tipos de ecosistemas solo se tiene una red. Así, tal vez la falta de relación entre la modularidad con atributos como la latitud se deba a este limitado número de modelos. Aún así, los valores de modularidad de los modelos de redes de carbos oscilan en rangos similares a los observados para los modelos Ecopath. No existen estudios en los que se haya analizado si el tipo de ecosistema se relaciona de alguna manera con la modularidad. Los resultados de este estudio son concluyentes indicando que ni el tipo de ecosistema ni la latitud tiene relación con la modularidad.

Newth (2005) realizó una comparación de redes tróficas de diferentes latitudes, reportando que las de zonas tropicales presentan el mayor número de comunidades y los valores más altos de modularidad. El autor concluye que esto se puede deber a que en esta zona hay mayor productividad. Sin embargo, en el presente estudio no se encontró este patrón; los valores de modularidad y de comunidades en las tres diferentes zonas latitudinales son estadísticamente iguales. Esta discrepancia puede deberse a que, en este estudio, las interacciones entre especies dentro de los modelos toman en cuenta la intensidad de los flujos tróficos, mientras que Newth (2005) considera las interacciones como binarias. No obstante, al analizar a detalle los resultados de Newth (2005) se puede observar que la relación que sugiere no es clara (Figura 23); los ecosistemas de zonas tropicales no son los que presentan un mayor valor de modularidad. Además, es posible notar que los valores reportados por Newth (2005) caen dentro del rango de variabilidad observado en este estudio.

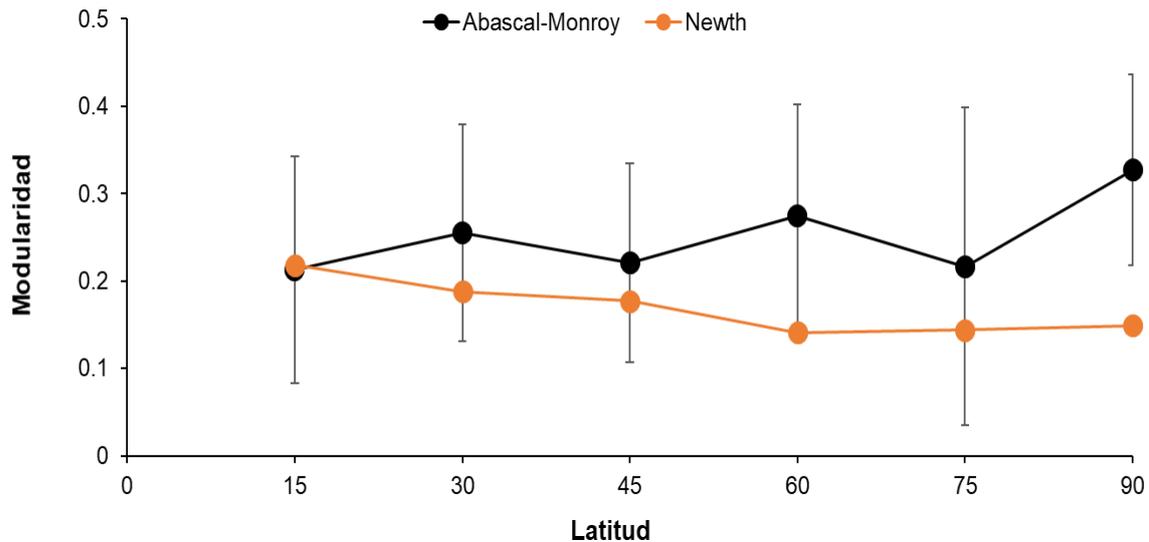


Figura 23. Grafica que presenta la comparación de lo reportado por Newth (2005) y los datos encontrados en el presente trabajo. Las barras de error se observan de color gris.

En lo que respecta a los motifs (patrones de conexiones más frecuentes que se presentan en una red) se identificaron cuatro tipos como los más frecuentes (todos de tres conexiones) y dos en la red de Texas. Estos resultados coinciden con lo reportado por Milo et al. (2002), quienes encontraron que, para las redes tróficas, los motifs más frecuentes son los de tres conexiones, particularmente el que presenta forma de cadena (Figura 24). Los tipos de motifs encontrados más frecuentes en este trabajo sugieren un flujo de energía entre depredador-presa y depredador de primer orden-depredador de segundo orden, es decir omnivoría. En este sentido se ha mencionado que los motifs más frecuentes que se encuentran en diferentes tipos de redes ayudan a que el sistema sea estable y persistente (Allesina, 2007). Si este tipo de motifs indica omnivoría y esta es una característica común en redes tróficas, pudiera interpretarse que contribuye a la estabilidad, independientemente del tipo de ecosistema.

Se han reportado que los tipos de motifs difieren dependiendo de la naturaleza de la red. Por ejemplo, las redes tróficas tuvieron motifs diferentes a las redes genéticas o la World Wide Web, pero que a su vez presentaban un motif en común con las redes neuronales (Milo et al., 2002). Por lo que, a pesar de constituir elementos tan diferentes como biomoléculas dentro de una célula y conexiones sinápticas entre neuronas, sugiere que los motifs se encuentran en

cualquier tipo de red efectuando procesos particulares relativos a la estabilidad. Yeang et al. (2012) estudiaron la presencia de motifs en redes como el internet, web blogs y redes tróficas, encontrando que motifs de tres nodos son más frecuentes en éstas últimas. La explicación que dan es que este tipo de red está claramente dividida en niveles tróficos, lo cual no sucede en los otros tipos de redes.

En cuanto por tipo de ecosistema, se encontraron los mismos tipos de motifs, y a su vez el que apareció con menor frecuencia fue el mismo para todos los tipos de ecosistemas. Por ello se puede deducir que, al igual como ha sido reportado en otros casos, los motifs surgen en las redes independientemente de las características o detalles específicos que estas presenten (Stouffer et al., 2007).

Network	Nodes	Edges	N_{real}	$N_{rand} \pm SD$	Z score	N_{real}	$N_{rand} \pm SD$	Z score	N_{real}	$N_{rand} \pm SD$	Z score
Gene regulation (transcription)				Feed-forward loop			Bi-fan				
<i>E. coli</i>	424	519	40	7 ± 3	10	203	47 ± 12	13			
<i>S. cerevisiae</i> *	685	1,052	70	11 ± 4	14	1812	300 ± 40	41			
Neurons				Feed-forward loop			Bi-fan			Bi-parallel	
<i>C. elegans</i> †	252	509	125	90 ± 10	3.7	127	55 ± 13	5.3	227	35 ± 10	20
Food webs				Three chain			Bi-parallel				
Little Rock	92	984	3219	3120 ± 50	2.1	7295	2220 ± 210	25			
Ythan	83	391	1182	1020 ± 20	7.2	1357	230 ± 50	23			
St. Martin	42	205	469	450 ± 10	NS	382	130 ± 20	12			
Chesapeake	31	67	80	82 ± 4	NS	26	5 ± 2	8			
Coachella	29	243	279	235 ± 12	3.6	181	80 ± 20	5			
Skipwith	25	189	184	150 ± 7	5.5	397	80 ± 25	13			
B. Brook	25	104	181	130 ± 7	7.4	267	30 ± 7	32			
Electronic circuits (forward logic chips)				Feed-forward loop			Bi-fan			Bi-parallel	
s15850	10,383	14,240	424	2 ± 2	285	1040	1 ± 1	1200	480	2 ± 1	335
s38584	20,717	34,204	413	10 ± 3	120	1739	6 ± 2	800	711	9 ± 2	320
s38417	23,843	33,661	612	3 ± 2	400	2404	1 ± 1	2550	531	2 ± 2	340
s9234	5,844	8,197	211	2 ± 1	140	754	1 ± 1	1050	209	1 ± 1	200
s13207	8,651	11,831	403	2 ± 1	225	4445	1 ± 1	4950	264	2 ± 1	200
Electronic circuits (digital fractional multipliers)				Three-node feedback loop			Bi-fan			Four-node feedback loop	
s208	122	189	10	1 ± 1	9	4	1 ± 1	3.8	5	1 ± 1	5
s420	252	399	20	1 ± 1	18	10	1 ± 1	10	11	1 ± 1	11
s838‡	512	819	40	1 ± 1	38	22	1 ± 1	20	23	1 ± 1	25
World Wide Web				Feedback with two mutual dyads			Fully connected triad			Uplinked mutual dyad	
nd.edu§	325.729	1.46e6	1.1e5	2e3 ± 1e2	800	6.8e6	5e4 ± 4e2	15.000	1.2e6	1e4 ± 2e2	5000

Figura 24. Motifs identificados en redes biológicas y tecnológicas. Se muestran los números de los nodos y los conexiones de cada red. Para cada motif, N_{real} es la frecuencia de aparición en la red real y N_{rand} es la frecuencia en las redes aleatorias (Milo et al 2002).

Anteriormente se creía que la omnivoría en redes tróficas era un factor de desestabilización. De acuerdo con Pimm & Lawton (1978) y Pimm (1982) un incremento en la omnivoría ocasiona un incremento en la conectancia y esto origina que la estabilidad disminuya. Sin embargo, en años recientes y con la ayuda de nuevos enfoques de modelación, se ha demostrado que la omnivoría contribuye a la estabilidad de las redes tróficas (Fagan, 1997; Holoyak & Sachvev, 1998, Lalonde et al.,1999; Emerson & Yearsley, 2004; Thompson et al.2007; Namba et al, 2008). Para llegar a estas conclusiones, se realizaron simulaciones en las cuales removían los omnívoros, y se encontró que se presentaba una reducción de estabilidad tanto a nivel local (comunidad) como global (red) debido a que las conexiones se hacían débiles y esto afecta de manera negativa a la estabilidad. Por ello, se sugiere que de forma general la omnivoría contribuye de manera positiva a la estabilidad y persistencia de la red, ofreciendo un mecanismo potencial regulador que ayuda a reducir la severidad o duración de una perturbación (Vandermeer, 2006).

Thompson et al. (2007) concluyeron que la omnivoría distribuye los efectos del control de flujos tróficos de arriba hacia abajo (*top-down*) a través de la red, reduciendo la probabilidad de presencia de cascadas tróficas. La omnivoría se relaciona con la presencia de enlaces fuertes (Bascompté et al., 2005), por lo que a medida que el tamaño de las cadenas tróficas aumenta, la omnivoría se vuelve más frecuente, propagando los efectos en los principales depredadores. En una red trófica donde la omnivoría se presenta con frecuencia, los consumidores generalistas son más eficientes que los especialistas (McCann & Hastings, 1997). Stouffer et al (2007) reportaron que la omnivoría en redes tróficas ocurre de manera más frecuente que lo que se esperaría al azar, concluyendo que esta representa un componente significativo en la estructura de la red trófica. Monteiro & Del Bianco-Faria (2016) reportaron que la omnivoría se presenta de manera frecuente en cualquier tipo de red, ya sea acuática o terrestre y aun cuando estos ecosistemas sufren alguna perturbación esta sigue presente.

En cuanto al funcionamiento de los ecosistemas marinos, se ha reportado que los arrecifes tienden a ser diferentes al resto y estos no son tan diferentes entre sí. Heymans et al. (2004) realizaron una comparación entre 23 indicadores funcionales con la latitud y tipo de ecosistema, encontrando una relación positiva entre la latitud y el Nivel Trófico Promedio de las Capturas. Por otra parte, los arrecifes, plataformas y lagunas costeras presentan valores más altos de flujos totales y biomasa total, lo que sugiere que no hay relación entre la latitud y los indicadores funcionales en esos ecosistemas. En el presente trabajo se encontró que los indicadores funcionales no influyen en la formación de subgrupos. Es decir, que a pesar de que las redes tróficas marinas presentan muchas similitudes en cuanto a la forma de estructurarse, los subgrupos no se relacionan con los indicadores seleccionados.

Takemoto (2013) analizó redes genéticas y enzimáticas para poner a prueba la hipótesis que la variabilidad ambiental influye en la formación de comunidades. En este estudio, se encontró que el aumento en la modularidad no se relaciona con la variabilidad del hábitat, sino con el crecimiento poblacional de las especies. En este sentido, pareciera que la estructuración de los subgrupos en redes biológicas debe estar más relacionado con características intrínsecas (crecimiento) de los elementos que forman parte de las redes, que con la variabilidad ambiental. Se apoya la idea de que los factores que pueden influir en la variabilidad ambiental, como la ubicación geográfica de los ecosistemas, y por extensión la latitud, y tipo de ecosistema, no influyen en la estructuración de los subgrupos en las redes tróficas.

Se han identificado diferentes tipos de subgrupos, sin importar la naturaleza de las redes (Girvan & Newman, 2002; May et al 2008; Rezende et al., 2009, Guimera et al., 2010, Takemoto, 2013). Sin embargo, pocos estudios se han enfocado a analizar las razones de su presencia en las redes tróficas (Pimm & Lawton, 1980; Cohen et al 1993; Cohen et al., 2003; Stouffer et al., 2005; Allesina et al., 2009). Más aún, la mayoría de estos estudios han utilizado un número reducido de casos de estudio. Respecto a redes tróficas, existe solo el estudio de Newth (2005) quien analiza la relación de estos subgrupos y la modularidad

con el tipo de ecosistema y latitud, pero sus evidencias no parecen ser contundentes; además utiliza pocos casos de estudio para su análisis.

Los resultados de este estudio confirman la ubicuidad de subgrupos en redes tróficas de ecosistemas marinos. Valladores et al. (2012) analizaron los cambios en dos redes tróficas diferentes ante la pérdida de hábitat; encontraron que, a pesar de la disminución, los subgrupos persisten. Lo anterior sugiere que las redes tróficas estructuradas en subgrupos, promueven la estabilidad de los ecosistemas, lo que es consistente con lo mencionado por otros autores (Raffaelli & Hall, 1992). Este mayor número de subgrupos es característico de ecosistemas acuáticos, en los que hay un mayor impacto de consumidores (depredadores) hacia productores primarios que los terrestres. En cambio, en ecosistemas terrestres las conexiones entre los consumidores y los demás recursos tienden a ser más débiles (Monteiro & Del Bianco Faria, 2016).

Dado que los motifs se caracterizan por su conectividad e intercambio de energía (Bodin & Tengö, 2012), en las redes tróficas su presencia dependería de la estructura y magnitud de los flujos de energía, más no del tipo de ecosistema. Neutel et al. (2002) y Thompson et al. (2007) comprobaron que la presencia de conexiones de mayor intensidad contribuye al origen de subgrupos en las redes. Esto coincide con Bodin et al. (2014) quienes concluyen que, para la formación de subgrupos, la principal característica es que sus nodos o actores (grupos de especies) presenten conexiones fuertes y existan interconexiones entre ellos. McCann (2007) concluye que el estudio de la modularidad y subgrupos son una parte relevante de las propiedades estructurales de una red y que estos son procesos generalizados. Además se sabe que redes complejas de cualquier tipo que ocurren en la naturaleza, comparten características globales, siendo la presencia de subgrupos una de ellas.

Se ha sugerido que la función de los subgrupos es prevenir la propagación de perturbaciones en las redes tróficas (Ruiz-Moreno et al., 2006). Los subgrupos aíslan los efectos en cascada y amortiguan la propagación de la perturbación en toda la red trófica, i.e. aumentan la resiliencia (Stouffer & Bascompte, 2011). Este tipo de análisis han sido aplicados a casos de incendios forestales, en los que la

estructura en parches o subgrupos de vegetación, evitan que se propaguen (Seric et al., 2011). Este concepto también se ha utilizado en el área financiera. Gracias a la detección temprana de estos subgrupos, es posible limitar o detener la propagación de una crisis económica de un país a otro (May et al., 2008). En este sentido, la identificación de subgrupos y su composición, podría ser útil en el entendimiento del papel de las especies y en el diseño de planes de gestión o conservación de los recursos. Zetina-Rejón et al. (2015) sugiere que se debe poner atención a aquellos subgrupos de menor tamaño (que incluyan menos especies) ya que, si alguna de ellas disminuye en biomasa, podría comprometer el subgrupo completo y afectar la resiliencia del ecosistema.

8. CONCLUSIONES

Los subgrupos identificados en los diferentes tipos de redes tróficas se presentaron de manera recurrente, solo con diferencias en cuanto a su complejidad (tamaño y topología), confirmando que su presencia generalizada debe estar relacionada con el funcionamiento de los ecosistemas marinos.

La presencia de subgrupos en las redes tróficas no fue diferente por tipos de ecosistemas, ni se relacionó con su latitud ni funcionamiento. La principal característica de los subgrupos es una conexión fuerte entre sus componentes (especies), lo cual parece ser un predictor de estabilidad independientemente del tipo de ecosistema.

A pesar de haber sido reportado, que en latitudes tropicales las redes tróficas presentan mayores subgrupos porque tienen mayor diversidad de especies, no se encontró evidencia de ello en este estudio, ya que a diferentes latitudes todas las redes tróficas presentaron tipos de subgrupos similares. El tamaño, grado de cohesión y topología de los subgrupos tampoco tuvieron alguna relación con el tipo, latitud o funcionamiento de los ecosistemas marinos.

La recurrencia de ciertas topologías en los subgrupos permite establecer que la omnivoría entre distintos niveles tróficos es un atributo común en los ecosistemas marinos, lo que sugiere que esta tiene un papel importante en funcionamiento de los ecosistemas marinos.

9. BIBLIOGRAFIA

- Abascal-Monroy, I. M., Zetina-Rejón, M. J., Escobar-Toledo, F., López-Ibarra, G. A., Sosa-López, A., & Tripp-Valdez, A. 2016. Functional and structural food web comparison of Terminos Lagoon, Mexico in three periods (1980, 1998, and 2011). *Estuaries and Coasts*, 39(4), 1282-1293.
- Abascal-Monroy, Isaura Michelle. 2014. Comparación temporal del estado de la red trófica de la Laguna de Términos, Campeche, México durante 1980, 1998 y 2011. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, México. 125pp.
- Alba, R. D. 1973. A graph-theoretic definition of a sociometric clique. *Journal of Mathematical Sociology*, 3(1), 113-126.
- Allesina, S., & Pascual, M. 2009. Food web models: a plea for groups. *Ecology letters*, 12(7), 652-662.
- Allesina, S., Tang, S., 2013. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483, 205–208.
- Almaas E., A. Vázquez & A.L. Barabási. 2007. Scale-free networks in biology. In: *Biological Networks*. Ed. World Scientific. Vol. 3. pp. 1-19.
- Almunia, J., G. Basterretxea, J. Aristegui, and R.E. Ulanowicz. (1999) Benthic-Pelagic switching in a coastal subtropical lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:363-384.
- Alon, U. 2007. Network motifs: theory and experimental approaches. *Nature Reviews Genetics*, 8(6), 450-461.
- Anderson, W. W., & Lindner, M. J. 1941. Notes on the flatfish *Engyophrys sentus* Ginsburg. *Copeia*, 1941(1), 23-27.

- Arabie, P., Hubert, L. J., & Schleutermann, S. 1990. Blockmodels from the bond energy approach. *Social Networks*, 12(2), 99-126.
- Baird D. & Ulanowicz R.E. 1989 The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs* 59:329-364
- Baird, D., J. Luczkovich and R. R. Christian. (1998) Assessment of spatial and temporal variability in ecosystem attributes of the St Marks National Wildlife Refuge, Apalachee Bay, Florida. *Estuarine, Coastal, and Shelf Science* 47: 329-349.
- Balasundaram, B., S. Butenko & Trukhanov, S. 2005. Novel approaches for analyzing biological networks. *Journal of Combinatorial Optimization*, 10(1), 23-39.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*, 325 (5939), 416.
- Baughman, J. L. 1941. Notes on the Sailfish, *Istiophorus americanus* (Lacépède), in the Western Gulf of Mexico. *Copeia*, 33-37.
- Baughman, J. L. 1943. The lutianid fishes of Texas. *Copeia*, 1943 (4), 212-215.
- Beaver, C. R. 2003. Fishery productivity and trophodynamics of platform artificial reefs in the northwestern Gulf of Mexico. PhD thesis, Texas A&M University, USA. 145pp.
- Bodin, Ö., & Tengö, M. 2012. Disentangling intangible social–ecological systems. *Global Environmental Change*, 22(2), 430-439.
- Borgatti S.P. & P.C. Foster. 2003. The network paradigm in organizational research: A review and typology. *Journal of management* 29 (6) 991.

- Borgatti S.P., Everett, M.G. & Johnson, J.C. 2013. *Analyzing Social Networks*. Ed. Sage. pp 296.
- Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Shirey, P. R. 1990. LS sets, lambda sets and other cohesive subsets. *Social Networks*, 12(4), 337-357.
- Bornholdt, S., & Schuster, H. G. (Eds.). 2002. *Handbook of Graphs & Networks*. Berlin: Wiley-Vch.
- Bradley, E., & Bryan, C. E. 1975. Life history and fishery of the Red Snapper (*Lutjanus campechanus*) in the northwestern Gulf of Mexico 1970-1974. *Gulf Carib. Fish. Inst. Proc.* 27: 77-106.
- Cattin, M.F., Bersier, L.F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R. & Gabriel, J.P. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427, 835–839.
- Christensen V., Walters C. & Pauly D. 2005. *Ecopath with Ecosim: A User's guide*. Vancouver, BC: Fisheries Centre, University of British Columbia. 154pp. P
- Cohen, J., Pimm, S., Yodzis, P. & Saldaña, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J. Anim. Ecol.*, 62, 67–78.
- Cohen, J.E., Jonsson, T. & Carpenter, S.R. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100, 1781–1786.
- Colléter M., Valls, A., Guitton, J., Morissette, L., Arreguín-Sánchez, F. Christensen, V., Gascuel, D. & Pauly, D. 2013. EcoBase: a repository solution to gather and communicate information from EwE models. *Fisheries Centre Research Reports*. 21:1.

- Collins, R. 1988. Theoretical sociology. Harcourt College Pub.
- Correll, D. (Unpublished manuscript) Smithsonian Institute, Chesapeake Bay Center for Environmental Research, Edgewater, Maryland 21037-0028 USA.
- Csardi, G., & Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695(5), 1-9.
- Csardi, G., & Nepusz, T. 2015. igraph: Network analysis and visualization. R package version, 1(0).
- Divita, R., M. Creel & P.F. Sheridan. 1983. Foods of coastal fishes during brown shrimp *Penaeus aztecus*, migration from Texas estuaries (June - July 1981). *Fish. Bull., U.S.* 81: 396-404.
- Dorogovtsev, S. N., Goltsev, A. V., Mendes, J. F., & Samukhin, A. N. 2003. Spectra of complex networks. *Physical Review E*, 68(4), 046109.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology*, 5, 558–567.
- Emmerson, M., & Yearsley, J. M. 2004. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1537), 397-405.
- Fagan, W. F. 1997 Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am. Nat.* 150, 554–567.
- Felder, D. L. 1973. A Record of *Pinnixa Lunzi* Glassell (Decapoda, Pinnotheridae) from off the coast of Texas, USA. *Crustaceana*, 24(1), 148-149.

- Finucane, J.H., C.B. Grimes and S.P. Naughton. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel off the southeastern United States. *N.E. Gulf Sci.* 11(2): 145-153.
- Fotheringham, N. 1976. Effects of offshore oil field structures on their biotic environment: benthos and plankton. Environmental assessment of an active oil field in the northwestern Gulf of Mexico, 1977, 487-549.
- Frank, K. A. 1995. Identifying cohesive subgroups. *Social networks*, 17(1), 27-56.
- Frank, K. A. 1996. Mapping interactions within and between cohesive subgroups. *Social Networks*, 18(2), 93-119.
- Frank, K. A., & Yasumoto, J. Y. 1998. Linking action to social structure within a system: Social capital within and between subgroups 1. *American journal of sociology*, 104(3), 642-686.
- Freeman, L. C. 1984. The impact of computer based communication on the social structure of an emerging scientific specialty. *Social networks*, 6(3), 201-221.
- Freeman, L. C. 1992. The sociological concept of "group": An empirical test of two models. *American journal of sociology*, 98(1), 152-166.
- Friedkin, N. E. 1984. Structural cohesion and equivalence explanations of social homogeneity. *Sociological Methods & Research*, 12(3), 235-261.
- Gallaway, B.J. and L.R. Martin. 1980. Effect of gas and oil field structures and effluents on pelagic and reef fishes, and demersal fishes and macrocrustaceans. In: Jackson, W.B. and P. Wilkens (eds.), Environmental assessment of an active oil field in the northwestern Gulf of Mexico. Volume III. NOAA Annual Report to EPA, Project Number EPA-IAG-DS-E693-EO. 49p.

- Gallaway, B.J., M.F. Johnson, R.L. Howard, L.R. Martin & G.S. Boland. 1979. A study of the effects of Buccaneer oil field structures and associated effluents on biofouling communities and the Atlantic spadefish (*Chaetodipterus faber*). In. Jackson, W.B. (ed.), Environmental assessment of an active oil field in the northwestern Gulf of Mexico, 1977-1978. Volume II. Data Management and Biological Investigations. NOAA Annual Report to EPA, Project Number EPA-IAG-DS-E693-EO. NOAA, NTIS Accession No. PB80165970.
- Girvan, M., & Newman, M. E. 2002. Community structure in social and biological networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 99(12), 7821-7826.
- Guimerá, R., Sales-Pardo, M., Amaral, L.A.N. 2007. Module identification in bipartite and directed networks. *Phys Rev E Stat Nonlin Soft Matter Phys* 76, 036102.
- Guimerá, R., Stouffer, D.B., Sales-Pardo, M., Leicht, E.A., Newman, M.E.J. & Amaral, L.A.N. 2010. Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology*, 91(10), 2941-2951.
- Hagy, J.D. 2002 Eutrophication, hypoxia and trophic transfer efficiency in Chesapeake Bay PhD Dissertation, University of Maryland at College Park (USA), 446 pp.
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L., & Christensen, V. 2014. Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. *PLoS one*, 9(4), e95845.
- Holyoak, M. & Sachdev, S. 1998 Omnivory and the stability of simple food webs. *Oecologia* 117, 413–419

- Johnson, J. C., Borgatti, S. P., Luczkovich, J. J. & Everett, M. G. 2001. Network role analysis in the study of food webs: an application of regular role coloration. *Journal of Social Structure*, 2(3), 1-15.
- Junker, B. H., & F. Schreiber. 2008. *Analysis of biological networks (Vol. 2)*. John Wiley & Sons. 346p.
- Katz, L. 1947. On the matrix analysis of sociometric data. *Sociometry*, 10(3), 233-241.
- Knapp, F. T. 1947. A partial analysis of the Texas menhaden problem with notes on the food of more important fishes of the Texas gulf coast. *Texas Game, Fish and Oyster Comm. Annual Rep*, 48, 42-60.
- Knapp, F. T. 1951. Food habits of the sergeantfish, *Rachycentron canadus*. *Copeia*, 1951(1), 101-102.
- Krause A.E., Frank, K.A., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E. & Taylor, W.W. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature*. 426:282-285.
- Krause, A. (In preparation.) PhD. Dissertation, Michigan State University. Ann Arbor, MI. USA.
- Lalonde, R. G., McGregor, R. R., Gillespie, D. R., Roitberg, B. D. & Fraser, S. 1999. Plant-feeding by arthropod predators contributes to the stability of predator-prey population dynamics. *Oikos* 87, 603-608
- Lane, E.D. 1967. A study of the Atlantic midshipmen, *Porichthys porosissimus*, in the vicinity of Port Aransas, Texas. *Contrib. Mar. Sci.* 12: 1-53.
- Lane, E.D. 1966. The biology of the midshipmen *Porichthys porosissimus* (Valenciennes) on the Texas coast around Port Aransas. PhD Dissertation. The University of Texas, Austin, TX. 176p.

- Leicht, E. A., & Newman, M. E. 2008. Community structure in directed networks. *Physical review letters*, 100(11), 118703.
- Libralato S., Christensen V. & Pauly D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195: 153–171.
- Libralato S. 2008. System Omnivory Index. In: Jørgensen SE, Fath BD, editors. *Ecological Indicators* Oxford: Elsevier. pp. 3472–3477
- Luce, R. D., & Perry, A. D. 1949. A method of matrix analysis of group structure. *Psychometrika*, 14(2), 95-116.
- Manooch III, C. S., & Hogarth, W. T. 1983. Stomach contents and giant trematodes from wahoo, *Acanthocybium solanderi*, collected along the South Atlantic and Gulf coasts of the United States. *Bulletin of Marine Science*, 33(2), 227-238.
- Manooch III, C. S., & Mason, D. L. 1983. Comparative food studies of yellowfin in tuna, *Thunnus albacares*, and blackfin tuna, *Thunnus atlanticus*, (Pisces: Scombridae) from the southeastern and gulf coast of the United States. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 13(2).
- Manooch III, C. S., Mason D. L., & Nelson, R. S. 1985. Foods of little tunny *Euthynnus alletteratus* collected along the Southeastern and Gulf Coasts of the United States. *Bull. Jap. Soc. Sco. Fish.* 51(8), 1207-1218.
- Manooch, C. S., Mason, D. L., & Nelson, R. S. 1984. Food and gastrointestinal parasites of dolphin *Coryphaena hippurus* collected along the southeastern and gulf coasts of the United States. *Bull. Jap. Soc. Sco. Fish*, 50(9), 1511-1525.
- May, R. M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.

- May, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems* (Vol. 6). Princeton University Press.
- May, R. M., Levin, S. A., & Sugihara, G. (2008). Complex systems: Ecology for bankers. *Nature*, 451(7181), 893.
- McCann, K. (2007). Protecting biostructure. *Nature*, 446(7131), 29.
- McCann, K., & Hastings, A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1385), 1249-1254.
- McMahon, S. M., Miller, K. H., & Drake, J. 2001. Networking tips for social scientists and ecologists. *Science*, 293(5535), 1604-1605.
- Milo, R. Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. & U. Alon. 2002. Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks. *Science*, 298: 824- 827.
- Mitchell, Thomas. 1988. *Physical oceanography of the Louisiana-Texas continental shelf; proceedings of a symposium held in Galveston, Texas, May 24-26, 1988. Prepared by Geo-Marine, Inc. OCS Study MMS 88-0065 U.S. Dept. of the Interior, Minerals Management Service, New Orleans, La. 198 pp.*
- Monaco, M.E. and R.E. Ulanowicz. (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three U.S. Mid-Atlantic estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161:239-254.
- Monteiro, A. B., & Faria, L. D. B. (2016). The interplay between population stability and food-web topology predicts the occurrence of motifs in complex food-webs. *Journal of theoretical biology*, 409, 165-171.

- Moseley, F.N. 1965. Biology of the red snapper *Lutjanus aya* of the northwestern Gulf of Mexico. Unpubl. M.A. Thesis, Univ. Tex. 53p.
- Moseley, F.N. 1966. Notes on fishes from the snapper banks off Port Aransas, Texas. *The Texas Journal of Science*, 10(2), 75-79.
- Namba, T., Tanabe, K., & Maeda, N. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*, 5(2), 73-85.
- Nelson, R. S. 1988. A study of the life history, ecology, and population dynamics of four sympatric reef predators (*Rhomboplites aurorubens*, *Lutjanus campechanus*, *Lutjanidae*; *Haemulon melanurum*, *Haemulidae*; and *Pagrus pagrus*, *Sparidae*) on the East and West Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico (Doctoral dissertation, North Carolina State University).
- Neutel, A. M., Heesterbeek, J. A., & de Ruiter, P. C. 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science*, 296(5570), 1120-1123.
- Newman, M. E. 2012. Communities, modules and large-scale structure in networks. *Nature physics*, 8(1), 25.
- Newman, M. E. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM review*, 45(2), 167-256.
- Newman, M. E. 2004. Detecting community structure in networks. *The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems*, 38(2), 321-330.
- Newman, M. E., & Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical review E*, 69(2), 026113.

- Newth, D. 2005. Food web complexity: latitudinal trends, topological properties and stability. *Complex Systems* 700-712.
- Pastor-Satorras, R., Smith, E., & Solé, R. V. 2003. Evolving protein interaction networks through gene duplication. *Journal of Theoretical biology*, 222(2), 199-210.
- Patricio, J. (In Preparation) Master's Thesis. University of Coimbra, Coimbra, Portugal.
- Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R.& Torres F.J. 1998 Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860–863
- Pimm, S. L. & Lawton J. H. 1980. ¿Are food webs divided into compartments? *The Journal of Animal Ecology*, 879-898.
- Pimm, S. L. 1980. Properties of food webs. *Ecology*, 61(2), 219-225.
- Pimm, S. L. 1979. The structure of food webs. *Theoretical population biology*, 16(2), 144-158.
- Pimm, S. L. 1982. Food webs. In *Food webs* (pp. 1-11). Springer Netherlands.
- Pimm, S. L., & Lawton, J. H. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275(5680), 542.
- Price, W. W., McAllister, A. P., Towsley, R. M., & Del Re, M. 1986. Mysidacea from continental shelf waters of the northwestern Gulf of Mexico. *Contr. Mar. Sci.* 29: 45-58.
- Raffaelli, D., & Hall, S. J. 1992. Compartments and predation in an estuarine food web. *Journal of Animal Ecology*, 61: 551-560.

- Rayburn, R. 1975. Food of deep-sea demersal fishes of the northwestern Gulf of Mexico. Doctoral dissertation, Texas A&M University
- Rezende, E. L., Albert, E.M., Fortuna, M.A. & Bascompte J. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12(8), 779-788.
- Rogers Jr, R. M. 1977. Trophic interrelationships of selected fishes on the continental shelf of the northern Gulf of Mexico (Doctoral dissertation, Texas A&M University).
- Ross, J. L., Pavela, J. S., & Chittenden Jr, M. E. 1989. Food habits of the rock sea bass, *Centropristis philadelphica*, in the western Gulf of Mexico. *Northeast Gulf Sci.*, 10(2), 139-152.
- Saloman, C. H., & Naughton, S. P. 1983. Food of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, from the southeastern United States including the Gulf of Mexico.
- Saloman, C. H., & Naughton, S. P. 1983. Food of Spanish mackerel, *Scomberomorus maculatus*, from the Gulf of Mexico and southeastern seaboard of the United States. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service.
- Saloman, C.H. & S.P. Naughton. 1984. Food of crevalle jack (*Caranx hippos*) from Florida, Louisiana, and Texas. NOAA Tech Memo. NMFS-SEFC-134, U.S. Dept. of Commerce, NOAA, NMFS. 34p.
- Seidman, S. B., & Foster, B. L. 1978. A graph-theoretic generalization of the clique concept. *Journal of Mathematical sociology*, 6(1), 139-154.
- Šerić, L., Stipaničev, D., & Štula, M. 2011. Observer network and forest fire detection. *Information Fusion*, 12(3), 160-175.

- Sheridan, P.F. & D.L. Trimm. 1983. Summer foods of Texas coastal fishes relative to age and habitat. *Fish. Bull., U.S.* 81: 643-647.
- Simons, J., & Poelen, J. 2017. GoMexSI: Using Open Platforms such as Github, Wordpress, and GloBI to Manage, and Share Species Interaction Data. *Biodiversity Information Science and Standards*, 1: e20325.
- Stouffer, D. B. & Bascompte J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648-3652.
- Stouffer, D.B., Camacho, J., Guimerá, R., Ng, C.A. & Amaral, L.A.N. 2005. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology*, 86, 1301–1311.
- Stouffer, D. B., Camacho, J., Jiang, W., & Amaral, L. A. N. 2007. Evidence for the existence of a robust pattern of prey selection in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1621), 1931-1940.
- Takemoto, K. 2013. Does habitat variability really promote metabolic network modularity? *PLoS One*, 8(4), e61348.
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. 2007. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*, 88(3), 612-617.
- Ulanowicz, R. E., C. Bondavalli, and M. S. Egnotovitch. 1997. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 96: the cypress wetland ecosystem. Annual Report to the United States Geological Service Biological Resources Division, University of Miami Coral Gables, [UM-CES] CBL 97-075, Maryland System Center for Environmental Science, Chesapeake Biological Laboratory.

Ulanowicz, R. E., C. Bondavalli, and M. S. Egnotovich. 1998. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 97: the Florida Bay ecosystem. Annual Report to the United States Geological Service Biological Resources Division, University of Miami Coral Gables, [UMCES] CBL 98-123, Maryland System Center for Environmental Science, Chesapeake Biological Laboratory, Maryland, USA.

Ulanowicz, R. E., C. Bondavalli, J. J. Heymans, and M. S. Egnotovich. 1999. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 98: the mangrove ecosystem. Technical Report TS-191-99, Maryland System Center for Environmental Science, Chesapeake Biological Laboratory, Maryland, USA.

Ulanowicz, R. E., J. J. Heymans, and M. S. Egnotovich. 2000. Network analysis of trophic dynamics in South Florida ecosystems, FY 99: the graminoid ecosystem. Technical Report TS-191-99, Maryland System Center for Environmental Science, Chesapeake Biological Laboratory, Maryland, USA.

Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*, 121(2), 299-305.

Vandermeer, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of theoretical biology*, 238(3), 497-504.

Vega-Cendejas, M. E., & Arreguin-Sánchez, F. (2001). Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. *Ecological Modelling*, 137(2-3), 119-133.

Welsh, W. W., & Breder, C. M. 1924. Contributions to life histories of Sciaenidae of the eastern United States coast. *Bull. U.S. Bur. Fish.* 39:141-201.

- Yeang, C. H., Huang, L. C., & Liu, W. C. 2012. Recurrent structural motifs reflect characteristics of distinct networks. In *Advances in Social Networks Analysis and Mining (ASONAM)*, 2012 IEEE/ACM International Conference on (pp. 551-557). IEEE.
- Yodzis, P. 1982. The compartmentation of real and assembled ecosystems. *American Naturalist*, 120(5): 551-570.
- Zetina-Rejón, M. J., Cabrera-Neri, E., López-Ibarra, G. A., Arcos-Huitrón, N. E., & Christensen, V. 2015. Trophic modeling of the continental shelf ecosystem outside of Tabasco, Mexico: A network and modularity analysis. *Ecological modelling*, 313, 314-324.
- 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.

10. ANEXOS

Anexo 1. Referencias bibliográficas utilizadas para la red trófica de la plataforma continental de Texas.

No.	Referencia
1	Anderson, W. W., & Lindner, M. J. 1941. Notes on the flatfish <i>Engyophrys sentus</i> Ginsburg. <i>Copeia</i> , 1941(1), 23-27.
2	Baughman, J. L. 1941. Notes on the Sailfish, <i>Istiophorus americanus</i> (Lacépède), in the Western Gulf of Mexico. <i>Copeia</i> , 33-37.
3	Baughman, J. L. 1943. The lutianid fishes of Texas. <i>Copeia</i> , 1943 (4), 212-215.
4	Beaver, C.R. 2002. Fishery productivity and trophodynamics of platform artificial reefs in the northwestern Gulf of Mexico. PhD Dissertation. Texas A&M University, College Station, TX. 112p.
5	Bradley, E., & Bryan, C. E. 1975. Life history and fishery of the Red Snapper (<i>Lutjanus campechanus</i>) in the northwestern Gulf of Mexico 1970-1974. <i>Gulf Carib. Fish. Inst. Proc.</i> 27: 77-106.
6	Divita, R., Creel, M., & Sheridan, P. F. 1983. Foods of coastal fishes during brown shrimp <i>Penaeus aztecus</i> , migration from Texas estuaries (June - July 1981). <i>Fish. Bull., U.S.</i> 81: 396-404.
7	Felder, D. L. 1973. A Record of <i>Pinnixa Lunzi</i> Glassell (Decapoda, Pinnotheridae) From Off the Coast of Texas, USA. <i>Crustaceana</i> , 24(1), 148-149.
8	Finucance, J. H., Grimes, C. B., & Naughton, S. P. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel off the southeast United States. <i>N.E. Gulf Sci.</i> 11(2): 145-153.
9	Fotheringham, N. 1976. Effects of offshore oil field structures on their biotic environment: benthos and plankton. Environmental assessment of an active oil field in the northwestern Gulf of Mexico, 1977, 487-549.
10	Gallaway, B. J., & Martin, L. R. 1978. Volume III-Effects of gas and oil field structures and effluents on pelagic and reef fishes, demersal fishes and macrocrustaceans. Environmental assessment of Buccaneer Gas and Oil Field in the northwestern Gulf of Mexico, 1979, 1978-1979.

Continuación...

No.	Referencia Bibliográfica
11	Gallaway, B. J., Johnson, M. F., Howard, R. L., Martin, L. R., & Boland, G. S. 1977. A study of the effects of Buccaneer Oil Field structures and associated effluents on biofouling communities and the Atlantic spadefish (<i>Chaetodipterus faber</i>). Environmental Assessment of an Active Oil Field in the Northwestern Gulf of Mexico, 1978, 2-3.
12	Knapp, F. T. 1947. A partial analysis of the Texas menhaden problem with notes on the food of more important fishes of the Texas gulf coast. Texas Game, Fish and Oyster Comm. Annual Rep, 48, 42-60.
13	Knapp, F. T. 1951. Food habits of the sergeantfish, <i>Rachycentron canadus</i> . Copeia, 1951(1), 101-102.
14	Lane, E.D. 1967. A study of the Atlantic midshipmen, <i>Porichthys porosissimus</i> , in the vicinity of Port Aransas, Texas. Contrib. Mar. Sci. 12: 1-53.
15	Lane, E.D. 1966. The biology of the midshipmen <i>Porichthys porosissimus</i> (Valenciennes) on the Texas coast around Port Aransas. PhD Dissertation. The University of Texas, Austin, TX. 176p.
16	Manooch III, C. S., & Hogarth, W. T. 1983. Stomach contents and giant trematodes from wahoo, <i>Acanthocybium solanderi</i> , collected along the South Atlantic and Gulf coasts of the United States. Bulletin of Marine Science, 33(2), 227-238.
17	Manooch III, C. S., & Mason, D. L. 1983. Comparative food studies of yellowfin in tuna, <i>Thunnus albacares</i> , and blackfin tuna, <i>Thunnus atlanticus</i> , (Pisces: Scombridae) from the southeastern and gulf coast of the United States. Acta Ichthyologica et Piscatoria, 13(2).
18	Manooch III, C. S., Mason D. L., & Nelson, R. S. 1985. Foods of little tunny <i>Euthynnus alletteratus</i> collected along the Southeastern and Gulf Coasts of the United States. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 51(8), 1207-1218.
19	Manooch, C. S., Mason, D. L., & Nelson, R. S. 1984. Food and gastrointestinal parasites of dolphin <i>Coryphaena hippurus</i> collected along the southeastern and gulf coasts of the United States. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 50(9), 1511-1525.
20	Moseley, F. N. 1965. Biology of the Red Snapper, <i>Lutjanus aya</i> Bloch, of the Northwestern Gulf of Mexico. Unpubl. M.A. Thesis, Univ. Tex. 53p.
21	Moseley, F.N. 1966. Notes on fishes from the snapper banks off Port Aransas, Texas. The Texas Journal of Science, 10(2), 75.79.

Continuación...

No.	Referencia Bibliográfica
22	Nelson, R. S. 1988. A study of the life history, ecology, and population dynamics of four sympatric reef predators (<i>Rhomboplites aurorubens</i> , <i>Lutjanus campechanus</i> , Lutjanidae; <i>Haemulon melanurum</i> , Haemulidae; and <i>Pagrus pagrus</i> , Sparidae) on the East and West Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico (Doctoral dissertation, North Carolina State University).
23	Price, W. W., McAllister, A. P., Towsley, R. M., & DelRe, M. 1986. Mysidacea from continental shelf waters of the northwestern Gulf of Mexico. <i>Contr. Mar. Sci.</i> 29: 45-58.
24	Rayburn, R. 1975. Food of deep-sea demersal fishes of the northwestern Gulf of Mexico. Doctoral dissertation, Texas A&M University
25	Rogers Jr, R. M. 1977. Trophic interrelationships of selected fishes on the continental shelf of the northern Gulf of Mexico (Doctoral dissertation, Texas A&M University).
26	Ross, J. L., Pavela, J. S., & Chittenden Jr, M. E. 1989. Food habits of the rock sea bass, <i>Centropristis philadelphica</i> , in the western Gulf of Mexico. <i>NORTHEAST GULF SCI.</i> , 10(2), 139-152.
27	Saloman, C. H., & Naughton, S. P. 1983a. Food of king mackerel, <i>Scomberomorus cavalla</i> , from the southeastern United States including the Gulf of Mexico. NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFC-126, U.S. Dept. of Commerce, NOAA, NMFS. 25p.
28	Saloman, C. H., & Naughton, S. P. 1983b. Food of Spanish mackerel, <i>Scomberomorus maculatus</i> , from the Gulf of Mexico and southeastern seaboard of the United States. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. NOAA Tech. Memo. NMFSSEFC-128, U.S. Dept. of Commerce, NOAA, NMFS. 22p.
29	Saloman, C. H., & Naughton, S. P. 1984. Food of crevalle jack (<i>Caranx hippos</i>) from Florida, Louisiana, and Texas. NOAA Tech Memo. NMFS-SEFC-134, U.S. Dept. of Commerce, NOAA, NMFS. 34p.
30	Sheridan, P. F., & Trimm, D. L. 1983. Summer foods of Texas coastal fishes relative to age and habitat. <i>Fish. Bull.</i> , U.S. 81: 643-647
31	Welsh, W. W., & Breder, C. M. 1923. Contributions to life histories of Sciaenidae of the eastern United States coast (No. 945). US Government Printing Office.

Anexo 2. Depredadores y presas utilizados para la red trófica empírica de la plataforma continental de Texas y la respectiva clave que se utilizó para su identificación en la red.

Clave	Depredadores	Clave	Presas
D1	<i>Acanthocybium solanderi</i>	P1	Acanthuridae
D2	<i>Aluterus scriptus</i>	P2	Algas
D3	<i>Archosargus probatocephalus</i>	P3	Alpheidae
D4	<i>Ariopsis felis</i>	P4	Amphipoda
D5	<i>Bagre marinus</i>	P5	Anguilliformes
D6	<i>Bairdiella chryosura</i>	P6	Anomura
D7	<i>Breevortia gunteri</i>	P7	Apogonidae
D8	<i>Brotula barbata</i>	P8	Ariidae
D9	<i>Calamus nodosus</i>	P9	Asteroidea
D10	<i>Cantherhines pullus</i>	P10	Axiidae
D11	<i>Caranx crysos</i>	P11	Balistidae
D12	<i>Caranx hippos</i>	P12	Batrachoididae
D13	<i>Carcharinus leucas</i>	P13	Beloniforme
D14	<i>Carcharinus obscurus</i>	P14	Beryciformes
D15	<i>Carcharias taurus</i>	P15	Bivalvia
D16	<i>Centropristis ocyurus</i>	P16	Blenniidae
D17	<i>Centropristis philadelphica</i>	P17	Bothidae
D18	<i>Chaetodipterus faber</i>	P18	Bregmacerotidae
D19	<i>Chloroscobrus chrysurus</i>	P19	Bryozoa
D20	<i>Citharichthys spilopterus</i>	P20	Calappidae
D21	<i>Clepticus parrae</i>	P21	Carangidae
D22	<i>Coryphaena hippurus</i>	P22	Carcharhiniformes
D23	<i>Cyclopsetta chittendeni</i>	P23	Cephalopoda
D24	<i>Cyclopsetta fimbriata</i>	P24	Chaetodontidae
D25	<i>Cynoscion arenarius</i>	P25	Chaetognatha
D26	<i>Cynoscion nebulosus</i>	P26	Cirripedia
D27	<i>Cynoscion nothus</i>	P27	Cladocera
D28	<i>Dasyatis sabina</i>	P28	Clupeidae
D29	<i>Decapterus punctatus</i>	P29	Cnidaria
D30	<i>Diplectrum bivittatum</i>	P30	Copepoda
D31	<i>Diplectrum formosum</i>	P31	Coryphaenidae
D32	<i>Echeneis naucrates</i>	P32	Crinoidea
D33	<i>Ephinephelus adscensionis</i>	P33	Ctenophora
D34	<i>Ephinephelus itajara</i>	P34	Cumacea
D35	<i>Galeocerdo cuvier</i>	P35	Dactylopteridae
D36	<i>Gymnothorax nigromarginatus</i>	P36	Detritus
D37	<i>Haemulon melanurum</i>	P37	Dendobranchiata

Continuación...

Clave	Depredadores	Clave	Presas
D38	<i>Hypleurochilus geminatus</i>	P38	Diogenidae
D39	<i>Istiophorus americanus</i>	P39	Echeneidae
D40	<i>Istiophorus platypterus</i>	P40	Echinoidea
D41	<i>Kyphosus incisor</i>	P41	Engraulidae
D42	<i>Kyphosus sectatrix</i>	P42	Exocoetidae
D43	<i>Lagodon rhomboides</i>	P43	Gastropoda
D44	<i>Larimus fasciatus</i>	P44	Gobiidae
D45	<i>Leiostomus xanthurus</i>	P45	Haemulidae
D46	<i>Lepophidium brevibarbe</i>	P46	Hippolytidae
D47	<i>Lutjanus campechanus</i>	P47	Holocentridae
D48	<i>Lutjanus synagris</i>	P48	Holothuroidea
D49	<i>Megalops atlanticus</i>	P49	Inachidae
D50	<i>Menticirrhus</i>	P50	Isopoda
D51	<i>Menticirrhus americanus</i>	P51	Kyphosidae
D52	<i>Micropogonias undulatus</i>	P52	Labridae
D53	<i>Mullus auratus</i>	P53	Lobotidae
D54	<i>Mustelus canis</i>	P54	Lophiiformes
D55	<i>Mycteroperca</i>	P55	Luciferidae
D56	<i>Odontoscion dentex</i>	P56	Lutjanidae
D57	<i>Ophidion holbrookii</i>	P57	Majidae
D58	<i>Ophidion welshi</i>	P58	Megalopidae
D59	<i>Orthopristis chrysoptera</i>	P59	Mullidae
D60	<i>Pagrus pagrus</i>	P60	Munididae
D61	<i>Paralichthys lethostigma</i>	P61	Myctophidae
D62	<i>Paranthias lucifer</i>	P62	Mysidae
D63	<i>Pareques acuminatus</i>	P63	Nebaliidae
D64	<i>Pareques umbrosus</i>	P64	Ophiidiformes
D65	<i>Peprilus burti</i>	P65	Ophiuroidea
D66	<i>Pogonias cromis</i>	P66	Ostracoda
D67	<i>Polydactylus octonemus</i>	P67	Palaemonidae
D68	<i>Pomatomus saltatrix</i>	P68	Panopeidae
D69	<i>Porichthys plectrodon</i>	P69	Pasiphaeidae
D70	<i>Priacanthus arenatus</i>	P70	Pasto marino
D71	<i>Prionotus paralatus</i>	P71	Penaeidae
D72	<i>Prionotus roseus</i>	P72	Phycidae
D73	<i>Prionotus rubio</i>	P73	Pinnoteridae
D74	<i>Prionotus scitulus</i>	P74	Pleuronectiformes
D75	<i>Prionotus tribulus</i>	P75	Polychaeta
D76	<i>Promicrops itaira</i>	P76	Polynemidae
D77	<i>Rachycentron canadum</i>	P77	Polyplacophora

Continuación...

Clave	Depredadores	Clave	Presas
D78	<i>Raja texana</i>	P78	Pomacanthidae
D79	<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	P79	Pomacentridae
D80	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	P80	Porifera
D81	<i>Sarda sarda</i>	P81	Portunidae
D82	<i>Saurida brasiliensis</i>	P82	Priacanthidae
D83	<i>Sciaenops ocellatus</i>	P83	Priapula
D84	<i>Scomber japonicus</i>	P84	Rachycentridae
D85	<i>Scomberomorus cavalla</i>	P85	Scaphopoda
D86	<i>Scomberomorus maculatus</i>	P86	Scaridae
D87	<i>Scorpaena calcarata</i>	P87	Sciaenidae
D88	<i>Serranus atrobranchus</i>	P88	Scombridae
D89	<i>Sphyaena guachancho</i>	P89	Scorpaeniformes
D90	<i>Sphyrna tiburo</i>	P90	Sergestidae
D91	<i>Stegastes variabilis</i>	P91	Serranidae
D92	<i>Syacium gunteri</i>	P92	Sicyoniidae
D93	<i>Stellifer lanceolatus</i>	P93	Sipuncula
D94	<i>Synodus foetens</i>	P94	Solenoceridae
D95	<i>Trachinocephalus myops</i>	P95	Sparidae
D96	<i>Trachinotus carolinus</i>	P96	Stomatopoda
D97	<i>Trachurus lathami</i>	P97	Stromateidae
D98	<i>Trichiurus lepturus</i>	P98	Syngnathidae
D99	<i>Urophycis cirrata</i>	P99	Synodontidae
D100	<i>Urophycis floridana</i>	P100	Tetraodontiformes
		P101	Trichiuridae
		P102	Tunicata
		P103	Urochordata
		P104	Xanthidae

Anexo 3. Redes tróficas de modelos Ecopath utilizados en el presente trabajo. BAYFJ: bahía/fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: laguna costera, OCEAB: Océano Abierto, ARREC: Arrecife, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

Abreviación	Área de Estudio	Ecosistema	Latitud
ADRIA	Mar Adriático	BAYFJ	45.71
ALBAT	Bahía Albatros	BAYFJ	12.17
ALEUT	Islas Aleutianas	PTCON	52.03
ALTCA	Alto Golfo de California	PTCON	29.47
ANTAR	Antártica	OCEAB	82.51
ASCEN	Bahía Ascencion	BAYFJ	19.85
ATLAN	Ensenada del Atlántico Medio	PTCON	41.88
AUSTR	Australia	PTCON	21
AZORE	Archipiélago de Azores	PTCON	38.3
BACAS	Baja California Sur	PTCON	32.53
BAMBO	Bamboung	LAGCO	13.84
BAREN	Mar de Barent	PTCON	75.04
BCSHE	Estrecho de Georgia	PTCON	54.43
BISCA	Bahia de Biscay	PTCON	45.33
BLACS	Mar Negro	PTCON	45.71
BOLIN	Arrecife de Coral Bolinao	LAGCO	16.39
BRICO	Norte de British Columbia	CANES	53.07
CAPEV	Cabo Verde	PTCON	17.34
CELMA	Manglar Celestum	LAGCO	20.89
CENAT	Atlantico Central	OCEAB	6.11
CENCA	Centro del Golfo de California	CANES	30.08
CENCH	Centro de Chile	SURGE	33.03
CHESA	Bahia de Chesapeake	BAYFJ	37.51
CORSI	Corcega	PTCON	42.02
DULCE	Golfo Dulce	BAYFJ	8.8
EASBE	Este del Mar de Bering	OCEAB	55.22
EASCO	Este de Escocia	PTCON	44.42
EBASS	Este del Estrecho de Bass	PTCON	38.48
ENGLI	Oeste del Canal Ingles	CANES	50.07
ERITR	Eritrea	ARREC	15.35
FAROE	Islas Faroe	OCEAB	61.53
GALAP	Galapagos	ARREC	1.37
GAMBI	Gambia	PTCON	13.59
GMARI	Golfo Marino	PTCON	41.41
GREEN	Costa Este de Groenlandia	OCEAB	70.65
GUCAR	Golfo de Carpentaria	OCEAB	17.32
GUINA	Guinea	OCEAB	10.99
GUINB	Guinea-Bissau	PTCON	12.34
GUINE	Guinea	PTCON	9.54

Continuación...

Abreviación	Área de Estudio	Ecosistema	Latitud
GUMEX	Golfo de México	PTCON	24.88
GUSAL	Golfo de Salamanca	SURGE	10.9
HONOL	Honolulu	ARREC	19.69
HUDSO	Bahía de Hudson	BAYFJ	62.28
HUICA	Huizache-Caimanero	LAGCO	22.85
ICELA	Plataforma de Islandia	OCEAB	64.57
INDEP	Bahía Idependence	BAYFJ	14.19
IRISH	Mar Irlandes	PTCON	53.49
JALCO	Costa de Jalisco y Colima	PTCON	19.35
KUOSH	Bahía Kuosheng	BAYFJ	25.23
LEONE	Sierra Leone	PTCON	9.05
LOOKE	Looe Key	ARREC	24.55
MANDI	Laguna Mandiga	LAGCO	19.02
MAURI	Mauritania	OCEAB	21
MEXCA	Arrecife del Caribe Mexicano	ARREC	18.57
MOROC	Marruecos	OCEAB	31.47
NAEGE	Norte del Mar Egeo	PTCON	40.15
NBENG	Norte de Benguela	SURGE	17.23
NCADR	Norte del Mar Adriatico	PTCON	45.8
NCALI	Norte de la Corriente de California	SURGE	48.37
NEION	Mar Jónico	PTCON	38.56
NEPAC	Pacifico del Nortel	PTCON	65.58
NEWFO	Newfoundland	OCEAB	47.06
NHUMB	Norte de la Corriente De Humboldt	SURGE	4.02
NICOY	Golfo de Nicoya	LAGCO	9.56
NINGA	Ningaloo	ARREC	21.7
NORAF	Noroeste de África	OCEAB	25.38
NORAT	Atlantico del Norte	OCEAB	14.35
NORLA	Golfo de St. Lawrence	BAYFJ	53.43
NORTS	Mar del Norte	PTCON	56.3
NSOCH	Sur del Mar de China	PTCON	21.25
PEDBA	Bahía de San Pedro	BAYFJ	11.11
PERUU	Peru	SURGE	12.62
PORTC	Puerto Cros	PTCON	42.98
PORTP	Bahía Port Phillip	BAYFJ	38.07
PRINC	Plataforma Principe William	BAYFJ	60.29
RAJAA	Islas Raja Ampat	ARREC	0.14
SATLB	Ensenada Sur del Atlántico	OCEAB	33.35
SBENG	Sur de Benguela	SURGE	28.27
SCATA	Sur del Mar Catalán	OCEAB	40.16

Continuación...

Abreviación	Área de Estudio	Ecosistema	Latitud
SEALA	Suroeste de Alaska	PTCON	58.23
SECHU	Bahía Sechura	BAYFJ	5.48
SENGA	Sene-Gambia	PTCON	16.07
SONCA	Sonda de Campeche	PTCON	18.85
SORGE	Islas Orcadas del Sur/Georgia	OCEAB	60.35
SOUGC	Sur del Golfo de California	PTCON	22.36
SOUGM	Sur del Golfo de México	PTCON	20.83
SRILA	SriLanka	PTCON	7.58
STRGE	Estrecho de Georgia	CANES	50.26
SWVIE	Sur de Vietnam	PTCON	9.06
TAMPA	Bahía de Tampa	BAYFJ	27.85
TASMA	Tasmania	PTCON	38.85
TERMI	Laguna de Terminos	LAGCO	18.5
THAIL	Golfo de Tailandia	PTCON	13.42
TROMS	Noruega	BAYFJ	69.57
VENEZ	Venezuela	PTCON	6.25
VIRGI	Isla Virgenes	ARREC	18.37
WESBE	Oeste del Mar de Bering	PTCON	56.14
WESFL	Oeste de Florida	PTCON	30.56
WESSA	Oeste de la Costa de Sabah	PTCON	4.83
WESVA	Oeste de las Islas de Vancouver	PTCON	49.11
WMALA	Malasia	PTCON	6.44
WSCOT	Oeste de Escocia	PTCON	55.46
YUCAT	Yucatán	PTCON	20.36

Anexo 4. Resultados numéricos obtenidos para las redes tróficas de carbono en el presente estudio. BAYFJ: bahía/fiordo, ESTUA: estuarios, HUMED: humedales, LAGCO: laguna costera, LAGO: lago, PASTI: Pastizales y RIO: río.

Área de Estudio	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño cliques	Modularidad	Comunidades
Maspalomas	LAGCO	36.59	12	4	0.39	3
Florida	BAYFJ	36.59	24	9	0.36	4
Chesapeake	BAYFJ	25.51	16	6	0.35	4
Narragan	BAYFJ	25.51	5	7	0.35	2
Chesapeake	BAYFJ	36.58	25	5	0.34	4
Florida	BAYFJ	36.58	35	9	0.33	4
Chesapeake	BAYFJ	28.08	2	5	0.32	3
Florida	PASTI	28.08	2	10	0.32	3
Florida	PASTI	30.09	2	10	0.32	2
Chesapeake	BAYFJ	38.52	3	8	0.31	4
Michigan	LAGO	41.36	2	5	0.25	3
Rhode	RIO	40.08	1	4	0.25	4
StMarks	RIO	44	22	6	0.25	3
Mondego	ESTUA	27.44	22	9	0.23	4
Florida	ESTUA	45.27	30	10	0.23	4
Cypress	HUMED	45.28	6	10	0.23	3
Cypress	HUMED	36.49	24	9	0.23	3
Florida	ESTUA	36.49	49	10	0.22	3
Crystal	RIO	36.49	6	6	0.19	2
Crystal	RIO	36.49	13	5	0.18	2

Anexo 5. Resultados numéricos obtenidos para las redes tróficas de modelos Ecopath en el presente estudio. BAYFJ: bahía/fiordo, CANES: Canal/Estrecho, LAGCO: laguna costera, OCEAB: Océano Abierto, ARREC: Arrecife, PTCON: Plataforma Continental y SURGE: Surgencia.

Nombre	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño Cliques	Modularidad	Comunidades
ADRIA	BAYFJ	45.71	1	4	0.467	4
ALBAT	BAYFJ	12.17	2	13	0.379	4
ALEUT	PTCON	52.03	2	11	0.225	4
ALTCA	PTCON	29.47	2	11	0.246	3
ANTAR	OCEAB	82.51	20	13	0.250	0
ASCEN	BAYFJ	19.85	7	9	0.145	2
ATLAN	PTCON	41.88	4	11	0.272	3
AUSTR	PTCON	21	1	11	0.257	3
AZORE	PTCON	38.3	14	7	0.175	3
BACAS	PTCON	32.53	18	8	0.038	3
BAMBO	LAGCO	13.84	16	8	0.217	2
BAREN	PTCON	75.04	1	7	0.404	3
BCSHE	PTCON	54.43	6	8	0.181	2
BISCA	PTCON	45.33	11	13	0.238	2
BLACS	PTCON	45.71	10	3	0.273	2
BOLIN	LAGCO	16.39	1	6	0.418	3
BRICO	CANES	53.07	2	8	0.435	2
CAPEV	PTCON	17.34	1	10	0.402	2
CELMA	LAGCO	20.89	19	5	0.120	3
CENAT	OCEAB	6.11	2	7	0.208	2
CENCA	CANES	30.08	8	6	0.115	3
CENCH	SURGE	33.03	6	4	0.041	3

Continuación...

Nombre	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño Cliques	Modularidad	Comunidades
CHESA	BAYFJ	37.51	1	6	0.117	3
CORSI	PTCON	42.02	13	9	0.218	3
DULCE	BAYFJ	8.8	2	10	0.101	4
EASBE	OCEAB	55.22	4	9	0.313	3
EASCO	PTCON	44.42	19	13	0.350	2
EBASS	PTCON	38.48	3	11	0.086	0
ENGLI	CANES	50.07	3	9	0.379	4
ERITR	ARREC	15.35	1	11	0.150	3
FAROE	OCEAB	61.53	6	8	0.043	2
GALAP	ARREC	1.37	1	8	0.412	3
GAMBI	PTCON	13.59	3	6	0.045	2
GMARI	PTCON	41.41	5	6	0.310	3
FAROE	OCEAB	61.53	6	8	0.043	2
GREEN	OCEAB	70.65	6	7	0.357	3
GUCAR	OCEAB	17.32	12	13	0.249	3
GUINA	OCEAB	10.99	4	11	0.313	2
GUINB	PTCON	12.34	24	8	0.416	3
GUINE	PTCON	9.54	0	11	0.306	2
GUMEX	PTCON	24.88	1	5	0.451	2
GUSAL	SURGE	10.9	1	9	0.348	2
HONOL	ARREC	19.69	9	6	0.404	3
HUDSO	BAYFJ	62.28	6	11	0.217	2
HUICA	LAGCO	22.85	4	8	0.337	2

Continuación...

Nombre	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño Cliques	Modularidad	Comunidades
ICELA	OCEAB	64.57	1	9	0.215	3
INDEP	BAYFJ	14.19	5	6	0.286	2
IRISH	PTCON	53.49	8	12	0.274	2
JALCO	PTCON	19.35	1	8	0.346	3
KUOSH	BAYFJ	25.23	3	5	0.004	3
LEONE	PTCON	9.05	4	11	0.000	0
LOOKE	ARREC	24.55	10	7	0.292	3
MANDI	LAGCO	19.02	16	4	0.023	3
MAURI	OCEAB	21	20	8	0.141	2
MEXCA	ARREC	18.57	5	7	0.269	3
MOROC	OCEAB	31.47	3	10	0.393	2
NAEGE	PTCON	40.15	4	13	0.197	3
NBENG	SURGE	17.23	5	9	0.138	3
NCADR	PTCON	45.8	2	8	0.291	3
NCALI	SURGE	48.37	22	9	0.268	0
NEION	PTCON	38.56	4	6	0.289	2
NEPAC	PTCON	65.58	1	9	0.183	2
NEWFO	OCEAB	47.06	14	11	0.478	3
NHUMB	SURGE	4.02	8	6	0.000	0
NICOY	LAGCO	9.56	1	10	0.151	2
NINGA	ARREC	21.7	2	15	0.276	4
NORAF	OCEAB	25.38	4	5	0.465	2
NORAT	OCEAB	14.35	2	7	0.172	2

Continuación...

Nombre	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño Cliques	Modularidad	Comunidades
NORLA	BAYFJ	53.43	7	10	0.215	3
NORTS	PTCON	56.3	12	13	0.312	3
NSOCH	PTCON	21.25	0	9	0.027	2
PEDBA	BAYFJ	11.11	1	9	0.136	2
PERUU	SURGE	12.62	0	5	0.035	3
PORTC	PTCON	42.98	4	8	0.332	3
PORTP	BAYFJ	38.07	3	11	0.368	3
PRINC	BAYFJ	60.29	7	7	0.586	4
RAJAA	ARREC	0.14	14	0	0.401	3
SATLB	OCEAB	33.35	1	13	0.224	2
SBENG	SURGE	28.27	14	8	0.116	2
SCATA	OCEAB	40.16	2	9	0.000	0
SEALA	PTCON	58.23	7	13	0.234	3
SECHU	BAYFJ	5.48	9	6	0.205	2
SENGA	PTCON	16.07	4	5	0.308	2
SONCA	PTCON	18.85	10	8	0.326	2
SORGE	OCEAB	60.35	16	7	0.045	3
SOUGC	PTCON	22.36	4	8	0.225	3
SOUGM	PTCON	20.83	1	7	0.253	2
SRILA	PTCON	7.58	2	8	0.393	3
STRGE	CANES	50.26	1	11	0.000	0
SWVIE	PTCON	9.06	3	6	0.234	3
TAMPA	BAYFJ	27.85	5	7	0.327	2

Continuación...

Nombre	Ecosistema	Latitud	Cliques Mayores	Tamaño Cliques	Modularidad	Comunidades
TROMS	BAYFJ	69.57	6	8	0.374	3
VENEZ	PTCON	6.25	4	6	0.080	2
VIRGI	ARREC	18.37	18	7	0.254	3
WESBE	PTCON	56.14	8	7	0.428	3
WESFL	PTCON	30.56	0	14	0.105	3
WESSA	PTCON	4.83	0	6	0.300	3
WESVA	PTCON	49.11	1	7	0.033	2
WMALA	PTCON	6.44	1	6	0.193	3
WSCOT	PTCON	55.46	22	10	0.283	3
YUCAT	PTCON	20.36	12	6	0.336	3