



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

**INTERDEPENDENCIA ECOTRÓFICA ENTRE LAGUNA
DE ALVARADO, VERACRUZ Y LA PLATAFORMA
CONTINENTAL ADYACENTE**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
P R E S E N T A
VICTOR HUGO CRUZ ESCALONA

DIRECTOR DE TESIS
DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ
LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR
ENERO 2005



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 07 del mes Diciembre del año 2004, el (la) que suscribe VICTOR HUGO CRUZ ESCALONA alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro A000009 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ y cede los derechos del trabajo titulado: "INTERDEPENDENCIA ECOTRÓFICA ENTRE LA LAGUNA DE ALVARADO, VERACRUZ Y LA PLATAFORMA CONTINENTAL ADYACENTE" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

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

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

VICTOR HUGO CRUZ ESCALONA

nombre y firma

DEDICATORIA

*A ti Lucía, a la memoria de mi madre, María Engracia,
a mi Padre y a mis hermanos María Elena,
José Martín y María del Refugio. A la memoria de
la MC Reyna Alvarado Castillo.*

AGRADECIDIMIENTOS

Esta tesis ha sido el resultado de la enseñanza y colaboración que diversas personas e instituciones me han brindado y a quienes deseo expresar mi gratitud y anticipo disculpas a aquellas que escapan a mi desgastada memoria.

A las autoridades del Instituto Politécnico Nacional y particularmente al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por las facilidades brindadas para el desarrollo de esta tesis. Mi gratitud al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado a través de su programa de becas de doctorado.

A los proyectos de investigación Investigaciones para el manejo de pesquerías en el contexto del ecosistema (IPN-CGPI 20010827) e Impacto de los descartes de la pesca de camarón en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas explotados y en su respuesta a acciones de manejo (CONACYT 34865-B). Al Instituto Mexicano del Petróleo por el estímulo económico otorgado a través del proyecto de investigación: Investigaciones sobre el efecto en el recurso pesquero de la explotación y producción de petróleo en sistemas marinos (FIES-CIBNOR).

Al Dr. Francisco Arreguín Sánchez, por permitirme incorporar al grupo Ecopath. Le reitero mi agradecimiento por sus invaluable enseñanzas, acertada asesoría y dirección en la elaboración de la misma, gracias por ayudarme a entender la complejidad de las tramas tróficas de ecosistemas costeros desde esta perspectiva.

Al Dr. Juan Félix Elorduy Garay por sus críticas, sugerencias, entusiasmo e incredulidad (inspiración de análisis adicionales) en todas las etapas del desarrollo de la tesis. Por el rincón en el comité editorial donde se forjaron muchas de las ideas de la presente tesis derivadas de largas sesiones de discusión y de café.

Al Dr. Daniel Luch Belda y Dr. Felipe Salván Magaña, integrantes del comité tutorial, por su interés y apoyo. Al Dr. Mathias Wolff por sus acertadas críticas y sugerencias al manuscrito. Al Dr. David Quiñones y Dr. Casimiro Quiñones porque muchas de sus observaciones en el ejercicio predoctoral fructificaron en este documento. Al MC Jonathan Franco López y a los colegas del laboratorio de Ecología de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por la donación de muchos de los datos biológicos empleados en este trabajo y que son producto de varios años de arduo trabajo. Al MC Gustavo de la Cruz Agüero por las largas charlas de pasillo y de cubículo discutiendo sobre la complejidad del sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz y de otros procesos ecológicos.

Al Dr. Manuel Jetina Rejón y Dr. Pablo del Monte Luna con quienes se plantearon, desarrollaron y discutieron muchas de las ideas principales de este trabajo, en verdad muchas gracias amigos. A la Dra. Fabiola Lango por haberme brindado desinteresadamente la logística necesaria durante mi estancia en Boca del Río, Veracruz. A la MC Laura Vidal por compartir su experiencia e información en la construcción del modelo Ecopath del Golfo de México. A la MC Lilia Schultz por compartir algunos de sus datos sobre camarón.

Al Dr. Víctor Gómez por su ayuda a entender algunas pruebas de la estadística multivariada. Al MC Cuauhtemoc Turren por auxiliarme en la

elaboración de algunos programas en MAFLAB. A Enrique Arcos Kuitrón por su apoyo en el procesamiento de algunas muestras biológicas.

Al MC Roberto Félix, cDr. Martín Hernández Rivas, MC Sergio Martínez Díaz, Dr. Mauricio Ramírez, cDr. Enrique Morales y MC Felipe Neri por las pláticas informales de las cuales también aprendí mucho. Al Dr. Andrés Abitia Cárdenas por ser la primera persona en confiar en mí, por su amistad incondicional y por todas aquellas aventuras de fin de semana.

Al jefe del departamento de servicios escolares CP Humberto Ceseña Amador por vigilar muy de cerca todo lo referente a mi situación escolar. A la Sra. Laura Manzano, Susana Cárdenas y Malva Miguel por su ayuda incondicional en todo momento.

A Lucía Campos, por tu amistad, amor, estímulo constante y paciencia durante estos años, mil gracias. A mi familia por ayudarme a cumplir este sueño. A la fundación Campos Dávila por apoyarme desinteresadamente durante esta travesía.

A mis amigos incondicionales y compañeros: Marcos Quiñones, Josefina Villa, Mirtha Albañez, Gladis López, Liliana Hernández, Oscar Trujillo, Elisa Marqueda, Vanesa Labrada, Adriana Calapiz, Claudia Camacho, Renato Peña, Concepción García, Concho, Juan Pedro Arias, Vera Camacho. A la familia Abitia-Rodríguez por adoptarme como un miembro más de su familia. A la familia Hernández-Rochin por compartir generosamente su hogar, a la familia Salgado Miranda por reservarme un lugar en su casa y en su mesa, a la familia Elorduy-Suárez por las maratónicas y provechosas veladas en su jardín.

CONTENIDO

GLOSARIO	i
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	ix
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xiii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	4
3. OBJETIVOS	8
4. ÁREA DE ESTUDIO	9
4.1 LAGUNA DE ALVARADO	9
4.2 PLATAFORMA CONTINENTAL	12
5. MATERIALES Y MÉTODOS	
5.1 MODELO ECOPATH	14
5.2 CONSTRUCCIÓN DEL MODELO	17
5.3 DEFINICIÓN DE LOS GRUPOS	18
5.3.1 MAMÍFEROS MARINOS	18
5.3.2 AVES MARINAS	19
5.3.3 PECES	20
5.3.4 INVERTEBRADOS	21
5.3.5 PRODUCTORES PRIMARIOS	22
5.3.6 DETRITO	23
5.3.7 DESCARTES	23
5.4 FUENTE DE LOS DATOS	23
5.4.1 BIOMASA	23
5.4.2 PRODUCCIÓN BIOMASA (P/B)	24
5.4.3 CONSUMO BIOMASA (Q/B)	26
5.5 PARAMETRIZACIÓN DEL MODELO	28
5.6 BALANCEO DEL MODELO	28
5.7 MEJOR MODELO	30
5.8 PEDIGRÍ DEL MODELO	31
5.9 CARACTERIZACIÓN TRÓFICA DEL ECOSISTEMA	32
5.9.1 NIVEL TRÓFICO	32
5.9.2 AGREGACIÓN TRÓFICA	32
5.9.3 IMPACTOS TRÓFICOS	33
5.9.4 FLUJOS DEL SISTEMA	33
5.9.5 ATRIBUTOS DEL ECOSISTEMA	33

5.9.6 ESTABILIDAD DEL ECOSISTEMA	34
6. RESULTADOS	
6.1 BALANCEO DEL MODELO	40
6.2 ESTRUCTURA TRÓFICA	42
6.3 ENERGETICA DEL SISTEMA	43
6.4 PIRÁMIDES DE BIOMASA Y FLUJOS DE ENERGÍA	45
6.5 EFICIENCIAS ECOTRÓFICAS	46
6.6 FLUJOS DE ENERGÍA	47
6.7 AGREGACIÓN TRÓFICA	48
6.8 PRODUCCIÓN DEL SISTEMA	49
6.9 IMPACTOS TRÓFICOS	50
6.10 CONECTANCIA DEL SISTEMA	50
6.11 ÍNDICE DE OMNIVORISMO DEL SISTEMA	51
6.12 RECICLAJE DEL SISTEMA	51
6.13 EFICIENCIA DE TRANSFERENCIA	51
6.14 CAPACIDAD DEL ECOSISTEMA	52
6.15 MADUREZ DEL ECOSISTEMA	52
6.16 ESTABILIDAD DEL ECOSISTEMA	52
6.16.1 MAGNITUD DE CAMBIO	52
6.16.2 TIEMPO DE RECUPERACIÓN	55
6.16.3 ELASTICIDAD (RESILIENCIA)	58
7. DISCUSIÓN	61
7.1 ESTRUCTURA TRÓFICA	64
7.2 FUNCIONAMIENTO Y MADUREZ DEL SISTEMA LA-PC	71
7.3 INTERDEPENDENCIA DEL SISTEMA LA-PC	75
7.4 ESTABILIDAD Y SALUD DEL ECOSISTEMA	77
8. CONCLUSIONES	84
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	86
10. ANEXOS	121

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del ecosistema laguna-plataforma continental adyacente, en Alvarado, Veracruz, México.....	10
Figura 2. Distribución de la biomasa y de los flujos por nivel trófico discreto, cada sesión en la pirámide es proporcional a la biomasa o flujos en el nivel.....	46
Figura 3. Agregación de la estructura trófica en niveles tróficos discretos mostrando los flujos de biomasa por consumo y las eficiencias de transferencia del nivel anterior. Todos los flujos están en $\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$	49
Figura 4. Magnitud de cambio de algunos grupos funcionales del sistema Laguna-Plataforma. Los grupos mostrados ocupan niveles tróficos diferentes ($\text{NT}_{\text{meiobentos}} = 2.07$, $\text{NT}_{\text{camarónlaguna}} = 2.43$, $\text{NT}_{\text{camarónplataforma}} = 2.59$, $\text{NT}_{\text{chilesplataforma}} = 4.08$).....	55
Figura 5. Relación entre la elasticidad y la tasa de cosecha de algunos del sistema Laguna-Plataforma. Los grupos mostrados ocupan niveles tróficos diferentes ($\text{NT}_{\text{meiobentos}} = 2.07$, $\text{NT}_{\text{camarónlaguna}} = 2.43$, $\text{NT}_{\text{camarónplataforma}} = 2.59$, $\text{NT}_{\text{chilesplataforma}} = 4.08$).....	60

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Parámetros utilizados para la estimación de las tasas P/B y Q/B de los grupos de peces del ecosistema laguna-plataforma continental adyacente. K L infinita y W infinita son parámetros e la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy. A es la relación del aspecto de la aleta caudal; a y b son parámetros de las relaciones peso-longitud. La base de datos Fishbase (Froese y Pauly, 2002) se utilizo como fuente complementaria.....27
- Tabla 2. Opciones incluidas en Ecopath con Ecosim para la definición del pedigrí. Los coeficientes de variación (CV) son utilizados para describir los parámetros de incertidumbre en el balanceo del modelo utilizando el modulo Ecoranger. Los valores de los índices y de los coeficientes de variación están dados por defecto, pero pueden ser cambiados por el usuario...31
- Tabla 3. Escenarios de simulación empleados en Ecosim para medir el efecto de la tasa de explotación de la pesquería secuencial de camarón café en el sistema laguna-plataforma. *Tasa de explotación del periodo 1991-1996.....38
- Tabla 4. Valores de entrada y energética para el modelo Ecopath laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz. H = la fracción del hábitat que ocupa el grupo, BH = la biomasa que ocupa el grupo en su hábitat, BA = biomasa ajustada al área total del ecosistema, P/B = producción/biomasa, Q/B = consumo/biomasa, EE = eficiencia ecotrófica, P/Q = producción/consumo, R/A = respiración/asimilación, P/R = producción/respiración, NT = nivel trófico, FD = flujo a detrito, IO = índice de omnivorismo. ¹Grupos presentes en la plataforma continental, ²Grupos presentes en la laguna. Los valores en negritas son estimados por el modelo.....41
- Tabla 5. Energética del ecosistema medida a través del consumo de sus grupos, los consumos están en $\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. Solo se presentan los flujos de los primeros 7 compartimentos agregados. Los consumos en el resto de los compartimentos (VIII-X) son despreciables.....44
- Tabla 6. Flujos totales ($\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) y eficiencias de transferencia (%) de cada compartimiento trófico. CT = compartimiento trófico, CD = consumos directos, E = exportación, FD = flujo a detrito, R = respiración, FT = flujos totales. Sólo se presentan los flujos de los primeros 7 compartimentos tróficos, en el resto (VIII-X) son despreciables.....47
- Tabla 7. Resumen de las estadísticas e índices de flujos de la trama alimenticia para el sistema laguna de Alvarado-plataforma continental adyacente durante el periodo 1991-1996.....48

Tabla 8. Índice de los flujos totales para el ecosistema laguna-plataforma continental de Alvarado, Veracruz. Los flujos están en *flowbits*.....52

Tabla 9. Magnitud en el cambio de la biomasa relativa (5%) de los grupos del modelo laguna-plataforma debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna esta fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha en la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la producción/biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados.....53

Tabla 10. Tiempo de recuperación en la biomasa relativa en aquellos grupos funcionales del modelo laguna-plataforma continental, debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna esta fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha en la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la producción/biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados. El tiempo de recuperación es en años.....56

Tabla 11. Resiliencia (elasticidad) de los grupos funcionales del modelo laguna-plataforma como respuesta a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna esta fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha en la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la producción/biomasa. Los valores más altos están subrayados en la tabla.....58

GLOSARIO

Antagonismo: interacción entre organismos o sustancias que causa la pérdida de actividad de uno de ellos, como la

acción de los antibióticos frente a las bacterias. se usa para señalar la acción conjuntas de dos materias perjudiciales, cuando dicha acción es menor que la producida de manera conjunta

Autótrofos: organismos que obtienen su carbono a partir del dióxido de carbono y su energía de la luz (foto-

autótrofos; plantas) o obtienen su carbono a partir de dióxido de carbono a partir de químicos (quimio-autótrofos).

Ascendencia: la ascendencia es una medida del crecimiento y desarrollo del ecosistema (Ulanowicz, 1986).

Asimilación: la asimilación se describe como el material ingerido que es utilizado para la producción (la elaboración de tejido nuevo). Todo el material ingerido que no es evacuado.

Cadena alimenticia: una fracción lineal de una trama alimenticia.

Cascadas tróficas: Efectos recíprocos depredador-presa, que alteran la abundancia, biomasa, o productividad de una población, comunidad o nivel trófico a través de más de una ruta en la trama alimenticia. Las cascadas tróficas son interacciones depredadoras involucran tres niveles tróficos, donde los consumidores secundarios suprimen a los herbívoros, por lo cual la abundancia de los productores se incrementa. Los efectos de cascada se pueden propagarse a través de cuatro o más niveles tróficos (Carpenter y Kitchell, 1988; Power, 1990; Strauss, 1991; Menge, 1995).

Ciclos y rutas: basados en una aproximación propuesta por Ulanowicz (1986), describen el número de ciclos y rutas (vías) energéticas que son empleadas para representar la trama trófica del ecosistema.

Compartimiento: un grupo de especies en una trama alimenticia que interactúa mucho más con otros que con especies fuera del compartimiento.

Competencia: uso o defensa de un recurso por un individuo que reduce la disponibilidad de ese recurso a otros individuos. El término competencia intra-específica describe la competencia entre individuos de la misma especie, mientras la competencia inter-específica describe competencia entre individuos de diferentes especies.

Conectancia: número de conexiones dividido por el número total de conexiones posibles (p. ej. la proporción); se representa a través del índice de conectividad. Se incluye la vía de alimentación a través del detrito (por detritofagos).

Control de arriba-abajo: el control de arriba-abajo se refiere a la situación donde la abundancia (diversidad o biomasa) de los niveles tróficos inferiores depende de los efectos de los consumidores en los niveles tróficos superiores.

Control de abajo-arriba: el control de abajo-arriba indica que la abundancia, biomasa, o diversidad de los niveles tróficos superiores dependen de los recursos de los niveles tróficos inferiores. Recientemente la literatura ecológica, rechaza esa dicotomía y enfatiza que ambos efectos pueden presentarse de manera simultánea y su importancia relativa varía con el sistema y sobre el tiempo y espacio.

Detrito: el detrito puede ser definido ampliamente como cualquier forma de material orgánico no vivo, incluyendo diferentes tipos de tejido vegetal (hojas secas, pastos, raíces, algas), tejidos animales (carroña), microbios muertos, heces, así como productos secretados, excretados o exudados por otros organismos (polímeros extracelulares, néctar, exudados de raíces, materia orgánica disuelta, mucílago, etc.). La importancia relativa de estas formas de detrito, en términos de su origen, tamaño, y composición química, varía entre ecosistemas (Swift et al., 1979).

Detritofago: cualquier organismo que consume materia orgánica muerta (detrito). Los detritofagos siempre consumen micro-organismos contenidos en la materia orgánica muerta, por lo tanto, la materia orgánica muerta y los microorganismos sirven como alimento.

Ecosistema: complejo integral y holístico que combina los organismos vivos y el ambiente físico dentro del mismo (Tansley, 1935). Complejo de subsistemas que interactúan y que persisten a través del tiempo debido a la interacción de sus componentes; considerando que cada subsistema posee una organización definible, una continuidad temporal y propiedades funcionales que son distintivas de cada subsistema (Reichle et al., 1980).

Efectos directos: en el contexto de la ecología de ecosistemas, los efectos directos se refieren a las interacciones tróficas directas; p. e. cuando un depredador A (o consumidor A) se come a un herbívoro B (o recurso B), A tiene un efecto directo sobre B y B tiene un efecto directo sobre A. Estos efectos tróficos directos pueden

desencadenar efectos indirectos. Por ejemplo, cuando un depredador A se come a un herbívoro B, el productor C es consumido por B puede incrementar su biomasa, en consecuencia el depredador A tiene un efecto indirecto sobre el productor C.

Eficiencia de asimilación: proporción de la energía consumida que se asimila.

Eficiencia ecológica: es el producto de las eficiencias con las que los organismos explotan sus recursos alimentarios y los convierten en biomasa.

Eficiencia ecotrófica: fracción de la producción de un grupo que fluye a través de la trama trófica o que es exportada del sistema.

Eficiencia de explotación: es la tasa entre el alimento ingerido y la producción de la presa.

Eficiencia de producción bruta: eficiencia global de la producción de biomasa dentro de un nivel trófico.

Eficiencia de producción neta: proporción de la energía asimilada, que es gastada en crecimiento, almacenamiento y reproducción.

Eficiencia de transferencia trófica: porcentaje de energía transferido desde un nivel trófico al siguiente, es calculado para cada nivel trófico como la relación entre la suma de las exportaciones, más los flujos que son transferidos de un nivel trófico a otro .

Elasticidad: velocidad a la que el sistema retorna a su estado anterior después de una perturbación (ver resiliencia) (Connell y Sousa, 1983; Ulrich, 1992).

Equilibrio: definido por la física como el estado de un sistema cuyas propiedades macroscópicas no cambian a lo largo del tiempo, lo cual no implica que no hay cambios en sus componentes en una escala menor.

Estabilidad ecológica: la estabilidad de un ecosistema esta definida por dos partes, su resiliencia y su resistencia (Webster et al., 1975; Leps et al., 1982). Un ecosistema puede considerarse estable cuando es capaz de reparar (compensar) cambios ante una perturbación, y necesita de un apoyo externo mínimo para dicho proceso (May, 1973; Holling, 1973; Pimm, 1984, 1991).

Función o papel trófico: uno de los conceptos de función (papel) trófica más utilizado ampliamente es el de gremio. Los gremios son subdivisiones de una unidad de análisis que comparte presas similares. Existen grupos de especies que explotan un recurso común en una manera similar (Root, 1967).

Grupo trófico: grupo de especies con dinámicas similares debido a que comparten recursos y depredadores y tienen interacciones similares con ellos Persson et al. (1996). Grupo de especies que comparten características morfológicas y fisiológicas, determinadas por requerimientos de recursos crecimiento y ciclos de vida similares (Tilman et al., 1997).

Herbívoros: un organismo que consumo material vegetal vivo.

Heterótrofos: organismos que obtienen su carbono y energía a partir de compuestos orgánicos pre-fabricados (quimio-heterótrofos) u obtienen su carbono de compuestos orgánicos y su energía de la luz (foto-heterótrofos).

Impactos tróficos mezclados: los impactos tróficos mezclados describen como cualquier grupo (incluyendo las flotas pesqueras) impactan al resto de los grupos en un ecosistema tróficamente. Esta aproximación incluye los efectos positivos y los negativos, p. ej. tanto interacciones de depredación como de competencia.

Índice de reciclaje: fracción de los flujos totales de un ecosistema que son reciclados (Finn, 1976).

Índice de reciclaje depredadores: corresponde al índice de reciclaje pero calculado sin incluir grupos que involucren al detritus.

Índice de omnivorismo del sistema: definido como el índice promedio de omnivorismo de todos los consumidores ponderado por el logaritmo de su propio consumo. El índice de omnivorismo del sistema es una medida de cómo se encuentran distribuidas las interacciones tróficas entre los niveles tróficos. También se calcula un índice de omnivorismo para cada grupo como una medida de la varianza del nivel trófico estimado para cada grupo (Pauly et al., 1993).

Laguna costera: es un cuerpo de agua costero continental, generalmente orientado paralelo a la costa, separado del océano por una barrera, conectado al océano por una o más entradas restringidas y teniendo profundidades las cuales raramente exceden un par de metros (Kjerfve, 1994). Una laguna puede o no estar sujeta a la mezcla por marea, y la salinidad puede variar de aquellas presentes a los lagos de agua dulce a las lagunas hipersalinas, dependiendo del balance hidrológico. Las lagunas son el resultado del incremento del nivel del mar durante el Holoceno o Pleistoceno y la fabricación de barreras costeras por procesos marinos.

Magnitud de cambio: cambio en cualquier atributo el ecosistema (p. e. biomasa, abundancia etc.) con respecto a su estado original, ocasionado por la presencia de una perturbación.

Madurez: etapa final en la sucesión ecológica de los ecosistemas que se alcanza después de haber pasado por diferentes etapas intermedias (seriales) que involucran cambios en su estructura. Se caracteriza por tener un grado máximo de biomasa por unidad de energía presente.

Meiobentos: se refiere a los animales bentónicos más pequeños que el macrobentos pero más grandes que la microfauna (McIntyre, 1969; Higgins y Thiel, 1988; Giere, 1993). Los límites del tamaño del meiobentos se basan en el tamaño de la apertura de malla del tamiz que es utilizado para separarlos, generalmente como límite inferior 42 μm y 500 (1000) μm como límite superior (Fenchel, 1978; Giere, 1993).

Modelo: representación abstracta de o simplificada del sistema ecológico que destaca solo sus atributos funcionales importantes y los componentes estructurales más evidentes.

Nicho: los límites para todas las formas ambientales importantes, dentro de los cuales los individuos de una especie pueden sobrevivir, crecer y reproducirse. El nicho comprende todo el espacio definido por estas dimensiones o factores. Nicho es un concepto abstracto y no un volumen en el espacio. El "nicho fundamental" describe los límites potenciales de un organismo (en la ausencia de depredadores y competidores), y el "nicho realizado" describe el nicho actual en la presencia de los depredadores y de los competidores.

Nicho funcional: mientras el término nicho es utilizado para entender donde un organismo puede o no puede persistir y donde competirá o no competirá con otros, el término de nicho funcional es útil para entender la redundancia funcional. Si dos especies tienen efectos similares sobre procesos (p. e. mineralización del carbono o depredación) ellos podrán considerarse redundantes hasta que la pérdida de alguna de ellas no sea importante. Pero el nicho funcional no solo es definido por los efectos sobre el proceso, sino también del tamaño de la población y como la población responde a la perturbación y especialmente al cambio ambiental.

Niveles tróficos: agregación de los componentes del sistema en niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942) siguiendo una aproximación realizada por Ulanowicz (1995). El nivel trófico de cada especie se define como el número de veces que la energía (materia) es transformada a partir de la dieta de un consumidor en biomasa de otro consumidor a lo largo de la cadena trófica a la que pertenece (Williams y Martinez, 2002).

Omnívoro: un organismo alimentándose de más de un nivel trófico.

Overhead: diferencia entre la ascendencia y la capacidad de desarrollo, es decir, la ascendencia actual y la ascendencia máxima posible. Refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones.

Persistencia: tiempo de supervivencia del sistema o de alguno de sus componentes. En este sentido, un ecosistema podría ser considerado más persistente que otro si el tiempo promedio hasta su extinción fuera más largo (De Angelis y Waterhouse, 1987; Yodzis, 1989; Peterson et al., 1998).

Producción primaria: es definida como la tasa de formación de compuestos orgánicos ricos en energía a partir de compuestos inorgánicos, frecuentemente es utilizada para conocer la producción de un área dada. La tasa de producción primaria es expresada como la cantidad de carbono fijada en un área determinada (metro, kilómetro) en un tiempo determinado (hora, día, año).

Producción primaria anual: la ganancia anual de energía y carbono por los productores primarios (hojas, maderas, raíces, semillas, etc.). La fijación total de energía por fotosíntesis en producción primaria bruta (PPB).

Redundancia funcional: la capacidad de una especie para sustituir a otra con respecto a algunos procesos, función o actividad (ver nicho).

Resistencia: el grado al cual un atributo cambia seguido de una perturbación.

Resiliencia ecológica: es la cantidad de perturbación que un sistema puede absorber antes de que cambie su estado (Gunderson et al., 2002). La capacidad del sistema para retornar a su estado normal después de una perturbación o periodo de estrés (Webster et al., 1985; Leps et al., 1982; Pimm, 1984, 1991).

Robustez o solidez de la interacción: la medida cuantitativa del efecto directo de un organismo sobre otro, generalmente expresado como el efecto de un espécimen sobre la población de otro. Es decir, los depredadores afectan negativamente las presas y las presas afectan positivamente a los depredadores.

Sinergia: actuaciones conjuntas con resultados cualitativamente superiores a la simple suma de las actuaciones individuales.

Sistema: conjunto organizado de dos o más componentes que interactúan y están rodeados por un ambiente con el cual pueden interactuar o no, formando un todo unitario y complejo (O'Neil et al., 1989).

Sistema estable: un sistema es estable solo en el caso de que todos sus atributos retornen a sus valores iniciales de equilibrio seguidos a una perturbación (ver estabilidad ecológica).

Trama trófica: es el patrón de flujos de materia y energía entre compartimientos seleccionados adecuadamente dentro de un ecosistema.

Variabilidad: el grado al cual los atributos cambian sobre el tiempo.

RESUMEN

En el presente trabajo se utiliza el enfoque Ecopath para describir algunos rasgos de la estructura y funcionamiento de la interacción entre los ecosistemas Laguna de Alvarado y plataforma continental adyacente en el estado de Veracruz. El modelo incluye diversos grupos funcionales: mamíferos marinos, aves acuáticas, tiburones, peces, crustáceos, moluscos, zooplancton, productores bentónicos, fitoplancton, detritos y la influencia de la pesquería considerada como un depredador más del sistema. Se describe la trama alimenticia del sistema a través de atributos tales como nivel trófico, producción, consumo, respiración, asimilación, etc. Se estiman algunos indicadores propuestos en la teoría ecológica (producción primaria neta, flujos totales, flujos a respiración, resistencia, magnitud de cambio, resiliencia, etc.) con la finalidad de medir la respuesta del ecosistema ante cambios en la tasa de explotación de la pesquería secuencial de camarón. El modelo incluye 66 grupos en total, los cuales ocupan diferentes niveles tróficos (1-4.22). Los flujos totales en el sistema son equivalentes a $9,602 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ (peso húmedo) de los cuales 15% son canalizados a consumos, 8.3% a procesos respiratorios (gasto energético), 76% fluyen a detrito y el resto es exportado del sistema. La capacidad del sistema fue estimada en 30,916 *flowbits*. La producción total ($5,948 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) excedió por mucho los consumos totales ($1,480 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) con una tasa producción primaria total/ respiración igual 8.5. En síntesis, el modelo describe adecuadamente la estructura y el funcionamiento de un sistema interconectado (Laguna de Alvarado-plataforma continental) a través de su trama trófica; la cual se considera es la estructura mínima para describir las interacciones tróficas más importantes y las rutas energía predominantes en el sistema. Así mismo, se determinó que la interdependencia entre estos

sistemas es mínima pero suficiente como para afectar los atributos ecológicos de ambos sistemas; quedando de manifiesto que hay procesos ecosistémicos no lineales que no pudieron ser captados por el modelo. El sistema LA-PC mostró diferentes señales que demuestran la capacidad de respuesta del sistema ante una determinada perturbación, destacándose que los diferentes estados son producto de la presencia de componentes con diferentes estrategias de vida que en su conjunto determinan la elevada elasticidad del sistema. Algunas interacciones tróficas no fueron tan evidentes en el sistema acoplado quizá debido a que la aproximación para determinar la capacidad de carga (CC) en un nivel de organización no puede ser utilizado en otro, debido a procesos sinérgicos o antagónicos inesperados. Es decir, la CC del sistema acoplado no puede ser medida sobre la base de la CC individual de ambos sistemas, por consiguiente, si se desea conservar el estado de salud del sistema LA-PC, es necesario asegurar la conservación de su organización más que su biodiversidad.

ABSTRACT

A mass-balanced trophic model for the coupled systems of Alvarado Lagoon and adjacent continental shelf was constructed and explored in order to determine the trophic structure and function of the ecosystem. The model based on the software Ecopath with Ecosim, includes several functional groups of marine mammals, sea birds, fishes, crustaceans (shrimps, crabs, prawns, meiobenthos), mollusks (gastropods and bivalves), echinoderms (sea star, sand dollar, sea urchin, sea cucumber), polychaetes, primary producers (phytoplankton, sea grass and macroalgae), detritus, and groups no-lived (shrimp by-catch). Trophic structure and function of are described as ecological attributes of trophic levels, total system production, total consumption, flows to respiration, flows to detritus, etc. In order to measure ecosystem structural and functional changes derived from fishing impacts, several attributes from ecological theory (Odum's attributes), i.e. resilience, persistence, total primary production/total respiration, total primary production/total biomass, total biomass/total throughput rates, carrying capacity, etc. A total of 66 functional groups are included in total in the model which are located in trophic levels that ranked from 1 (to primary producers) at 4.22 (top consumers). Total system throughput reached $9,602 \text{ tkm}^{-2}\text{year}^{-1}$; of which total consumption made up 15%; respiratory flows made up 8.2%; and flows to detritus made up 76%, the remaining flows are exported of the system. Total system production was higher than the consumption, and net primary production was higher than respiration. The analysis of the trophic impacts showed the influence of the detritus on several trophic levels. The ecosystem capacity was estimated in 30,916 *flowbits* ($\text{tkm}^{-2}\text{year}^{-1}/\text{bit}$), while the overhead and ascendancy was calculated in 21,134 *flowbits* and 9,781 *flowbits* respectively. Results suggest an non balance situation between

primary production and consumption. Trophic interdependence among ecosystems was evident, but indirect ecosystem impacts of fisheries were at least partly mediated through the food web at different hierarchical levels (populations, ecosystem, etc.). Functional groups with higher PB ratio showed higher resilience while top trophic groups displayed lower resilience. Some trophic interactions were no longer evident in the coupled system may be because approaches for determining carrying capacity (CC) at one level may not be useful at another, because of unexpected synergisms or antagonisms. Thus, the coupled system's CC can not be measurement on the basis of individual CC.

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas costeros tropicales y subtropicales se caracterizan por una elevada heterogeneidad espacial que determina la presencia de comunidades biológicas altamente diversas, tramas tróficas complejas con elevado grado de interacción entre la columna de agua y el fondo y con ecosistemas adyacentes (Manickchand-Heileman et al., 1998a; 1998b). Adicionalmente, se ha reconocido recientemente una naturaleza dinámica en las interacciones de la trama trófica (Schoenly y Cohen, 1991; Polis et al., 1996), de ahí que muchos sistemas costeros presenten una variación temporal en su estructura y función.

Al menos desde Darwin (1859), los naturalistas y los ecólogos siempre han estado interesados en entender aquellos mecanismos que determinan la estructura de las comunidades. Desde entonces, se han realizado muchos esfuerzos para explicar cómo las relaciones alimenticias entre las especies determinan muchos aspectos de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Fue Lotka (1924) quien propuso que el funcionamiento de un ecosistema podría explicarse a partir de la tasa de transformación de la materia regida por los principios de la termodinámica.

Posteriormente, Elton (1927) se interesó por las relaciones alimenticias, vinculándolas con procesos energéticos y con la diversificación de organismos dentro de papeles funcionales, de esta manera pudo elucidar varios aspectos de la estructura de la comunidad, a través de la repartición de organismos en niveles tróficos. Por su parte, Lindeman (1942) combina el concepto de ecosistema de Tansley (1935), referido como la unidad funcional en la ecología, con la propuesta de red alimenticia de Elton (1927), para

formular su propia teoría del funcionamiento del ecosistema a través del análisis de niveles tróficos.

Odum (1953) utilizó el concepto de ecosistema termodinámico en la forma de diagramas de flujos energéticos. Las rutas representan la transformación de la energía (o masa) y el enlace entre un nivel y otro señalando las rutas alternativas que puede seguir la energía respecto al nivel trófico o a las especies en particular. De acuerdo con esto, la estructura trófica está definida por la repartición de biomásas en niveles tróficos; y quizá sea el aspecto más obvio de la arquitectura de los ecosistemas, refiriéndose a los procesos de transferencia de energía (en forma de carbono) lo cual implica diversas interacciones alimenticias (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Odum, 1953, 1956, 1971).

En este sentido, se ha propuesto que las especies se encuentran conectadas a través de interacciones tróficas (Paine, 1966, 1980, 1984; Williams y Martínez, 2000), las cuales a su vez definen redes intrincadas (Strogatz, 2001; Watts y Strogatz, 1998; Amaral, et al., 2000; Newman et al., 2001), a las que se ha llamado tramas tróficas. De esta manera, la comprensión de la estructura y los mecanismos que determinan la formación de estas redes son algunos de los tópicos principales de la teoría ecológica (Cohen et al., 1990; 1993; Williams y Martinez, 2001; 2004).

Al respecto, las tramas tróficas acuáticas han sido estudiadas intensamente, evaluando básicamente el efecto de los productores y consumidores sobre la composición y abundancia de las especies. Existen muchos trabajos teóricos y experimentales en ambientes dulceacuícolas (lagos, ríos, etc), a partir de los cuales se ha demostrado que las variaciones en los depredadores desencadenan efectos en cascada a través de toda

la trama trófica, con implicaciones sobre la estructura y funcionamiento del ecosistema (Hairston et al., 1960; Carpenter et al., 1985; Mazumder et al., 1990; Power, 1990; Estes et al., 1998; Worm et al., 2000; 2002; Jackson et al., 2001).

Desafortunadamente, no es claro como los conceptos que se derivan de estos estudios puedan ser aplicados al ambiente marino. De tal forma que la caracterización, el monitoreo y el manejo adecuado de los ecosistemas marinos que son objeto de una influencia directa de cualquier actividad humana (p. ej. pesca), pueden servir para prevenir, reducir y controlar la degradación del ambiente marino con la finalidad de contar con puntos de referencia que promuevan un manejo integrado y desarrollo sostenido (Kumpf et al., 1999; Sherman y Duda, 1999).

Hasta hace muy poco, el manejo de las pesquerías se basaba preferentemente en especies (Beverton, 1984). Sin embargo, el manejo basado en el contexto del ecosistema representa una nueva alternativa, así como una nueva posición hacia la explotación de los recursos naturales (Christensen et al., 1986). El ecosistema es visto ahora como un nivel integral para estudios ecológicos, y su complejidad es percibida como crucial para su sostenibilidad (Constanza et al., 1997).

Una forma de entender la estructura y funcionamiento de los ecosistemas es a través de modelos tróficos (Polovina, 1984; Christensen y Pauly, 1995; Ulanowicz, 1997). De manera particular, los modelos tipo Ecopath, desarrollado por Polovina (1984) y retomados por Christensen y Pauly, (1992a, 1992b, 1995) son una alternativa que sirve para cuantificar las interacciones tróficas y el flujo de energía en los ecosistemas.

No obstante que su valor de predicción es limitado, tienen la ventaja, a través de su simplificación esquemática, de mostrar las diferentes etapas en el proceso de transferencia energética y predecir los efectos de la variabilidad en la productividad primaria del sistema originado por cambios naturales o antrópicos (Okey y Pauly, 1999).

En este sentido, en el presente trabajo se describen las diferentes etapas en el proceso de transferencia energética entre dos ecosistemas costeros en el Golfo de México. Con ello se intenta aportar conceptos y criterios de referencia que contribuyan a entender algunos procesos que determinan su estructura y funcionamiento, así como identificar algunos indicadores que permitan definir su estado de salud con base en criterios de estabilidad tales como magnitud de cambio y elasticidad (resiliencia).

2. ANTECEDENTES

La necesidad de administrar adecuadamente los recursos naturales de los ambientes costeros ha permitido el desarrollo de numerosos estudios a escala mundial tendientes a caracterizar la estructura de diferentes comunidades. Una de las estrategias seguidas bajo este criterio es la realización de estudios biológico-pesqueros, a partir de los cuales se puedan encontrar prácticas que permitan hacer un uso correcto de los recursos naturales.

Sin embargo, el enfoque tradicional que se tenía sobre el manejo de los recursos naturales por los biólogos pesqueros ha sido reemplazado por un enfoque que involucre el manejo en el ámbito del ecosistema (Christensen, 1995; Okey y Wright, 2004). Una de las estrategias seguidas bajo este criterio es la elaboración de modelos que incluyan los principales componentes bióticos de un ecosistema y las interacciones tróficas entre ellos.

Adicionalmente, se ha reconocido que la estructura de los ecosistemas acuáticos en áreas donde existe la explotación de recursos pesqueros es sumamente importante; de ahí que existan varios intentos para describir la cantidad y dirección de las transferencias energéticas que se llevan a cabo dentro de una determinada comunidad o ecosistema (Platt y Silver, 1981; Pimm, 1982; Ulanowicz, 1986; Pauly, 1989).

Al respecto, los estudios sobre flujos energéticos en ecosistemas costeros han sido incompletos desde el punto de vista de la representación de la comunidad en su conjunto. Particularmente en el Golfo de México existe información aún insuficiente sobre flujos energéticos y productividad (Mahmoudi et al., 2002). Existen algunos modelos en diversos ecosistemas del Golfo de México que han descrito y cuantificado las principales vías de transferencia de energía (Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 1993; Arreguín-Sánchez et al., 1993a; 1993b; Arreguín-Sánchez, 2001; Vega-Cendejas et al., 1993, Chávez et al., 1993; de la Cruz-Agüero, 1993; Browder, 1993; Manickchand-Heileman et al., 1998a; Manickchand-Heileman et al., 1998b; Vidal-Hernández, 2000) a través de modelos tipo Ecopath.

En muchos de estos modelos se ha determinado el tamaño del ecosistema con base en los flujos totales y se ha caracterizado su estructura a través de la distribución de las especies en niveles tróficos, cuantificando la cantidad de energía que es transferida entre ellos. Sin embargo, todos estos modelos se han centrado en estudiar sistemas independientes (lagunas, bahías, plataformas continentales), pero ninguno de ellos aborda la interdependencia entre sistemas adyacentes.

El estado de Veracruz cuenta con una gran extensión de costa en el Golfo de México (Moreno-Casasola, 1994), con un número de estuarios y lagunas costeras que probablemente sea el más alto en todo el país. En estos ecosistemas, varias disciplinas científicas han logrado reunir la información necesaria para comprender estas delicadas y complejas interacciones. Sin embargo, a la fecha no se ha sido capaz de articular décadas de conocimientos especializados, mucha de la información que existe no se encuentra disponible y en forma útil para los responsables de establecer políticas de uso y manejo, por lo cual no se ha podido enfrentar exitosamente el manejo integrado de los recursos de tan estratégica región.

Esta zona se caracteriza por presentar una heterogeneidad elevada determinada por la presencia de lagunas, estuarios, arrecifes coralinos, praderas de pastos marinos, manglares, etc. Adicionalmente, la productividad primaria y secundaria de esta zona es una de las más altas reportadas para México, y su producción sustenta una buena cantidad de alimento para el hombre a través de la pesca (Anónimo, 1996).

En este sentido, se sabe que muchas especies han sincronizado sus ciclos de vida pasando diferentes etapas de su vida en diferentes ecosistemas. Muchas de las especies de la plataforma continental penetran a sistemas costeros adyacentes (lagunas, esteros, praderas de pastos marinos, manglares) utilizando estas zonas para refugio, crianza, alimentación y/o reproducción. De este modo contribuyen al intercambio de energía entre ellos y en consecuencia se generan flujos (energía y/o materia) derivados de complejas interacciones.

Ejemplo de este intercambio es el de muchas especies de peces y crustáceos que se alimentan en otros ecosistemas y al regresar sirven a su vez de alimento para otras especies. Estos recursos constituyen el intercambio de materia orgánica entre sistemas a través de la trama alimenticia y en consecuencia a la productividad local. Así mismo, la materia orgánica también puede llegar a otros sistema en forma de detrito o plancton transportados por diversos procesos oceanográficos (p. ej. corrientes, descargas de afluentes, etc.).

3. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL:

Determinar la estructura y funcionamiento de la Laguna de Alvarado, Veracruz y su plataforma continental adyacente a través de un modelo de balance de masas con la finalidad de medir la interdependencia entre los sistemas y evaluar el efecto de la pesquería en la organización del ecosistema.

OBJETIVOS PARTICULARES:

Analizar la estructura y el funcionamiento de la Laguna de Alvarado, Veracruz y su plataforma continental adyacente, a través de un modelo de balance de masas, con la finalidad de determinar las rutas principales de energía.

Cuantificar el papel de cada grupo funcional en la organización del ecosistema a través de su contribución en los flujos de energía para utilizarlo como una medida de la interdependencia entre ambos ecosistemas.

Simular diferentes escenarios de explotación mediante cambios secuenciales en las tasas de cosecha de recursos explotados con el objeto de evaluar el efecto de la pesquería en la organización del ecosistema.

4. AREA DE ESTUDIO

4.1 LAGUNA DE ALVARADO

La Laguna de Alvarado y la plataforma continental adyacente se encuentran en la planicie costera del área central del estado de Veracruz. El complejo lagunar se localiza entre los paralelos 18° 43' 00" y 18° 52' 15" de latitud norte y los meridianos 95° 40' y 95° 57' de longitud oeste; tiene una longitud aproximada de 26 km y un ancho de 5 km y cubre una área aproximada de 62 km² (Castañeda y Contreras, 2001). La comunicación con el mar se da a través de la "Boca Camaronera" ubicada en el extremo noroeste y de la "Boca de Alvarado" ubicada al noreste (Rosales-Hoz et al., 1985; Contreras, 1993).

Con base a la batimetría de la Laguna de Alvarado se puede considerar en términos generales como una laguna somera. Su mayor profundidad se encuentra a lo largo del lecho del río Papaloapan, desde el extremo de la isla Vives hasta su desembocadura, con una profundidad que varía entre 9 y 13.5 m y en el canal que conduce hasta el muelle de desembarque del puerto pesquero piloto de Alvarado, con 5 m de profundidad y en la boca de Tragadero, donde se registra 4.1 m en la porción central, las profundidades máximas son de 2.2 m, decreciendo rápidamente hacia las orillas, con la excepción de algunos canales y bancos de arenas, que por efectos de dragados, se han originado muy recientemente.

El sistema lagunar de Alvarado presenta un considerable aporte de sedimentos terrígenos y materia orgánica vía las descargas de los ríos Papaloapan, Blanco Limón y Acuña, además de arroyos y escurrimientos que se presentan en las orillas de la laguna (Contreras 1993; de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999), por lo que se considera

que este aporte es de manera constante incrementando durante la temporada de lluvias debido al aumento del caudal de los ríos. La variación de la granulometría de los sedimentos se da de manera estacional a lo largo de tres temporadas climáticas (secas, lluvias y nortes) y sobre todo de la ubicación dentro del sistema lagunar (Morán-Silva et al., 1996).

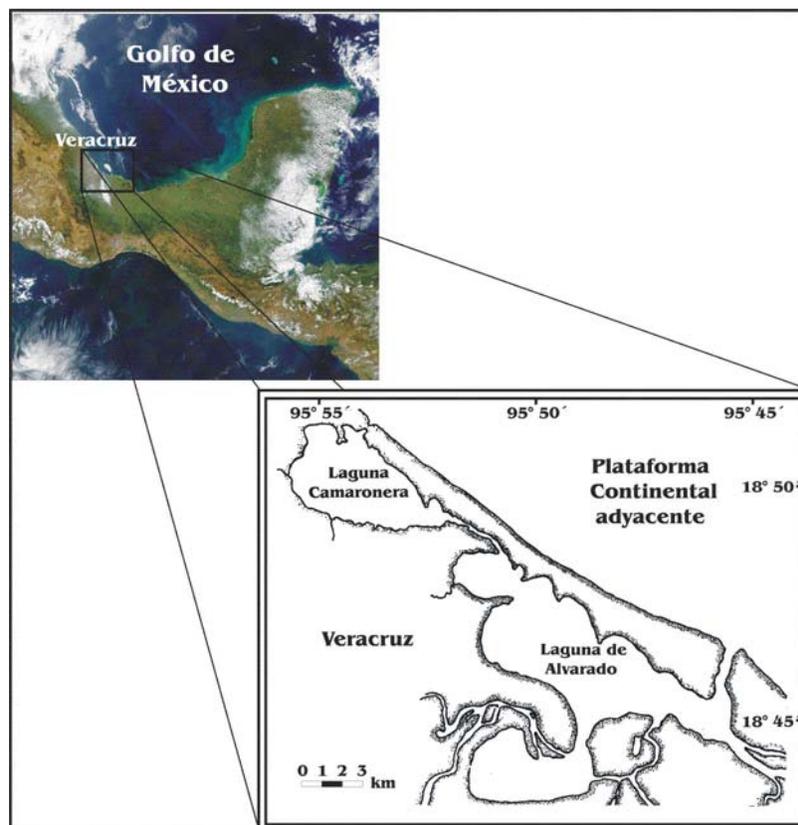


Figura 1. Ubicación del ecosistema laguna-plataforma continental adyacente, en Alvarado, Veracruz, México.

La laguna de Alvarado se caracteriza por tener un porcentaje de arena alto, ya que esta situada cerca de los afluentes de los ríos, así como la influencia marina en las cercanías de las bocas de comunicación (Rosales-Hoz et al., 1985; Contreras, 1993). Por otro lado, el sistema lagunar además de recibir grandes aportes de sedimentos terrígenos al mismo tiempo recibe una gran cantidad de materia orgánica particulada, la cual es

depositada sobre el sedimento o bien es exportada hacia la zona costera adyacente (Morán et al., 1996).

El complejo lagunar se encuentra rodeado casi completamente por mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y algunas franjas de mangle negro (*Avicennia germinans*). El área litoral inmediata a la zona de manglar esta ocupada por cebadales que constituyen manchones de vegetación sumergida a lo largo de la costa del sistema lagunar y las cuales ocupan grandes extensiones que quedan parcialmente descubiertas durante la bajamar. La especie dominante de estas áreas es *Ruppia maritima*, la cual, hacia aguas más profundas desaparece paulatinamente, dando paso a la aparición de algas, donde predomina la rodofita *Gracilaria verrucosa* (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999).

A pesar de que varias disciplinas de la biología han logrado reunir información necesaria para comprender las complejas interacciones entre los ambientes marinos, litorales y costeros en el Golfo de México y particularmente de la laguna de Alvarado, a la fecha no se ha logrado desarrollar algún plan para el manejo integrado de los recursos de tan estratégica región. Mucha de la información que existe no se encuentra disponible y en forma útil para los responsables de establecer políticas de uso y manejo (Anónimo, 1996).

En este sentido, un aspecto importante que señalar es la continua destrucción de los subsistemas del complejo lagunar de Alvarado como son: la destrucción de los bosques de manglar, relleno para desarrollo habitacional, descarga de aguas residuales hacia el espejo de agua, vertido de hidrocarburos, etc., que de mantenerse en las

condiciones que se dan en la actualidad las zonas de crianza no permitirán la elevada biodiversidad propia del sistema lagunar de Alvarado (Birkett y Rapport, 1999).

4.2 PLATAFORMA CONTINENTAL

Una tercera parte del Golfo de México está constituida por la plataforma continental, la cual está compuesta por sedimentos de origen post-glacial. Las plataformas modernas en la cuenca del Golfo de México fueron formadas por fluctuaciones en el nivel del mar durante el Pleistoceno (Roberts et al., 1999). La plataforma continental del Golfo de México es un área de alta sedimentación terrígena debido a la gran cantidad de ríos que descargan en la zona. A pesar de ello se pueden encontrar algunas estructuras arrecifales en áreas dispersas. Los arrecifes que componen el sistema se encuentran delimitados por los ríos La Antigua al norte y Papaloapan al sur. La desembocadura de diversos ríos provoca que las aguas circundantes sean turbias y poco transparentes.

La plataforma continental considerada para este estudio cubre básicamente el área de operación de la flota arrastrera comercial que tiene como objetivo al camarón café (*Farfantepenaeus aztecus*), localizada entre las latitudes 18° 40' y 19° de latitud norte y los meridianos 95° 40' y 95° 57' de longitud oeste. Se estima que el área considerada para el modelo cubre un total de 1000 km² (Fig. 1). El patrón climático de la zona permite definir tres épocas: nortes (Octubre-Enero), secas (Febrero-Marzo) y lluvias (Julio-Septiembre) (García, 1971).

La zona costera del Golfo de México que comprende los estados de Tamaulipas, Veracruz, Tabasco y Campeche es la franja donde se han explotado los más importantes

campos petroleros de nuestro país y, en consecuencia, en estos estados se concentra el mayor número de instalaciones petroleras. La historia de las actividades petroleras en la zona costera del Golfo de México se remonta a la década de los años cincuenta. Para 1978–1979 la producción de petróleo en esta zona equivalía a un volumen cercano al 80% de la producción nacional.

Debido a que el Golfo de México encierra una plataforma continental relativamente somera y amplia, los procesos deltaicos, la influencia de los ríos hacia el mar y la presencia de grandes y numerosos sistemas estuarinos, es una característica que se comparte desde Florida hasta Yucatán. La plataforma de Alvarado presenta similitudes con la plataforma de Florida por los pastos marinos, los manglares y la presencia de algunos aislados arrecifes de coral.

La plataforma continental considerada para este estudio sustenta importantes recursos pesqueros: crustáceos, moluscos y peces. El procesamiento y distribución de estos productos pesqueros son los sectores que más empleos genera en esta región. Las pesquerías en la plataforma de Alvarado se centra principalmente sobre camarones peneidos, sierras, sardinas, pargos, cabrillas y tiburones. Algunos estudios han demostrado que estas pesquerías han alcanzado sus límites de explotación (Cisnero-Mata et al., 2000).

Así mismo el estado de Veracruz, se considera uno de los más importantes del país, por las actividades comerciales y de tránsito que allí se realizan, es al mismo tiempo un estado industrial que concentra actividades textiles, metalúrgicas, tabacaleras y azucareras, cuyos desechos, junto con los de la zona urbana, son vertidos directamente

al mar. Las plantas de tratamiento de aguas negras son insuficientes dada la cantidad y distribución de los vertidos orgánicos al mar.

El crecimiento demográfico ha obligado a la intensa explotación de recursos pesqueros alimenticios con fines comerciales, ocasionando que algunas especies de crustáceos, moluscos y varias especies de peces, se encuentren en aparente grado de sobreexplotación. Así mismo, varias de las actividades artesanales que utilizan recursos marinos se realizan sin normatividad. Otras señales de estrés de este ecosistema, se han relacionado directamente con químicos tóxicos, re-estructuración física de la costa, descarga de nutrientes provenientes de ríos (Birkett y Rapport, 1999).

Lo anterior ha puesto de manifiesto la necesidad de que se elaboren estudios integrales que permitan evaluar el grado de alteración real de los diferentes sistemas naturales que se presentan esta región. A partir de estos estudios se podrá precisar el origen de los impactos pudiendo presentarse diversas fuentes: industriales, principalmente petroleras, agrícolas, ganaderas o por la presencia de asentamientos humanos.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 MODELO ECOPATH

El modelo se desarrolló bajo el concepto de balance de masas adoptado en el enfoque Ecopath (Polovina, 1984; Christensen y Pauly, 1992a; 1992b; 1996) el cual describe de forma cuantitativa los flujos de energía (biomas) de la trama alimenticia. Desde su aplicación inicial, se han desarrollado más de 100 modelos Ecopath en el mundo, la mayoría en ecosistemas marinos (www.Ecopath.org). Los modelos Ecopath

pueden ser analizados en su forma estática (Christensen y Pauly, 1992a; 1992b; 1996), pero las simulaciones dinámicas de los modelos Ecosim y Ecospace (Walters et al., 1997; Walters et al., 1999) incrementan considerablemente la utilidad para el estudio de los ecosistemas. Estos modelos dinámicos simulan respuestas potenciales de la biota de un sistema a cambios en las estrategias de cosecha por pesca o regímenes de perturbación (Ecosim), y dichos análisis pueden ser realizados en un contexto espacial basado en el hábitat (Ecospace).

Estas aproximaciones complementarias, pueden ser utilizadas para implementar estrategias de manejo basadas en el contexto del ecosistema. Las simulaciones son frecuentemente consistentes con la teoría ecológica (Christensen, 1995; Vasconcellos et al., 1997). Es importante señalar que los modelos Ecopath nunca son terminales debido a que nuestro conocimiento sobre los ecosistemas nunca esta completo. El modelo emplea una serie de ecuaciones lineales que representan el balance de masas (una para cada grupo i en el sistema), de tal manera que se cumpla el siguiente supuesto:

La producción de i menos toda la depredación sobre i menos las perdidas de i diferentes a la depredación i menos la acumulación de biomasa de i menos las exportaciones de i resultan en cero.

El anterior puede ser expresado a través de la ecuación:

$$P_i - M2_i - P_i(1 - EE_i)BA_i - EX_i = 0 \quad \dots (1)$$

donde P_i es la producción de i , $M2_i$ es la mortalidad total por depredación de i , EE_i es la eficiencia ecotrófica de i o la proporción de la producción que es exportada y depredada,

$(1-EE_i)$ es la fracción de otras fuentes de mortalidad, BA_i es la acumulación de biomasa de i , y EX_i es la exportación de i .

La ecuación 1 puede ser re-expresada como:

$$B_i * \frac{P}{B_i} - \sum_{j=1}^n B_j * \frac{Q}{B_j} * DC_{ij} - \frac{P}{B_i} * B_i (1 - EE_i) - BA_i - EX_i = 0 \quad \dots(1)$$

ó

$$B_i * \frac{P}{B_i} * EE_i - \sum_{j=1}^n B_j * \frac{Q}{B_j} * DC_{ij} - BA_i - EX_i = 0 \quad \dots(2)$$

donde B_i es la biomasa de i , P/B_i es la producción/biomasa, Q/B es la consumo/biomasa y DC_{ij} es la fracción de presa i en la dieta promedio del depredador j . Basado sobre la ecuación 2, para un sistema con n grupos tróficos, se resuelven tantas ecuaciones lineales como grupos se consideren en el modelo.

Este sistema de ecuaciones lineales simultáneas se resuelve a través de la inversión de una matriz. En Ecopath, esto se realiza utilizando el método generalizado de inversión de matrices descrito por MacKay (1981), el cual presenta cualidades que lo hacen generalmente el método más versátil para resolver este tipo de situaciones.

Por otro lado, es importante señalar que la solución del sistema de ecuaciones no requiere necesariamente el software Ecopath con Ecosim (EcE) *per se*. El sistema de ecuaciones puede ser resuelto en una hoja de cálculo (ver Mathisen y Sands 1999). No obstante, una ventaja de EcE es que simplifica el hallazgo de las estimaciones de varios procesos y estados a la vez en un menor tiempo.

Así mismo es importante señalar que existe una falsa impresión creada en torno a la ecuación maestra de Ecopath (Christensen y Pauly, 1992a; 1992b; 1996) la cual no necesariamente exige un estado estable o de equilibrio. Más que eso, requiere que el balance de masas ocurra durante el periodo bajo consideración, es decir que cualquier consumo en exceso durante una fracción de ese periodo sea compensado por un consumo menor en otra parte del mismo periodo. Este criterio constituye el supuesto básico para la solución del sistema de ecuaciones.

Lo anterior es particularmente importante para aquellos ecosistemas que presentan componentes temporales (los cuales no pueden ser representados por el promedio de los parámetros) o en los cuales los cambios en biomasa, composición de dieta, Q/B y P/B puedan ser modelados explícitamente. En este caso la selección del periodo de tiempo a modelar requiere de un análisis detallado, o bien la representación de la dinámica temporal a través de Ecosim.

Dado este supuesto de balance de masas la solución del sistema de ecuaciones permite el desconocimiento de uno de los parámetros de la ecuación 2 y el modelo será capaz, generalmente, de estimarlo; sólo en casos especiales Q/B_i puede ser desconocido además de cualquiera de los otros parámetros (Christensen y Pauly, 1992a; 1992b; 1996). Las exportaciones (p. ej. capturas pesqueras) y las composiciones de dietas son requeridas siempre para todos los grupos.

5.2 CONSTRUCCIÓN DEL MODELO

Antes de la construcción del modelo se tomaron en cuenta las consideraciones siguientes:

a) Delimitar el área para la cual se iba a construir el modelo. El área comprendió dos ecosistemas físicamente y biológicamente interconectados: la Laguna de Alvarado, Veracruz (62 km²) y la plataforma continental adyacente (1000km²).

b) Definir el periodo representado para el ecosistema. En este caso, se considera el periodo 1991-1996 debido a que se cuenta con una mayor cantidad de información.

Mucha de la información utilizada en el modelo se deriva de proyectos de investigación realizados en la Universidad Nacional Autónoma de México. Los resultados de esos proyectos incluyen estimaciones de abundancia, biomasa, composición de dietas, etc. Se supone que durante el periodo considerado el sistema es suficientemente estable como para considerar el supuesto de balance de masas y por consiguiente una credibilidad aceptable de los estimadores que caracterizan la estructura y función del sistema.

5.3 DEFINICIÓN DE LOS GRUPOS

Existen varias formas a partir de las cuales las especies pueden ser concentradas en un solo compartimiento o grupo. Una de las razones de combinar especies es la dificultad que existe para separarlas físicamente y/o identificarlas, de ahí que sea más sencillo agruparlas en un compartimiento con características tróficas similares.

Es importante señalar que la modelación de una trama trófica muchas veces es el resultado colateral de una tarea más amplia, de ahí que existan algunas carencias de información en muchas de las especies. Adicionalmente, el efecto de la agrupación en las redes alimenticias se ha analizado con poco detalle (Abarca-Arenas, 2000). En este sentido los grupos funcionales fueron organizados con base a diferentes criterios: grupos de especies que estuvieran relacionadas ecológicamente o taxonómicamente, grupos de

especies con una determinada importancia comercial, grupos por clases de talla (juveniles-adultos), etc. Los parámetros de entrada para los grupos combinados fueron estimados como el promedio de los parámetros de los componentes del grupo, ponderados por su biomasa (Christensen et al., 2000).

5.3.1 MAMÍFEROS MARINOS

Existe una variedad de mamíferos marinos que habitan las aguas de la laguna y la plataforma de Alvarado, Veracruz. La especie dominante es el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*. Considerando que se ha mencionado que los delfines nariz de botella se encuentran organizados en diferentes grupos (Mullin, 1988; Mullin y Hansen, 1999). Los mamíferos marinos (delfines nariz de botella) están agrupados en dos compartimientos, un grupo definido como mamíferos marinos de la plataforma y otro denominado como mamíferos de la laguna; esta separación se realizó con base en el trabajo de García-Loredo (1995), quien señala que este grupo de organismos se encuentran segregados en dos poblaciones en el área de estudio.

5.3.2 AVES MARINAS

La mayoría de los trabajos sobre aves marinas en el Golfo de México se refieren a su distribución y abundancia en zonas costeras (Duncan y Harvard, 1980; Fritts y Reynolds, 1981; Clapp et al., 1982; 1983; Pulich, 1982; Fritts et al., 1983; Jackson, 1992). Se sabe que este grupo es importante en los procesos de transferencia de energía entre ecosistemas vecinos. Las aves marinas de esta región se alimentan de una variedad de biota, desde pequeños invertebrados hasta los que se alimentan de peces. Sin embargo, no existen trabajos que permitan definir con precisión su biomasa en la zona de estudio.

El presente modelo sólo considera aquellas especies de aves que se sabe que se alimentan de la fauna de acompañamiento, entre las cuales se tienen gaviotas, pelícanos, cormoranes y fragatas, entre otras.

5.3.3 PECES

Se han realizado diversos trabajos para caracterizar las comunidades de peces de ambos sistemas. Destacan por su importancia los realizados por Franco-López et al. (1992a; 1996), y Chávez-López (1999), quienes describen esta comunidad en el sistema de la laguna de Alvarado, Veracruz. Así mismo, Franco-López et al. (1992b) analizan las comunidades de peces en zonas de pesca comercial de camarón de la plataforma continental.

Con base en los estudios anteriores y considerando la elevada riqueza de especies de peces (Franco-López et al., 1996 y Chavez-López 1999, reportan la presencia de más de 200 especies entre los dos sistemas) se formaron 42 grupos de peces, los cuales incluyen las especies más abundantes de los dos subsistemas. Los grupos de peces incluidos en el modelo son: mojarra (Gerreidae), sardinas (Clupeidae), corvinas (Scianidae), jureles (Carangidae), sierras (Scombridae), róbalo (Centropomidae), pargos (Lutjanidae), bagres (Ariidae), lisas (Mugilidae), lenguados (Paralichthyidae), peces sapo (Batrachoididae), sargos (Sparidae), agujones (Belonidae), guavinas (Eleotridae), tilapias (Cichlidae), chivos (Mullidae), chiles (Synodontidae), meros (Serranidae), peces puerco (Balistidae), cintillas (Trichiuridae), barracudas (Sphyraenidae), mariposas (Triglidae), burritos (Haemulidae), morenas (Muraenidae). Otras familias de peces que no tienen una contribución significativa en biomasa están

incluidas en el grupo denominado “otros peces”. Los peces cartilaginosos se consideran por separado en tiburones y rayas.

5.3.4 INVERTEBRADOS

Para definir los grupos de invertebrados se tomaron como base los trabajos realizados por García-Montes et al. (1988), García-Montes (1989), Maya (1991), Raz-Guzmán et al. (1991), Sánchez y Soto (1991), López-García (1996), Monroy-Velázquez (1996), Escobar-Briones et al. (1997), Winfield-Aguilar (1999), Escobar y Winfield (2003). Con base en el trabajo de Montes-García (1988) y Monroy-Velázquez (1996) los macro-crustáceos están separados en camarones (Penaeidae), jaibas (Portunidae), langostinos (Palaemonidae) y “otros crustáceos”. En este último caso es importante señalar que existe una alta diversidad de especies; sin embargo, debido a que el interés se centra en estos tres grupos (por su relevancia económica) y a la insuficiencia de datos biológicos de otras especies sólo se definieron esos grupos.

Al igual que los macro-crustáceos, los moluscos marinos son un componente diverso y energéticamente importante en las comunidades costeras. Desafortunadamente, no existen parámetros poblacionales para la mayoría de las especies. Las únicas investigaciones sobre estos aspectos se han realizado en ambientes estuarinos (Reguero y García-Cubas, 1989) o en zonas muy cercanas a la costa y principalmente dirigidas a aquellas especies que son objeto de pesquerías. De esta manera los moluscos son agregados en los grupos: calamares, pulpos, bivalvos y gasterópodos.

Otros grupos de invertebrados incluidos en el modelo fueron, gusanos (poliquetos) y equinodermos (erizos y estrellas). Los invertebrados pequeños (anfípodos, peracáridos,

isópodos, copépodos harpacticoideos, foraminíferos, nemátodos, etc.) están incluidos en el grupo de la meiofauna, para lo cual se tomaron en cuenta los trabajos de Maya (1991), Escobar-Briones et al. (1997), Winfield-Aguilar (1998), Borja (1998), Hernández (1999) y Rodríguez-Pliego (1999) y Escobar y Winfield (2003).

Considerando que el zooplancton es el grupo de invertebrados más diverso del ambiente marino, éste se mantuvo en una agrupación independiente para cada sistema. Existen pocos estudios cuantitativos detallados del zooplancton en esta parte del Golfo de México (Dagg et al., 1988; Ortner et al., 1989; Dagg y Ortner, 1994).

5.3.5 PRODUCTORES PRIMARIOS

En general el Golfo de México es considerado un ecosistema moderadamente productivo ($150\text{-}300\text{ gCm}^{-2}\text{año}^{-1}$) (Muller-Karger et al., 1991). La biomasa del fitoplancton para esta región se ha estimado en mil doscientos millones de toneladas por año de peso húmedo ($1200\text{ gm}^{-2}\text{año}^{-1}$) aunque se reportan variaciones importantes a lo largo del año (Margalef, 1969; Flores-Coto y Méndez-Vargas, 1980).

Así mismo las macrofitas (macroalgas y pastos marinos) se encuentran dentro de los productores primarios bentónicos costeros más importantes. Los pastos marinos crean un ambiente con un grado de complejidad estructural muy elevado. Este grupo de macrofitas es capaz de soportar faunas altamente diversas. Para la Laguna de Alvarado, las estimaciones de biomasa han sido realizadas por Tovilla y García (1990) y de la Lanza-Espino y Lozano-Montes (1999).

En la plataforma continental existe una amplia franja de nódulos de algas, los cuales se encuentran entre los 70 m y 100 m de profundidad. Sin embargo, no existen estimaciones sobre la biomasa de estos nódulos. Con la intención de incluir este componente en el modelo, se utilizaron valores de cobertura equivalentes a los de los mantos de pastos marinos de la laguna.

5.3.6 DETRITO

Con base en los trabajos de Rosales-Hoz et al. (1985) y de la Lanza-Espino y Lozano-Montiel (1999) se considera adecuado mantener un compartimiento de detrito separado para cada subsistema.

5.3.7 DESCARTES

Considerando varios estudios que hablan sobre la importancia de los descartes de la pesca de arrastre de camarón (fauna de acompañamiento) en las plataformas continentales (Allsop, 1985; Yáñez-Arancibia, 1985; Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1986; Grande, 1987) el modelo incluye un grupo no-vivo que representa los descartes provenientes de la flota comercial de Alvarado, Veracruz.

5.4 FUENTE DE LOS DATOS

5.4.1 BIOMASA

Las biomazas de peces e invertebrados están estimadas con base en la ecuación de captura ($C=F \cdot B$) (Baranov, 1918). Esta ecuación asume que la captura es proporcional a la biomasa presente en el área. Las estimaciones están basadas en el supuesto simple de que los stocks se encuentran bajo la misma presión de pesca a través de toda su

distribución en el área de estudio. En este sentido las biomásas estimadas para especies altamente migratorias podrían estar sobrestimadas o subestimadas, considerando que el esfuerzo de pesca, la biomasa del stock y la capturabilidad no son homogéneos espacialmente, y que la mortalidad por pesca varía entre zonas de pesca.

Las biomásas de la mayoría de las especies de peces y de algunos crustáceos y moluscos de la plataforma continental fueron estimadas a partir de datos de diversos cruceros realizados por la flota de pesca comercial de camarón en la plataforma de Alvarado, Veracruz (1991-1996). Todos los datos provienen de arrastres realizados a una profundidad de 36 m, con una velocidad de arrastre de 5.5 kmh^{-1} y con un tiempo de arrastre efectivo de 3 horas.

La densidad (tkm^{-2}) está estimada con base en el método de área de barrido propuesto por Darnell et al. (1987). Se aplicó un factor de eficiencia del 25% con base en el trabajo de Darcy y Guthertz (1984). Brown et al. (1991) aportan estimaciones gruesas de biomásas para varios grupos de especies de peces del Golfo de México. Estas estimaciones solo se utilizaron para contar con puntos de referencia y estimaciones independientes.

5.4.2 PRODUCCIÓN BIOMASA (P/B)

Para cada grupo funcional se realizaron estimaciones promedio de los parámetros de producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B), con base en valores individuales de cada especie ponderadas por su biomasa relativa en el grupo. Se utilizaron varias alternativas para obtener estas estimaciones, en principio se utilizaron valores locales y específicos (Anexo 1).

En gran parte de los casos se considero que la tasa instantánea de mortalidad total (Z) es igual a la tasa (P/B) bajo el supuesto de estado-estable (Allen 1971). $Z=M$ (mortalidad natural) para un número de especies donde no hay explotación, mientras que $Z=M+F$ cuando el grupo es explotado. Algunas estimaciones independientes de Z fueron tomadas de diversas fuentes (Anexo 1). El cálculo de la mortalidad natural (M) de algunas especies se baso en la formula empírica de Pauly (1986) modificada por Brey (1999):

$$\text{Log}(M) = 4.355 - 0.083 \log W_{\infty} + 6.390(W_{\infty}/L_{\infty}^3) + 0.627 \log(K) + 1190.43(1/T + 273)$$

donde: K (anual) es el coeficiente de crecimiento de la ecuación de von Bertalanffy; T= la temperatura del hábitat en grados centígrados; W_{∞} = peso asintótico (g); L_{∞} = longitud asintótica (cm).

En la tabla 1 se presentan los valores utilizados para la estimación de P/B (mortalidad natural) para peces. Cuando no se contó con información suficiente para realizar las estimaciones de P/B a través de las relaciones empíricas, se utilizaron los promedios de los valores de P/B publicados para modelos del Golfo de México, considerándolos una aproximación gruesa.

En algunos casos, no hubo información disponible para algunos parámetros. Cuando paso esto, se recurrio a Fishbase (www.fishbase.org), la cual es un base de datos biológicos desarrollada por el Centro para el manejo de Recursos Acuáticos Vivos (ICLARM por sus siglas en ingles), en colaboración con FAO y otras organizaciones. En ella se incluye información acerca de 14,000 especies de peces y es actualizada constantemente con respecto a infromación tal como edad maxima, parámetros de crecimiento, estimaciones de mortalidad natural, composición de dietas estandarizadas,

etc. (Froese y Pauly, 1995). Cuando no hubo información disponible en la literatura para especies particulares, entonces se hizo referencia a esta base de datos.

5.4.3 CONSUMO BIOMASA (Q/B)

Se emplearon tres aproximaciones para estimar las tasas de consumo (Q/B): 1) relaciones empíricas basadas en la morfología, las variables físicas y las tasas consumo; 2) mediciones específicas para cada especie; y 3) estimaciones de otros modelos.

Palomares y Pauly (1998) presentaron la siguiente ecuación empírica describiendo cómo puede ser pronosticada la tasa de consumo a partir de la combinación del tamaño, la temperatura, el aspecto de la aleta caudal (la cual define en gran medida el estilo de vida y el tipo de alimentación) e información cualitativa de la dieta:

$$\text{Log}(Q/B) = 7.964 - 0.204\log W_{\infty} - 1.965T + 0.083A + 0.532h + 0.398d$$

donde W_{∞} = peso asintótico, determinado a partir de la literatura o calculado de la longitud máxima y relaciones longitud-peso de cada especie; T = la temperatura del hábitat en grados Kelvin ($^{\circ}\text{K} = ^{\circ}\text{C} + 273.15$), se considera una temperatura promedio de la zona de 26 $^{\circ}\text{C}$; A = relación del aspecto de la aleta caudal (h^2/s , donde h es la altura y s es la superficie de la aleta caudal). Para alimentación herbívora $h=1$, $d=0$; para alimentación detritíofaga $h=0$, $d=1$; para alimentación carnívora $h=0$, $d=0$. La información morfométrica fue tomada de *Fishbase* (Froese y Pauly, 2002).

Tabla 1. Parámetros utilizados para la estimación de las tasas P/B y Q/B de los grupos de peces del ecosistema laguna plataforma continental adyacente. K, L infinita y W infinita son parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy. A es la relación del aspecto de la aleta caudal; a y b son los parámetros de las relaciones peso-longitud. La base de datos Fishbase (Froese y Pauly, 2002) se utilizó como fuente complementaria.

Grupo funcional	K (año ⁻¹)	L _∞ (cm)	W _∞ (g)	A	a	b	Referencia
Sierras (Scombridae)	0.16	115	3428	6.3	2.89*10 ⁻⁶	2.97	Goodcharles y Murphy, 1986; Bohnsack y Harper, 1988
Corvinas (Scianidae)	0.22	44.2	1027	1.9	1.10*10 ⁻⁵	2.95	Tapía-García et al., 1988; Hernández et al., 1992
Sardinas (Clupeidae)	0.6	18.2	135	2.5	7.27*10 ⁻⁶	3.18	Claro et al., 1994;
Chiles (Synodontidae)		47.9	1100	2.1	9.06*10 ⁻⁶	2.97	Bohnsack y Harper, 1988;
Percas (Serranidae)	1.5	27.7	550	1.5	2.81*10 ⁻⁶	3.28	Bohnsack y Harper, 1988;
Jureles (Carangidae)	0.26	72.4	5000	3.6	9.06*10 ⁻⁶	2.69	Bohnsack y Harper, 1988; Crabtree et al., 2002;
Peces puerco (Ballistidae)	0.383	49	1223	2.4	2.91*10 ⁻⁶	2.93	Bohnsack y Harper, 1988; Frota et al., 2004;
Peces cinta (Trichiuridae)	0.34	237	1188	-	1.0*10 ⁻⁷	3.22	Bohnsack y Harper, 1988; Frota et al., 2004;
Barracudas (Sphyraenidae)	0.112	178	790	1.6	4.10*10 ⁻⁶	3.08	Bohnsack y Harper, 1988; Frota et al., 2004;
Pargos (Lutjanidae)	0.17	71.7	1802	1.5	7.2*10 ⁻⁹	3.09	Sturm y Salter, 1990; Johnson et al., 1995; Johnson, 1997;
Mojarras (Gerreidae)	0.666	38	290	1.7	1.36*10 ⁻⁵	2.82	González-Cabellos, 1985; Ayala-Pérez et al., 2001;
Lisas (Mugilidae)	0.15	45	1400	1.8	3.29*10 ⁻⁵	2.80	Ibañez-Aguirre et al., 1999;
Burritos (Haemulidae)	0.22	31	616	2.8	8.35*10 ⁻⁶	3.16	Murie y Parkyn, 1999; Padgett, 1997; Potts y Manooch, 2001
Robalos (Centropomidae)	0.235	100.8	24300	1.92	3.34*10 ⁻⁴	3.04	Taylor et al., 2000;
Tilapias (Cichlidae)	0.75	31.5			0.023	3.01	Vera, 1992; Faunce et al., 2002;
Peces sapo (Batrachoididae)	0.2	30.0			0.0257	2.64	Claro et al., 1994;
Sargos (Sparidae)	0.33	21.9		2.45	0.0098	3.17	Dutka y Murie, 2001; Schwartz, 1990; Wilson, 1991;
Agujones (Belontiidae)	0.68	63.2		2.84	0.0223	2.7	Bohnsack y Harper, 1988; Frota et al., 2004;
Guavinas (Eleotridae)	0.3	40		0.95			Reséndez, 1973;

Algunas estimaciones independientes de Q/B, derivadas de ecuaciones empíricas están reportadas en Palomares y Pauly (1989, 1998) y García y Duarte (2002). Estos valores fueron tomados como estimaciones alternativas ya que muchas de ellas no son específicas para el Golfo de México.

Otras estimaciones están tomadas directamente de Brown et al. (1991) quienes publicaron una lista de valores de consumo por año (Q/B año⁻¹) a partir de varias fuentes. Adicionalmente e igual que con los valores de P/B, algunos valores de Q/B fueron tomados de otros modelos relacionados en el Golfo. Los datos de capturas fueron tomados de los registros oficiales de pesca (SEPESCA-INP, 1994).

5.5 PARAMETRIZACIÓN DEL MODELO

Las unidades del modelo fueron estandarizadas a tkm⁻² de peso húmedo para la biomasa, tkm⁻²año⁻¹ para flujos y año⁻¹ para P/B y Q/B. Ya que el modelo Ecopath supone un estado de balance, se asume que los parámetros de entrada representan una condición promedio del periodo.

5.6 BALANCEO DEL MODELO

Los modelos Ecopath deben estar balanceados en el sentido de alcanzar una continuidad entre los flujos de energía entre sus componentes. La continuidad de flujos de energía debe ser alcanzada para cada grupo particular. Si la demanda combinada total de energía de un grupo particular excede su propia producción (más la energía necesaria para la respiración), se dice que el grupo está fuera de balance.

El grado de balance, en cada grupo funcional es revelado por los valores calculados de eficiencia ecotrófica (EE). La EE es la proporción de la producción neta de un grupo que es consumido por sus depredadores o por las pesquerías (o exportada directamente) y en consecuencia el valor puede variar dentro de un intervalo de $0 \leq EE \leq 1$. Los valores de EE son estimados después de que los parámetros de entrada iniciales han sido concentrados en el modelo.

Los valores de EE mayores a 1 son utilizados como indicadores de diagnóstico de un modelo discontinuo o sin balance. Esta es una de las estrategias utilizadas para balancear el modelo, los cambios en estos valores son monitoreados mientras se ajustan las entradas del modelo. Adicionalmente otros aspectos de los grupos funcionales son evaluados para comprobar que el modelo este en equilibrio. Los criterios analizados se basan en el trabajo de Christensen et al. (2000):

1. La eficiencia ecotrófica debe cumplir con la condición: $0 < EE_i \leq 1$.
2. La eficiencia bruta de conversión de alimento (GE_i), que corresponde a la razón entre la producción (P) y el consumo (Q), para la mayoría de los grupos debe ser $0.1 < GE_i \leq 0.3$.
3. Los coeficientes de mortalidad, que corresponden a la suma de todas las salidas de cada grupo del sistema, siendo éstas: mortalidad por pesca (Fi), mortalidad por depredación ($M2i$) y mortalidad por otras causas ($M0i$).
4. El cociente respiración/asimilación no puede ser mayor que 1, debido a que la respiración no puede exceder la asimilación

5. El flujo de materia hacia detritus debe ser positivo.
6. Se deben comparar las estimaciones de Ecopath (p. ej. la mortalidad por pesca) con estimaciones independientes para el mismo periodo.

Generalmente los valores con mayor incertidumbre en las variables de entrada (B, P/B, Q/B, dieta) al modelo son las dietas ya que su observación depende de situaciones no consideradas al momento de tomar la muestra. Por ello, el proceso de balanceo del sistema de ecuaciones inicia ajustando dietas (el elemento de predicción en EE).

5.7 MEJOR MODELO

La robustez del modelo es probada utilizando la subrutina Ecoranger. Esta es una aproximación bayesiana, la cual permite una variación en los datos de entrada. Cada valor de entrada es descrito por una función probabilística. Ecoranger genera un conjunto de soluciones positivas que aportan valores promedio, desviaciones estándares y residuos para cada variable de entrada, bajo ciertos criterios de restricción. Como solución positiva se interpreta un modelo balanceado. El criterio utilizado en el presente estudio fue minimizar los residuos, y los valores promedio se obtuvieron con un mínimo de 3000 soluciones positivas; con las cuales se considero que el modelo estaba balanceado y estable.

En general existe una incertidumbre asociada a cada dato de entrada al modelo. Ecoranger permite considerar la variabilidad asociada a cada dato de entrada en una distribución previa de tal manera que puedan generarse múltiples estados estables del ecosistema. El criterio de restricción funciona a manera de filtro para obtener el mejor

modelo posible. La asignación de variabilidad asociada a cada dato de entrada puede provenir de varias fuentes y es considerada explícitamente (Tabla 2).

5.8 PEDIGRÍ DEL MODELO

Con la finalidad de contar con una medida relativa de la calidad de la información incorporada en el modelo, EcE incluye un módulo donde es posible tener una aproximación de la variabilidad intrínseca de los datos. La rutina asigna una calificación a cada uno de los valores de entrada de acuerdo a su origen para obtener el pedigrí del modelo. En la tabla 2 se muestran algunos de los criterios empleados para calificar la calidad de la información.

Tabla 2. Opciones incluidas en E copath con Ecosim para la definición del pedigrí. Los coeficientes de variación (CV) son utilizados para describir los parámetros de incertidumbre en el balanceo del modelo utilizando el modulo Ecoranger. Los valores de los índices y los coeficientes de variación están dados por defecto, pero pueden ser cambiados por el usuario.

Origen del dato	Índice	C V (%)
Estimado por Ecopath	0.0	± 80
Asumido	0.1	± 70
Tomado de otro modelo	0.2	± 60
Relación empírica	0.5	± 50
Grupo similar, especie similar, ecosistema similar	0.6	± 40
Grupo similar, especie similar, mismo ecosistema	0.7	± 30
Mismo grupo, misma especie, ecosistema similar	0.8	± 20
Mismo grupo, misma especie, mismo ecosistema	1	± 10

En el análisis del pedigrí es posible asignar un valor de coeficiente de variación (CV) a cada parámetro de entrada de acuerdo con la calidad del mismo. Estos coeficientes pueden ser utilizados posteriormente en Ecoranger para definir la variabilidad de la distribución previa. Con ello puede transferirse la incertidumbre de los datos de entrada en términos estadísticos y obtener la mejor solución posible del modelo.

5.9 CARACTERIZACIÓN TRÓFICA DEL ECOSISTEMA

La estructura y funcionamiento del ecosistema se describe con base al nivel trófico de cada grupo, los flujos totales (flujos de consumos, flujos de respiración, flujos de exportación, flujos a detrito), el número de uniones tróficas (conectividad), los flujos que son reciclados, la diversidad de flujos y la eficiencia de transferencia. Adicionalmente se aportan algunos indicadores del estado de madurez del ecosistema.

5.9.1 NIVEL TROFICO

Lindeman (1942) introduce el concepto de niveles tróficos. En Ecopath, los niveles tróficos no están integrados necesariamente (1, 2, 3 ...) como propuso Lindeman, pero pueden ser fraccionados (p. e. 1.3, 2.7, etc.) como fue sugerido por Odum y Heald (1975). Una rutina asigna niveles tróficos (TL) de 1 a los productores primarios y al detritus y un nivel trófico de 1 + (el promedio ponderado de los niveles tróficos de las presas) a los consumidores. Siguiendo esta aproximación, un consumidor que come 40% de productores primarios (con TL=1) y 60% de herbívoros (con TL=2), dará un nivel trófico de $1 + [(0.4 - 1) + (0.6 - 2)] = 2.6$. La pesquería es asignada al nivel trófico correspondiente al promedio del nivel trófico de la captura, sin adicionar 1 como es hecho con los depredadores ordinarios. El nivel trófico es un índice adimensional.

5.9.2 AGREGACIÓN TRÓFICA

Los grupos funcionales del modelo pueden agregarse en niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942), para estimar la contribución de cada uno de ellos a la biomasa

total y a los flujos totales del sistema, así como para determinar la eficiencia de transferencia en cada uno de ellos.

5.9.3 IMPACTOS TRÓFICOS

En términos de una trama trófica o red alimenticia, todos los grupos funcionales están asociados y en consecuencia se puede estimar el impacto trófico global. Al respecto, Ecopath incorpora la matriz de Leontief (1951) como herramienta para evaluar impactos a través de las interacciones positivas y negativas entre todos los grupos funcionales (Ulanowicz y Puccia (1990)).

5.9.4 FLUJOS DEL SISTEMA

El modelo permite calcular todos los flujos de energía individuales entre componentes del sistema. Así mismo, se calcularon el origen de los flujos a partir de productores primarios, a partir de detritus y la suma de todos los flujos de acuerdo a la propuesta realizada por Ulanowicz y Kemp (1979). Así mismo se calcularon los flujos totales reciclados con y sin detrito con la finalidad de evaluar su papel en el reciclaje global del sistema.

5.9.5 ATRIBUTOS DEL ECOSISTEMA

EcE genera estimaciones de atributos del ecosistema derivados de la teoría de la información, tales como ascendencia, la capacidad de desarrollo y el *overhead* del ecosistema. La ascendencia es un concepto sugerido por Ulanowicz y Norden (1990) el cual representa una medida de la información promedio mutua, es decir, la incertidumbre de que una partícula de biomasa (o energía) siga dentro de una vía del ecosistema,

ponderada por los flujos totales del mismo. La capacidad de desarrollo es el límite superior de la ascendencia, mientras que el *overhead* es la diferencia entre la ascendencia y la capacidad de desarrollo.

El modelo permite calcular la contribución parcial de cada grupo a la ascendencia, capacidad y *overhead* y el total para el ecosistema. Así mismo es posible conocer la contribución de la importación, de los flujos internos y de la disipación (respiración) a los atributos de ascendencia, *overhead* y capacidad, estas contribuciones son aditivas. Las unidades de estos indicadores es flowbits, ó el producto del flujo ($\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) y bits. Aquí los bits son una unidad de información, que corresponden a la cantidad e incertidumbre asociada a una decisión binaria simple.

El *overhead* esta constituido por los flujos de importación y los flujos internos (redundancia); pueden ser tomados como una medida de la estabilidad del sistema *sensu* Odum (1985), y la tasa ascendencia/flujos totales como una medida de información, como la incluye Odum (1985) de la madurez de ecosistemas.

5.9.6 ESTABILIDAD DEL ECOSISTEMA

Las simulaciones en las tasas de cosecha se basan en Ecosim (Walters et al., 1997), el cual es un modelo de simulación dinámica que re-expresa el sistema de ecuaciones lineales de Ecopath en términos dinámicos, aislando el término de acumulación de biomasa estableciendo un sistema de ecuaciones diferenciales de modo que: los cambios en biomasa se producen por la tasa de crecimiento a la que hay que restar las mortalidades (natural y por pesca) y el consumo que se produce en razón de la biomasa.

Esto conduce a predicciones de cómo cambian las biomazas de los grupos a través del tiempo como consecuencia de los cambios en los patrones de pesca o en otras funciones del ecosistema. La ecuación básica de Ecosim es:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_0 B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad \dots 3$$

donde B es la biomasa; $f(B)$ es una función de la biomasa (B_i) si i es un productor primario, o bien $f(B) = g_i \sum c_{ij}(B_i, B_j)$ si i es un consumidor y representa la biomasa del grupo i en función de su tasa de crecimiento y consumo alimenticio (g_i eficiencia de conversión alimenticia, $g_i = P/Q$); M_0 es la mortalidad por pesca; y por último $c_{ij}(B_i, B_j)$ es la función utilizada para predecir la tasa de consumo de la presa i por el depredador j .

Para términos de predicción, Ecosim define dos supuestos: no contempla un estado de saciedad en los depredadores, lo que no representa un verdadero problema, pues varios estudios sobre análisis de contenidos estomacales han demostrado que raramente algún consumidor alcanza un grado de saciedad. Probablemente la consideración más importante en la función de predicción (ecuación 3) es que los patrones de encuentro entre depredadores y presas, en la naturaleza en términos espaciales, suceden pocas veces al azar y se asocian más a menudo con mecanismos físicos y de comportamiento que limitan la proporción en la cual las presas se vuelven disponibles o vulnerables a los depredadores.

Para representar estas consideraciones, el modelo Ecosim contempla que cada grupo de presas B_i tiene un componente vulnerable V_{ij} para cada consumidor j , en cualquier momento. V_{ij} gana biomasa de la porción no disponible ($B_i - V_{ij}$) a una tasa v_{ij} , la

biomasa regresa al estado no disponible a una razón $v_{ij}V_{ij}$, y la biomasa es retirada de V_{ij} por el consumidor a una tasa de encuentros $a_{ij}V_{ij}B_j$. Asumiendo que el proceso de intercambio entre V y B opera en escalas cortas de tiempo relativas a los cambios en B_i y B_j , V_{ij} debería estar cercano al equilibrio, lo que implica que $dV_{ij}/dt = 0$ (Walters et al., 1997). Al variar este equilibrio B_i y B_j , el flujo de consumo de i a j varía en Ecosim de acuerdo al predictor:

$$c_{ij}(B_i, B_j) = \frac{a_{ij}v_{ij}B_iB_j}{(2v_{ij} + aa_{ij}B_j)} \quad \dots 4$$

En el caso de consumidores con niveles de biomasa bajos esta relación funcional se reduce a un flujo $c = a' B_i B_j$, donde a' es la mitad del valor predicho de a_{ij} sin considerar las limitaciones de la disponibilidad o vulnerabilidad de presas. a_{ij} representa la tasa instantánea de mortalidad en la presa i provocada por una unidad de biomasa del depredador j . Pero para los casos de consumidores con altos niveles en biomasa B_j ($a_{ij}B_j > 2v_{ij}$), c se aproxima a una tasa de flujo máximo "donador controlado" $c = v_{ij}B_i$. Así v_{ij} representa la tasa instantánea de mortalidad que el consumidor j puede ejercer en el recurso presa i (Walters et al., 1997). De esta forma, los elementos modificables en el modelo para efectos de simulación son:

- a) $f(B_i)$ puede afectarse a través de patrones ambientales (factores forzantes)
- b) La pesca a través de $F_i B_i$. Para grupos no explotados pueden adicionarse otras causas de mortalidad inducida, fundamentalmente una sustitución del término $F_i B_i$ por $M_i B_i$ donde M_i = mortalidad inducida
- c) Cambios en la vulnerabilidad por depredación, en $\sum c_{ij}(B_i, B_j)$.

De este modo, la ecuación 3 permite la simulación de incrementos de F_i para presentar perturbaciones en la biomasa de los diferentes grupos, tomando en cuenta la tasa de crecimiento, el consumo y la mortalidad debida a causas distintas a la depredación y la pesca.

A partir de la ecuación 3 se probaron cambios inducidos en la pesca (camarón); esto es, afectando el término $F_i B_i$. De este modo, el impacto en la estructura del ecosistema se midió a través de los cambios inducidos en la biomasa, así como sobre los cambios en diversos atributos del ecosistema, los cuales han sido propuestos como indicadores de su estado de salud (Odum, 1969; Pimm, 1982; 1984; Pimm et al., 1994; 1995; Pérez-España y Arreguin-Sánchez, 1999).

Para simular el impacto de la pesca en la estructura y función del ecosistema, y considerando que se trata de dos subsistemas interdependientes, se seleccionó el grupo camarón como objetivo en los experimentos de simulación. Las razones para elegir el grupo camarón fueron:

- a) Es una especie que tiene sincronizado su ciclo de vida en la ocupación de los ecosistemas.
- b) Es una especie de interés comercial de alto valor y se trata de una pesquería bien establecida.
- c) Los resultados pudieran tener un interés inmediato para efectos de manejo.

Los escenarios de simulación que se prepararon consistieron en cambiar gradualmente la tasa de explotación de cada subsistema de manera independiente de la que existe de manera natural. Los diferentes escenarios de tasa de explotación se muestran en la tabla 3. La tasa de explotación (E) se estima como:

$$E = \frac{F}{M + F} (1 - e^{-(M+F)})$$

donde: F es el coeficiente de mortalidad por pesca y M es la mortalidad natural.

Esta expresión representa la proporción de la población que muere por efecto de la pesca, donde los valores de M y F pueden ser obtenidos por Ecopath.

Tabla 3. Escenarios de simulación empleados en Ecosim para medir el efecto de la tasa de explotación en la pesquería secuencial de camarón café en el sistema laguna-plataforma. *Tasa de explotación del periodo 1991-1996.

Plataforma continental							
Tasa de explotación (E)	(0.54)*	0.80	0.70	0.60	0.50	0.40	0.30
Mortalidad por pesca (F)	1.85	6.39	3.72	2.40	1.60	1.07	0.69
(P/B) = (Z)	3.45	7.99	5.32	4.00	3.20	2.67	2.29
Biomasa (B)	2.09	2.09	2.09	2.09	2.09	2.09	2.09
Captura (C)	3.88	13.38	7.79	5.02	3.34	2.24	1.44
Mortalidad natural (M)	1.60	1.60	1.60	1.60	1.60	1.60	1.60
Laguna de Alvarado							
Tasa de explotación (E)	(0.37)*	0.80	0.70	0.60	0.50	0.40	0.30
Mortalidad por pesca (F)	1.95	13.30	7.73	4.98	3.33	2.22	1.43
(P/B) = (Z)	5.28	16.63	11.06	8.31	6.65	5.54	4.76
Biomasa (B)	1.056	1.056	1.056	1.056	1.056	1.056	1.056
Captura (C)	2.06	14.04	8.16	5.26	3.51	2.34	1.50
Mortalidad natural (M)	3.33	3.33	3.33	3.33	3.33	3.33	3.33

La tasa de explotación se obtiene de los parámetros F incorporados en el modelo original como Y/B (tasa de explotación) para el grupo camarones, y M se obtiene a partir de la suma de sus componentes, es decir $M = M2 + M0$, ya que el programa estima los valores tanto de $M2$ (mortalidad por depredación) como de $M0$ (otras causas de mortalidad) para cada grupo funcional. Una vez obtenidos estos datos se emplea un algoritmo de iteración para conocer la tasas de explotación original y los valores de mortalidad por pesca requeridos para Ecosim por construir los distintos escenarios de simulación.

Para cada escenario se analizan atributos referentes a la estabilidad del ecosistema (ascendencia, flujos totales, producción neta, índice de omnivoría) entre otros. La respuesta del ecosistema ante la perturbación (cambios en el grupo camarón) se mide con base en la persistencia, la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación de todos los grupos. Finalmente el conjunto de estimadores (atributos específicos para cada grupo funcional y atributos globales del ecosistema) para los diferentes escenarios fueron analizados para identificar patrones de respuesta del ecosistema.

6. RESULTADOS

6.1 BALANCEO DEL MODELO

Con base en los valores de entrada originales varios grupos del modelo están fuera de balance (eficiencias ecotróficas mayores a 1; p. e. camarón, meiobentos, descartes, jaibas, lenguados, otros peces, sólo por mencionar algunos). Durante el proceso de balanceo, algunos grupos presentan algunas inconsistencias, en consecuencia se realizaron pequeños ajustes a algunos valores de P/B y Q/B originales. Sin embargo, el proceso de balance se basó principalmente en modificaciones pequeñas y en las proporciones de las dietas.

En la tabla 4 se presentan los datos de entrada antes y después de balancear el modelo y la matriz de dietas se presenta en el anexo 2. La biomasa para algunos grupos fue estimada por el modelo, por lo cual es necesario suponer valores de eficiencias ecotróficas con base en algunas características específicas de cada grupo (potencial biótico, longevidad, etc.), así como su papel dentro del ecosistema (presa o depredador). Otras estimaciones, tales como consumos, producción, respiración, asimilación y nivel trófico también son estimadas por el modelo (Tabla 4).

Con base en el origen de los datos, el modelo es calificado con un pedigrí de 0.72, de lo cual se sugiere que la calidad del modelo con relación a los datos de entrada es relativamente buena. Con la rutina Ecoranger se obtienen 6000 corridas positivas de un total de 10000, con lo cual se supone que el modelo final es el mejor posible con los datos de entrada disponibles.

Tabla 4. Valores de entrada y energética para el modelo Ecopath Laguna -Plataforma de Alvarado, Veracruz. H = fracción del hábitat que ocupa el grupo, BH = la biomasa que ocupa el grupo en su hábitat, BA = biomasa ajustada al área total del ecosistema, P/B = producción/biomasa, Q/B = consumo/biomasa, EE = eficiencia ecotrófica, P/Q = producción/consumo, R/A = respiración/biomasa, NT = nivel trófico, FD = flujos a detrito, IO = índice de omnivorismo. ¹Grupos funcionales presentes en la plataforma continental, ²Grupos funcionales presentes en la laguna. Los valores en negritas son estimados por el modelo.

Grupo funcional	H	B en H	BT	P/B	Q/B	EE	P/Q	R/A	P/R	NT	FD	IO
Mamíferos marinos ¹	1	<u>0.037</u>	<u>0.037</u>	0.1	33.5	0.005	0.003	0.996	0.004	4.04	0.248	0.31
Mamíferos marinos ²	1	<u>0.019</u>	<u>0.019</u>	0.095	33.5	0.506	0.003	0.996	0.004	4.04	0.128	0.312
Aves marinas ¹	1	<u>0.001</u>	<u>0.001</u>	0.339	67.989	0.556	0.005	0.994	0.006	3.89	0.001	0.287
Tiburones ¹	0.941	0.003	0.003	0.82	6.465	<u>0.812</u>	0.127	0.841	0.188	4.28	0.004	0.322
Rayas ¹	1	<u>0.075</u>	<u>0.075</u>	0.384	7.405	0.111	0.052	0.935	0.069	3.36	0.136	0.005
Rayas ²	1	<u>0.001</u>	<u>0.001</u>	1.106	9.687	0.097	0.114	0.857	0.166	3.37	0.002	0.068
Sierra ¹	0.941	<u>0.131</u>	<u>0.124</u>	1.4	7.393	0.521	0.189	0.763	0.31	4.01	0.266	0.037
Chivatos ¹	0.941	2.537	2.387	2.453	7.413	<u>0.534</u>	0.331	0.586	0.705	3.02	6.266	0.297
Lenguados ¹	0.941	2.516	2.368	0.783	2.183	<u>0.29</u>	0.359	0.552	0.813	3.12	2.349	0.191
Lenguados ²	0.058	0.577	0.033	0.762	2.751	<u>0.712</u>	0.277	0.654	0.53	3.06	0.026	0.146
Corvinas ¹	0.941	1.156	1.088	0.635	5.551	<u>0.464</u>	0.114	0.857	0.167	3.12	1.578	0.422
Corvinas ²	0.058	1.432	0.083	0.72	4.76	<u>0.779</u>	0.151	0.811	0.233	3.09	0.092	0.231
Sardinias ¹	0.941	<u>9.064</u>	<u>8.529</u>	1.952	8.646	0.62	0.226	0.718	0.393	2.91	21.075	0.125
Sardinias ²	0.058	<u>24.262</u>	<u>1.407</u>	3.9	11.279	0.441	0.346	0.568	0.761	2.88	6.242	0.143
Chiles ¹	0.941	0.633	0.596	0.82	5.959	<u>0.307</u>	0.138	0.828	0.208	4.06	1.048	0.104
Serranidos ¹	0.941	<u>0.023</u>	<u>0.022</u>	0.694	5.005	0.73	0.139	0.827	0.21	4.01	0.026	0.255
Jureles ¹	0.941	0.454	0.427	1.371	12.05	<u>0.71</u>	0.114	0.858	0.166	3.43	1.2	0.171
Jureles ²	0.058	<u>6.973</u>	<u>0.404</u>	0.644	9.678	0.8	0.067	0.917	0.091	3.22	0.835	0.09
Peces puerco ¹	0.941	0.286	0.269	1.404	16.677	<u>0.063</u>	0.084	0.895	0.118	2.9	1.252	0.377
Cintillas ¹	0.941	<u>0.123</u>	<u>0.116</u>	0.55	5.22	0.8	0.105	0.868	0.152	4.06	0.133	0.025
Barracudas ¹	0.941	0.24	0.226	0.86	3.43	<u>0.053</u>	0.251	0.687	0.456	4.11	0.339	0.117
Agujones ²	1	0.369	0.369	1.197	6.664	<u>0.047</u>	0.18	0.775	0.29	3.57	0.913	0.212
Mariposas ¹	1	0.262	0.262	0.711	3.345	<u>0.082</u>	0.213	0.734	0.362	3.38	0.346	0.073
Pargos ¹	0.941	<u>0.164</u>	<u>0.155</u>	0.733	4.405	0.708	0.166	0.792	0.263	3.04	0.169	0.282
Pargos ²	0.058	<u>0.565</u>	<u>0.033</u>	0.593	3.508	0.738	0.169	0.789	0.268	3.43	0.028	0.099
Mojarras ¹	0.941	0.169	0.159	2.453	6.57	<u>0.115</u>	0.373	0.533	0.875	2.75	0.554	0.513
Mojarras ²	0.058	6.069	0.352	2.106	14.134	<u>0.766</u>	0.149	0.814	0.229	2.38	1.168	0.26
Sargos ¹	0.941	<u>0.085</u>	<u>0.08</u>	3.088	14.052	0.58	0.22	0.725	0.379	2.87	0.328	0.301
Sargo ²	0.058	<u>0.639</u>	<u>0.037</u>	0.709	9.198	0.68	0.077	0.904	0.107	2.94	0.077	0.286
Bagres ¹	1	<u>0.015</u>	<u>0.015</u>	1.587	13.713	0.537	0.116	0.855	0.169	3.02	0.054	0.31
Bagres ²	1	3.828	3.828	1.441	8.031	<u>0.05</u>	0.179	0.776	0.289	2.74	11.387	0.393
Robalos ¹	0.941	<u>0.011</u>	<u>0.01</u>	0.578	5.638	0.668	0.103	0.872	0.147	3.53	0.013	0.04
Robalos ²	0.058	<u>1.818</u>	<u>0.105</u>	0.438	4.896	0.282	0.089	0.888	0.126	3.48	0.136	0.03
Lisas ¹	1	<u>0.667</u>	<u>0.667</u>	0.63	10.574	0.624	0.06	0.926	0.08	2.02	1.569	0.024
Lisas ²	1	0.303	0.303	1.224	10.858	<u>0.141</u>	0.113	0.859	0.164	2.02	0.976	0.023
Burritos ¹	0.941	<u>0.172</u>	<u>0.162</u>	2.579	7.777	0.75	0.332	0.585	0.708	3.92	0.356	0.157

Tabla 4. Valores de entrada y energética para el modelo Ecopath Laguna -Plataforma de Alvarado, Veracruz. H = fracción del hábitat que ocupa el grupo, BH = la biomasa que ocupa el grupo en su hábitat, BA = biomasa ajustada al área total del ecosistema, P/B = producción/biomasa, Q/B = consumo/biomasa, EE = eficiencia ecotrófica, P/Q = producción/consumo, R/A = respiración/biomasa, NT = nivel trófico, FD = flujos a detrito, IO = índice de omnivorismo. ¹Grupos funcionales presentes en la plataforma continental, ²Grupos funcionales presentes en la laguna. Los valores en negritas son estimados por el modelo.

Grupo funcional	H	B en H	BT	P/B	Q/B	EE	P/Q	R/A	P/R	NT	FD	IO
Morenas ¹	0.941	<u>0.206</u>	<u>0.194</u>	0.924	8.54	0.006	0.108	0.865	0.156	4	0.508	0.335
Peces sapo ¹	0.941	<u>0.117</u>	<u>0.11</u>	0.879	3.615	0.011	0.243	0.696	0.437	2.91	0.176	0.545
Peces sapo ²	0.058	<u>1.291</u>	<u>0.075</u>	0.662	4.297	0.511	0.154	0.807	0.239	2.82	0.089	0.328
Guavinas ²	0.058	<u>12.379</u>	<u>0.718</u>	0.557	1.944	0.9	0.287	0.928	0.386	2.32	0	0.252
Otros peces ¹	1	<u>0.379</u>	<u>0.379</u>	2.092	7.565	0.95	0.277	0.654	0.528	2.91	0.613	0.458
Calamar ¹	0.941	<u>0.821</u>	<u>0.773</u>	3.154	19.097	0.9	0.165	0.794	0.26	3.51	3.196	0.231
Pulpo ¹	0.941	<u>0.458</u>	<u>0.431</u>	2.399	6.127	0.9	0.392	0.511	0.959	3.5	0.631	0.161
Jaibas ¹	0.941	0.751	0.707	1.867	17.11	<u>0.686</u>	0.109	0.864	0.158	2.27	2.832	0.225
Jaibas ²	0.058	<u>10.02</u>	<u>0.581</u>	2.344	8.661	0.95	0.271	0.662	0.511	2.43	1.075	0.336
Camarón ¹	0.941	2.113	1.988	8.044	33.653	<u>0.487</u>	0.239	0.701	0.426	2.59	21.582	0.312
Camarón ²	0.058	<u>18.126</u>	<u>1.051</u>	5.66	25.971	0.95	0.218	0.728	0.374	2.43	5.758	0.283
Otros crustáceos ¹	0.941	6.027	5.671	2.82	8.993	<u>0.634</u>	0.314	0.608	0.645	2.38	16.059	0.3
Equinodermos ¹	0.941	2.971	2.796	1.697	3.722	<u>0.626</u>	0.456	0.43	1.325	2.53	3.854	0.413
Gasterópodos ¹	0.941	<u>0.533</u>	<u>0.502</u>	3.504	12.878	0.95	0.272	0.66	0.515	2.8	1.38	0.331
Gasterópodos ²	0.058	<u>19.29</u>	<u>1.119</u>	3.05	18.483	0.95	0.165	0.794	0.26	2.33	4.306	0.237
Gusanos ¹	0.941	<u>4.939</u>	<u>4.647</u>	3.958	26.052	0.95	0.152	0.81	0.234	2.23	25.134	0.194
Gusanos ²	0.058	<u>11.34</u>	<u>0.658</u>	6.862	22.896	0.95	0.3	0.625	0.599	2.28	3.237	0.213
Bivalvos ¹	0.941	<u>1.875</u>	<u>1.765</u>	2.696	9.224	0.95	0.292	0.635	0.576	2.09	3.494	0.089
Bivalvos ²	0.058	<u>27.417</u>	<u>1.59</u>	2.753	11.847	0.9	0.232	0.989	0.294	2.21	0	0.174
Meiobentos ¹	0.941	<u>12.195</u>	<u>11.476</u>	5.925	21.7	0.95	0.273	0.659	0.518	2.07	53.203	0.07
Meiobentos ²	0.058	<u>43.251</u>	<u>2.509</u>	9.378	24.814	0.95	0.378	0.528	0.895	2.05	13.626	0.049
Zooplancton ¹	0.941	<u>5.548</u>	<u>5.221</u>	25.665	77.606	0.95	0.331	0.587	0.705	2.05	87.73	0.049
Zooplancton ²	0.058	<u>40.532</u>	<u>2.351</u>	16.16	71.735	0.95	0.225	0.718	0.392	2.04	35.627	0.044
Fitoplancton ¹	0.941	47.5	44.697	118.951	-	<u>0.066</u>	-	-	-	1	4968.044	0
Fitoplancton ²	0.058	200	11.6	98.338	-	<u>0.169</u>	-	-	-	1	948.302	0
Productores bentónicos ²	0.941	23.037	21.678	13.097	-	<u>0.026</u>	-	-	-	1	276.403	0
Productores bentónicos ¹	0.058	<u>3.208</u>	<u>0.186</u>	12.725	-	0.8	-	-	-	1	0.474	0
Descartes ¹	0.941	0.55	0.518	-	-	<u>0.874</u>	-	-	-	1	1.2	0.144
Detrito ¹	0.941	6.2	5.834	-	-	<u>0.071</u>	-	-	-	1	0	0.059
Detrito ²	0.058	4	0.232	-	-	<u>0.138</u>	-	-	-	1	786.252	0.212

6.2 ESTRUCTURA TRÓFICA

En la tabla 4 se presentan los grupos funcionales arreglados de acuerdo a su nivel trófico fraccionado (NT), con el nivel trófico basal (NT = 1) representado por los

productores primarios (fitoplancton, pastos marinos, macrolagas), detrito, y los descartes; hasta los niveles tróficos superiores, donde se ubican depredadores tope tales como tiburones (NT = 4.32), barracudas (NT = 4.11), chiles (NT = 4.08), cintillas (NT = 4.06), mamíferos marinos (4.03), sierras (NT = 4.01), Morenas (NT = 4.0).

La mayoría de los grupos de invertebrados ocupan niveles tróficos intermedios (2 a 3), con excepción de los pulpos y de los calamares los cuales se ubican en niveles tróficos relativamente altos (NT de 3.5 y 3.51 respectivamente al ser depredadores típicos); mientras que el nivel trófico medio de la captura es relativamente bajo ($N_{\text{TróficoMedioCaptura}} = 2.6$) debido a que en las capturas predominan especies como camarón (NT = 2.59 y 2.43).

6.3 ENERGÉTICA DEL SISTEMA

Con referencia a la energética del ecosistema, medida a través de los consumos, se observa que las magnitudes más importantes se derivan del fitoplancton al zooplancton (36.7% del consumo total) y del detrito al meiobentos (19%). Otros consumos importantes se derivan del fitoplancton y zooplancton hacia las sardinas (5.5%); así como los flujos que se generan desde algunos pelágicos pequeños (sardinas) y algunos micro-invertebrados bentónicos (meiobentos) hacia diferentes grupos de peces y otros invertebrados. Los flujos a partir de los consumidores secundarios (macro-invertebrados bentónicos y algunos peces: cangrejos, camarones, equinodermos, moluscos bivalvos) son relativamente bajos (Tabla 5).

Tabla 5. Energética del ecosistema medida a través del consumo de sus grupos, los consumos están en $\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. Solo se presentan los flujos de los 7 primeros compartimientos agregados. Los consumos en el resto de los compartimientos (VIII-X) son despreciables.

Grupo / Compartimiento	I	II	III	IV	V	VI	VII
Mamíferos marinos ¹	0	0.016	0.267	0.637	0.267	0.033	0.003
Mamíferos marinos ²	0	0.008	0.138	0.334	0.138	0.017	0.002
Aves marinas ¹	0	0	0.002	0.004	0.001	0	0
Tiburones ¹	0.001	0	0.003	0.009	0.005	0.001	0
Rayas ¹	0	0	0.378	0.154	0.019	0.002	0
Rayas ²	0	0	0.006	0.002	0	0	0
Sierra ¹	0	0	0.123	0.669	0.112	0.009	0.001
Chivatos ¹	0	3.628	10.51	3.173	0.353	0.031	0.002
Lenguados ¹	0	0.564	3.541	0.96	0.095	0.008	0.001
Lenguados ²	0	0.009	0.069	0.013	0.001	0	0
Corvinas ¹	0	1.277	3.001	1.523	0.216	0.02	0.002
Corvinas ²	0	0.054	0.261	0.074	0.006	0	0
Sardinias ¹	0	9.651	61.106	2.845	0.134	0.006	0
Sardinias ²	0	2.462	12.845	0.539	0.025	0.001	0
Chiles ¹	0	0	0.723	1.996	0.743	0.08	0.007
Serranidos ¹	0	0.001	0.029	0.054	0.024	0.003	0
Jureles ¹	0	0	3.065	1.952	0.121	0.009	0.001
Jureles ²	0	0	3.074	0.804	0.035	0.002	0
Peces puerco ¹	0	1.336	2.385	0.645	0.109	0.012	0.001
Cintillas ¹	0	0	0.089	0.403	0.099	0.01	0.001
Barracudas ¹	0	0.008	0.1	0.487	0.16	0.018	0.002
Agujones ²	0	0.145	0.875	1.348	0.084	0.006	0
Mariposas ¹	0	0	0.59	0.244	0.038	0.004	0
Pargos ¹	0	0.122	0.429	0.115	0.014	0.001	0
Pargos ²	0	0	0.07	0.04	0.004	0	0
Mojarras ¹	0	0.47	0.393	0.159	0.021	0.002	0
Mojarras ²	0	3.187	1.686	0.098	0.004	0	0
Sargos ¹	0	0.304	0.67	0.135	0.012	0.001	0
Sargo ²	0	0.078	0.207	0.052	0.003	0	0
Bagres ¹	0	0.043	0.127	0.037	0.004	0	0
Bagres ²	0	12.559	13.906	3.999	0.265	0.013	0.001
Robalos ¹	0	0	0.03	0.023	0.003	0	0
Robalos ²	0	0	0.294	0.199	0.022	0.001	0
Lisas ¹	0	6.905	0.138	0.01	0	0	0
Lisas ²	0	3.219	0.068	0.003	0	0	0
Burritos ¹	0	0	0.379	0.639	0.21	0.027	0.003
Morenas ¹	0	0.008	0.513	0.701	0.348	0.073	0.009
Peces sapo ¹	0	0.119	0.219	0.039	0.019	0.002	0
Peces sapo ²	0	0.103	0.178	0.038	0.003	0	0
Guavinas ²	0	0.989	0.369	0.036	0.002	0	0
Otros peces ¹	0	0.886	1.447	0.446	0.075	0.01	0.001

Tabla 5. Energética del ecosistema medida a través del consumo de sus grupos, los consumos están en $\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. Solo se presentan los flujos de los 7 primeros compartimientos agregados. Los consumos en el resto de los compartimientos (VIII-X) son despreciables.

Grupo / Compartimiento	I	II	III	IV	V	VI	VII
Calamar ¹	0	0	7.868	6.245	0.599	0.044	0.003
Pulpo ¹	0	0.029	1.471	0.957	0.162	0.018	0.002
Jaibas ¹	0	9.136	2.688	0.25	0.017	0.001	0
Jaibas ²	0	3.223	1.508	0.271	0.029	0.002	0
Camarón ¹	0	31.615	31.542	3.529	0.216	0.011	0
Camarón ²	0	16.323	10.147	0.795	0.036	0.002	0
Otros crustáceos ¹	0	33.863	14.985	1.928	0.207	0.018	0.001
Equinodermos ¹	0	6.164	3.14	0.972	0.117	0.01	0.001
Gasterópodos ¹	0	2.067	3.731	0.58	0.073	0.008	0.001
Gasterópodos ²	0	14.13	6.255	0.28	0.013	0.001	0
Gusanos ¹	0	95.003	24.292	1.685	0.085	0.004	0
Gusanos ²	0	11.107	3.765	0.179	0.008	0	0
Bivalvos ¹	0	14.839	1.372	0.065	0.003	0	0
Bivalvos ²	0	15.075	3.605	0.151	0.007	0	0
Meiobentos ¹	0	232.069	16.095	0.814	0.039	0.002	0
Meiobentos ²	0	59.308	2.813	0.122	0.006	0	0
Zooplancton ¹	0	386.09	18.164	0.855	0.04	0.002	0
Zooplancton ²	0	161.529	6.776	0.319	0.015	0.001	0
Fitoplancton ¹	5317	0	0	0	0	0	0
Fitoplancton ²	1141	0	0	0	0	0	0
Productores bentónicos ²	283.9	0	0	0	0	0	0
Productores bentónicos ¹	2.368	0	0	0	0	0	0
Descartes ¹	9.493	0	0	0	0	0	0
Detrito ¹	454.8	0	0	0	0	0	0
Detrito ²	912.3	0	0	0	0	0	0

6.4 PIRÁMIDES DE BIOMASAS Y FLUJOS

En la figura 2 se observa la distribución de la biomasa por nivel trófico donde la biomasa del primer nivel representa el 84.6% de la biomasa total del ecosistema. La contribución más importante en la base de pirámide la realiza el grupo del fitoplancton (49%), seguido por los productores primarios bentónicos (5.2%). En el presente modelo el detrito y los descartes de la pesquería de camarón (por ser materia no-viva) ocupan el mismo nivel que los productores. En el segundo nivel, el meiobentos fue el grupo que tuvo

la mayor contribución a la biomasa (8%), seguido por las sardinas (3.7%) y otros crustáceos (3.1%).

Con relación a la pirámide de flujos, se observó que la mayor cantidad de flujos se concentra en los dos primeros niveles tróficos (80%), derivándose la mayor cantidad de flujos a través de los productores primarios y el detrito (Fig. 2), siguiendo en magnitud la contribución de algunos consumidores secundarios tales como el zooplancton y el meiobentos.

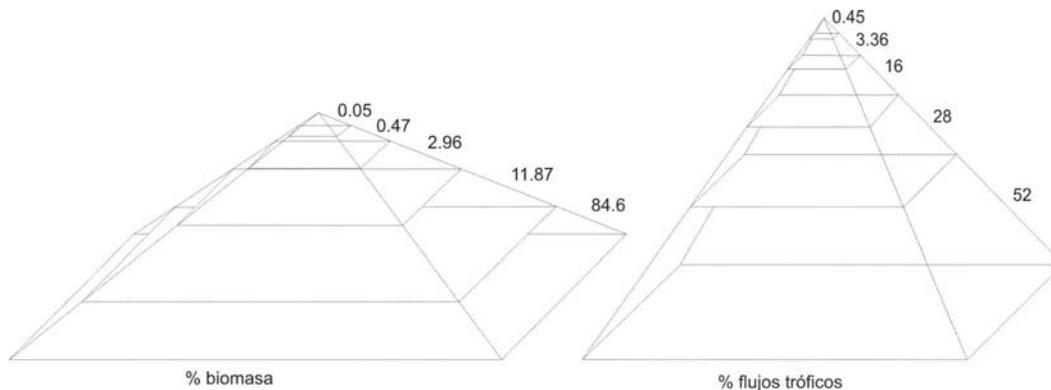


Figura 2. Distribución de la biomasa y de los flujos por nivel trófico discreto, cada sección en la pirámide es proporcional a la biomasa ó flujos en el nivel.

6.5 EFICIENCIAS ECOTRÓFICAS

El sistema se caracteriza por presentar un mayor número de grupos con eficiencias ecotróficas intermedias (Tabla 4). Varios grupos experimentan una presión fuerte por depredación; tal es el caso de los consumidores secundarios tales como zooplancton, meiobentos, gusanos, gasterópodos, bivalvos, camarón (EE = 95%). Adicionalmente otros grupos como calamar, pulpo, otros peces y tiburones también presentaron eficiencias tróficas elevadas (EE > 80%). Así mismo, un número reducido de grupos presenta una depredación baja (EE < 10%): mamíferos marinos, rayas, morenas, peces sapo.

Con base en lo anterior, se infiere que una parte importante de la producción del sistema no es consumida directamente y en consecuencia es canalizada al detrito (71%), otra parte es canalizada a consumos directos (9.9%) y procesos respiratorios (5.4%), y el resto de los flujos son exportados del sistema (Tabla 6).

Tabla 6. Flujos totales ($\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) y eficiencias de transferencia (%) de cada compartimiento trófico. CT = compartimiento trófico, CD = consumos directos, E= exportación, FD= flujos a detrito, R = respiración, FT = flujos totales. Sólo se presentan los flujos de los primeros 7 compartimientos tróficos, en el resto (VII-X) los flujos son despreciables.

Compartimento	I	CD	E	FD	R	FT
X		0	0	0	0	0
IX		0	0	0	0	0
VIII		0	0	0.001	0.002	0.003
VII		0.004	0	0.013	0.028	0.045
VI		0.045	0.006	0.151	0.325	0.528
V		0.529	0.058	1.567	3.315	5.468
IV		5.468	0.294	13.02	26.854	45.635
III		45.635	0.831	77.678	160.377	284.521
II		284.52	0.68	253.002	601.515	1139.718
I	0	1139.717	0	6193.223	0.001	8120.392
Suma	0	1475.917	1.87	6538.655	792.416	9596.31
Origen / Compartimento	II	III	IV	V	VI	VII
Productores primarios	27.7	17.7	13.4	10.9	9.8	9.1
Detrito	22.5	14.7	11.5	10.5	9.5	8.6
Todos los flujos	25	16.3	12.6	10.7	9.7	8.9

Los flujos originados a partir de la ruta de los productores primarios fueron mayores a los que se derivan de la vía del detrito. Los flujos totales a partir de productores primarios suman $7,902 \text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ (77.5%) mientras que los flujos originados del detrito suman $2,282 \text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. En la tabla 6 se muestran la proporción de flujos derivados de cada una de las rutas para los primeros siete niveles tróficos discretos.

6.6 FLUJOS DE ENERGÍA

En la tabla 7 se muestran los principales estadísticos del ecosistema. La producción total es equivalente a $10,185 \text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$; de la cual 10% es utilizada en

consumos, 5.43% en procesos respiratorios y 84.4% fluye a detrito; el resto de los flujos (0.01%) son exportados del sistema en forma de capturas pesqueras.

Tabla 7. Resumen de las estadísticas e índices de flujos de la trama alimenticia para el sistema laguna de Alvarado-plataforma continental adyacente, durante el periodo 1991-1996.

Parámetro	Valor	Unidades
Suma de flujos a consumo	1480.504	tkm ⁻² año ⁻¹
Suma de flujos a exportaciones	1.87	tkm ⁻² año ⁻¹
Suma de flujos a respiración	794.909	tkm ⁻² año ⁻¹
Suma de flujos a detrito	7324.422	tkm ⁻² año ⁻¹
Total de flujos al sistema	9602	tkm ⁻² año ⁻¹
Suma total de la producción	7135	tkm ⁻² año ⁻¹
Nivel trófico medio de la captura	2.87	
Captura/ producción primaria neta (eficiencia)	0.000277	
Producción primaria neta calculada	6743.815	tkm ⁻² año ⁻¹
Producción primaria total / respiración total	8.484	
Producción neta del sistema	5948.906	
Producción primaria total/biomasa total	44.836	tkm ⁻² año ⁻¹
Biomasa total / flujos totales	0.016	
Biomasa total (sin detrito)	150.41	
Capturas totales	1.87	tkm ⁻²
Índice de conectancia	0.127	tkm ⁻² año ⁻¹
Índice de Omnivorismo del sistema	0.211	
Índice de reciclaje de Finn	3.43	% de los flujos totales

6.7 AGREGACIÓN TRÓFICA

Para analizar de forma más sencilla los principales flujos del sistema, los niveles tróficos fraccionales fueron agregados en diez niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942). En la figura 3 se muestran los flujos con base en su origen o en su destino. La mayor concentración de flujos (90%) se presenta entre los dos primeros niveles tróficos (Tabla 6).

Una proporción importante de flujos en el nivel trófico II es producida por el zooplancton y por otros invertebrados bentónicos (meiobentos y gusanos), mientras que

en el nivel trófico III una cantidad importante de los flujos se debe principalmente al zooplancton, al meiobentos, a los gusanos y a los camarones penéidos.

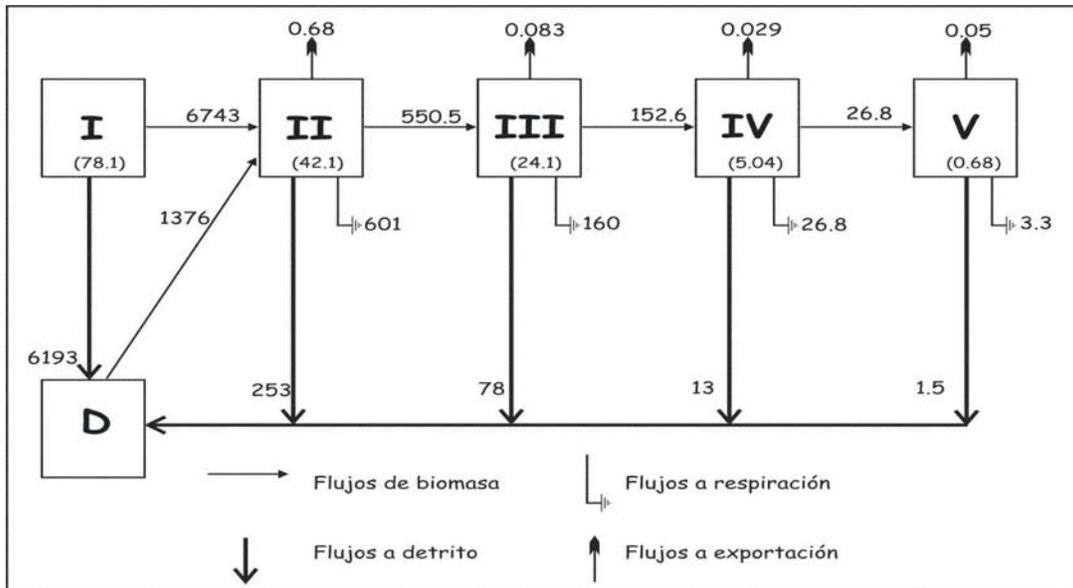


Figura 3. Agregación de la estructura trófica en niveles tróficos discretos mostrando los flujos de biomasa por consumo y las eficiencias de transferencia del nivel anterior. Todos los flujos están en $\text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$.

Las sardinas y los calamares son los grupos que mayores flujos aportan al nivel IV.

Los flujos en el nivel trófico V están representados básicamente por los calamares, los chiles, los burritos y las morenas. Los flujos en los niveles tróficos restantes son comparativamente menores que en los niveles anteriores; y están representados básicamente por los depredadores finales tales como mamíferos marinos y tiburones. La fracción de flujos derivados a partir de los grupos de la plataforma equivalen al 59% de los flujos totales, mientras que los flujos generados en la laguna equivalen al 37% y los flujos comunes a ambos sistemas suman el 4% de los flujos totales.

6.8 PRODUCCIÓN DEL SISTEMA

La producción total del sistema está estimada mediante la suma de los flujos de consumo, exportación, respiración y detrito; los cuales son más de $9602 \text{tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ (Tabla

7). Se estima que la producción neta del sistema es equivalente a $5,949 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. La producción primaria requerida (PPR) para sostener las capturas en el ecosistema laguna-plataforma durante el periodo 1991-1996 es equivalente a $31.1 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$, mientras que la PPR para sostener los consumos es $20,415 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$.

6.9 IMPACTOS TRÓFICOS

En el anexo 3 se muestra que los grupos de niveles tróficos más altos (tiburones, chiles, barracudas, mamíferos marinos), tienen un efecto negativo sobre sus presas preferidas y un efecto indirecto, ligeramente positivo sobre las presas de sus presas (jaibas, camarones, sardinas, chivos, entre otros). Así mismo, es importante señalar que el detrito tiene un efecto positivo en varios de los grupos del sistema.

Muchos de los grupos tienen un efecto negativo sobre si mismos, reflejando un incremento en la competencia intra-grupos por los recursos. Con base en dichas interacciones es posible señalar que probablemente la trama trófica del sistema laguna-plataforma este regulada tanto por mecanismos de control tipo arriba-abajo (*top-down*) como el que se lleva de abajo hacia arriba (*bottom-up*). Sin embargo, el identificar con precisión este tipo de efectos, involucra un mayor tiempo de análisis en las interacciones que se llevan a cabo dentro del sistema.

6.10 CONECTANCIA DEL SISTEMA

La conectancia de un ecosistema, es una medida del número observado de interacciones alimenticias de un sistema con respecto al número de interacciones posibles (Gardner y Ashby, 1970). La conectancia para la trama trófica del ecosistema laguna-plataforma sólo suma el 12.7% de las conexiones posibles.

6.11 ÍNDICE DE OMNIVORISMO DEL SISTEMA

El índice de omnivorismo (IO) del sistema (una forma de medir cómo se encuentran distribuidas las interacciones tróficas entre los niveles tróficos) fue equivalente a 0.21.

6.12 RECICLAJE DEL SISTEMA

La fracción de los flujos actuales que es reciclada en el ecosistema está estimada a través del Índice de reciclaje de Finn (1976), el cual representa el 3.43% de los flujos totales. La longitud promedio de la ruta de reciclaje de Finn fue igual a 12.02, dicha ruta representan el número promedio de grupos por los que pasa un flujo, en otras palabras, la proporción de los flujos totales originados vía detrito son iguales a 0.22.

6.13 EFICIENCIA DE TRANSFERENCIA

En la figura 3 se muestran las eficiencias de transferencia para los flujos originados a partir de los productores primarios, del detrito y en su conjunto. Las eficiencias de transferencia entre niveles tróficos discretos son altas, con un promedio (calculado como la media geométrica de los niveles II a IV) de 17.3.

En general la eficiencia de transferencia decrece de manera constante desde el nivel trófico discreto II al nivel trófico discreto IX (en promedio 19.6% del nivel II al nivel IV y 9.5% del nivel trófico V al nivel trófico X). La eficiencia de transferencia a partir de los productores primarios (18%) fue mayor con respecto a la del detrito (9.7%).

6.14 CAPACIDAD DEL ECOSISTEMA

En la tabla 8 se muestran algunos atributos globales del ecosistema. La capacidad del ecosistema (33316 flowbits) está conformada en 30% por la ascendencia y el resto por el *overhead*.

Tabla 8. Índices de flujos totales para el ecosistema laguna-plataforma continental de Alvarado, Veracruz. Los flujos están en flowbits.

Origen	Ascendencia	Overhead	Capacidad
Importación	0	0	0
Flujos internos	7663.4	17394.6	25058.4
Exportación	10.9	18.1	28.9
Respiración	2106.9	3721.8	5828.8
Totales	9781.6	21134	30916.1

6.15 MADUREZ DEL ECOSISTEMA

Con base en una escala de madurez (Odum, 1969), el sistema laguna-plataforma presenta atributos propios de ecosistemas poco maduros o en desarrollo, así como atributos de sistemas maduros. Por ejemplo, la tasa producción/respiración ($P/R=8.5$) lo califica como un ecosistema maduro, mientras que el cociente producción/biomasa ($P/B=44.9$) lo ubica en una posición intermedia de madurez.

Lo anterior es acorde con el grado de reciclamiento de energía –bajo el supuesto de que éste se incrementa conforme el sistema madura (Odum, 1969)– el cual es bajo (índice de reciclaje de Finn, $IRF= 3.1$). Así mismo, la tasa ascendencia/capacidad ($A/C= 43\%$) es propia de un sistema medianamente maduro que no depende de flujos externos.

6.16 ESTABILIDAD Y SALUD DEL ECOSISTEMA

6.16.1 MAGNITUD DE CAMBIO

En la tabla 9 se presentan los valores de la magnitud de cambio de la biomasa relativa (por arriba o abajo del 5% de su biomasa original) que presentan los grupos

funcionales, tras simular incrementos en la tasa de explotación de la pesquería secuencial de camarón en el sistema Laguna-Plataforma de Alvarado, Veracruz. Así mismo, se observa que los grupos de los niveles tróficos más bajos y con las tasas de producción/biomasa más altas son los que experimentan la magnitud de cambio más considerables, así mismo se infiere que cuanto mayor es la magnitud de cambio, mayor es la influencia del impacto de la pesquería.

En general la tendencia de respuesta de los grupos en ambos sistemas es la misma, es decir, los grupos que ocupan niveles tróficos inferiores experimentan una magnitud de cambio mayor, sin embargo, la magnitud de cambio en los grupos de la plataforma fue casi el doble con relación a la de los grupos de la laguna (Tabla 9). Los grupos que presentaron cambios menores al 5% con respecto su biomasa original no fueron considerados impactos debidos a la explotación.

Tabla 9. Magnitud en el cambio de la biomasa relativa (>5%) de los grupos del modelo laguna-plataforma debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Tiburones ¹	4.32	0.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
Barracudas ¹	4.11	0.86	0.01	0.00	0.02	0.05	0.11	0.20
Chiles ¹	4.08	0.82	0.14	0.03	0.24	0.45	0.60	0.66
Cintillas ¹	4.06	0.55	0.03	0.01	0.07	0.16	0.26	0.34
Mamíferos marinos ²	4.03	0.10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Mamíferos marinos ¹	4.03	0.10	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01
Serranidos ¹	4.01	0.69	0.02	0.01	0.05	0.09	0.11	0.13
Sierra ¹	4.01	1.40	0.00	0.00	0.01	0.02	0.03	0.04
Morenas ¹	4	0.92	0.02	0.01	0.05	0.07	0.09	0.12
Burritos ¹	3.92	2.58	0.04	0.01	0.07	0.12	0.21	0.29
Aves marinas ¹	3.89	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Agujones ²	3.61	1.20	0.02	0.00	0.03	0.07	0.09	0.11
Róbalos ¹	3.53	0.58	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
Calamar ¹	3.51	3.15	0.09	0.02	0.17	0.34	0.45	0.54
Pulpo ¹	3.5	2.40	0.03	0.01	0.06	0.12	0.18	0.23
Róbalos ²	3.48	0.44	0.11	0.03	0.21	0.38	0.46	0.55
Pargos ²	3.43	0.59	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.02

Tabla 9. Magnitud en el cambio de la biomasa relativa (>5%) de los grupos del modelo laguna-plataforma debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Jureles ¹	3.43	1.37	0.02	0.00	0.04	0.08	0.09	0.11
Mariposas ¹	3.38	0.71	0.02	0.01	0.05	0.08	0.11	0.15
Rayas ²	3.37	1.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Rayas ¹	3.36	0.38	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.02
Jureles ²	3.22	0.64	0.01	0.00	0.02	0.04	0.05	0.07
Corvinas ¹	3.12	0.64	0.04	0.01	0.05	0.13	0.21	0.30
Lenguados ¹	3.12	0.78	0.08	0.02	0.24	0.72	0.91	1.10
Corvinas ²	3.09	0.59	0.02	0.00	0.04	0.12	0.18	0.21
Lenguados ²	3.06	0.76	0.02	0.00	0.05	0.14	0.18	0.20
Pargos ¹	3.04	0.73	0.01	0.00	0.01	0.02	0.03	0.03
Bagres ¹	3.02	1.59	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Chivatos ¹	3.02	2.45	0.20	0.05	0.41	<u>1.02</u>	<u>1.49</u>	<u>1.92</u>
Sargo ²	2.94	0.71	0.01	0.00	0.01	0.04	0.05	0.07
Peces sapo ¹	2.91	0.88	0.00	0.00	0.01	0.02	0.03	0.04
Sardinas ¹	2.91	1.95	0.17	0.04	0.32	0.70	0.92	1.18
Otros peces ¹	2.91	2.09	0.05	0.01	0.11	0.26	0.33	0.37
Peces puerco ¹	2.9	1.40	0.01	0.00	0.04	0.11	0.13	0.14
Sardinas ²	2.88	3.90	0.02	0.00	0.03	0.07	0.09	0.14
Sargos ¹	2.87	3.09	0.00	0.00	0.01	0.03	0.03	0.04
Peces sapo ²	2.82	0.66	0.04	0.01	0.09	0.20	0.28	0.36
Gasterópodos ¹	2.8	3.50	0.03	0.01	0.05	0.08	0.11	0.13
Bagres ²	2.78	1.44	0.06	0.01	0.06	0.18	0.30	0.35
Mojarras ¹	2.75	2.45	0.00	0.00	0.01	0.03	0.03	0.04
Camarón ¹	2.59	8.04	0.41	0.08	0.84	<u>2.14</u>	<u>2.35</u>	<u>2.36</u>
Equinodermos ¹	2.53	1.70	0.11	0.03	0.38	<u>1.21</u>	<u>1.43</u>	<u>1.53</u>
Jaibas ²	2.43	2.34	0.05	0.01	0.09	0.17	0.21	0.24
Camarón ²	2.43	5.66	0.58	0.13	0.97	<u>2.15</u>	<u>2.33</u>	<u>2.34</u>
Mojarras ²	2.38	2.11	0.10	0.03	0.30	0.83	<u>1.07</u>	<u>1.30</u>
Otros crustáceos ¹	2.38	2.82	0.21	0.05	0.43	0.84	<u>1.10</u>	<u>1.27</u>
Gasterópodos ²	2.33	3.05	0.04	0.01	0.08	0.13	0.17	0.20
Guavinas ²	2.32	0.56	0.05	0.01	0.11	0.27	0.54	0.98
Gusanos ²	2.28	6.86	0.22	0.05	0.42	0.79	<u>1.05</u>	<u>1.19</u>
Jaibas ¹	2.27	1.87	0.03	0.01	0.05	0.09	0.11	0.14
Gusanos ¹	2.23	3.96	0.77	0.16	<u>1.50</u>	<u>3.30</u>	<u>4.16</u>	<u>5.22</u>
Bivalvos ²	2.21	2.75	0.02	0.01	0.05	0.14	0.17	0.23
Bivalvos ¹	2.09	2.70	0.08	0.02	0.21	0.49	0.61	0.68
Meiobentos ¹	2.07	5.93	0.92	0.21	<u>1.57</u>	<u>2.62</u>	<u>4.26</u>	<u>5.96</u>
Meiobentos ²	2.05	9.38	0.34	0.08	0.60	0.92	<u>1.25</u>	<u>1.53</u>
Zooplancton ¹	2.05	25.67	0.08	0.01	0.10	0.17	0.23	0.30
Zooplancton ²	2.04	16.16	0.06	0.01	0.10	0.19	0.26	0.34
Lisas ¹	2.02	0.63	0.02	0.01	0.05	0.10	0.17	0.33
Lisas ²	2.02	1.22	0.02	0.00	0.04	0.08	0.12	0.21

En la figura 4 se muestra, a manera de ejemplo, la magnitud de cambio en grupos que ocupan niveles tróficos más diferentes ($NT_{\text{meiobentos}} = 2.07$ y $NT_{\text{chiles}} = 4.08$), así como la tendencia de cambio de los dos grupos de camarón. La respuesta de todos los grupos ante la modificación de la tasa de cosecha es diferencial; en el caso del meiobentos en los escenarios donde la tasa de cosecha es superior la tasa de explotación actual (0.54) la magnitud de cambio incrementa, mientras que en el caso del grupo del camarón y de los chiles la respuesta tiende a ser de menor magnitud y constante en los escenarios de explotación superiores al nivel de cosecha actual.

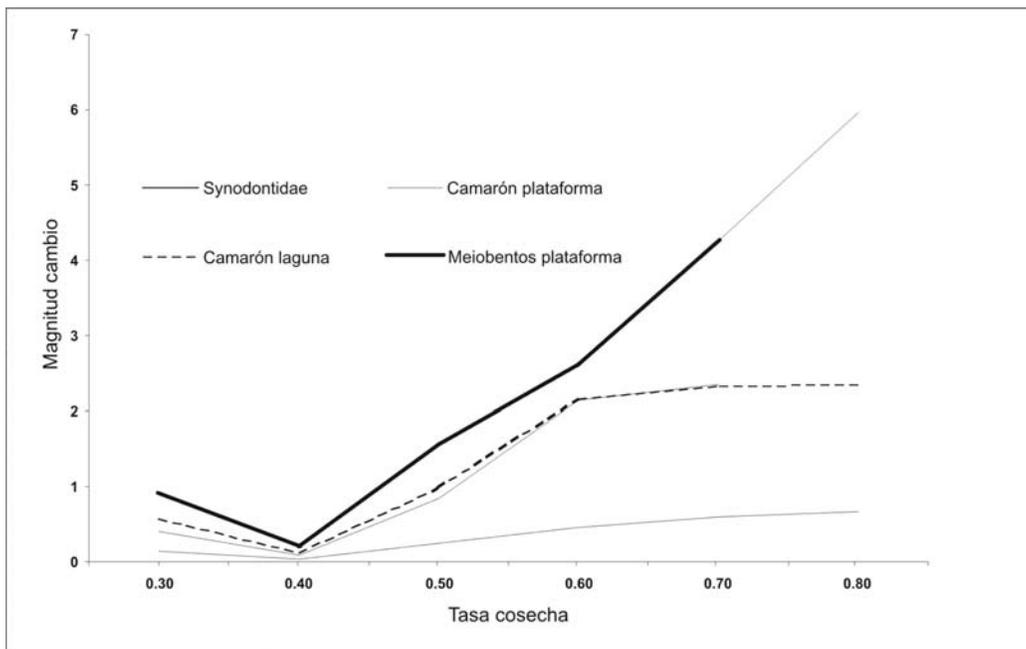


Figura 4. Magnitud de cambio de algunos grupos funcionales del sistema Laguna-Plataforma. Los grupos mostrados ocupan niveles tróficos diferentes ($NT_{\text{meiobentos}} = 2.07$, $NT_{\text{camarónlaguna}} = 2.43$, $Nt_{\text{camarónplataforma}} = 2.59$, $NT_{\text{chilesplataforma}} = 4.08$)

6.16.2 TIEMPO DE RECUPERACIÓN

En relación al tiempo de recuperación que necesitan los grupos después de experimentar los cambios en su biomasa debido al cambio de la tasa de cosecha, se observa en general que los grupos funcionales con tasas altas de producción/biomasa y

que ocupan niveles tróficos más bajos necesitan un menor tiempo con respecto a los grupos de niveles tróficos superiores, los cuales a su vez presentan las tasas producción/biomasa más bajas. En la tabla 10 se muestran los resultados de los tiempos de recuperación para cada uno de los grupos funcionales del modelo. Tanto para en el ecosistema de la laguna como en la plataforma el meiobentos es el grupo con la tasa de recuperación más elevada, mientras que los grupos de niveles tróficos más altos (p. ej. mamíferos marinos, tiburones, róbalo, chiles entre otros) son los grupos con las tasas de recuperación más baja.

Tabla 10. Tiempo de recuperación en la biomasa relativa en aquellos grupos funcionales del modelo laguna-plataforma continental; debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados, el tiempo de recuperación es en años.

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Tiburones ¹	4.32	0.82	0.08	0.083	0.1	<u>10.8</u>	<u>22.2</u>	0.1
Barracudas ¹	4.11	0.86	0.08	0.083	0.1	<u>25.1</u>	<u>38.3</u>	2.4
Chiles ¹	4.08	0.82	<u>10.3</u>	0.083	<u>19.3</u>	<u>29.6</u>	<u>41.3</u>	<u>39.2</u>
Cintillas ¹	4.06	0.55	<u>4.75</u>	0.083	<u>7.2</u>	<u>21.0</u>	<u>32.5</u>	<u>15.4</u>
Mamíferos marinos ¹	4.03	0.10	0.08	0.083	<u>3.5</u>	<u>10</u>	<u>20</u>	0.1
Mamíferos marinos ²	4.03	0.10	0.08	0.083	<u>4.1</u>	<u>13.7</u>	<u>21.9</u>	0.1
Sierra ¹	4.01	1.40	<u>2.5</u>	0.083	<u>6.3</u>	<u>12.3</u>	<u>22.7</u>	<u>4.3</u>
Serranidos ¹	4.01	0.69	0.08	0.083	<u>8.8</u>	<u>15.8</u>	<u>25.6</u>	0.1
Morenas ¹	4	0.92	0.08	0.083	<u>7.2</u>	<u>13</u>	<u>21</u>	0.1
Burritos ¹	3.92	2.58	<u>1.83</u>	0.083	0.1	<u>16</u>	<u>26</u>	<u>4.8</u>
Aves marinas ¹	3.89	0.34	0.08	0.083	0.1	<u>7.3</u>	<u>13.7</u>	0.1
Agujones ²	3.61	1.20	0.08	0.083	<u>4.8</u>	<u>7.3</u>	<u>11.0</u>	0.1
Róbalo ¹	3.53	0.58	<u>6.92</u>	0.083	<u>11</u>	<u>16</u>	<u>21</u>	<u>16</u>
Calamar ¹	3.51	3.15	0.08	0.083	<u>4.6</u>	<u>9.9</u>	<u>18</u>	0.1
Pulpo ¹	3.5	2.40	0.08	0.083	0.1	<u>4.8</u>	<u>8</u>	0.1
Róbalo ²	3.48	0.44	<u>6.17</u>	0.083	<u>11</u>	<u>16</u>	<u>21</u>	<u>15</u>
Jureles ¹	3.43	1.37	<u>0.92</u>	0.083	<u>4.1</u>	<u>8.6</u>	<u>21.3</u>	0.1
Pargos ²	3.43	0.59	0.08	0.083	0.1	0.1	0.1	0.1
Mariposas ¹	3.38	0.71	<u>3.08</u>	0.083	<u>6.4</u>	<u>9.0</u>	<u>12.8</u>	0.6
Rayas ²	3.37	1.11	0.08	0.083	0.1	0.1	10.3	0.1
Rayas ¹	3.36	0.38	0.08	0.083	0.1	3.5	13.1	0.1

Tabla 10. Tiempo de recuperación en la biomasa relativa en aquellos grupos funcionales del modelo laguna-plataforma continental; debido a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón. La tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los cambios más significativos después de los de camarón están subrayados, el tiempo de recuperación es en años.

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Jureles ²	3.22	0.64	0.08	0.083	<u>3.7</u>	<u>6.8</u>	<u>15.9</u>	0.1
Lenguados ¹	3.12	0.78	0.08	0.083	<u>4.4</u>	<u>6.6</u>	<u>10.3</u>	0.1
Corvinas ¹	3.12	0.64	0.08	0.083	0.1	<u>1.0</u>	<u>10.0</u>	0.1
Corvinas ²	3.09	0.59	0.08	0.083	0.1	<u>3.8</u>	<u>8.3</u>	0.1
Lenguados ²	3.06	0.76	0.08	0.083	<u>4.0</u>	<u>6.3</u>	<u>10.3</u>	0.1
Pargos ¹	3.04	0.73	0.08	0.083	0.1	0.1	<u>2.4</u>	0.1
Chivatos ¹	3.02	2.45	<u>2.33</u>	0.083	<u>8.0</u>	<u>14.9</u>	<u>24.8</u>	<u>3.4</u>
Bagres ¹	3.02	1.59	0.08	0.083	0.1	0.1	<u>2.1</u>	0.1
Sargo ²	2.94	0.71	0.08	0.083	0.1	<u>7.8</u>	<u>12</u>	0.1
Otros peces ¹	2.91	2.09	<u>3.17</u>	0.083	<u>7.4</u>	<u>16</u>	<u>27</u>	<u>4.9</u>
Sardinas ¹	2.91	1.95	0.08	0.083	0.1	0.1	0.1	0.1
Peces sapo ¹	2.91	0.88	0.08	0.083	0.1	<u>6.8</u>	<u>12</u>	0.1
Peces puerco ¹	2.9	1.40	0.08	0.083	<u>4.5</u>	<u>6.9</u>	<u>17.0</u>	0.1
Sardinas ²	2.88	3.90	0.08	0.083	0.1	0.1	0.7	0.1
Sargos ¹	2.87	3.09	0.08	0.083	<u>3.9</u>	<u>6.3</u>	<u>11</u>	0.1
Peces sapo ²	2.82	0.66	2.92	0.083	<u>9.7</u>	<u>15</u>	<u>21</u>	<u>11</u>
Gasterópodos ¹	2.8	3.50	0.08	0.083	0.1	<u>7.7</u>	<u>12</u>	0.1
Bagres ²	2.78	1.44	0.08	0.083	0.1	0.1	<u>1.8</u>	0.1
Mojarras ¹	2.75	2.45	0.08	0.083	0.1	<u>6.0</u>	<u>10.1</u>	0.1
Camarón ¹	2.59	8.04	<u>5.42</u>	0.083	<u>5.8</u>	<u>7.6</u>	<u>11</u>	15
Equinodermos ¹	2.53	1.70	0.08	0.083	<u>5.1</u>	<u>7.4</u>	<u>12</u>	0.3
Camarón ²	2.43	5.66	5.92	0.083	<u>6</u>	<u>8.9</u>	<u>13</u>	14
Jaibas ²	2.43	2.34	0.08	0.083	0.1	<u>4.2</u>	<u>9.3</u>	0.1
Otros crustáceos ¹	2.38	2.82	0.08	0.083	<u>2.7</u>	<u>8.2</u>	<u>16</u>	0.1
Mojarras ²	2.38	2.11	0.08	0.083	0.1	<u>6.1</u>	<u>10.3</u>	0.1
Gasterópodos ²	2.33	3.05	0.08	0.083	0.1	0.7	<u>1.1</u>	0.1
Guavinas ²	2.32	0.56	0.08	0.083	0.1	<u>13</u>	<u>19</u>	0.8
Gusanos ²	2.28	6.86	4.58	0.083	<u>5.3</u>	<u>6.9</u>	<u>11</u>	0.7
Jaibas ¹	2.27	1.87	0.08	0.083	0.1	<u>5.8</u>	<u>11</u>	0.1
Gusanos ¹	2.23	3.96	2	0.083	<u>5.2</u>	<u>7.2</u>	<u>11</u>	0.7
Bivalvos ²	2.21	2.75	0.08	0.083	0.1	0.1	0.1	0.1
Bivalvos ¹	2.09	2.70	0.08	0.083	<u>3.4</u>	<u>7.3</u>	<u>12</u>	0.1
Meiobentos ¹	2.07	5.93	0.08	0.083	0.1	0.3	1	0.1
Zooplankton ¹	2.05	25.67	0.08	0.083	0.1	0.1	0.1	0.1
Meiobentos ²	2.05	9.38	0.08	0.083	0.1	<u>5.3</u>	<u>9.4</u>	0.1
Zooplankton ²	2.04	16.16	0.08	0.083	0.1	0.1	0.1	0.1
Lisas ²	2.02	1.22	0.08	0.083	<u>4.1</u>	<u>12</u>	<u>17</u>	<u>3</u>
Lisas ¹	2.02	0.63	0.08	0.083	<u>3.2</u>	<u>5.3</u>	<u>13</u>	<u>1.4</u>

En términos generales, se observa que cuanto mayor es la magnitud de cambio en los componentes del ecosistema, mayor es el tiempo que se necesita para que se recuperen del impacto ocasionado por el incremento en la tasa de cosecha. Se destaca que en ambos sistemas, el tiempo de recuperación global es mayor en el escenario donde la tasa de cosecha es igual a 0.70, incluso mayor que en el escenario con mayor tasa de explotación (0.80).

6.16.3 ELASTICIDAD (RESILIENCIA)

Otra manera de medir la capacidad de respuesta del ecosistema ante los cambios en la tasa de explotación (grupo de los camarones) es a través de la elasticidad (resiliencia) que muestran los grupos ante un determinado impacto. En este sentido, la resiliencia está estimada como el cociente entre la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación (Pimm, 1984; 1991). En la tabla 10 se muestran los valores estimados de resiliencia para cada uno de los componentes del sistema laguna-plataforma. En términos globales, la elasticidad de los grupos disminuye conforme el nivel trófico que ocupan incrementa. El patrón es consistente en ambos sistemas (laguna y plataforma).

Tabla 11. Resiliencia (elasticidad) de los grupos funcionales del modelo laguna-plataforma continental como respuesta a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón; la tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los valores más altos están subrayados en la tabla.

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Tiburones ¹	4.32	0.82	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.13
Barracudas ¹	4.11	0.86	0.11	0.03	0.23	0.00	0.00	0.08
Chiles ¹	4.08	0.82	0.01	0.38	0.01	0.02	0.01	0.02
Cintillas ¹	4.06	0.55	0.01	0.09	0.01	0.01	0.01	0.02
Mamíferos marinos ¹	4.03	0.1	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15
Mamíferos marinos ²	4.03	0.095	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02
Sierra ¹	4.01	1.4	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01
Serranidos ¹	4.01	0.694	0.29	0.07	0.01	0.01	0.00	<u>1.51</u>

Tabla 11. Resiliencia (elasticidad) de los grupos funcionales del modelo laguna-plataforma continental como respuesta a la modificación de la tasa de cosecha en la pesquería secuencial de camarón; la tasa de cosecha de camarón en la laguna está fijada en 0.30, mientras que la tasa de cosecha de la plataforma fue cambiada como se indica en la tabla. NT es el nivel trófico, P/B es la tasa producción biomasa. Los valores más altos están subrayados en la tabla.

Grupo funcional	NT	P/B	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Morenas ¹	4	0.924	0.27	0.07	0.01	0.01	0.00	<u>1.44</u>
Burritos ¹	3.92	2.579	0.02	0.11	0.09	0.01	0.01	0.06
Aves marinas ¹	3.89	0.339	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Agujones ²	3.61	1.197	0.21	0.05	0.01	0.01	0.01	<u>1.38</u>
Róbalos ¹	3.53	0.578	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Calamar ¹	3.51	3.154	1.03	0.24	0.04	0.03	0.02	<u>6.50</u>
Pulpo ¹	3.5	2.399	0.38	0.09	0.72	0.02	0.02	<u>2.81</u>
Róbalos ²	3.48	0.438	0.02	0.33	0.02	0.02	0.02	0.04
Jureles ¹	3.43	1.371	0.03	0.05	0.01	0.01	0.00	<u>1.26</u>
Pargos ²	3.43	0.593	0.03	0.01	0.07	0.10	0.13	0.21
Mariposas ¹	3.38	0.711	0.01	0.06	0.01	0.01	0.01	0.25
Rayas ²	3.37	1.106	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
Rayas ¹	3.36	0.384	0.03	0.01	0.05	0.00	0.00	0.21
Jureles ²	3.22	0.644	0.14	0.03	0.01	0.01	0.00	0.79
Lenguados ¹	3.12	0.783	0.97	0.24	0.06	0.11	0.09	<u>13.19</u>
Corvinas ¹	3.12	0.635	0.43	0.09	0.61	0.13	0.02	<u>3.55</u>
Corvinas ²	3.09	0.585	0.25	0.05	0.45	0.03	0.02	<u>2.52</u>
Lenguados ²	3.06	0.762	0.19	0.05	0.01	0.02	0.02	<u>2.40</u>
Pargos ¹	3.04	0.733	0.08	0.02	0.14	0.23	0.01	0.41
Chivatos ¹	3.02	2.453	0.09	0.56	0.05	0.07	0.06	0.56
Bagres ¹	3.02	1.587	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02
Sargo ²	2.94	0.709	0.09	0.02	0.15	0.01	0.00	0.87
Otros peces ¹	2.91	2.092	0.01	0.14	0.01	0.02	0.01	0.08
Sardinias ¹	2.91	1.952	2.04	0.44	<u>3.86</u>	<u>8.45</u>	<u>11.00</u>	<u>14.18</u>
Peces sapo ¹	2.91	0.879	0.04	0.01	0.11	0.00	0.00	0.43
Peces puerco ¹	2.9	1.404	0.11	0.03	0.01	0.02	0.01	<u>1.71</u>
Sardinias ²	2.88	3.9	0.20	0.04	0.36	0.83	0.14	1.62
Sargos ¹	2.87	3.088	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.46
Peces sapo ²	2.82	0.662	0.01	0.11	0.01	0.01	0.01	0.03
Gasterópodos ¹	2.8	3.504	0.34	0.08	0.58	0.01	0.01	<u>1.55</u>
Bagres ²	2.78	1.441	0.78	0.14	0.69	<u>2.18</u>	0.17	<u>4.24</u>
Mojarras ¹	2.75	2.453	0.04	0.01	0.11	0.00	0.00	0.51
Camarón ¹	2.59	8.044	0.08	1.00	0.14	0.28	0.21	0.16
Equinodermos ¹	2.53	1.697	1.29	0.36	0.07	0.16	0.12	<u>6.12</u>
Camarón ²	2.43	5.66	0.10	1.58	0.16	0.24	0.17	0.16
Jaibas ²	2.43	2.344	0.64	0.15	1.13	0.04	0.02	<u>2.92</u>
Otros crustáceos ¹	2.38	2.82	2.58	0.60	0.16	0.10	0.07	<u>15.25</u>
Mojarras ²	2.38	2.106	1.20	0.33	3.58	0.14	0.10	<u>15.56</u>
Gasterópodos ²	2.33	3.05	0.47	0.11	0.90	0.19	0.15	<u>2.41</u>
Guavinas ²	2.32	0.557	0.59	0.15	1.34	0.02	0.03	<u>1.30</u>
Gusanos ²	2.28	6.862	0.05	0.61	0.08	0.11	0.10	<u>1.78</u>
Jaibas ¹	2.27	1.867	0.34	0.07	0.59	0.01	0.01	<u>1.64</u>
Gusanos ¹	2.23	3.958	0.39	1.90	0.29	0.46	0.38	<u>7.82</u>
Bivalvos ²	2.21	2.753	0.30	0.06	0.58	1.66	2.01	<u>2.80</u>
Bivalvos ¹	2.09	2.696	1.00	0.27	0.06	0.07	0.05	<u>8.11</u>
Meiobentos ¹	2.07	5.925	<u>10.98</u>	<u>2.47</u>	<u>18.83</u>	<u>7.85</u>	<u>4.26</u>	<u>71.53</u>
Zooplankton ¹	2.05	25.665	0.97	0.17	<u>1.15</u>	<u>2.06</u>	<u>2.72</u>	<u>3.62</u>
Meiobentos ²	2.05	9.378	<u>4.04</u>	0.93	<u>7.25</u>	0.17	0.13	<u>18.30</u>
Zooplankton ²	2.04	16.16	0.66	0.15	<u>1.18</u>	<u>2.25</u>	<u>3.09</u>	<u>4.12</u>
Lisas ²	2.02	1.224	0.20	0.05	0.01	0.01	0.01	0.07
Lisas ¹	2.02	0.63	0.25	0.06	0.01	0.02	0.01	0.23

En términos generales se observa que los grupos con las tasas de producción/biomasa más altas, tienen una mayor capacidad de amortiguamiento (Figura 5). Se aprecia que sólo el grupo del meiobentos tiene una tendencia a incrementar su resiliencia conforme se incrementa la tasa de explotación, mientras que en otros grupos (p. e. camarón de laguna y plataforma y chiles) la elasticidad se mantiene constante a partir de la tasa de cosecha $E = 0.50$ (similar a la tasas de cosecha original del modelo).

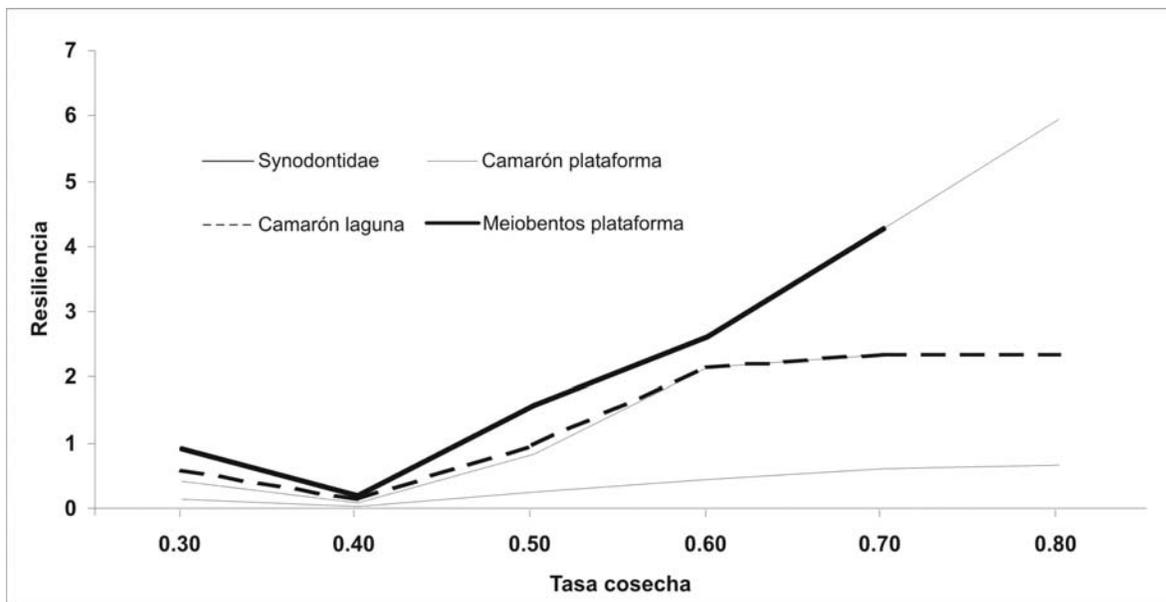


Figura 5. Relación entre la elasticidad y tasa de cosecha de algunos grupos del sistema Laguna-Plataforma. Los grupos mostrados ocupan niveles tróficos diferentes ($NT_{\text{meiobentos}} = 2.04$, $NT_{\text{camarónlaguna}} = 2.42$, $NT_{\text{camarónplataforma}} = 2.64$, $NT_{\text{chilesplataforma}} = 4.08$).

7. DISCUSIÓN

Este trabajo representa el primer intento para desarrollar un modelo trófico de dos sistemas interconectados (Laguna de Alvarado y plataforma continental adyacente) y es el resultado de un esfuerzo grande de concentración de información biológica y pesquera de las especies presentes en el sistema durante el periodo 1991-1994. El objetivo principal de este estudio fue analizar el ecosistema laguna-plataforma de la zona de Alvarado, Veracruz (denominado de aquí en adelante como sistema LA-PC), proporcionar una aproximación relativa del tamaño del sistema en términos de su productividad biológica y describir las interacciones de los grupos dentro y entre subsistemas, con la finalidad de entender algunos procesos estructurales y funcionales del mismo.

Los modelos tróficos tipo Ecopath permiten comparar ecosistemas de diferente complejidad a partir de diferentes atributos estructurales y funcionales. Ya que su construcción requiere de la recopilación de una cantidad grande de información, el proceso puede funcionar, en principio, a manera de censo de los componentes bióticos que constituyen el ecosistema, los cuales se consideran de manera cohesiva a través de la trama trófica (Okey y Pauly 1999).

Ya que el origen y la calidad de los datos de entrada es variable (Anexo 1), los resultados obtenidos mediante el modelo son sólo una aproximación a la complejidad y funcionamiento del sistema LA-PC, a pesar de que matemáticamente se haya logrado un balance de biomasa entre sus componentes.

En este sentido, para muchas de las especies se cuenta con datos locales para realizar estimaciones de biomasa, por lo cual se considera que es una de las variables

mejor estimadas. Particularmente para los peces y algunos grupos de invertebrados de la plataforma continental, la biomasa fue estimada con datos provenientes de arrastres comerciales, los cuales representan sólo una fracción de la biomasa real del ecosistema, por lo cual fue conveniente estimar la biomasa a través de la estimación de capturabilidad (q). Dicho parámetro se obtuvo a partir de la aplicación del modelo de Leslie y Davis (Leslie y Davis 1939; Leslie 1945) para estimar posteriormente la biomasa como $B = 1/q * C/E$.

Debido a que se conoce poco de la producción de algunos peces (peces sapo, agujones, mariposas, chivos, entre otros) e invertebrados en la zona (erizos, bivalvos, gasterópodos) las estimaciones de P/B se obtuvieron bajo el supuesto de que la tasa producción/biomasa es igual a la mortalidad total (Z) (Allen, 1971). Para las especies explotadas comercialmente (p. ej. camarón, jaiba, róbalo, sierra) se considero que las estimaciones fueron de mejor calidad debido a que están basadas en información obtenida en el área de estudio y durante el periodo de interés, o bien de estudios detallados de dinámica de poblaciones.

Algunos valores de Q/B fueron tomados de modelos de otras regiones similares, aunque en algunos casos de periodos diferentes. De acuerdo con esto, la tasa consumo / biomasa (Q/B) pudiera considerarse un dato de entrada con una mayor incertidumbre relativa. Sin embargo, se sabe que el Q/B específico no cambia de manera significativa pues es un parámetro asociado fuertemente a la estrategia de vida. En todo caso, esta forma de incertidumbre es incorporada al modelo como variabilidad al momento de ajuste estadístico.

No es sorprendente que los primeros intentos por balancear el modelo hayan fracasado; esto debido a que los datos de entrada provienen de fuentes muy heterogéneas. Se sabe que valores de eficiencias ecotróficas mayores a uno son una situación imposible, ya que la demanda de biomasa de cualquier grupo no puede ser mayor a la de su aportación. Este fue el caso de varios grupos de invertebrados. Esta situación es común en la construcción de modelos Ecopath, debido a que existe un error inherente en las estimaciones de los parámetros biológicos (Okey y Pauly, 1999; Zetina-Rejón et al., 2003); por lo que se sugiere revisar cuidadosamente cada uno de los parámetros estimados y ser congruentes con aquellos que se adoptan de otros modelos.

Una práctica común durante el proceso de balanceo es incrementar la producción o biomasa de los niveles tróficos inferiores (donde la incertidumbre es más común) para cubrir las demandas de los niveles tróficos superiores. Sin embargo, al emplear esta estrategia se corre el riesgo de sobreestimar de manera irreal las biomásas o las tasas de producción (Okey y Pauly, 1999). Algunos autores (Christensen et al., 1999) han enfatizado la importancia que representa este procedimiento y se debe señalar a los usuarios que el procedimiento de balanceo es más que un entrenamiento técnico para poder cumplir con un supuesto matemático.

Al respecto, fue evidente que existe una escasez de datos o bien una reducida disponibilidad de información para algunos grupos, por lo cual se considera que esta falta de conocimiento debe ser un llamado de atención para mejorar el acervo que se tiene sobre aspectos básicos de la biología (tasas de crecimiento, tasas de mortalidad natural, reclutamiento, composición de dietas, etc.).

Cualquiera que sea la estrategia seguida para la obtención y estandarización de datos, debe asegurarse que haya una consistencia biológica en los datos de entrada y sobre todo en los procesos biológicos una vez que el modelo haya sido balanceado. Quizá esta fue la etapa más crítica en la construcción del modelo; sin embargo, a través de algunos indicadores se puede apreciar su consistencia, por ejemplo, el cociente respiración-asimilación fue menor a la unidad en todos los grupos, y fue coherente en cada uno de ellos, es decir en aquellos grupos con mayor actividad dicha tasa fue cercana a uno. Así mismo, las estimaciones de mortalidad por pesca obtenidas por el modelo son similares a las obtenidas por estimaciones independientes.

7.1 ESTRUCTURA TRÓFICA

Una manera de mejorar nuestra comprensión sobre el funcionamiento de los ecosistemas es a través del análisis de las redes tróficas (Cury et al., 2003), ya que representan una aproximación interesante acerca de los procesos de transferencia de energía (Pahl-Wostl, 1997), así como de la topología del ecosistema a través de las conexiones tróficas entre sus componentes sobre la base de su importancia energética relativa (Vander Zanden et al., 1997). Bajo esta consideración, se observó que la estructura del sistema LA-PC está constituida por niveles tróficos continuos que van de 1 a 4.32 con una mayor cantidad de grupos funcionales ubicados en los niveles tróficos intermedios ($NT = 2$ a 3). Bajo el mismo criterio, se determinó que la pesquería (de manera análoga a un depredador) ocupó un nivel trófico relativamente bajo ($N_{\text{TróficoMedioCaptura}}=2.87$) lo cual se debe a que incide principalmente sobre especies que ocupan niveles tróficos bajos (p. e. camarón $N_T=2.59$ y 2.43).

En el sistema LA-PC los productores primarios, detrito y descartes fueron ubicados en el nivel trófico 1, los consumidores secundarios planctónicos y bentónicos en el nivel trófico 2 (la mayoría de estos grupos invertebrados, p. ej. zooplancton, meiobentos, gusanos, entre otros), varios grupos de peces carnívoros, calamares y pulpos ocuparon niveles tróficos intermedios, y algunas especies demersales (cintillas, chiles) y pelágicas (sierra, barracudas, mamíferos marinos, tiburones) se colocaron en la cima de la trama trófica.

El modelo representa tres formas peculiares del ecosistema. Primero, la partición del sistema LA-PC entre cadenas alimenticias pelágicas y bentónicas, en los niveles tróficos 1 a 3 representando las rutas energéticas originadas a partir de los productores primarios y del detrito. Así mismo se observa que las cadenas alimenticias están ligadas a la cima de la trama trófica por depredadores, tales como pargos, corvinas, calamares, pulpos, róbalo entre otros, los cuales optimizan su forrajeo al alimentarse de ambos sistemas, y por los grupos juveniles de especies de la plataforma (presentes en la laguna) que son consumidores bentófagos y planctófagos activos en la laguna (p. ej. corvinas, pargos, lenguados). Segundo, el modelo describe la partición del hábitat demersal de los niveles tróficos medios entre los juveniles y adultos de varios grupos nectónicos tales como corvinas, pargos, lenguados, burritos, pulpos y calamares. Finalmente, el modelo representa la elevada abundancia relativa de fitoplancton como principal productor primario, cuya producción no está siendo aprovechada por los consumidores de primer orden en el sistema tal como lo muestran los bajos valores de EE, y que en consecuencia fluye hacia detrito.

Algunos investigadores han utilizado las estructuras tróficas entre ecosistemas para realizar comparaciones entre ellos (Ulanowicz, 1984; Ulanowicz y Wulff, 1991). En general han encontrado que los sistemas costeros se caracterizan por presentar estructuras conformadas por cadenas alimenticias cortas, con conexiones fuertes y elevadas transferencias de carbono entre los niveles tróficos inferiores y superiores. En este sentido, el sistema LA-PC, además de desplegar este tipo de arreglo (niveles tróficos altos poco representados), también aprovecha los flujos que provienen de un sistema y del otro, de tal forma que se hace más eficiente el proceso de transferencia.

Al analizar individualmente los flujos de los sistemas, se observó que la laguna tiene una producción total de $2,915 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$, mientras que los flujos generados por la plataforma son equivalentes a $4,286 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$. Sin embargo, la suma aritmética de ambos sistemas es menor que los flujos en el sistema acoplado ($10,185 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$), a partir del cual se determinó que los flujos comunes a ambos ecosistemas son del orden de $407 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$, con lo cual queda de manifiesto que hay procesos ecosistémicos que no son identificados en los modelos independientes y que en todo caso son consecuencia de la interacción entre sistemas.

Es importante señalar que aún cuando se conoce que algunos grupos, tales como los tiburones, peces y mamíferos marinos, frecuentemente son los consumidores tope, las conexiones entre ellos y los consumidores primarios, o a su asociación con sistemas costeros son hasta ahora pobremente entendidas, ya que existe una intrincada red a través de la cual se da esta conexión; de ahí que el presente estudio representa una de las primeras contribuciones al describir explícitamente las rutas entre los productores

primarios y los consumidores finales en el sistema LA-PC. Por ejemplo, el número de rutas hacia el grupo de los mamíferos marinos (plataforma) vía zooplancton (laguna) es de 33,160 vías con una longitud promedio de 9.84, mientras que el número de conexiones entre los mamíferos marinos (plataforma) y el meiobentos (laguna) es de 26,782, con una longitud media de 9.95. Estos resultados pueden ser tomados como un indicador de la complejidad de la trama trófica del sistema LA-PC.

Al comparar la densidad de biomasa media del sistema LA-PC (150 tkm⁻²) con la de otros ecosistemas marinos, descritos en Christensen y Pauly (1993), se observa que la del presente estudio es mayor en un factor de 1.2 con respecto a la plataforma de Venezuela (Mendoza, 1993); 2.5 veces mayor a la estimada por Arreguín-Sánchez et al. (1993b) para la plataforma de Yucatán y representa aproximadamente 1.7 veces la estimada para la plataforma del suroeste del Golfo de México (Manickchand-Heileman et al., 1998b).

En otros casos, la densidad de biomasa de este estudio fue menor. Por ejemplo, Browder (1993) y Vidal-Hernández et al. (2000) reportan una densidad de biomasa 1.8 más grande para la plataforma el noroeste del Golfo de México y para un modelo integral del Golfo de México respectivamente. Se sabe que los ecosistemas costeros se encuentran entre los sistemas naturales más productivos del mundo, capaces de soportar, en promedio, biomasa más grandes que los ecosistemas terrestres y oceánicos (Nixon, 1982; Kumpf et al., 1999). Así, el Golfo de México ha sido reconocido por su elevada productividad (Kumpf et al., 1999) por lo cual no es raro que la biomasa calculada para el

modelo LA-PC se encuentre dentro del rango reportado para otros sistemas del Golfo de México.

Así mismo, se observó que parte importante de esta biomasa se concentra en el primer nivel trófico del sistema (78 tkm^{-2}). Este fenómeno se debe a que la biomasa de los productores primarios es muy alta en comparación con la de los heterótrofos de los siguientes niveles. Este tipo de arreglos es común y se ha reportado para diferentes ambientes costeros (Whittaker y Likens, 1973; del Giorgio y Gasol, 1995) y se debe a la elevada tasa de producción que caracteriza al fitoplancton y a los productores bentónicos (p. ej. pastos marinos). De hecho, el área posee formas que son características de las plataformas continentales tropicales, las cuales tienen una pobre utilización de la producción primaria y, en consecuencia, una alta cantidad de ella que fluye hacia detritus (Manickchand-Heileman et al., 1998).

Sin embargo, varios grupos de niveles intermedios (mojarras, lenguados, corvinas, chivos, etc) también concentraron importantes biomásas, lo cual puede ser explicado con base en las siguientes consideraciones: a) mayor densidad de alimento, lo cual les permite crecer más rápido en relación con sistemas adyacentes (Robertson y Duke, 1987, 1990; Robertson et al., 1988; Robertson y Blaber, 1992); b) la turbidez característica de ambientes costeros, la cual reduce la efectividad de depredación; y c) la heterogeneidad espacial, la cual propicia una mayor diversidad de hábitat.

Para reducir la complejidad de la trama trófica del sistema LA-PC los grupos fueron agregados en niveles tróficos discretos a partir de los cuales se calculó la eficiencia de transferencia. El total de las rutas energéticas se puede concentrar al menos

en ocho de estos niveles; en ellos se destaca la cantidad de flujos generados por los productores primarios, los cuales representan el 78% de los flujos totales, mientras que los flujos derivados del detrito representan sólo el 22%, lo cual se traduce en una razón herbivoría / detritivoría igual a 3.7. Este valor sugiere que la producción secundaria proveniente del detrito es relativamente baja, y en consecuencia la eficiencia de transferencia promedio a partir de los productores primarios es mayor (18%) que la del detrito (15.6%) con lo cual queda de manifiesto que el sistema depende en mayor medida de la producción primaria.

Otra forma de visualizar la complejidad en la estructura del sistema LA-PC fue a través de su conectancia, la cual fue estimada como el número de interacciones que existen en la trama divididos por el número de interacciones posibles, dicho atributo ha sido relacionado con la complejidad de los ecosistemas (Christensen y Pauly, 1993; Vasconcellos et al., 1997). Para el sistema LA-PC la conectancia fue igual a 0.13 y fue intermedia con respecto a los valores (0.02 a 0.26) reportados para otros ecosistemas (Warren, 1989; Martinez, 1991; Havens, 1992; Yodzis, 1998; Baird y Ulanowicz, 1989; Gall y Raffaelli, 1991; Huxham et al., 1996; Polis, 1991; Reagan y Waide, 1996; Dawah et al., 1995; Memmott et al., 2000). De acuerdo con Vasconcellos et al. (1997) un ecosistema presentará un arreglo lineal cuando la conectancia sea igual a uno ó bien un arreglo en forma de red a medida que la conectancia disminuya.

En este sentido, se infiere que el sistema laguna-plataforma presenta una trama con un arreglo relativamente complejo, determinado por el conjunto de interacciones que se llevan entre sus componentes y que se ven incrementadas debido al intercambio de

organismos entre uno y otro sistema, facilitado a su vez por la acción física del flujo neto de agua (principalmente durante la época de nortes). La combinación de aguas tranquilas, el elevado contenido de materia orgánica, los mantos de pastos marinos, los manglares y la elevada densidad de invertebrados, hacen propicia la laguna como una zona de crianza y alimentación para diversas especies de organismos que entran a ella (Chávez-López, 1998).

Sin embargo, es importante considerar que la interpretación de la conectancia debe hacerse con mucho cuidado, ya que sus valores dependen del número de componentes (la agregación de los grupos) y del tamaño del ecosistema (Montoya y Solé, 2003). Por ejemplo, Yodzis (1988) reporta una conectancia de 0.22 para el sistema de afloramiento de Benguela (29 grupos), mientras Huxham et al. (1996) reportan una conectancia de 0.03 para el estuario Ythan (134 grupos), en consecuencia éste quizá no sea un buen indicador de la complejidad de un sistema por si solo, sino que quizá sólo sea un artificio matemático del modelo para reducir la redundancia entre las posibles rutas de flujos y por lo tanto, es necesario auxiliarse de otros indicadores menos sensibles al número de grupos para determinar la complejidad estructural del sistema.

Otro atributo ligado directamente con la conectancia del sistema es el grado de omnivorismo en el sistema, el cual para el caso del complejo LA-PC (0.211) fue relativamente bajo en comparación con otros ecosistemas (Polis y Strong, 1996), lo cual sugiere que el sistema presenta un mayor número de componentes que hacen uso preferencial sobre un determinado recurso alimenticio. Dicho resultado es opuesto a los

resultados de Link (2002) quien señala que los ecosistemas marinos presentan un mayor número de componentes omnívoros.

Sin embargo, también se ha encontrado que aquellos sistemas que presentan una conectancia baja, presentan un mayor número de especialistas (Polis y Strong, 1996; Reagan et al., 1996; McCann et al., 1998) y en consecuencia un índice de omnivorismo bajo, lo cual coincide con los resultados del presente estudio. Esta situación se puede explicar con base en la heterogeneidad del sistema, la cual favorece una mayor diversidad de hábitats, mayor disponibilidad de recursos alimenticios, con lo que las especies pueden segregarse a lo largo del nicho trófico y en consecuencia presentar espectros alimentarios más reducidos.

7.2 FUNCIONAMIENTO Y MADUREZ DEL SISTEMA LA-PC

Los flujos totales en el sistema fueron estimados con base en la suma de los flujos de consumo, exportación, respiración y a detrito ($9,601 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$), dichos flujos se encuentran entre los más altos que hay reportados para otros sistemas del Golfo de México. Por ejemplo, los flujos del sistema LA-PC equivalen a 4.3 veces los que se reportan en la plataforma continental de Yucatán (Arreguin-Sánchez et al., 1993b) y 12 veces los que se determinan para la Laguna de Tampamachoco, Veracruz (Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío, 1998), y son muy cercanos a los flujos que son estimados para el complejo Laguna de Términos-Sonda de Campeche ($12,403 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) y para el modelo integral del Golfo de México ($11,167 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) (Zetina-Rejón, 2004; Vidal-Hernández, 2000).

Así mismo, la producción neta del sistema LA-PC ($5,948 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$) es mayor que la de otros sistemas del Golfo de México. Manickchand-Heileman et al. (1998a) calculan la producción neta de la Laguna de Términos en $2,471 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$, por su parte Manickchand-Heileman et al. (1998b) estiman la producción neta del suroeste del Golfo de México en $2,535 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ y Zetina-Rejón (2004) reporta $4,542 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ al acoplar ambos sistemas.

La elevada productividad del sistema LA-PC quizá se deba en gran medida a la interacción que tiene con otros sistemas adyacentes, particularmente con extensas zonas de manglar y pantanos, las cuales contribuyen en gran medida a la productividad biológica. De acuerdo con Castañeda y Contreras (2001) las condiciones climáticas asociadas al ecosistema (secas, lluvias, nortes), el incremento en las actividades humanas, sumado al escaso manejo que se tiene con los desechos han contribuido a cambios regionales en las características hidrológicas de la laguna. Al margen del proceso que origina enriquecimiento, la Laguna de Alvarado sigue siendo considerada uno de los sistemas más productivos del Golfo de México, situación que refleja las estimaciones de producción obtenidas en el presente modelo.

Otra manera de inferir la productividad del sistema es a través de la producción primaria requerida (PPR) para sostener las capturas, la cual se estimó en $31 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$, lo cual representa el 0.4% de la producción primaria calculada. Esta estimación está muy por debajo de la producción primaria neta requerida en sistemas terrestres (40%) que sustentan a la agricultura y a otras actividades (Vitousek et al., 1986); y por debajo del valor promedio (8%) reportado en otros sistemas acuáticos (Pauly y Christensen, 1995).

Por ejemplo, en zonas de afloramiento se ha reportado que la PPR necesaria para soportar las pesquerías equivale entre el 13% y 15% de su producción primaria (Jarre-Teichmann, 1998; Jarre-Teichmann y Christensen, 1998). Sin embargo, este aparente excedente de producción primaria puede considerarse como típico de los ecosistemas costeros los cuales han sido caracterizados como sistemas exportadores de producción (Kumpf et al., 1999).

También es de considerarse que el desarrollo de las pesquerías en estos sistemas es más bien precario y poco eficiente, al menos si se compara con la PPR para sostener la producción ($31.1 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$), lo cual denota la capacidad de uso de la propia energía generada por el sistema.

Así mismo, para jerarquizar cada uno de los grupos del modelo en términos de su contribución a la estructura y función del ecosistema, Ulanowicz (1997) propone estimar la ascendencia relativa (AR) de cada uno de ellos. En el modelo, la AR de los productores primarios sumó el 45%, la del detrito poco menos del 23%, la de los consumidores secundarios 29.7%, la de los terciarios poco más del 2% y la de los depredadores 0.21%. Este esquema resalta de nueva cuenta la importancia de los productores primarios en el funcionamiento del sistema LA-PC y caracteriza al sistema como típicamente productor.

La ascendencia global fue de 10,070 *flowbits*, y ocupa un lugar intermedio entre los valores reportados en la literatura. Por ejemplo, Wolff (1994) Ortiz y Wolf (1998) cuantifican la ascendencia de Bahía Tongo, en el norte de Chile, en 26,312 *flowbits*, y 25,092 *flowbits* respectivamente. Así mismo, Wolff et al. (2000) determinan la ascendencia del estuario Caeté en Brasil, en 12,261 *flowbits*, y Manickchand-Heileman et

al. (2004) reportan 2,471 *flowbits* para el Golfo de Paria, en Trinidad-Venezuela. Si consideramos la ascendencia relativa (A/C) como una medida del grado de organización y de eficiencia del sistema y de la capacidad del sistema para amortiguar las perturbaciones (Ulanowicz 1986, 1997), se puede decir que el sistema LA-PC tiene un grado de desarrollo intermedio, que es resiliente a los impactos producidos por efectos antropogénicos y que, además, cuenta con una cantidad importante de recursos en reserva.

Por otra parte, Odum (1971) describe que la relación entre la productividad total primaria y la respiración total (Pp/R) puede ser tomada como otro indicador de la estabilidad de un sistema (madurez), ya que la producción y la respiración (gasto energético) integran los flujos de energía a través de sus componentes en términos del metabolismo del sistema. Él pronostica que para sistemas inmaduros la producción primaria excede la respiración total, mientras que en sistemas maduros la relación debiera aproximarse hacia la unidad ($Pp/R = 1$). Para el sistema LA-PC el cociente Pp/R fue igual a 8.5, lo cual indica que la producción rebasa por mucho el gasto por respiración y que, al menos para el periodo que representa el modelo, el reciclaje de biomasa / energía es poco significativo dentro de este sistema particular.

Por otra parte, Christensen y Pauly (1993) analizan la relación Pp/R para 41 sistemas acuáticos y encuentran que la tasa Pp/R oscila de 0.8 a 3.3. Por consiguiente, se puede decir que el sistema LA-PC tiene un excedente de producción, y por lo tanto puede calificarse como un sistema poco maduro. Las diferencias entre el nivel máximo reportado por Christensen y Pauly (1993) y el obtenido para el modelo LA-PC puede ser

debido a que los modelos usados por estos autores comprenden sistemas marinos (plataformas, surgencias, arrecifes) y no propiamente a sistemas fuertemente influenciados por lagunas costeras.

De igual manera el cociente Pp/B ha sido utilizado como un indicador de la madurez de los ecosistemas (Odum, 1971; Christensen, 1995). En sistemas en desarrollo dicha tasa tiende a ser alta, mientras en sistemas desarrollados (maduros) la relación tiende a ser baja. En comparación con otros sistemas del Golfo de México, la tasa Pp/B del sistema LA-PC (44.8) fue similar a la tasa reportada para la plataforma del suroeste del Golfo de México (44.5) (Manickchand-Heileman et al., 1998b), pero mucho mayor que la estimada para otros sistemas de la zona. Por ejemplo, Manickchand-Heileman et al. (1998a) estiman la tasa Pp/B en la laguna de Términos en 9.4, mientras que Zetina-Rejón (2004) estima dicho cociente en 24.5 cuando acopla la laguna de Términos y la sonda de Campeche mostrando un patrón de respuesta similar en sistemas interdependientes con una laguna costera.

Dichos resultados confirman que a pesar de que en el sistema LA-PC se extrae una fracción mayor de la producción primaria en forma de capturas pesqueras (1.8 tkm^{-2}) con respecto al sistema acoplado Laguna de Términos-Sonda de Campeche (1.1 tkm^{-2}), aparentemente hay una fracción mayor de producción primaria neta invertida no solo en el crecimiento del ecosistema, sino también en su desarrollo, en su estructura, en su capacidad de respuesta a ciertas perturbaciones.

7.3 INTERDEPENDENCIA DEL SISTEMA LA-PC

Uno de los objetivos del presente estudio fue tratar de describir la dependencia entre la Laguna de Alvarado, Veracruz, y la plataforma continental adyacente a través de los flujos que se producen entre sus componentes bióticos. Como se mencionó con anterioridad, se estimaron los flujos que interconectan los sistemas como una medida que representa su interdependencia. Considerando el valor de $407 \text{ tkm}^{-2}\text{año}^{-1}$ pareciera que la interdependencia entre ellos es mínima, pues representa menos del 5% de los flujos totales, a partir de lo cual se deriva que existen procesos entre los sistemas que no son lineales (o causa efecto), cuyas señales no pueden ser captadas por Ecopath.

Se ha mencionado que este tipo de ecosistemas funcionan a través de interacciones complejas las cuales pueden variar en tiempo y espacio, y son reguladas de forma directa e indirecta por la disponibilidad del alimento. Es decir, los grupos ubicados en un mismo nivel trófico (productores y consumidores, depredadores y presas) pueden competir por un determinado recurso, o bien segregarse a lo largo de él.

En este sentido, Franco-López et al. (1996) y Chávez-López et al. (2005) han documentado que varias especies de peces en el sistema LA-PC han sincronizado su ciclo de vida de tal forma que algunos de sus estadios ocupan de manera preferencial alguno de los sistemas ya que en él encuentran las condiciones que les permiten asegurar su supervivencia. De igual forma existen grupos que solo entran a alguno de los sistemas con la finalidad de alimentarse, o especies que son llamadas visitantes ocasionales, las cuales utilizan el sistema con fines reproductivos. Siguiendo a estos autores el complejo LA-PC puede presentar interacciones que son difíciles de identificar

debido a que la estructura del sistema no está conformada por interacciones lineales simples, sino por un arreglo más complicado con rutas metabólicas múltiples, en donde cada nivel trófico tiene una gama de rutas incluso con con eficiencias diferentes. Este argumento pudiera estar reflejado por la cantidad de vías de flujos posibles entre componentes de los diferentes sistemas.

Con la finalidad de ejemplificar esta complejidad se cuantificaron las rutas que son generadas hacia un determinado grupo a partir de una determina presa, y se observó que el número de rutas disminuye de manera considerable cuando los sistemas son acoplados y cuando se compara con la suma de las rutas de los mismos grupos cuando los sistemas son analizados de manera independiente. Por ejemplo, los flujos que son generados a partir de los consumidores primarios (meiobentos, gusanos, bivalvos, gasterópodos, camarón, jaibas y sardinas) hacia los depredadores tope del sistema (grupos con niveles tróficos mayores que 4) fueron ampliamente diferentes cuando se estimaron a partir de la suma de los modelos independientes comparados con los del sistema acoplado.

Una de las razones obvias es que en la sumatoria pudieran existir duplicaciones en las vías de flujos; sin embargo otro tipo de situaciones podrían contemplarse. Al respecto, del Monte-Luna et al. (2004) discuten el problema que pudiera surgir de emplear las mismas estrategias de análisis entre niveles de complejidad diferentes, ya que poblaciones, comunidades y ecosistemas cambian dependiendo tanto de la escala de medición como de las propiedades emergentes en cada nivel. Al parecer muchas de las interacciones tróficas en el modelo acoplado quedaron diluidas de ahí que parezca no

adecuado determinar la capacidad del sistema LA-PC bajo esta estrategia de análisis, ya que pudieran haber procesos (posiblemente no lineales) que no son captados por el modelo ya que este se vuelve un sistema más complejo en términos de estructura, función, organización que en sistemas independientes.

7.4 ESTABILIDAD Y SALUD DEL ECOSISTEMA

Los ecosistemas tienen características fundamentales que los definen: poseen una estructura y una organización que se mantienen gracias al aporte continuo de información que adquiere de su entorno y, más específicamente, de complejos procesos que se llevan a cabo en su interior. Así mismo, se ha propuesto que cuanto más complejo se torna un ecosistema mayor es la cantidad de información que contiene y, por tanto, menor su dependencia del medio externo ya que aumenta su capacidad de autorregulación. Sin embargo, hay autores que proponen que la estabilidad del ecosistema se debe a que el medio no ejerce una presión tan intensa como para que el sistema cambie de estado (Amarasekare, 2003). Esta estabilidad es difícil de evaluar ya que depende en gran medida de la escala de observación (Pimm, 1991).

En este estudio la estabilidad del sistema se evaluó a través de los cambios en la biomasa de los componentes del sistema LA-PC después de simular un incremento monótono de la tasa de cosecha. Sólo cambios mayores al 5% en la biomasa de los grupos fueron considerados significativos. En términos generales, el sistema LA-PC mostró diferentes respuestas que en conjunto pueden ser consideradas una aproximación de la capacidad de respuesta del sistema ante una determinada perturbación, ya que los cambios observados se presentaron tanto a nivel de grupo como en el contexto del

sistema y se asume que estos cambios son sólo el producto de los cambios en la tasa de cosecha.

En este sentido y dada la complejidad del fenómeno de estudio, se utilizaron algunos indicadores para medir el estado de salud y la capacidad de respuesta del ecosistema basándose en la propuesta de Constanza (1992). La estabilidad del ecosistema ha sido frecuentemente utilizada en este sentido (Mageau et al., 1998) y se ha definido convencionalmente en dos partes: resiliencia y resistencia (Webster et al., 1975; Leps et al., 1982). La resistencia es la capacidad del sistema para evitar cambios en su estructura durante un periodo de perturbación en su ambiente (Leps et al., 1982) y la resiliencia su capacidad para retornar a su estado normal después de una perturbación o periodo de estrés (Webster et al., 1985; Leps et al., 1982; Pimm, 1984; 1991).

Muchos estudios sobre la resiliencia del ecosistema parten de la premisa de que el ecosistema retorna al mismo estado después de la perturbación; sin embargo, es lógico pensar que, ante diversos procesos naturales, el ecosistema pueda cambiar constantemente de estado y no sólo como respuesta a perturbaciones de origen humano. Aquí la estabilidad hace referencia a la capacidad del ecosistema para conservar su estructura (form) y organización, independientemente de la variación natural en sus componentes. En este estudio, la magnitud de cambio, la resistencia y la resiliencia guardan una relación lineal, lo cual coincide con lo planteado por Pimm (1991) y por Pérez-España y Arreguín-Sánchez (1999a) quienes señalan que dichos atributos son buenos indicadores de estabilidad.

Sobre esta base, se observó que los grupos que responden de manera instantánea son aquellos que tienen mayor capacidad de producción, los cuales generalmente ocupan niveles tróficos inferiores. A este respecto, Tilman y Downing (1994) y Tilman (1996) mencionan que la velocidad con la que un ecosistema regresa a su estado de equilibrio depende en gran medida de las tasas de nacimiento y mortalidad de sus componentes, así como de las conexiones con otras especies, en consecuencia se asume que la respuesta del sistema LA-PC está determinada por los grupos basales en su estructura (meiobentos, gusanos, etc).

Estos resultados son coincidentes con el planteamiento de Pimm (1991) quien señala que las poblaciones con una mayor resiliencia son aquellas que presentan potenciales bióticos elevados. En el presente estudio, el inverso del cociente P/B (que se considera asociada a la tasa de renovación de los grupos) presentó una relación lineal con la magnitud de cambio, con el tiempo de recuperación, y en consecuencia con la resiliencia. Es decir, los grupos que tienen mayor potencial biótico: a) responden casi de inmediato; b) experimentan las mayores magnitudes cambio; y c) son los más elásticos (resilientes). Este conjunto de respuestas quizá signifique un ajuste en la estructura y organización del sistema a través de una reducción en la longitud de las cadenas alimenticias, con la finalidad de hacer más eficiente el flujo de energía entre los niveles tróficos basales y los niveles tróficos superiores, disminuyendo así la redundancia de rutas paralelas en los procesos de transferencia.

Tilman et al. (1996) señalan que la estructura de un ecosistema finalmente es el producto de la competencia inter-específica cuando el estrés impacta negativamente a

algunas especies y permite que otras proliferen, manteniendo las funciones mientras se incrementa la variabilidad en la abundancia de los grupos. Pimm (1991), por otra parte, menciona que en ambientes muy variables se espera que las especies menos elásticas se mantengan más o menos estables, en tanto que en un ambiente con variaciones esporádicas, las especies más estables sean aquellas con mayor elasticidad.

En este sentido, se deduce que el sistema LA-PC presenta un mosaico de grupos que tienen diferente elasticidad ante una perturbación, lo que le asegura al ecosistema su organización y funcionalidad y, en consecuencia, su permanencia en el tiempo. Para ejemplificar esto basta con observar la respuesta del meiobentos y de los chiles (e incluso de los propios camarones), grupos que tienen diferentes cocientes producción / biomasa y que además ocupan diferentes niveles tróficos. Destaca la elevada elasticidad de los grupos basales (meiobentos y camarón) con respecto a los chiles. Al parecer dichos ajustes son suficientes para mantener la organización y funcionamiento del sistema LA-PC.

La salud del ecosistema también se ha medido a partir de otros atributos. Karr et al. (1986), por ejemplo, plantean que un sistema biológico puede ser considerado saludable cuando mantiene su capacidad para auto-repararse ante una perturbación y necesita de un apoyo externo mínimo para mantenerse. En este sentido, se emplearon otros indicadores, propuestos por Odum (1968), para confirmar el estado de desarrollo del sistema. Entre los atributos utilizados se encuentran las relaciones producción primaria / respiración (Pp/R) y producción primaria / biomasa (Pp/B) así como otros atributos de Ecopath tales como *ascendencia* y *overhead*.

Al respecto, Arreguín-Sánchez (2004) señala que cuando se afectan grupos que se ubican en niveles tróficos bajos (p. ej. camarón, meiobentos) las respuestas desplegadas por el ecosistema tienen que ver principalmente con los cambios en la capacidad, ascendencia y *overhead*. Estos resultados coinciden con los encontrados en el presente estudio, ya que todas las respuestas que determinan un cierto patrón ante los cambios de la intensidad de pesca se relacionan con los atributos globales del sistema LA-PC (Pp/R, Pp/B, flujos a respiración, ascendencia, *overhead*, capacidad).

Ulanowicz (1980) propone que conforme un ecosistema se ve perturbado, la ascendencia se aproxima a la capacidad a costa del *overhead*. Los resultados del presente ejercicio parecen contradecir dicha hipótesis, pues en general se observó que la capacidad y la ascendencia del sistema se reducen de manera constante conforme se intensifica el impacto (tasa de cosecha), mientras que el *overhead* aumenta. En el sistema en consideración, dicha respuesta quizá se deba a que hay un aumento en los flujos totales asociados con el pulso de crecimiento aportado por los recursos abundantes o bien porque la limitación de los recursos inicia el reemplazo de especies con diferentes estrategias de vida (estrategas r por estrategias k).

En esta misma perspectiva, se ha argumentado que la pesca puede afectar algunos procesos ecológicos en el ecosistema (Dayton et al., 1995; Goñi, 1998; Kaiser et al., 2003; Gislason, 2003; Agardy, 2000). Por ejemplo, Pauly y Christensen (1995) señalan que la sobrepesca transforma el estado de un ecosistema originalmente estable, maduro y eficiente a uno inmaduro y estresado. Sin embargo, Zetina-Rejón (2004) señala que la pesquería puede generar diferentes respuestas en el ecosistema y que este efecto

diferencial se debe probablemente al nivel trófico promedio de las capturas (Garrison y Link, 2000). Sin embargo, no existe un patrón claro entre este indicador y la magnitud de cambio (Zetina-Rejón, 2004).

En este sentido, la elasticidad, la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación han sido empleados para medir el efecto de la pesca sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Pérez-España, 1998, Zetina-Rejón, 2004). En el presente ejercicio las respuestas fueron tan variadas que no es posible establecer de manera contundente cual es el efecto neto de la pesquería en el sistema LA-PC. Sin embargo, a primera vista parecerá que las actividades de la pesquería de camarón no han ocasionado cambios importantes en su estructura y organización.

Sin embargo, se puede decir que el sistema LA-PC es un ecosistema que mantiene su organización aún ante la presencia de perturbaciones (simuladas en este caso como incrementos en la tasa de cosecha) por lo cual puede considerarse elástico, estable y sostenible. Desde luego esto no quiere decir que se pueda hacer un uso desmedido de los recursos ni de los servicios que ofrece el sistema.

8. CONCLUSIONES

Considerando que el origen de los datos de entrada es altamente variable y no obstante que se logro un representación adecuada del ecosistema LA-PC, el modelo debe verse sólo como una aproximación a su estructura, organización, complejidad y funcionamiento. Así mismo, debe ser considerada una contribución que aporta elementos importantes que describen la interdependencia entre sistemas costeros marinos adyacentes.

El modelo describe de manera razobale la estructura y el funcionamiento del sistema LA-PC a través de su trama trófica, y se considera que es la representación mínima de las interacciones tróficas y vías de energía que existen en el sistema, a partir de las cuales se destaca el papel preponderante de los productores primarios y la pobre contribución del detrito.

La complejidad en la estructura y funcionamiento del sistema LA-PC puede resumirse en tres formas peculiares: una elevada producción de fitoplancton, la cual es poco utilizada por los consumidores primarios y tiene una importante contribución hacia detrito; la diferenciación entre cadenas alimenticias pelágicas y bentónicas en los tres primeros niveles tróficos; y la segregación de juveniles y adultos de grupos nectónicos que ocupan niveles tróficos intermedios (corvinas, burritos, júreles, calamar, pulpo, etc).

Muchas de las interacciones entre los grupos del complejo Laguna de Alvarado y plataforma continental adyacente pudieron quedar diluidas al momento de acoplarlos en un solo sistema, de ahí que pudiera no ser adecuado determinar la capacidad del sistema

LA-PC desde este punto de vista ya que varios de sus procesos pudieran ser antagónicos o sinérgicos entre ellos.

El sistema LA-PC mostró diferentes señales que de la capacidad de respuesta del sistema ante una determinada perturbación, destacándose que los diferentes estados son producto de la presencia de componentes con diferentes estrategias de vida que en su conjunto determinan la elevada elasticidad del sistema. Por consiguiente, se sugiere explorar la posibilidad de uso de los grupos más sensibles a los impactos con el fin de utilizarlos para afectos de caracterizar la salud del ecosistema.

Los cambios en la tasa de cosecha en la pesquería de camarón en el sistema LA-PC produjeron respuestas diferentes en el mismo. En términos generales, se puede señalar que los efectos de la pesca son despreciables en el ecosistema debido a la elevada elasticidad algunos grupos de la base (p. ej. meiobentos) de la trama trófica.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abarca-Arenas, L. G. 1987. *Aspectos morfológicos y relaciones ecológicas de las especies de la familia Gerreidae en la Laguna costera de Sontecomapan, Ver. México de 1980-1981*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, México, 31 p.
- Abarca-Arenas, L. G. y E. Valero-Pacheco. 1993. *Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), *Trophic models of aquatic ecosystems*, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 181-185.
- Abarca-Arenas, L. G. 2000. *Comparing networks and food web analyses: Ecosystems patterns, trends and scale considerations*. Tesis Doctoral, Chesapeake Biological Station, University of Maryland.
- Acosta, A., T. Dunmire, y J. Venier. 1998. *A preliminary trophic model of the fish communities of Florida Bay*. Proceeding of 1998 Florida Bay Science Conference. University of Miami, Miami, Florida USA.
- Aguirre-León, A. y A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojarra de las lagunas de Términos: Taxonomía, Biología, Ecología y Dinámica trófica. (Pisces:Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 7 (1), 69-118.
- Alfaro, G. L. A. y M. López. 1986. *Contribución al estudio de la pesquería del pargo criollo (Lutjanus analis, Cuvier) y pargo mulato (Lutjanus griseus, Linneo) en el litoral de Yucatán*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, México.
- Aliaume, C., A. Zerbi, y J. M. Miller. 1997. Nursery habitat and diet of juvenile *Centropomus* species in Puerto Rico estuaries. *Gulf of Mexico Science*, 5(2): 77-87.
- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28: 1573-1581.
- Allen, L. G. y M. H. Horn. 1975. Abundance, diversity and seasonality of fishes in Colorado Lagoon, Alamitos Bay, California. *Estuaries and Coastal Marine Science*, 3:371-380.
- Allsop, H. 1985. *La fauna acompañante del camarón. Perspectivas y Manejo*, En: A. Yáñez-Arancibia (Editor). *Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón*. UNAM. México, D.F. 635-644 pp.

- Álvarez, J. H. y F. Arreguín-Sánchez. 1990. *Evaluación de la pesquería de cazón (Rhizoprionodon terraenovae) de península de Yucatán, México*. Memorias del Segundo Congreso de Ciencias Marinas, La Habana, Cuba.
- Amarasekare, P. 2000. The geometry of coexistence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 1–31.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structure environments: a synthesis. *Ecological Letters*, 6, 1109–1122.
- Amarasekare, P. y Nisbet, R. M. 2001. Spatial heterogeneity, source–sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist*, 158: 572–584.
- Amaral, L. A., Scala, A., Barthelemy, M. y Stanley, H. E. 2000. Classes of small-world networks. *Proceedings of Natural Academic for the Science*, 97, 11149–11152.
- Amaratunga, T. 1983. *The role of cephalopods in the marine ecosystem*. *Er*: Advances in assessment of world cephalopod resources. Cady, J. F. (Editor), FAO Fisheries Technical paper 231, 379-412.
- Angus, R. A. 1989. *A genetic overview of Poeciliid fishes*. *Er*: Ecology and evolution of live bearing fishes (Poeciliidae). G.K. Meffe y F.F. Snelson, Jr. (Editores), Prentice-Hall, New York, páginas: 51-68,
- Anónimo. 1996. Presentación. *Revista de Zoología, UNAM-ENEP Iztacala, Número Especial 2*.
- Armstrong, R. A. y R. McGehee. 1980. Competitive exclusion. *The American Naturalist*, 115: 151–170.
- Arreguín-Sánchez, F., 2000. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. *Ecological Modelling*, 129, 119-129.
- Arreguín-Sánchez, F., 2004. Patterns of response of exploited ecosystems: the dynamics under “top-down” and “bottom-up” control control situations generated by intensive harvesting rates. (Datos no publicados).
- Arreguín-Sánchez, F. y E. A. Chávez. 1986. *Evaluación de los recursos pesqueros de la Península de Yucatán*. Informe interno. CINVESTAV-Mérida, México. 90 p.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco y E. Chávez. 1993a. *A trophic box model of the coastal fish communities of the south-western Gulf of Mexico*. *Er*: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 197-205.

- Arreguín-Sánchez, F., Seijo, J. C., y Valero-Pacheco, E. 1993b. *An application of Ecopath to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 269-278.
- Arreguín-Sánchez, F. y Chávez, E. A. 1995. An investigation of the trophic role of three pelagic fishes of the Western coast of the Gulf of Mexico, using ECOPATH II model. *Scientia Marina*, 59 (3-4): 307-315.
- Arreguín-Sánchez, F. y S. Manickchand-Heileman. 1998. The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 53 (Supplement A): 143-153.
- Baird, D. y R. E. Ulanowicz. 1993. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 221-237.
- Baird, D., J. M. McGlade, y R. E. Ulanowicz. 1991. The comparative ecology of six ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B*, 333: 15-29.
- Barger, L. 1985. Age and growth of Atlantic croakers in the northern Gulf of Mexico, based on otolith sections. *Transaction of the American Fishery Society*, 114 (6): 847-850.
- Baranov, F. I. 1918. On the question of the biological basis of fisheries. *Nauchnyi Issled. Ikhtiol. Inst. Izv.* 1: 81-128.
- Barnes, R. S. K., y Hughes, R. N. 1988. *An Introduction to Marine Ecology*, 2nd ed. Blackwell Scientific.
- Barros, N. 1987. *Food habits of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) in the southeastern United States, with special reference to Florida waters*. Tesis Maestría, Universidad de Miami, Coral Gables, Florida, 139 pp.
- Barros, N. y Odell, D. K. 1995. Bottlenose dolphin feeding and interactions with fisheries in the Indian River Lagoon system, Florida. *Bulletin of Marine Science*, 57 (1): 278-285.
- Batllore, E. A., E. A. Chávez, A. Díaz de León, J. Herrera, M. Garduño, A. González, M. González y D. Torruco. 1987. *Caracterización estructural de la laguna de Celestún, Yucatán, México*. I Congreso de Ciencias del Mar, 9-12 Junio 1987, La Habana, Cuba.
- Bax, N. J. 1991. *A comparison of the fish biomass flow to fish, fisheries and mammals in six ecosystems*. ICES Marine Science Symposium, 193, 217-224.
- Beaver, C. R. 2002. *Fishery productivity and trophodynamics of platform artificial reefs in the northwestern Gulf of Mexico*. Texas A & M University at College Station, 139 pp.

- Beddington, J. R. 1984. *The response of multispecies system to perturbations*. En: R. M. May (Editor), *Exploitation of marine communities*. Springer Verlag, New York, p. 209-226.
- Beukema, J.J. y G.C. Cadée. 1997. Local differences in macrozoobenthic response to enhanced food supply caused by mild eutrophication in a Wadden Sea area: Food is only locally a limiting factor. *Limnology and Oceanography*, 42: 1424-1435.
- Beverton, R. J. H. 1984. *Dynamics of single species*. En: R. M. May (editor). *Exploitation of Marine Communities*. Springer Verlag, Berlin. 13-58 pp.
- Bezies-Molina, H. 1994. *Distribución espacio-temporal de la fase postlarvaria del género Penaeus spp. asociadas a Ruppia maritima en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz*. Tesis licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, México.
- Birkett, S.H. y D.J. Rapport. 1999. *A Stress-Response Assessment of the Northwestern Gulf of Mexico*. En: Kumpf, H., Steidinger, K., y Sherman, K. *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: Assessment, Sustainability, and Management*. Oxford: Blackwell Science. 438-458.
- Bishop, J. M. y J. V. Miglares. 1978. Carnivorous feeding in adult striped mullet. *COPEIA*, 1978: 705-707
- Blaber, S. J. M., D. T., Brewer, J. P., Salini, J. D., Kerry, y C. Conacher. 1992. Species composition and biomasses of fishes in tropical seagrasses at Groote Eylandt, Northern Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35:605-620.
- Bohnsack, J. A. y D. E. Harper. 1988. *Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean*. NOAA Tech. Memorandum NMFS-SEFC-215, 31 p.
- Borja, M. 1998. *Anfípodos de la plataforma continental del Golfo de México*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- Bortone, S. A., y J. L. Williams. 1986. *Species profiles: life history and environmental requirements of coastal fisheries and invertebrates (South Florida) – gray, lane, mutton, and yellowtail snappers*. U.S. Fish Wild. Service Biology Report, 82 (11.52). U.S. Army Corps of Engineers, TR EL- 82-4. 18 p.
- Boujard, T., M. Pascal, J. F. Meunier y P. Y. Le Bail. 1997. *Poissons de Guyane. Guide écologique de l'Approuague et de la réserve des Nouragues*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, 219 p.

- Bowman, R. E., Stillwell, C. E., Michaels, W. L., y Grosslein M. D. 2000. *Food of Northwest Atlantic fishes and two common species of squid*. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-155, 149 pp.
- Branstetter, S. 1981. Biological Notes on the Sharks of the North Central Gulf of Mexico. *Contribution on Marine Science*, 24:13-34.
- Brey, T. 1999. A collection of empirical relations for use in Ecological modelling. *Naga, The ICLARM Fishbyte quarterly*, 22 (3):
- Brown, B. E., J. A., Browder, J. Powers y C. P. Goodyear. 1991. *Biomass, yield models, and management strategies for the Gulf of Mexico ecosystem*. *Err.* Sherman, K., Alexander, L. M. y Gold, B. D., (Editores), Food chains, yields, models and management of large marine ecosystem. Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 125-163.
- Browder, J. A. 1993. *A pilot model of the Gulf of Mexico Continental Shelf*. *Err.* V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 273-284.
- Bruno, J. y M. D. Bertness. 2001. *Positive Interactions, Facilitations and Foundation Species*. *Err.* M. D. Bertness, S.D. Gaines, y M. Hay (Editores). Marine Community Ecology. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Campos-Dávila, L., V. H. Cruz-Escalona, A. Abitia-Cárdenas, F. Galván-Magaña y E. F. Balart. 2002. Feeding habits of dwarf goatfish (*Upeneus parvus*: Mullidae) on the continental shelf in Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 1:60-66.
- Cargnelli L. M., S. J. Griesbach, C. McBride, C. A. Zetlin y W. W. Morse. 1999. *Essential fish habitat source document: Longfin inshore squid, Loligo pealeii, life history and habitat characteristics*. NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-146, 36 pp.
- Carlson, J. K., C. I. Palmer, y G. R. Parsons. 1999. Oxygen consumption rate and swimming efficiency of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus*. *COPEIA*, (1): 34-39.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, y J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35:634-639.
- Castillo-Rivera, M, A. Kobelkowsky y A. M. Chávez. 1999. Feeding biology of the flatfish *Citharichthys spilopterus* (Bothidae) in a tropical estuary of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 16(2): 73-78.

- Caso-Chávez, M., A. Yañez-Arancibia y A. L. Lara-Domínguez. 1986. Biología, ecología y dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) (Pisces: Cichlidae) en hábitat de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle*, Laguna de Términos del Golfo de México. *Biotica*, 11(2):79-111.
- Castañeda, O. 1996. *Macrofauna bentónica del talud continental de Tamaulipas y Yucatán*. Tesis Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- Castañeda L. O. y F. E. Contreras. 2001. Serie: Bibliografía Comentada sobre ecosistemas costeros mexicanos 2001. Centro de Documentación Ecosistemas Litorales Mexicanos. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, División C. B. S. Depto. de Hidrología. Publicación electrónica (CD). ISBN:970-654-912-9. México, D.F.
- Castro, J. I. 1983. *Sharks of North American waters*. Texas A & M University College Station, USA.
- Cebrian, J. y I. Valiela. 1999. Seasonal patterns in phytoplankton biomass in coastal ecosystems. *Journal of Plankton Research*, 21: 429-444
- Chao, L. N., y J. A. Musick. 1977. Life history, feeding habits, and functional morphology of juvenile sciaenid fishes in the York River Estuary, Virginia. *Fishery Bulletin*, 75:657-702.
- Chapin, F. S., B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala, y D. Tilman. 1997. Biotic controls on the functioning of ecosystems. *Science*, 277:500-503.
- Chávez, E. A., Garduño, M. y Arreguín-Sánchez, F. 1993. *Trophic structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, pp. 186-192.
- Chávez-López, R. 1999. *Caracterización ecológica de la comunidad de peces asociados a praderas de Ruppia maritima en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz*. Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- Chávez-López, R., J. Franco-López, A. Morán-Silva, y M.T. O'Connell. 2005. Historical changes in the ichthyofauna of the Alvarado lagoonal ecosystem, south-central Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research* 17(1) (En prensa).
- Chazaro-Olvera, S., A. Rocha-Ramírez, A. y R. Román-Contreras. 2000. Observations on feeding, maturity, and fecundity of *Callinectes similis* Williams 1966, on the central continental shelf off Veracruz, Gulf of Mexico, *Crustaceana*, 73 (3): 323-332.
- Chew, R. M. 1974. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics. *Ohio Journal of Science*, 74, 359-370.

- Cho, B. C., y F. Azam. 1990. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. *Marine Ecology Progress Series*, 63:253-259.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling*, 77: 3-32.
- Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving top predator and prey species components. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 6:417-442.
- Christensen, V. 1996. Virtual Population Reality. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6: 243-247.
- Christensen, V. y D. Pauly. 1992a. *A guide to the ECOPATH II software system (version 2.1)*, International Center for Living Aquatic Resources Management Software Vol. 6. 72 p.
- Christensen, V. y D. Pauly. 1992b. ECOPATH II -a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modeling*, 61, 169-185.
- Christensen, V. y D. Pauly. 1993. *Trophic models of aquatic ecosystems*, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 390 pp.
- Christensen, V. y D. Pauly. 1995. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *NAGA*, 18 (3), 34-40.
- Christensen, V. y D. Pauly. 1996. *Ecopath for Windows -A Users guide*. ICLARM, Manila
- Christensen, V., C. J. Walters, y D. Pauly. 2000. *Ecopath with Ecosim Version 4, Help system*©. Univ. of British Columbia, Fisheries Center, Vancouver, Canada e ICLARM, Penang, Malaysia.
- Cisneros-Mata, M. A., L. Beléndez M., E. Zárate-B. Ma. T. Gaspar-Dillanes, L. del C. López G., C. Saucedo R., J. Tovar A. (Editores). 1999-2000. *Sustentabilidad y pesca responsable en México: evaluación y manejo 1999-2000*. SAGARPA-INP, México.
- Claro, R. y J. P. García-Arteaga. 1994. *Crecimiento*. En: R. Claro (ed.) *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba, Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO) México, p. 321-402.
- Clapp, R. B., Banks, R. C., Morgan-Jacobs, D., and HoVman, W. A. 1982. *Marine birds of the southeastern United States and Gulf of Mexico. Part I: Gaviiformes through Pelecaniformes*. Report FWS/OBS-82/01. U.S. Fish and Wildlife Service, OYce of Biological Services, Washington, D.C. 637 pp.
- Cohen, J. E., F. Briand, y C. M. Newman. 1990. *Community food webs: data and theory*. Springer, Berlin.

- Cohen, J. E., R. A. Beaver, S. H. Cousins, D. L. DeAngelis, L. Goldwasser, K. L. Heong, R. D. Holt, et al. 1993. Improving food webs. *Ecology*, 74:252–258.
- Cole, J. J. y Caraco, N. F. 2001. Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. *Marine and Freshwater Research*, 52, 101–110.
- Cole, J. J., Pace, M. L. Carpenter, S. R. y Kitchell, J. F. 2000. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnology and Oceanography*, 45, 1718–1730.
- Contreras-Espinosa, F. 1993. *Ecosistemas costeros mexicanos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Contreras-Espinosa, F. y Warner, B. G. 2004. Ecosystem Characteristics and Management Considerations for Coastal Wetlands in Mexico. *Hydrobiologia*, 511 (1): 233-245.
- Costanza, R., Norton, B. y Haskell, B. J. (Editores). 1992a. *Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management*. Island Press, Washington, DC, 260 pp.
- Costanza, R. y Cornwell, L. 1992b. The 4P approach to dealing with scientific uncertainty. *Environment*, 34, 12-20,42.
- Costanza, R. y Daly, H.E. 1992c. Natural capital and sustainable development. *Conservation Biology*, 6, 37-46.
- Costanza, R., d'Argue, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neil, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., y van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Contreras, E. F. 1993. *Ecosistemas costeros mexicanos*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, 415 pp.
- Cousins, S.H. 1987. The decline of the trophic level concept. *Trends in Ecology and Evolution*, 2:312-316.
- Cruz-Escalona, V. H., A. Abitía-Cárdenas, L. Campos-Dávila y F. Galván-Magaña. 2001. Feeding ecology of the blackwing searobin *Prionotus rubio* (Jordan, 1886) over the western Continental Shelf off Alvarado, Veracruz, México. *Gulf of Mexico Science*, 1:1-6.
- Cummins, K. W., R. C. Peterson, F. O. Howard, J. C. Wuycheck, y V. I. Holt. 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, 54:336-45.

- Cury, P., Shannon, L., y Shin, Y. J. 2003. *The Functioning of Marine Ecosystems: a Fisheries Perspective*. En: Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem. FAO.
- Cyr, H. y Pace, M. L. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361, 148–150.
- Daborn, G. R., Amos, C. L., Brylinsky, M., Cristian, H. y Drapeau, G., 1993. An ecological cascade effect: migratory birds affect stability of intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, 38(1):225-231.
- Dagg, M. J., P. B. Ortner, y F. Al-Yamani. 1988. Winter-time distribution and abundance of copepod nauplii in the Northern Gulf of Mexico. *Fisheries Bulletin*, 86(2): 219-230.
- Dagg, M. J. y P. B. Ortner. 1994. *Zooplankton grazing and the fate of phytoplankton in the Northern Gulf of Mexico*. *Nutrient Enhanced Coastal Ocean Productivity*, Proceedings of the 1994 Synthesis Workshop, Baton Rouge, LA.
- Darcy, G. H. 1985. *Synopsis of biological data on the pinfish Lagodon rhomboides (Pisces: Sparidae)*. NOAA Technical report NMFS23, 27pp.
- Darcy, G. H. y E. J. Guntherz. 1984. Abundance and density of demersal fishes on the West Florida Shelf, January 1978. *Bulletin of Marine Science*, 34(1):81-105.
- Darnell, R. M., J. A. Kleypas y R. E. Defenbough. 1987. *Eastern gulf shelf bio-atlas: A study of demersal fishes and penaeid shrimp of soft bottoms of the continental shelf from the Mississippi River Delta to the Florida Keys*. U.S. Department of the Interior/Minerals Management Service, New Orleans Louisiana. 548 pp.
- Darwin, C. 1859. *Of the Origin of the Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. M.A. Fellow, Royal, Geological, and Linnean Societies. London.
- Dawson, C. E. 1965. Length-weight relationships of some Gulf of Mexico fishes. *Transactions of the American Fishery Society*, 94: 279-280.
- Day, J. W., R. H. Day, M. T. Barreiro, F. Ley-Lou, C. J. Madden. 1982. Primary production in Laguna de Terminos, a tropical estuary in the southern Gulf of Mexico. *Oceanologica Acta*, 5:269-276.
- Day, W. J., C. A. S. Hall, W. M. Kemp y A. Yañez-Arancibia. 1989. *Estuarine Ecology*. John Wiley and Sons, Inc. USA. 558 pp.
- de la Cruz, G. y J. Franco. 1981. Relaciones tróficas de la ictiofauna de la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. *Memorias del Simposio Latinoamericano de Biología y Oceanografía*, Acapulco, México, pp. 535-546.

- de la Cruz, A. G. 1993. *A preliminary Model of Mandinga Lagoon, Veracruz, Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 193-196.
- de la Lanza-Espino, G. y L. Lozano-Montiel. 1993. Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiológica*, 9(1):15-30.
- del Giorgio, P. A., y J. M. Gasol. 1995. Biomass distribution in freshwater plankton communities. *The American Naturalist*, 146:135-152.
- del Giorgio, P. A., J. J. Cole, y A. Cimliris. 1997. Respiration rates in bacteria exceed planktonic primary production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385:148151.
- del Monte-Luna, P., Brook, B. W., Zetina-Rejón, M. y Cruz-Escalona, V. H. 2004. The carrying capacity of ecosystems. *Global ecology and Biogeography*, 13 (6): 485-495.
- DeVries, D. A. y M. E. Jr. Chittenden. 1982. Spawning, age determination, longevity, and mortality of the silver seatrout, *Cynoscion nothus*, in the Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 80(3):487-500.
- Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: The role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73:1646-1661.
- Domínguez, B. J. V. 1991. *Aspectos poblacionales de Diapterus auratus Ranzani en la Laguna de Alvarado, Veracruz*. Tesis licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, México. 75 p.
- Dortch, Q., y T. T. Packard. 1989. Differences in biomass structure between oligotrophic and eutrophic marine ecosystems. *Deep-Sea Research*, 36:223-240.
- Duarte, C. M. 2000. Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 117-131.
- Duarte, C. M., y C. L. Chiscano. 1999. Seagrass biomass and production: A reassessment. *Aquatic Botany*, 65: 159-174.
- Duarte, L. O. y C. B. Garcia, C. 1999. Diet of the Lane Snapper, *Lutjanus synagris* (Lutjanidae), in the Gulf of Salamanca, Colombia, *Caribbean Journal of Science*, 35 (1-2): 54-63.
- Duffy, J.E. y M. E. Hay. 2001. *The ecology and evolution of marine consumer-prey interactions*. En: M. D. Bertness, M. E. Hay, y S.D. Gaines. (Editores). Marine Community Ecology. Sinauer Associates, Sunderland, MA. Pages 131-157
- Dulvy, N. K., Freckleton, R. P. Polunin, N. V. C. 2004a. Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7: 410-416.

- Dulvy, N. K.; Polunin N. V.; Mill A. C.; Graham N. A. J. 2004b. Size structural change in lightly exploited coral reef fish communities: evidence for weak indirect effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61 (3): 466-475.
- Duncan, C. D. y Harvard, R. W. 1980. *Pelagic birds of the northern Gulf of Mexico*. American Birds, 34: 122-132.
- Ehrlich, P. y Ehrlich, A. 1981. *Rivet Popper Story, from: Extinction: The Causes and Consequences of the Disappearance of Species*. NY: Random House.
- Ehrlich, P. y Walker, B. H. 1998. Rivets and Redundancy. *Bioscience*, 48(5): 387.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. MacMillan, New York, New York, USA.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman & Hall, London.
- Escobar-Briones, E., M. López-García, L. A. Soto y M. Signoret. 1997. Density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope in two regions of the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*, 23:463-489.
- Escobar, E. y I. Winfield. 2003. A Checklist of the Benthic Gammaridea and Caprellidea (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) from the Gulf of Mexico Continental Shelf and Slope. *Belgian Journal of Zoology*, 133(1): 37-44.
- Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M. y Doak, D. F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282: 473-476.
- Falcón, L. I. 1998. *Consumo de oxígeno y biomasa de la infauna del ambiente de plataforma continental del suroeste del Golfo de México y Península de Yucatán*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- Fauchald, K. y P. A. Jumars. 1979. The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds. *Oceanography Marine Biology Annual Review*, 17: 193-284.
- Finn, J. T. 1976. Measurement of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology*, 56: 363-380.
- Finucane, J. H. y R. N. Vaught, 1986. *Species profile of Atlantic thread herring *Opisthonema oglinum* (Lesueur 1818)*. NOAA Technical Memorandum, NMFS-SEFC-182. 30 p.
- Finucane, J. H., C. B. Grimes y S. P. Naughton. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel off the Southeast United States. *Northeast Gulf of Science*, 11(2):145-153.
- Flores-Coto, C. y Méndez-Vargas, 1982. Contribución al conocimiento del fitoplancton de la Laguna de Alvarado, Veracruz. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 9(1): 41-60.

- Franco-López, J., M. R. Peraza, R. Chávez-López, C. M. Bedia-Sánchez. 1992a. Comunidades de peces asociadas a praderas de *Ruppia maritima* en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, México. *Revista de Zoología, ENEP Iztacala UNAM* (3): 19-27.
- Franco-López, J., M. R. Chávez-López, C. M. Bedia-Sánchez. 1992b. *Comunidades ictiofaunísticas en zonas de pesca comercial de camarón de Alvarado, Veracruz, México (1991-1992)*. Memorias del III Congreso Nacional de Ictiología, 67 pp.
- Franco-López, J., R. Chávez-López, E. Peláez-Rodríguez, C. M. Bedia-Sánchez. 1996. Riqueza ictiofaunística del sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Revista de Zoología, ENEP Iztacala UNAM*, Número especial 2: 17-32.
- Fritts, T. H. y Reynolds, R. P. 1981. *Pilot study of the marine mammals, birds and turtles in OCS areas of the Gulf of North of Mexico*. Report FWS/OBS-81/36. US Fish and Wildlife Service, Division of Biological Services, Washington, D.C. 140 pp.
- Fritts, T. H., Irvine, A. B., Jennings, R. D., Collum, L. A., HoVman, W., y McGehee, M. A. 1983. *Turtles, birds and mammals, birds and turtles in the northern Gulf of Mexico and nearby Atlantic waters*. Report FWS/OBS-82/65. U.S. Fish and Wildlife Service, OYce of Biological Services, Washington, D.C. 455 pp.
- Froese, R. y Pauly, D. (Editores). 2002. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, Septiembre 2002.
- Furness, R. W. 1994. An estimate of the quantity of squid consumed by seabird in the eastern North Atlantic and adjoining seas. *Fisheries Research*, 21(1-2): 165-177.
- Funtowicz, S. O. y Ravetz, J. R., 1990. *Uncertainty and quality in science for policy*. Kluwer, Dordrecht. 229 pp.
- García, A. 1976. *Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de la ictiofauna marina del área de Laguna Verde, Veracruz*. Tesis licenciatura, Insituto Politécnico Naciona, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Mexico, 72 p.
- García, G. J. D. 1985. Estudio del contenido estomacal y tramas tróficas de algunas especies ícticas (*Arius melanopus*, Gunther; *Bairdiella ronchus*, Cuvier y Valenciennes; *Centropomus undecimalis*, Bloch; *Lutjanus griseus*, Linnaeus) de la Laguna de Tampamachoco, Tuxpan, Veracruz (1981-1982), Tesis licenciatura UNAM-Zaragoza, México.
- García-Montes, J. F. 1989. *Composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibentónicos del sistema laguna de Alvarado, Ver.* Tesis Maestría, CCH, UACP y Posgrado, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 124 pp.

- García-Montes, J. F., Soto, L. A. y Gracia, A. 1988. Portunid crabs from southwest of Gulf of Mexico: fisheries and ecological subjects. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 15(1): 135-150.
- García, C. y Duarte, L. O. 2002. Consumption to biomass (Q/B) ratio and estimates of Q/B-predictor parameters for Caribbean Fishes. *Naga, ICLARM*, 25(2): 1930.
- García-Kauffman, I. 1995. *Análisis comparativo de parámetros ecológicos de jaibas del género Callinectes (Decapoda:Portunidae) en el complejo lagunar de Alvarado, Veracruz, México*. Tesis licenciatura, UNAM-Iztacala, México, 51 pp.
- Gardner M. R., Ashby W. R. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228: 784
- Gasol, J. M., P. A. del Giorgio, y C. M. Duarte. 1997. Biomass distribution in marine plankton communities. *Limnology and Oceanography*, 42:1353-1363.
- Godcharles M. F. y Murphy M. D. 1986. *Species Profiles: Life History and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (South Florida) -King mackerel and Spanish mackerel*. U.S. Fish Wildlife Service, Biological Reports, 82 (11.58). U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 18 pp.
- González, C. J., Sánchez, J. A. y F. Arreguín-Sánchez. 1990. *Population dynamics of the red snapper (Lutjanus campechanus) fishery from the Campeche Bank, Mexico*. En: 43^a Annual Session, Gulf and Caribbean Fisheries Institute Florida.
- Grande, V. J. M. 1987. *Estrategias de acción para el aprovechamiento de la fauna de acompañamiento del camarón en México*. Secretaria de Pesca, Instituto Nacional de la Pesca, México, D.F. 32 p.
- Grimm, N.B., y S.G. Fisher. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by flash floods in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 8:293-307.
- Grubert, M. A., V. A. Wadley, y R. W. G. White. 1999. Diet and feeding strategy of Octopus maorum in Southeast Tasmania. *Bulletin of Marine Science*, 65(2):441-451.
- Gunderson, L., Holling, C. S., Pritchard, L., y Peterson, G. D. 2002. *Resilience*. En: H. A Mooney y J. G Canadell. Vol. 2. The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. Encyclopedia of Global Environmental Change. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), 530-531 pp.
- Hairston, N. G., Sr., F. E. Smith, y L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 106:249-257.

- Hairston, N. G. Jr. y Hairston, N. G. Sr. 1993. Cause effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *The American Naturalist*, 142, 379–411.
- Harper, D. E., y D. B. McClellan. 1997. *A Review of the biology and fishery for gray triggerfish, Balistes capriscus, in the Gulf of Mexico*. U.S. Department of Commerce, NOAA, Miami Laboratory Contribution Report No. MIA-96/97-52, 28 pp.
- Hansen, D. 1970. Food, growth, migration, reproduction and abundance of pinfish, *Lagodon rhomboides* and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, near Pensacola, Florida. U.S. *Fishery Commercial Bulletin*, 68(1):135-146.
- Hansen, F. C. 1995. Trophic interactions between zooplankton and *Phaeocystis cf. globosa*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 49, 283–293.
- Harris, G. P. 1984. Phytoplankton productivity and growth measurements: past, present and future. *Journal of Plankton Research*, 6:219-237.
- Haydon, D. 1994. Pivotal assumptions determining the relationship between stability and complexity: an analytical synthesis of the stability-complexity debate. *The American Naturalist*, 144:14-29.
- Haydon, D. T. 2000. Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology*, 81: 2631-2636.
- Hemminga, M. A. y C. M. Duarte. 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.
- Hensley, V. I y D. A. Hensley, 1995. Fishes eaten by sooty terns and brown noddies in the Dry Tortugas, Florida. *Bulletin of Marine Science*, 56(3):813-821.
- Herman, P. M. J., J. J. Middelburg, J. Van de Koppel, y C. H. R. Heip. 1999. Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research*, 29: 195-240.
- Hernández, D. 1999. *Riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico en el sector occidental del Golfo de México*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Zaragoza, México DF.
- Hettler, W. F., Jr. 1989. Food habits of juveniles of spotted seatrout and gray snapper in western Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*, 44(1): 155-162.
- Heymans, J. J., Ulanowicz, R. E. y Bondavalli, C. 2002. Network analysis of the South Florida Everglades graminoid marshes and comparison with nearby cypress ecosystems. *Ecological Modeling*, 149, 5–23.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 4:1-23.

- Hood, P. B. y A. K. Johnson. 1997. A study of the age structure, growth, maturity schedules and fecundity of gray triggerfish (*Balistes capricus*), red porgy (*Pagrus pagrus*), and vermilion snapper (*Rhomboplites aurorubens*) from the eastern Gulf of Mexico. MARFIN Final Report. Florida Marine Research Institute, Florida Department of Environmental Protection.
- Hopkins, T. L. 1966. *The plankton of the St. Andrew Bay Systems*. Publications of Institute of Marine Science Florida, 11: 12-64.
- Hughes, T.P. 1994. Catastrophes, phase shifts, and largescale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547–1551.
- Huisman, J. y F. J. Weissing, 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402: 407–410.
- Huisman, J. y F. J. Weissing, 2001a. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *The American Naturalist*, 157: 488–494.
- Huisman, J. y F. J. Weissing, 2001b. Biological conditions for oscillations and chaos generated by multispecies competition. *Ecology*, 82: 2682–2695.
- Huisman, J. y F. J. Weissing, 2002. Oscillations and chaos generated by competition for interactively essential resources. *Ecological Research*, 17: 175–181.
- Hunt, G. L. Jr., G. L., Barrett, R. T., Joiris, C., y Montivecchi, W. A. 1996. *Seabird/fish interactions: an introduction*. Err: G. L Hunt, Jr. y R. W. Furness, (Editores), Seabird/fish interactions with particular reference to seabirds in the North Sea, 2-5, ICES Cooperative Research Report No. 216.
- Hunt, H. W., Coleman, D. C., Ingham, E. R., Ingham, R.E., Elliott, E. T., Moore, J. C. 1987. The detrital food web in a shortgrass prairie. *Biology and Fertility of Soils*, 3, 57–68. 265, 33–38.
- Hunter, R. E. y R. J. Feller. 1987. Immunological dietary analysis of two penaeid shrimp from a South Carolina tidal creek. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 107: 61-70.
- Hunter, M. D., y P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73:724-732.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 477-503.
- Huntly, N. 1995. *How important are consumer species to ecosystem functioning?* Err: C. G. Jones y J. H. Lawton. (Editores). Linking species and ecosystems. Chapman and Hall, New York, New York, USA. 72-83 pp.
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press.

- Ibáñez-Aguirre, A. L. y M. Gallardo-Cabello. 1996. Age determination of the grey mullet *Mugil cephalus* L. and the white mullet *Mugil curema* V. (Pisces: Mugilidae) in Tamiahua Lagoon, Veracruz, *Ciencias Marinas*, 22(3):329-345.
- INP. 2000. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México Evaluación y Manejo.
- Jackson, G. D. 1992. The regional reports; the fall 1991 season: central southern region. *American Birds*, 46: 102–107.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Bergoer, W. H., A., B. K., Botsford, L. W., Bourque, B. J. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629–637.
- Jansen, V. A. A. y Kokkoris, G. D. 2003. Complexity and stability revisited. *Ecological Letters*, 6, 498–502.
- Jarre-Teichmann, A., Muck, P., Pauly, D., 1991. Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling ecosystem. *ICES Marine Science Symposium*, 193, 171– 184.
- Jarre-Teichmann, A. 1998. The potential role of mass balance models for the management of upwelling ecosystems. *Ecological Applications*, 8 (Suppl. 1), 93– 103.
- Jarre-Teichmann, A., Christensen, V., 1998. *Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global vs. local effects*. En: Durand, M.-H., Cury, P., Medelsohn, R., Roy, C., Bakun, A., Pauly, D. (Editores), *Global vs. Local Changes in Upwelling Ecosystems*. Proceedings of the First International CEOS meeting, 6 – 8 September 1994, Monterey, CA, USA. ORSTOM, Paris, pp. 423–443.
- Jefferson, T. T. y P. A. Tester. 1989. Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* de Oliveira and *Eucalanus pileatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 126: 21-43.
- Johnson, A. G. y Salomon, C. H. 1984. Age, growth, and mortality of triggerfish, *Balistes capriscus*, from northeastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 82(3): 485-492.
- Jones, C. G., R. S. Ostfeld, M. P. Richard, E. M. Schaubert, y J. O. Wolff. 1998. Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme Disease risk. *Science*, 279: 1023–6.
- Jørgensen, S, 1992. *Integration of ecosystem theories*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 383 pp.

- Karr, J. R., K. D. Fausch, P.L. Angermeier, P. R. Yant, y I. J. Schlosser. 1986. *Assessing Biological Integrity in Running Waters: A Method and Its Rationale*. Illinois Natural History Survey, Special Publication No. 5.
- Keesing, F. 2000. Crytic consumers and the ecology of an African Savanna. *BioScience* 50:205-215. species diversity. *The American Naturalist*, 100:65-75.
- Kenney, R. D., G. P. Scott, T. J. Thompson, y H. E. Win. 1997. Estimates of Prey Consumption and Trophic Impacts of Cetaceans in the USA Northeast Continental Shelf Ecosystem. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22: 155–171.
- Kerfoot, W. C., y A. Sih. (Editores). 1987. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA.
- King, A. W., y S. L. Pimm. 1983. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. *The American Naturalist*, 122:229-239.
- Kinney, E. H. y C. T. Roman. 1998. Response of primary producers to nutrient enrichment in a shallow estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 163:89-98.
- Kitchell, J. F., O'Neill, R. V., Webb, D., Gallepp, G. W., Bartell, S. M., Koonce, J. F. y Ausmus, B. S. 1979. Consumer regulation of nutrient cycling. *Bioscience*, 29: 28-34.
- Kumpf, H., Steidinger, K., y Sherman, K. 1999. *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystems. Assessment, Sustainability and Management*. Blackwell Science, 736 pp.
- Kurz, R. C. 1995. Predator-prey interactions between gray triggerfish (*Balistes caprisacus* Gmelin) and a guild of sand dollars around artificial reefs in the northeastern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 56(1):150-160
- Lara-Domínguez, A. L. A. Yañez-Arancibia y F. Amezcua-Linares. 1981. Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Günther en la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. (Pisces: Ariidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 8 (1): 267-304.
- Lawton, J. H. and Brown, V. K. 1993. *Redundancy in ecosystems*. En: Schulze, E. D. y Mooney, H. A. (Editores), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin. 225–270 pp.
- Leontief, W. W. 1951. *The structure of the American Economy*. 2ª edición, Oxford University Press, New York.
- Leps, J., J. Osbornova-Kosinova, y M. Rejmanek. 1982. Community stability, complexity, and species life history strategies. *Vegetatio*, 50:53-63.

- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin Entomological of the Society American*, 15: 237–240.
- Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist*, 114:765–783.
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183-212.
- Leslie, P. H. y D. H. S. Davis. 1939. An attempt to determine the absolute number of rats in a given area. *Journal of Animal Ecology*, 8:94-113.
- Leibold, M. A. 1989. Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *The American Naturalist*, 134, 922–949.
- Lincoln, R. J., G. A. Boxshall, y P. F. Clark. 1992. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press, 298 pp.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399–418.
- Link, J. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series*, 230:1-9
- López-García, M. 1996. *Meiofauna del talud continental de Tamaulipas y Yucatán*. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma Metropolitana, Xochimilco, México, DF.
- Loreau, M. 1995. Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *The American Naturalist*, 145:22-42.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Lotka, A. J. 1924. *Elements of physical biology*. Dover Publications, New York, New York. 465 pp.
- Lubchenco, J., y S. D. Gaines 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:405-437.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- Mackay, A. 1981. The generalized inverse. *Practical Computing*, (September): 108–110.
- McCann K. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228-233
- McCann K. y Hastings A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 264, 1249-1254

- McCann K., Hastings A. y Huxel G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798
- McCann K. y Yodzis P. 1995. Biological conditions for chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 75, 561-564
- McRoy, C. P. y C. McMillan. 1977. *Seagrass ecosystems Production ecology and physiology of seagrasses*. Ed. C. P. McRoy y C. Helfferich (Editores). A scientific perspective. Marcel Dekker Inc., New York. 53-87 pp.
- Mahmoudi, B., Mackinson, S., Vasconcellos, M., Vidal-Hernandez, L., Okey, T. A., 2002. *An ecosystem model of the West Florida Shelf for use in fisheries management and ecological research: Volume I: summary and analyses*. Florida Marine Research Institute-Fish and Wildlife Conservation Commission, St. Petersburg, 39 p.
- Menge, B.A. y Sutherland, J.P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to gradients of environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130, 730-757.
- Manickchand-Dass, S. 1987. Reproduction, age and growth of the lane snapper, *Lutjanus sinagris* (Linnaeus) in Trinidad, West India, *Bulletin of Marine Science*, 40(1):22-28.
- Manickchand-Dass, S. y J. S. Kenny. 1990. Age and growth of the white mouth croacker *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) in Trinidad, West Indies, *Fishery Bulletin*, 58(15): 385-392.
- Manickchand-Heileman S., L. A. Soto y E. Escobar. 1998a. A preliminary trophic model of the continental shelf, south-western Gulf of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 46, 855-899.
- Manickchand-Heileman, S., F. Arreguin-Sanchez, A. Lara-Dominguez y L. A. Soto. 1998b. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 53 (Suplemento A): 179-197
- Manickchand-Heileman, S. J. Mendoza-Hill, A. L. Kong y F. Arocha. 2004. A trophic model for exploring possible ecosystem impacts of fishing in the Gulf of Paria, between Venezuela and Trinidad. *Ecological Modelling*, 172 (2-4):307-322.
- Mann, K. H. y Lazie J. R. N. 1991. *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell, London.
- Marañón, E. y Holligan, P. M. 1999. Photosynthetic parameters of phytoplankton from 50°N to 50°S in the Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 176, 191-203.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. University Press, Chicago, 111 pp.

- Martínez-Palacios, C. A. 1998. Digestibility studies in juveniles of the Mexican cichlid, *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Aquaculture and Fisheries Management*, 19: 347.
- Martínez-Palacios, C. A. y L. G. Ross. 1988. The feeding ecology of the Central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Journal of Fish Biology*, 33:665-670.
- Martínez-Palacios, C. A. y L. G. Ross. 1990. The effects of temperature, body weight and hypoxia on the oxygen consumption of the Mexican mojarra, *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Aquaculture and Fisheries Management*, 17: 248.
- Martínez-Palacios, C. A. y L. G. Ross. 1992. The reproductive biology and growth of the Central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Günther). *Journal of Applied Ichthyology*, 8: 99.
- Matthaei C. D., Uehlinger U., Meyer E. I. y Frutiger, A. 1996. Recolonization by benthic invertebrates after experimental disturbance in a Swiss prealpine river. *Freshwater Biology*, 35, 233–248.
- Mathisen, O. A. y Sands, N. J. 1999. *Ecosystem Modeling of Becharof Lake, a Sockeye Salmon Nursery Lake in Southwestern Alaska*. Ecosystem Approaches for Fisheries Management, Alaska Sea Grant College Program • AK-SG-99-01, 685-703.
- Matkin, C. y R. Hobbs. 1999. *Baleen whales*. En: T. A. Okey, y D. Pauly. (Editores). A trophic mass balance model of Alaska's Prince William Sound ecosystem, for the post-spill period 1994-1996, 2nd edition. Fisheries Centre Research Report 7(4), University of British Columbia, Vancouver. 60-61 pp.
- May, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press.
- Maya, E. 1991. *Patrones de distribución de la meiofauna de la plataforma continental del Golfo de México*. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco, México, DF.
- Mazumder, A., W. D. Taylor, D. J. McQueen, y D. R. S. Lean. 1990a. Effects of fish and plankton on lake temperature and mixing depth. *Science*, 247:312-315.
- Mazumder, A., W. D. Taylor, D. J. McQueen, D. R. S. Lean, y N. R. Lafontaine. 1990b. A comparison of lakes and lake enclosures with contrasting abundances of planktivorous fish. *Journal of Plankton Research*, 12:109-124.
- McIntyre, A. D. 1969. Ecology of marine meiobenthos. *Biological Review*, 44: 245-290.
- McClintock, J. B., K. R. Marion, J. Dindo, P. W. Hsueh, y R. A. Angus. 1993. Population studies of blue crabs in soft-bottom unvegetated habitats of a subestuary in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 13:551-563.
- Mendoza, J. J. 1993. A preliminary biomass budget for the northeastern Venezuela shelf ecosystem. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic

- ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas p. 285-297.
- Menge, B. A. 1995. Indirect effects in a marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecological Monographs*, 65: 21-74.
- Menge, B. A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250: 257-289.
- Mexicano-Cíntora, G., S. Salas y M. A. Cabrera. 1996. Análisis de la pesquería y dinámica poblacional de la vivita de hebra (*Opisthonema oglinum*) en Yucatán, México. *Ciencias Marinas*, 22(1): 9.
- Michael, S. W. 1993. *Reef sharks and rays of the world. A guide to their identification, behavior, and ecology*. Sea Challengers, Monterey, California. 107 p
- Micheli, F. 1999. Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. *Science*, 285:1396-1398.
- Millikin, M. R. y A. B. Williams. 1984. *Synopsis of biological data of the blue crab, Callinectes sapidus, Rathbun*. FAO Fisheries synopsis. NOAA Technical report NMFSI, 138.
- Moloney, C.L., Field, J.G., 1985. Use of particle-size data to predict potential pelagic-fish yields of some southern African areas. *South African Journal of Marine Science*, 3, 119–128.
- Monroy-Velázquez, V. 1996. *Crustáceos decápodos del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz y plataforma continental adyacente*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, México, 167 pp.
- Moore, R. H. 1976. Seasonal patterns in the respiratory metabolism of the mullets *Mugil cephalus* and *Mugil curema*. *Contributions on Marine Science*, 20: 133-146.
- Moore, J.C., McCann, K., Setälä, H. & de Ruiter, P.C. 2003. Topdown is Bottom-up: Does predation in the rhizosphere regulate above ground dynamics? *Ecology*, 84, 846–857.
- Muller-Karger, F. E., J. J. Walsh, R. H. Evans, M. B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *Journal of Geophysical Research*, 96(C7): 12,645-12,665.
- Mullin, K.D. 1988. *Comparative seasonal abundance and ecology of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) in three habitats of the north-central Gulf of Mexico*. Tesis de Doctorado, Mississippi State University, Starkville. 135 pp.

- Mullin, K. D. y L. J. Hansen. 1999. *Marine mammals of the northern Gulf of Mexico*. En: Kumpf, H., Steidinger, K., y Sherman, K. (Editores). The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystems. Assessment, Sustainability and Management. Blackwell Science. Pp. 269-277.
- Mulholland, P.J., Tank, J.L., Webster, J.R., Dodds, W.K., Hamilton, S.K., Johnson, S.L. 2002. Can uptake lengths in streams be determined by nutrient addition experiments?: Results from an inter-biome comparison study. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 544–560.
- Muncy, R. J., y Wingo, W. M. 1983. Species Profiles: Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (Gulf of Mexico) sea catfish and gafftopsail. U.S. Fish and Wildlife Service, Division of Biological Services, FWS/OBS-82/11.5. U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 17 pp.
- Muñiz Irigoyen, C. G. 2001. *Variación de la estructura comunitaria de la infauna macrobéntica en el gradiente batimétrico del sector occidental del Escarpe de Campeche, Suroeste del Golfo de México*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. México.
- Muñoz, G. V. M. 1989. *Estudio de algunos parámetros poblacionales en el género Strongylura y su relación con Ruppia maritima en la Laguna de Alvarado, Ver.* Memorias del XIII Simposio de Biología de Campo de la Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, 18 p.
- Newman, M. E. J., Strogatz, S.H. y Watts, D. J. 2001. Random graphs with arbitrary degree distributions and their applications. *Physical Review*. 64:153–168.
- Nielsen T. G., y Hansen, B. W. 1995. Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 125, 239-257.
- Nyström, P., Mcintosh, A. R. y Winterbourn, M. J. 2003. Topdown and bottom-up processes in grassland and forested streams. *Oecologia*, 136, 596–608.
- Nixon, S. W. 1982. *Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons*. Oceanol Acta Proc International Symposium Coastal Lagoons SCOR/IABO/UNESCO, 8–14 Septiembre 1981, Bordeaux, 357–371 pp.
- NOAA, 1990. *Estuaries of the United States*. Vital statistics of a national resources base. NOAA, U.S., Department of Commerce, Special 20th anniversary report, 20.
- Núñez, A. 1987. *Contribución al conocimiento biológico pesquero del charal Anchoa hepsetus (Linnaeus, 1758) de las costas de Campeche*. Tesis licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León. Nuevo León, México, 39 p.

- Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- Odum, H. 1956. Efficiencies, size of organisms, and community structure. *Ecology*, 37:592-597.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- Odum, H. T. 1983. *Systems ecology*. Wiley Interscience, New York, 664 pp.
- Okey, T. A. y D. Pauly. 1999. *A mass-balanced model of trophic flows in Prince William Sound: De-compartmentalizing ecosystem knowledge*. Err: Ecosystem Approaches for Fisheries Management. University of Alaska Sea Grant, AK-SG-99-01, Fairbanks. 621-635 pp.
- Okey, T. A., y B. A. Wright. 2004. Toward ecosystem-based extraction policies for Prince William Sound, Alaska: Integrating conflicting objectives and rebuilding pinnipeds. *Bulletin of Marine Science*, 74(3): 727-747.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J. y Niemelä, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118, 240-262.
- Optiz, S. 1991. *Quantitative models of trophic interactions in caribbean coral reefs*. Tesis Doctoral, Fakultät der Cristian-Alberchts-Universität, zu Kielm, Germany.
- Ortiz, M., y M. Wolff. 2002. Dynamical simulation of mass-balance trophic models for benthic communities of north-central Chile: assessment of resilience time under alternative management scenarios. *Ecological Modelling*, 148:277 - 291.
- Ortner, P. B., L. C. Hill, y S. R. Cummings. 1989. Zooplankton community structure and copepod species composition in the Northern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*, 9: 387-402.
- Pahl-Wostl, C. 1997. Dynamic structure of a food web model: comparison with a food chain model. *Ecological Modeling*, 100: 103-123.
- Pace, M. L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 31: 45-55.
- Pace, M. L., J. E. Glasser, y L. R. Pomeroy. 1984. A simulation analysis of continental shelf food webs. *Marine Biology*, 82: 47-63.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R. y Kitchell, J. F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse systems. *Trends Ecology and Evolution*, 14, 483-488.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 65-75.

- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49: 667-685.
- Paine, R. T., 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology*, 65: 1339-1348.
- Palomares, M. L. y D. Pauly. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 40:259-284.
- Palomares, M. L. y D. Pauly. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*, 49: 447-453.
- Pauly, D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish population from growth data and food conversion experiments. *Fishery Bulletin*, 84(4):827-840.
- Pauly, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *Journal of Fish Biology*, 35 (Suplemento A):11-20.
- Pauly, D. M. L. Soriano-Bartz, y M. L. D. Palomares. 1993. *Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem model*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 1-13.
- Pauly, D. y V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255-257.
- Pauly, D., Trites, A. W., Capuli, E., y Christensen, V. 1998a. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *Ices Journal of Marine Science*, 55(3): 467-481.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese y F. Torres, Jr. 1998b. Fishing down the food webs. *Science*, 279:860-863.
- Pauly, D., Christensen V., Walters C., 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impacts of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 697-706.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres Jr., F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279 (5352), 860-863.
- Pauly, D., Sambilay Jr., V., Opitz, S. 1993a. *Estimates of relative food consumption by fish and invertebrate populations, required for modeling the Bolinao Reef ecosystem, Philippines*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores), Trophic models of aquatic ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 236-251.

- Peláez-Rodríguez, E. 1996. *Relaciones tróficas de los peces ictiófagos demersales de la zona de pesca comercial de camarón de Alvarado, Ver.* Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México, 84 pp.
- Pérez, A. y R. Rubio. 1986. *Análisis electrónico de frecuencias de largo en poblaciones de peces cubanos.* 5to. Foro Científico, Centro de Investigaciones Pesqueras, Cuba.
- Pérez-España, H. 2000. *Estabilidad en ecosistemas acuáticos: análisis de indicadores cuantitativos.* Tesis Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México.
- Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999a. Complexity related to behavior of stability in modeled coastal zone ecosystems. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 2:129-135.
- Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999b. A measure of the ecosystem stability. *Ecological Modeling*, 119: 79-85.
- Pierce, D. J., B. Mahmoudi, Wilson Jr. R. R. 2001. Age and growth of the scaled herring, *Harengula jaguana*, from Florida waters, as indicated by microstructure of the sagittae. *Fishery Bulletin, Fishery Bulletin*, 99(1): 202-209.
- Pimm, S. L. 1982. *Food Webs.* Chapman and Hall, London, UK.
- Pimm, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321-326.
- Pimm, S. L. 1991. *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Pimm, S. L. y Sudgen, A. M. 1994. Tropical diversity and global change. *Science*, 263: 933-934.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, y T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science*, 296: 347-350.
- Pinnegar, J. K., Polunin V. C. N, Francour P., Badalamenti F., Chemello R., Harmelin-Vivien M.L, Hereu B., Milazzo M., Zabala M., D'Anna G., Pipitone C. 2000, Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27 :179-200.
- Pinnegar, J. K., Jeannings S., O'Brien M., Polunin V. C. N., 2002, Longterm changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Animal Ecology*, 39, 377-390.
- Planas, D., Agusti S., Duarte C., Granata T., Merino M. 1999. Nitrate uptake and diffusive nitrate supply in the upper Central Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 44: 116-126.

- Platt, T., y W. Silvert. 1981. Ecology, physiology, allometry and dimensionality. *Journal of Theoretical Biology*, 93:855-860.
- Polis, G. A., y K. O. Winemiller (editores). 1996. *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Polis, G. A., R. D. Holt, B. A. Menge, y K. O. Winemiller. 1996. *Time, space, and life history: influences on food webs*, En: G. A. Polis y K. O. Winemiller (editores). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, New York, USA. 435-460 pp.
- Polis, G. A., W. B. Anderson y R. D. Holt. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28: 289-316.
- Polis, G. A., y Stong, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147, 813-846.
- Polis, G. A., Sears, A. L. W., Huxel, G. R., Strong, D. R. y Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade?. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 473-475.
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Pomeroy, 2000. Caught in the food web complexity made simple?. *Scientia Marina*, 65 (Supp. 2): 31-40.
- Power, M. E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science*, 250:811-814.
- Quintana, I. 1999. *Macrocrustáceos de la infauna del ambiente de plataforma continental del oeste del Golfo de México: Diversidad y densidad*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, DF.
- Randall, J. E., 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies of Tropical Oceanography Miami*, 5:665-847
- Raz-Guzmán, A., A. J. Sánchez y L. A. Soto. 1992. Catálogo ilustrado de cangrejos braquiuros y anomuros (Crustacea) de Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Cuadernos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 14, 51 pp.
- Raz-Guzmán, A. y J. Sánchez, A. 1992. Registros adicionales de cangrejos braquiuros (Crustacea: Brachyura) del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, Diversidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 63(2): 73-77.

- Raz-Guzmán, A. Lanza, G., y Soto, L. A. 1992. Caracterización ambiental y $\delta^{13}\text{C}$ del sedimento, detrito y vegetación del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 40(2):215-225.
- Reagan, D. P., Camilo G. R., Waide R. B. 1996. *The community food web: major properties and patterns of organization*. En: Reagan, D. P., Waide, R. B. (Editores). *The food web of a tropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, 461–510 pp.
- Reguero, M. y A. García-Cubas. 1989. Moluscos de la Laguna de Alvarado, Veracruz: Sistemática y Ecología, *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 16(2):279-306.
- Reichle, D. E. 1981. *Dynamic properties of ecosystems*. Cambridge University Press, New York, New York, USA.
- Roberts, H. H., McBride, R. A. y Coleman, J. M. 1999. *Outer shelf and slope geology of the Gulf of Mexico: An overview*. En: Kumpf, H., Steidinger, K. y Sherman, K., (Editores). *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem*, Blackwell Science, Malden, MA. pp. 93-112.
- Robertson, A. I. y S. J. M. Blaber. 1992. *Plankton, epibenthos and fish communities*. En: A. I. Robertson y D. M. Alongi (Editores). *Tropical Mangrove Ecosystems*. American Geophysical Union, Washington, DC, USA. 173–224 pp.
- Robertson, A. I., P. Dixon, y P. A. Daniel. 1988. Zooplankton dynamics in mangrove and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 43:139–150.
- Robertson, A. I. y N. C. Duke. 1987. Mangroves as nursery sites: comparisons of the abundance and species composition of fish and crustaceans in mangroves and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Biology*, 96:193–206.
- Robertson, A. I. y N. C. Duke. 1990. Mangrove fish-communities in tropical Queensland, Australia: spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Marine Biology*, 104: 369–379.
- Robinson, C. T., y G. W. Minshall. 1986. Effects of disturbance frequency on stream benthic community structure in relation to canopy cover and season. *Journal of the North American Benthological Society*, 5:237-248.
- Rodríguez-Gamboa, L. I. 1995. *Aspectos ecológicos de los juveniles de Macrobrachium acanthurus y evaluación de la fecundidad promedio en el sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz*, Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México.

- Rodríguez-Pliego, P. 1999. *Variación de la densidad y la biomasa de infauna macrobéntica a lo largo del gradiente batimétrico en el SW del Golfo de México*. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México.
- Rosales-Hoz, L., A. Carranza-Edwards y U. Álvarez-Rivera. 1986. Sedimentological and chemical studies in sediments from Alvarado lagoon system, Veracruz, Mexico. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 23(3): 19-28.
- Rosas, C., E. Lazaro-Chávez, y F. Buckle-Ramírez. 1994. Feeding and food niche segregation of *Callinectes sapidus*, *C. rathbunae* and *C. similis* in a subtropical coastal lagoon of the Gulf of Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 14 (2): 371-382.
- Rosenzweig, M. L. 1973. Exploitation in three trophic levels. *The American Naturalist*, 107: 275-294.
- Ruetz, C. R., Newman, R. M., Vondracek. B. 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*, 132 (2):307-315.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166, 72-76.
- Sala, E., Boudouresque, C.F. y Harmelin-Vivien, M. 1998. Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 82: 425-39.
- Salas Hernández, A. 2001. *Variación de la densidad y la biomasa de la meiofauna a lo largo del gradiente batimétrico en el SW del Golfo de México*. Tesis Licenciatura Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Estado de México.
- Saloman, C. H., y S. P. Naughton. 1984. *Food of crevalle jack (Caranx hippos) from Florida, Louisiana, and Texas*. U.S. Department Commercial, NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-134, 34 p.
- Sánchez, J.A. y L.A. Soto. 1987. Camarones de la superfamilia Penaeoidea (Rafinesque, 1815) distribuidos en la plataforma continental del suroeste del Golfo de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 142 (2): 157-179.
- Seaman, W., Jr., y Collins, M. 1983. *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (South Florida) -- Snook*. U. S. Fish Wildlife Service, FWS/OBS-82/11.16. U. S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 16pp.
- Seastedt, T.R. y Crossley, D.A. Jr. 1984. The influence of arthropods on ecosystems. *Bioscience*, 34, 157-161.

- Sedberry, G. R. 1982. *Food and trophic relationships of a community of fishes on the outer continental shelf*. NOAA Technical report, VIMS contributions 1090.
- Seys, J.; Vincx, M.; Meire, P. 1999. Spatial distribution of Oligochaeta in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). *Hydrobiologia*, 406: 119-132.
- Schaeffer, D.J., y Cox, D.K. 1992. *Establishing ecosystem threshold criteria*. En: Costanza, R., Norton, B.G., y Haskell, B.D. (Editores.) *Ecosystem Health: New Goals for Environmental Management*. Island Press, Washington, D.C.
- Schmidt, T. W. 1989. Food habits, length-weight relationship, and condition factor of young Great Barracuda, *Syphyraena barracuda*, (Walbaum) from Florida Bay, Everglades National Park, Florida. *Bulletin of Marine Science*, 44:163-170.
- Schmitz, O. J. 1992. Exploitation in model food webs with mechanistic consumer-resource dynamics. *Theoretical Population Biology*, 41, 161–183.
- Schoenly, K., y J.E. Cohen. 1991. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. *Ecological Monographs*, 61:267-298.
- SEPESCA-INP, 1994. *Atlas pesquero de México*. México, D.F., 234 pp.
- Sherman K. y Duda, A.M. 1999. An Ecosystem Approach to Global Assessment and Management of Coastal Waters. *Marine Ecology Progress Series*, 190:271-287.
- Short T.M. y Holomuzki J.R. 1992. Indirect effects of fish on foraging behaviour and leaf processing by the isopod *Lirceus fontinalis*. *Freshwater Biology*, 27: 91–97.
- Shurin, J.B., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Anderson, K., Blanchette, C.A., Broitman, B. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecological Letters*, 5, 785–791.
- Sih, A., P.H. Crowley, M.A. McPeck, J.W. Petranka. y K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16:269-312.
- Smayda, T. J. 1966. A quantitative analysis of the Gulf of Panama. III. General ecological condition and phytoplankton dynamics at 8 degrees, 45 minutes N, 79 degrees 23 minutes W. From November 1954 to May 1957. *Bulletin of Inter-American Tropical Tuna Commission*, 11 (5): 353-612 p.
- Smith, S.V. 1991. *Stoichiometry of C:N:P fluxes in shallow-water marine ecosystems*. En: J. J. Cole, J. Lovett, y S. Findlay. (Editores). *Comparative analyses of ecosystems. Patterns, mechanisms, theories*. Springer-Verlag. New York, New York, USA. 259-286 pp.

- Smith, S.V., y J.T. Hollibaugh. 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics*, 31:75-89.
- Soberón-Chávez, G. 1987. *Modelo ecológico de la producción de los recursos demersales del litoral del sur del Golfo de México*. Tesis Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, 141 pp.
- Soberón Chávez, G., Yáñez-Arancibia, A. y Day, J.W. 1988. *Fundamentos para un modelo ecológico preliminar de la Laguna de Términos*. En: A. Yáñez-Arancibia y J.W. Day (Editores.) *Ecología de los Ecosistemas Costeros en el Sur del Golfo de México: La Región de la Laguna de Términos*. UNAM, México. pp. 381-414.
- Sommer, U. 1985. Comparison between steady state and nonsteady state competition: experiments with natural phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 30:335-346.
- Strayer, D. 1988. On the limits to secondary production. *Limnology and Oceanography*, 33, 1217-1220.
- Stilwell, C. E., y N. E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the Shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Science*, 39: 407-414.
- Strogatz, S. H. 2001. Exploring complex networks. *Nature*, 410: 268-276.
- Sutherland, W.J. 1983. Aggregation and the 'Ideal Free' Distribution. *Journal of Animal Ecology*, 52, 821-828.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16: 284-307.
- Teixeira, R.L. 1994. Abundance, reproductive period, and feeding habits of eleotrid fishes in estuarine habitats of north-east Brazil. *Journal of Fish Biology*, 45:749-761.
- Terwilliger, M. R., y T. A. Munroe. 1999. Age, growth, longevity, and mortality of blackcheek tonguefish, *Symphurus plagiusa* (Cynoglossidae: Pleuronectiformes), in Chesapeake Bay, Virginia. *Fishery Bulletin*, 97(2): 340-361.
- Theroux, R. B. y Wigley, R. L. 1998. *Quantitative composition of the macrobenthic invertebrate fauna of the continental shelf ecosystem of the Northeastern United States*. NOAA Technical report. NMFS/40, 1-227 pp.
- Tilman, D. y Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability, *Ecology*, 77, 350-363.
- Toepfer, C. S. y J. W. Fleeger. 1995. Diet of juvenile fishes *Citharichthys spilopterus*, *Symphurus plagiusa* and *Gobionellus boleosoma*. *Bulletin of Marine Science*, 56(1):238-249.

- Tovilla, C. y García, M. F. F. 1990. *Ecología de Ruppia maritima (L.) en un sistema lagunar del Golfo de México*. Resúmenes II Congreso de Ciencias del Mar, 134 pp.
- Turner, J. T. 2004. The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zoological Studies*, 43(2): 255-266.
- Turner J. T, y J. C Roff. 1993. Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web. *Marine Microbial Food Webs*, 7: 225-248.
- Ulanowicz, R. E. 1984. *Community measures of marine food networks and their possible applications*. *Err.* M. J. R. Fasham (Editor). Flows of energy and materials in marine ecosystems. Plenum, Londres. pp. 23-47.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development ecosystem phenomenology*. Springer-Verlag. New York. 203 pp.
- Ulanowicz, R. E. y Kemp, W. M. 1979 Toward canonical trophic aggregations. *The American Naturalist*, 114, 871-883.
- Ulanowicz, R. E. y Puccia, C. J. 1990 Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5, 7-16.
- Ulanowicz, R. E. y Norden, J. S. 1990 Symmetrical overhead in flow and networks. *International Journal Systems Science*, 21 (2), 429-437.
- Ulanowicz, R. E. y F. Wulff. 1991. *Comparing ecosystem process structures: The Chesapeake Bay and the Baltic Sea*. *Err.* J. J. Cole, G. M. Lovett y S. E. G. Findlay (Editores). Comparative analyses of ecosystems: patterns, mechanisms and theories. Springer-Verlag, NY. pp. 140-166.
- Vander Zanden, M. J., G. Cabana, y J. B. Rasmussen. 1997. Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 54: 1142-1158.
- Vasconcellos, M., Mackinson, S., Sloman, K., y Pauly, D. 1997. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. *Ecological Modelling*, 100: 125-134.
- Vasconcellos, M. C. 2000. *Ecosystem impacts of fishing forage fish: an analysis of harvest strategies for the Brazilian sardine*. Tesis Doctorado, British Columbia University, Canadá, 197 p.
- Vega-Cendejas, M. E. 1990. Interacción trofodinámica entre los bagres *Arius melanopus* (Agassiz 1829) y *Arius felis* (Linneaus 1766), en las costas de Celestún Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 17(2): 271-275.

- Vega-Cendejas, M. E. 1998. *Trama trófica de la comunidad neotónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán*. Tesis Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, DF., 170 pp.
- Vega-Cendejas, E., F. Arreguín-Sánchez y M. Hernández. 1993. *Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico*. En: V. Christensen y D. Pauly, (Editores). *Trophic models of aquatic ecosystems*, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Filipinas, 206-213 pp.
- Vega-Cendejas, M. E. 2003. Trophic dynamics of a mangrove ecosystem in Celestun Lagoon, Yucatan Peninsula, Mexico. *Fisheries Centre Research Reports*, 11(6): 237-243.
- Vidal-Hernández, L. 2000. *Exploring the Gulf of Mexico as a large marine ecosystem through a stratified spatial model*. Tesis Maestría, University of British Columbia, 158 p.
- Vitousek, P. M., P. R. Ehrlich, A.H. Ehrlich y P. A. Matson. 1986. Human appropriation of the products of photosynthesis. *BioScience*, 36:368-373.c
- Walker, Brian H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy (Essay). *Conservation Biology*, 6(1): 18-23.
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L. y Webster, J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277: 102-104.
- Walsh, J. J. 1983. Death in the sea: enigmatic phytoplankton losses. *Progress in Oceanography*, 12: 1-86.
- Walsh, J. J., G. T. Rowe, R. L. Iverson y C. P. McRoy. 1981. Biological export of shelf carbon is a sink of the global CO₂ cycle. *Nature*, 291, 196-201.
- Walters, C. J. 1986. Adaptive management of renewable resources. Macmillan Press, New York.
- Walters, C. J. y A. M. Parma. 1996. Fixed exploitation rate strategies for coping with effects of climate changes. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 53: 148-158.
- Walters, C. J., V. Christensen y D. Pauly. 1997. Structuring dynamics models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessment. *Reviews Fish. Biology*, Fish., 7: 139-172.
- Walters, C. J. Kitchell, J. F. Christensen, V. y D. Pauly. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*: 3: 70-83.
- Warren, P. H. 1995. Estimating morphologically determined connectance and structure for food webs of freshwater invertebrates. *Freshwater Biology*, 33:213-221.

- Watts, D. J. y S. H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393:440-42.
- Webster, J. R., J. B. Waide, y B. C. Patten. 1975. *Nutrient recycling and the stability of ecosystems*. *Err.* F. G. Howell, J. B. Gentry, y M. H. Smith. (Editores). Mineral cycling in southeastern ecosystems. Energy Research and Development Administration (ERDA) Symposium Series, Technical Information Center, Washington, D.C., USA. 1-27 pp.
- Werner, E. E. y Gilliam, J. F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions between sized-populations. *Annual Review and Ecological Systematic*, 15: 393-425.
- Wetzel, R. G. 1995. Death, detritus, and energy-flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 33, 83-89.
- Wetherbee, B., Gruber, S. H. y Cortes, E. 1990. *Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, N. brevirostris*. *Err.* Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. NOAA Technical Report 90:29-47.
- Williams, R. J., y N. D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404:180-183.
- Williams, R. J. y Martinez N. D. 2002. *Trophic levels in complex food webs: theory and data*. Santa Fe Institute Working Paper, 02-10-056
- Williams, R. J., y N. D. Martinez. 2004. Limits to Trophic Levels and Omnivory in Complex Food Webs: Theory and Data. *The American Naturalist*, 163(3): 458-468.
- Wilson, W. H., Jr., y R. E. Ruff. 1988. *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic)--sandworm and bloodworm*. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Reports 82 (11.80). U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 23.
- Winemiller, K. O. y B. J. Ponwith. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Environmental Biology of Fishes*, 53(4):373-384;
- Winfield-Aguilar, I. C. 1999. *Peracaridos (Crustacea) asociados a praderas de pastos marinos (Ruppia maritima) del sistema lagunar de Alvarado, Veracruz: Un análisis ecológico espacio-temporal*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 80 pp.
- Whittaker, R. y Likens, G. 1973. *Carbon in the biota*. En: G. Woodwell y E. Pecan (Editores). Carbon in the biota. AEC Symposium series 30. U.S. Atomic Energy Commission, Washington, D.C., USA., 281-300 pp.

- Whittaker, J. D., L. B. Delancey y J. E. Jenkins, 1991. Aspects of the biology and fisheries potential for *Octopus vulgaris* off the coast of South Carolina. *Bulletin of Marine Science*, 49:482-493.
- Wolff, M. 1994. A Trophic Model for Tongoy Bay - a System Exposed to Suspended Scallop Culture (Northern Chile). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182:149-168.
- Wolff, M., H. Hartmann, V. Koch. 1996. A pilot trophic model for Golfo Dulce, a fjord-like tropical embayment, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(Suppl.3): 215-231.
- Wolff, M., J. Chavarria, J. A. Vargas, V. Koch. 1998. A trophic flow model of the Golfo de Nicoya. Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 (Supl.6): 63-79.
- Wolff, M., Koch, V., Isaac, V. 2000. A trophic flow model of the Caete mangrove estuary (North Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50: 789-803.
- Worm, B., Lotze, H. K. y Sommer, U. 2000. Coastal food web structure, carbon storage and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnology and Oceanography*, 45, 339-349.
- Worm, B., Lotze, H. K., Hillebrand, H. y Sommer, U. 2002. Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417, 848-851.
- Worm, B. y Myers R.A. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84, 162-173
- Wootton, J. T., 1994. The nature and consequences of indirect effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:443-466.
- Yañez-Arancibia, A. 1985. *Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón*. UNAM, México, DF., 748 pp.
- Zetina-Rejón, M. 2000. *Influencia de la pesca de camarón en la estructura del ecosistema Huizache-Caimanero, Sinaloa, México*. Tesis Maestría, CICIMAR-IPN, México, 91 pp.
- Zetina-Rejón, M. 2004. Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México. Tesis Doctorado, CICIMAR-IPN, México, 91 pp.
- Zetina-Rejón, M., F. Arreguín-Sánchez, E. A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 57: 803-815.

- Zhang, Y., Negishi, J. N., Richardson, J. S. y Kolodziejczyk, R. 2003. Impact of marine-derived nutrients on stream ecosystem functioning. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 270, 2117–2123.
- Zieman, J. C., y R. T. Zieman. 1989. The ecology of the seagrass meadows of the west coast of Florida: a community profile. *U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report*, 85 (7.25) 155 p.
- Zimmerman, R. 1978. *The feeding habits and trophic position of dominant gammaridean amphipods in a Caribbean seagrass community*. Tesis Doctoral, University of Puerto Rico, Mayaguez.
- Zimmerman, R., R. Gibson, y J. Harrington. 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. *Marine Biology*, 54:41–47.

10. ANEXOS

10.1 ANEXO 1. Fuentes de los datos de entrada para cada uno de los grupos del modelo laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz, México.

No.	GRUPO	PARÁMETRO	FUENTE
1	Tursiops truncatus (Mamíferos marinos) Plataforma Continental	B	García-Loredo, 1995
		P/B	Matkin y Hobbs, 1999; Vidal-Hernández, 2000;
		Q/B	Kenney et al., 1997
2	Tursiops truncatus (Mamíferos marinos) Laguna de Alvarado	Dieta	Barros y Odell, 1995; Pauly et al., 1998; Vidal-Hernández, 2000;
		B	Calculado por el modelo; García-Loredo, 1995
		P/B	Vidal-Hernández, 2000
3	Aves Marinas (Petreles, grullas, gaviotas, cormoranes)	Q/B	Kenney et al., 1997
		Dieta	Barros y Odell, 1995; Pauly et al., 1998; Vidal-Hernández, 2000
		B	Calculado por el modelo
4	Tiburones Plataforma Continental	P/B	Acosta et al., 1998
		Q/B	Furness, 1994
		Dieta	Barret et al., 1993; Hensley y Hensley, 1995; Hunt et al., 1996
5	Rayas Plataforma Continental	B	Calculado por el modelo
		P/B	Wetherbee et al., 1990
		Q/B	Stilwell et al., 1982; Wetherbee et al., 1990 ; Carlson et al., 1999
6	Rayas Laguna de Alvarado	Dieta	Michael, 1993
		B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹
7	Scombridae (Sierras, macarelas)	Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Salgado-Sifuentes, 1998; Bowman et al., 2000
		B	Franco-López, 1991-1994; Chávez-López, 1999
8	Mullidae (Chivos)	P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Yáñez-Arancibia y Amezcua-Linares, 1979; Chávez-López, 1999
9	Pleuronectiformes (Lenguados) Plataforma Continental	Bi	Calculado por el modelo
		P/B	Godcharles y Murphy, 1986; García y Duarte, 2002
		Q/B	Godcharles y Murphy, 1986; Palomares y Pauly, 1989 ²
10	Pleuronectiformes (Lenguados) Laguna de Alvarado	Dieta	Finucane et al., 1990
		B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2002
11	Scianidae (Corvinas) Plataforma Continental	Q/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2002
		Dieta	Campos-Dávila et al., 2001
		B	Franco-López, 1991-1994
12	Scianidae (Corvinas) Laguna de Alvarado	P/B	Pauly, 1980 ¹ ; Terwilliger y Munroe, 1999
		Q/B	Vega-Cendejas et al., 1993; Arreguín-Sánchez et al., 1993a
		Dieta	Toepfer y Fleeger, 1995; Castillo-Rivera et al., 1999
13	Clupeidae (Sardinias) Plataforma Continental	B	Chávez-López, 1999
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a
		Q/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a
14	Clupeidae (Sardinias) Laguna de Alvarado	Dieta	Toepfer y Fleeger, 1995
		B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a; García y Duarte, 2002;
15	Synodontidae (Chiles o peces lagartiga) Plataforma Continental	Q/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a, García y Duarte, 2002;
		Dieta	Finucane y Vaught, 1986
		B	Chávez-López, 1999
16	Serranidae (Meros) Plataforma Continental	P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Ryall 1967; Chávez-López, 1999; Abel y Kailola, 1993
		B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2002
		Q/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2002
		Dieta	Peláez-Rodríguez, 1996; Bowman et al., 2000
		B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Parrish, 1987; Bowman et al., 2000

10.1 ANEXO 1. Fuentes de los datos de entrada para cada uno de los grupos del modelo laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz, México.

No.	GRUPO	PARÁMETRO	FUENTE
17	Carangidae (Júreles, pámpanos) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Naughton et al., 1986; Abarca-Arenas et al. 1993;
		Q/B	Abarca-Arenas et al., 1993
		Dieta	Vega-Cendejas et al., 1993; Franco-López, 1991-1994
18	Carangidae (Júreles, pámpanos) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999
		P/B	de la Cruz-Agüero, 1993
		Q/B	de la Cruz-Agüero, 1993
		Dieta	Chávez-López, 1999; de la Cruz-Agüero, 1993
19	Ballistidae (Peces ballesta, peces puerco) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹ , Johnson y Salomon, 1984
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ; Hood y Johnson, 1997; Beaver 2002
		Dieta	Vose y Nelson, 1997; Harper y McClellan, 1997; Beaver 2002
20	Trichiuridae (Peces cintilla o perros) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² , García y Duarte, 2002;
		Dieta	Sheridan y Trimm, 1983; Peláez-Rodríguez, 1996,
21	Sphyrnaeidae (Barracudas) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ; Schmidt 1989;
		Q/B	García y Duarte, 2002;
		Dieta	Schmidt, 1989; Peláez-Rodríguez, 1996; Bowman et al., 2000
22	Belonidae (Agujones) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999
		P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Bowman et al., 2000
23	Triglidae (Mariposas o vaquitas) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	García y Duarte, 2002
		Dieta	Myerson et al., 1999; Cruz-Escalona et al., 2001
24	Lutjanidae (Pargos) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹ , Nelson y Manoch, 1982; Manickchy-Dass, 1987
		Q/B	Arreguín-Sánchez y Manickchy-Heileman, 1998
		Dieta	Bortone y Williams, 1986; Morán, 1988; Rooker, 1995;
25	Lutjanidae (Pargos) Laguna de Alvarado	Bi	Chávez-López, 1999
		P/B	Bortone y Williams, 1986; González et al., 1990
		Q/B	Bortone y Williams, 1986; Manickchy-Dass, 1987
		Dieta	García, 1985; Bortone y Williams, 1986; Harrigan et al., 1989
26	Gerreidae (Mojarras) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994
		P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Aguirre-León y Yañez-Arancibia, 1986; Abarca-Arenas, 1987;
27	Gerreidae (Mojarras) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999
		P/B	Abarca-Arenas et al., 1993
		Q/B	Abarca-Arenas et al., 1993
		Dieta	Vega-Cendejas et al., 1993
28	Sparidae (Sargos) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ , Horvath et al., 1990;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ²
		Dieta	Sedberry, 1987; 1989; Horvath et al., 1990; Bowman et al., 2000
29	Sparidae (Sargos) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
		Dieta	Hansen, 1970; Darcy, 1985;
30	Ariidae (Bagres) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
		Dieta	Muncy y Wingo, 1983; Yañez-Arancibia y Lara-Domínguez 1988;
31	Ariidae (Bagres) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		Q/B	Vega-Cendejas et al., 1993;
		Dieta	Vega-Cendejas, 1990; Yañez-Arancibia et al., 1988;
32	Centropomidae (Róbalos) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Optiz 1991; García y Duarte, 1993;
		Q/B	Optiz 1991; García y Duarte, 1993;
		Dieta	Seaman y Collins, 1983;

10.1 ANEXO 1. Fuentes de los datos de entrada para cada uno de los grupos del modelo laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz, México.

No.	GRUPO	PARÁMETRO	FUENTE
33	Centropomidae (Róbalos) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Pauly, 1980 ¹
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
34	Mugilidae (Lisas) Plataforma Continental	Dieta	García, 1985; Chávez-López, 1999; Aliaume et al., 1997;
		B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	García y Duarte, 1993;
35	Mugilidae (Lisas) Laguna de Alvarado	Q/B	Moore, 1976; García y Duarte, 1993;
		Dieta	Bishop y Miglarese, 1978; Bowman et al., 2000;
		B	Chávez-López, 1999;
36	Haemulidae (Roncos o Tamborillos) Plataforma Continental	P/B	Pauly, 1980 ¹ ; Ibáñez-Aguirre y Gallardo-Cabello, 1996;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
		Dieta	Chávez-López, 1999;
37	Muraenidae (Morenas) Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 1993;
		Q/B	Optiz, 1991; Arreguín-Sánchez et al. 1993a;
38	Batrachoididae (Peces sapo) Plataforma Continental	Dieta	Hunter y Feller, 1987; Arreguín-Sánchez et al., 1999a;
		B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2000;
39	Batrachoididae (Peces sapo)	Q/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 2000;
		Dieta	Franco-López, 1991-1994; Vidal-Hernández, 2000
		B	Franco-López, 1991-1994;
40	Eleotridae (Nacas, guavinas) Laguna de Alvarado	P/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 1993;
		Q/B	Optiz, 1991; García y Duarte, 1993;
		Dieta	Lane, 1967; Franco-López, 1991-1994; Bowman et al., 2000
41	Otros peces Plataforma Continental	B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
42	Loliginidae (Calamares) Plataforma Continental	Dieta	Whorff, 1992;
		B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
43	Octopidae (Pulpos) Plataforma Continental	Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
		Dieta	Whorff, 1992;
		B	Chávez-López, 1999;
44	Portunidae (Jaibas) Plataforma Continental	P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
		Dieta	Whorff, 1992;
45	Portunidae (Jaibas) Laguna de Alvarado	B	Chávez-López, 1999;
		P/B	Pauly, 1980 ¹ ;
		Q/B	Palomares y Pauly, 1989 ² ;
46	Penaeidae (Camarones) Plataforma Continental	Dieta	Teixeira, 1994; Winemiller y Ponwith, 1998;
		B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Vidal-Hernández, 2000;
47	Penaeidae (Camarones) Laguna de Alvarado	Q/B	Vidal-Hernández, 2000;
		Dieta	Vidal-Hernández, 2000; Bowman et al., 2000;
		B	Calculado por el modelo
48	Otros crustáceos Plataforma Continental	P/B	Amaratunga, 1983; Mendoza, 1993, Vidal-Hernández 2000;
		Q/B	Amaratunga, 1983; Mendoza, 1993; Vidal-Hernández, 2000;
		Dieta	Vovk 1985, Cargnelli et al., 1999; Bowman et al., 2000;
49	Portunidae (Jaibas) Laguna de Alvarado	B	Calculado por el modelo
		P/B	Vidal-Hernández, 2000;
		Q/B	Vidal-Hernández, 2000;
50	Portunidae (Jaibas) Laguna de Alvarado	Dieta	Whitaker et al., 1991; Grubert et al., 1999; Bowman et al., 2000;
		B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
51	Portunidae (Jaibas) Laguna de Alvarado	Q/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		Dieta	Chazaro-Olvera et al., 2000;
		B	García-Kauffman, 1995;
52	Penaeidae (Camarones) Laguna de Alvarado	P/B	Millikin y Williams, 1984; Murphy et al., 2001;
		Q/B	McClintock, 1993; Murphy et al., 2001;
		Dieta	Laughlin, 1982; Millikin y Williams, 1984; Rosas et al., 1994;
53	Penaeidae (Camarones) Laguna de Alvarado	B	Franco-López, 1991-1994;
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		Q/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
54	Penaeidae (Camarones) Laguna de Alvarado	Dieta	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		B	Sánchez y Soto 1993; Bezies-Molina, 1995
		P/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
55	Otros crustáceos Plataforma Continental	Q/B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		Dieta	Hunter y Feller, 1987; Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		B	Franco-López, 1991-1994;
56	Otros crustáceos Plataforma Continental	P/B	Vidal-Hernández, 2000;
		Q/B	Vidal-Hernández, 2000;
		Dieta	Chazaro-Olvera et al., 2000;

10.1 ANEXO 1. Fuentes de los datos de entrada para cada uno de los grupos del modelo laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz, México.

No.	GRUPO	PARÁMETRO	FUENTE
49	Equinodermos Plataforma Continental	B	Franco-López, 1991-1994; Theroux y Wigley, 1998
		P/B	Optiz, 1993; Vidal-Hernández, 2000;
		Q/B	Optiz, 1993; Vidal-Hernández, 2000;
50	Gasterópodos Plataforma Continental	Dieta	Ogden y Carpenter, 1987; Heck y Valentine, 1995;
		P/B	Calculados por el modelo; Theroux y Wigley, 1998;
		Q/B	Manickchand -Heileman et al., 1998a;
51	Gasterópodos Laguna de Alvarado	Dieta	Manickchand -Heileman et al., 1998a;
		B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
		P/B	Reguero y García-Cubas, 1989;
52	Poliquetos Plataforma Continental	Q/B	Zetina-Rejón et al., 2004;
		Dieta	Zetina-Rejón et al., 2004;
		B	Zetina-Rejón et al., 2004;
53	Poliquetos Laguna de Alvarado	P/B	Escobar-Briones et al., 1997;
		Q/B	Manickchand-Heileman et al., 1998;
		Dieta	Manickchand -Heileman et al., 1998;
54	Bivalvos Plataforma Continental	B	Fauchald y Jumars, 1979; Wilson y Ruff, 1988;
		P/B	Calculada por el modelo
		Q/B	de la Cruz- Agüero, 1993;
55	Bivalves Laguna de Alvarado	Dieta	de la Cruz-Agüero, 1993;
		B	Fauchald y Jumars, 1979; Wilson y Ruff, 1988;
		P/B	Franco-López, 1991-1994; Theroux y Wigley, 1998;
56	Meiobentos Plataforma Continental	Q/B	Vidal-Hernández, 2000;
		Dieta	Vidal-Hernández, 2000;
		B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
57	Meiobentos Laguna de Alvarado	P/B	Reguero y García-Cubas, 1989;
		Q/B	Zetina-Rejón et al., 2004;
		Dieta	Zetina-Rejón et al. 2004;
58	Zooplancton Plataforma Continental	B	Zetina-Rejón et al. 2004;
		P/B	Escobar-Briones et al., 1997; Borja, 1998;
		Q/B	Manickchand-Heileman et al., 1998b;
59	Zooplankton Laguna de Alvarado	Dieta	Manickchand -Heileman et al., 1998b; Falcón, 1998; Okey 1999;
		B	Zimmerman et al., 1979; Manickchand -Heileman et al., 1998a;
		P/B	Winfield-Aguilar, 1999;
60	Fitoplancton Plataforma Continental	Q/B	Optiz, 1991; Manickchand-Heileman et al., 1998a;
		Dieta	Optiz 1991; Manickchy-Heileman et al. 1998a;
		B	Zimmerman et al., 1979; Winfield-Aguilar 1999;
61	Fitoplancton Laguna de Alvarado	P/B	Ortuño, 1998
		Q/B	Manickchand-Heileman et al., 1998a
		Dieta	Manickchand-Heileman et al., 1998a
62	Productores bentónicos Plataforma Continental	B	Roman, 1984;
		P/B	Calculada por el modelo
		Q/B	Vega-Cendejas et al., 1993;
63	Productores bentónicos Laguna de Alvarado	Dieta	Arreguín-Sánchez et al. 1993;
		B	Jefferson y Tester, 1989; Manickchand-Heileman et al., 1998;
		P/B	Calculado por el modelo; Flores-Coto y Méndez-Vargas, 1982;
64	Fauna de Acompañamiento Plataforma Continental	Q/B	Manickchand-Heileman et al. 1998a;
		Dieta	de la Lanza Espino y Lozano-Montes, 1993;
		B	Arreguín-Sánchez et al., 1993a;
65	Productores bentónicos Laguna de Alvarado	P/B	Calculado por modelo
		Q/B	Zieman et al., 1989; Vidal-Hernández, 2000;
		Dieta	Tovilla y García, 1990;
66	Fauna de Acompañamiento Plataforma Continental	B	Zieman et al., 1989; Kinney y Roman, 1998 ;
		P/B	Franco-López, 1991-1994; Palomino et al., 1996;
		Q/B	Vidal-Hernández, 2000;
67	Fauna de Acompañamiento Plataforma Continental	Dieta	Vidal-Hernández, 2000;
		B	Franco-López, 1991-1994; Vidal-Hernández, 2000;
		P/B	Vidal-Hernández, 2000;

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas para el modelo laguna-plataforma durante el periodo 1991-1996, en las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas. 1Grupos funcionales en la plataforma; 2Grupos funcionales en la laguna.

Presa / Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Mamíferos marinos ¹				0.001											
2 Mamíferos marinos ²				0.002											
3 Aves marinas ¹				0.001											
4 Tiburones ¹	0.007			0.008											
5 Rayas ¹				0.011											
6 Rayas ²				0.005											
7 Sierra ¹	0.029	0.027	0.011	0.099											
8 Chivatos ¹				0.091			0.115				0.11				0.445
9 Lenguados ¹	0.02														
10 Lenguados ²	0.001											0.042			
11 Corvinas ¹	0.121	0.078		0.093											
12 Corvinas ²	0.095	0.117													
13 Sardinas ¹	0.119	0.095	0.252	0.294			0.334				0.02				0.072
14 Sardinas ²	0.048	0.072	0.038				0.229				0.021				
15 Chiles ¹			0.005												
16 Serranidos ¹	0.005														
17 Jureles ¹	0.101	0.127	0.089	0.051			0.05								0.066
18 Jureles ²	0.052	0.113	0.094				0.103								
19 Peces puerco ¹		0.002		0.088											
20 Cintillas ¹				0.044											
21 Barracudas ¹				0.02											
22 Agujones ²				0.005											
23 Mariposas ¹	0.009			0.011											
24 Pargos ¹				0.002											0.014
25 Pargos ²															
26 Mojarras ¹															
27 Mojarras ²	0.012											0.019			
28 Sargos ¹			0.118			0.049									
29 Sargo ²		0.03				0.084					0.024				
30 Bagres ¹	0.006	0.051				0.018									
31 Bagres ²	0.006		0.095			0.042									

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1 Mamíferos marinos ¹															
2 Mamíferos marinos ²															
3 Aves marinas ¹															
4 Tiburones ¹															
5 Rayas ¹															
6 Rayas ²															
7 Sierra ¹															
8 Chivatos ¹					0.426	0.368									
9 Lenguados ¹					0.222										
10 Lenguados ²															
11 Corvinas ¹									0.011						
12 Corvinas ²							0.088		0.011						
13 Sardinas ¹									0.012						
14 Sardinas ²						0.25	0.309								0.157
15 Chiles ¹															
16 Serranidos ¹										0.012					
17 Jureles ¹															
18 Jureles ²															
19 Peces puercos ¹															
20 Cintillas ¹															
21 Barracudas ¹															
22 Agujones ²															
23 Mariposas ¹															
24 Pargos ¹										0.007					
25 Pargos ²															
26 Mojarra ¹															
27 Mojarra ²															0.02
28 Sargos ¹															
29 Sargo ²															
30 Bagres ¹															
31 Bagres ²															

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
1 Mamíferos marinos ¹															
2 Mamíferos marinos ²															
3 Aves marinas ¹															
4 Tiburones ¹															
5 Rayas ¹															
6 Rayas ²															
7 Sierra ¹															
8 Chivatos ¹						0.377									
9 Lenguados ¹										0.001			0.05		
10 Lenguados ²															
11 Corvinas ¹															
12 Corvinas ²															
13 Sardinas ¹		0.073								0.049	0.43	0.129			
14 Sardinas ²		0.027	0.058												
15 Chiles ¹															
16 Serranidos ¹															
17 Jureles ¹										0.006					
18 Jureles ²										0.003					
19 Peces puercos ¹															
20 Cintillas ¹															
21 Barracudas ¹															
22 Agujones ²															
23 Mariposas ¹															
24 Pargos ¹											0.011				
25 Pargos ²											0.005				
26 Mojarra ¹						0.125									
27 Mojarra ²			0.097	0.126	0.269										
28 Sargos ¹															
29 Sargo ²			0.001	0.006											
30 Bagres ¹															
31 Bagres ²	0.01														0.071

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
1 Mamíferos marinos ¹														
2 Mamíferos marinos ²														
3 Aves marinas ¹														
4 Tiburones ¹														
5 Rayas ¹														
6 Rayas ²														
7 Sierra ¹														
8 Chivatos ¹														
9 Lenguados ¹														
10 Lenguados ²														
11 Corvinas ¹														
12 Corvinas ²														
13 Sardinas ¹														
14 Sardinas ²														
15 Chiles ¹														
16 Serranidos ¹														
17 Jureles ¹														
18 Jureles ²														
19 Peces puerco ¹														
20 Cintillas ¹														
21 Barracudas ¹														
22 Agujones ²														
23 Mariposas ¹														
24 Pargos ¹														
25 Pargos ²														
26 Mojarra ¹														
27 Mojarra ²														
28 Sargos ¹														
29 Sargo ²														
30 Bagres ¹														
31 Bagres ²														

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
32 Robalos ¹	0.001														
33 Robalos ²	0.007														
34 Lisas ¹	0.155	0.053	0.043	0.044											
35 Lisas ²		0.181													
36 Burritos ¹	0.029			0.093											
37 Morenas ¹				0.004											
38 Peces sapo ¹					0.009										
39 Peces sapo ²															
40 Guavinas ²															
41 Otros peces ¹	0.005			0.033			0.113		0.005						0.074
42 Calamar ¹	0.096						0.057								0.23
43 Pulpo ¹															0.037
44 Jaibas ¹								0.01	0.009		0.011				
45 Jaibas ²									0.03		0.024	0.033			
46 Camarón ¹								0.01	0.047		0.042				
47 Camarón ²	0.007								0.012	0.093	0.066	0.078			
48 Otros crustáceos ¹								0.296	0.056	0.094	0.117				
49 Equinodermos ¹								0.004	0.004						
50 Gasterópodos ¹								0.004	0.029		0.005				
51 Gasterópodos ²										0.019	0.01	0.074			
52 Gusanos ¹								0.085	0.25		0.061				
53 Gusanos ²									0.112	0.211	0.011	0.166			
54 Bivalvos ¹					0.421	0.039		0.071	0.026		0.049				
55 Bivalvos ²															
56 Meiobentos ¹															
57 Meiobentos ²															
58 Zooplancton ¹															
59 Zooplancton ²															
60 Fitoplancton ¹															
61 Fitoplancton ²															
62 Productores bentónicos ²															

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
32 Robalos ¹															
33 Robalos ²															
34 Lisas ¹	0.06														
35 Lisas ²															
36 Burritos ¹															
37 Morenas ¹															
38 Peces sapo ¹															
39 Peces sapo ²															
40 Guavinas ²							0.096			0.007					
41 Otros peces ¹	0.117					0.05		0.114							
42 Calamar ¹	0.235				0.078	0.208									
43 Pulpo ¹	0.224				0.016										
44 Jaibas ¹	0.03			0.022				0.192	0.158		0.006				0.104
45 Jaibas ²							0.077		0.033	0.152					
46 Camarón ¹	0.173							0.206	0.084		0.004		0.041		0.081
47 Camarón ²							0.057		0.046	0.087				0.185	
48 Otros crustáceos ¹							0.161	0.111	0.074		0.016		0.091		0.063
49 Equinodermos ¹								0.045			0.004			0.005	
50 Gasterópodos ¹		0.088						0.01			0.153				0.052
51 Gasterópodos ²			0.144									0.004			
52 Gusanos ¹		0.01		0.182				0.012			0.124		0.205		0.145
53 Gusanos ²			0.011					0.035		0.223		0.012		0.291	
54 Bivalvos ¹		0.051		0.047				0.005							0.129
55 Bivalvos ²															
56 Meiobentos ¹															
57 Meiobentos ²															
58 Zooplancton ¹															
59 Zooplancton ²															
60 Fitoplancton ¹															
61 Fitoplancton ²															
62 Productores bentónicos ²															

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
Presa / Depredador															
32 Robalos ¹															
33 Robalos ²	0.001	0.006													
34 Lisas ¹															
35 Lisas ²	0.01	0.071													
36 Burritos ¹															
37 Morenas ¹															
38 Peces sapo ¹															
39 Peces sapo ²			0.023												
40 Guavinas ²						0.14					0.006				
41 Otros peces ¹															
42 Calamar ¹															
43 Pulpo ¹			0.052												
44 Jaibas ¹	0.001		0.036							0.001					
45 Jaibas ²		0.012					0.029				0.005		0.047		
46 Camarón ¹					0.069		0.094					0.046	0.012		
47 Camarón ²					0.289		0.24						0.005		
48 Otros crustáceos ¹		0.117				0.014							0.005	0.004	
49 Equinodermos ¹	0.004	0.128	0.119						0.058				0.032	0.009	0.072
50 Gasterópodos ¹		0.153	0.046		0.111	0.106									
51 Gasterópodos ²	0.055	0.118	0.32		0.154	0.104		0.066					0.103		0.063
52 Gusanos ¹		0.119									0.115		0.107		
53 Gusanos ²						0.123					0.047		0.056		
54 Bivalvos ¹															
55 Bivalvos ²	0.092							0.027	0.031						
56 Meiobentos ¹								0.048			0.094				
57 Meiobentos ²	0.058								0.19	0.026					
58 Zooplancton ¹											0.1				
59 Zooplancton ²															0.206
60 Fitoplancton ¹															
61 Fitoplancton ²															
62 Productores bentónicos ²															

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

Presa / Depredador	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
32 Robalos ¹														
33 Robalos ²														
34 Lisas ¹														
35 Lisas ²														
36 Burritos ¹														
37 Morenas ¹														
38 Peces sapo ¹														
39 Peces sapo ²														
40 Guavinas ²														
41 Otros peces ¹														
42 Calamar ¹														
43 Pulpo ¹														
44 Jaibas ¹														
45 Jaibas ²														
46 Camarón ¹														
47 Camarón ²														
48 Otros crustáceos ¹				0.007										
49 Equinodermos ¹			0.005	0.029										
50 Gasterópodos ¹			0.035	0.028										
51 Gasterópodos ²			0.011	0.04	0.053									
52 Gusanos ¹			0.002	0.063										
53 Gusanos ²														
54 Bivalvos ¹														
55 Bivalvos ²														
56 Meiobentos ¹	0.158			0.261	0.054									
57 Meiobentos ²		0.058		0.048	0.146									
58 Zooplanc-ton ¹														
59 Zooplanc-ton ²														
60 Fitoplanc-ton ¹														
61 Fitoplanc-ton ²														
62 Productores bentónicos ²														

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Presa / Depredador															
63 Productores bentónicos ¹															
64 Descartes ¹	0.07	0.053	0.077								0.01	0.012			
65 Detrito ¹								0.227	0.109	0.112	0.235	0.107	0.01	0.008	
66 Detrito ²															

10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Presa / Depredador															
63 Productores bentónicos ¹				0.185							0.009	0.023			
64 Descartes ¹	0.03				0.054							0.099		0.076	
65 Detrito ¹				0.098						0.518		0.141		0.172	
66 Detrito ²											0.542		0.123		

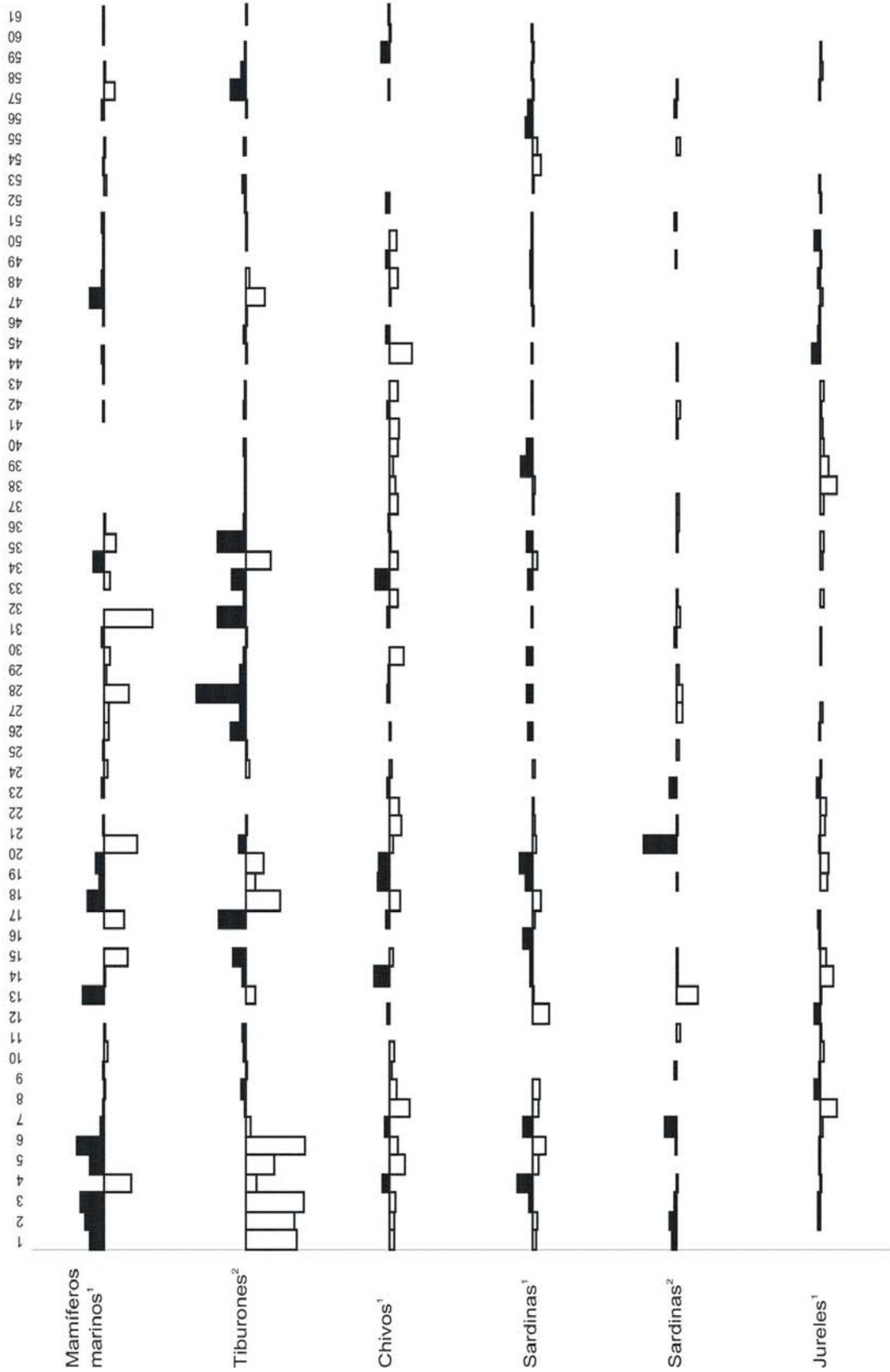
10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
Presa / Depredador															
63 Productores bentónicos ¹	0.015													0.008	
64 Descartes ¹	0.024						0.243				0.081		0.217	0.061	
65 Detrito ¹	0.139			0.896	0.065			0.218			0.157			0.684	
66 Detrito ²	0.14			0.049	0.859				0.144	0.629	0.079				0.587

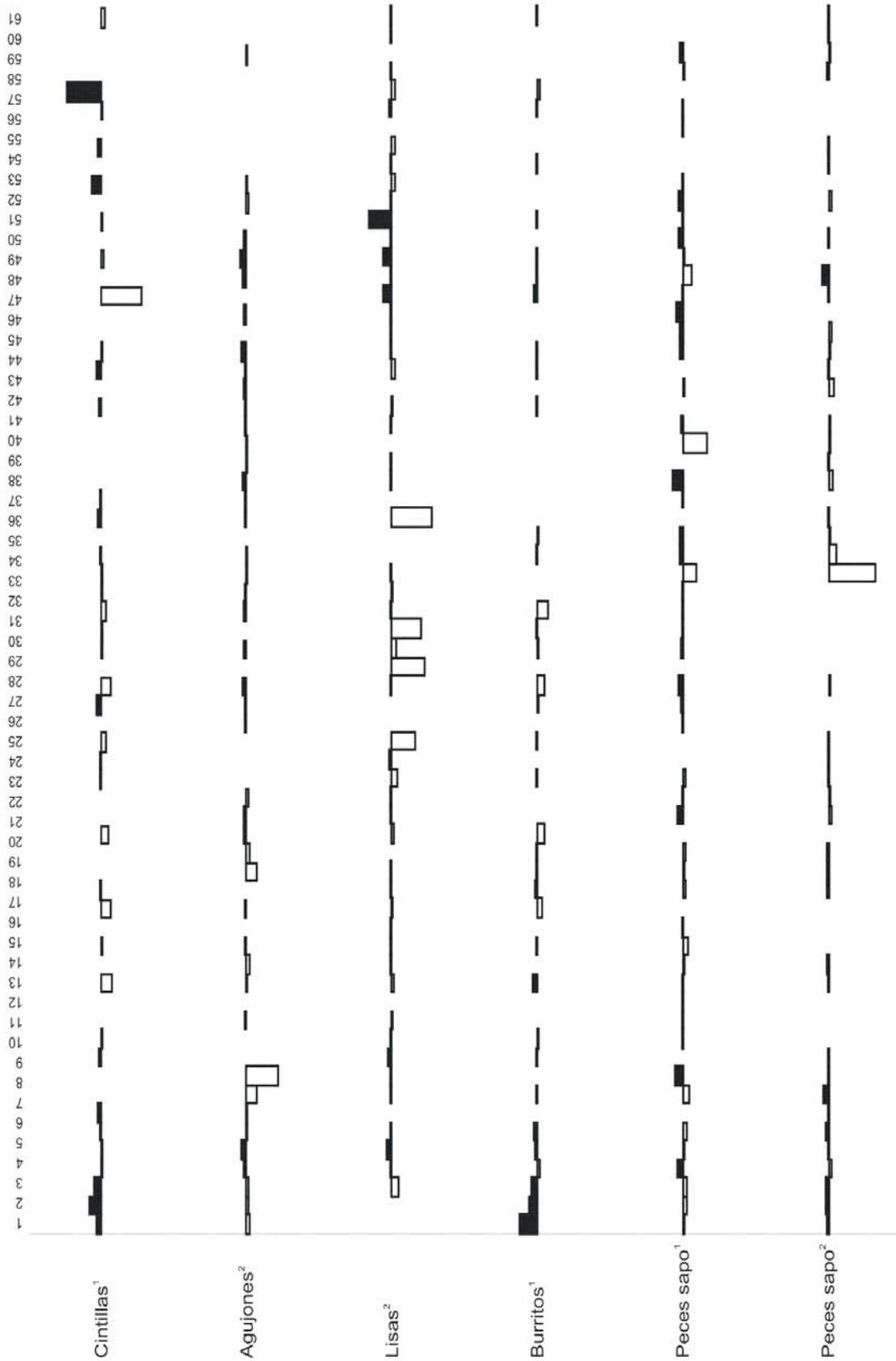
10.2 ANEXO 2. Matriz de dietas (continuación)...

	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Presa / Depredador														
63 Productores bentónicos ¹				0.043										
64 Descartes ¹			0.092	0.262										
65 Detrito ¹	0.378	0.458	0.114	0.279	0.194		0.801		0.657	0.894		0.056	0.176	
66 Detrito ²			0.426			0.439		0.686		0.382		0.933		

10.3 Anexo 3. Representación de los impactos tróficos mezclados entre los grupos biológicos del sistema laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz. Las barras negras son equivalentes a efectos positivos, las barras blancas representan efectos negativos.



10.3 Anexo 3. Representación de los impactos tróficos mezclados entre los grupos biológicos del sistema laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz. Las barras negras son equivalentes a efectos positivos, las barras blancas representan efectos negativos.



10.3 Anexo 3. Representación de los impactos tróficos mezclados entre los grupos biológicos del sistema laguna-plataforma de Alvarado, Veracruz. Las barras negras son equivalentes a efectos positivos, las barras blancas representan efectos negativos.

