

INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**EFFECTO DE LA PESCA DE ARRASTRE DE
CAMARÓN SOBRE LA RESILIENCIA DEL
ECOSISTEMA DEL SUR DEL GOLFO DE
CALIFORNIA**

TESIS

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

PRESENTA

IK RODRÍGUEZ VITE

LA PAZ, B.C.S., JULIO DE 2020



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 06 del mes de Julio

del 2020 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS para examinar la tesis titulada:

"Efecto de la Pesca de Arrastre de Camarón sobre la Resiliencia del Ecosistema del sur del Golfo de California" del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	RODRIGUEZ	Apellido Materno:	VITE	Nombre (s):	IK
-------------------	-----------	-------------------	------	-------------	----

Número de registro: A 1 8 0 5 3 2

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 8 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**


JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN: El documento de tesis mostró sólo 8% de similitud al extraerse bibliografía y coincidencias menores a 10 palabras. En su contexto representa un trabajo con un aceptable grado de originalidad. Se anexa reporte de Turnitin Similarity.

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

"SATISFACE LOS REQUISITOS SEÑALADOS POR LAS DISPOSICIONES REGLAMENTARIAS VIGENTES"

COMISIÓN REVISORA DE TESIS


DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ
Director de tesis
Nombre completo y firma


DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN
Nombre completo y firma


DR. PABLO DEL MONTE LUNA
Nombre completo y firma


DR. JOSÉ TRINIDAD NIETO NAVARRO
Nombre completo y firma


DR. JUAN GABRIEL DÍAZ URIBE
Nombre completo y firma

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO
Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 06 del mes de Julio del año 2020

El (la) que suscribe BIÓL. IK RODRÍGUEZ VITE Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro A180532 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"Efecto de la Pesca de Arrastre de Camarón sobre la Resiliencia del Ecosistema del sur
del golfo de california"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

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

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

BIÓL. IK RODRÍGUEZ VITE

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) a través del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por brindarme la oportunidad de continuar con mi formación académica. Asimismo agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el estímulo económico otorgado durante la duración del programa.

Al Dr. Francisco Arreguín Sánchez por la dirección de esta tesis, las enseñanzas impartidas y el tiempo dedicado; pero sobre todo por la amistad y el gran apoyo académico y personal recibido.

Al Comité tutorial: Dr. Manuel Jesús Zetina Rejón, Dr. Pablo del Monte Luna, Dr. José Trinidad Nieto Navarro y Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe, quienes revisaron cuidadosamente este trabajo y ofrecieron oportunos comentarios y sugerencias. Mi sincero agradecimiento y admiración.

A mis padres, Rubén Rodríguez y Griselda Vite, por ser parte fundamental en mi vida y brindarme su total apoyo. A mis hermanos, Ixcheel, Itzman, Karla y Mayela, por su cariño y apoyo incondicional. A mi querida tía Irma, por estar siempre presente. A mi abuela, Celerina Alvarado† con especial dedicación. Asimismo agradezco a Agustín Sánchez, Blanca Torres y familia, por la confianza y el apoyo.

Finalmente, un agradecimiento especial a mi compañera de vida, Magalli, por ser parte importante de este logro académico y personal. Gracias por el esfuerzo y sacrificio que hiciste para que pudiera lograr esto. Gracias por tu amor, comprensión y paciencia.

INDICE

LISTADO DE FIGURAS	6
LISTADO DE TABLAS	6
GLOSARIO	7
RESUMEN	10
ABSTRACT	11
1. INTRODUCCIÓN	12
2. ANTECEDENTES	15
3. JUSTIFICACIÓN	16
4. HIPÓTESIS	17
5. OBJETIVOS	17
5.1 General	17
5.2 Particulares	17
6. MÉTODOS	18
6.1 Área de estudio.....	18
6.2 Modelo del ecosistema	19
6.3 Escenarios de pesca y simulaciones temporales	22
6.4 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca.....	23
6.5 Resiliencia de los escenarios de pesca	24
6.6 Análisis estadísticos.....	25
7. RESULTADOS	25
7.1 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca.....	25
7.2 Resiliencia de los escenarios de pesca	29
8. DISCUSIÓN	32
8.1 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca.....	32
8.2 Resiliencia de los escenarios de pesca	36
9. CONCLUSIONES	41
10. LITERATURA CITADA	42
11. ANEXOS	60

LISTADO DE FIGURAS

Fig. 1. Área de estudio correspondiente al modelo del ecosistema del sur del Golfo de California.	19
Fig. 2. Tendencias históricas de modularidad de seis escenarios de pesca derivados del modelo Ecopath desarrollados en el presente estudio para el ecosistema del sur del Golfo de California. a) Valores originales de modularidad. b) Valores escalados (entre 0 y 1 con respecto al valor máximo de resiliencia reportado para todos los escenarios). Las líneas sólidas representan los escenarios de pesca propuestos (Tabla 1). La línea punteada representa los factores ambientales forzantes (índice BEST).	29
Fig. 3. Tendencias históricas de resiliencia de seis escenarios de pesca derivados del modelo Ecopath desarrollados en el presente estudio para el ecosistema del sur del Golfo de California. a) Valores originales de resiliencia. b) Valores escalados (entre 0 y 1 con respecto al valor máximo de resiliencia reportado para todos los escenarios). Las líneas sólidas representan los escenarios de pesca propuestos (Tabla 1). La línea punteada representa los factores ambientales forzantes (índice BEST).	31

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Escenarios de pesca para las simulaciones temporales. 1	23
Tabla 2. Indicadores y estadísticas del ecosistema para los seis escenarios de pesca considerados durante el año base (2006). 2.....	26
Tabla 3. Series de tiempo de modularidad (M) y resiliencia (R) para los seis escenarios de pesca (periodo 2000–2012). 3	28

GLOSARIO

Arte de pesca: instrumento utilizado para pescar, o equipo con el cual se realiza la captura de las especies objetivo. Cada uno de estos artes puede tener múltiples configuraciones ([Restrepo 1999](#)).

Asimilación: material ingerido utilizado para la elaboración de tejido nuevo (producción) y gasto metabólico asociado (respiración). Todo el material ingerido que no es evacuado ([Wetzel 1995](#)).

Biomasa: cantidad de materia viva por unidad de área y tiempo ([Jørgensen & Fath 2008](#)).

Captura incidental (Bycatch): organismos no objetivo de la captura (aunque puede incluir material inerte). Una fracción de ella puede ser aprovechada. Habitualmente se desecha al mar muerta o moribunda (descartes) ([Eayrs 2007](#)).

Cascada trófica: efecto trófico indirecto ocasionado por las relaciones depredador-presa, que alteran la abundancia, biomasa o productividad de una población ([Ripple et al. 2016](#)).

Consumo: suma del crecimiento somático y gonadal, costos metabólicos y productos de desecho ([Christensen et al. 2000](#)).

Dispositivo reductor de capturas incidentales: modificación a la red diseñada para reducir la captura incidental, como dispositivos excluidores de tortugas (y organismos grandes) y peces, o modificaciones en el diseño de red y lastres (relinga inferior) ([Eayrs 2007](#), [FAO 2014](#)).

Ecopath con Ecosim: software de modelación que permite representar ecosistemas a partir de modelos tróficos estáticos. Se basa en los flujos balanceados de biomasa entre sus componentes (Ecopath), y permite desarrollar simulaciones de escenarios pesqueros y ambientales, y registrar los efectos en el ecosistema (Ecosim) ([Walters et al. 1997](#)).

Ecosistema: sistema funcional constituido por comunidades biológicas en interacción con el ambiente físico (Odum & Barrett 2006).

Eficiencia ecotrófica: fracción de la producción de un grupo que fluye a través de la trama trófica o que es exportada del sistema (Christensen *et al.* 2000).

Especies no objetivo: especies para las cuales el arte de pesca no fue específicamente diseñado y lanzado. Pueden o no tener valor comercial (García 2009).

Estabilidad: Capacidad de los ecosistemas para mantener su estructura y funcionamiento de manera inalterable frente a las tensiones del medio (estabilidad por resistencia); o para recuperarse pasada la perturbación (estabilidad por elasticidad) (Grimm *et al.* 1992).

Estructura: representa la comunidad biológica y el medio ambiente de un ecosistema (Weathers *et al.* 2013).

Flujo: vector de energía (biomasa) que describe una trayectoria y una magnitud para cada compartimiento dentro de la red trófica; por ejemplo, la trayectoria depende del consumo, respiración, y exportación por migración y pesca; mientras que la magnitud, depende del consumo y de la eficiencia de transferencia (Barnes *et al.* 2018).

Grupo funcional: grupo de especies con características ecológicas similares (dieta, tamaño, uso del hábitat y comportamiento) (Christensen *et al.* 1992, Walker 1992).

Madurez ecológica: etapa final en la sucesión ecológica de los ecosistemas que se alcanza después de haber pasado por diferentes etapas intermedias (seriales) que involucran cambios en la estructura (Odum & Barret 2006).

Modelo: representación abstracta–simplificada de la realidad enfocada en destacar sus atributos funcionales y componentes estructurales más evidentes (Odum *et. al.* 2006).

Perturbación: evento externo y puntual en el tiempo que modifica las características estructurales o funcionales de un sistema (Rykiel 1985).

Productividad: tasa de contribución de energía desde el nivel anterior ([Lindeman 1942](#)).

Red de arrastre de fondo: red de malla que se arrastra por fondo marino para capturar diferentes especies de peces e invertebrados (generalmente camarón). Durante la pesca, la boca de la red se abre por la fuerza del agua que choca con dos estructuras pesadas denominadas puertas (de madera o metal). La parte inferior de la red se mantiene en el fondo con pesos (relinga inferior) y la flotación en la parte superior se mantiene con flotadores (relinga superior) ([Eayrs 2007](#), [FAO 2014](#)).

Red trófica: estructura entrelazada compuesta por organismos relacionados entre sí mediante relaciones alimenticias depredador–presa ([Smith & Smith 2009](#)).

Resiliencia ecosistémica: potencial del ecosistema para recuperarse y conservar sus estructuras comunitarias y procesos ecológicos tras el cese de una perturbación ([DeAngelis 1980](#), [Grimm et. al. 1992](#), [Pimm 1992](#), [Seitz 1994](#)).

Resiliencia: capacidad de los sistemas complejos para retener su funcionalidad básica y recuperarse rápidamente de grandes afectaciones ([Li et al. 2019](#)).

Serie bivariada EnSo (índice BEST): Serie temporal que integra el fenómeno ENSO (el Índice de Oscilación del Sur) y el fenómeno Nino 3.4 ([Smith & Sardeshmukh 2000](#)).

Selectividad: propiedad de un arte de pesca para capturar un rango de tallas de una especie objetivo ([Garcia 2009](#)).

Vulnerabilidad: propensión de todo sistema a sufrir un daño por exposición a un agente estresor externo ([Ricker 1975](#)).

RESUMEN

La resiliencia de un ecosistema se relaciona con la abundancia de las especies que lo integran y con la intensidad con la que éstas se relacionan entre sí. La pesca de arrastre de camarón con redes poco selectivas, podría impactar dicha resiliencia a través de la captura incidental de especies no objetivo en razón de 1:10 y la alteración los hábitats bentónicos. En el sur del Golfo de California, México, se diseñó y probó un prototipo de red de arrastre que reduce significativamente la magnitud de la captura incidental. Sin embargo, no se ha explorado el efecto de su implementación en la de resiliencia de este ecosistema. En este trabajo se simuló los efectos en el ecosistema de la implementación del prototipo de arrastre a nivel comercial. Se examinó la respuesta de un indicador de resiliencia del ecosistema, basado en el balance oferta–demanda de energía, en seis escenarios de arrastre que consideran el uso de la red convencional y la prototipo; se incorporó también el efecto de la pesca de escama ribereña. Los escenarios se desarrollaron en un modelo trófico de balance de masas tipo Ecopath con Ecosim. Los resultados sugieren que la implementación de la red prototipo en la pesquería de camarón, no modifica significativamente la resiliencia derivada del modelo ni modifica sus propiedades estructurales–funcionales. De hecho, se encontró que el uso actual de las redes convencionales conserva la resiliencia. En comparación, la pesca de escama ribereña indujo una mayor variabilidad en la resiliencia. Se sugiere que la pesca de arrastre de camarón opera a niveles sustentables, ocasionando un impacto moderado sobre el ecosistema en términos de los grupos capturados incidentalmente con niveles tróficos bajos, y sobre productores primarios. Este hallazgo puede estar relacionado con el tipo control de bottom–up imperante en este ecosistema. Estos resultados podrían ser de interés para efectos de manejo en un contexto precautorio y contribuyen al debate en curso sobre los efectos de la pesca de arrastre de camarón en la sostenibilidad de los ecosistemas.

Palabras clave: pesca de arrastre de camarón, Ecopath con Ecosim, resiliencia, flujos de energía, ecosistemas.

ABSTRACT

Ecosystem's resilience is related to the abundance of the species that comprise it and with the intensity with which they are related to each other. Shrimp trawling with non selective nets could impact such resilience through 1:10 bycatch of non-target species and alteration of benthic habitats. In the southern Gulf of California, Mexico, a trawl prototype was designed and tested that significantly reduces the magnitude of bycatch. However, the effect of its implementation on the resilience of this ecosystem has not been explored. This work simulated the effects on the ecosystem of the implementation of the trawl prototype at a commercial level. The response of an ecosystem resilience indicator, based on the energy supply-demand balance, was examined in six trawling scenarios that consider the use of the traditional network and the prototype; The effect of small scale fishing was also incorporated. The scenarios were developed in an Ecopath-type trophic mass balance model with Ecosim. The results suggest that the implementation of the prototype network in the shrimp fishery does not significantly modify the resilience derived from the model or modify its structural-functional properties. In fact, the current use of traditional networks was found to preserve resilience. In comparison, small scale fishing induced greater variability in resilience. It is suggested that shrimp trawl fisheries operate at sustainable levels, causing a moderate impact on the ecosystem in terms of groups incidentally caught at low trophic levels, and on primary producers. This finding may be related to the type of bottom-up control prevailing in this ecosystem. These results could be of interest for management effects in a precautionary context and contribute to the ongoing debate on the effects of shrimp trawling on the sustainability of ecosystems.

Key words: shrimp trawling, Ecopath with Ecosim, resilience, energy flows, ecosystem.

1. INTRODUCCIÓN

Las redes de arrastre de fondo tradicionales utilizadas para la captura de camarón, provocan alteraciones en los hábitats marinos que, de manera conjunta o individual, pueden modificar procesos clave de estructuración y funcionamiento de los ecosistemas (Jennings & Kaiser 1998, Kaiser *et al.* 2002, 2006). Por ejemplo, la diversidad taxonómica y funcional, la organización de la red trófica y el reciclaje de nutrientes, pueden ser alterados por los efectos de la captura incidental de especies no objetivo, los disturbios físicos en los fondos y los impactos sobre las comunidades bentónicas (Buhl-Mortensen 2016, 2017, Mangano *et al.* 2017, Luczkovich *et al.* 2018, Tiano *et al.* 2019).

La teoría ecológica señala que los ecosistemas cuentan con la capacidad para absorber perturbaciones como éstas, y reorganizarse, a fin de mantener su identidad estructural y funcional; conocida como dominio de equilibrio estable (Holling & Gunderson 2001). Esta capacidad, llamada resiliencia, es controlada por un conjunto de procesos clave que, en sistemas arrastrados, experimentan constantes alteraciones por las redes camaroneras (e.g. diversidad y abundancia de especies en la red trófica, fuerza de interacción entre éstas y reciclado de energía; DeAngelis *et al.* 1989, Chapin *et al.* 1997, Vallina *et al.* 2011). Dicho esto, la pesca de arrastre de camarón puede significar un reductor para la resiliencia de los ecosistemas.

Tomando en cuenta lo anterior, una disminución en la resiliencia del ecosistema podría derivar en un cambio de régimen (pérdida del dominio de equilibrio estable; Beisner *et al.* 2003), que compromete el aprovechamiento sostenible de los recursos pesqueros y aumenta la vulnerabilidad del sistema a perturbaciones de gran escala (e.g. cambio climático, huracanes o derrames de petróleo) (Holling 2001, Gunderson & Pritchard 2002, Biggs *et al.* 2012, Oliver *et al.* 2015). En estos casos, la simple eliminación de las perturbaciones que condujeron al cambio de régimen puede ser insuficiente para devolver al ecosistema a las condiciones de equilibrio estable (Scheffer *et al.* 2001).

Los nuevos esquemas de ordenación pesquera, dentro del marco de manejo ecosistémico de las pesquerías, impulsan el desarrollo de innovaciones tecnológicas en redes de arrastre de camarón para mitigar sus efectos, con énfasis en aquellas que reduzcan la captura incidental por considerarse el impacto ecológico de mayor cobertura ([Broadhurst 2000](#), [Eayrs 2007](#), [O'Neill et al. 2019](#)). Así, la implementación de dispositivos reductores de la captura incidental, la adopción de nuevas tecnologías (e.g. redes foto-eléctricas), sustitución de materiales de construcción por elementos más livianos y modificaciones en los diseños tradicionales de las redes han permitido reducir el problema ([Broadhurst 2006](#), [Hannah et al. 2015](#), [McHugh et al. 2017](#), [Vieira et al. 2017](#), [Depestele et al. 2018](#), [Winger et al. 2018](#)). No obstante, es necesario conocer los efectos de implementar las innovaciones a las redes de arrastre, en particular respecto a su desempeño para conservar o favorecer la resiliencia ([FAO 2003](#), [Hughes et al. 2005](#), [Defeo 2015](#)).

En el sur del Golfo de California, la pesquería de arrastre de camarón es una de las más importantes del país ([CONAPESCA 2013](#)). La pesquería, compuesta por una flota de 474 embarcaciones mayores (eslora superior a 10 m y autonomía mínima de 20 días en altamar), utiliza un sistema doble de redes de arrastre de fondo, generalmente tipo Buzo (Anexo 6), equipadas con excluidores de tortugas y de peces ([Carta Nacional Pesquera 2017](#)). Este diseño no produce más alteraciones en fondos blandos que los propios procesos oceanográficos de la zona ([Sánchez et al. 2009](#), [Villaseñor-Talavera 2012](#)) empero, reporta una relación promedio camarón: fauna acompañante del camarón (FAC) de 1:10 ([López-Martínez et al. 2012](#)). La FAC está compuesta por peces e invertebrados, algunos de valor comercial para la pesca de escama ribereña, incluyendo organismos juveniles (< 5 cm; [Amezcuca et al. 2005, 2009](#), [López-Martínez et al. 2010](#), [Rábago-Quiroz et al. 2012](#)). Esto podría reducir el stock reproductivo y facilitar la sobrepesca de los recursos, en ambos casos con consecuencias negativas para la resiliencia del ecosistema ([Caddy 2007](#)).

En el marco del proyecto “Impacto de redes de arrastre en ecosistemas bentónicos del estado de Nayarit”, coordinado por la Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera (ENIP) de la Universidad Autónoma de Nayarit (UAN) y el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional (IPN), se diseñó y probó un prototipo de red de arrastre camaronera (ENIP90NN) en el sur del Golfo de California durante la temporada de pesca de camarón 2006–2007. El proyecto fue coordinado por la Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera (ENIP) de la Universidad Autónoma de Nayarit (UAN) y el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional (IPN).

La red prototipo posee una doble relinga inferior y un excluidor de peces (tipo fisheye) como modificaciones (vid. Anexo 6, [Padilla 2012](#)). Se observó que el prototipo tuvo la misma eficiencia que la red tradicional en la captura de camarón, pero la magnitud de la captura incidental se redujo 50% en peces y 25% en invertebrados. A pesar de esto, aún se desconoce hasta qué punto la mejora tecnológica, si se implementa, podría reflejarse en la resiliencia del ecosistema. Por lo tanto, este trabajo tiene como objetivo evaluar, a través de escenarios de simulación de pesca, los posibles efectos que tendría implementar la red de arrastre prototipo ENIP90NN en la pesquería de camarón, sobre la resiliencia del ecosistema del sur del Golfo de California.

Para evaluar los efectos de las redes de arrastre tradicionales y la prototipo, el análisis de la estructura de la red trófica se combina con una medida de resiliencia ecosistémica basada en la redundancia de flujos de energía dentro de la red trófica ([Arreguín-Sánchez 2014](#)), y se explora el comportamiento del ecosistema, representado por un modelo trófico de balance de masas tipo Ecopath con Ecosim. Se diseñaron diferentes escenarios de simulación de pesca, que incluyen el uso de la red prototipo versus la que se usa actualmente. La hipótesis es que la implementación de la red prototipo en la pesquería de camarón de la región sur del Golfo de California, mantiene la resiliencia del ecosistema, como consecuencia de una reducción en la FAC.

2. ANTECEDENTES

En los últimos años se ha intentado determinar el impacto de las redes de arrastre tradicionales sobre el ecosistema del Golfo de California. Los esfuerzos se han orientado en evaluar los efectos sobre la biodiversidad y los fondos blandos, sin embargo, en ambos casos los hallazgos resultan poco concluyentes y dejan abierta la pregunta acerca del impacto real sobre el ecosistema en cuestión. Se ha explorado la relación camarón: FAC como un indicador del daño, pero se rechazó como estimador confiable tras reportar una alta variación espacio-temporal en todo el Golfo (de 1:5 a 1:15, [Chávez et al. 1972](#), [Romero 1978](#), [Yáñez-Arancibia 1984](#), [Pérez-Mellado 1985](#), [Villaseñor-Talavera 1997](#), [López-Martínez et al. 2012](#)). De forma paralela, también se han rechazado los efectos negativos de las redes sobre los fondos marinos, ya que si bien los disturbios son perceptibles, éstos se extinguen en periodos cortos (1–48 h) o son indistinguibles de los disturbios provocados por los procesos oceanográficos de la región ([Sánchez et al. 2009](#), [Padilla-Arredondo et al. 2012](#)). Respecto a las innovaciones tecnológicas, se han propuesto alternativas a los diseños de redes más usados en el Golfo (Fantasma, Volador, Semiportugués, Mixto y Buzo, [Secretaría de Pesca 1987](#)) con las cuales han logrado incrementar su selectividad y reducir los impactos sobre los fondos, evitando la captura de FAC en un 40% ([Heredia-Quevedo 2001](#), [Esparza 2003](#), [Villaseñor-Talavera 2012](#)). Sin embargo, en ningún caso las innovaciones se han implementado de forma ubicua en la pesquería regional de camarón. También se han utilizado herramientas de modelación de ecosistemas para entender los efectos de las redes. Modelos tipo Ecopath con Ecosim, sin embargo, todos atribuyen los efectos negativos en el ecosistema (disminución en los flujos internos de biomasa) a componente ambiental más que a la presión por pesca ([Hernández-Padilla 2012](#), [Tovar 2013](#)).

3. JUSTIFICACIÓN

En la actualidad, la resiliencia ha cobrado interés como elemento para el manejo de los ecosistemas marinos. Esto se debe a que esta capacidad se vincula de forma directa con el flujo de bienes y servicios proporcionados por los sistemas costeros y oceánicos (Truchy *et al.* 2015). Bajo este contexto, los objetivos actuales se dirigen hacia la reducción de la probabilidad de que una perturbación inusualmente severa o crónica altere las condiciones de equilibrio estable del ecosistema, al grado de conducirlo a un cambio de régimen no favorable para el aprovechamiento de los recursos, o a un tiempo de recuperación inusualmente largo (Standish *et al.* 2014, Lucash *et al.* 2017).

Lo anterior implica la búsqueda de medidas para la conservación adaptativa de los procesos clave en los que se basa la resiliencia (e.g. biodiversidad, reclutamiento poblacional; Folke *et al.* 2004, Tilman & Downing 1996). No obstante, a pesar de los impactos reconocidos de la pesca de arrastre de camarón, esta pesquería es una fuente indispensable de alimento y empleos para miles de personas en el mundo (Gillett 2008), por lo que la simple eliminación del arrastre en los ecosistemas, a fin de conservar la resiliencia, puede ser inviable. En respuesta parcial a la falta de nuevos métodos para sustituir a las redes de arrastre de fondo, se ha apostado a la innovación tecnológica en redes camaroneras para reducir los impactos de la pesquería, en algunos casos, con consecuencias positivas para la estabilidad del ecosistema (Naeem & Li 1997).

En México, existen antecedentes sobre el desarrollo de una red de arrastre camaronera prototipo que, en comparación con las tradicionales, tiene un menor impacto. Este prototipo denominado ENIP90NN (Padilla 2012), en operación a bordo de embarcaciones comerciales, ha mostrado una reducción de hasta 50% de los volúmenes de la captura incidental. Además, es de interés particular determinar cuál es el efecto de la pesca de arrastre convencional sobre la resiliencia del ecosistema del sur del Golfo de California; y cuánta de esta capacidad resiliente se recuperaría o se vería favorecida de implementarse el uso de una red modificada que retiene menor cantidad de FAC.

4. HIPÓTESIS

El uso de redes de arrastre tradicionales para la captura de camarón puede repercutir sobre la resiliencia del ecosistema a través de la captura de FAC, por lo que se espera que la implementación de la red camaronera prototipo ENIP90NN en la pesquería de arrastre de camarón frente a las costas del sur del Golfo de California, incrementará la resiliencia del ecosistema al reducir la magnitud de la captura incidental de FAC.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Evaluar los cambios en la resiliencia del ecosistema del sur del Golfo de California ante la implementación de un prototipo de red de arrastre (ENIP90NN) que reduce la magnitud de FAC, en comparación a la red tradicional.

5.2 Particulares

- Comparar los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema como consecuencia de implementar un red de arrastre con menor captura incidental.
- Cuantificar los cambios en la resiliencia del ecosistema como consecuencia de implementar un red de arrastre con menor captura incidental.

6. MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Comprende parte de la plataforma continental del Golfo de California, limitada al norte por el puerto de Mazatlán, Sinaloa y al sur por Playa Chila, Nayarit (Fig. 1). Muestra pendientes moderadas (Δ profundidad–longitud = 1: 290 m, Nieto-Navarro 2010), aguas generalmente cálidas (\bar{x} = 25.7 °C, superficie = 28–30 °C, fondo = 21–24 °C; Palacios-Hernández *et al.* 2002), salinidad de 34–35 UPS (Manjarrez-Acosta 2001) e influencia de los vientos del oeste y alisios (Sánchez-Santillán & De la Lanza-Espino 1994), que promueven algunas zonas de surgencias (Anónimo 1979). En ciertas temporadas, las características oceanográficas se ven afectadas por el Niño–Oscilación del Sur y la Oscilación Decadal del Pacífico (Mestas-Nuñez & Miller 2006, Páez-Osuna *et al.* 2016), lo que influye en la abundancia de algunos grupos del sistema (Sánchez-Velasco *et al.* 2002). La geomorfología costera incluye ríos (San Lorenzo, Elota, Piaxtla, Quelite, Presidio y Baluarte) que descargan sedimentos, materia orgánica y nutrientes a la costa; y sistemas lagunares estuarinos (Huizache–Caimanero, Teacapán–Agua Brava, Agua Grande, Cautla, Mexcaltitán) que utilizan diversas especies de camarones y peces como sitio de alimentación y resguardo temporal (Amezcuca-Linares 1996).

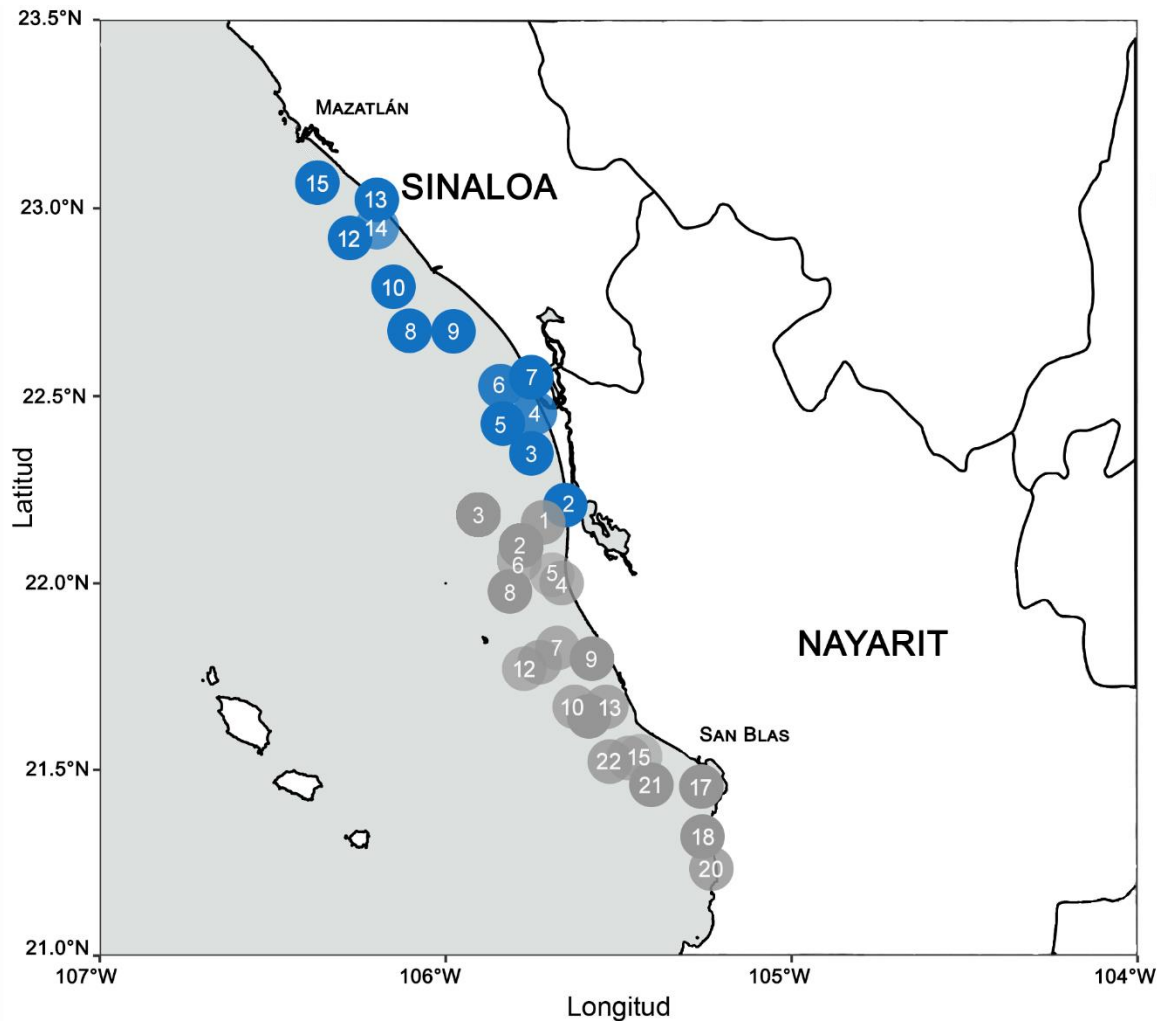


Fig. 1. Área de estudio correspondiente al modelo del ecosistema del sur del Golfo de California. Los círculos representan las estaciones de muestreo donde se probó la red de arrastre con las modificaciones para reducir las capturas incidentales (azul, primera campaña, gris segunda campaña; Padilla 2012).

6.2 Modelo del ecosistema

Se utilizó un modelo trófico con base en el enfoque Ecopath con Ecosim (Cuadro 1; Polovina 1984, Christensen & Pauly 1992, Walters *et al.* 1997) para representar el ecosistema del sur del Golfo de California (año base 2006). El presente modelo (vid. Anexo 1), modificado de Hernández-Padilla (2012), consideró 53 grupos funcionales nuevos, construidos a partir de la desagregación de grupos funcionales previos e inclusión de nuevas especies. Esto grupos nuevos presentan algún interés

ecológico o comercial y son susceptibles a la captura por redes de arrastre de camarón. Para la conformación de los grupos se utilizaron como criterios la abundancia, hábitos alimenticios, talla, hábitat y distribución de las especies (Salcido-Guevara & Arreguín-Sánchez 2007, Riofrio 2018). El modelo se construyó en la plataforma Ecopath con Ecosim versión 6.5 (disponible en: <http://www.ecopath.org>; Christensen & Walters 2004). Se incluyó un total de 90 grupos funcionales que representan la parte bentónica y la pelágica de la red trófica: 2 detritos (nivel trófico = 1), 2 productores primarios (nivel trófico = 1), 19 consumidores primarios (nivel trófico = 2.0–2.5), 49 consumidores secundarios (nivel trófico = 2.6–3.5) y 18 depredadores principales (nivel trófico > 3.5), interconectados entre sí a través de una matriz de dietas (vid. Anexo 3). El modelo también considera las dos pesquerías principales de la región (de escama ribereña y de arrastre de camarón).

Los parámetros ecológico–pesqueros contemplados para las ecuaciones que describen el balance energético se obtuvieron de estadísticas regionales de captura, relaciones empíricas, de otros estudios o modelos Ecopath y suposiciones informadas (vid. Anexo 2). Se verificó que estos valores estuvieran dentro de límites ecológicos y termodinámicos plausibles, aplicando los diagnósticos PREBAL (Link 2010), y se determinó su calidad mediante el índice pedigrí (Funtowicz & Ravetz 1990; 0.5 = aceptable, Morissette 2007). Finalmente, se verificó que la producción de cada grupo funcional equivaliera a la suma de sus pérdidas, ajustando de forma manual la matriz de dietas (Christensen *et al.* 2000) hasta cumplir los principios de balance de masas propuestos por Darwall *et al.* (2010).

Cuadro 1. Descripción del modelo Ecopath con Ecosim.

El modelo Ecopath (Christensen & Pauly 1992) consiste en un conjunto de ecuaciones lineales para cada grupo funcional (especie o conjunto de especies con características ecológicas similares) *i* que compone el ecosistema. Cada ecuación representa un balance energético entre los costos de producción y pérdida de energía en el ecosistema. Por tanto, la producción de cada grupo *i* se puede expresar mediante la ecuación lineal:

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

donde para un grupo i , B_i es biomasa; $\left(\frac{P}{B}\right)_i$ es la relación producción/ biomasa, que equivale al coeficiente de mortalidad total (Z), en condiciones de estado estacionario; EE_i es la eficiencia ecotrófica, que es la parte de la producción total que consumen los depredadores o se exporta fuera del sistema; B_j es la biomasa del depredador j ; $\left(\frac{Q}{B}\right)_j$ es la relación consumo/ biomasa del depredador j , que equivale a la cantidad de alimento ingerido por un grupo expresado con respecto a su propia biomasa en un periodo considerado; DC_{ji} es la proporción de presas i en la dieta del depredador j ; y Y_i es el valor de exportación, que en este trabajo equivale a las capturas comerciales. Los parámetros E_i y BA_i son la tasa neta de migración y la tasa de acumulación de biomasa, respectivamente (no empleados en este trabajo). Según la ecuación, los parámetros de entrada para cada grupo i del modelo incluyen B , $\left(\frac{P}{B}\right)$, $\left(\frac{Q}{B}\right)$ y EE . Debido a que la ecuación está en equilibrio, si se desconoce un parámetro, se puede estimar a partir de la resolución del sistema de ecuaciones lineales del modelo. Sin embargo, se requiere que la composición de la dieta DC_{ji} de todos los consumidores represente relaciones tróficas. Por su parte, el modelo Ecosim (Walters et al. 1997) consiste en la transformación del modelo Ecopath en una versión dinámica, cuyo cambio en la biomasa se puede expresar mediante la ecuación diferencial:

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

donde para un grupo i , $\frac{dB_i}{dt}$ es la tasa de cambio de biomasa en el tiempo; $f(B)$ es la producción en funcionamiento de la biomasa, si i es un productor primario. Cuando i es un consumidor entonces se tiene que:

$$f(B) = g_i \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$$

donde g_i es la eficiencia de conversión alimenticia; M_o es la mortalidad por causas que no son depredación ni pesca; $(F_i \cdot B_i)$ son las pérdidas por pesca; $C_{ij}(B_i, B_j)$ es la funcionamiento que predice el consumo del depredador j de sus presas i . Las tasas de consumo, $C_{ij}(B_i, B_j)$, se determinan en funcionamiento del concepto "arena de forrajeo" a partir de la siguiente ecuación:

$$C_{ij} = \frac{v_{ij} \cdot a_{ij} \cdot B_i \cdot P_j}{(2v_{ij} + a_{ij} + P_j)}$$

dónde v_{ij} es la tasa de intercambio de comportamiento entre estados vulnerable y no vulnerable de grupo i (vulnerabilidades, v , describen los flujos y el tipo de control trófico ascendente, intermedio o descendente entre depredador–presa); a_{ij} es la tasa de búsqueda efectiva del depredador j para la presa i ; B_i es la biomasa de la presa; y P_j es la abundancia del depredador j . Así, solo una porción de B_i es vulnerable a la depredación, siendo v_{ij} la probabilidad de que una unidad de presa sea consumida por una unidad de depredador. La ecuación básica de Ecosim permite inducir cambios en el valor de la mortalidad por pesca (F) de cualquier grupo para predecir dinámicamente la biomasa resultante de los efectos directos e indirectos

de la pesca, sobre los demás grupos del ecosistema. También, permite incorporar factores forzantes que afectan la biomasa del grupo especificado y cambios en v .

Para incorporar certidumbre a las simulaciones temporales (Heymans *et al.* 2014, 2016) el modelo base se calibró ingresando a Ecosim series independientes de abundancia relativa y esfuerzo de pesca de 15 grupos funcionales. También se incorporaron factores ambientales forzantes que regulan la abundancia relativa de algunos de estos grupos y de la productividad primaria (Castro-Ortiz & Lluch-Belda 2008, López-Martínez *et al.* 2008, Valencia-Gasti *et al.* 2015, Burgos 2018, Gómez 2019) para generar un periodo de simulación de 13 años (2000–2012; vid. Anexo 4). Estas condiciones fueron escaladas respecto a los valores del año base (2006) ya que representa al año promedio. El proceso de calibración generó una suma de cuadrados global para todos los grupos, la cual fue usada como una medida de bondad de ajuste (114.2, Heymans *et al.* 2016, Scott *et al.* 2016). Las vulnerabilidades se buscaron para cada grupo funcional del modelo base y la matriz resultante se conservó y utilizó para los seis escenarios de simulación de pesca.

6.3 Escenarios de pesca y simulaciones temporales

A partir del modelo inicial (escenario Base) se desarrollaron cinco escenarios de pesca relativos al tipo de red (tradicional y prototipo ENIP90NN) y la pesquería operante (de escama ribereña y de arrastre de camarón), para evaluar la respuesta del ecosistema y su resiliencia (Tabla 1). Para ello, se construyeron cinco modelos con ajustes en los parámetros B , $\left(\frac{P}{B}\right)$ (Pauly 1980) y F de los grupos funcionales sujetos a explotación. Para B , se incorporaron a las estimaciones originales la proporción de la captura incidental no retenida por el prototipo ENIP90NN (50% para peces y 25% para invertebrados, Padilla 2012), o la captura total correspondiente a cualquiera de las pesquerías eliminadas. El $\left(\frac{P}{B}\right)$ se redujo sustrayendo de la relación $\left(\frac{P}{B}\right)$ la proporción de F asociada a la captura por la red prototipo ENIP90NN, o su totalidad para cualquiera de las pesquerías eliminadas. Por último, se ajustó F a la

reportada por la red prototipo ENIP90NN (Padilla 2012) o se llevó a cero para cualquiera de las pesquerías eliminadas.

Tabla 1. Escenarios de pesca para las simulaciones temporales.

Escenario	Acrónimo	Descripción
1	Base	Se mantiene la pesca de escama ribereña y la pesca de arrastre de camarón, con redes poco selectivas.
2	Prototipo	Se mantiene la pesca de escama ribereña y la pesca de arrastre de camarón, con redes prototipo ENIP90NN.
3	Sin pesca	No hay ningún tipo de pesca, ni de escama ribereña ni de arrastre de camarón.
4	Solo escama	Se elimina totalmente la pesca de arrastre de camarón, pero se mantiene la pesca de escama ribereña.
5	Solo arrastre (rt)	Se elimina totalmente la pesca de escama ribereña, pero se mantiene la pesca de arrastre de camarón, con redes poco selectivas.
6	Solo arrastre (rp)	Se elimina totalmente la pesca de ribereña de escama, pero se mantiene la pesca de arrastre de camarón, con redes prototipo ENIP90NN.

6.4 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca

La estructura y funcionamiento del ecosistema que resultaron de los escenarios de pesca fueron descritos mediante índices ecológicos y atributos tróficos del ecosistema (proporcionados por Ecopath); y mediante la modularidad de la red trófica (Tablas 2 y 3). Ambos enfoques permiten detectar cambios en el ecosistema a través de variaciones en los flujos de biomasa entre sus componentes (Heymans *et al.* 2014, Fath & Scharler 2018) y cambios en la intensidad de los flujos dentro de las comunidades de la red trófica (Zetina-Rejón *et al.* 2015, Grilli *et al.* 2016). Ecopath cuantificó el Flujo total del sistema, que representa el tamaño del ecosistema en términos de flujos de biomasa, y de este total, la proporción dirigida a consumos, exportaciones, respiración y a detritus (sensu Ulanowicz 1986). Además, se calcularon índices relacionados con la madurez ecológica (sensu Odum 1969), conectividad (relación del número de enlaces tróficos existentes respecto al teórico posible; Gardner & Ashby 1970); omnivoría del sistema (distribución de las interacciones alimenticias entre los niveles tróficos; Christensen & Pauly 1993);

cociente producción primaria total/ respiración total (Odum 1971); y cociente biomasa total/ flujo total del sistema (biomasa total en relación con la energía disponible en el sistema, Odum 1971).

Adicionalmente, se realizó un análisis de modularidad para complementar la medida de resiliencia de los escenarios. Esto se debe a que la modularidad es una medida de la estructura de las redes que registra cómo la red se divide en subsistemas, y cómo las interacciones dentro estos subsistema son mucho más frecuentes que las que existen entre los subsistemas (Newman *et al.* 2004, Newman 2006). De esta forma, redes con alta modularidad que los efectos negativos queden aislados en los subsistemas conservando la resiliencia de los ecosistemas (Levin 1999, Levin & Lubchenco 2008).

6.5 Resiliencia de los escenarios de pesca

La respuesta de la resiliencia del ecosistema al uso de las redes de arrastre se evaluó siguiendo el enfoque descrito por Arreguín-Sánchez (2014). En este enfoque la resiliencia es equivalente al análisis de elasticidad costo–beneficio de la matriz de consumo en Ecopath, sobre la base de todos los flujos tróficos individuales entre los grupos funcionales. Para cada grupo funcional, la oferta de energía se representa como la suma de toda la depredación sobre el mismo grupo funcional; y la demanda de energía se describe como la suma de todos sus flujos de consumo derivados de otros grupos funcionales. La pendiente de la regresión lineal de la relación entre la demanda y la oferta representa un indicador de la redundancia de los flujos internos o, en otras palabras, la energía en reserva del sistema como una medida de resiliencia. Ya que la oferta (depredación) representa una pérdida de energía (biomasa) de las presas, se simboliza con un signo negativo. Cuando la pendiente tienda a valores negativos, mayor son los flujos de depredación dentro de la red trófica (menor resiliencia), mientras que valores positivos de la pendiente indican más vías de consumo (demanda) dentro de la red trófica (mayor resiliencia).

6.6 Análisis estadísticos

Todos los cálculos y estadísticos en este trabajo, exceptuando las medidas de estructura y funcionamiento del ecosistema proporcionadas por Ecopath, se obtuvieron en el ambiente de programación R versión 3.5.1, a través de la interfaz RStudio (R Core Team 2019). La modularidad se calculó con el algoritmo de búsqueda de subsistemas “fast greedy” del paquete “igraph” (Newman & Girvan 2004, Csardi & Nepusz 2015), que detecta compartimentos a través de la optimización directa de un puntaje de modularidad (Guimerà *et al.* 2007). La resiliencia se calculó con el algoritmo disponible en el Anexo 5, que sigue el enfoque descrito por Arreguín-Sánchez (2014). Ambas medidas se calcularon para cada escenario de pesca en un contexto histórico a partir de las matrices de consumo anuales para los 13 años de simulaciones (años 2000–2012, Tabla 3, Fig. 2 y 3).

Se realizaron análisis de varianza de una vía de clasificación (ANOVA) para encontrar diferencias entre las medidas de estructura y funcionamiento, modularidad y resiliencia derivadas de los escenarios de pesca. Posteriormente, en caso de donde se encontraron diferencias significativas en los resultados se efectuó una prueba pos-hoc de comparaciones múltiples de Duncan (Zar 1996). Para ello se utilizaron las paqueterías “MVN” (Korkmaz *et al.* 2014), “agricolae” (Mendiburu 2019), “dplyr” (Wickham *et al.* 2018) “multcomp” (Hothorn *et al.* 2008), “mvtnorm” (Genz *et al.* 2019), “scales” (Wickham 2018), “stats” (R Core Team 2019) y “MASS” (Venables & Ripley 2002).

7. RESULTADOS

7.1 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca

Los indicadores del ecosistema producidos por Ecopath se muestran en la Tabla 2 para todos los escenarios. El análisis estadístico no mostró diferencias significativas entre los escenarios para ninguno de los descriptores ($p > 0.05$). Los flujos totales de biomasa para el ecosistema (escenario Base) sumaron 24, 261 t/km²/año. De

estos, la mayoría se dirigen hacia detritos (40%), seguidos a exportaciones (34%). El resto se consumen dentro de la trama trófica (17%) y se disipan por respiración (9%).

A pesar del aumento en la biomasa general del sistema, producto de la implementación de la red prototipo o la eliminación de alguna de las pesquerías consideradas dentro del modelo, se conservó la proporción en los flujos de biomasa para el resto de los escenarios de pesca. La eficiencia bruta de las pesquerías fue baja (0.001%), y se orientó hacia consumidores secundarios de nivel superior en la trama trófica (nivel trófico $\bar{x} = 2.9$). El cociente Producción primaria total/ Respiración total fue alto (4.9), y el cociente Biomasa total/ Flujo total fue comparativamente bajo (0.02), indicando que el ecosistema podría estar lejos de la madurez. Esta idea se refuerza ya que el índice de conectancia mostró que solo el 11% de las conexiones tróficas posibles existen (0.11), en adición al bajo índice de omnivoría del sistema (0.16) lo que sugiere que la red trófica tiende a ser lineal. Para el resto de los escenarios de pesca los valores de conectividad y omnivoría se conservaron, y las medidas de madurez aumentaron en menos del 3%.

Tabla 2. Indicadores y estadísticas del ecosistema para los seis escenarios de pesca considerados durante el año base (2006).

Parámetro/Escenario	Base	Prototipo	Sin pesca	Solo escama	Solo arrastre (rt)	Solo arrastre (rp)
Suma de todo el consumo (ton/km ² /año)	4022	4049	4112	4104	4030	4085
Suma de todas las exportaciones (ton/km ² /año)	8365	8341	8294	8299	8359	8318
Suma de todos los flujos respiratorios (ton/km ² /año)	2094	2115	2159	2153	2101	2137
Suma de todos los flujos a los detritos (ton/km ² /año)	9779	9762	9746	9750	9775	9763
Flujo total del sistema (ton/km ² /año)	24261	24267	24311	24306	24265	24303
Suma de toda la producción (ton/km ² /año)	11575	11576	11582	11582	11575	11582
Nivel trófico promedio de las capturas (adimensional)	2.9	2.8	ND	3.0	2.9	2.8
Eficiencia bruta (captura / producción primaria neta)	0.001	0.001	ND	0.001	0.001	0.001
Producción primaria neta total (ton/km ² /año)	10452	10452	10452	10452	10452	10452
Producción primaria total / respiración total (adimensional)	4.9	4.9	4.8	4.8	4.9	4.8
Producción neta del sistema (ton/km ² /año)	8357	8337	8292	8299	8351	8314
Producción primaria total / biomasa total (adimensional)	24.29	24.06	23.72	23.78	24.23	23.95
Biomasa total / Flujo total (año)	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
Biomasa total incluyendo detritos (ton/km ² /año)	443	447	453	452	444	449
Biomasa total excluyendo detritos (ton/km ² /año)	430	434	441	440	431	436

Captura total (ton/km ² /año)	10.2	6.0	ND	1.0	9.2	5.0
Índice de conectividad (adimensional)	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11
Índice de omnivoría del sistema (adimensional)	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16
Modularidad (adimensional)	0.28	0.29	0.30	0.29	0.29	0.29

ND = dato no disponible.

La Fig. 2 muestra el desarrollo de la modularidad en el tiempo de simulación para los escenarios de pesca, y en la Tabla 3 se resumen los cálculos. La prueba de Duncan no mostró diferencias significativas en la modularidad entre los escenarios Base y Prototipo ($p = 0.89$), pero los escenarios Solo arrastre (rt) y Solo arrastre (rp) sí mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) respecto al escenario Sin pesca. La variación de esta medida fue pequeña para los seis escenarios, osciló entre un máximo de 0.35 (escenario Sin pesca, año 2009) y un mínimo de 0.28 (escenarios 1, 2, 4, 5 y 6; años 2001–2006 y 2010–2011). La mayor variación la presentaron los escenarios Base, Prototipo y Solo escama, mientras que los escenarios más estables fueron el Sin pesca, Solo arrastre (rt) y Solo arrastre (rp).

En este sentido, un aumento en la biomasa general del sistema deriva en una menor modularidad pero mayor estabilidad. De forma paralela, en todos los casos la modularidad mantuvo un funcionamiento inversa con respecto a los factores ambientales forzantes (índice BEST, Fig. 2). Para el periodo 2002–2004 se identificó un pico cálido del índice, que indica un aumento consistente de la temperatura superficial del mar, mientras que en el periodo 2008–2009 se identificó un pico frío, indicando lo contrario. Esto coincide con los valores más bajos y altos de modularidad para todos los escenarios. Al parecer la influencia de la variabilidad ambiental sobre la modularidad del ecosistema es, en comparación, más importante que el efecto de la presión por pesca.

En los seis escenarios se identificaron tres comunidades en la red, que produjeron un valor óptimo de modularidad de 0.29–0.31. Esto indica que las relaciones tróficas dentro de cada comunidad son 29–31% más fuertes que lo esperado de forma aleatoria. La primer comunidad agrupó 14 grupos funcionales, desde la base de la red trófica hasta consumidores secundarios. La segunda comunidad incluyó siete grupos, principalmente depredadores superiores. La tercer comunidad fue el más

grande e incluye al resto de los grupos, la mayoría de ellos consumidores secundarios.

Tabla 3. Series de tiempo de modularidad (M) y resiliencia (R) para los seis escenarios de pesca (periodo 2000–2012).

Año/ Escenario	Base		Prototipo		Sin pesca		Solo escama		Solo arrastre (rt)		Solo arrastre (rp)		BEST
	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	M	R	
2000	0.29	1.42	0.29	1.43	0.29	1.45	0.29	1.44	0.29	1.42	0.29	1.44	0.61
2001	0.28	1.37	0.29	1.32	0.29	1.45	0.30	1.34	0.29	1.42	0.29	1.44	1.03
2002	0.28	1.39	0.29	1.34	0.29	1.45	0.30	1.35	0.29	1.42	0.29	1.43	1.52
2003	0.28	1.40	0.28	1.31	0.29	1.43	0.29	1.32	0.29	1.40	0.29	1.42	1.29
2004	0.28	1.43	0.29	1.38	0.29	1.45	0.30	1.38	0.29	1.42	0.29	1.44	1.37
2005	0.28	1.42	0.29	1.43	0.29	1.44	0.30	1.44	0.29	1.41	0.29	1.43	1.30
2006	0.28	1.42	0.29	1.43	0.29	1.45	0.30	1.44	0.29	1.42	0.29	1.44	1.23
2007	0.30	1.42	0.30	1.44	0.31	1.46	0.29	1.45	0.29	1.43	0.29	1.45	0.92
2008	0.31	1.43	0.32	1.46	0.33	1.47	0.29	1.47	0.29	1.44	0.29	1.46	0.58
2009	0.32	1.43	0.35	1.46	0.35	1.47	0.30	1.47	0.30	1.44	0.30	1.46	1.27
2010	0.32	1.39	0.33	1.42	0.33	1.47	0.29	1.43	0.28	1.44	0.29	1.45	0.57
2011	0.31	1.38	0.31	1.38	0.30	1.46	0.28	1.38	0.28	1.43	0.28	1.45	0.27
2012	0.30	1.36	0.31	1.33	0.31	1.45	0.30	1.34	0.29	1.42	0.29	1.44	1.05
\bar{x}	0.29	1.40	0.30	1.39	0.31	1.45	0.29	1.40	0.29	1.42	0.29	1.44	1.00

Modularidad: no hay diferencias significativas entre los escenarios Base y Prototipo ($p = 0.89$). Hubo diferencias entre los escenarios Solo arrastre (rt) y Solo arrastre (rp) respecto al escenario Sin pesca ($p < 0.05$). Resiliencia: los valores se presentan como positivos para una fácil comprensión. No hay diferencias significativas entre los escenarios Base y Prototipo ($p = 0.68$). Hubo diferencias entre los escenarios entre los escenarios Base, Prototipo y Solo escama respecto al escenario Sin pesca ($p < 0.05$).

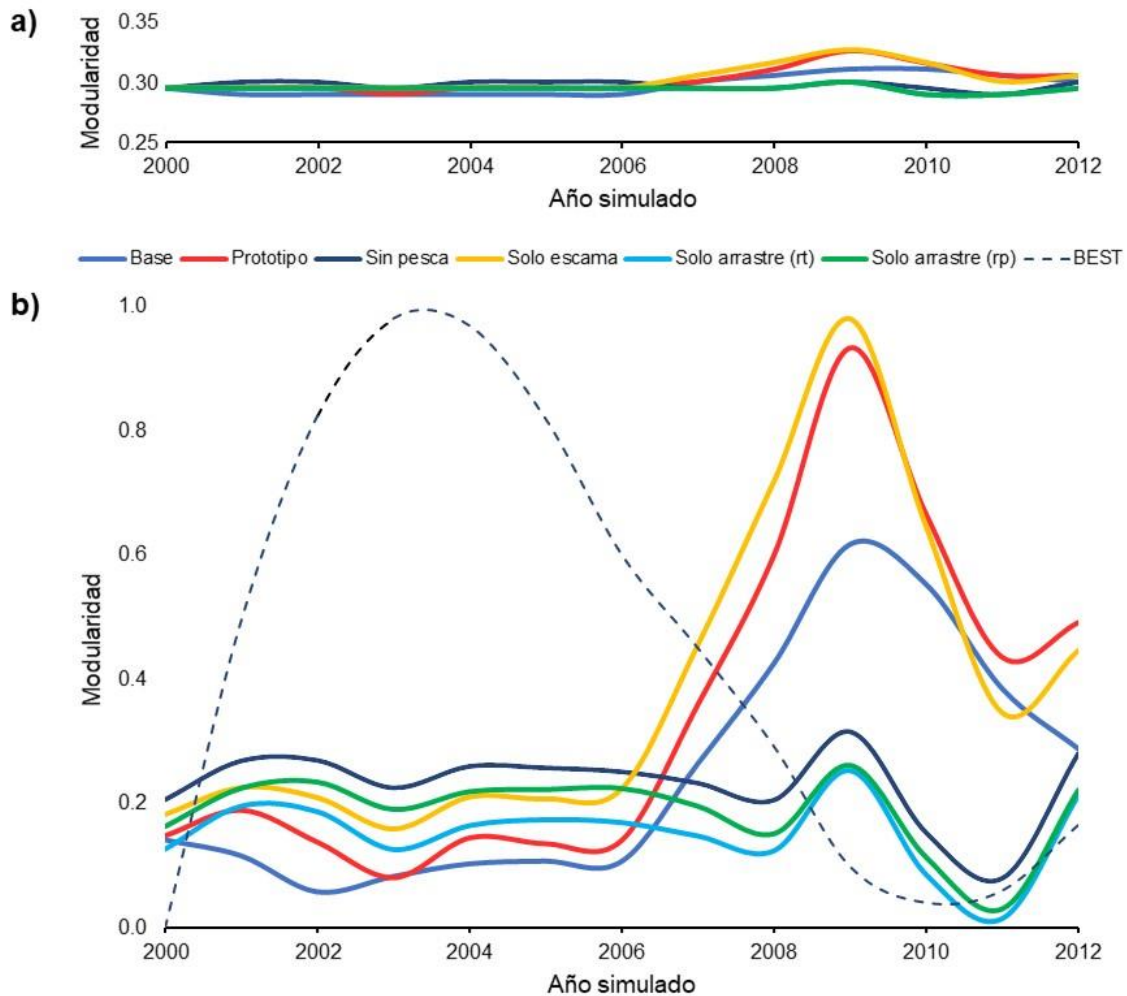


Fig. 2. Tendencias históricas de modularidad de seis escenarios de pesca derivados del modelo Ecopath desarrollados en el presente estudio para el ecosistema del sur del Golfo de California. **a)** Valores originales de modularidad. **b)** Valores escalados (entre 0 y 1 con respecto al valor máximo de modularidad reportado para todos los escenarios). Las líneas sólidas representan los escenarios de pesca propuestos (Tabla 1). La línea punteada representa los factores ambientales forzantes (índice BEST).

7.2 Resiliencia de los escenarios de pesca

La Fig. 3 muestra el comportamiento de la resiliencia a través del tiempo de simulación en Ecosim para los escenarios de pesca; en la Tabla 3 se resumen los cálculos. El análisis estadístico no mostró diferencias entre la resiliencia de los

escenarios Base y Prototipo, pero los escenarios Base, Prototipo y Solo escama sí muestran diferencias respecto al escenario Sin pesca. En este sentido, es posible reconocer dos conjuntos de escenarios: Base, Prototipo y Solo escama, que comparten la flota ribereña de escama; y Sin pesca, Solo arrastre (rt) y Solo arrastre (rp), donde la flota ribereña de escama desaparece por completo.

La variación de resiliencia para los seis escenarios fue mínima, oscilando entre 1.47 (escenario Sin pesca y Solo escama, años 2008–2010 y 2008–2009) y 1.31 (escenario Prototipo, año 2003). Contrario a lo esperado, el valor promedio mínimo de recuperación lo presentó el escenario Prototipo, donde se implementó la red de menor impacto. La mayor variación la presentaron los escenarios Base, Prototipo y Solo escama, mientras que los escenarios más estables fueron el Sin pesca, Solo arrastre (rt) y Solo arrastre (rp). En este sentido, el aumento en la biomasa general del sistema por la implementación de la red prototipo y la eliminación de la pesca de arrastre de camarón resultó en valores de resiliencia más bajos, y una mayor variación temporal, en contraste con los escenarios donde opera la flota camaronera con redes poco selectivas.

Al igual que la modularidad, se observó una relación inversa entre la resiliencia y el BEST (Fig. 3). Para el periodo 2002–2004 se identificó un pico cálido del índice, que indica un aumento consistente de la temperatura superficial del mar, mientras que en el periodo 2008–2009 se identificó un pico frío. Esto coincide con los valores más bajos y altos de resiliencia para todos los escenarios.

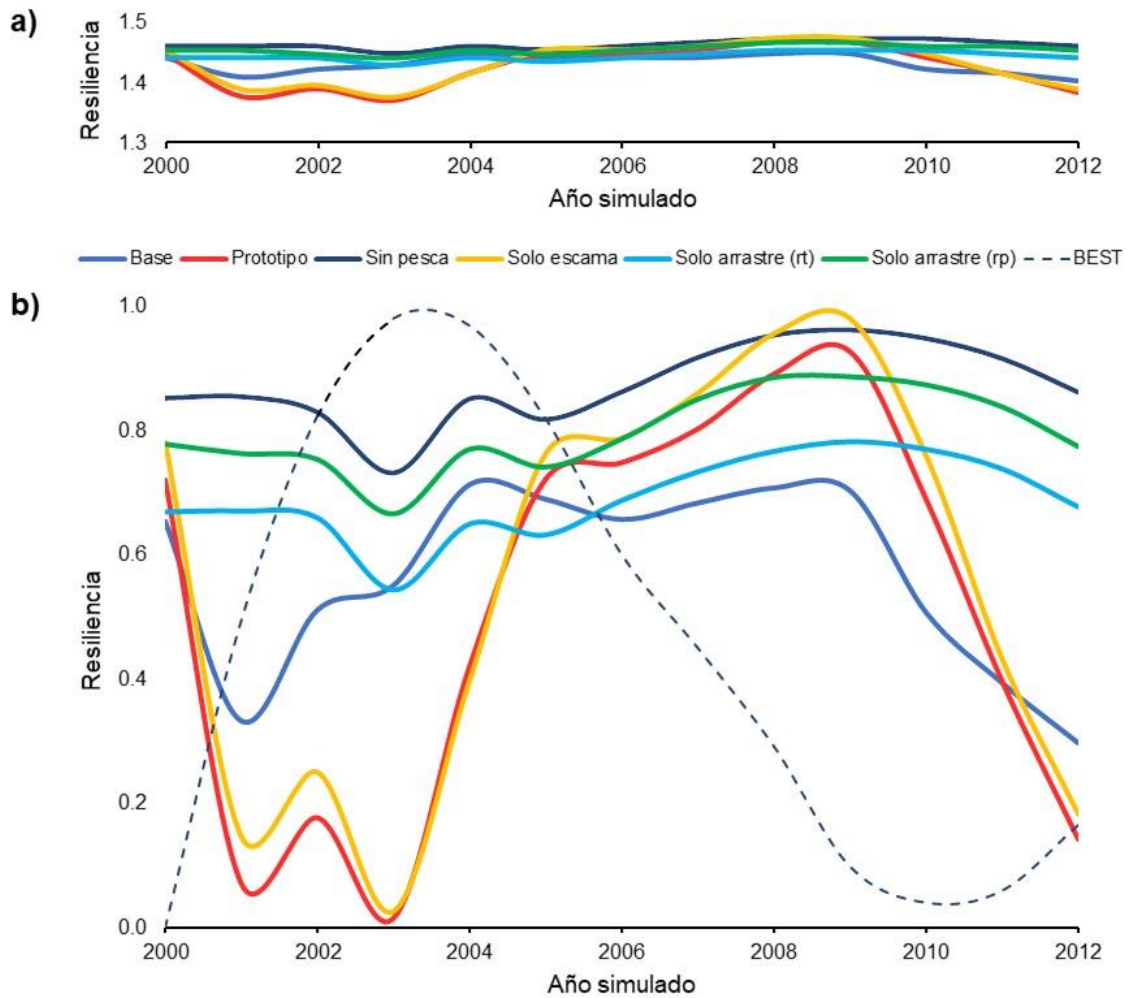


Fig. 3. Tendencias históricas de resiliencia de seis escenarios de pesca derivados del modelo Ecopath desarrollados en el presente estudio para el ecosistema del sur del Golfo de California. **a)** Valores originales de resiliencia. **b)** Valores escalados (entre 0 y 1 con respecto al valor máximo de resiliencia reportado para todos los escenarios). Las líneas sólidas representan los escenarios de pesca propuestos (Tabla 1). La línea punteada representa los factores ambientales forzantes (índice BEST).

8. DISCUSIÓN

La hipótesis de investigación fue rechazada. Los resultados de las simulaciones indicaron que implementar la red prototipo ENIP90NN en la pesquería de camarón no produce un cambio significativo en la resiliencia derivada del modelo del ecosistema del sur del Golfo de California, y tampoco modifica sus propiedades estructurales–funcionales. De hecho, en conformidad con el modelo, el uso de las conserva la capacidad resiliente del ecosistema, incluso en comparación con el escenario en el que se elimina la pesquería de arrastre (escenario Solo escama). Por el contrario, la flota de escama ribereña indujo mayor variabilidad en el potencial de recuperación del ecosistema (Fig. 3), debido a que al retirarla por completo del sistema [escenarios Solo pesca de arrastre (rt) y Solo pesca de arrastre (rp)], el modelo produjo un aumento en la resiliencia y esta se conserva estable (escenario Sin pesca).

El enfoque de modelación utilizado en este estudio resulta útil para analizar los efectos de la pesca sobre el ecosistema, ya que permite relacionar flujos de energía a través de una red trófica a partir de las biomazas, atributos fisiológico y dietas de las especies que interactúan entre sí. A pesar de esto, se reconoce que las salidas del modelo dependen de la calidad y cantidad de datos con la que se dispuso y que, de forma general, no aborda adecuadamente la incertidumbre estadística de los datos de entrada. Así, los resultados del presente estudio no suponen la base para la adopción de medidas para la gestión de los recursos marinos (*sensu* FAO 2004), sin embargo pueden utilizarse para complementar métodos poco selectivos de evaluación, ofreciendo un marco de referencia para medir las potenciales consecuencias a nivel de ecosistema de las medidas que se sugieran (Plagányi & Butterworth 2004, Plagányi 2007).

8.1 Estructura y funcionamiento de los escenarios de pesca

La red trófica se conformó por depredadores (e.g. grandes vertebrados, tiburones y pelágicos mayores), niveles tróficos intermedios (mayormente peces) y niveles

tróficos bajos (mayormente invertebrados bentónicos), lo cual es consistente con el patrón general descrito para ecosistemas marinos tropicales y templados del mundo (Gasalla & Rossi 2004, Okay *et al.* 2004). En particular, los productores primarios presentaron valores de EE bajos, lo que sugiere que solo una pequeña fracción de la producción primaria (entre el 10–20%) es consumida en el sistema y el resto fluye hacia los detritos, lo que coincide con lo encontrado por diversos autores (Manickch & Heileman *et al.* 1998, Cruz-Escalona 2005).

La alta productividad de esta área originada por eventos de surgencia y mezcla de mareas (Zeitzschel 1969, Escalante *et al.* 2013) podría estar generando un desbalance entre la alta productividad primaria y el bajo consumo. Esto explicaría que el Flujo total del sistema sea varias veces más alto que el estimado en otros modelos del Golfo de California (e.g. 4224 t/km²/año, Arreguín-Sánchez *et al.* 2002; 6633 t/km²/año, Morales-Zárte 2004; 8011 t/km²/año, Galván-Piña 2005; 8905 t/km²/año, Salcido-Guevara y Arreguín-Sánchez 2007; 7092 t/km²/año, Hernández-Padilla 2012; 14901 t/km²/año, Tovar 2013). Sin embargo, este valor es menor respecto a otros ecosistemas de surgencias como Benguela (39300 t/km²/año, Shannon *et al.* 2003), centro de Chile (89454 t/km²/año, Neira *et al.* 2004) o Galápagos (Ruíz & Wolff 2011). Se infiere que este ecosistema tiene la capacidad de generar grandes cantidades de detritos que son utilizados en redes tróficas de los ecosistemas adyacentes. De forma alternativa, el alto valor de esta medida también podría deberse al incremento en el número de grupos funcionales respecto al modelo de Hernández-Padilla (2012) (Rosa-Luis *et al.* (2008).

Los distintos índices obtenidos en el presente modelo señalan que el Golfo de California es un sistema inmaduro. Odum (1969) menciona que la Producción primaria total/ Respiración en ecosistemas maduros tiende a 1 y en ecosistemas inmaduros es mayor a 1. En el presente trabajo se obtuvo un cociente de 4.9, un valor relativamente alto con respecto al rango reportado por Christensen & Pauly (1993) para ecosistemas acuáticos (0.8–3.3) y para otros modelos tróficos del Pacífico mexicano (e.g. 1.96, Salcido-Guevara 2007; 1.57, Hernández-Padilla 2012; 1.03, Arreguín-Sánchez *et al.* 2002; 1.61, Morales-Zárte *et al.* 2003; 1.92, Galván-

Piña 2005; 1.35, Rosas-Luis *et al.* 2008; 4.84, Tovar 2013; 0.39, Arreguín-Sánchez *et al.* 1993). Esto podría deberse a que las descargas fluviales que suministran grandes cantidades de nutrientes generan una alta productividad primaria en esta región (Zeitzschel 1969, Escalante *et al.* 2013, Ludovisi 2014). Así mismo, en la mayoría de los modelos Ecopath se tiende a sobreestimar esta proporción cuando no se incluyen grupos funcionales descomponedores de materia orgánica como bacterias y hongos (Christensen & Pauly 1993, del Giorgio & Duarte 2002, Arias-Gonzales 2004).

Respecto a la proporción Producción primaria total/ Biomasa total, Odum (1969) señala que en sistemas inmaduros este cociente tiende a ser alto como resultado de niveles bajos de biomasa y altas tasas de productividad. En el presente estudio, el valor de este índice (24.2) fue similar al encontrado en otros modelos del Golfo de California (17.4, Morales-Zárate *et al.* 2003; 10.2, Salcido-Guevara 2007; 23.7, Rosas-Luis *et al.* 2008; 11.2, Hernández-Padilla 2012) y en otros sistemas de plataforma del Pacífico mexicano (12.8, Galván-Piña 2005). Se sugiere que el ecosistema del sur del Golfo de California se encuentra en un estado comparativamente inmaduro.

El índice de Conectancia, utilizado como una medida de complejidad del sistema en términos de densidad de enlaces tróficos (cerca a 0 el ecosistema presenta una estructura simple y próximo a 1 la estructura es más compleja, Pimm 1979), fue bajo (0.11). En comparación con el modelo reportado por Hernández-Padilla (2012) el valor de este índice disminuyó 6%, lo cual podría deberse a la actualización del modelo, ya que este índice depende del número de componentes, del tamaño del ecosistema y de la información utilizada en la matriz de dietas (Christensen & Pauly 1993, Pimm 2002, Zhang & Chen 2007). No obstante, este resultado coincide con lo reportado por diversos autores para la zona centro-sur del Golfo de California (0.24, Arreguín-Sánchez *et al.* 2002; 0.27, Galván-Piña 2005; 0.24, Salcido-Guevara 2007) catalogada como un sistema relativamente inmaduro.

Por otro lado, la conectancia puede indicar el grado de Omnivoría del sistema, ya que describe cómo se distribuyen las interacciones alimentarias entre niveles

tróficos (Christensen & Walters 2004). En el presente trabajo, el valor de este índice fue bajo (0.16; oscila entre 0.02–0.36; Libralato 2008) lo que indica que la red trófica es moderadamente intrincada a lo largo de los niveles tróficos, incluso si se compara con el valor obtenido en otros modelos de la parte centro-sur del Golfo de California (0.33, Arreguín-Sánchez *et al.* 2002; 0.22, Galván-Piña 2005; 0.20, Salcido-Guevara 2007), lo que sugiere que la red es más lineal que en ecosistemas adyacentes. No obstante, tomando en cuenta los atributos del ecosistema calculados por Ecopath respecto a los reportados para otros modelos tróficos, se refuerza la suposición de que el ecosistema del sur del Golfo de California es un sistema inmaduro, pero similar a otros sistemas de plataforma continental (sometidos a la pesquería de camarón y de fondos blandos).

La modularidad es una propiedad que mide el grado en que los nodos de una red se pueden desacoplar en componentes separados o grupos que interactúan más entre sí que con los nodos de otros componentes. En un sistema con fuertes interconexiones entre componentes (poca modularidad), alterar un componente repercute rápido en los demás y provoca el colapso de la red (Ruiz-Moreno *et al.* 2006). En contraste, los sistemas con alta modularidad pueden contener mejor una perturbación dentro de un componente sin dañar a otros, contribuyendo así a la resiliencia del sistema (Pimm 1979, Stouffer & Bascompte 2011). Las redes tróficas tienen mayor modularidad que aquellas en las que las especies interactúan entre sí con la misma probabilidad (valor medio de 0.2, Stouffer & Bascompte 2011; Krause *et al.* 2003, Newman & Girvan 2004, Guimerà *et al.* 2010). Una modularidad de 0.28 del ecosistema del sur del Golfo de California, puede considerarse comparativamente alta. En adición, las tres comunidades identificadas en la red, fue similar al reportado como significativo para redes alimentarias (2–5, Krause *et al.* 2003).

La modularidad surge de las presiones a las que las poblaciones de un sistema se ven sujetas durante su evolución (Milo *et al.* 2002, Rezende *et al.* 2009). Al coevolucionar, las poblaciones adquirieron roles ecológicos distintos pero complementarios, estableciéndose un equilibrio entre la competencia y la

coexistencia de las especies dentro de su comunidad (Barabás *et al.* 2017, Kemp *et al.* 2017, Montoya & Solé 2002, Peacor *et al.* 2006). La comunidad 1 estuvo conformada por grupos funcionales de productores primarios, pelágicos menores e invertebrados bentónicos (Anexo 1), los cuales son depredados por muchos grupos. A partir de esto, se podría deducir que los encargados de mantener la estabilidad de la red trófica de la región, son los grupos funcionales de niveles tróficos bajos.

Se ha demostrado que cambios ambientales a corto plazo (e.g. aumentos en la temperatura del mar) afectan la fuerza de las interacciones dentro de los comunidades al modificar la abundancia de las poblaciones, principalmente de los productores primarios (Kortsch *et al.* 2019, D'Alelio *et al.* 2019). Esto concuerda con las tendencias de modularidad en el modelo inicial del sur del Golfo de California (incluyendo los 5 escenarios de pesca construidos), donde los aumentos de temperatura se asociaron a valores bajos de modularidad. A pesar de este comportamiento, se pudo observar que los efectos de la pesca no acentúan los efectos del cambio ambiental. Esto sugiere que la red trófica puede reorganizarse manteniendo el mismo flujo global de materia, permitiendo un potencial de recuperación alto.

8.2 Resiliencia de los escenarios de pesca

Los ecosistemas muestran una tendencia natural a maximizar el orden interno mediante procesos de autoorganización, lo cual favorece la persistencia y el amortiguamiento de perturbaciones (Odum 1969). Estos procesos incluyen la disposición e intensidad de los flujos de energía y biomasa en las redes alimenticias (Lindeman 1942, Pimm 1982, Jones Henderson 1987, Cohen *et al.* 1990, Banavar *et al.* 1999, Trites 2003) la cual, acorde a la teoría ecológica clásica, se transmiten de los productores primarios hasta los depredadores, con una eficiencia de transferencia cercana al 10% (Lindeman 1942). Además, la disposición e intensidad de los flujos está supeditada a rasgos de las especies como nivel trófico, tasas de

producción/consumo, tasas de natalidad/mortalidad, interacciones ecológicas, así como a características del entorno, como la temperatura (Odum 1969).

Bajo el enfoque del índice de resiliencia utilizado en este estudio, los flujos de energía en el ecosistema expresan un balance entre la oferta (depredación) y la demanda (consumo), que refleja la diferencia entre el estado actual del sistema y su estado óptimo (Arreguín-Sánchez 2014). Si la oferta es mayor que la demanda, habrá más energía que la disponible para los procesos de autoorganización y, si bien representa un costo soportarla, se puede usar como amortiguador contra las perturbaciones (Bendoricchio & Palmeri 2005, Arreguín-Sánchez 2014).

En virtud de lo anterior, se supuso que la extracción continua de biomasa a través de la captura incidental que ejerce la pesquería de arrastre de camarón en el sur del Golfo de California, tuvo un impacto negativo sobre la resiliencia del ecosistema. Implementar una red de menor impacto podría ayudar no sólo a conservarla, sino también a incrementar la capacidad resiliente del ecosistema. Sin embargo, los resultados de las simulaciones mostraron que la red prototipo, en este contexto, parece no generar impactos distintos a los que provoca la red convencional (Tabla 3), ni tampoco parece tener efecto sobre la estabilidad del sistema en el tiempo (Fig. 3).

En esta región, los grupos tróficos de los detritos, productores primarios, pelágicos menores y camarones, impactan positivamente diversos grupos de la red trófica (Hernández-Padilla, 2012). Esto indica que los grupos de nivel trófico bajo (0–2.7), en particular los detritos (Pérez-España & Arreguín-Sánchez 1999), amortiguan los impactos en el ecosistema, favoreciendo que los flujos de la parte de la red trófica regulen los procesos de la parte superior (control bottom-up; Carpenter *et al.* 1985). De esta forma, las pesquerías pueden visualizarse como un depredador más en los ecosistemas marinos que, de mantenerse, impulsaría eventos análogos a la selección natural (e.g. producir individuos con un tamaño asintótico menor y una maduración más temprana, Olsen *et al.* 2004). Esto puede modificar la estructura y diversidad de las comunidades a largo plazo (Perry *et al.* 2010) y, en consecuencia,

la eficiencia de transferencia de energía entre niveles tróficos (Jennings & Kaiser 1998, Trites *et al.* 2006).

En el modelo utilizado en este estudio, la pesquería ribereña de escama y de arrastre de camarón, tuvieron un impacto trófico limitado al actuar en conjunto (escenario Base); impacto que se refleja en una trayectoria más estable de la resiliencia a pesar de mostrar valores más bajos en algunos años respecto a escenarios con menor presión de pesca. Esto supone que la biomasa extraída por ambas pesquerías alcanza para compensar las pérdidas de energía entre los niveles tróficos altos (2.6–3.5, pesca de escama ribereña) y bajos (< 2.5, pesca de arrastre de camarón). Por ejemplo, en el escenario sin pesca de arrastre, la cascada trófica tiende a acentuarse y, finalmente, aumenta la variabilidad en la resiliencia (aunque no significativamente).

Respecto al escenario 2 (implementación de la red prototipo) la disminución de hasta el 50% de captura incidental (~ 5 t/km², Padilla 2012) podría ser suficiente para romper este balance, ya que la mayoría de los organismos capturados por cualquier red de arrastre son regresados muertos al mar (Valenzuela-Tanori *et al.* 1988). Esta biomasa es utilizada dentro de la red trófica por diversos grupos, al llegar al fondo e incorporarse al detritus o al ser consumida en la columna de agua, por lo que al reducir su magnitud se modifican los patrones de transferencia de energía de la red alimentaria (Robinson *et al.* 2014, Hulot *et al.* 2014). Este efecto de igual forma se ve ligeramente acentuado cuando la pesca la flota camaronera es retirada por completo (Fig. 3).

En los escenarios que suponen solo la operación de pesca de arrastre, se obtuvieron valores más altos y tendencias más estables de resiliencia. Esto podría deberse a que sin la captura de la flota de escama, los grupos explotados tendrían un margen de variación de biomasa mayor que les permitiría una mayor estabilidad ante fluctuaciones en la producción primaria, asociadas a variaciones en la temperatura. Adicionalmente, los impactos de las redes de pesca podrían ser relativamente pequeños, tanto para el grupo objetivo como para los grupos que se capturan de forma incidental. Es conocido que los camarones y otros grupos de las

comunidades bentónicas que componen la captura incidental, son estrategias tipo “r”, que se recuperan más rápidamente ante una reducción de su abundancia. Estos hallazgos apuntan a que, a pesar de que el sur del Golfo de California históricamente se ha sometido al arrastre de fondo, el ecosistema se ha mantenido relativamente estable.

En este sentido, la mortalidad asociada a la captura incidental por parte de la pesquería, no necesariamente es la principal causa de modificación en un ecosistema, sino que interviene el efecto del ambiente y otros factores no considerados en este estudio (p.e. [variables socioeconómicas](#), [Cook 2003](#)). También se ha señalado que los camarones en esta región se pescan en zonas costeras con un considerable aporte de material terrígeno (i.e., alta productividad primaria), por lo que se favorece la presencia de peces e invertebrados bentónicos ([Mann & Lazier 1996](#)).

En cuanto a la trayectoria de la resiliencia para todos los escenarios de pesca, se observó un funcionamiento inversa respecto al índice climático BEST (forzante ambiental). Esto coincide [Arreguín-Sánchez \(2014\)](#), quien reporta que la resiliencia tiende a disminuir con el incremento de la temperatura. Esto pudo verse claramente en el escenario 3, donde a pesar de incluir efectos por pesca, la influencia de la temperatura sobre el potencial de recuperación del sistema influyó en la trayectoria de la resiliencia. No se deja de lado que los ecosistemas son unidades de organización biológica en continuo desarrollo, el cual tiende a una mayor estabilidad y eficiencia ecológica (madurez).

Dentro de la teoría ecológica clásica, los ecosistemas de surgencias se consideran relativamente ineficientes en la transferencia de energía a la red alimentaria ([Jarre-Teichman & Christensen 1998](#)). Esta ineficiencia energética parece estar relacionada con las características ambientales de la región, las cuales determinan una alta productividad primaria y la organización de la red alimentaria. En este sentido, si bien el ecosistema tiende a la inmadurez, responde a cambios interanuales y variaciones climáticas interdecadales ([Hayward 1997](#), [McGowan et al. 1998](#), [Cury et al. 2003](#)) e incorpora los efectos de la pesca a pesar de su reciente

inclusión en la historia evolutiva de estas entidades biológicas (Trites *et al.* 2006). Por ello, es posible que las tendencias de resiliencia observadas sean producto de cambios en corto plazo que forman parte de un proceso dinámico natural que evoluciona junto con el ecosistema.

El objetivo y diseño de los escenarios, era comparar los efectos de la red prototipo que captura alrededor de 50% menos de pesca incidental, suponiendo que la pesca convencional afecta la resiliencia. Las condiciones del escenario usan como punto de partida el escenario base, que corresponde a la condición actual. Evidentemente, en un escenario de pesca intensa es muy probable que se generase una reducción significativa en la resiliencia, pero ésta sería debida a la sobrepesca en si misma y no al tipo de red. Mientras no exista sobrepesca, la resiliencia no mostrará cambios asociados al tipo de red. La mayor cantidad de FAC cosechada por la red convencional, parece que tampoco reduce la resiliencia; esto es, las poblaciones de la FAC se comportan como si fueran explotadas en el sentido de que, si la tasa de explotación es adecuada, no se afectan y, en consecuencia, tampoco el ecosistema.

9. CONCLUSIONES

No se observaron diferencias en los indicadores ecosistémicos entre los escenarios de pesca. Todos representaron al ecosistema en un estado inmaduro, con baja eficiencia de transferencia de energía y cadenas tróficas relativamente cortas; características asociadas a sistemas altamente productivos de la plataforma continental.

Los grupos de nivel trófico bajo contribuyen a la estabilidad de la red trófica, en particular los detritos, ya que favorecen los flujos de la parte inferior de la pirámide trófica hacia la parte superior (control bottom-up)

No se encontraron diferencias entre el escenario Base y Prototipo, lo que indica que la pesca de arrastre de camarón con redes poco selectivas o con la red prototipo, no modifica la capacidad resiliente del ecosistema del sur del Golfo de California. Adicionalmente, se observó que la pesquería de camarón que opera en la zona no modifica la tendencia de resiliencia del ecosistema, y que éste se encuentra actualmente en un estado en el que su capacidad de resiliencia puede mantenerse.

Utilizando el BEST como factor forzante, la resiliencia de los modelos mostró una trayectoria inversa al índice ambiental. En este sentido, el efecto de la variabilidad ambiental sobre la resiliencia del ecosistema es, en comparación, más importante que el efecto de la presión ejercida por la pesca.

10. LITERATURA CITADA

- Amezcuca, F., Madrid-Vera, J. & Aguirre-Villaseñor, H. 2005. Effect of the artisanal shrimp fishery on the ichthyofauna in the coastal lagoon of Santa Maria la Reforma, south eastern Gulf of California. *Ciencias Marinas*. 32(1), 1-13.
- Amezcuca-Linares, F. 1996. Peces demersales de la plataforma continental del Pacífico Central de México, ICMYL-UNAM, CONABIO, 184.
- Anónimo. 1979. Bancos e islas en el océano Pacífico. Dirección General de Flota, Industria e Instalaciones Pesqueras. Pesca. Serie Tecnológica 18,1-17.
- Arias-Gonzalez, J. E., Nunez-Lara, E., Gonzalez-Salas, C. & Galzin, R. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecol. Model.*, 172, 197-212.
- Arreguín-Sánchez, F. 2014. Measuring resilience in aquatic trophic networks from supply–demand-of-energy relationships. *Ecological Modelling*. 272: 271-276.
- Arreguín-Sánchez, F., Arcos, E. & Chávez, E. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 167-183.
- Banavar, J.R., A. Maritan & A. Rinaldo.1999. Size and form in efficient transportation networks. *Nature*, 399: 130-132.
- Barabás, G., Michalska-Smith, M. J., & Allesina, S. 2017. Self-regulation and the stability of large ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1(12), 1870– 1875.
- Barnes, A. D., Jochum, M., Lefcheck, J. S., Eisenhauer, N., Scherber, C. & O'Connor, M. I. 2018. Energy flux: The link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Trends Ecol. Evol.*, 33, 186–197.
- Beisner, B. E., Haydon, D. T. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 376-382.
- Bendoricchio, G. & L. Palmeri. 2005. Quo vadis ecosystem? *Ecol. Model.*, 184(1): 5-17.
- Biggs, R. M., Schlüter, D., Biggs, E. L., Bohensky, S., BurnSilver, G., Cundill, V., Dakos, T. M., Daw, L. S., Evans, K., Kotschy, A. M., Leitch, C., Meek, A., Quinlan, C., Raudsepp-Hearne, M. D., Robards, M. L., Schoon, L., Schultz,

- P. C. & West, T. 2012. Principles for enhancing the resilience of ecosystem services. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 421-448.
- Broadhurst, M. K. 2000. Modifications to reduce bycatch in prawn trawls: a review and framework for development. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 27-60
- Broadhurst, M. K. Suuronen, P. & Hulme, A. 2006. Estimating collateral mortality from towed fishing gear. *Fish and Fisheries*, 7(3), 180-218.
- Buhl-Mortensen, L., Ellingsen, K. E., Buhl-Mortensen, P., Skaar, K. L., & Gonzalez-Mirelis, G. 2016. Trawling disturbance on megabenthos and sediment in the Barents Sea: chronic effects on density, diversity, and composition. *ICES J. Mar. Sci.* 73, 98-114.
- Buhl-Mortensen, P. 2017. Coral reefs in the Southern Barents Sea: habitat description and the effects of bottom fishing. *Mar. Biol. Res.* 13, 1027–1040.
- Burgos, O. T. A. 2018. Biomasa y producción fitoplanctónicas derivadas de satélite en la parte central del Golfo de California, en 2002-2017. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 63.
- Caddy, F. J. 2007. Marine habitat and Cover: Their importance for productive coastal fishery resources. Paris, France: UNESCO.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell & J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35:634-639.
- Castro-Ortiz, J. L. & Lluch-Belda, D. 2008. Impacts of interannual environmental on the shrimp fishery off the Gulf of California. *CalCOFI Reports*. 49: 183-190.
- Chapin I., F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E. & Tilman, D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277, 500-504.
- Chávez, H., Arvizu, J., & Carranza, J. 1972. Estudio de los recursos pesqueros demersales del Golfo de California, 1968-1969. III. Fauna de acompañamiento de 48 camarón (peces finos y basura). Presentado en las Memorias del IV Congreso Nacional de Oceanografía. México, D.F., México.

- Chávez-Solano, D. J. 1976. Algunos aspectos biológicos de la 'caballa' (*Scomber japonicus*) (Jordan & Hubbs) en el área de Paita y su relación con el factor de condición. Tesis para optar por el grado académico de bachiller en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas.
- Christensen, V. & Pauly, D. 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61: 169-185.
- Christensen, V. & Pauly, D. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems. In: Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings, vol. 26, 338-352.
- Christensen, V. & Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172 (2-4), 109-139.
- Christensen, V., Walters, C. J. & Pauly, D. 2000. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Vancouver (Canada): University of British Columbia, Fisheries Centre. 131.
- CICIMAR, 1983. Pesquería de sardina. Informe final a la Secretaría de Pesca. CICIMAR - I.P.N.
- CNP. 2017. Carta Nacional Pesquera. SAGARPA. Diario Oficial de la Federación 11 de junio de 2018. SAGARPA, Segunda sección. Acuerdo por el que se da a conocer la Actualización de la Carta Nacional Pesquera.
- Cohen, J. E., Briand, F. & Newman, C. M. 1990. *Community Food Webs: Data and Theory*. New York: Springer-Verlag.
- CONAPESCA. 2013. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca – Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Mazatlán, Sinaloa, México. De: <https://www.gob.mx/conapesca/documentos/anuario-estadistico-deacuicultura-y-pesca>
- Cook, R. 2003. The magnitude and impact of By-catch mortality by Fishing Gear, 219-233. En: M. Sinclair and G. Valdimarsson. (Eds.) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO, Rome, Italy, 426.

- Cruz-Escalona, V.H. 2005. Interdependencia ecotrófica entre Laguna de Alvarado, Veracruz y la plataforma continental adyacente. Tesis de doctorado. CICIMAR, IPN. México. 136.
- Csardi, G. & Nepusz T. 2015. The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems* 1695. <http://igraph.org>
- Cury, P., Shannon, L. & Shin, Y.J., 2003. The functioning of the marine ecosystems: a fisheries perspective. En: Sinclair M, Valdimarsson G. (eds.) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. Rome, Italy, and Wallingford, UK. FAO and CAB International. 103-123
- D'Alelio, D., Hay-Mele, B., Libralato, S., Ribera d'Alcalà, M. & Jordán, F. 2019. Rewiring and indirect effects underpin modularity reshuffling in a marine food web under environmental shifts. *Ecology and evolution*, 9(20), 11631-11646.
- Darwall, W. R. T., Allison, E. H., G. Turner, G. F. & Irvine, K. 2010. Lake of flies, or lake of fish? A trophic model of Lake Malawi *Ecol. Model.*, 221. 713-727.
- Defeo, O. 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: Conceptos fundamentales y su aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina. FAO. Documento Técnico de Pesca y Acuicultura No. 592. Roma, Italia. 82.
- Del Giorgio, P. A. & Duarte, C. M. 2002. Respiration in the open ocean. *Nature*, 420 (6914), 379-384.
- Depestele, J., Degrendele, K., Esmaeili, M., Ivanovi, A., Kro, S., Neill, F. G. O. & Parker, R. 2018. Comparison of mechanical disturbance in soft sediments due to tickler-chain SumWing trawl vs. electro-fitted PulseWing trawl. *ICES Journal of Marine Science*, 76: 312-329.
- Díaz-González, G. & Soto, L. A. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 15(1), 97-124.
- Eayrs, S. 2007. Guía para reducir la captura de fauna incidental (by-catch) en las pesquerías por arrastre de camarón tropical. FAO. Roma, Italia, 108.
- Escalante, F., Valdez-Holguín, J. E., Álvarez-Borrego, S. & Lara-Lara, J. R. 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and

- primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2), 203-215.
- Esparza, C. L. E. 2003. Reducción del impacto ambiental al utilizar el sistema de pesca de arrastre de fondo en la captura del recurso camarón. Instituto Nacional de la Pesca, México D. F. 23.
- FAO, Fisheries and Aquaculture Department, 2014. 409.
- FAO, Fisheries management. The ecosystem approach to fisheries, FAO Technical Guidelines for Responsible Fisheries. 2003. 4: 112.
- FAO, Ordenación de la capacidad pesquera: examen de las cuestiones normativas y técnicas. 2004. 409.
- Fath, B. D. & Scharler U. M. 2018. Systems ecology: Ecological network analysis, in Encyclopedia of Ecology (Second Edition), B. Fath, ed., Elsevier, Oxford, second edition. 643-652.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35, 557–581.
- Froese, R. & D. Pauly. 2005. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org, version 02/2005).
- Funtowicz, S. & Ravetz, J. 1990. Uncertainty and quality in science for policy. Philosophy and methodology of the social sciences. Technical University of Vienna. vol 15.
- Galván-Piña, V. H. 2005. Impacto de la pesca en la estructura, funcionamiento y productividad del ecosistema de la plataforma continental de las costas de Jalisco y Colima, México. Tesis de doctorado. CICIMAR, IPN. México. 106.
- Garcia, S.M. 2009. Glossary. In Cochrane, K. and S.M. Garcia. (Eds). A fishery managers handbook. FAO and Wiley-Blackwell. 473-505.
- Gardner, M. R. & Ashby, W. R. 1970. Connectance of large, dynamical (cybernetic) systems. *Nature*. 228-784.

- Gasalla, M. A. & C. L. D. B. Rossi-Wongtschowsky. 2004. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. *Ecol. Model.*, 172, 283-306.
- Genz, A., Bretz, F., Miwa, T., Mi X., Leisch, F., Scheipl, F. & Hothorn, T. 2019. mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions. R package version 1.1-0. URL <http://CRAN.R-project.org/package=mvtnorm>
- Gillett, R. 2008. Global Study of Shrimp Fisheries. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Business & Economics - 331.
- Godínez-Domínguez, E., Raymundo, A. R., Rodríguez, M. L. E., Saucedo-Lozano & González-Sansón, G. 1999. Un modelo preliminar de flujos tróficos para las comunidades de fondos blandos del Pacífico Central de México, In: Arreguín-Sánchez, F., Manickchan-Heileman, S., Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), ECOPATH: modelación y manejo de ecosistemas acuáticos. Ciencia Pesquera, México.
- Grilli, J., Rogers, T., & Allesina, S. 2016. Modularity and stability in ecological communities. *Nature communications*, 7(1), 1-10.
- Grimm, V., Schmidt, E. & Wissel, C. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecol. Model.*, 63(1), 143-161.
- Guimerà, R., Sales-Pardo, M., Amaral, L. A. N. 2007. Module identification in bipartite and directed networks. *Phys. Rev. E: Stat. Nonlin. Soft Matter Phys.* 76, 036102.
- Guimerà, R., Stouffer, D.B., Sales-Pardo, M., Leicht, E.A., Newman, M.E. & Amaral, L.A. 2010. Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology* 91(10), 2941-2951.
- Gunderson, L. H. & Pritchard L. 2002. Resilience and the behavior of large-scale ecosystems. Washington, DC: Island Press.
- Gunderson, L. H., Holling, C. S., Pritchard Jr. L. & Peterson, G. D. 2002. Resilience of large-scale resource systems. In: Gunderson, L.H., Pritchard Jr., L. (Eds.), Resilience and the Behavior of Large-scale Systems. SCOPE-ICS, Island Press, Washington, 287, 3-20.

- Hannah, R. W., Lomeli, M. J. M. & Jones, S. A. 2015. Tests of artificial light for bycatch reduction in an ocean shrimp (*Pandalus jordani*) trawl: Strong but opposite effects at the footrope and near the bycatch reduction device Fisheries Research, 170, 60-67.
- Hayward, T. L. 1997. Pacific Ocean climate change: atmospheric forcing, ocean circulation and ecosystem response. Trends in Ecology & Evolution, 12: 150-154.
- Heredia-Quevedo, J. A. 2001. Shrimp trawl design improvements suggested for Mexican fisheries. Final Project. Fisheries Training Programme, The United National University. Reykjavik, Iceland. 56.
- Hernández-Herrera, A., Cisneros-Mata, M. 1999. Modelo de flujos de biomasa del ecosistema epipelágico y costero del Golfo de California. In: Arreguín-Sánchez, F., Manickchan-Heileman, S., Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), ECOPATH: modelación y manejo de ecosistemas acuáticos, Ciencia Pesquera, México.
- Hernández-Padilla, J. C. 2012. Estructura trófica del ecosistema bentónico del sur de Sinaloa en dos épocas (1994/95 y 2006/07). Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional, 126.
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L. & Christensen, V. 2014. Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. Plosone 9 (4).
- Heymans, J. J., Coll, M., Link, J. S., Mackinson, S. & Steenbeek, J. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecol. Model. 331:173-84.
- Holling C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. Ecosystems. 4(5): 390-405.
- Holling, C. S. & Gunderson, L.H., 2002. Resilience and adaptive cycles. In: Gunderson, L.H. (Ed.), Panarchy: Understanding Transformations in Human and Natural Systems, Washington, D.C.: Island, 25-62.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecological Systems. 4:1-23.

- Holling, C. S. 1996. Engineering resilience vs ecological resilience. In: Schulze, P.C. (Ed.), *Engineering within Ecological Constraints*. National Academy Press, Washington, DC, 31-44.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. 2008. multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models. R package version 1.3-1. <http://CRAN.R-project.org/package=multcomp>.
- Hughes, T., Bellwood, D. & Folke, C. 2005. New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends Ecol Evol* 20: 380-86.
- Hulot, F. D., G. Lacroix & M. Loreau, 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123: 1291-1300.
- Jarre-Teichman, A. & Christensen, V. 1998. Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global versus local effects. In: Durand, M.H., Cury, P., Mendelssohn, R., Roy, C., Bakun, A., Pauly, D. (Eds.), *Global Versus Local Changes in Upwelling Systems*. ORSTOM Editions, Paris, 425-443.
- Jennings, J. B., & Gelder, S. R. 1969. Feeding and digestion in *Dinophilus gyrociliatus* (Annelida: Archannelida). *Journal of Zoology*, 158(4), 441-51.
- Jennings, S. & Kaiser, M. J., 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology* 34, 201-351.
- Jones, R. & Henderson, E. W. 1987. The dynamics of nutrient regeneration and simulation studies of the nutrient cycle. *ICES Journal of Marine Science*, 43 (3), 216-236.
- Jørgensen S. E. & Fath, B. D. 2008. *Encyclopedia of ecology*. Elsevier. Alemania. 488p.
- Kaiser, M. J., Clarke, K. R., Hinz, H., Austen, M. C.V., Somerfield P. J. & Karakassis, I. 2006. Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing. *Mar Ecol Prog Ser*. 311, 1-14.
- Kaiser, M. J., Collie, J. S., Hall, S. J., Jennings, S., & Poiner, I. R. 2002. Modification of marine habitats by trawling activities: prognosis and solutions. *Fish and Fisheries*. 3, 114-136.

- Kemp, J. E., Evans, D. M., Augustyn, W. J., & Ellis, A. G. 2017. Invariant antagonistic network structure despite high spatial and temporal turnover of interactions. *Ecography*, 40 (11), 1315-1324.
- Korkmaz S., Goksuluk D. & Zararsiz G. 2014. The R Journal. 6: 151.
- Kortsch, S., Primicerio, R., Aschan, M., Lind, S., Dolgov, A. V., & Planque, B. 2019. Food-web structure varies along environmental gradients in a high-latitude marine ecosystem. *Ecography*, 42(2), 295-308.
- Krause, A. E., Frank, K. J., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E. & Taylor, W. W. 2003. Compartments revealed in food web structure. *Nature*, 426 (69), 282-285.
- Levin, S. A., & Lubchenco, J. 2008. Resilience, Robustness, and Marine Ecosystem-based Management. *BioScience*, 58(1), 27-32.
- Levin, S. 1999. *Fragile Dominion*. Cambridge, MA: Perseus Books.
- Li, Y., C. W. Zobel, O. Seref, and D. C. Chatfield. 2019. "Network Characteristics and Supply Chain Resilience Under Conditions of Risk Propagation." *International Journal of Production Economics*.
- Libralato, S., 2008. System omnivory index. In: Jorgensen, S.E., Fath, B.D. (Eds.), *Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set*. 1 ed. Elsevier, 3472-3477.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418.
- Link, J. S. 2010. Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: a plea for PREBAL. *Ecol. Model.*, 221, 1582-1593.
- Lokkeborg, S. & Fossa, J. H. 2011. Impacts of bottom trawling on benthic habitats. In *the Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management*, Ed. by T. Jakobsen, and V. K. Ozhigin. Tapir Academic Press, Norway, 760-767.
- López-Martínez, J., Hernández Vázquez, S., Herrera Valdivia, E., Rodríguez Romero J. & Chávez, E.A. 2008. Influencia ambiental en la pesquería del camarón, En: López Martínez J. (Ed.), *Variabilidad ambiental y pesquerías de México*. SAGARPA, CIB, México. 114-127.
- López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E., Rodríguez-Romero, J. & Hernández-Vázquez, S. 2012. Efectos ecológicos de la pesca de arrastre de camarón en

- el Golfo de California. Estado del arte del desarrollo tecnológico de las artes de pesca. Centro de Investigaciones Biológicas del Noreeste, S.C. 36.
- López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E., Rodríguez-Romero, J. & Hernández-Vázquez. 2010. Sergio Peces de la fauna de acompañamiento en la pesca industrial de camarón en el Golfo de California. *Revista de Biología Tropical*. 58(3): 925-942.
- Lucash, M. S., Scheller, R. M., Gustafson, E. J., & Brian, R. 2017. Spatial resilience of forested landscapes under climate change and management. *J. Landscape Ecol. Sturtevant*. 32, 953–969.
- Luczkovich, J. J., Deehr, R. A., Kevin, J. H., Clough, L. M. & Johnson, J. C. 2018. Cascading Effects of Shrimp Trawling: Increased Benthic Biomass and Increase in Net Primary Production.
- Ludovisi, A. 2014. Effectiveness of entropy-based functions in the analysis of ecosystem state and development. *Ecol. Indic.* 36, 617-623.
- Mangano, M. C., Bottari, T., Caridi, F., Porporato, E. M. D., Rinelli, P. & Spanò, N. M. 2017. The effectiveness of fish feeding behaviour in mirroring trawling-induced patterns. *Marine Environmental Research* 131: 195-204.
- Manickchand-Heileman, S., F. Arreguín-Sánchez, A. Lara-Domínguez. L. A. Soto. 1998. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Revista de Biología de Peces*. 53, 179-197.
- Manjarrez-Acosta, C. 2001. Variación estacional de la abundancia de peces de fondos blandos en el área costera del sur de Sinaloa. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. México, 134.
- Mann, K. H. & J. R. N. Lazier. 1996. Dynamics of marine ecosystems. Biologicalphysical interactions in the oceans. 2^a. Ed. Blackwell Science, London & New York, 394.
- McGowan, J. A., Cayan, D. R. & Dorman, L. M. 1998. Climate-Ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science*, 281, 210-217.
- McHugh, M. J., Broadhurst, M. K. & Sterling, D. J. 2017. Choosing anterior-gear modifications to reduce the global environmental impacts of penaeid trawls. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27(1), 111-134.

- Mendiburu, F. 2019. agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. Rpackage version 1.3-2. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Mestas-Nuñez, A. M. & Miller, A. J. 2006. Interdecadal variability and climate change in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69 (2-4): 267-284.
- Miller, D.J. y R.N. Lea. 1976. Guide to the coastal marine fishes of California. *Fish. Bull.* 157, 1-249.
- Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. & Alon, U. 2002. Network motifs: simple building blocks of complex networks. *Science*, 298 (5594), 824-827.
- Montoya, J. M., & Solé, R. V. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 214 (3), 405-412.
- Morales-Zárate, M.V., Arreguín-Sánchez, F., López-Martínez, J. & Lluch-Cota, S.E. 2004. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological Modelling*, 174(4), 331-345.
- Morissette, L. 2007. Complexity, Cost and Quality of Ecosystem Models and their Impact on Resilience: A Comparative Analysis, with Emphasis on Marine Mammals and the Gulf of St. Lawrence. University of British Columbia, Canada (Ph.D. thesis). 260.
- Naeem, S. & Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*. 390, 507–509.
- Neira, S., H. Arancibia & L. Cubillos. 2004. *Ecol. Model.*, 172: 233-248.
- Newman, M. E. & Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev. E*. 69.
- Newman, M. E. J. 2006. Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 103(23), 8577-8696.
- Newman, M.E. & Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev. E* 69, 026113.
- Nieto-Navarro, J. T. 2010. Estructura y Organización de la ictiofauna de fondos blandos del sur de Sinaloa: Análisis ecológico y topológico de taxa. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional, México, 178.

- O'Neill, F. G., Feekings, J., Fryer, R. G., Fauconnet, L. & Afonso, P. 2019. Discard avoidance by improving fishing gear selectivity: Helping the fishing industry help itself. En S.S. Uhlmann, C. Ulrich, S.J. Kennelly (Eds.), *The European Landing Obligation – Reducing discards in complex, multi-species and multi-jurisdictional fisheries*. Cham: Springer.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164(3877), 262-270.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia, 574.
- Odum, E.P. & G.W. Barrett. 2006. *Fundamentals of ecology*. Thomson Brooks. 598 p.
- Okay, T. A., G. A. Vargo, S. Mackinson, M. Vasconcellos, B. Mahmoudi & C. A. Meyer. 2004. Simulating community effects of sea floor shading by plankton blooms over the West Florida Shelf. *Ecol. Model.*, 172, 339-359.
- Okay, T. A., Mahmoudi B. 2002. Simulating community effects of sea floor shading by plankton blooms over the West Florida Shelf. *Ecol. Model.*, 172:339-359.
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J. B., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F. & Bullock, J. M. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11), 673-684.
- Olsen, E. M., Heino, M. & Lilly, G. R. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. *Nature*, 428, 932-5.
- Padilla-Arredondo, G. S. P. 2012. Innovaciones tecnológicas en redes de arrastre camaroneras al sur del Golfo de California, México. Tesis para obtener el título de: Maestro en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. 121.
- Páez-Osuna, F., Sanchez-Cabeza, J. A., Ruiz-Fernández, A. C., Alonso-Rodríguez, A. C. R., Piñon-Gimate, A., Cardoso-Mohedano, J. G., Flores-Verdugo, F. J., Carballo, J. L., Cisneros-Mata, M. A. & Álvarez-Borrego, S., 2016. Environmental status of the Gulf of California: a review of responses to climate change and climate variability. *Earth Sci. Rev.* 162, 253-268.

- Palacios-Hernández, E., Beier, E., Lavín, M.F. & Ripa, P. 2002. The effect of the seasonal variation of stratification on the circulation of the northern Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.* 32, 705–728.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES J. Mar. Sci.* 39 (2), 175-192.
- Peacor, S. D., Riolo, R. L. & Pascual, M. 2006. Phenotypic plasticity and species coexistence: Modeling food webs as complex adaptive systems. In: M. Pascual, & J. A. Dunne (Eds.), *Ecological networks: Linking structure and dynamics in food webs*. Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity. New York: Oxford University Press, 245-270.
- Pérez-España, H. & F. Arreguín-Sánchez. 1999. A measure of the ecosystem stability. *Ecol. Model.*, 119:79-85.
- Pérez-Mellado, J., & Findley, L. 1985. Evaluación de la ictiofauna acompañante del camarón capturado en las costas de Sonora y norte de Sinaloa, México. Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón. PUA, ICMYL, UNAM/INP. México, 201-254.
- Perry, C. T., Kench, P. S., Smithers, S. G., Riegl, B., Yamano, H. & O'Leary, M. J. 2011. Implications of reef ecosystem change for the stability and maintenance of coral reef islands. *Global Change Biology*, 17(12), 3679-3696.
- Pimm, S. L. 1979. The structure of food webs. *Theoretical population biology*, 16(2), 144-158.
- Pimm, S. L. 1982. Food webs. Chapman y Hall, London, 219.
- Pimm, S.L., 2002. Food Webs. Chapman and Hall, London, UK.
- Plagányi, É. E. & Butterworth, D. S. 2004. A critical look at the potential of Ecopath with Ecosim to assist in practical fisheries management. *African Journal of Marine Science*, 26(1), 261-287.
- Plagányi, E. E. 2007. Models for an Ecosystem Approach to Fisheries. FAO Fisheries Technical Paper No. 477. Report no 477. FAO, Rome, 108.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystems. I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs* 3, 1-11.

- Pratchett, M. S. 2005. Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 148(2), 373-382.
- R Core Team 2019. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rábago-Quiroz, C. H., López-Martínez, J., Valdez-Holguín, E. J., Nevárez-Martínez, M. O. & Acevedo-Cervantes, A. 2012. Fish assemblages in the bycatch of bottom shrimp trawls on the west side of the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology Research*. 8, 865-876.
- Restrepo, V. 1999. Annotated Glossary of Terms in Executive Summary Reports of the International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas' Standing Committee on Research and Statistics (SCRS). ICCAT.
- Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A. & Bascompte, J. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecol. Lett.* 12 (8), 779-788.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191: 26.
- Riofrío, L. M. 2018. Manejo basado en el ecosistema de la región sureste del Archipiélago de Galápagos: Sostenibilidad y Adaptabilidad. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Doctorado en Ciencias Marinas y Costeras, 235.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Schmitz, O. J., Constant, V., Kaylor, M. J., Lenz, A. & Wolf, C. 2016. What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(11), 842–849.
- Robinson, T. M., La Pierre, K. J., Vadeboncoeur, M. A., Byrne, K. M., Thomey, M. L. & Colby, S. E. 2013. Seasonal, not annual precipitation drives community productivity across ecosystems. *Oikos*, 122(5), 727-738.
- Rodríguez-Romero, López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, S. E., Hernández-Vázquez & Acevedo-Cervantes A. 2012. Elenco taxonómico de los peces

- acompañantes de la captura de camarón en la porción oriental del Golfo de California - Efectos de la pesca de arrastre en el Golfo de California. 71-92.
- Romero, C. J. M. 1978. Composición y variabilidad de la fauna de acompañamiento del camarón en la zona norte del Golfo de California. Tesis de Maestría, Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey. Guaymas, Sonora, México.
- Rosas-Luis, R., C. A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. del Monte Luna & M. V. Morales-Zárate. 2008. Importance of Jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecological Modeling*, 218:149-161.
- Ruiz-Moreno, D., Pascual, M. & Riolo, R. 2006. Exploring network space with genetic algorithms: modularity, resilience and reactivity. In: Pascual, M., Dunne, J. (Eds.), *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, UK.
- Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10, 361–366.
- Salcido-Guevara, L. A. & Arreguín-Sánchez, F. 2007. A benthic ecosystem model of the Sinaloa continental Shelf, Mexico. *INCOFISH Ecosystem models: Transiting from Ecopath to Ecospace*. Fishery Center Research Report. 15: 170-187.
- Sánchez-Velasco, L., Valdéz-Holguín, J. E., Shirasago, B., Cisneros-Mata, M. A. & Zárate, A. 2002. Changes in the spawning environment of *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California during El Niño 1997-1998. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 54, 207-217.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591-596.
- Scott, E., Serpetti, N., Steenbeek, J. & Heymans, J. J. 2016. A Stepwise Fitting Procedure for automated fitting of Ecopath with Ecosim models. *Software X*, 5, 25-30.

- Secretaría de Pesca. 1987. Pesquerías mexicanas: Estrategias para su administración. Dirección de publicaciones de la Secretaría de Pesca, primera edición. México D.F. 593.
- Shannon, L. J., Moloney, C. L., Jarre, A. & Field J. G. 2003 Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *J Mar Syst* 39: 83-116.
- Smith, C. A. & Sardeshmukh, P. 2000. The Effect of ENSO on the Intraseasonal Variance of Surface Temperature in Winter., *International J. of Climatology*, 20, 1543-1557.
- Smith, T. M. & Smith, R. L. 2009. *Elements of Ecology* 7th ed. San Francisco CA: Pearson Benjamin Cummings.
- Standish, R. J., Hobbs, R. J., Mayfield, M. M., Bestelmeyer, B. T., Suding, K. N. & Battaglia, L. L. 2014. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *J. Biol. Conser. Cramer*. 177, 43–51.
- Stouffer, D. B. & Bascompte, J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108 (9), 3648-3652.
- Tiano, J. C., Witbaard R., Bergman M. J. N., van Rijswijk P., Tramper A., van Oevelen D. & Soetaert K. 2019. Acute impacts of bottom trawl gears on benthic metabolism and nutrient cycling. *ICES Journal of Marine Science*.
- Tilman, D. & Downing, J. A. 1996. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*. 367, 363–365.
- Tovar, C. R. I. 2013. Efecto de la pesca de arrastre del camarón sobre el ecosistema del Alto Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 62.
- Tripp-Valdez, A. 2010. Comparación de dos enfoques metodológicos para el análisis de la estructura trófica de la ictiofauna de fondos blandos de las costas de Nayarit, México. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional. México, 131.
- Trites, A. W. 2003. Food webs in the oceans: who eats whom and how much? *En: M. Sinclair & G. Valdimarsson (Eds.) Responsible fisheries in the marine ecosystem*. Rome, Italy: FAO; New York; CABI Pub. 426. 125-141.

- Trites, A. W., Christensen, V., & Pauly, D. 2006. 2Effects of fisheries on ecosystems: just another top predator?
- Truchy, A., Angeler, D. G., Sponseller, R. A., Johnson, R. K. & McKie, B. G. 2015 Linking biodiversity, ecosystem functioning and services, and ecological resilience: towards an integrative framework for improved management. *Advances in Ecological Research*, 53, 55-96.
- Ulanowicz R. E. 1986. Growth and development: ecosystems phenomenology. Springer-Verlay, New York, 203.
- Valencia-Gasti, J. A., Baumgartner, T. & Durazo, R. 2015. Effects of ocean climate on life cycles and distribution of small pelagic fishes in the California Current System off Baja California. *Ciencias Marinas* 41(4), 315-348.
- Valenzuela-Tanori, M. 1988. Evaluación de la fauna que acompaña al camarón en arrastres comerciales de las costas de Sonora y Sinaloa, México. Tesis de licenciatura. FACIMAR, UAS. México. 38.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer. <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>.
- Vieira, W. J., Domingos, M. M., Rodrigues-Filho, J. L. & Farias E. G. G. 2017. Kite escape device: A new approach to reduce bycatch in shrimp trawls. *Marine and Coastal Fisheries* 9 (1), 396-403.
- Villaseñor-Talavera, R. 1997. Dispositivos excluidores de tortugas marinas. FAO Documento Técnico de Pesca. No. 372. Roma, 116.
- Villaseñor-Talavera, R. 2012. Pesca de camarón con sistema de arrastre y cambios tecnológicos implementados para mitigar sus efectos en el ecosistema. p. 281-314. En: Efectos de la pesca de arrastre en el Golfo de California. López-Martínez, J. y Morales-Bojórquez, E. (Ed.), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Fundación Produce Sonora, México, 466.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, 6(1), 18-23.
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic massbalance assessments. *Review in Fish Biology and Fisheries*, 7(2), 139-172.

- Weathers, K. C., D. L. Strayer & G. E. Likens. 2013. Fundamentals of ecosystem science. Elsevier. San Diego, CA, USA. 328p.
- Wetzel, R. G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biology*, 33(1), 83–89 .
- Wickham, H. 2018. scales: Scale functions for graphics. CRAN.R-project.org.
- Wickham, H. 2018. scales: Scale Functions for Visualization. R package version 1.0.0. <https://CRAN.R-project.org/package=scales>
- Wickham, H., Francois, R., Henry, L. & Müller, K. 2018. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 0.7.4. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Winger, P. D., Munden, J. G., Nguyen, T. X., Grant, S. M. & Legge, G. 2018. Comparative fishing to evaluate the viability of an aligned footgear designed to reduce seabed contact in Northern shrimp bottom trawl fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 75(2): 201-210.
- Yáñez-Arancibia, A. 1984. Evaluación de la pesca demersal costera. *Ciencia y Desarrollo CONACYT*, (58): 61-71.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice Hall. New Jersey. USA. 622.
- Zetina-Rejón, M. J., Cabrera-Neri, E., López-Ibarra, G. A., Arcos-Huitrón, N. E. & Christensen V. 2015. Trophic modeling of the continental shelf ecosystem outside of Tabasco, Mexico: a network and modularity analysis *Ecol. Model.*, 313, 314-324.
- Zetina-Rejón, M. J., F. Arreguín-Sánchez & E. A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 57:803-815.
- Zhang Y. & Y. Chen. 2007. Modeling and evaluating ecosystem in 1980s and 1990s for American Lobster (*Homarus americanus*) in the Gulf of Maine. *Ecological Modelling*, 203, 475-489.

11. ANEXOS

Anexo 1. Datos de entrada del modelo Ecopath para el ecosistema del sur del Golfo de California (periodo 2006–2007).

ID	NG	NT	B (ton/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE	P/Q (año ⁻¹)	Capturas (ton/km ² /año)	Descartes (ton/km ² /año)
1	Gaviotas	3.66	0.014	0.347	44.859	0.024	0.008	0.000	0.000
2	Bobos	3.89	0.090	0.040	39.330	0.180	0.001	0.000	0.000
3	Pelícanos	2.77	0.005	0.100	17.740	0.180	0.006	0.000	0.000
4	Ballenas	3.38	0.037	0.172	24.550	0.072	0.007	0.000	0.000
5	Lobo marino	3.83	0.010	0.660	36.000	0.036	0.018	0.000	0.000
6	Delfines	4.00	0.020	0.330	24.020	0.003	0.014	0.000	0.000
7	Tiburones grandes	4.08	0.049	0.187	2.490	0.726	0.075	0.001	0.000
8	Otros tiburones grandes	3.80	0.003	0.390	3.750	0.916	0.104	0.001	0.000
9	Tiburón martillo	4.11	0.027	0.130	2.500	0.948	0.052	0.001	0.000
10	Tiburón zorro	4.17	0.014	0.180	3.050	0.560	0.059	0.001	0.000
11	Tiburón azul	3.56	0.013	0.300	2.500	0.389	0.120	0.001	0.000
12	Tiburones pequeños	3.74	2.417	0.810	4.500	0.360	0.180	0.023	0.000
13	Angelito	4.07	0.061	0.343	4.000	0.292	0.086	0.006	0.000
14	Tortugas	3.26	0.059	0.146	3.720	0.502	0.039	0.000	0.001
15	Barberos y cirujanos	2.00	0.029	0.510	14.670	0.957	0.035	0.000	0.000
16	Anguilas	3.21	2.024	1.065	3.800	0.779	0.280	0.000	0.012
17	Chihuiles	3.07	1.639	1.475	4.010	0.740	0.368	0.053	0.222
18	Botas y cochis	3.02	0.868	2.250	6.300	0.517	0.357	0.000	0.490
19	Pajaritos	3.09	0.057	1.550	5.150	0.450	0.301	0.006	0.004
20	Jureles y medregales	3.26	3.954	0.803	3.610	0.957	0.222	0.012	1.095
21	Pámpanos	3.20	4.691	0.913	8.120	0.588	0.112	0.075	0.530
22	Sardinias (Clupeidae)	2.78	1.516	3.198	16.320	0.845	0.196	0.000	0.073
23	Sardinias (Opisthonema)	2.16	0.536	3.198	11.970	0.906	0.267	0.000	0.121
24	Sardinias (Engraulidae)	3.47	1.475	2.461	16.050	0.984	0.153	0.000	0.119
25	Dorado	4.33	1.126	1.242	8.500	0.750	0.146	0.000	0.000
26	Mojarras	2.80	2.899	1.337	9.280	0.759	0.144	0.595	0.485
27	Burros y roncós	2.66	4.657	1.961	7.460	0.720	0.263	0.002	0.800
28	Pez vela	4.18	0.020	0.795	2.850	0.734	0.279	0.001	0.000
29	Pez espada	4.00	0.020	0.914	4.700	0.514	0.194	0.001	0.000
30	Pez gallo	3.83	0.020	0.632	3.400	0.785	0.186	0.010	0.000
31	Pargos	3.26	4.347	0.926	5.750	0.787	0.161	0.074	0.151
32	Huachinango	3.07	2.556	1.100	5.100	0.893	0.216	0.004	0.001
33	Piernas y conejos	3.30	0.142	0.356	4.570	0.654	0.078	0.001	0.028
34	Lisas	2.25	0.073	0.999	6.430	0.967	0.155	0.007	0.007
35	Chivitos	3.21	0.365	1.000	4.310	0.269	0.232	0.000	0.042

36	Lenguas	3.27	0.060	0.667	4.180	0.949	0.160	0.000	0.011
37	Caballo de mar	3.05	0.000	2.770	9.400	0.977	0.295	0.000	0.000
38	Macabíes	3.18	0.020	0.635	9.700	0.864	0.065	0.000	0.008
39	Peces sapo	3.47	0.079	1.131	14.700	0.777	0.077	0.000	0.006
40	Peces mariposa	2.20	0.047	1.530	20.300	0.117	0.075	0.000	0.000
41	Ojones	3.06	0.001	0.970	6.750	0.702	0.144	0.000	0.000
42	Merluzas	3.34	0.006	0.500	1.900	0.883	0.263	0.002	0.001
43	Viejas	3.15	0.065	0.300	5.400	0.713	0.056	0.000	0.007
44	Agujones	3.07	0.043	0.400	11.800	0.347	0.034	0.000	0.004
45	Otros peces	3.07	0.601	2.534	8.870	0.996	0.286	0.000	0.057
46	Lenguados (Paralichthyidae)	3.15	5.143	1.738	5.430	0.662	0.320	0.000	0.930
47	Lenguados (Pleuronectiformes)	3.76	1.178	1.337	3.880	0.871	0.345	0.000	0.076
48	Ratones	2.98	1.771	3.164	9.200	0.950	0.344	0.000	0.321
49	Rayas águila	3.19	0.580	0.360	2.330	0.541	0.155	0.000	0.113
50	Rayas aguijón	3.19	1.617	0.312	1.650	0.666	0.189	0.000	0.111
51	Rayas (Rajiformes)	2.95	0.615	1.567	5.950	0.680	0.263	0.019	0.064
52	Guitarras	3.08	1.078	0.777	3.340	0.314	0.233	0.000	0.171
53	Corvinas (Sciaenidae)	3.09	4.444	0.978	8.480	0.450	0.115	0.036	0.604
54	Corvinas (Cynoscion)	3.24	0.711	0.444	5.600	0.674	0.079	0.001	0.011
55	Berrugata	3.20	1.173	0.690	9.600	0.777	0.072	0.001	0.021
56	Atunes y barriletes	4.00	0.211	1.262	4.270	0.978	0.296	0.042	0.029
57	Sierra	4.13	0.109	1.172	4.500	0.800	0.260	0.002	0.001
58	Peces escorpión	3.45	0.017	0.590	5.740	0.771	0.103	0.000	0.003
59	Cabrillas	3.24	0.176	2.500	8.540	0.682	0.293	0.000	0.009
60	Meros	3.38	0.647	0.180	3.450	0.243	0.052	0.001	0.009
61	Bayas y garropas	3.29	0.141	0.230	3.600	0.268	0.064	0.000	0.008
62	Barracudas	3.71	0.141	0.260	4.200	0.968	0.062	0.000	0.019
63	Palometa	3.30	0.722	1.764	10.400	0.261	0.170	0.000	0.284
64	Chiles	3.17	0.390	1.496	5.360	0.779	0.279	0.000	0.124
65	Botetes	2.98	2.775	1.225	5.570	0.964	0.220	0.000	0.061
66	Rayas eléctricas	3.35	0.042	0.898	5.300	0.758	0.169	0.001	0.005
67	Cintos y sables	3.16	0.317	0.898	4.530	0.637	0.198	0.000	0.117
68	Vaquitas	3.46	0.037	0.883	5.290	0.719	0.167	0.000	0.011
69	Calamar gigante	3.10	2.285	3.250	13.800	0.667	0.236	0.003	0.000
70	Pulpos	3.23	1.598	1.390	11.680	0.869	0.119	0.018	0.003
71	Caracoles	2.00	21.830	3.659	14.100	0.491	0.260	0.000	0.000
72	Almejas	2.31	7.611	2.196	12.660	0.949	0.173	0.002	0.000
73	Ostiones	2.38	0.816	6.900	23.000	0.883	0.300	0.002	0.000
74	Callo de hacha	2.37	0.074	1.480	9.580	0.248	0.154	0.000	0.000
75	Langosta	2.21	3.934	1.280	7.480	0.822	0.171	0.005	0.000
76	Jaiba	2.20	13.28	2.020	6.585	0.850	0.307	0.003	0.713

77	Langosta mantis	2.03	5.348	1.824	8.860	0.850	0.206	0.000	0.000
78	Camarones (<i>Penaeidae</i>)	2.03	8.110	5.844	26.580	0.850	0.220	1.053	0.000
79	Otros crustáceos	2.00	24.48	1.289	12.430	0.850	0.104	0.000	0.025
80	Coelenterata	2.97	2.147	2.100	9.150	0.560	0.230	0.000	0.003
81	Equinodermos	2.22	7.526	0.864	3.560	0.912	0.243	0.000	0.013
82	Porifera	2.03	3.885	2.461	12.770	0.982	0.193	0.000	0.000
83	Poliquetos	2.00	7.993	5.942	28.250	0.965	0.210	0.000	0.000
84	Anélidos	2.11	5.227	4.600	25.000	0.950	0.184	0.000	0.000
85	Infaua	2.47	1.207	8.120	27.000	0.950	0.301	0.000	0.000
86	Zooplancton	2.09	22.393	31.62	87.806	0.525	0.360	0.000	0.000
87	Fitoplancton	1.00	132.17	73.84		0.172		0.000	0.000
88	Macrofitas	1.00	97.631	7.086		0.333		0.000	0.000
89	Peces muertos (<i>bycatch</i>)	0.00	8.132			0.160		0.000	0.000
90	Detritus	0.00	4.119			0.145		0.000	0.000

ID = número del grupo funcional, *NG* = nombre del grupo funcional, *NT* = nivel trófico, *B* = biomasa, *P/B* = cociente producción–biomasa, *Q/B* = cociente consumo–biomasa, *EE* = eficiencia ecotrófica, *P/Q* = cociente producción–consumo.

Anexo 2. Fuentes de información de los datos de entrada al modelo Ecopath para el sur del Golfo de California (periodo 2006–2007).

ID	NG	B (ton/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE	P/Q (año ⁻¹)	Dieta	Capturas (ton/km ² /año)
1	Gaviotas	1	*	*	**	**	2, 3, 4	ND
2	Bobos	**	5	6	***	**	7	ND
3	Pelícanos	**	8	8	***	**	10	ND
4	Ballenas	1	10	*	**	**	85	ND
5	Lobo marino	1	*	*	**	11	85	ND
6	Delfines	1	12	12	**	**	13, 14, 85	ND
7	Tiburones grandes	**	*	*	1	**	15	84
8	Otros tiburones grandes	*	*	*	16	17	18	84
9	Tiburón martillo	**	*	*	17	**	19, 20	84
10	Tiburón zorro	*	*	10	**	**	21, 22, 23	84
11	Tiburón azul	*	11	*	**	**	24	84
12	Tiburones pequeños	*	17	*	**	**	25	84
13	Angelito	*	*	*	**	**	26	84
14	Tortugas	**	16	14	27	27	41	84
15	Barberos y cirujanos	28	*	*	29	**	30	ND
16	Anguilas	*	*	31	**	**	32	84
17	Chihuiles	*	*	*	**	**	86, 87	84
18	Botas y cochis	*	*	*	**	**	25	84
19	Pajaritos	*	33	*	**	**	106	84
20	Jureles y medregales	*	*	1	14	33	34, 35	84
21	Pámpanos	*	27	*	**	**	36, 37	84
22	Sardinias (Clupeidae)	**	31	*	***	**	88, 89	84
23	Sardinias (Opisthonema)	**	*	*	17	38	88	84
24	Sardinias (Engraulidae)	**	17	*	***	**	89	84
25	Dorado	*	11	*	**	27	39, 40	84
26	Mojarras	*	14	41	**	17	90	84
27	Burros y roncós	*	*	41	**	27	42, 43, 44	84
28	Pez vela	*	*	*	**	**	44, 45	84
29	Pez espada	*	*	11	**	**	91	84
30	Pez gallo	*	*	*	**	**	46	84
31	Pargos	11	*	16	**	**	34, 47	84
32	Huachinango	*	*	31	48	33	49, 50, 51, 52	84
33	Piernas y conejos	*	53	53	**	**	25, 54, 55	84
34	Lisas	**	41	*	27	**	57, 58	84
35	Chivitos	*	*	*	**	27	43	84
36	Lenguas	*	*	*	17	**	92	84
37	Caballo de mar	*	*	*	**	**	106	84

38	Macabíes	16	16	16	16	16	59	84
39	Peces sapo	17	*	*	**	17	106	84
40	Peces mariposa	*	*	*	**	**	93	84
41	Ojones	*	11	*	**	**	94	84
42	Merluzas	*	*	60	**	**	106	84
43	Viejas	*	*	*	11	**	106	84
44	Agujones	*	31	*	**	**	106	84
45	Otros peces	14	*	*	**	27	25	84
46	Lenguados (Paralichthyidae)	*	*	*	**	11	25, 61	84
47	Lenguados (Pleuronectiformes)	*	41	*	**	41	62	84
48	Ratones	**	*	*	41	**	95	84
49	Rayas águila	**	*	11	11	**	63	84
50	Rayas aguijón	*	17	*	**	**	64, 65	84
51	Rayas (Rajiformes)	31	31	*	**	**	25, 37, 64, 65	84
52	Guitarras	*	*	*	**	**	37, 65, 68	84
53	Corvinas (Sciaenidae)	*	11	*	**	**	25	84
54	Corvinas (Cynoscion)	*	*	*	**	16	25, 69	84
55	Berrugata	10	*	*	**	**	95	84
56	Atunes y barriletes	*	*	*	11	11	95, 96	84
57	Sierra	**	14	14	14	**	25	84
58	Peces escorpión	**	*	*	1	41	25, 43	84
59	Cabrillas	*	70	70	**	**	25, 71	84
60	Meros	*	53	53	**	**	25, 72, 73	84
61	Bayas y garropas	41	*	*	**	**	25, 74	84
62	Barracudas	*	16	*	**	16	94	84
63	Palometa	*	*	*	**	**	106	84
64	Chiles	*	27	*	**	27	43	84
65	Botetes	*	*	14	**	**	25, 43, 75	84
66	Rayas eléctricas	17	*	*	**	**	65	84
67	Cintos y sables	*	*	41	**	**	106	84
68	Vaquitas	*	*	41	**	**	43	84
69	Calamar gigante	*	76	41	**	76	77, 78	84
70	Pulpos	*	*	10	**	**	79, 80, 81, 82	84
71	Caracoles	*	29	*	***	29	86	84
72	Almejas	*	53	53	**	**	86	84
73	Ostiones	*	16	16	**	16	86	84
74	Callo de hacha	*	*	83	**	**	86	84
75	Langosta	*	*	41	**	**	88	84
76	Jaiba	*	*	41	***	**	86, 97	84
77	Langosta mantis	**	*	*	***	41	1, 10	84
78	Camarones (Penaeidae)	*	41	41	41	41	1	84

79	Otros crustáceos	**	41	*	***	**	98	84
80	Coelenterata	41	*	*	**	**	99, 100, 101, 102, 103	84
81	Equinodermos	41	*	*	**	**	104	84
82	Porifera	41	29	*	**	**	104	84
83	Poliquetos	41	41	*	**	**	1, 86	84
84	Anélidos	**	29	38	***	29	105	ND
85	Infaua	**	17	17	***	17	88	ND
86	Zooplankton	41	41	41	**	**	1, 86	ND
87	Fitoplancton	41	41	*	**	ND	ND	ND
88	Macrofitas	41	41	*	**	ND	ND	ND
89	Peces muertos (bycatch)	27	*	*	**	ND	ND	ND
90	Detritus	27	*	*	**	ND	ND	ND

1: Arreguín-Sánchez *et al.* (2002); 2: Pierotti y Annett (1990); 3: Silva *et al.* (2000); 4: Angulo-Gastélum (2008); 5: Jarre *et al.* (1991); 6: Muck y Pauly (1987); 7: Ancona *et al.* (2012); 8: Geers *et al.* (2016); 9: Jiménez-Castro (1988); 10: Morales-Zárate (2001); 11: Riofrío-Lazo (2018); 12: Hernández-Herrera y Cisneros-Mata (1999); 13: Galván-Magaña (1999); 14: Galván-Piña (2005); 15: Barajas-Calderón (2018); 16: García-Pech (2016); 17: Arreguín-Sánchez *et al.* (2007); 18: Baró (2016); 19: Aguilar-Castro (2003); 20: Torres-Rojas (2006); 21: Polo-Silva *et al.* (2007); 22: Polo-Silva (2008); 23: Calle-Morán (2010); 24: Hernández-Aguilar (2008); 25: Ainsworth *et al.* (2009); 26: Escobar-Sánchez (2004); 27: Salcido-Guevara (2006); 28: Cabrera-Neri (2005); 29: Rehren *et al.* (2018); 30: Moreno-Sánchez *et al.* (2014); 31: Tovar (2013); 32: Glodek y Voris (1982); 33: Bacalso y Wolff (2014); 34: Flores-Ortega *et al.* (2010); 35: Sánchez-García (2016); 36: Martin y Bastida (2008); 37: Flores-Ortega *et al.* (2015); 38: Haputhantri *et al.* (2008); 39: Tripp-Valdez (2005); 40: Briones (2017); 41: Hernández-Padilla (2012); 42: Estrada (1986); 43: Raymundo-Huizar (2000); 44: Flores-Ortega *et al.* (2014); 45: Arizmendi-Rodríguez (2004); 46: Rodríguez-Romero (2009); 47: Rojas-Herrera y Chiappa-Carrara (2002); 48: Ortiz-Oyola (2017); 49: Ortiz-Oyola (2017); 49: Saucedo-Lozano (1998); 50: Santamaría-Miranda (1998); 51: Santamaría-Miranda (2003); 52: Trujillo Retana (2014); 53: Díaz-Urbe (2005); 54: Elorduy-Garay y Caraveo-Patiño (1994); 55: Elorduy-Garay y Peláez-Mendoza (1996); 57: Osorio-Dualiby (1988); 58: Villanueva-Gómez (2017); 59: Vieira-Mota (2008); 60: Del Monte-Luna (2004); 61: Amezcua y Portillo (2010); 62: Flores-Ortega *et al.* (2013); 63: Sampson-Tenorio (2007); 64: Navarro-González *et al.* (2012); 65: Valadez-González (2007); 66: De la Rosa-Meza *et al.* (2013); 67: Cabrera-Meléndez (2017); 68: Curiel-Godoy (2017); 69: Tapia-García *et al.* (1988); 70: Cruz-Escalona *et al.* (2013); 71: Bocanegra-Castillo *et al.* (2002);

72: Lugo-May (2013); 73: Huizar y Rosa (2016); 74: Pérez-Rojo (2016); 75: Chi-Espínola y Vega-Cendejas (2013); 76: Rosas-Luis *et al.* (2008); 77: Salinas-Zavala (1835); 78: Markaida (2001); 79: Alejo-Plata *et al.* (2009); 80: Armendáriz-Villegas *et al.* (2014); 81: Palacios-Abrantes *et al.* (2017); 82: Chávez-Pillado (2018); 83: Rehren, Wolff y Jiddawi (2018); 84: CONA PESCA (2006); 85: Hernández-Herrera y Cisneros-Mata (1999); 86: Zetina-Rejón *et al.* (2003); 87: Arriaga-Haro *et al.* (1989); 88: Aramoni-Serrano (1982); 89: CICIMAR (1983); 90: Varela-Romero, 1990; 91: Trujillo-Olvera (2015); 92: Díaz-González y Soto (1988); 93: Pratchett (2005); 94: Froese y Pauly (2005); 95: Tripp-Valdéz (2010); 96: Chávez-Solano (1976); 97: Rodríguez-Rojero (2004); 98: Godínez-Rodríguez *et al.* (1999); 99: Okay y Mahmoudi (2002); 100: Yi-Ling Chen (2001); 101: Schneider y Behrends (1994); 102: Barz y Hirche (2003); 103: Larson (1991); 104: Opitz (1993); 105: Jennings y Gelder (1969); 106: Froese y Pauly (2001). * = Aproximado; ** = Calculado por Ecopath; ***Inferido. Las ecuaciones para calcular PB (= M; mortalidad natural para grupos que no se pescan) y QB son: $\log_{10}M = -0.0066 - 0.28 \log_{10} L + 0.654 \log_{10} K + 0.463 \log_{10} T$; $\ln(QB) = -0.178 - 0.202 \ln W + 0.612 \ln T + 0.516 \ln A + 1.26 F$; el valor de las constantes se obtuvieron de la referencia 106.

Anexo 3. Matriz de dietas para el modelo Ecopath del sur del Golfo de California. Los renglones representan a las presas y las columnas a los depredadores. Cada grupo funcional está asociado a un número de identificación (ID).

Anexo 4. Grupos para los que se ingresaron datos de calibración del modelo estático Ecopath del sur del Golfo de California.

ID	Abundancia relativa	Esfuerzo de pesca (días de pesca)	Factores ambiental forzantes (índice BEST)
12	Tiburones pequeños	Tiburones pequeños	ND
17	Chihuiles	Chihuiles	ND
20	Jureles y medregales	Jureles y medregales	ND
21	Pámpanos	Pámpanos	ND
22	Sardinias (Clupeidae)	Sardinias (Clupeidae)	Sardinias (Clupeidae)
23	Sardinias (Opisthonema)	Sardinias (Opisthonema)	Sardinias (Opisthonema)
24	Sardinias (Engraulidae)	Sardinias (Engraulidae)	Sardinias (Engraulidae)
26	Mojarras	Mojarras	ND
31	Pargos	Pargos	ND
46	Lenguados (Paralichthyidae)	Lenguados (Paralichthyidae)	ND
53	Corvinas (Sciaenidae)	Corvinas (Sciaenidae)	ND
56	Atunes y barriletes	Atunes y barriletes	ND
72	Almejas	Almejas	ND
75	Langosta	Langosta	ND
78	Camarones (Penaeidae)	Camarones (Penaeidae)	Camarones (Penaeidae)
79	ND	ND	Otros crustáceos
87	ND	ND	Fitoplancton
88	ND	ND	Macrofitas

ND = dato no disponible. Serie de tiempo de factores ambientales forzantes (índice BEST) disponible en:

<https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/correlation/censo.data> (Smith y Sardeshmukh 2000).

Anexo 5. Algoritmo para el cálculo de series de tiempo de resiliencia (enfoque oferta–demanda de energía del ecosistema, [Arreguín-Sánchez 2014](#)) en R.

```
setwd("C:/Users/") # Elegir el directorio de trabajo
```

```
Years <- 1:i # Elegir el número de años a simular
```

LEER E IMPORTAR ARCHIVOS DENTRO DE LAS MATRICES

```
file.rename( list.files( pattern = "Consumption_annual_.....csv"), paste( "annualQ_", Years, ".csv", sep = "" ) ) # Lista de consumos anuales de los archivos .csv y renombrarlos
```

```
annual_files <- list.files( pattern = "annualQ" )
```

```
for ( i in 1: length( annual_files ) ) # Crear data frames de las matrices de consumo para cada año
```

```
  assign( paste( "Cons", regmatches( annual_files[i], regexpr("[:digit:]", annual_files[i])), sep = "" ),
```

```
    as.matrix( read.csv( annual_files[i], skip = 9, header = TRUE,
```

```
      row.names = as.vector( t(read.csv( annual_files[i],
```

```
        skip = 9, header = FALSE, nrow = 1)))
```

```
  )))
```

```
Qlist <- mget( ls( pattern = "Cons" ) ) # Lista de las matrices de consumo
```

ESTIMACIÓN DE LA RESILIENCIA

```
# Ciclo para crear data frames de oferta–demanda de energía para cada año. Asigna NA's a productores primarios y grupos sin depredadores.
```

```
for ( i in 1:length(Qlist) )
```

```
  assign( paste( "sup.dem", substr( names(Qlist[i]), 5, 6), sep = "" ),
```

```
    data.frame( supply = ifelse( apply( Qlist[[i]], 1, sum)==0, NA, apply( Qlist[[i]], 1, sum)), demand = ifelse( apply(Qlist[[i]], 2, sum)==0, NA, apply( Qlist[[i]], 2, sum))))
```

```
SDlist <- mget(ls(pattern="sup.dem")) # Lista de vectores de oferta–demanda
```

```
Resilience <- rep( NA, length(SDlist) ) # Vector vacío
```

```
for ( i in 1:length( SDlist ) ) # Análisis de regresión para estimar la resiliencia (coeficientes)
```

```
  Resilience[i] <- lm( log10( SDlist[[i]]$supply ) ~ log10( SDlist[[i]]$demand), na.action = na.omit )$coefficients[2]
```

```
Resilience
```

Anexo 6. Esquema de las redes de arrastre camaroneras utilizadas en este estudio. a) Tipo Buzo. b) Prototipo ENIP90NN (Padilla 2012).

