

**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

---

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**

**“ESTRUCTURA TRÓFICA Y FLUJOS DE ENERGÍA EN EL  
ECOSISTEMA DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE  
TABASCO, MÉXICO”**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS MARINAS**

**P R E S E N T A :**

**E R I K A C A B R E R A N E R I**

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR

noviembre 2005



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

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 1º. del mes Septiembre del año 2005, el (la) que suscribe ERIKA CABRERA NERI alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A030400 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN y cede los derechos del trabajo titulado:

“ESTRUCTURA TRÓFICA Y FLUJOS DE ENERGÍA EN EL ECOSISTEMA DE

LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE TABASCO, MÉXICO”

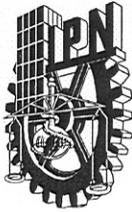
al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: ee76cn@yahoo.com.mx

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

**ERIKA CABRERA NERI**

*nombre y firma*



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION**  
*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 1º, del mes de Septiembre del 2005 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**“ESTRUCTURA TRÓFICA Y FLUJOS DE ENERGÍA EN EL ECOSISTEMA DE  
LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE TABASCO, MÉXICO”**

Presentada por el alumno:

**CABRERA**

Apellido paterno

**NERI**

materno

**ERIKA**

nombre(s)

Con registro: 

A	0	3	0	4	0	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Director de tesis  
PRIMER VOCAL

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

PRESIDENTE

DR. DANIEL LLUCH BELDA

SECRETARIO

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

SEGUNDO VOCAL

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ  
Co-Director

TERCER VOCAL

DR. SALVADOR EMILIO LLUCH COTA

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



## CONTENIDO

Índice de Tablas	iii
Índice de Figuras	v
Agradecimientos	vi
Glosario	vii
Resumen	x
Abstract	xi
1 Introducción	1
2 Antecedentes	5
3 Justificación	8
4 Objetivos	10
4.1 Objetivo general	10
4.2 Objetivos particulares	10
5 Materiales y Métodos	11
5.1 Descripción del área de estudio	11
5.2 Descripción del modelo a utilizar	13
5.3 Construcción del modelo	15
5.3.1. Datos de entrada	15
5.3.1.1. Biomasa ( $B_i$ )	17
5.3.1.2. Cociente producción/biomasa ( $P/B$ ) <sub>i</sub>	19
5.3.1.3. Cociente consumo/biomasa ( $Q/B$ ) <sub>i</sub>	23
5.3.1.4. Capturas	25
5.3.1.5. Matriz depredador/presa ( $DC_{ji}$ )	26
5.4 Balanceo del modelo	29
5.5 Consistencia del modelo	29
5.6 Pedigrí del modelo	30

5.7	EcoRanger	32
5.8	Caracterización trófica del ecosistema.	35
5.8.1	Atributos tróficos de los grupos funcionales	35
5.8.2	Atributos tróficos del ecosistema	35
6	Resultados	39
7	Discusión	57
8	Conclusiones	70
9	Bibliografía	71
10	Anexos	88

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Factores de conversión aplicados a los datos de entrada de biomasa del modelo trófico de la plataforma continental de Tabasco. PS=Peso seco, PH= Peso húmedo.....	19
Tabla 2. Parámetros utilizados para la estimación de los cocientes P/B de la especie representativa de cada grupo funcional de peces del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco.....	22
Tabla 3. Grupos para los que se tomó como base otros modelos en los parámetros P/B y Q/B.....	23
Tabla 4. Parámetros usados en el cálculo de Q/B (A es la relación de aspecto de la aleta caudal y h y d se refieren a los hábitos alimenticios).....	25
Tabla 5. Capturas para el periodo de 1982-1997 y promedio usado en el modelo.....	27
Tabla 6. Referencias usadas para obtener las dietas de las especies representantes de los grupos funcionales incluidos en el modelo.....	28
Tabla 7. Calificación asignada en pedigrí para cada uno de los datos de entrada en EcE.....	31
Tabla 8. Intervalos de confianza incluidos en EcE (% I.C. EcE), e intervalos de confianza propuestos para la definición del pedigrí (% I.C.).....	34
Tabla 9. Valores de pedigrí asignados a los datos de entrada para el modelo de la plataforma continental de Tabasco. Las leyendas asignadas representan la calificación del dato de entrada según la Tabla 7.....	41
Tabla 10. Diferencias relativas (%) entre los valores del modelo original y los obtenidos por EcoRanger. Los valores en negrita muestra en qué caso fue	

mayor la diferencia entre los dos modelos. Valores positivos se interpreta como un aumento del valor en ese parámetro y valores negativos como una disminución del valor de ese parámetro. Los valores entre paréntesis, fueron los estimados por EcE. ....44

Tabla 11. Datos de entrada y nivel trófico por grupo funcional del modelo Ecopath en la plataforma de Tabasco. B= biomasa, P/B= producción/biomasa, Q/B= consumo/biomasa, EE= eficiencia ecotrófica; NT= nivel trófico. ....46

Tabla 12. Matriz de dieta, en las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas. ....47

Tabla 13. Atributos del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco...48

Tabla 14. Flujos de biomasa por destino en el ecosistema de la plataforma continental de Tabasco.....50

Tabla 15. Aportación por grupo a la Ascendencia (A) total del ecosistema; a la Información y a los flujos totales. ....54

Tabla 16. Índices de información relativos a los flujos del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco. Los índices están en unidades de flowbits. ....55

Tabla 17. Estadísticas básicas para el modelo original y cada uno de los modelos estimados en EcoRanger. En negrita se encuentran los porcentajes de los atributos básicos en ambos modelos con menores diferencias respecto al original. ....62

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	12
Figura 2. Tendencia en los cocientes ° P/Q y ° R/A respecto al nivel trófico (estimaciones correspondientes al modelo de Tabasco). ....	40
Figura 3. Porcentaje de iteraciones positivas con dos diferentes criterios de variación en los datos de entrada del modelo (°10%; ° Pedigrí).....	42
Figura 4. Captura, Biomasa y Flujos por nivel trófico discreto para la plataforma continental de Tabasco.....	51
Figura 5. Agregación de la estructura del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco en niveles tróficos discretos. Se representan los flujos de biomasa entre niveles (—▶); exportaciones (---▶); respiración (.....▶), y el flujo a detritus (-.-▶) en t/km <sup>2</sup> /año. El porcentaje en cada compartimiento representa la eficiencia de transferencia del nivel trófico anterior. ....	52
Figura 6. Valores de P/B para los grupos funcionales presentes en cuatro ecosistemas adyacentes. ▲ Plataforma contiental de Tabasco; ° Sonda de Campeche; • Plataforma continental de Veracruz; ◇ Laguna de Términos.....	58
Figura 7. Valores de Q/B para los grupos funcionales presentes en cuatro ecosistemas adyacentes. ▲ Plataforma contiental de Tabasco; ° Sonda de Campeche; • Plataforma continental de Veracruz; ◇ Laguna de Términos.....	60

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Manuel J. Zetina Rejón por todas las contribuciones a este trabajo, pero sobre todo por su apoyo incondicional en la dirección de esta tesis como parte de mi crecimiento profesional y también por su esfuerzo para que haya terminado siendo una mejor persona, muchísimas gracias por todo.

Al Dr. Francisco Arreguín Sánchez, por su invaluable ayuda durante todo este proceso de aprendizaje, su trato amable y su cuidado constante hacia mí persona, gracias.

Al comité revisor, por los comentarios y sugerencias hechas, Dr. Daniel Lluch Belda, M. en C. Gustavo de la Cruz Agüero y Dr. Salvador Lluch Cota.

Al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico otorgado.

A CONACyT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría.

Al proyecto “Caracterización ecológica, biológica, pesquera y social del camarón siete barbas (*Xiphopenaeus kroyeri*) de la costa sur del Golfo de México” con clave CONACyT-SISIERRA 20020202.

Al proyecto “Impacto de la pesca de arrastre de camarón sobre los ecosistemas del Golfo de California: Manejo de pesquerías, salud del ecosistema y conservación de la biodiversidad” con clave SEMARNAT-CONACyT 2002-C01-1231

Al proyecto “Áreas marinas protegidas como estrategia para el manejo de pesquerías sustentables” con clave IPN-CGPI 20040641

Al proyecto “Comunidades de peces asociadas a los arrastres camaroneros como indicadores de degradación del ecosistema” con clave CONACyT-SAGARPA 2003-02-157

Al proyecto “Investigación sobre el efecto en el recurso pesquero de la explotación y producción de petróleo en sistemas marino”. Convenio IMP-FIES-CIBNOR-CICIMAR por el apoyo parcial otorgado al presente trabajo.

A toda mi familia, mis padres, mis hermanas, mi cuñado y Sebastián; porque han sabido acortar la distancia con su permanente entusiasmo y fe en mí.

A las personas que me otorgaron su amistad (aún después de conocerme), Gaby, Gladis, y Marce, son de lo mejor que trasciende al siguiente ciclo.

A los compañeros del grupo de trabajo de Ecopath, por todas las aportaciones, críticas, comentarios u otros que hayan hecho para aportar a este trabajo.

A ti giL, que eres la esencia de una nueva etapa, y en donde la culminación de este proceso es un paso más en la construcción de nuestro futuro.

## GLOSARIO

**ASCENDENCIA:** es un indicador del tamaño y desarrollo de un ecosistema (Ulanowicz, 1986).

**ASIMILACIÓN:** se refiere a la cantidad de materia ingerida que es destinada a la producción, es decir, el material ingerido que no es evacuado.

**AUTÓTROFOS:** organismos que obtienen su carbono a partir del dióxido de carbono (foto-autótrofos) o de químicos (quimio-autótrofos) y su fuente de energía es la luz o la energía que se desprende en reacciones químicas (Odum, 1971).

**CADENA ALIMENTICIA:** es una fracción lineal de una trama alimenticia; en algunos casos puede comenzar con los productores primarios y/o detritus y terminar con los depredadores tope.

**CAPACIDAD DE DESARROLLO:** es el límite (teórico) de la ascendencia y mide la capacidad de crecimiento de un ecosistema (Ulanowicz, 1986).

**CASCADAS TRÓFICAS:** son los efectos indirectos, derivados de una relación depredador-presa, que cambian la biomasa o producción de un nivel trófico a través de una ruta en la trama alimenticia; involucran tres niveles tróficos y sus efectos pueden propagarse a través de niveles tróficos inferiores o superiores (Carpenter *et al.*, 1985).

**COCIENTE CONSUMO/BIOMASA:** esta relación representa la cantidad de alimento ingerido por un organismo respecto a su propia biomasa en un periodo de tiempo determinado (Pauly, 1989).

**COCIENTE PRODUCCIÓN/BIOMASA:** es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Allen, 1971) y representa la producción biológica de un organismo por unidad de biomasa.

**COCIENTE PRODUCCIÓN/CONSUMO:** corresponde a la eficiencia bruta de conversión de alimento.

**CONECTANCIA:** es la proporción de los flujos existentes respecto a todos los flujos posibles en el sistema y se representa a través del índice de conectividad.

**DETRITUS:** complejo de materia orgánica no viva que se produce en la descomposición de organismos muertos o de sus partes, de productos secretados, excretados o exudados.

**ECOPATH:** modelo de flujos de energía, donde las entradas a un grupo son iguales a las salidas. La producción de un grupo es igual a su consumo alimenticio menos sus pérdidas por respiración, depredación y exportación. Programa de computación que permite calcular los flujos de biomasa balanceados entre grupos incluidos en un modelo, a partir de datos de entrada particulares (Christensen y Pauly, 1992a).

**ECOSISTEMA:** unidad integral compuesta por una comunidad biótica y el ambiente abiótico de un área particular que interactúan y persisten a través del tiempo debido a la interacción de sus componentes (Tansley, 1935).

**EFICIENCIA ECOTRÓFICA:** es la proporción de la producción neta de un grupo que es consumido por sus depredadores o capturada por la pesca.

**FITOPLANCTON:** son plantas generalmente microscópicas que flotan libremente en el agua e incluye numerosas especies de diatomeas.

**GRUPO FUNCIONAL:** se refiere a una especie o conjunto de especies, que tienen un mismo papel trófico en el ecosistema a partir de su similitud ecológica o taxonómica, y que pueden ser consideradas como componentes representativos de un ecosistema.

**HETERÓTROFOS:** Son los organismos que obtienen su carbono (energía) a partir del consumo de organismos autótrofos (vivos o muertos).

**ÍNDICE DE RECICLAJE:** es la fracción de los flujos totales de un ecosistema que son reciclados (Finn, 1976).

**MADUREZ:** estado final en la sucesión ecológica de los ecosistemas que se alcanza después de haber pasado por diferentes etapas intermedias (serales) que comprenden cambios en su estructura. Se caracteriza por tener un grado máximo de biomasa por

unidad de energía presente en concordancia con el ambiente en que se desarrolla (Odum, 1969).

**MODELO:** Representación abstracta o simplificada del sistema ecológico natural que destaca sólo sus atributos funcionales importantes y los componentes estructurales más evidentes.

**NIVEL TRÓFICO:** Posición de los organismos en la cadena alimenticia, respecto a los productores primarios; es decir, el número de veces que la energía (materia) es transformada a partir de la dieta de un consumidor en biomasa de otro consumidor a lo largo de la cadena trófica a la que pertenece (Williams y Martínez, 2002). El primer nivel trófico incluye a las plantas verdes, el segundo a los herbívoros y así sucesivamente (Lindeman, 1942).

**OVERHEAD:** expresa el potencial de reserva que el ecosistema tiene para responder en caso de perturbaciones externas (Ulanowicz, 1986) y se calcula por la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia.

**PRODUCCIÓN:** cantidad de energía o materia generada por un individuo, población o una comunidad en período específico.

**RESPIRACIÓN:** serie compleja de reacciones químicas en todos los organismos en razón de la cual la energía es extraída de los compuestos orgánicos. Es la energía un grupo que no es reutilizable por ningún otro grupo. Se calcula a partir de la proporción del consumo que no es asimilado menos la proporción de su producción que se debe a la producción primaria.

**TRAMA TRÓFICA:** debido a que un mismo organismo puede alimentarse a expensas de varias especies distintas, según las circunstancias del momento y del medio donde se encuentre; y a su vez, puede ser presa de unas u otras, el transporte de energía no se realiza en forma lineal sino en forma de una red, la trama de alimentación cuyos nudos estarían ocupados por las distintas especies.

**ZOOPLANCTON:** comunidad de animales generalmente microscópicos que flotan libremente en el agua incapaces de moverse en contra de las corrientes.

## RESUMEN

El Sur del Golfo de México es un área de gran importancia económica debido a la industria pesquera y la extracción de petróleo. La complejidad de las condiciones oceanográficas, sus usos múltiples así como también la complejidad biológica del ecosistema, hacen necesaria una investigación integral del ecosistema para la evaluación, el aprovechamiento y administración adecuada de los recursos naturales. Por ello en este estudio se propuso construir un modelo trófico tipo Ecopath de la plataforma continental de Tabasco que permitiera describir el ecosistema en términos de su estructura a través del análisis de las relaciones tróficas y la cuantificación de los flujos de energía mediante la integración de la información existente a nivel de especie. Adicionalmente, se analizaron dos estrategias para considerar la incertidumbre asociada a cada dato de entrada; esto con la finalidad de comparar los resultados de los dos mejores modelos resultantes con respecto al modelo construido originalmente. El modelo incluyó 33 grupos funcionales. Los datos de entrada del modelo se estandarizaron en unidades de tiempo y área. Los resultados del modelo mostraron ser consistentes con respecto a la biología de los grupos incluidos. Se encontró que cuando el nivel de incertidumbre se asocia a la calidad de los datos de entrada, se producen mejores resultados que cuando se considera un solo nivel de incertidumbre para todos los datos de entrada. La caracterización de la estructura trófica del ecosistema se hizo con base en las estadísticas básicas por grupo y del ecosistema, así como con el análisis de la red trófica. Se observó que el grupo de las barracudas y los tiburones son los depredadores tope del ecosistema. El nivel trófico promedio de las capturas pesqueras es de 3.01. En cuanto a la fuente de energía que se incorpora a la red trófica, se encontró que un 50.1% proviene de productores primarios y un 49.5% proviene del detritus, lo que indica la importancia que tienen ambos grupos en el sostenimiento de la estructura trófica del ecosistema. Muchos de los flujos ocurren en la parte más baja de la red trófica. Según la ascendencia, el ecosistema se encuentra desarrollado en un 52.2% del nivel máximo de desarrollo posible en el ecosistema.

## **ABSTRACT**

The South of the Gulf of Mexico is an important economic area due to fishing and oil industry. The oceanographic conditions and complex biological interactions of the ecosystem must be integrated in an ecosystem approach for the sustainable use and assessment of natural resources. The main purpose of this study was to construct a trophic model, using the Ecopath approach, of the Tabasco's Continental Shelf. The model incorporates the available information at species level and was used to describe trophic interaction and to quantify energy flows through the food web. Additionally, two strategies of considering the uncertainty of input data were analyzed; in order to compare the results with the original input data model. The model includes 33 functional groups. Input data were standardized in time and area units. Results shows to be consistent with the biology of the functional groups included in the model. In the other hand, when the uncertainty level is associated to quality of date, it is produce best results that when it is consider only level of uncertainty to every date. The characterization of trophic structure was made with the statistics of functional groups and of ecosystem, and also trough network analysis. Barracudas and sharks were the top predators of the system. The mean catch trophic level was 3.01. The source of energy was equally originated from primary producers (50.1%) and from detritus (49.5%), this shows that both groups are important for the trophic structure of the ecosystem. Most flows occur in the lower levels of the food web. According to ascendancy, the ecosystem is developing in 52.2% of its top level in the ecosystem.

## 1 INTRODUCCIÓN

El Sur del Golfo de México se ha convertido en uno de los sitios más importantes de México desde el punto de vista ecológico, económico y social, en virtud de su reconocido valor como zona petrolera y pesquera (SEPESCA, 1990).

En México, el 96% de la producción de petróleo y gas proviene de los estados costeros (73% de la región marina), en su mayoría de los campos petroleros situados en las planicies costeras (humedales de Tabasco y Campeche) y en la plataforma continental del Golfo de México (SEDESOL/INE, 1994). En particular, de la Sonda de Campeche se extraen el 71% del petróleo y el 31% de gas natural nacionales (Manickchand-Heileman *et al.*, 1998a).

Por las divisas y el número de empleos que genera su captura, la pesca de camarón es de las más importantes en México. Esta pesquería se inició en la década de los 60's, expandiéndose rápidamente. En 1972 se registraron las mayores capturas (40,000 t métricas) con un esfuerzo de 1100 embarcaciones de los Estados Unidos (E. U. A.), Cuba y México. A partir de 1980 las embarcaciones de Cuba y los E. U. dejaron de operar, con lo que la flota pesquera se redujo en un 40%; sin embargo, la pesquería artesanal continuó su incremento, observándose un decremento de la producción de camarón desde la mitad de los 80's. En el litoral de todo el Golfo se produce actualmente el 26.6% del total de camarón nacional. El área soporta una flota pesquera de más de 600 barcos con una producción promedio anual de camarón, desde 1982 hasta 1992, de cerca de las 12,000 t/año (SEMARNAP, 1998) y son explotados de forma secuencial y con gran variedad de artes de pesca. Entre las acciones de manejo más empleadas se encuentran las vedas aplicadas a partir de 1994 con el objetivo de contribuir en la conservación de las poblaciones biológicas y sostener las pesquerías en una condición de sustentabilidad (SEDES, 2001). El incremento en el esfuerzo pesquero artesanal, ha sumado un efecto más a la industria de aguas abiertas, causando la sobrepesca de las especies comerciales de camarón (Gracia y Vazquez-Bader, 1999).

El estado de Tabasco, situado en el sureste del Golfo de México, representa solo el 1.26% del territorio nacional y cuenta con un 1.8% de línea de costa nacional, pero posee numerosos depósitos de agua salobre (lagunas) relativamente grandes que tienen comunicación con el mar, entre las cuales se encuentran las lagunas del Carmen, Santa Ana, Machona, Pajonal, Mecoacán, Arrastradero, Puente de Ostiones, Tres Palmas y Tupilco. Además cuenta con las cuencas fluviales más importantes del país; los ríos Grijalva y Usumacinta, con un promedio de drenado de agua del 30% de los recursos hidrológicos.

La pesca comercial en Tabasco se inicia a partir de la década de los 40's con la explotación del ostión, seguida en los años 60's con la captura de camarón en el Puerto de Frontera y hasta los años 70's con la pesquería de escama. La pesca que actualmente se realiza en el litoral tabasqueño, constituyen principalmente especies de escama y de camarón y se realiza con redes de arrastre en forma rudimentaria, considerándose de tipo ribereña. El estado cuenta con una plataforma continental de aproximadamente 12,000 km<sup>2</sup> ideal para la pesca de arrastre que sostiene la extracción de especies de peces comercialmente valiosas al igual que especies de invertebrados como ostión, jaiba y camarón (Castillo, 2003). La entidad ocupa importantes lugares a nivel nacional en la producción de ostión, robalo, jurel, sierra, camarón, huachinango, pámpano y jaiba, siendo estas tres últimas especies productos de exportación (SEDES, 2001).

Desde hace mucho tiempo, el manejo de las pesquerías se ha basado predominantemente en un enfoque monoespecífico (Beverton, 1984). Sin embargo, recientemente el manejo de éstas comienza a tener una nueva opción fundamentada en el contexto de ecosistemas (Christensen, 1996) concibiéndose éste de forma integral y siendo estudiados de manera holística con fines de mantener o asegurar el buen estado o "salud" del ecosistema (Constanza *et al.*, 1997).

De igual forma, la estimación del impacto de las pesquerías en el ecosistema debe consistir no sólo en mostrar como una pesquería afecta el ecosistema, sino también en

evaluar si es probable que dicho impacto tenga un efecto indirecto en la viabilidad a largo plazo sobre otras pesquerías. Además, debe permitir explorar como el aprovechamiento de varios recursos permitirían mantener la biodiversidad e integridad estructural del ecosistema (Pauly *et al.*, 2000).

Esto ha llevado a la necesidad de representar al ecosistema a través de modelos tróficos; es decir, de manera que se pueda describir la transferencia de energía entre sus diferentes elementos dentro del ecosistema (Christensen y Pauly, 1995).

La estructura trófica está definida por la repartición de biomasa en niveles tróficos que involucra procesos de transferencia de energía, lo cual implica a su vez, diversas interacciones alimenticias (Elton, 1927; Lindeman, 1942; Odum, 1953, 1956, 1971). De manera adicional, se ha reconocido una naturaleza dinámica en las interacciones tróficas (Schoenly y Cohen, 1991; Polis *et al.*, 1996), por ello se proponen modelos que permiten crear escenarios con el fin de probar diferentes hipótesis, incluidas las relacionadas con los recursos pesqueros (Jennings y Kaiser, 1998; Christensen, 1999; Pauly *et al.*, 2000) y las relacionadas con la conservación de los ecosistemas. Para lograr analizar lo anterior, se han realizado distintos trabajos que han planteado modelos para cuantificar ese flujo de energía y la forma en que es utilizada por los componentes bióticos de los ecosistemas (Strong *et al.*, 1984).

Uno de los enfoques actuales que permite tomar en cuenta lo anterior y que se utilizó en este estudio es el basado en el modelo Ecopath propuesto inicialmente por Polovina y Ow (1983) y Polovina (1984a, 1984b, 1985, 1986) para la estimación de flujos de biomasa entre varios elementos (especie o grupos de especies) en un ecosistema marino. Posteriormente, Ecopath fue desarrollado y modificado por Christensen y Pauly (1992b), y complementado con la teoría de análisis de sistemas de Ulanowicz (1986). Este enfoque permite caracterizar la estructura del ecosistema a través de las relaciones tróficas y de la cuantificación de los flujos de biomasa y su uso ha sido ampliamente aceptado para el estudio de los ecosistemas acuáticos y del

aprovechamiento de sus recursos pesqueros (Christensen y Pauly, 1993; Pauly *et al.*, 1996; Pauly, 1998).

En este trabajo se integró la información generada en el ecosistema de la plataforma continental de Tabasco en un modelo trófico Ecopath que permitiera describir su estructura y entender su funcionamiento.

## 2 ANTECEDENTES

El enfoque Ecopath, desde su aplicación inicial en los 80's, cuenta en la actualidad con poco más de 100 modelos Ecopath desarrollados en todo el mundo, la mayoría de ellos contruidos para ecosistemas marinos ([www.ecopath.org](http://www.ecopath.org)).

Se han construido modelos para diversas áreas costeras del Golfo de México como la Laguna de Tamiahua (Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 1993); la Laguna de Celestun (Chávez *et al.*, 1993); y para las costas del suroeste del Golfo (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993), y Arreguín-Sánchez *et al.* (1993) para Yucatán; en estos estudios se encontró que cerca de la mitad de la energía usada en este tipo de ecosistemas proviene de los productores primarios y el resto del detritus.

Así mismo, Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) desarrollaron dos modelos tipo Ecopath para el sureste del Golfo de México, uno para la Laguna de Términos y otro para la Sonda de Campeche; los autores mencionan que la trama trófica está influenciada por el detritus y que los grupos de invertebrados bentónicos intervienen en los procesos de transferencia del detritus hacia los niveles tróficos superiores.

Por otra parte, algunos de los modelos contruidos para esta región han servido para la exploración de estrategias de manejo de recursos pesqueros. Arreguín-Sánchez *et al.* (2004) analizaron el impacto de algunas estrategias de explotación en el ecosistema de la plataforma continental de Campeche.

En el resto del mundo también se ha utilizado el enfoque Ecopath para analizar diversos ecosistemas como lagos (Aravindan, 1993; Moreau *et al.*, 1993), ríos (Mathews, 1993; Palomares *et al.*, 1993) y arrecifes coralinos (Pauly *et al.*, 1993; Aliño *et al.*, 1993). En la mayoría de estos modelos se ha determinado el tamaño del ecosistema con base en los flujos totales y se ha caracterizado su estructura a través de la distribución de la biomasa y energía en niveles tróficos o bien, para explorar

efectos de la pesca en la estructura y función (Arreguín-Sánchez y Chávez, 1995; Arreguín-Sánchez, 2001).

Por otro lado, el surgimiento del concepto de Ecosistema Marino de Gran Escala (Large Marine Ecosystems, LME) (Sherman y Alexander, 1986, 1989; y, Sherman y Gold, 1990; Sherman, 1990;), hizo evidente la existencia de regiones relativamente grandes (superiores a los 200, 000 km<sup>2</sup>) con características batimétricas, hidrográficas y productivas, propias y con poblaciones dependientes desde el punto de vista trófico (Sherman, 1999).

En el marco del concepto de “sustentabilidad” propuesto por Holling (1993) y bajo el argumento de que anualmente cerca del 95% de las capturas pesqueras son producidas en los 49 LME del mundo (Sherman 1994), se ha planteado la posibilidad de medir el cambio en los estados de estos sistemas a través de la identificación de algunos patrones (productividad, pesquerías, contaminación-salud del ecosistema, condiciones socio-económicas y un régimen gubernamental adecuado), tratando de maximizar con ello los beneficios socio-económicos de los recursos marinos de los ecosistemas (Sherman, 1999). En este sentido, el Golfo de México es considerado un LME con flujos internos suficientemente grandes y en donde cada uno de sus elementos constituiría un ecosistema integrado (Pauly *et al.*, 1999). Sin embargo, la descripción de los atributos del golfo como LME, hacen reconsiderar las implicaciones locales para poder lograr cuantificar las transferencias tanto dentro, como entre sus varios subsistemas (Pauly *et al.*, 1999).

Con base en las ideas anteriores, se perfilaron las estrategias para construir modelos tróficos estratificados para el Golfo de México (Pauly y Christensen, 1993). Es así como Pauly *et al.* (1999), propusieron una estandarización en los modelos existentes para el Golfo de manera que puedan ser acoplados para expresar los flujos de biomasa entre ellos.

Un primer intento por abordar la modelación integral del Golfo de México fue desarrollado por Vidal-Hernández (2000), quien describió un modelo global; sin embargo, este modelo global carece de procesos importantes que se dan en la región, tal como los procesos ecológicos de interacción que se dan entre los sistemas costeros (lagunas, desembocaduras de ríos, etc.) y la plataforma continental. En contraste, otros intentos formales se han desarrollado recientemente y se han construido dos modelos para el Golfo de México que describen la estructura y el funcionamiento de ecosistemas interconectados, uno para Laguna de Términos-Sonda de Campeche (Zetina-Rejón (2004); y el otro para Laguna Alvarado-Plataforma continental adyacente, Veracruz (Cruz-Escalona, 2005).

Aunque son varias las aplicaciones y los esfuerzos de investigación en la modelación de ecosistemas en el sur del Golfo de México, en la plataforma continental del Estado de Tabasco no han sido desarrollados estudios de esta índole a pesar de la importancia estratégica de esta región y de su posible influencia en regiones adyacentes; a pesar de que existe información para integrarla en un modelo que represente la estructura y funcionamiento de esta región.

Existen estudios sobre las especies de peces dominantes en la plataforma continental (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985b); sobre la composición y abundancia de peces y de ictioplancton en sistemas lagunares (López-Martínez *et al.*, 2004; Yáñez-Romero *et al.*, 2004) y en humedales del Estado (Macías-Everardo, 2004). También se han estudiado los grupos de la infauna y de la epifauna (Falcón-Álvarez, 1998; Díaz-Aguilar, 2001). Asimismo, se tienen estudios ecológicos sobre las poblaciones de crustáceos (Arroyo-Reyes, 1992; Raz-Guzmán y de la Lanza, 1993; Castillejos-Cruz, 1995) y de avistamientos de mamíferos marinos (López-Hernández, 1997).

### 3 JUSTIFICACIÓN

En los últimos tiempos se ha observado una tendencia a extraer especies de la fauna marina a tasas superiores a las que las poblaciones naturales pueden recuperarse. El agotamiento de los recursos marinos es un hecho para muchas de las poblaciones de peces y los ecosistemas marinos se han visto afectados produciendo impactos de gran relevancia para la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Pauly *et al.*, 1998b).

Las causas de las presiones crecientes, derivadas de las actividades pesqueras y acuícolas, sobre la diversidad y productividad de los ecosistemas marinos son debidas al incremento en su magnitud y en la capacidad tecnológica, y también se encuentran asociadas a una falta de conocimiento sobre la dinámica de los recursos naturales y de los ecosistemas.

En ocasiones, el colapso de alguna pesquería provoca una sustitución hacia especies de menor valor comercial, cuya ubicación en la cadena trófica es de menor nivel, lo que equivale a eliminar el sustrato biológico para una gran cantidad de especies de peces, aves marinas y mamíferos. Aunado a esto, se ha mostrado que las interdependencias ecológicas entre las especies permiten explicar algunas variaciones en los rendimientos de los recursos pesqueros a través de los cambios en la abundancia de los depredadores y/o presas naturales del recurso (Christensen, 1996; Jennings y Polunin, 1997).

Lo anterior ha provocado que el enfoque tradicional del manejo de los recursos, el cual aplica estrategias a nivel de especie sin considerar otras especies con las que interactúan en el ecosistema, esté siendo complementado por otro enfoque que considere al ecosistema explotado como una entidad (Botsford *et al.*, 1997).

Sin embargo, existen complicaciones naturales que se encuentran al trabajar a nivel de ecosistema, como la complejidad de desarrollar experimentos a gran escala; parametrizar las interacciones tróficas entre los componentes y que tal parametrización,

incluya conceptos de teoría ecológica que generalmente no son totalmente afines con los conceptos pesqueros. Además, se necesita un contraste adecuado con datos de Esfuerzo y patrones de Abundancia para permitir una clara discriminación de los parámetros representantes de los efectos intra-específicos, los inter-específicos y los efectos de pesca (Walters *et al.*, 1997). Por ello los estudios de interacciones entre poblaciones, que generalmente son compilados en modelos tróficos, adquieren mayor importancia (Toft y Mangel, 1991).

Así mismo, la complejidad de las condiciones oceanográficas que caracterizan la plataforma continental del sur del Golfo de México, sus usos múltiples y su diversidad biológica, requieren de un enfoque ecosistémico para el aprovechamiento y administración adecuada de los recursos naturales. En el presente estudio se usó un enfoque que permitiera caracterizar globalmente el ecosistema mediante la integración de la información existente al nivel de especie en la plataforma continental del Estado de Tabasco, a través de la consideración de las relaciones tróficas y la cuantificación de los flujos de biomasa. Se consideró el enfoque Ecopath ya que su uso ha sido ampliamente aceptado para el estudio de los ecosistemas acuáticos (ver contribuciones en Pauly y Christensen (1993); Pauly *et al.* (1996); y Pauly (1998). El modelo construido, servirá adicionalmente para investigaciones posteriores acerca del manejo de los recursos pesqueros en la región en el contexto global del ecosistema.

## **4 OBJETIVOS**

### **4.1 Objetivo general**

- Describir la estructura trófica y flujos de energía del ecosistema de la plataforma continental frente al estado de Tabasco, en el sur del Golfo de México.

### **4.2 Objetivos particulares**

1. Construir un modelo trófico tipo Ecopath, que integre la información existente de la plataforma continental frente al estado de Tabasco.
2. Describir y cuantificar los flujos de energía entre los principales componentes biológicos del ecosistema para determinar las rutas principales de energía.
3. Caracterizar globalmente el ecosistema en términos de su estructura trófica para cuantificar el papel de cada grupo funcional en la organización del ecosistema.

## 5 MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1 Descripción del área de estudio

El Golfo de México, según Butterlin (1972), es una cuenca intracratónica formada por hundimiento, cuya reducción y hundimiento están asociados con el crecimiento de las plataformas carbonatadas de Campeche y Florida y forma parte de la Placa Americana (Molnar y Sykes, 1969). El Golfo ha sido considerado como una fuente energética a nivel global, en donde la evaporación es el proceso principal de transporte de calor a la atmósfera. En la segunda parte del verano, el Golfo se caracteriza por la presencia de huracanes. En el otoño las condiciones meteorológicas favorecen la continuidad de los huracanes pero se producen patrones de nubosidad que impiden la absorción de calor proveniente del sol lo cual provoca que la pérdida de calor se recompense, probablemente a través de la corriente de Lazo, lo cual da origen a anticiclones muy intensos que constituyen una fuente de aporte de energía para el resto del sistema (Kirwan *et al.*, 1984).

El presente trabajo comprende la plataforma continental de Tabasco, limitada por el Río de Caña (95°15' W, 18°15' N) al oeste y el Río San Pedro (92°25' W, 18°13' N) al este y hasta la isobata de los 200 m sobre la plataforma continental (Figura 1). Esta área corresponde a 12,920 km<sup>2</sup> y abarca una longitud de costa aproximadamente de 200 km.

Particularmente, el área de la plataforma continental de Tabasco se caracteriza por tener aportes terrígenos, principalmente arcilla y sedimentos fangosos, lo que permite el asentamiento de diferentes comunidades de organismos marinos (Antoine, 1972). Las principales características geomorfológicas de ésta zona se relacionan con el desarrollo de las llanuras aluviales de los ríos Mezcalapa, Grijalva y Usumacinta, que con grandes aportes de nutrientes favorecen la producción primaria y a su vez el desarrollo de la gran diversidad de especies marinas, entre ellas las de importancia comercial (Ortiz y Benítez, 1996).

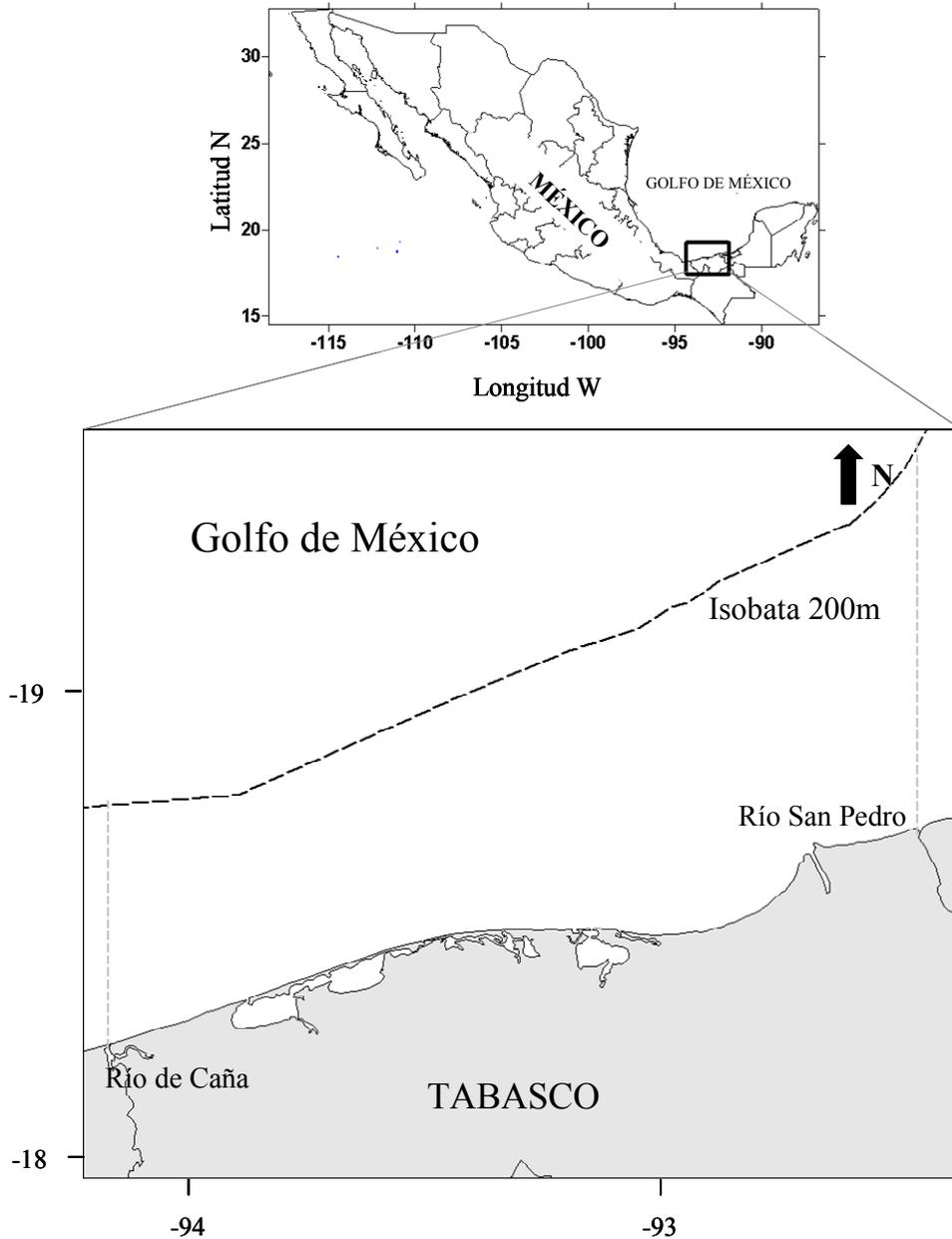


Figura 1. Área de estudio

Cerca del 50% de la planicie costera está constituida por lagos, lagunas costeras y pantanos, sobre todo en la porción oriental del área. El clima es caluroso sub-húmedo, con lluvias abundantes en verano, con una precipitación pluvial media anual de 2000 a 4500 mm (Gutiérrez-Estrada, 1977) y con un máximo en los meses de junio a

septiembre. Las aguas de esta región se caracterizan por su alto grado de turbidez debido al gran aporte de materia orgánica, sustancias residuales y sedimentos de los sistemas fluviales (Villalobos-Zapata, 1989). Las mayores capturas pesqueras se presentan en septiembre mostrando una gran relación con las descargas de los ríos hacia la plataforma adyacente en época de lluvias (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1985). Las principales pesquerías del Estado, están enfocadas en recursos como el camarón,

En invierno, el evento climatológico conocido como “nortes” (vientos fríos provenientes del Noreste del Golfo) afecta esta región al llegar en forma perpendicular a las costas de octubre a febrero, alterando así, el intercambio entre pantanos, lagunas costeras y la plataforma continental (Soberón-Chávez y Yáñez-Arancibia, 1985). Además produce cambios en precipitación y temperatura (Ibarra-Obando *et al.*, 1997). La temperatura promedio anual de la superficie del mar es de 25°C.

Las mareas son predominantemente diurnas y la diferencia entre el punto máximo y el punto mínimo del nivel del mar no llega a ser superior a los 40 cm. La influencia fluvial provoca que las mareas no tengan un efecto significativo en ésta área, aunque su papel en el periodo de “secas” se vuelve más relevante (Grivel-Piña, 1969).

En general, se observa la presencia de arena cerca de la costa y limos fuera de ella, mostrando una graduación de sedimentos. Gutiérrez-Estrada (1977) señala que el sistema está influenciado por las lagunas costeras y estuarios conocidos por su productividad. La plataforma continental de Tabasco está constituida por depósitos terrígenos, su principal fuente de procedencia es el sistema Grijalva-Usumacinta. Estos depósitos aluviales son primordialmente limosos con cantidades variables de grava, arena y arcilla (Linch, 1954).

## **5.2 Descripción del modelo a utilizar**

En este estudio se construyó un modelo que representa la trama trófica del ecosistema marino de Tabasco utilizando el enfoque “Ecopath con Ecosim” (EcE) (Christensen y Pauly, 1992b; Walters *et al.*, 1997; Christensen y Walters, 2004). “EcE” está definido

por una ecuación lineal para cada especie o grupo funcional. Un grupo funcional se refiere a una especie o conjunto de especies a menudo relacionadas taxonómicamente que tienen un mismo papel trófico; es decir, tienen dietas y hábitats similares. Cada una representa un balance de energía (masas) entre la producción y el gasto o pérdida de energía en el ecosistema y no necesariamente exige un estado de equilibrio (Pauly *et al.*, 2000; Christensen y Walters, 2004); es decir, cualquier pérdida (capturas, mortalidad natural) durante una fracción del periodo en consideración, debe ser compensado por un consumo menor en otra parte del mismo periodo. Este criterio constituye el supuesto básico para la solución del sistema de ecuaciones (Christensen y Pauly, 1992a). De esta forma la producción para cada grupo ( $i$ ) se puede expresar mediante una ecuación lineal de la siguiente forma:

$$\text{Producción (P)} = \text{Capturas(C)} + \text{Depredación (D)} + \text{Otras mortalidades (OM)} \quad (1)$$

Lo anterior es expresado matemáticamente de la siguiente manera:

$$B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i = Y_i + \sum_{j=1}^n B_j \cdot \left(\frac{Q}{B}\right)_j \cdot DC_{ji} + B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot (1 - EE_i) \quad (2)$$

donde  $B_i$  es la biomasa de cada grupo  $i$ ,  $(P/B)_i$  es el cociente Producción/Biomasa de  $i$ ,  $B_j$  es la biomasa del depredador  $j$  que consume la presa  $i$ ,  $(Q/B)_j$  es el cociente consumo por unidad de biomasa del depredador  $j$ ,  $DC_{ji}$  es la fracción de la presa  $i$  en la dieta del depredador  $j$  que representan las interacciones tróficas entre los componentes biológicos del ecosistema. El término precedido por la sumatoria representa los consumos totales de  $i$  por todos los depredadores  $j$ .  $EE_i$  es la eficiencia ecotrófica de  $i$ , que representa la proporción de la producción que es exportada (p. ej. pesca) o consumida por los depredadores, de tal manera que  $(1-EE_i)$  representa otras fuentes de mortalidad o pérdidas.

Dado el supuesto de balance de masas, la solución del conjunto de ecuaciones tolera el desconocimiento de uno de los parámetros en la ecuación 2 y el modelo es capaz de estimarlo. Sólo en casos especiales como cuando los coeficientes  $P/B$ ,  $B$  o las EE de todas las presas de un predador son conocidos,  $Q/B_i$  y  $B_i$  pueden ser desconocidos para ese predador (Christensen y Pauly, 1992a; 1992b). No obstante, las exportaciones (en este caso capturas) y las composiciones de dietas son requeridas siempre para cada uno de los grupos.

En general la ecuación 2 representa el balance entre la producción y las pérdidas para el grupo  $i$  en un periodo de tiempo específico, que para este caso se consideró un año. El modelo como tal, pretende resumir información biológica y pesquera de los principales grupos funcionales del sistema, con énfasis en los recursos pesqueros, sus presas y predadores.

### **5.3 Construcción del modelo**

#### **5.3.1. Datos de entrada**

Como primer paso en la construcción del modelo fue necesario definir los grupos funcionales que se incluirían, esto se hizo basándose en la importancia comercial, la abundancia relativa, las relaciones ecológicas o la necesidad de conservación de las especies en el área. Por ejemplo, se consideraron los productores primarios por su importancia ecológica en el ecosistema y para los que se reportan biomásas promedio en el Golfo de México de  $1200 \text{ g/m}^2/\text{año}$  (Muller-Karger *et al.*, 1991), por lo que se incluyeron dos grupos de productores primarios; por una parte el grupo de fitoplancton, un importante componente de la producción primaria; y por otra parte un grupo de macrófitas (algas y pastos marinos), que se encuentran dentro de los productores bentónicos costeros más importantes. En el Anexo 1 se presenta la lista de las especies incluidas en cada grupo funcional.

Se incluyó también un grupo de zooplancton, que ha sido poco estudiado en su conjunto como tal, pero que destaca su importancia debido a que la mayoría de las

especies susceptibles de pesca pertenecen en alguna etapa de su vida al plancton (Ortuño-Manzanares, 1996).

Se integraron cuatro grupos de invertebrados que fueron considerados debido a que su naturaleza sedentaria los hace propensos a impactos o cambios generados en la columna de agua (Rabalais *et al.*, 1999); de entre ellos, uno de epifauna, que incluyó a los macro-invertebrados y uno de infauna que se definió con los invertebrados más pequeños (poliquetos, anfípodos, nemátodos, etc.); además de incluirse por grupos independientes a las dos especies de camarón comercialmente más importantes para la zona de estudio (Anexo 1).

Para las comunidades de peces existentes en el área ya se han estudiado algunos aspectos como dominancia, diversidad y ecología, entre otros. Con base en esos estudios, se consideraron 21 grupos de peces, conformados en su gran mayoría por su significativa abundancia y la importancia económica dentro del área.

Adicionalmente se consideró un grupo de aves, por considerar a estos organismos como importantes agentes en los procesos de transferencia de energía dentro y entre ecosistemas (Peake, 1999). Se incluyó también un grupo de tortugas marinas por el interés que existe en su conservación, conociendo de antemano que algunas poblaciones están en categoría de “amenazadas o en peligro de extinción” y que utilizan el Golfo de México como zonas de reproducción y anidamiento (Landry y Costa, 1999). Se introdujo un grupo de mamíferos, donde se consideró la especie dominante del área, el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus*. Finalmente, se incorporó un grupo de detritus y uno que incluyó los descartes, considerado éste último por la importante abundancia en la pesca incidental proveniente de la pesca de camarón en las plataformas continentales (Yáñez-Arancibia, 1985).

Una vez definidos los grupos, se utilizó la literatura publicada para el área para obtener los datos de entrada del modelo. Los valores de entrada, para los grupos combinados, fueron estimados sólo para la especie más representativa, a excepción de los datos de

biomasa para los que se consideraron todos los integrantes del mismo grupo (Christensen *et al.*, 2000). Todos los datos fueron estandarizados en unidades de biomasa, área y tiempo (t de peso húmedo, km<sup>2</sup>, año). Para esto, fue necesario que previamente se delimitara el área del sistema y que se definiera el periodo representado para el modelo.

De acuerdo a la ecuación 2 los datos de entrada para cada uno de los grupos son:

- Biomasa ( $B_i$ )
- Cociente Producción /Biomasa ( $P/B$ )<sub>*i*</sub>
- Cociente Consumo/Biomasa ( $Q/B$ )<sub>*i*</sub>
- Capturas pesqueras ( $Y_i$ ): en el caso de grupos explotados comercialmente y los capturados incidentalmente (descartes, Fauna de Acompañamiento del Camarón)
- Eficiencia Ecológica ( $EE_i$ )
- Matriz depredador/presa ( $DC_{ji}$ ): esta representa la proporción de la presa *i* en la dieta del depredador *j*.

Dado que la  $EE_i$  es el parámetro más difícil de obtener directamente, en la mayoría de los casos se prefirió dejarla como incógnita. A excepción de aquellas situaciones en las que faltara otro dato, se supuso entonces un valor de  $EE$  de acuerdo con la literatura (Christensen y Pauly, 1995).

#### **5.3.1.1. Biomasa ( $B_i$ )**

La biomasa de invertebrados, peces y mamíferos están basados en la relación entre el peso (t) y el área barrida (km<sup>2</sup>), asumiendo que la captura es proporcional a la biomasa existente en el área. En este trabajo se utilizó la biomasa en peso húmedo por unidad de área (t/km<sup>2</sup>).

La biomasa de la gran parte de grupos de peces fueron estimados a partir de datos de un crucero oceanográfico realizado en 1983, donde se efectuaron colectas en 18 estaciones, y de las cuales, 13 pertenecen al área de estudio. Estos datos corresponden al estudio de Villalobos-Zapata (1989) de donde se extrajo el peso de cada especie y se estimó el área barrida en cada una de las estaciones correspondientes al área de estudio.

Los datos de biomasa para los grupos de invertebrados fueron tomados de Arroyo-Reyes (1992) en el caso de camarones; Díaz-Aguilar (2001) para el grupo de epifauna; y para el caso de infauna los datos provienen de un crucero realizado en 1994 (Falcón-Álvarez, 1998); para los que se aplicaron factores de conversión debido a que la biomasa estaba registrada en peso seco (Tabla 1). Se aplicaron factores de conversión correspondientes a cada uno de los componentes del grupo funcional. En casos donde no se contó con un factor de conversión específico para un grupo, se utilizó un factor de conversión promedio.

La Biomasa de mamíferos fue calculada a partir del estudio de densidad hecho por López-Hernández (1997). Para el cálculo se consideró el número de individuos promedio vistos anualmente en el área de estudio y el peso promedio reportado para *Tursiops truncatus* ( $W=0.275$  t) por la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina ([www.somemma.org](http://www.somemma.org)).

Para el caso del detritus, la biomasa fue calculada a partir de la ecuación empírica de Pauly *et al.* (1993) que relacionan la profundidad de la zona eufótica con la productividad primaria en el área y que se expresa de la siguiente manera:

$$\text{Log}_{10}D = -2.41 + 0.954 \log_{10} PP + 0.863 \log_{10} E \quad (3)$$

donde  $D$  es el detritus,  $PP$  es la productividad primaria ( $\text{tC/m}^2/\text{año}$ ); y  $E$  es la profundidad eufótica del área que en este caso es de 16.88 m. Para ello, también se

consideró el trabajo de Licea-Durán y Santoyo (1991), de donde se obtuvieron los datos de productividad primaria (PP=65.51). El factor de conversión aplicado para obtener la biomasa en peso húmedo se encuentra en la Tabla 1.

Tabla 1. Factores de conversión aplicados a los datos de entrada de biomasa del modelo trófico de la plataforma continental de Tabasco. PS=Peso seco, PH= Peso húmedo.

<b>Grupo</b>	<b>Factor de conversión</b>	<b>Referencia</b>
	<b>PS/PH (%)</b>	
<b>Microcrustáceos</b>		
Anfípodos	20.7	Ricciardi y Bourget, 1998
Cumaceos	17.4	Ricciardi y Bourget, 1998
Poliquetos	19.9	Ricciardi y Bourget, 1998
Gastrópodos	10.6	Ricciardi y Bourget, 1998
	$\bar{X}$	
	17.15	Este estudio.
Detritus	4.5	Arias-González, 1984

### 5.3.1.2. Cociente producción/biomasa (P/B)<sub>i</sub>

Para cada grupo funcional se calcularon los cocientes P/B (y Q/B) de la especie más representativa de cada grupo funcional. Allen (1971) comprobó que bajo condiciones de estabilidad, el cociente P/B es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Z). Esta resulta equivalente a la tasa instantánea de mortalidad natural (M) en especies no explotadas y en peces puede estimarse a partir de la ecuación empírica de Pauly (1980):

$$M = L_{\infty}^{-0.279} \cdot K^{0.65} \cdot T^{0.463} \quad (4)$$

donde  $L_{\infty}$  (cm) y  $K$  (año<sup>-1</sup>) son los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy y  $T$  es la temperatura media anual del hábitat que para este caso se consideró de 23.92° C, valor promedio reportado por Villalobos-Zapata (1989) correspondiente a las estaciones de muestreo de los datos de biomasa.

En los casos en que no existían estimaciones de  $L_{\infty}$  para alguna de las especies, se utilizó la siguiente relación propuesta por Pauly (1983):

$$L_{\infty} = \frac{L_{m\acute{a}x}}{0.95} \quad (5)$$

donde  $L_{m\acute{a}x}$  (cm) es la longitud máxima registrada para la especie y que se supone debe ser un valor cercano a  $L_{\infty}$ .

Para los grupos de peces explotados, la mortalidad por pesca ( $F$ ) se estimó mediante la siguiente fórmula (Christensen *et al.*, 2000):

$$F = (C/B) \quad (6)$$

donde  $C$  representa la captura (t/km<sup>2</sup>), y  $B$  es la biomasa (t/km<sup>2</sup>).

En la tabla 2 se presentan los valores utilizados para la estimación de P/B (M) para peces. Cuando no se contó con información suficiente para realizar las estimaciones de P/B a través de las relaciones empíricas, o éstas resultaban poco confiables, se utilizaron los valores del cociente Producción/Consumo (P/Q) usados por Zetina-Rejón (2004) para el cálculo de P/B.

Para el caso de algunos invertebrados,  $P/B$  fue estimado mediante el empleo de la relación alométrica entre la producción y la masa corporal propuesta por Banse y Mosher (1980):

$$P/B = 0.6457m^{-0.37} \quad (7)$$

donde  $m$  es la masa corporal individual del organismo expresada en kcal, tomando como base que 1g peso húmedo = 1 kcal.

Tabla 2. Parámetros utilizados para la estimación de los cocientes P/B de la especie representativa de cada grupo funcional de peces del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco.

<b>GRUPO</b>	<b><math>L_{\infty}</math> (cm)</b>	<b><math>K(\text{año}^{-1})</math></b>	<b>REFERENCIA</b>
Sargos ( <i>Calamus leucosteus</i> )	41	0.233	Waltz <i>et al.</i> , 1982
Cintilla ( <i>Trichiurus lepturus</i> )	151	0.25	Claro y García-Arteaga <i>et al.</i> , 1994
Barracudas ( <i>Sphyraena guachancho</i> )	203.4	0.112	García <i>et al.</i> , 1998
Iguanas ( <i>Synodus foetens</i> )	50.3	0.03	Dawson, 1965
Rayas ( <i>Raja texana</i> )	34.9	0.09	García-Arteaga <i>et al.</i> , 1997
Sardinias ( <i>Cetengraulis edentulus</i> )	17.8	0.13	García-Arteaga <i>et al.</i> , 1997
Cochitos ( <i>Balistis caroliniensis</i> )	49.2	0.382	Bohnsack y Harper, 1988
Priacantidos ( <i>Priacanthus arenatus</i> )	47.5	0.69	Bohnsack y Harper, 1988
Barbudos ( <i>Polydactylus octonemus</i> )	23	2.17	Dentzau y Chittenden, 1990
Salmonete ( <i>Upeneus parvus</i> )	26.3	0.10	Smith, 1997
Escorpion ( <i>Pontinus longispinis</i> )	46.9	0.12	Robins y Ray, 1986
Bagres ( <i>Arius felis</i> )	62.2	0.04	Smith <i>et al.</i> , 1988
Roncos ( <i>Conodon nobilis</i> )	35.2	0.22	Robins y Ray, 1986
Corvinas ( <i>Cynoscion nothus</i> )	44.2	0.22	Hernández <i>et al.</i> , 1992
Serranidos ( <i>Serranus atrobranchus</i> )	20.1	1.5	Bohnsack y Harper, 1997
Peces planos ( <i>Syacium gunteri</i> )	21.1	0.14	Dawson, 1965
Pargos ( <i>Pristipomoides macrophthalmus</i> )	52	0.17	Allen, 1985
Mojarras ( <i>Diapterus rhombeus</i> )	22	2.196	González, 1985
Jureles ( <i>Thachurus lathami</i> )	25.9	0.16	Robins y Ray, 1986
Sierra y Peto ( <i>Scomberomorus maculatus</i> )	93.8	0.07	Fable <i>et al.</i> , 1987
Tiburones ( <i>Carcharinus limbatus</i> )	195.4	0.22	William y Parsons, 1989

Se recurrió a la base de datos Fishbase ([www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)) (Froese y Pauly, 2002) para complementar la información presentada en la Tabla 2.

Al igual que en el caso de los grupos de peces, los otros grupos funcionales que no contaban con información suficiente para realizar los cálculos, fueron estimados a partir del modelo de la Sonda de Campeche (Zetina-Rejón, 2004) (Tabla 3).

Tabla 3. Grupos para los que se tomó como base otros modelos en los parámetros P/B y Q/B.

GRUPO	PB	QB
Infauna		Manickhand-Heileman <i>et al.</i> (1998a y 1998b)
Epifauna	Estimado por el modelo	Okey y Mahmoudi (2002)
Camarón blanco		Zetina-Rejón, 2004
Camarón café		Zetina-Rejón, 2004
Tortugas	Zetina-Rejón, 2004	Okey y Mahmoudi (2002)
Aves	Zetina-Rejón, 2004	Okey y Mahmoudi (2002)
Delfines	Zetina-Rejón, 2004	Okey y Mahmoudi (2002)
Zooplancton	Zetina-Rejón, 2004	Manickhand-Heileman <i>et al.</i> (1998a y 1998b)
Fitoplancton	Zetina-Rejón, 2004	Zetina-Rejón, 2004
Productores prim. bent.	Zetina-Rejón, 2004	Zetina-Rejón, 2004

### 5.3.1.3. Cociente consumo/biomasa (Q/B)<sub>i</sub>

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

$$\frac{Q}{B} = 10^{(7.964 - 0.204 \log W_{\infty} - 1.965 * 1000(T + 273.15) + 0.083A + 0.523h + 0.398d)} \quad (9)$$

donde  $W_{\infty}$  es el peso asintótico (g) del modelo de von Bertalanffy;  $T$  es la temperatura media del hábitat de los peces.  $A$  es el aspecto de la aleta caudal ( $A = \frac{alt^2}{s}$ , donde  $alt$  es la altura de la aleta y  $s$  es la superficie de la aleta caudal);  $h$  y  $d$  son variables binarias que expresan los hábitos alimenticios (( $h=1$ ,  $d=0$  para herbívoros;  $h=0$ ,  $d=1$  para detritívoros;  $h=0$ ,  $d=0$  para carnívoros). Los aspectos morfológicos fueron obtenidos de García y Duarte (2002) como ha sido sugerido por Pauly (1989). En la Tabla 4 se presentan los valores usados para el cálculo de este cociente. Los valores de  $A$ ,  $h$  y  $d$  fueron obtenidos de García y Duarte (2002), a excepción de los grupos de las sardinas, que fueron obtenidos de Gallo (1993).

En el caso de aquéllos grupos para los que la información existente no fue suficiente para realizar las estimaciones, los cocientes  $Q/B$  fueron obtenidos de los trabajos de Manickhand-Heileman *et al.* (1998a y 1998b) de Okey y Mahmoudi (2002) (Tabla 3).

Tabla 4. Parámetros usados en el cálculo de Q/B (A es la relación de aspecto de la aleta caudal y h y d se refieren a los hábitos alimenticios).

GRUPO	$W_{\infty}$ (g)	A	h	d	Referencia
Sargos ( <i>Calamus leucosteus</i> )	1537.6	2.9	0	0	Horvath <i>et al.</i> , 1990
Cintilla ( <i>Trichiurus lepturus</i> )	1290	1	0	0	Chen y Lee, 1982
Barracudas ( <i>Sphyraena guachancho</i> )	790	2	0	0	Daget, 1986
Iguanas ( <i>Synodus foetens</i> )	1100	2.7	0	0	Dawson, 1965
Rayas ( <i>Raja texana</i> )	12236	7	0	0	Smith, 1997
Sardinias ( <i>Cetengraulis edentulus</i> )	67.7	1.9	1	0	Simpson y Griffiths, 1976
Cochitos ( <i>Balistis caroliniensis</i> )	1223.2	1.9	0	0	Johnson y Saloman, 1984
Priacantidos ( <i>Priacanthus arenatus</i> )	767.4	1.9	0	0	Toledo <i>et al.</i> , 2000
Barbudos ( <i>Polydactylus octonemus</i> )	273.3	1.8	0	0	Robins y Ray, 1986
Salmonete ( <i>Upeneus parvus</i> )	151.2	2	0	0	Duarte <i>et al.</i> , 1999
Escorpion ( <i>Pontinus longispinis</i> )	895.4	0.9	0	0	Robins y Ray, 1986
Bagres ( <i>Arius felis</i> )	343	1.9	0	0	Robins y Ray, 1986
Roncos ( <i>Conodon nobilis</i> )	587.9	1.2	0	0	Cervigón <i>et al.</i> , 1992
Corvinas ( <i>Cynoscion nothus</i> )	267.4	1.1	0	0	Flores-Hernández <i>et al.</i> , 1999
Serranidos ( <i>Serranus atrobranchus</i> )	23.3	1.1	0	0	Figueiredo <i>et al.</i> , 2002
Peces planos ( <i>Syacium gunteri</i> )	40.7	1.1	0	0	Robins y Ray, 1986
Pargos ( <i>Pristipomoides macrophthalmus</i> )	441.9	1.6	0	0	Allen, 1985
Mojarras ( <i>Diapterus rhombeus</i> )	151.2	1.7	0	0	Austin, 1971
Jureles ( <i>Thachurus lathamii</i> )	573	3.7	0	0	Saccardo y Katsurawa, 1995
Sierra y Peto ( <i>Scomberomorus maculatus</i> )	5595.5	4.9	0	0	Mendoza, 1968
Tiburones ( <i>Carcharinus limbatus</i> )	122791	7	0	0	William y Parsons, 1989

#### 5.3.1.4. Capturas

En la plataforma continental existen dos tipos de pesquerías: la pesca de arrastre de camarón y la pesquería artesanal. Todos los datos de capturas de los grupos explotados fueron obtenidos de los registros en las estadísticas de pesca, que corresponden al promedio del periodo comprendido entre 1982-1997. Las capturas, provenientes de la pesca artesanal, fueron promediadas para representar la época para la cual fueron incorporados los datos de biomasa del modelo (Tabla 5).

Puesto que la captura de los peces demersales está asociada a la captura del camarón, las capturas incidentales (fauna de acompañamiento o descartes) de la pesquería de camarón fueron calculadas a partir de la proporción de peces:camarón reportada por Villalobos-Zapata (1989) para la zona de estudio siendo ésta proporción promedio de 82:1. Estas capturas incidentales sólo fueron estimadas para los grupos de peces, ya que generalmente se considera que una proporción importante de los invertebrados de la fauna de acompañamiento permanecen vivos cuando son devueltos al mar (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002).

#### **5.3.1.5. Matriz depredador/presa (DCji)**

La construcción de la matriz depredador/presa fue hecha basándose en los estudios de los contenidos estomacales realizados en la región para las diferentes especies. En casos donde no existía información publicada, se utilizó la dieta de la misma especie en un ecosistema similar, o bien de otra especie similar, suponiendo que no existen cambios substanciales. En el caso de peces, se utilizó la base de datos FishBase 2000 (Froese y Pauly, 2000) como parte complementaria en la construcción de esta matriz (Tabla 6).

Tabla 5. Capturas para el periodo de 1982-1997 y promedio usado en el modelo.

Grupo	Captura (t)																
	1982*	1983*	1984*	1985*	1986*	1987*	1988*	1989*	1990°	1991°	1992°	1993°	1994°	1995°	1996°	1997°	Promedio
Sargos	72	32	46	25	57	13	40	21	33	12	24	54	62	19	12	23	34.1
Cintilla	275	415	443	196	161	232	165	79	99	110	79	132	145	179	161	100	185.7
Barbudos	83.4	148.5	152.0	129	367	99	48	78	120	69	123	98	75	62	110	135	118.6
Bagres	598.9	747.0	380.5	533.5	921.6	962.2	1018.9	1236.2	587.6	995.5	932.4	1730.7	1636.4	1667.0	1915.7	1966.9	1114.4
Roncos	31	43	36	131	24	23	45	12	65	34	11	56	34	21	12	10	36.8
Corvinas	2	1	2	5	17	11	3		2	5	1	10	2	2	1		4.6
Pargos	15	47	76	325	340	502	303	346	305	152	165	200	189	102	92	207	210.4
Mojarras	1571	2418	3649	1381	524	827.3	1072	2734.1	1907.1	2163.7	2236.8	3647.3	3691.2	7514.8	5417.6	5423.1	2886.1
Jureles	52	53	50	121	248	176	178	160	179	144	231	403	585	1473	749	1100	368.9
Sierra y peto	427	452	658	400	781	959	1514	77	69	171	294	178	1104	1177	949	910	632.5
Tiburones	274	399	392	311	500	431	438	182	178	148	374	397	379	812	479	557	390.7
Camarón blanco	693.4	444.5	183.8	187.3	157.9	119.4	149.1	82.6	71.1	57.4	59.9	106.8	130.9	260.1	216.3	227.2	196.7
Camarón café	1287.7	825.5	341.3	347.8	293.2	221.7	276.9	153.4	132.0	106.6	111.2	198.3	243.1	483.0	401.7	421.9	365.3

\*Anuarios estadísticos (SEMARNAP 1982-1989)

°Anuario pesquero (SEPESCA 1990-2000)

Tabla 6. Referencias usadas para obtener las dietas de las especies representantes de los grupos funcionales incluidos en el modelo.

<b>GRUPO FUNCIONAL</b>	<b>REFERENCIA</b>
Sargos ( <i>Calamus leucosteus</i> )	Sedberry, 1989
Cintilla ( <i>Trichiurus lepturus</i> )	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Barracudas ( <i>Sphyræna guachancho</i> )	Sierra <i>et al.</i> , 1994
Iguanas ( <i>Synodus foetens</i> )	Vega Cendejas, 1998
Rayas ( <i>Raja texana</i> )	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Sardinias ( <i>Cetengraulis edentulus</i> )	Zetina-Rejón, 1997
Cochitos ( <i>Balistis caroliniensis</i> )	Harper y McClellan, 1997
Priacantidos ( <i>Priacanthus arenatus</i> )	Randall, 1967
Barbudos ( <i>Polydactylus octonemus</i> )	Rivera-Arriaga <i>et al.</i> , 1995
Salmonetes ( <i>Upeneus parvus</i> )	Campos-Dávila <i>et al.</i> , 2002
Escorpiones ( <i>Pontinus longispinis</i> )	Zetina-Rejón, 2004
Bagres ( <i>Arius felis</i> )	Yáñez-Arancibia y Lara-Domínguez, 1988
Roncos ( <i>Conodon nobilis</i> )	Yáñez-Arancibia <i>et al.</i> , 1985c
Corvinas ( <i>Cynoscion nothus</i> )	Tapia-García <i>et al.</i> , 1988
Serránidos ( <i>Serranus atrobranchus</i> )	Zetina-Rejón, 2004
Peces planos ( <i>Syacium gunteri</i> )	Vega Cendejas, 1998
Pargos ( <i>Pristipomoides macrophthalmus</i> )	Rivera-Arriaga <i>et al.</i> , 1995
Mojarras ( <i>Diapterus rhombeus</i> )	Aguirre-León y Yáñez-Arancibia, 1986
Jureles ( <i>Thachurus lathami</i> )	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Sierra y Peto ( <i>Scomberomorus maculatus</i> )	Finucane <i>et al.</i> , 1990
Tiburones ( <i>Carcharinus limbatus</i> )	Bowman <i>et al.</i> , 2000
Infauna (Amphiphoda, Polychaeta)	Manickhand-Heilemand <i>et al.</i> , 1998a
Epifauna (gasterópodos, equinodermos)	Okey y Mahmoudi, 2002
Camarón blanco ( <i>Litopenaeus setiferus</i> )	Edélti-Faria <i>et al.</i> , 2003
Camarón café ( <i>Farfantepenaeus aztecus</i> )	Edélti-Faria <i>et al.</i> , 2003
Tortugas	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003
Aves (petreles, gaviotas, cormoranes)	Hensley y Hensley, 1995.
Delfines ( <i>Tursiops truncatus</i> )	Barros y Odell, 1995
Zooplancton	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003

#### 5.4 Balanceo del modelo

El balanceo del modelo debe entenderse como una forma de compensar (para cada grupo particular) los flujos de energía entre sus componentes más que en el sentido de “equilibrio estático” (Christensen *et al.*, 2000). Si la exigencia total de energía de un grupo particular excediera su propia producción (incluyendo la energía necesaria para la respiración), entonces el grupo se encuentra fuera de “balance”. Este grado de desbalance en los flujos, es exteriorizado para cada grupo por el valor de Eficiencia Ecotrófica ( $EE_i$ ) calculado (Christensen *et al.*, 2000). Los valores de  $EE_i$  son estimados generalmente por el modelo y su valor puede variar dentro del intervalo de  $0 \leq EE_i \leq 1$ . Un valor de  $EE_i$  más grande que el valor de uno, indica que la demanda total de energía en un grupo funcional excede la producción total y el mantenimiento de ese grupo, lo cual no es posible. El modelo fue balanceado revisando los valores de la  $EE_i$ . Cuando se encontraron valores inconsistentes de  $EE_i$ , entonces se realizaron ajustes en los datos de entrada siguiendo los criterios presentados por Christensen *et al.* (2000) hasta obtener salidas aceptables (i.e.  $EE < 1$  para cada grupo  $i$ ). Generalmente los valores con mayor incertidumbre en los datos de entrada al modelo son las dietas, por ello, el proceso de balanceo del conjunto de ecuaciones inicia ajustando la matriz de preadorepresa (Christensen *et al.*, 2000).

#### 5.5 Consistencia del modelo

Adicionalmente, siguiendo los criterios de Christensen *et al.* (2000), se puede evaluar si el modelo es consistente usando algunas variables fisiológicas para cada grupo funcional. Se entiende como modelo consistente aquel en el que las estimaciones hechas para cada grupo son coherentes con lo que se espera de su biología. En este caso se usaron 3 condiciones:

- 1.- La eficiencia bruta de conversión de alimento ( $GE_i$ ), que corresponde a la razón entre la producción total ( $P$ ) y el consumo de alimento ( $Q$ ), debe de tener valores entre 0.05 y 0.25, para la mayoría de los vertebrados, pero puede tener valores

mayores en los niveles tróficos inferiores (pequeños invertebrados, larvas, etc.) que en los mayores.

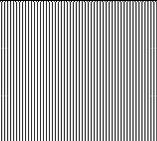
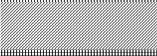
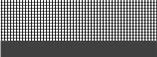
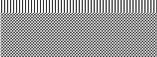
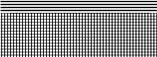
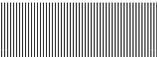
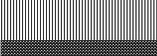
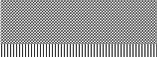
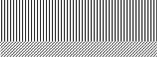
2.- El cociente respiración/asimilación (R/A) no debe ser mayor a 1, debido a que la respiración no puede exceder la asimilación y se esperan mayores valores para los niveles tróficos superiores debido a que la asimilación de éstos grupos es relativamente lenta.

3.- El cociente producción/respiración (P/R), aunque puede tomar cualquier valor positivo, las restricciones termodinámicas limitan el verdadero intervalo a menos de 1 (Christensen *et al.*, 2000).

## **5.6 Pedigrí del modelo**

Con el fin de contar con una medida relativa de la calidad del modelo construido con respecto a los datos de entrada, se estimó el índice de Pedigrí usando para ello la rutina incluida en EcE (Funtowicz y Ravetz, 1990). En este procedimiento se califica el origen de cada dato de entrada al que se le asignó un valor con una escala de valores desde 0 hasta 1; donde 0 corresponde a la más baja calidad para un dato de entrada y 1 a la mejor calificación que puede tener un dato. Al mismo tiempo, se asocia esta calificación a un intervalo de confianza el cual representa la incertidumbre de cada parámetro, es decir, el supuesto es que a mayor calidad en el dato de entrada, menor es la incertidumbre de este valor y viceversa. En la tabla 7 se muestran los criterios empleados para calificar la calidad de los datos de entrada y el intervalo de confianza asociado a cada caso.

Tabla 7. Calificación asignada en pedigrí para cada uno de los datos de entrada en EcE.

PARÁMETRO	LEYENDA	OPCIÓN	Calificación
B I O M A S A		Estimado por ecopath	0
		Tomado de otro modelo	0
		Asumido	0
		Método aproximado o indirecto	0.4
		Basado en muestreo, baja precisión	0.7
		Basado en muestreo, alta precisión	1
P / B		Estimado por ecopath	0
		Asumido	0.1
		Tomado de otro modelo	0.2
		Relación empírica	0.5
		Grupo similar, especie similar, ecosistema similar	0.6
Y		Grupo similar, especie similar, mismo ecosistema	0.7
		Mismo grupo, misma especie, ecosistema similar	0.8
		Mismo grupo, misma especie, mismo ecosistema	1
D I E T A S		Conocimiento general de la especie o grupo relacionados	0
		De otro modelo	0
		Conocimiento general del mismo grupo o especie	0.2
		Estudio cualitativo de la composición de dieta	0.5
		Estudio cuantitativo pero limitado de la composición de dieta	0.7
		Estudio cuantitativo, detallado de la composición de dieta	1
C A P T U R A S		Asumido	0.1
		De otro modelo	0.1
		Estadísticas de FAO	0.2
		Estadísticas Nacionales	0.5
		Estudios locales, incompletos o de baja precisión	0.7
		Estudios locales, completos de alta precisión	1

## 5.7 EcoRanger

Esta rutina incluida en EcE ha sido creada para evaluar la incertidumbre inherente en los datos de entrada, bajo los supuestos de que cada uno de los datos corresponden al valor más representativo para el periodo para el cual se construye el modelo (Christensen y Pauly, 1995).

En este procedimiento se realizan iteraciones que se basan en el remuestreo de los datos iniciales y genera un conjunto de soluciones para las que se crean valores promedio, desviaciones estándar y residuos para cada dato de entrada, asumiendo un grupo de condiciones preliminares como lo son un intervalo de variación y función de probabilidad asignados previamente. Para considerar una salida como modelo positivo la solución debe cumplir con algunos criterios. Uno de estos criterios es que las Eficiencias Ecotróficas ( $EE_i$ ) no sean mayores a la unidad; otro criterio es que la razón Producción/Consumo ( $P/Q$ ) esté dentro del intervalo determinado para grupos vivos; y debe tener los valores de salida, de cada dato, dentro del intervalo de variación previamente establecido. Para cada solución, se estima el conjunto de valores de los parámetros seleccionados que satisfacen los criterios mencionados anteriormente y los compara con los parámetros previos. Si el conjunto de valores encontrados es mejor (con residuales menores), entonces la solución es seleccionada. En consecuencia, se realiza el número de iteraciones que sean necesarias hasta alcanzar un porcentaje de soluciones positivas satisfactorio, en este caso se consideró que un 30% de soluciones positivas representa la condición deseable. Cuando la rutina alcanza, o rebasa este porcentaje, entonces se selecciona el modelo.

Con el fin de obtener el mejor modelo posible, se realizaron las iteraciones bajo los siguientes preceptos: de un total de 10,000 soluciones posibles, se esperó que el número de soluciones viables (en términos de consistencia biológica) fuera de al menos 3,000 (30% de soluciones positivas). Finalmente, el criterio de selección para considerar el mejor modelo fue considerar aquél que presentara los menores residuales con respecto a los valores iniciales.

En este estudio se realizaron dos escenarios con diferentes asignaciones de la variabilidad inicial asociada a cada dato de entrada. En el primer escenario, las condiciones preliminares fueron asignarle un 10% de variación para cada uno de los datos de entrada. En el segundo escenario, la condición fue asignar valores a los intervalos de confianza usando la información del Pedigrí. Ambos escenarios, se evaluaron considerando una distribución normal y minimizando residuos. Los resultados de los dos mejores modelos, producidos con esta rutina, se contrastaron con respecto al modelo construido originalmente.

En la Tabla 8 se pueden observar la propuesta de asignación que se hizo en los intervalos de confianza en el Pedigrí. Estos intervalos fueron calculados a partir de los intervalos de confianza originales (Tabla 8) y suponiendo que la variación de origen más alta (80%) podría considerarse sólo del 25% debido a que la variación original contempla un intervalo muy amplio; y, escalando a partir de ese intervalo, el resto de los porcentajes.

Tabla 8. Intervalos de confianza incluidos en EcE (% I.C. EcE), e intervalos de confianza propuestos para la definición del pedigrí (% I.C.).

PARÁMETRO	OPCIÓN	% I.C. EcE	% I.C.
B I O M A S A	Estimado por ecopath	80	25
	Tomado de otro modelo	80	25
	Asumido	80	25
	Método aproximado o indirecto	50	15.6
	Basado en muestreo, baja precisión	30	9.4
	Basado en muestreo, alta precisión	10	3.2
P / B	Estimado por ecopath	80	25
	Asumido	70	21.9
	Tomado de otro modelo	60	18.8
Y	Relación empírica	50	15.6
	Grupo similar, especie similar, ecosistema similar	40	12.5
Q / B	Grupo similar, especie similar, mismo ecosistema	30	9.4
	Mismo grupo, misma especie, ecosistema similar	20	6.3
	Mismo grupo, misma especie, mismo ecosistema	10	3.2
D I E T A S	Conocimiento general de la especie o grupo relacionados	80	25
	De otro modelo	80	25
	Conocimiento general del mismo grupo o especie	60	18.8
	Estudio cualitativo de la composición de dieta	50	15.6
	Estudio cuantitativo pero limitado de la composición de dieta	30	9.4
	Estudio cuantitativo, detallado de la composición de dieta	10	3.2
C A P T U R A S	Asumido	70	21.9
	De otro modelo	70	21.9
	Estadísticas de FAO	80	25
	Estadísticas Nacionales	50	15.6
	Estudios locales, incompletos o de baja precisión	30	9.4
	Estudios locales, completos de alta precisión	10	3.2

## 5.8 Caracterización trófica del ecosistema.

La estructura y el funcionamiento de un ecosistema se describen en Ecopath con base en los atributos tróficos de los grupos funcionales y los atributos tróficos del ecosistema. Complementariamente se aportan algunos indicadores que pueden ser usados para describir el estado de madurez y la salud del ecosistema (Chistensen y Pauly, 1992).

### 5.8.1 Atributos tróficos de los grupos funcionales

#### 5.8.1.1 Nivel Trófico

De acuerdo con Odum y Heald (1975), el nivel trófico (NT) discreto puede ser representado de manera fraccional y es calculado como:

$$NT_i = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j \quad (11)$$

donde  $NT$  es el nivel trófico del grupo;  $\sum_{j=1}^n DC_{ij}$  representa el promedio de las presas en la dieta del grupo  $i$ ; y  $NT_j$  es el nivel trófico de las presas. Siguiendo esta relación, un consumidor que consume 40% de productores primarios (con  $NT=1$ ) y 60% de herbívoros (con  $NT=2$ ), tendrá un nivel trófico de  $NT = 1 + [(0.4 \cdot 1) + (0.6 \cdot 2)] = 2.6$ ; considerando que los productores primarios y el detritus tienen asignados  $NT= 1$  y los consumidores tienen asignado un nivel trófico de 1 + el promedio ponderado de los niveles tróficos de las presas en el contenido estomacal del depredador.

### 5.8.2 Atributos tróficos del ecosistema

Ecopath con Ecosim liga conceptos derivados de la teoría de sistemas (Ulanowicz, 1986), con los usados en ecología y biología pesquera. A continuación se describen algunos de los atributos del ecosistema usados en el presente trabajo.

### **5.8.2.1 Flujos del Sistema**

Se estimaron los flujos de energía del ecosistema *sensu* Ulanowicz (1986). Así mismo se cuantificaron los flujos de biomasa totales, los cuales se consideran como una medida del tamaño del ecosistema y pueden ser utilizados con fines comparativos entre ecosistemas (Ulanowicz, 1986). De entre ellos se calcularon, por nivel trófico, los correspondientes a respiración, consumos, flujos hacia detritus, y los correspondientes a las capturas pesqueras. Así mismo, se calculó el origen de los flujos a partir de productores primarios, a partir de detritus y los flujos reciclados con y sin detritus con la finalidad de evaluar su papel en el reciclaje global del sistema.

### **5.8.2.2 Reciclaje del sistema**

Se estimó el índice de reciclaje de Finn (1976). Este índice fue concebido originalmente para cuantificar la conservación de los nutrientes en el ecosistema (Christensen *et al.*, 2000) y calcula la fracción de los flujos actuales que se reciclan en el ecosistema.

### **5.8.2.3 Agregación trófica**

La estructura trófica del sistema fue agregada en niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942), usando como base el enfoque propuesto por Ulanowicz (1995). Esto permitió concentrar por nivel trófico la biomasa y los flujos del sistema, así como determinar la eficiencia de transferencia de biomasa (energía) entre cada uno de ellos.

### **5.8.2.4 Ascendencia**

Los atributos del ecosistema en Ecopath con Ecosim (EcE) que se derivan de la teoría de la información son la ascendencia (A), capacidad de desarrollo (C) y overhead (O). La ascendencia es un indicador sugerido por Ulanowicz (1986), que describe el tamaño y el desarrollo de un ecosistema. La A se calcula como el producto de los flujos totales del sistema (T) y el contenido de información del sistema (I):

$$A = T \cdot I \quad (12)$$

donde  $T$  se calcula como  $T = \sum_{i=1, j=1}^n T_{ij}$ , siendo  $T_{ij}$  el flujo de energía del grupo  $i$  al grupo  $j$ .

$I$  se calcula sobre la base de la teoría de la información usando una medida de la incertidumbre, de la dirección y el número de conexiones, que una unidad de materia pueda tomar en la trama trófica del sistema (Ulanowicz, 1986), y se calcula con la siguiente expresión:

$$I = \sum_{i=1, j=1}^n f_{ij} Q_i \log \left( \frac{f_{ij}}{\sum_{k=1}^n f_{kj} Q_k} \right) \quad (13)$$

donde si  $T_{ij}$  es una medida del flujo de energía de  $i$  a  $j$ ,  $f_{ij}$  es la fracción del flujo total de  $j$  que es representado por  $T_{ij}$ , o sea:

$$f_{ij} = \frac{T_{ij}}{\sum_{k=1}^n T_{kj}} \quad (14)$$

y  $Q_i$  es la probabilidad que una unidad de energía fluya hacia el grupo  $i$ :

$$Q_i = \frac{\sum_{k=1}^n T_{ki}}{\sum_{l=1, m=1}^n T_{lm}} \quad (15)$$

El límite superior de la  $A$  es la capacidad de desarrollo ( $C$ ) del sistema, que mide el potencial de éste para crecer y se calcula de la siguiente forma:

$$C = H \cdot T \quad (16)$$

donde  $H$  es la entropía estadística o también conocida como la diversidad de flujos calculada por:

$$H = \sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i \quad (17)$$

Por otra parte, la diferencia entre A y C denominada “overhead” (O), expresa el potencial de reserva que el sistema tiene para responder en caso de perturbaciones externas (Ulanowicz, 1986) y de igual forma fue calculado.

#### **5.8.2.5 Impactos tróficos**

Teniendo en cuenta que en la red trófica todos los grupos funcionales están asociados directa o indirectamente, se pueden estimar los impactos tróficos directos e indirectos al alterar un componente. Leontief (1951) desarrolló un método para identificar las interacciones directas e indirectas en estudios de economía. Posteriormente Ulanowicz y Puccia (1990), desarrollaron una aproximación semejante que fue introducida en EcE (Christensen *et al.*, 2000) para evaluar impactos a través de las interacciones tróficas entre todos los grupos funcionales en términos de efectos positivos y negativos.

En este análisis de impactos, los efectos positivos que una presa tiene en un depredador son expresados como la proporción en que la presa constituye la dieta de su depredador. Mientras que el impacto negativo que un depredador tiene sobre una presa es expresado como la proporción de la depredación total en la presa que es causada por el depredador. Ambas proporciones son ponderadas por la biomasa de la presa y el consumo del depredador, respectivamente.

## 6 RESULTADOS

### 6.1 Modelo trófico: Plataforma Continental de Tabasco

A pesar de que la plataforma continental de Tabasco es un ecosistema relativamente poco estudiado en México, fue posible obtener los datos de entrada para la construcción del modelo. El área calculada para el ecosistema modelado fue definida en 12,920 km<sup>2</sup> y se considera que el modelo, conformado por 33 grupos funcionales, abarca el periodo de 1983 a 1997 debido a que los datos usados en la construcción del modelo corresponden a estudios realizados en ese periodo.

Cuando los valores de entrada de cada parámetro fueron introducidos al programa para construir el modelo, varios grupos resultaron estar fuera de balance respecto a los flujos de energía, reflejándose en valores de EE mayores a 1. Se realizaron entonces pequeños ajustes a los valores en la matriz de dietas construida, en el supuesto de que los estudios de contenido estomacal, muchas veces sólo proporcionan información puntual de la dieta de la especie y dado que la principal razón de este desbalance en la mayoría de los casos estaba manifestada en la alta mortalidad por depredación. Este proceso se realizó hasta que el consumo de las presas fuera compatible con su producción (los valores de EE resultaran entre 0 y 1), obteniéndose un modelo balanceado.

Una vez obtenido EL modelo balanceado, se probó su consistencia. Para esto se emplearon el cociente Producción/Consumo (P/Q) que presentó valores entre 0 y 0.44 y en general mostró valores mayores en los niveles tróficos inferiores como debe de esperarse (Figura 2). El cociente Respiración/Asimilación (R/A) estuvo en el intervalo de 0.45 y 1.0, y al igual que en el caso del cociente P/Q, presentó la tendencia esperada. Por último, el cociente Producción/Respiración (P/R) presentó en todos los casos valores positivos menores al esperado (valor menor a 1), a excepción del grupo de la Epifauna (P/R=1.1).

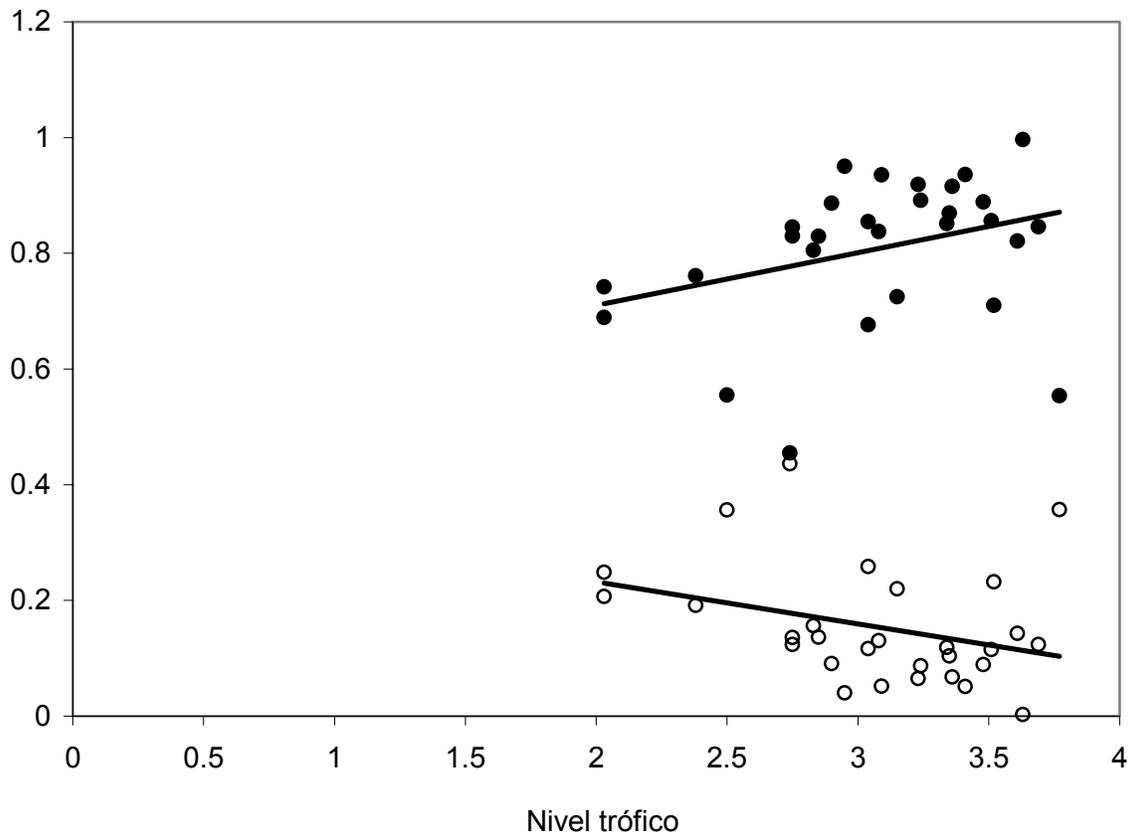


Figura 2. Tendencia en los cocientes  $\circ$  P/Q y  $\bullet$  R/A respecto al nivel tráfico (estimaciones correspondientes al modelo de Tabasco).

Por otra parte, con base al origen de los datos, el índice de Pedigrí del modelo fue 0.55, lo cual significa un modelo con calidad aceptable. En la Tabla 9, se muestran las calificaciones asignadas a cada dato de entrada.

Tabla 9. Valores de pedigrí asignados a los datos de entrada para el modelo de la plataforma continental de Tabasco. Las leyendas asignadas representan la calificación del dato de entrada según la Tabla 7.

GRUPO	B	P/B	Q/B	DIETA	CAPTURAS
Sargos	■				
Cintillas	▨				
Barracudas	▨				▨
Iguanas	■				
Rayas	■				
Sardinas	▨				
Cochitos	■				
Priacántidos	■				
Barbudos	■			■	
Salmonete	■				
Escorpion	■			■	
Bagres	▨				
Roncos	■			■	
Corvinas	■				▨
Serranidos	■				
Peces planos	■				▨
Pargos	■				
Mojarras	■			■	
Jureles	■			■	
Sierra y peto	▨			■	
Tiburones	▨				
Infauna	■		■		XXX
Epifauna	■		■		XXX
Camarón blanco	▨	■			
Camarón café	▨	■			
Tortugas	▨	■			XXX
Aves	▨	■			XXX
Delfines	■	■			XXX
Zooplancton	▨	■			XXX
Fitoplancton	▨		■	■	XXX
Prod. Prim. Bent.	▨		■	■	XXX

Al realizar el análisis de incertidumbre de los datos, por medio de Ecoranger; para el escenario donde se asignó un 10% de variabilidad respecto a los datos originales, las iteraciones se hicieron diez veces antes de obtener el mejor modelo que cumpliera con los criterios asignados, alcanzando finalmente un porcentaje del 32.3% de soluciones aceptadas para obtener el “mejor” modelo (Figura 3). Para el segundo escenario donde se utilizó la modificación en los valores del intervalo de confianza provenientes de la estimación del pedigrí, las iteraciones en Ecoranger se realizaron siete veces antes de encontrar el mejor modelo, obteniendo con este último, un porcentaje de aceptación mayor que en el primer escenario (43.62%). En este análisis, y para todos los casos, la suma de los residuales resultaron siempre menores que para el análisis con una variabilidad del 10%, sin embargo, la tendencia fue diferente (Figura 3).

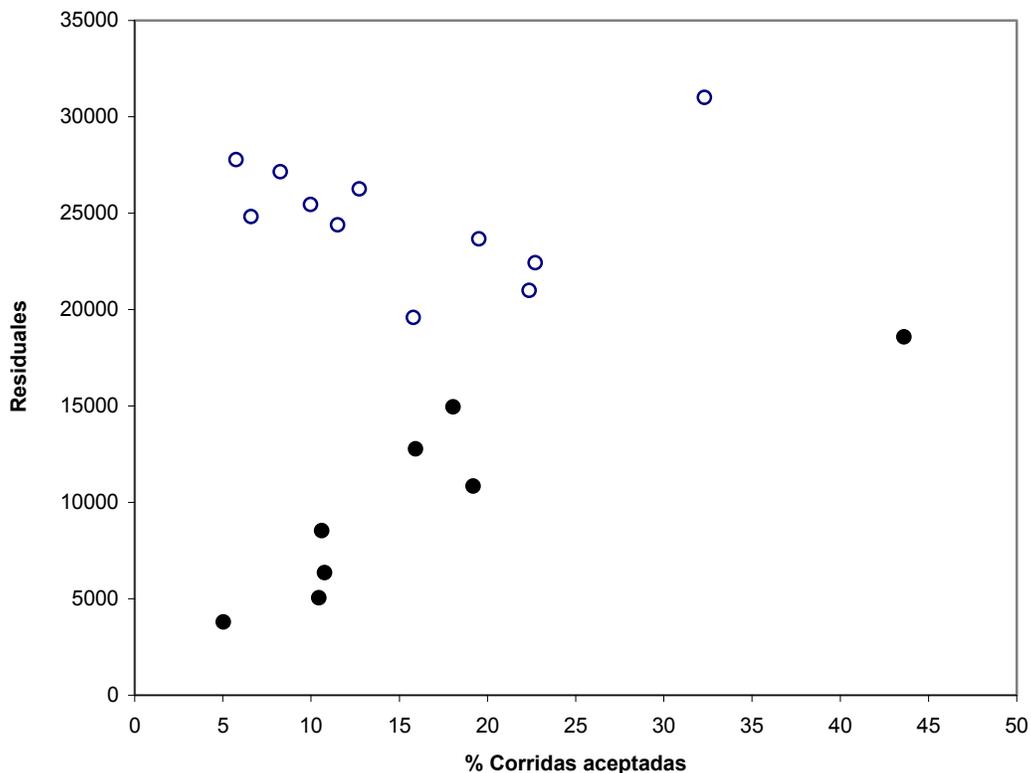


Figura 3. Porcentaje de iteraciones positivas con dos diferentes criterios de variación en los datos de entrada del modelo (°10%; • Pedigrí).

En la Tabla 10 se muestran las diferencias relativas entre el valor obtenido de cada uno de los modelos producidos con los dos escenarios usados con la rutina EcoRanger. Las diferencias son mostradas para cada uno de los datos como porcentaje respecto al valor original, en todos los grupos incluidos, y se muestran resaltadas en la tabla aquéllas que resultaron mayores entre los dos modelos (resultantes) con respecto al original. Cabe aclarar que tanto las biomاسas como cualquier otro dato que fuera el parámetro a estimar por el programa, no fueron considerados para diferenciar cuál de los dos modelos arrojó los mejores resultados, es decir, sólo se consideraron los grupos en que los datos originales fueron proporcionados de inicio y que por consiguiente, se consideran con mayor confiabilidad.

Se pudo observar que para el modelo obtenido mediante el escenario con una variación del 10% en el intervalo de confianza, las biomاسas fueron modificadas en más grupos (16 de los 21 grupos considerados) respecto al escenario con los intervalos de confianza del pedigrí (4 grupos), donde el número de biomاسas modificadas, se conservaron en mayor número de casos.

En cuanto los datos de P/B, tanto en el escenario con el 10% de variabilidad como en el escenario del pedigrí, la variación en el número de los casos fue similar. De los 30 grupos considerados, poco menos de la mitad (49%) fueron modificados en el escenario usando el pedigrí.

No así en el caso del Q/B donde las mayores diferencias fueron para el modelo con el pedigrí modificado (Tabla 10).

Las diferencias relativas también se calcularon para la matriz de dietas. Se observó que hay una diferencia máxima del 25% entre el valor obtenido en el escenario del pedigrí y sin diferencia alguna entre el original y el escenario con el 10% de variabilidad.

Tabla 10. Diferencias relativas (%) entre los valores del modelo original y los obtenidos por EcoRanger. Los valores en negrita muestra en qué caso fue mayor la diferencia entre los dos modelos. Valores positivos se interpreta como un aumento del valor en ese parámetro y valores negativos como una disminución del valor de ese parámetro. Los valores entre paréntesis, fueron los estimados por EcE.

GRUPO	ORIGINAL & 10% VARIAB.				ORIGINAL & PEDIGRÍ			
	BIOMASA	PB	QB	EE	BIOMASA	PB	QB	EE
Sargos	<b>13.00</b>	13.26	4.05	-25.00	-4.25	<b>36.05</b>	<b>21.93</b>	<b>-38.33</b>
Cintillas	(-0.45)	<b>-23.81</b>	-16.42	25.50	(33.48)	11.11	<b>-21.82</b>	<b>-40.00</b>
Barracudas	(2.06)	<b>7.90</b>	-8.51	<b>-12.86</b>	(-7.00)	-4.29	<b>-33.10</b>	2.86
Iguanas	<b>-3.95</b>	3.62	0.68	0.11	-1.32	<b>23.19</b>	<b>-23.39</b>	<b>-22.99</b>
Rayas	1.62	-0.13	<b>23.67</b>	-16.76	<b>-2.43</b>	<b>-23.33</b>	-19.86	<b>19.12</b>
Sardinas	(6.77)	<b>-7.89</b>	(-4.74)	2.11	(64.18)	1.75	(-15.10)	<b>-38.89</b>
Cochitos	<b>17.93</b>	<b>-17.65</b>	<b>15.19</b>	-2.97	3.45	-7.41	-14.46	<b>-8.79</b>
Priacantidos	<b>-13.53</b>	<b>10.34</b>	<b>-10.90</b>	0.37	10.00	-7.76	-0.97	<b>-14.81</b>
Barbudos	<b>22.80</b>	<b>-15.02</b>	-4.47	<b>9.49</b>	1.60	7.37	<b>21.02</b>	-7.69
Salmonete	<b>-10.36</b>	<b>8.68</b>	<b>-18.82</b>	2.62	0.90	0.88	12.83	<b>-3.75</b>
Escorpion	<b>-15.83</b>	-4.30	9.89	17.27	6.67	<b>-30.23</b>	<b>-13.10</b>	<b>39.39</b>
Bagres	(15.53)	<b>-7.38</b>	4.56	-4.29	(18.45)	-2.80	<b>-22.01</b>	<b>-14.29</b>
Roncos	<b>6.27</b>	<b>-7.17</b>	-10.13	1.60	-4.70	-1.46	<b>14.49</b>	<b>-12.00</b>
Corvinas	0.13	<b>-5.41</b>	<b>15.01</b>	4.02	<b>2.03</b>	-1.64	5.10	<b>-13.04</b>
Serranidos	-3.10	7.13	1.32	<b>-7.58</b>	<b>4.52</b>	<b>-18.60</b>	<b>6.55</b>	-5.26
Peces planos	<b>-8.22</b>	<b>-24.92</b>	<b>-37.28</b>	<b>37.00</b>	-4.06	0.79	7.72	-12.00
Pargos	<b>-1.86</b>	2.78	7.15	-4.92	2.03	<b>4.17</b>	<b>-27.85</b>	<b>-13.11</b>
Mojarras	<b>-14.61</b>	-8.12	8.04	<b>27.50</b>	-0.37	<b>-13.53</b>	<b>-24.03</b>	13.24
Jureles	<b>-11.18</b>	<b>12.42</b>	<b>23.39</b>	-3.05	2.94	3.23	-0.40	<b>-17.89</b>
Sierra y peto	(6.65)	0.31	-12.85	<b>-9.83</b>	(-15.61)	<b>4.62</b>	<b>35.78</b>	6.67
Tiburones	(-10.18)	<b>19.02</b>	1.39	-12.50	(-0.77)	-6.10	<b>-17.70</b>	<b>-15.00</b>
Infauna	<b>-19.27</b>	10.09	<b>-12.38</b>	-6.94	-2.75	<b>30.19</b>	4.78	<b>-30.65</b>
Epifauna	<b>-19.50</b>	(12.53)	2.84	-6.53	-1.77	(22.77)	<b>-20.32</b>	<b>-26.32</b>
Camarón blanco	(7.04)	4.36	<b>-21.10</b>	<b>-14.63</b>	(33.80)	<b>-7.90</b>	19.05	-10.53
Camarón café	(12.75)	<b>10.23</b>	<b>-13.63</b>	-27.79	(49.00)	2.31	-5.04	<b>-29.47</b>
Tortugas	(-5.65)	2.00	<b>-12.11</b>	-5.42	(7.10)	<b>-13.33</b>	-3.71	<b>-16.67</b>
Aves	(-3.55)	<b>14.54</b>	5.98	-17.67	(12.07)	-1.30	<b>-25.29</b>	<b>-26.67</b>
Delfines	<b>-9.44</b>	-10.00	2.40	<b>11.84</b>	-7.22	-10.00	<b>-26.87</b>	1.32
Zooplancton	0.83	11.81	<b>-20.49</b>	<b>-24.21</b>	<b>-2.78</b>	<b>27.39</b>	12.07	-22.11
Fitoplancton	26.30	-4.99	-	-32.00	-31.65	<b>-31.38</b>	-	<b>140.00</b>
Prod. Prim. Bent.	-11.29	15.53	-	-30.00	38.13	<b>63.96</b>	-	<b>-60.00</b>
Descartes	<b>0.81</b>	-	-	-7.01	0.00	-	-	<b>-9.20</b>
Detritus	0.00	-	-	<b>-35.00</b>	0.00	-	-	-25.00

Esto mismo ocurrió para el caso de la Eficiencias Ecotróficas, donde las diferencias entre el dato de entrada y el modelo resultante fueron mayores en casi todos los casos en este escenario.

Considerando que el porcentaje de soluciones positivas fue mayor en el escenario con el pedigrí modificado y que la mayoría de las biomazas originales, bajo este mismo escenario fueron las que se conservaron con menores cambios, se optó por seleccionar a este modelo.

## **6.2. Caracterización trófica del ecosistema**

### **6.2.1. Atributos tróficos de los grupos funcionales**

En la Tabla 11 se muestran los datos de entrada y los estimados para los grupos incluidos en el modelo. La matriz de dietas que muestra la proporción de las presas en la dieta de los depredadores, se encuentra en la Tabla 12.

Se observó que los mayores valores de P/B se tienen para los grupos de menor tamaño corporal, como el zooplancton ( $P/B=27.72$ ), o bien aquéllos que son sometidos a explotación pesquera como lo es el caso de los camarones blanco y café (8.63 y 12.82, respectivamente).

Los grupos presentaron una variación en las Eficiencia Ecotróficas entre 0.04 y 0.9. Los grupos con las menores EE fueron los productores primarios bentónicos (0.04) y el detritus (0.06). Asimismo, el grupo con mayor EE fue el de los serránidos.

De acuerdo a los resultados obtenidos, el grupo de las barracudas y los tiburones fueron los depredadores tope con niveles tróficos de 3.77 y 3.69, respectivamente (Tabla 11).

Tabla 11. Datos de entrada y nivel trófico por grupo funcional del modelo Ecopath en la plataforma de Tabasco. B= biomasa, P/B= producción/biomasa, Q/B= consumo/biomasa, EE= eficiencia ecotrófica; NT= nivel trófico.

	<b>B</b>	<b>P/B</b>	<b>Q/B</b>	<b>EE</b>	<b>CAPTURAS</b>	<b>DESCARTES</b>	<b>NT</b>
<b>Barracudas</b>	<b>(0.00678)</b>	2.01	5.62	0.72	-	0.0019	3.77
<b>Tiburones</b>	<b>(0.0897)</b>	0.77	6.23	0.51	0.030	-	3.69
<b>Delfines</b>	0.0167	0.09	29.88	0.77	-	-	3.63
<b>Cintillas</b>	<b>(0.0295)</b>	0.7	4.91	0.48	0.014	0.00096	3.61
<b>Barbudos</b>	0.0254	3.06	12.15	<b>(0.72)</b>	0.009	0.0044	3.52
<b>Rayas</b>	0.0361	1.15	10.01	<b>(0.81)</b>	-	0.0065	3.51
<b>Aves</b>	<b>(0.00095)</b>	5.33	59.77	0.22	-	-	3.48
<b>Sierra y peto</b>	<b>(0.292)</b>	0.68	13.32	0.64	0.048	0.0009	3.41
<b>Serranidos</b>	0.0439	1.05	15.46	<b>(0.9)</b>	-	0.0075	3.36
<b>Escorpion</b>	0.0128	0.6	5.77	<b>(0.46)</b>	-	0.0020	3.35
<b>Pargos</b>	0.0602	0.75	6.32	<b>(0.53)</b>	0.016	0.010	3.34
<b>Salmonete</b>	0.448	1.15	13.28	<b>(0.77)</b>	-	0.078	3.24
<b>Corvinas</b>	0.0806	0.6	9.27	<b>(0.8)</b>	0.0003	0.01398	3.23
<b>Sargos</b>	0.00383	2.34	10.62	<b>(0.37)</b>	0.0026	0.00072	3.15
<b>Jureles</b>	0.175	0.64	12.36	<b>(0.78)</b>	0.028	0.030	3.09
<b>Priacantidos</b>	0.0187	1.07	8.21	<b>(0.23)</b>	-	0.0030	3.08
<b>Cochitos</b>	0.03	0.75	6.45	<b>(0.83)</b>	-	0.0051	3.04
<b>Roncos</b>	0.547	2.02	7.82	<b>(0.22)</b>	0.0028	0.1017	3.04
<b>Tortugas</b>	<b>(0.0815)</b>	0.13	3.37	0.2	-	-	2.95
<b>Peces planos</b>	0.0969	1.27	13.95	<b>(0.44)</b>	-	0.017	2.9
<b>Bagres</b>	<b>(0.122)</b>	1.04	7.62	0.6	0.08	0.0038	2.85
<b>Sardinias</b>	<b>(3.3)</b>	0.58	<b>(3.71)</b>	0.55	-	0.0083	2.83
<b>Iguanas</b>	<b>(0.15)</b>	0.85	6.88	0.67	-	0.026	2.75
<b>Mojarras</b>	0.266	1.15	8.44	<b>(0.77)</b>	0.223	0.047	2.75
<b>Epifauna</b>	6.1	<b>(8.68)</b>	19.92	<b>(0.7)</b>	-	-	2.74
<b>Camarón café</b>	<b>(0.374)</b>	12.82	35.99	0.67	0.028	-	2.5
<b>Camarón blanco</b>	<b>(0.19)</b>	8.63	45.12	0.85	0.015	-	2.38
<b>Infauna</b>	34.32	4.14	<b>(16.66)</b>	<b>(0.43)</b>	-	-	2.03
<b>Zooplancton</b>	<b>(1.05)</b>	27.72	134.15	0.74	-	-	2.03
<b>Fitoplancton</b>	<b>(16.5)</b>	70.4	-	0.12	-	-	1
<b>Prod. Prim. Bent.</b>	<b>(331.34)</b>	16.79	-	0.04	-	-	1
<b>Descartes</b>	0.37	-	-	<b>(0.79)</b>	-	-	1
<b>Detritus</b>	16.48	-	-	<b>(0.06)</b>	-	-	1

Los valores en **negrilla** son los estimados por el programa.

Tabla 12. Matriz de dieta, en las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas.

GRUPO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
1 Barracudas		0.01																											
2 Tiburones		0.02	0.02																										
3 Delfines		0.002																											
4 Cintillas		0.01																											
5 Barbudos									0.01			0.03	0.03																
6 Rayas		0.03	0.002																	0.01									
7 Aves		0.002																											
8 Sierra y peto		0.06	0.01	0.07	0.02																								
9 Serranidos	0.1	0.01	0.01	0.04							0.03																		
10 Escorpion				0.01																									
11 Pargos	0.1	0.01		0.02																									
12 Salmonete			0.09					0.05				0.09																	
13 Corvinas		0.01	0.02	0.004									0.01											0.01					
14 Sargos		0.001																					0.002						
15 Jureles	0.004	0.02	0.05		0.02		0.10	0.002																					
16 Priacantidos			0.003																										
17 Cochitos		0.01	0.01					0.001																					
18 Roncos		0.01	0.12				0.27				0.16																		
19 Tortugas		0.004																											
20 Peces planos		0.05	0.02							0.01										0.001									
21 Bagres,band		0.01	0.003										0.02		0.004					0.001									
22 Sardinias	0.2	0.12	0.1	0.01	0.04	0.1	0.1	0.1			0.04	0.09	0.1									0.01	0.05						
23 Iguanas		0.01	0.001	0.11			0.09				0.01	0.02											0.01						
24 Mojaras		0.01	0.02				0.13								0.01														
25 Epifauna	0.59	0.41	0.35	0.40	0.32	0.53		0.23	0.35	0.21		0.06	0.09	0.19		0.42	0.20	0.32	0.01	0.50	0.06	0.09	0.13	0.20	0.19	0.09	0.00		
26 Cam. café		0.08	0.02	0.02	0.31	0.03	0.03	0.18	0.11	0.27	0.12	0.07	0.08	0.11	0.08	0.26		0.12	0.20	0.07	0.11		0.03		0.002		0.03		
27 Cam. blco		0.02	0.01	0.01	0.10	0.03	0.02	0.09	0.04	0.09	0.05	0.02	0.05	0.33	0.03	0.09		0.04	0.07	0.02			0.04		0.001	0.03			
28 Infauna	0.10				0.12	0.32		0.31	0.49	0.42	0.51	0.26	0.72	0.20	0.39	0.13	0.20	0.44		0.71	0.14	0.07	0.21	0.36	0.31	0.10	0.12	0.02	
29 Zooplancton				0.28	0.07		0.09				0.08	0.09		0.17		0.43	0.09				0.06	0.43	0.15	0.15	0.08	0.02	0.06	0.001	0.03
30 Fitoplancton															0.04	0.10					0.40	0.12		0.04			0.01	0.83	
31 PP. Bent.												0.01	0.05				0.19	0.13	0.42			0.03	0.25	0.19	0.10	0.20	0.17	0.40	
32 Descartes		0.10	0.15				0.18	0.04																					
33 Detritus				0.02								0.38	0.05	0.16			0.10	0.07		0.18	0.19		0.04	0.17	0.27	0.45	0.53	0.56	0.14

### 6.2.2. Atributos tróficos del ecosistema.

En la Tabla 13 se muestra el resumen de los principales atributos básicos del ecosistema.

Tabla 13. Atributos del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco.

<b>Parámetro</b>	<b>Valor</b>	<b>Unidades</b>
Producción total	6960	t/km <sup>2</sup> /año
Nivel trófico medio de la pesca	3.01	
Captura/producción primaria neta (eficiencia)	0.000141	
Producción primaria neta total	6725.19	t/km <sup>2</sup> /año
Producción primaria total/respiración total	14	
Producción Neta del Sistema	6244.95	t/km <sup>2</sup> /año
Producción primaria total/biomasa total	16.99	
Biomasa total/flujos totales	0.03	
Biomasa total (sin detritus)	395.8	t/km <sup>2</sup>
Capturas totales	0.7	t/km <sup>2</sup> /año
Índice de conectancia	0.24	
Índice de omnivoría	0.3	

El nivel trófico medio de captura es 3.01 debido a que, a excepción del camarón con un nivel trófico más bajo (NT=2.44 promedio de los dos grupos incluidos), poco más del 90% de las capturas corresponden a especies de escama que tienen un nivel trófico alto alrededor de 3.

Como podemos observar, la Producción Neta del Sistema (PNS) resultó ser un poco menor que la Producción Primaria Neta Total (PPNT), lo que puede deberse a que la biomasa de los productores primarios es grande en este ecosistema y por tanto la respiración total no influye mucho en la PPNT. Por lo mismo, el cociente Producción primaria total/respiración total fue mayor a uno. La producción primaria total (del sistema)/biomasa total también resultó ser mayor a uno, lo que puede ser indicativo de una renovación eficiente de la población en su conjunto.

El cociente Biomasa total/flujos totales, resultó ser un valor relativamente bajo con respecto al valor más alto que hay para un ecosistema maduro. El índice de conectancia para la trama trófica del ecosistema de Tabasco, indica que sólo existe un 24% de uniones tróficas entre grupos. Asimismo, la medida de cómo se encuentran las interacciones tróficas en los niveles tróficos, es decir, el índice de omnivoría del sistema, resultó ser relativamente bajo.

El índice de reciclaje para este caso resultó ser de 1.41% con una longitud promedio de ruta de reciclaje implicada en la trama alimenticia equivalente a 2.1.

La distribución de la biomasa por nivel trófico, mostró que la biomasa total del ecosistema se encuentra principalmente ubicada en el primero y segundo nivel trófico con poco más del 98% del total de biomasa (Figura 4) siendo la biomasa total del sistema de 395.8 t/km<sup>2</sup>, excluyendo detritus.

De los flujos de biomasa totales, los correspondientes a respiración, consumos, flujos hacia detritus, y los correspondientes a las capturas pesqueras se muestran en la Tabla 14.

En cuanto a los flujos de biomasa, se encontró que la mayor parte de ellos corresponden a flujos a detritus y a flujos por exportación (entre esos, captura). En la Tabla 14 se muestran los porcentajes correspondientes a cada uno de los flujos en el ecosistema. De estos flujos de biomasa totales, la mayor cantidad ocurren en el primero y segundo nivel trófico representados aproximadamente con un 99.4% de los flujos totales (Figura 4) debido a que los grupos de niveles tróficos inferiores como el de infauna y epifauna son abundantes en la plataforma y tienen altas tasas metabólicas.

Tabla 14. Flujos de biomasa por destino en el ecosistema de la plataforma continental de Tabasco.

<b>Tipo de flujos</b>	<b>t/km<sup>2</sup>/año</b>	<b>%</b>
Consumo	894.77	6.27
Exportaciones	6245.32	43.82
*Capturas	0.6975	
Respiratorios	480.24	3.36
A detritus	6631.62	46.53
<b>TOTAL</b>	<b>14208.52</b>	<b>100</b>

\*Del total de las exportaciones, las capturas sólo contribuyen en 0.011% a los flujos totales.

Por otro lado, las capturas pesqueras son obtenidas principalmente en el tercer nivel trófico con un 59.4% (Figura 4), a consecuencia también de que las especies de escama alcanzan mayores niveles tróficos, seguidas por las capturas en el segundo nivel trófico con un 24.6%.

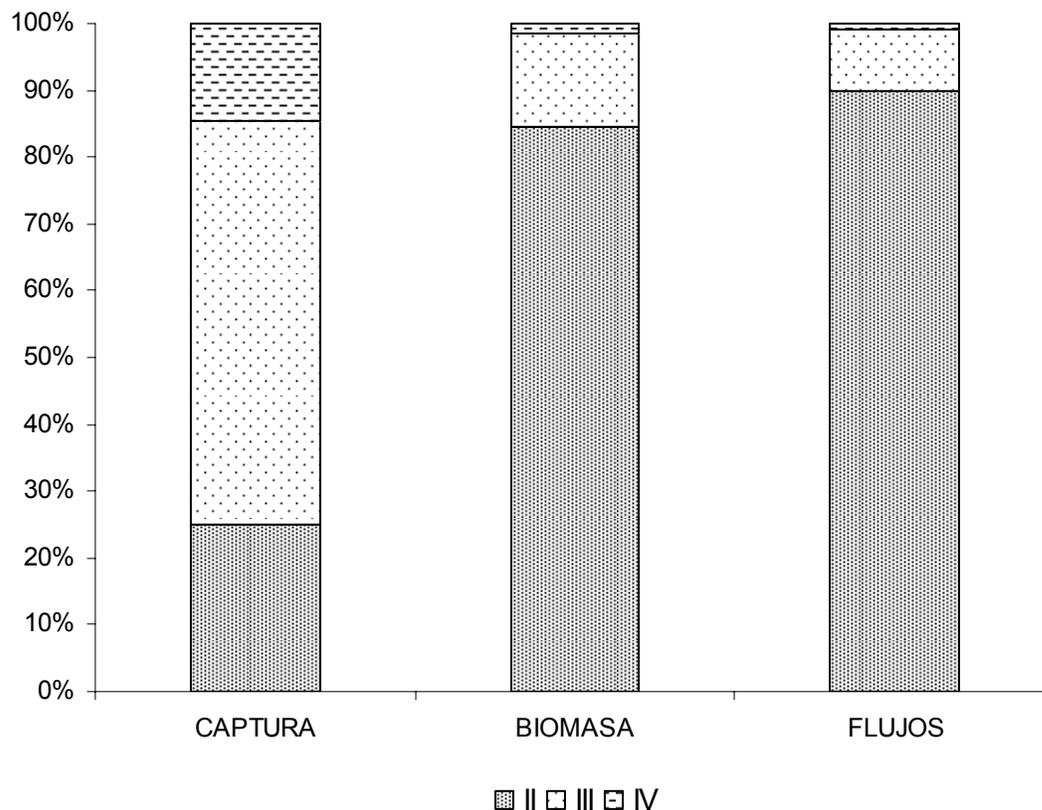


Figura 4. Captura, Biomasa y Flujos por nivel trófico discreto para la plataforma continental de Tabasco.

El algoritmo de agregación de los niveles tróficos fraccionales identificó ocho niveles tróficos discretos; sin embargo en el nivel seis, siete y ocho, los flujos fueron poco significativos. En la Figura 5 se muestra la estructura trófica del ecosistema en niveles tróficos discretos. La proporción de flujos originados del detritus respecto al total de los flujos que se derivan del nivel trófico primario en el sistema es de 0.49 (Flujos totales a partir de productores primarios suman  $7149.24 \text{ t/km}^2/\text{año}$ , mientras que los flujos totales derivados del detritus corresponden a  $7059.35 \text{ t/km}^2/\text{año}$ ). Este valor, al igual que el porcentaje con el que contribuyen los productores primarios bentónicos (42.23%), dan una idea de la importancia de estos dos grupos en el ecosistema para el sostenimiento de la trama trófica *sensu* Odum (1969) y Day *et al.* (1989).

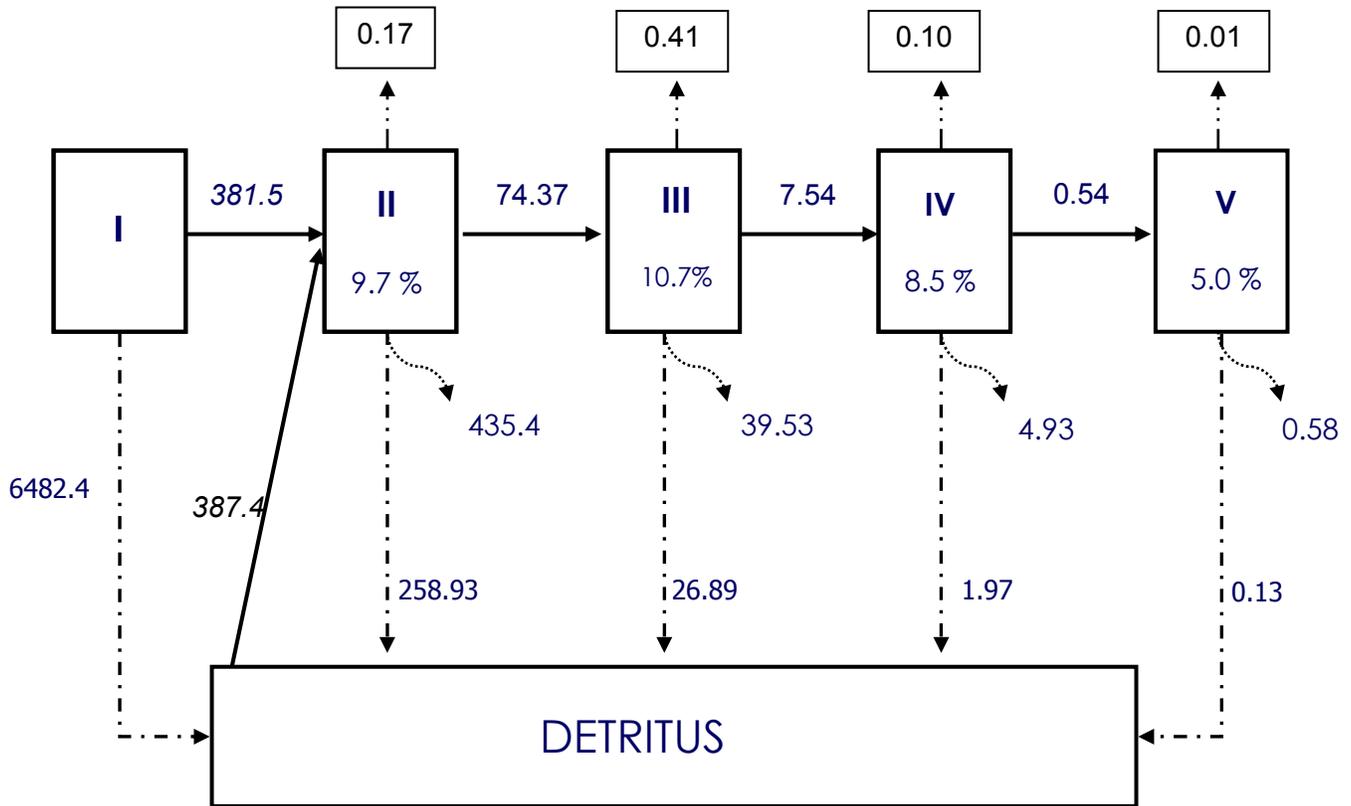


Figura 5. Agregación de la estructura del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco en niveles tróficos discretos. Se representan los flujos de biomasa entre niveles (—▶); exportaciones (- - -▶); respiración (- · · ·▶), y el flujo a detritus (- - -▶) en t/km<sup>2</sup>/año. El porcentaje en cada compartimiento representa la eficiencia de transferencia del nivel trófico anterior.

Una proporción importante de flujos en el nivel trófico II es debida a los grupos de infauna y zooplancton (89.0%), en el nivel trófico III la mayor parte de los flujos se debe primordialmente a los grupos de epifauna y sardinas (75.2%). Este grupo de sardinas, junto con el grupo de los salmonetes, sierras y el camarón café son los importantes aportadores al nivel trófico IV (61.54%). En los niveles tróficos restantes, los flujos tróficos son comparativamente menores y se encuentran conformados por depredadores mayores como los mamíferos y los tiburones.

### 6.3 Tamaño y Desarrollo del ecosistema

La ascendencia, como una medida del crecimiento en un sistema, correspondió al 52.2% de la capacidad total del ecosistema (30,481.1 flowbits) y quedó constituida principalmente por los flujos internos que se dan entre los componentes bióticos del ecosistema (44.6%) y los flujos de exportación (43.3 %); el resto está constituido por los flujos respiratorios (Tabla 16).

Para conocer cuál fue la aportación de cada grupo a la estructura y al funcionamiento global del sistema se consideró la contribución porcentual de cada grupo a la ascendencia total, la contribución de cada grupo a los flujos totales y al contenido de información; y estos resultados se muestran en la Tabla 15. Se puede observar una vez más la importancia del detritus y de los productores primarios en el ecosistema, ya que estos grupos son los que mayor aportación tiene en esta conformación; sin embargo, los grupos de invertebrados como la infauna, y el grupo del zooplancton, también tienen importantes contribuciones a la Ascendencia, contenido de información y flujos totales.

Tabla 15. Aportación por grupo a la Ascendencia (A) total del ecosistema; a la Información y a los flujos totales.

<b>Grupo</b>	<b>Ascendencia (A)</b>	<b>% A</b>	<b>Información</b>	<b>Flujos totales</b>
Sargos	0.1112	0.0004	0	0.041
Cintilla	0.4084	0.0013	0	0.145
Barracudas	0.0911	0.0003	0	0.038
Iguanas	3.1852	0.0104	0.0002	1.034
Rayas	1.2133	0.0040	0.0001	0.361
Sardinias	37.5310	0.1231	0.0026	12.237
Cochitos	0.6209	0.0020	0	0.194
Priacantidos	0.4128	0.0014	0	0.153
Barbudos	1.1106	0.0036	0.0001	0.309
Salmonete	19.1769	0.0629	0.0013	5.943
Escorpion	0.2157	0.0007	0	0.074
Bagres,bandera	2.4872	0.0082	0.0002	0.933
Roncos	9.6971	0.0318	0.0007	4.275
Corvinas	2.3827	0.0078	0.0002	0.747
Serranidos	2.3112	0.0076	0.0002	0.679
Peces planos	4.1255	0.0135	0.0003	1.352
Pargos	1.0788	0.0035	0.0001	0.381
Mojarras	5.6156	0.0184	0.0004	2.249
Jureles	6.9582	0.0228	0.0005	2.166
Sierra y Peto	12.1966	0.0400	0.0009	3.889
Tiburones	1.7013	0.0056	0.0001	0.559
Infauna	1315.2560	4.3144	0.0923	571.685
Epifauna	295.0405	0.9678	0.0207	121.416
Camarón blanco	27.7021	0.0909	0.0019	8.579
Camarón café	40.5043	0.1329	0.0028	13.451
Tortugas	0.8908	0.0029	0.0001	0.274
Aves	0.1750	0.0006	0	0.057
Delfines	1.7027	0.0056	0.0001	0.500
Zooplancton	382.9576	1.2562	0.0269	141.056
Fitoplancton	1328.2010	4.3569	0.0932	1162.003
Prod. Prim. Bent.	5494.9000	18.0247	0.3856	5563.182
Descartes	3.2547	0.0107	0.0002	0.373
Detritus	6916.2130	22.6870	0.4853	6631.694
<b>Total</b>	<b>15919.4290</b>	<b>52.220</b>	<b>1.1170</b>	<b>14252.0254</b>

En cuanto a la capacidad de desarrollo del ecosistema, este se refiere a los flujos máximos totales y está conformado con poco más del 65% por los flujos internos (Tabla 16).

Por otra parte, el overhead constituye el 47.8 % de la capacidad del ecosistema y está compuesto principalmente de los flujos internos (87.6%) y de los flujos respiratorios (8.55%). El ecosistema se encuentra desarrollado alrededor del 52% de su capacidad (*sensu* Ulanowicz, 1986) (Tabla 16).

Tabla 16. Índices de información relativos a los flujos del ecosistema de la plataforma continental de Tabasco. Los índices están en unidades de flowbits.

<b>Origen</b>	<b>Ascendencia</b>	<b>Overhead</b>	<b>Capacidad</b>
Flujos internos	7,105.5	12,758.2	19,863.7
Exportación	6,888.6	557.9	7,446.5
Respiración	1,925.3	1,245.6	3,171.0
Total	15,919.4	14,561.7	30,481.1

#### **5.8.2.5 Impactos tróficos**

Una manera de describir las interacciones tróficas entre grupos fue el análisis de los impactos tróficos mezclados. En el Anexo 2 se muestran todos los impactos entre el total de grupos incorporados. Los impactos son relativos y comparables entre grupos, en términos de proporción de cambio; además define qué grupos podrían ser más sensibles a alguna perturbación de cualquier índole. Con este análisis se identificó el efecto conocido como “cascada trófica”, que consiste en que un depredador causa un impacto negativo en un grupo, y de manera indirecta, este puede ser un impacto positivo en otro u otros grupos.

Por ejemplo, el grupo de los tiburones impactan de manera negativa al grupo de los delfines, esto disminuye el efecto que tienen estos sobre el grupo de la epifauna, donde se encuentran algunas presas del delfín, y consecuentemente, los tiburones tienen un impacto positivo en la epifauna de forma indirecta. Otro ejemplo de este efecto es el caso del grupo de las iguanas, que ejercen un efecto negativo sobre el grupo de los sargos, pero al mismo tiempo un efecto positivo sobre las cintillas, alimento clave para el grupo de los sargos.

También es posible observar la importancia que tiene el detritus y los productores primarios bentónicos en la mayoría de los grupos, ya que tienen un impacto positivo en varios grupos; así como la forma en la que los grupos son impactados por la flota camaronera o ribereña, y en algunos casos por ambas (Anexo 2).

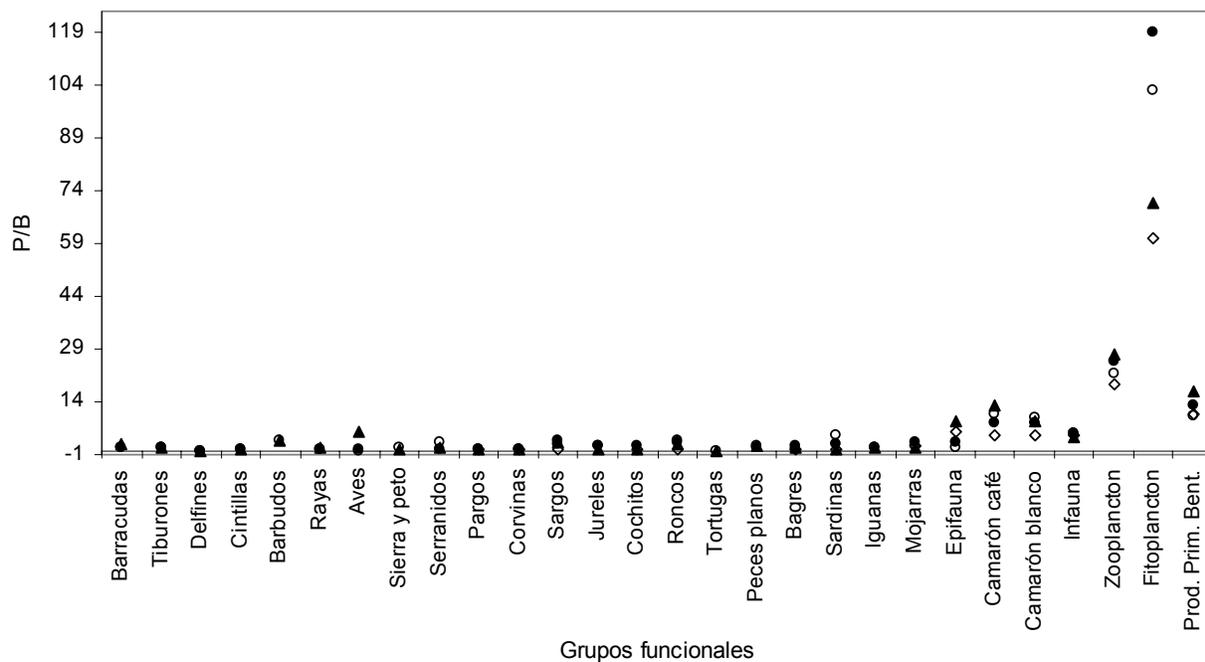
## 7 DISCUSIÓN

Cuando se construyen modelos tróficos cuya característica es el balance energético de los flujos de biomasa, para una misma área y en tiempos distintos, estos modelos pueden permitir evaluar importantes cambios en la estructura del ecosistema respecto al tiempo (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993). En particular, el modelo se construyó con datos de biomasa provenientes de estudios realizados en la zona delimitada para el presente trabajo, los cuales fueron determinantes de la estructura del ecosistema para el tiempo considerado. Esto toma mayor relevancia ya que de acuerdo con Walters *et al.* (1997), los modelos representantes de ecosistemas pueden ser menos refutables si se construyen con datos de alta calidad. Por ésta razón y en el entendido de que el esfuerzo, la mortalidad por pesca y la biomasa del stock no son homogéneos, se prefirió que las biomásas para los grupos de peces pelágicos y migratorios que podrían estar subestimadas, debido a que los datos utilizados para las estimaciones provienen de redes de arrastre; fueran estimadas por el programa con el fin de minimizar el posible sesgo en la estimación de su biomasa. Así mismo, la biomasa de los productores primarios bentónicos ( $B=331.34$ ) que fue estimada por el programa, si bien se contrastó con las biomásas estimadas del mismo grupo reportadas para otros modelos, como lo son el de la Sonda de Campeche ( $B=72.93$ ) (Zetina-Rejón, 2004) y el de la plataforma continental de Veracruz ( $B=0.186$ ) (Cruz-Escalona, 2005), se considera que el valor obtenido en el presente trabajo, debe ser considerado solo como referencia preliminar puesto que al ser estimado por el propio programa tiene algunas implicaciones que hacen suponer una sobre o sub-estimación de estos valores. Sin embargo, no fue el mismo caso para los datos de biomasa de algunos grupos de invertebrados, debido a que la importancia de estas comunidades en el flujo de materia y energía entre el sedimento y los consumidores secundarios, han influido para ser objeto de una evaluación detallada en cuanto a diversidad y abundancia (Salas-Hernández, 2001). Por lo anterior, se considera que para la mayoría de los grupos se encontraron buenas estimaciones de biomasa, con excepción de los grupos de invertebrados que son explotados de forma comercial, como es el caso de los camarones, en los que finalmente las biomásas debieron ser igualmente estimadas por

el programa ya que los esfuerzos de investigación han sido más enfocados sobre las áreas adyacentes que son conocidas tradicionalmente por su alta producción pesquera y no se encontraron estudios detallados para ésta zona de estudio. No obstante, el modelo construido para la plataforma continental de Tabasco representa una aproximación básica del estado y del funcionamiento en el que se encontraba el ecosistema de la plataforma durante el periodo mencionado con anterioridad.

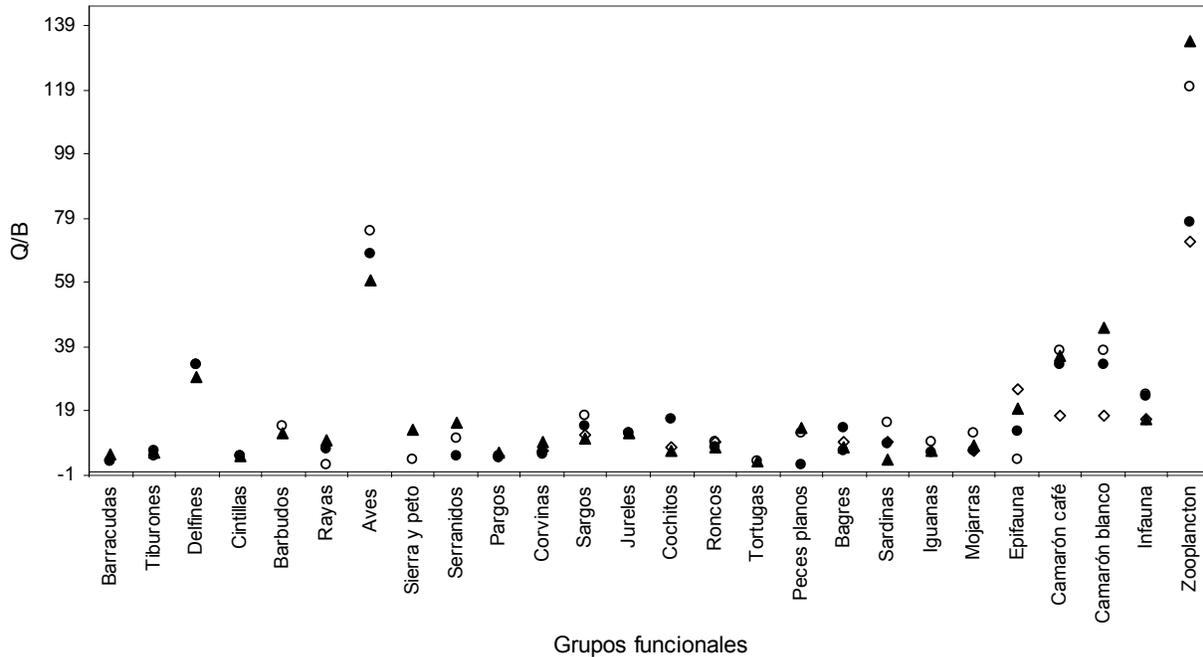
De igual forma, aunque las estimaciones de mortalidad por pesca y mortalidad natural de peces son pocos (o escasos), las estimaciones de P/B (Z) resultaron ser congruentes respecto a los parámetros estimados para modelos de áreas cercanas como la Sonda de Campeche (Zetina-Rejón, 2004), la plataforma continental de Veracruz (Cruz-Escalona, 2005), o la Laguna de Términos (Manickhand-Heileman *et al.*, 1998) (Figura 6).

Figura 6. Valores de P/B para los grupos funcionales presentes en cuatro ecosistemas adyacentes. ▲ Plataforma contiental de Tabasco; ° Sonda de Campeche; • Plataforma continental de Veracruz; ◇ Laguna de Términos.



Pauly (1986) definió la razón consumo/biomasa (Q/B) como el número de veces que una población (en este caso un grupo) consume su propio peso en un año; por ello, no resulta inesperado que los coeficientes de Q/B más altos se hayan obtenido para los grupos como camarones o grupos de invertebrados con altas tasas metabólicas como el zooplancton. Debido a que estos coeficientes fueron estimados en este estudio a partir de una relación empírica, con datos para cada organismo representante de cada grupo, se considera que este parámetro es uno de los datos de entrada con gran incertidumbre (Tabla 7 y 9). García y Duarte (2002), encontraron diferencias importantes en los valores estimados para una misma especie de pez usando diferentes fórmulas y parámetros para la estimación de Q/B. Por ejemplo, las diferencias en el cálculo del aspecto radial de la aleta causados por el tipo de imagen (fotografía o dibujo), sobre el que es medido y al que se le atribuye un 50% de variancia en los valores resultantes de Q/B (Palomares y Pauly, 1989). Sin embargo, se sabe que el Q/B es un parámetro asociado a la estrategia de vida, por lo que no debe cambiar de manera significativa, por lo que los valores calculados para este trabajo también fueron contrastados con los utilizados en otros estudios (Zetina-Rejón, 2004; Cruz-Escalona, 2005; Manickhand-Heileman *et al.*, 1998; Vidal-Hernández, 2000) y considerados como convenientes para la construcción del modelo de Tabasco (Figura 7).

Figura 7. Valores de Q/B para los grupos funcionales presentes en cuatro ecosistemas adyacentes. ▲ Plataforma continental de Tabasco; ° Sonda de Campeche; • Plataforma continental de Veracruz; ◇ Laguna de Términos.



Por otra parte, el desbalance inicial del modelo es común y esperado cuando se modela una trama alimenticia completa debido al error inherente en la estimación de parámetros biológicos (Okey y Mahmoudi, 2002). En este sentido, fueron sólo 7 grupos en los que se encontraron ligeros desbalances iniciales con valores de EE mayores a 1. Cuando a pesar de realizar los ajustes en las dietas no se alcanzó este balance, se analizó la procedencia de esta discontinuidad en los datos de entrada tratando de determinar los parámetros más sensibles. Una vez identificados se optó por suponer valores fijos de EE respecto a lo que se conocía de su biología, intentando con esto conservar los valores de entrada para los datos con menos incertidumbre o mayor índice de pedigrí (i.e. biomasa).

El modelo construido para la plataforma continental de Tabasco mostró ser biológicamente consistente; los indicadores utilizados para verificar el equilibrio termodinámico del modelo tuvieron la tendencia esperada para cada grupo, el P/Q fue mayor para los niveles tróficos inferiores (Christensen *et al.*, 2000), el coeficiente R/A

fue mayor en grupos con mayor actividad y muy cercanas a predadores tope. El coeficiente P/R en general cumplió con lo esperado, pero en el caso de mamíferos, se pudo contrastar de forma directa con un valor calculado a partir del modelo de Humphreys (1979), el cual relaciona la producción y la respiración a través de una fórmula empírica ( $P/R=0.09$ ), y resultó estar en el mismo orden de magnitud al calculado por Ecopath ( $P/R=0.01$ ) (Figura 2).

Según May (1972) y Pimm (1984), mucho de lo que se ha escrito acerca de la “estabilidad de ecosistemas” ha sido basado en modelos de ecosistemas con parámetros arbitrarios o aleatorios. Lo anterior puede generar mayor o menor incertidumbre en los resultados dependiendo de la calidad de los datos (Levin, 1999). Por ello, una de las cuestiones más importantes en la construcción de dichos modelos, es analizar la calidad de los datos usados (Pauly *et al.*, 2000). En este sentido, debido a que cada dato incluido en el modelo pudo ser calificado conforme su origen, y a su vez ligado a un intervalo de confianza, se pudo analizar la incertidumbre entre los resultados de diferentes intervalos de confianza para los mismos datos en dos escenarios diferentes. La razón de tomar el modelo resultante del análisis con el pedigrí modificado fue porque este escenario ocasionó cambios menores en los datos de biomasa que fueron calculados para el área de estudio. Esto resulta importante si se considera que la distribución de biomasa influye de manera determinante la estructura del ecosistema y si se asume además, que las estimaciones de biomasa hechas, reflejan un patrón similar de abundancia de los componentes bióticos del sistema.

Otra de las formas de sustentar esta elección, se fundamenta en el análisis de los resultados de las estadísticas básicas del ecosistema entre los modelos resultantes y el original. En la Tabla 17 se pueden observar algunos de estos resultados para el modelo original y los porcentajes en que variaron los dos mejores modelos con respecto al original.

Tabla 17. Estadísticas básicas para el modelo original y cada uno de los modelos estimados en EcoRanger. En negrita se encuentran los porcentajes de los atributos básicos en ambos modelos con menores diferencias respecto al original.

ATRIBUTOS / MODELO	ORIGINAL	PEDIGRÍ MODIFICADO	CON 10% DE VARIABILIDAD
Flujos de consumo	895.06 <sup>a</sup>	<b>-0.03%</b>	-24.47%
Flujos respiratorios	527.7 <sup>a</sup>	<b>-8.99%</b>	-30.79%
Flujos totales	10621 <sup>a</sup>	34.19%	<b>8.95%</b>
Producción primaria total/respiración total	9.35	<b>49.77%</b>	60.77%
Producción Neta del Sistema	4405.96 <sup>a</sup>	41.74%	16.3%
Producción primaria total/biomasa total	15.83	<b>7.34%</b>	22.51%
Biomasa total (sin detritus)	311.69 <sup>b</sup>	26.99%	-9.18%
Capturas totales	0.7 <sup>a</sup>	-0.36%	-0.28%
Índice de reciclaje de Finn	0.47	36.17%	<b>-27.65%</b>
Longitud de ruta media	1.999	<b>0.29%</b>	0.35%

<sup>a</sup> t/km<sup>2</sup>/año

<sup>b</sup> t/km<sup>2</sup>

Se aprecian los porcentajes de las diferencias que hay entre la Biomasa total (sin detritus) y la Producción Neta del Sistema (PNS). En el primer caso, tratando de explicar estas diferencias, se excluyeron los grupos para los cuales la biomasa fue estimada por el programa y se compararon las biomásas entre las tres soluciones. Se pudo apreciar que el modelo basado en el análisis de pedigrí era más similar a los datos iniciales por lo que puede interpretarse como que la fuente de esas diferencias puede ser el resultado de los valores de biomasa estimados por el propio programa.

Respecto a la PNS, Vidal-Hernández (2000) construyó un modelo integral del Golfo de México y utilizó la rutina de Ecoranger para la selección del modelo bajo el criterio de pedigrí pero considerando los intervalos de confianza que por defecto incluye el programa. En ese caso se consideró que el mejor modelo fue el que mantuvo la PNS lo más cercana a los valores reportados (modelo base original). A pesar de esto, se reporta una diferencia superior al 300% entre la PNS del modelo seleccionado y la PNS del modelo original (PNS para el modelo original=379 t/km<sup>2</sup>/año; PNS para el modelo de EcoRanger=1198 t/km<sup>2</sup>/año). La diferencia obtenida en la PNS para el

modelo de la plataforma continental de Tabasco fue menor usando la distribución con el 10% de variabilidad, pero aún así, se consideró que el modelo obtenido a través del pedigrí fue aceptable considerando como punto de comparación las biomásas. Por otra parte, se observa en la Tabla 17 el valor resultante de PNS para el caso de Tabasco, el cual se encuentra por arriba de los obtenidos por Cruz-Escalona (2005) y Zetina-Rejón (2004) (5,948 t/km<sup>2</sup>/año y 4,542 t/km<sup>2</sup>/año, respectivamente). Dado que la PNS representa la proporción de materia orgánica que es almacenada en el sistema o materia no utilizada por los heterótrofos (Odum, 1983), el valor obtenido en este modelo podría sustentar la idea de un exceso de materia que puede fluir a detritus dentro del ecosistema.

En la actualidad, los esfuerzos para encontrar un sólo índice con la habilidad para describir la estabilidad de un ecosistema han sido poco afortunados; esos esfuerzos han llevado al desarrollo y la descripción de una variedad de indicadores del sistema que en el caso del enfoque Ecopath están basados en la descripción cuantitativa de sus relaciones alimenticias (Christensen y Walters, 2004).

Por ello, una alternativa para entender el funcionamiento de un ecosistema es a través del análisis de la red trófica (Cury *et al.*, 2003; Christensen y Walters, 2004). Bajo este contexto, aunque en el ecosistema de Tabasco pareciera que existe una fuerte competencia por sus recursos debido al gran número de grupos localizados en un Nivel Trófico (NT) similar, es necesario recalcar que el modelo fue construido conformando grupos funcionales que no necesariamente compiten por los mismos recursos, aún cuando ocupan niveles tróficos similares. En el modelo se incluyeron grupos representantes de todos los niveles tróficos, con la mayor cantidad de grupos ubicados en NT superiores a 3. El NT promedio de todo el ecosistema fue 2.83, valor relativamente más alto que el NT promedio determinado para la Sonda de Campeche (NT=2.6) (Zetina-Rejón, 2004) y ligeramente menor al reportado para el sistema interconectado Laguna Alvarado-plataforma adyacente en Veracruz (NT=2.94) (Cruz-Escalona, 2005). Por otra parte, comparando el valor del nivel trófico promedio de captura (3.01) con el nivel trófico de la mayoría de los componentes en el sistema,

entonces las pesquerías pueden considerarse como un competidor directo de los depredadores tope ( $NT=3.77$ ) dentro del ecosistema.

Christensen y Pauly (1998) utilizaron los modelos construidos para el sistema del Pacífico Central Este y para la plataforma continental del norte del Golfo de México con el fin de simular algunas estrategias y explorar el comportamiento de los índices propuestos en la teoría ecológica de Odum (1969). Estos autores concluyen que los atributos de las redes alimenticias resultantes son congruentes con los aspectos principales de la teoría, particularmente con características asociadas a la retención y el reciclaje del detritus. Dado lo anterior, varios de estos atributos conceptualizados en el trabajo de Odum (1969, 1971) para caracterizar el desarrollo de un ecosistema en el tiempo, fueron cuantificados para este modelo. Tales parámetros básicos generados por Ecopath, pueden ser analizados con la finalidad de ser comparados con otros modelos. Respecto a la energética del sistema; la razón entre la producción primaria total/respiración total ( $P_p/R$ ) fue superior a 1 ( $P_p/R=14$ ). Christensen y Pauly (1993), mencionan que ésta relación se encuentra en los sistemas acuáticos dentro del intervalo de 0.8 a 3.3, y que la mayoría de las veces se encuentra sobrestimada si en los modelos no son incluidos grupos descomponedores de materia orgánica (i.e. bacterias y hongos). De acuerdo con la teoría de Odum (1969), podríamos considerar que en el ecosistema de Tabasco hay una acumulación de materia orgánica dentro del ecosistema y que el incremento en los valores de ésta relación podría llevar a situaciones de eutroficación (Christensen y Pauly, 1993); además, la  $P_p/R$  resultante en el modelo podría indicar que este ecosistema está compuesto de organismos pequeños altamente activos que hacen que exista un excedente de producción por arriba de la energía destinada para la respiración de heterótrofos (Odum y Heald, 1975). No obstante, es posible que este valor este sobreestimado al no incluir el modelo organismos descomponedores. La razón entre la producción primaria y la biomasa ( $P_p/B$ ) se ha usado como indicador de la madurez del ecosistema (Christensen, 1995). Aunque no está claro cuando puede considerarse una tasa  $P_p/B$  como grande o pequeña, el valor obtenido en este trabajo ( $P_p/B = 16.99$ ) está por arriba del reportado por Vidal-Hernández (2000) para el modelo integral del Golfo de México que abarca las

plataformas de Yucatán, Cuba y Florida ( $P_p/B = 7$ ) y por debajo del obtenido por Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003) para la Sonda de Campeche ( $P_p/B=41.4$ ). Este coeficiente obtenido para la plataforma continental de Tabasco al ser positivo, sugiere que la eficiencia de renovación es superior al 100% y la rapidez con que los grupos de productores primarios logran doblar su peso es alta. Se ha sugerido que la relación  $P_p/B$  disminuye conforme el ecosistema se desarrolla para llegar a la madurez (Odum, 1992), por lo que respecto a este indicador se podría inferir que el ecosistema de Tabasco se encuentra en desarrollo.

Por otra parte, aunque la relación entre la madurez del ecosistema y el índice de conectancia es aún imprecisa, este último índice puede ser usado como medida de la complejidad en la estructura de la trama alimenticia (Christensen, 1995). Considerando que un ecosistema presentará un arreglo lineal cuando la conectancia resulte igual a uno, o bien un arreglo en forma de red a medida que la conectancia disminuye (Finn, 1976), el índice obtenido para Tabasco (0.24) sugiere que la trama alimenticia en este ecosistema presenta un arreglo relativamente complejo. Sin embargo, éste índice depende del número de componentes que son incluidos para describir el ecosistema (Pimm, 1982) y del tamaño propio del sistema; por lo que la comparación entre ecosistemas a través de este índice debe ser hecha con reserva. Por ello, surge la necesidad de auxiliarse con otros indicadores que se encuentren relacionados con la complejidad de la trama trófica, tal es el caso del índice de omnivoría. En el sistema de Tabasco el índice de omnivoría (Tabla 13) resultó ser muy similar al reportado por Cruz-Escalona *et al.* (En prensa) para la plataforma de Veracruz de 0.254 (considerando también 40 grupos). Analizando conjuntamente ambos índices, se puede notar que ambos resultados son semejantes con lo reportado por varios autores (Polis y Stong, 1996; Reagan *et al.*, 1996) donde un sistema con un índice de conectancia relativamente bajo, indica un mayor número de especialistas (índice de omnivoría pequeño) y viceversa. Por lo que podemos inferir que el sistema de Tabasco, presenta una trama alimenticia relativamente compleja.

La biomasa total del sistema que es sostenida por la disponibilidad de energía en el sistema (biomasa total/flujos totales), puede esperarse que incremente a un máximo para ecosistemas maduros (Odum, 1971); para este caso el valor obtenido fue muy similar con los reportados para la plataforma de Yucatán (0.022) (Arias-González *et al.*, 2004) y para el modelo integral del Golfo (0.027) (Vidal-Hernández, 2000); lo que hace suponer que el ecosistema de Tabasco se encuentra en un estado en desarrollo, similar a los otros dos ecosistemas.

El reciclaje es otra medida para describir atributos de la estructura de un ecosistema; en donde un alto grado de reciclaje indica un sistema maduro ya que el empleo de la energía se ha optimizado (Odum, 1969). En este caso, el índice de reciclaje (1.4%) fue menor que los reportados por Cruz-Escalona *et al.* (En prensa), por Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003) y por Vidal-Hernández (2000) (4.1%; 4.47%; y, 14.8%, respectivamente). Este índice de reciclaje obtenido para el ecosistema de Tabasco podría indicar que el sistema tiene de manera constante aporte de nutrientes externos, lo que hace que el reciclaje dentro del sistema sea bajo. Esta idea se refuerza dado que es conocida la gran cantidad de nutrientes que entran al sistema por los aportes fluviales que ocurren en esa zona (Gutiérrez-Estrada, 1977). Considerando la longitud de ruta (2.1) para estos mismos ecosistemas, los resultados muestran una similitud con el sistema de Veracruz (Cruz-Escalona *et al.*, En prensa) quien reporta una longitud promedio de ruta de flujos de 2.59. La cadena del alimento de los detritos es de las más complejas, menos estudiadas y en muchos ecosistemas, la más importante. Estas rutas de flujos de energía existen en casi todos los ecosistemas, pero en proporciones diferentes (Odum, 1971). A pesar de que los productores primarios son casi de igual importancia que el detritus en términos del aporte al segundo nivel trófico como fuente de energía, se encontró que su eficiencia ecotrófica es relativamente baja. Esto sugiere nuevamente, la existencia de un proceso de acumulación de energía, la cual puede depositarse en el fondo o ser exportada a zonas de mayor profundidad como detritus (el 97.75% de los flujos que llegan a detritus, provienen de los productores primarios) o en su defecto, que la abundante producción de este grupo como productor primario no está

siendo usada por los consumidores de primer orden dentro del ecosistema (Odum, 1971).

Christensen (1992a) mostró que la madurez está relacionada a la estabilidad *sensu* Rutledge *et al.* (1976) la cual a su vez está relacionada con el Overhead (Christensen y Pauly, 1993). El Overhead del ecosistema de Tabasco (Tabla 16) se encontró similar a otros ecosistemas del Golfo; 55% para la Sonda de Campeche (Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez, 2003); y 68.4% para el sistema Laguna Alvarado-plataforma continental adyacente (Cruz-Escalona, 2005). Es decir, la estructura del ecosistema está desarrollada casi en la misma proporción que la que tiene de reserva y de acuerdo también con este atributo, el ecosistema de Tabasco se encuentra en desarrollo.

Los Flujos Totales (FT) del área de Tabasco (FT=10,621) son de los más altos obtenidos para modelos construidos en el Golfo de México (Tabla 17); a excepción de los reportados para la Sonda de Campeche (FT=11,293) por Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003) los FT reportados por Cruz-Escalona *et al.* (En prensa), por Cruz-Escalona, 2005 y por Arreguín-Sánchez *et al.* (1993) para dichos ecosistemas son menores (FT=3,700; FT=9,601; y, FT=2,049 respectivamente).

Así mismo, se jerarquizó cada uno de los grupos del modelo en términos de su contribución a la estructura y función del ecosistema (Ulanowicz, 1995) estimando la ascendencia relativa (AR) para cada uno de los grupos. En el modelo construido, la AR de los productores primarios sumó 22.4%, congruentemente con la AR del detritus (22.6%); lo que resalta la importancia de estos dos grupos en el ecosistema.

En un intento de reducir la complejidad de la trama trófica se agruparon los grupos en niveles tróficos discretos y se destaca igualmente la importancia de los flujos provenientes del detritus y de los productores primarios para los niveles tróficos superiores.

La eficiencia de transferencia promedio entre niveles tróficos fue de 9.6 %, siendo mayor en el tercer nivel trófico y menor en el cuarto y quinto nivel (Figura 5), pero en general muy cercano al valor promedio esperado bajo el supuesto de Lindeman (1942) de una tasa de transferencia del 10%. Este valor es menor a los reportados para los ecosistemas de Laguna de Alvarado-plataforma continental adyacente (17.3%) (Cruz-Escalona, 2005); y el de Vidal-Hernández (2000) para el modelo integral del Golfo de México (11.4%).

Los impactos relativos sobre un grupo causados por otros, mostraron igualmente que existe un efecto positivo del detritus y de los productores primarios en la mayoría de los grupos del ecosistema. Evidentemente cada pesquería es afectada positivamente por los incrementos en biomasa de los recursos pesqueros. Sin embargo, el incremento de biomasa de algunos recursos, causan impactos indirectos ligeramente negativos en varias pesquerías debido al proceso de competencia.

De acuerdo con Odum (1971), la estructura y la función deben ser estudiadas juntas. La relación de función y estructura es un problema central, por lo que la comprensión de cómo la estructura trófica está relacionada a la productividad y estabilidad de la comunidad debe ser analizada con cuidado. Es por esta razón, que las diferencias originadas a partir de las estrategias de balanceo (en donde los datos con mayor confiabilidad podrían modificarse); las diferencias originadas a partir de las restricciones implementadas para considerar el mejor modelo (como lo son el tipo de distribución o incluso la variabilidad asociada a cada parámetro incluyendo la rutina del pedigrí); las diferencias que surgen a partir de los atributos seleccionados para la descripción del ecosistema e incluso, las diferencias que surgen al momento de seleccionar los grupos más importantes que serán incorporados al modelo, deberían ser basados en criterios estándar con el fin de lograr la uniformidad en el análisis de modelos construidos y que éstos modelos provean una manera adecuada de interpretación del nivel de organización objeto de estudio, especialmente para fines de análisis comparativos de la estructura y función de ecosistemas. Esto haría posible descartar aquellas diferencias

que probablemente solo se deben a los procesos artificiales y conducir la investigación sobre patrones en los procesos de los ecosistemas sobre bases más sólidas.

## 8 CONCLUSIONES

El modelo describió la estructura y el funcionamiento de la plataforma continental de Tabasco a través de su trama trófica y de sus flujos de energía existentes en el ecosistema, a partir de ello, se destaca el importante papel de los productores primarios y del detritus.

El modelo definió cinco niveles tróficos discretos; el origen de los flujos que se derivan en la cadena trófica está constituido en su mayoría por los flujos provenientes del nivel primario y del detritus. La eficiencia de transferencia promedio es de 8.4%, siendo mayor en los primeros niveles tróficos.

El grupo de los productores primarios bentónicos y planctónicos son los que soportan la base del ecosistema y sostienen las capturas en él en mayor proporción que el grupo del detritus.

Las estrategias usadas para obtener el “mejor modelo” se consideran objetivas y pueden ser potencialmente consideradas en la construcción de otros modelos tomando en cuenta el origen de los datos como principal fuente de variación.

El modelo construido puede servir como base para el entendimiento del ecosistema existente en la plataforma continental de Tabasco y futuras investigaciones para el manejo de los recursos pesqueros en la región.

## 9 BIBLIOGRAFÍA

- Abarca-Arenas L. G. y E. Valero-Pacheco. 1993. Toward a Trophic Model of Tamiahua, a Coastal Lagoon in México. 181-196 p. En: Christensen V. y D. Pauly (Eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390p
- Aguirre-León A. y A. Yañez-Arancibia. 1986. Los mojarras de la Laguna de Terminos: Taxonomia, biología y dinámica trófica. (Pisces: Gerreidae). Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, 13(1):369-444.
- Allen G. R. 1985. FAO species catalogue. Snappers of the world. An annotated and illustrated catalogue of lutjanide species known to date. FAO Fish. Synop. 6(125):208 p.
- Allen K. R. 1971. Relation between production and biomass. Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 28 :1573-1581 p.
- Antoine J. 1972. Structure of the Gulf of México. En: Rezak R. y V.J. Henry (eds.) University Oceanographic Studies, Volume 3: Contributions on the geological and geophysical oceanography of the Gulf of Mexico. Gulf Publishing Company, Houston. 303 p.
- Arias-González J. E. 1998. Trophic models of Protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. Journal of Fish Biology. 53(Supplement A): 236-255 p.
- Arias-González J. E., Núñez-Lara E., González-Salas C. y Galzin R. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. Ecological Modelling 172 (2004) 197-212 p.
- Arreguín-Sánchez F., J. C. Seijo y E. Valero-Pacheco. 1993. An application of Ecopath II to the north continental shelf ecosystem of Yucatán, México, p.269-278. En: Christensen V. y D. Pauly (Eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Arreguín-Sánchez F., E. Valero-Pacheco y E. A. Chávez. 1993. A trophic box model of the coastal fish communities of the Southwestern Gulf of Mexico. 197-205 pp. En: Christensen V. y D. Pauly. (Eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. 390 p.

- Arreguín-Sánchez F., E. Arcos y E. A. Chávez. 2002. Flows of biomasa and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, México. *Ecological Modelling* 156: 167-183 p.
- Arreguín-Sánchez F., M. Zetina-Rejón, S. Manickhand-Heileman, M. Ramírez-Rodríguez, L. Vidal. 2004. Simulated response to harvesting strategies in an exploited ecosystem in the southwestern Gulf of Mexico. *Ecological Modelling* 172: 421–432 p.
- Arroyo-Reyes R. I. 1992. Distribución y abundancia de las principales especies de camarones peneidos en la sonda de Campeche. UNAM., Escuela Nacional de Estudios Profesionales. Iztacala. Tesis Maestría. México, D.F. 99 p.
- Austin H. M. 1971. Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. *Bull. Mar. Science*. 21(4):886-903 p.
- Barros N. y D. K. Odell. 1995. Bottlenose dolphin feeding and interactions with fisheries in the Indian River Lagoon system, Florida. *Bulletin of Marine Science*. 57 (1): 278-285 p.
- Beverton R. J. H. 1984. Dynamics of single species. En: R. M. May (editor). *Exploitation of Marine Communities*. Springer Verlag, Berlín. 13-58 p.
- Bohnsack J. A. y D. E. Harper. 1988. Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean. *NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC-215*:31 p.
- Botsford L. W., J. C. Castilla y C. H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509-515 p.
- Bowman R. E., C. E. Stillwell, W. L. Michaels y M. D. Grosslein. 2000. Food of northwest Atlantic fishes and two common species of squid. *NOAA Tech. Memo. NMFS-NE 155*, 138 p.
- Browder J. A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf. pp: 279-284. En: V. Christensen y D. Pauly (Editores). *Trophic models of aquatics ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26. Philippines. 390 p.
- Butterlin J. 1972. Regardes sur l'origine et l' evolution des Unités Structurales de la Región des Caraibes. *Bol. Soc. Geol. France*.14 (7):46-53 p.

- Campos-Dávila L., V. H. Cruz-Escalona, L. A. Abitia-Cárdenas, F. Galván-Magaña, y E. F. Balart. Feeding Habits of Dwarf Goatfish (*Upeneus parvus*: Mullidae) on the Continental Shelf in the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 2002 (1): 60-66 p.
- Carpenter S. R., J. F. Kitchell y J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*. 35:634-639 p.
- Castillejos-Cruz J. 1995. Biología y algunos aspectos poblacionales del Camarón prieto *Macrobrachium acanthurus* (Weiegman, 1836) en la laguna Santa Anita y el río González, Tabasco, México. Tesis Licenciatura. UJAT. Villahermosa, Tabasco. 65 p.
- Castillo L. A. M. 2003. Ecología trófica de la comunidad de macro crustáceos bentónicos de la Laguna de las Palmas, Campeche. UNAM. Facultad de Ciencias. Tesis de Licenciatura. México, D. F. 75 p.
- Cervigón F., R. Cipriani, W. Fischer, L. Garibaldi, M. Hendrickx, A. J. Lemus, R. Márquez, J. M. Poutiers, G. Robaina y B. Rodríguez. 1992. Fichas FAO de identificación de especies para los fines de la pesca. Guía de campo de las especies comerciales marinas y de aguas salobres de la costa septentrional de Sur América. Preparado con el financiamiento de la Comisión de Comunidades Europeas y de NORAD. FAO, Roma. 513 p.
- Chávez E. A., M. Garduño y F. Arreguín-Sánchez. 1993. Trophic Dynamic Structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico. En: V. Christensen y D. Pauly (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Chen W. Y. y S. C. Lee. 1982. Age and growth of the ribbonfishes *Trichiurus* (Perciformes: Trichiuridae) of Taiwan. *Bull. Inst. Zool., Acad. Sin.* 21(1):9-20.
- Christensen V. 1992. Network analysis of trophic interactions in aquatic ecosystems. Ph. D. Tesis, Royal Danish School of Pharmacy, Copenhagen. 55 p.
- Christensen V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 417-442 p.
- Christensen V. y D. Pauly. 1992a. A guide to the ECOPATH II software system (version vol. 6. 72 p.

- Christensen V. y D. Pauly. 1992b. ECOPATH II - a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185 p.
- Christensen V. y D. Paluy. 1993. Trophic models of aquatics ecosystems. Philippines, ICLARM Conf. Proc. 26. 390 p.
- Christensen V. y D. Paluy. 1995. Fish, production, catches and the caring capacity of the World Oceans. *Naga, The ICLARM Quarterly*, 18: (3) 34-40 p.
- Christensen V. y D. Pauly. 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications*, 8(1) Supplement. S104-S109 p.
- Christensen V., y C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172 (2004) 109-139 p.
- Christensen V., C. J. Walters y D. Pauly. 2000. Ecopath with Ecosim Version 4, Help System© Univ. of British Columbia, Fisheries Center, Vancouver, Canada e ICLARM, Penang, Malasia.
- Claro R., J.P. García-Arteaga. 1994. Características generales de la Ictiofauna. p. 55-70. En: R. Claro (ed.) *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México. P.321-402 p.
- Constanza R., d'Argue R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R. V., Paruelo J., Raskin R. G., Sutton P., y van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260 p.
- Cruz-Escalona V. H. 2005. Interdependencia ecotrófica entre la Laguna de Alvarado, Veracruz y la plataforma continental adyacente. Tesis Doctorado. CICIMAR, I.P.N. 136 p.
- Cruz-Escalona V. H., F. Arreguín-Sánchez, M. Zetina-Rejón y J. Franco-López. Estructura y función de un ecosistema costero del Golfo de México: la plataforma continental de Alvarado, Veracruz. En prensa.
- Cury P., L. Shannon y Y. Shin. 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. En: *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO. 22p

- Daget J. 1986. Sphyraenidae. p. 350-351. En: J. Daget J. P. Gosse y D.F.E. Thys van den Audenaerde (eds.) Check-list of the freshwater fishes of Africa (CLOFFA). ISNB, Brussels; MRAC, Tervuren; and ORSTOM, Paris. Vol. 2.
- Dawson C.E. 1965. Length-weight relationships of some Gulf of Mexico fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 94:279-280 p.
- Day Jr. J. W., C. Hall, W. M. Kemp y A. Yáñez-Arancibia. 1989. Estuarine ecology. New York. 1a Edición. John Wiley y Sons, 558 p.
- Dentzau M. W. y M. E. Chittenden, Jr. 1990. Reproduction, movements, and apparent population dynamics of the Atlantic threadfin *Polydactylus octonemus* in the Gulf of Mexico. Fish. Bull., U.S. 88:439-462 p.
- Díaz-Aguilar C. 2001. Patrón de distribución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la epifauna en un gradiente batimétrico del sector occidental del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. 60 p.
- Duarte L. O., C. B. García, N. Sandoval, D. von Schiller, G. Melo y P. Navajas. 1999. Length-weight relationships of demersal fishes from the Gulf of Salamanca, Colombia. Naga ICLARM Q. 22(1):34-36 p.
- Edélti-Faria A., C. Palma-Silva, F. A. Esteves. 2003. Natural diet of three species of shrimp in a tropical coastal lagoon. Brazilian Archives of Biology and Technology. Vol. 46 No. 3 395-403 p.
- Elton C. 1927. Animal ecology. MacMillan, New Cork, New Cork, USA
- Falcón-Alvarez L. I. 1998. Consumo de oxígeno y biomasa de la infauna del ambiente de la plataforma continental del suroeste del Golfo de México y Península de Yucatán. Tesis de maestría. UNAM. Facultad de Ciencias. 112 p.
- Fable W. A., Jr. A. G. Johnson y L. E. Barger. 1987. Age and growth of Spanish mackerel, *Scomberomorus maculatus*, from Florida and the Gulf of Mexico. Fish. Bull. 85(4):777-783 p.
- Figueiredo, J.L. de, A.P. dos Santos, N. Yamaguti, R.A. Bernardes and C.L. Del Bianco Rossi-Wongtschowski, 2002. Peixes da Zona Econômica Exclusiva da Região Sudeste-Sul do

- Brasil: Levantamento com Rede de Meia-Água. São-Paulo: Editora da Universidade de São Paulo; Imprensa Oficial do Estado, 242 p
- Finn J. T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.* 56:363 -380 p.
- Finucane J. H., C. B. Grimes y S.P. Naughton. 1990. Diets of young king and Spanish mackerel off the Southeast United States. *Northeast Gulf Science* 11(2):145-153 p.
- Flores-Hernández, D., F. Arreguín-Sánchez, J. Ramos-Miranda, J.A. Sánchez and P. Sánchez-Gil, 1999. Silver seatrout (*Cynoscion nothus*): age and growth analysis using length- based methods.. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst.* 45:500-513
- Funtowicz S. O. y J. R. Ravetz. 1990. *Uncertainty and Quality in Science for Policy*. Kluwer, Dordrecht. 229 p.
- Froese R. y D. Pauly (ED). 2000. *FishBase 2000: concepts, design and data Sources*. ICLARM, Los Baños, Laguna, Filipinas. 344 p.
- Froese R. y D. Pauly (Editores). 2002. *Fishbase 2000: concepts, design and data sources*. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines. 344 p. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), Septiembre 2002.
- Gallo J. N. 1993. Edad y crecimiento de la anchoveta rabo amarillo *Cetengraulis edentulus* (Pisces: Engraulididae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia). *Bol. Cient. INPA* (1):61-76
- García-Arteaga J. P., R. Claro y S. Valle. 1997. Length-weight relationships of Cuban marine fishes. *Naga ICLARM Q.* 20(1):38-43 p.
- García C. B. y L. O. Duarte. 2002. Consumption to biomass :Q/B, ratio and estimates of Q/B-predictor parameters for Caribbean Fishes. Fisheries Section of the Network of Tropical Aquaculture and Fisheries Professionals (NTAFP). *Naga, The ICLARM Quarterly*. Vol. 25, No.2. 19-31 p.
- García C. B., L.O. Duarte, N. Sandoval, D. von Schiller, G. Melo y P. Navajas. 1998. Length-weight relationships of demersal fishes form the Gulf of Salamanca, Colombia. *Naga ICLARM Q.* 21(3):30-32 p.

- González W. L. 1985. Relación longitud-peso y factor de condición de la caitipa *Diapterus rhombeus* (Cuvier, 1829) (Pisces: Gerreidae) del sur-oeste de la isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente Cumaná 24(1-2):15-22.
- Grivel-Piña F. 1969. Constantes armónicas de 23 estaciones mareográficas instaladas en las costas de México. Anal. Inst. Geof. UNAM. México, 14 (1028): 45-69 p.
- Gutierrez-Estrada M. 1977. Sedimentología del área de transición entre las provincias terrígenas y carbonatadas del suroeste del Golfo de México. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias. UNAM, México. 175 p.
- Harper D. E. y D. B. McClellan. 1997. A review of the biology and fishery for gray tiggerfish, *Balistes capriscus*, in the Gulf of Mexico. U. S. Department of Commerce, NOAA, Miami Laboratory Contribution Report No. MIA-96/97-52, 28 p.
- Hernández D. F., F. A. Sánchez, J. R. Miranda, J. A. Sánchez y P. Sánchez-Gil. 1992. Silver seatrout (*Cynoscion nothus*): age and growth analysis using length based methods. Jaina 3(4):17-18 p.
- Hensley V. I. y D. A. Hensley. 1995. Fishes eaten by sooty terns and brown noddies in the dry turtles. Florida. Bulletin of Marine Science. 56 (3): 813-821 p.
- Holling C. S. 1993. Investing in research for sustainability. Ecol. Appl. 3:552-555 p.
- Horvath M. L., C. B. Grimes y G. R. Huntsman. 1990. Growth, mortality, reproduction and feeding of knobbed porgy, *Calamus nodosus*, along the southeastern United States coast. Bull. Mar. Science. 46(3):677-687 p.
- Humphreys W. F. 1979. Production and respiration in animal populations. J. Anim. Ecol. 48: 427-453 En: Brey T. 1999. A collection of empirical relations for use in ecological modelling. NAGA, ICLARM Vol.22, No. 3. 153:223 p.
- Ibarra-Obando S., Smith, S. V., y Contreras-Espinosa, F. 1997. Mexican Coastal lagoons overview. In: S. V. Smith, S. Ibarra-Obando, P. R. Boudreau, and V. F. Camacho-Ibar, eds., Comparison of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus fluxes in Mexican Coastal Lagoons., LOICZ reports y studies, Texel, The Netherlands No. 10, ii 84 p.
- Jennings S. y M. J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. Advances in Marine Biology 34: 201-351 p.

- Jennings S. y N. V. C. Polunin. 1997. Impacts of predators depletions by fishing on the biomass and diversity of non-target reef fish communities. *Coral Reefs*. 16:71-82 p.
- Johnson A. G. y C. H. Saloman. 1984. Age, growth, and mortality of gray triggerfish, *Balistes capriscus* from the northeastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 82(3):485-492
- Kavanagh P., N. Newlands, V. Christensen, D. Pauly. 2004. Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. *Ecological Modelling*, 172: 141–149 p.
- Killam K. A. y G. R. Parsons. 1989. Age and growth of the blacktip shark, *Carcharinus limbatus*, near Tampa Bay, Florida.. *Fish. Bull.* 87:845-857 p.
- Kirwan A.D., W. J. Merrell, J. K. Lewis y R.E. Whitaker. 1984. Langrangian observations of an anticyclonic ring in the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysics Research*, 89 (C3) 3417-3424 p.
- Landry A. M. y D. Costa. 1999. Status of sea turtle stocks in the Gulf of Mexico with emphasis on the Kemp's Ridley. En: Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem*. USA, Blackwell Science: 248-268 p.
- Leontief W. W. 1951. *The structure of the American Economy*. 2ª edición. Oxford University Press, New York. 264 p.
- Licea-Durán S. y H. Santoyo. 1991. Algunas características ecológicas del fitoplancton de la región central de la bahía de Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Vol 3 No. 11 66 p.
- Linch S. A. 1954. Geology of the Gulf of Mexico. pp 67-138. En: Galtsoff P. S. (Ed.) *Gulf of Mexico: Its Origin Waters and Marine Life*. *Fish. Bull.* 89 U. S. Fish Wild Serv., 55: 604 p.
- Lindeman R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418 p.
- López-Hernández I. 1997. Ecología poblacional de las toninas, *Tursiops truncatus*, en la costa de Tabasco, México. Tesis Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. En: López-Hernández I. 2002. Interacción de las toninas *Tursiops truncatus*, con la actividad pesquera en la costa de Tabasco, México. Tesis Maestría. UNAM. Facultad de Ciencias. 84 p.

- López-Martínez A., E. Carrillo-Ricardez, A. A. Granados-Berber, J. L. Ramos-Palma y M. L. Salvadores-Baledon. 2004. Composición, abundancia y distribución de los peces del sistema lagunar Carmen-Pajonal-Machona, Cárdenas, Tabasco, México. Memorias del IX Congreso Nacional de Ictiología. Tabasco, Méx. 66 p.
- Macías-Everardo B. 2004. Distribución de peces en humedales con diferentes tipos de hábitat en Tabasco. Memorias del IX Congreso Nacional de Ictiología. Tabasco, Méx. 70 p.
- Mackinson S. y Okey A. T. 2002. En: Okey T. A. y B. Mahmoudi (Eds.). 2002. An ecosystem model of the west Florida Shelf for use in fisheries management and ecological research. Florida Marine Research Institute. St, Petersburg. Vol. II: Model Construction. 33701-5095 p.
- Manickhand-Heileman S., F. Arreguín-Sánchez, A. L. Lara-Domínguez y L. A. Soto. 1998a. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. Journal of Fish Biology 53 (Supplement A): 179-197 p.
- Manickhand-Heileman S., L. A. Soto y E. Escobar. 1998b. A preliminary trophic model of the continental shelf, South-western Gulf of Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science 46: 885-899 p.
- May R. M. 1972. Will a large complex system be stable? Nature. 238: 413-414 p.
- Mendoza N. A. 1968. Consideraciones sobre la biología pesquera de la sierra, *Scomberomorus maculatus* (Mitchill), en el Estado de Veracruz. Bios. 1(2):11-22 p.
- Molnar P. y L. R. Sykes. 1969. Tectonics of the Caribbean and Middle America regions from focal mechanisms and seismicity. Geol. Soc. America Bull., 80: 1639-1684 p.
- Muller-Karger F. E., J. J. Walsh, R. H. Evans, M. B. Meyers. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. Journal of Geophysical Research, 96(C7); 12,645-12,665 p.
- Odum H. 1956. Efficiencies, size of organisms, and community structure. Ecology, 37:592-597.
- Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science 104:262-270
- Odum E. P. 1971. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia, 574 pp
- Odum, H. 1983. Systems Ecology: An Introduction. Wiley, New York, New York, USA. 475 p.

- Odum E.P. 1992. Great ideas in ecology for the 1990's. *BioScience* 42: 542-545.
- Odum W. E. y E. J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community, p 265-286. En: L. E. Cronin (ed.) *Estuarine Research*, Vol. 1. Academic Press, New York.
- Okey T. A. y B. Mahmoudi (Eds.) 2002. An ecosystem model of the west Florida Shelf for use in fisheries management and ecological research. Vol. II: Model Construction. Florida Marine Research Institute. St, Petersburg. 163 p.
- Ortíz M. A. y J. Benítez. 1996. Elementos teóricos para el entendimiento de los problemas de impacto ambiental en planicies deltáicas: la región de Tabasco y Campeche: 483-503. En: Botello, A. V., J. L. Rojas-Galaviz, J. A. Benítez, D. Zárate-Lomelí (Eds). *Golfo de México, contaminación e impacto ambiental: Diagnóstico y tendencias*. Universidad Autónoma de Campeche. EPOMEX Serie Científica, 5. 666 p.
- Ortuño-Manzanares G. 1996. Biomasa zooplanctónica en el Golfo de México durante los veranos de 1986-1990. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Tesis Licenciatura. 95 p.
- Palomares M. L. y D. Pauly. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Aust. J. Marine Freshwater Research* 40: 259-273 p.
- Palomares M. L. y D. Pauly. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 49: 447-453 p.
- Pauly D. 1986. A simple method for estimating the food consumption of fish population from growth data and food conversion experiments. *Fish. Bull.* 84(4): 827-840 p.
- Pauly D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *Journal of Fish Biology.* 35 (supplement A). 11-20 p.
- Pauly D. 1998. Use of Ecopath with Ecosim to evaluate strategies for sustainable exploitation of multispecies resources. *Fish. Cent. Res. Rep.* 6(2): 1-45 p.
- Pauly D. y V. Christensen. 1993. Stratified model of large marine ecosystems: A general approach and an application to the South China Sea. 148-174 p. En: Sherman K., L.M.

- Alexander y B.D. Gold (eds.) Stress, mitigation and sustainability of Large Marine Ecosystems. AAAS Press, Washington, DC. : 148-174 p.
- Pauly D., M. Soriano y M. L. Palomares, 1993. On improving the construction, parametrization and interpretation of steady-state multi species models. En: Christensen V. y D. Pauly (eds.) Trophic model of aquatic ecosystems. Manila, Philippines, ICLARM Conference Proceedings No. 26 90 p.
- Pauly D., V. Christensen y N. Haggan (editores). 1996. Mass-balance models of Northeastern Pacific Ecosystems: proceedings of a workshop held at the Fisheries Centre University of British Columbia, Vancouver, B.C., Canada, November 6-10, 1995. Fish. Cent. Res. Rep. 4(1):1-115 p.
- Pauly D., R. Froese y V. Christensen. 1998b. How pervasive is "Fishing down marine food webs": response to Caddy *et al.* Science, 282: 183 p.
- Pauly D., F. Arreguín-Sánchez, J. Browder, V. Christensen, S. Manickhand-Heileman, E. Martínez y L. Vidal. 1999. Toward a stratified mass-balance model of trophic fluxes in the Gulf of Mexico large marine ecosystem. En :Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. USA, Blackwell Science: 278-293 p.
- Pauly D., V. Christensen y C. Walters. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. ICES Journal of Marine Science. 57 (3):697-706 p.
- Peake D. E. 1999. Distribution and Relative Abundance of Pelagic Seabirds of the Northern Gulf of Mexico. En :Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. USA, Blackwell Science: 236-247 p.
- Peters R. H. 1983. The ecological implications of body size, Cambridge University Press. 329 p.
- Pimm S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. Nature, 307: 321-326 p.
- Pimm S. L. 1982. Food Webs. Chapman and Hall, London, UK. 219 p.
- Polis G. A. y D. R. Stong. 1996. Food web complexity and community dynamics. The American Naturalist. 147. 813-846 p.

- Polis G. A., R. D. Holt, B. A. Menge y K. O. Winemiller. 1996. Time, space, and life history: influences on food webs. En: Polis G. A y K. O. Winemiller (editores). Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, New York, USA. 435-460 p.
- Polovina J. J. 1984a. An overview of the ECOPATH model. Fishbyte 2(2): 5-7p
- Polovina J. J. 1984b. Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3(1). 1 -11p.
- Polovina J. J. 1985. An approach to estimating an ecosystem box model. U. S. Fish. Bull. 83(3): 457-460 p.
- Polovina J. J. 1986. Corrections for the listing of the ECOPATH model. Fishbyte 4(1):21p
- Polovina J. J. y M. D. Ow. 1983. Ecopath user's manual and program listings, National Marine Fisheries Service/NOAA, Adm. Rep. H.83-23, 46 p.
- Rabalais N. N., R. S. Carney y E. G. Escobar-Briones. 1999. Overview of Continental Shelf Benthic Communities of the Gulf of Mexico. En: Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.). The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. USA, Blackwell Science: 171-195 p.
- Randall J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. Stud. Trop. Oceanogr. Miami 5:665-847 p.
- Raz-Guzmán A. y G. de la Lanza. 1993.  $\delta^{13}\text{C}$  of zooplankton, decapod crustaceans and amphipods from Terminos Lagoon, Campeche, México, with reference to food sources and trophic position. Ciencias Marinas 19(2): 29-45 p.
- Reagan D. P., G. R. Camilo, R. B. Waide. 1996. The community food web: major properties and patterns of organization. En: Reagan D. P. y R. B. Waide (editores). The food web of a tropical rain forest. University of Chicago Press, Chicago. 461-510 p.
- Ricciardi A. y E. Bourget. 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. Marine Ecology Progress Series. 163: 245-251p.
- Rivera-Arriaga E., A. L. Lara-Domínguez, P. Sánchez-Gil, A. Yáñez-Arancibia. 1995. Trophodynamic ecology of *Polydactylus octonemus* (Atlantic thread fin) and *Lutjanus*

- synagris* (Lane snapper) in Términos Lagoon inlets, Campeche Sound: Estuarine-shelf interactions. Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., 46:137-152 p.
- Robins C. R. y G. C. Ray. 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.
- Rutledge R. W., B. L. Bacore y R. J. Mulholland. 1976. Ecological stability: an information theory viewpoint. J. Theor. Biol (57) 355-371p.
- Salas- Hernández J. A. 2001. Variación espacial y batimétrica de la biomasa de la epifauna del suroeste del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. UNAM. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala. 50 p.
- Saccardo S. A. y M. Katsuragawa. 1995. Biology of the rough scad *Trachurus lathami*, on the southeastern coast of Brazil. p. 269-277 In C. Bas, J.J. Castro and J.M. Lorenzo (eds) International symposium on middle-sized pelagic fish, Vol. 59:3-4 p.
- Schoenly K., y J. E. Cohen. 1991. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. Ecological Monographs, 61:267-298 p.
- Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1983-1989. Anuarios Estadísticos de Pesca. Dirección General de Informática y Estadística, México. 1990. 290 p.
- Secretaría de Pesca (SEPESCA). Anuario estadístico de pesca 1990. Dirección General de Informática y Estadística, México. 1990. 351 p.
- Sedberry G. R. 1989. Feeding habits of whitebone porgy, *Calamus leucosteus* (Teleostei: Sparidae), associated with hard bottom reefs off the southeastern United States. Fish. Bull. 87(4):935-944 p.
- Secretaría de Desarrollo Agropecuario Forestal y Pesca (SEDES). 2001. Información Básica del sector pesca y acuicultura del Estado de Tabasco. Dirección General de Desarrollo Pesquero y Acuacultural, Dirección de Acuicultura. Tabasco, México.
- Sherman K. 1990. Large Marine Ecosystems as global units for management: An ecological perspective. ICES CM 1990/L. 24 p.

- Sherman K. 1994. Sustainability, biomass yields, and health of coastal ecosystems: An ecological perspective. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 112:277-301 p.
- Sherman K. 1999. Modular approach to the monitoring and assessment of Large Marine Ecosystems. 34-63 p. En :Kumpf H., K. Steidinger y K. Sherman (Eds.) *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem*. Blackwell Science Inc. 704 p.
- Sherman K. y L. M. Alexander (Eds.) 1986. Variability and management of large marine ecosystems. *AAAS Selected Symposium 99*. Westview Press, Inc, Boulder, CO. 221 p.
- Sherman K. y L. M. Alexander (Eds.) 1989. Biomass yields and geography of large marine ecosystems. *AAAS Selected Symposium 111*. Westview Press, Inc, Boulder, CO. 310 p.
- Sherman K. y B. D. Gold. 1990. Perspective: Large marine ecosystems, vii-xi. En: Sherman K., L. M. Alexander y B. D. Gold. *Large marine ecosystems: patterns, processes and yields*. AAAS Symposium. AAAS, Washington, DC. 59-63 p.
- Sierra L. M., R. Claro y O. A. Popota. 1994. Alimentación y relaciones tróficas. En: Claro R. (ed.) *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. 263-284 p.
- Simpson J. G. y R. Griffiths. 1973. Age, growth and maturity of the 'rabo amarillo', *Cetengraulis edentulus*, in eastern Venezuela, based on length frequency studies. *Off. Nac. Pesca, Venezuela Ser. Recurs. y Expl. Pesqu* 2(6).
- Smith C. L. 1997. National Audubon Society field guide to tropical marine fishes of the Caribbean, the Gulf of Mexico, Florida, the Bahamas, and Bermuda. Alfred A. Knopf, Inc., New York. 720 p.
- Smith M. K., H. B. Cervantes y J. A. Zamora. 1988. Evaluación de los patrones de crecimiento de especies comerciales de escama de la región Campeche-Tabasco evidenciados por la deposición de anillos calcificados en los otolitos, escamas y espinas dorsales. *Boletín Informativo* (1). Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera, Ciudad del Carmen, Campeche, México. 35 p.
- Soberón-Chávez G. y A. Yáñez-Arancibia. 1985. Control ecológico de los peces demersales: variabilidad ambiental de la zona costera y su influencia en la producción natural de los recursos pesqueros. Cap. 9. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) *Recursos Pesqueros*

- Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Inst. Nal. de Pesca. UNAM, México D. F. 399-486 p.
- Strong J., D. R. Dsimstoff, L. G. Abele y A. B. Wistle. 1984. Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Pringston, University Press. 613 p.
- Tansley A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16:284-307 p.
- Tapia-García M., A. Yáñez-Arancibia, P. Sánchez-Gil y M. de la C. García-Abad. 1988. Biología y ecología de *Cynoscion nothus* (Holbrook), en las comunidades demersales de la plataforma continental del sur del Golfo del México (Pisces: Sciaenidae). Rev. Biol. Trop. 36(1):29-54 p.
- Toft C. A. y M. Mangel. 1991. Discussion: from individuals to ecosystems; the papers of Skelleman, Lindeman and Hutchinson. Bulletin of Mathematical Biology 53(1): 121-134 p.
- Toledo J., J. Mendoza y L. Marcano. 2000. Crecimiento, mortalidad y tasa de explotación de *Priacanthus arenatus* (Perciformes:Priacanthidae) en la pesca de arrastre del nororiente de Venezuela. Rev. Biol. Trop. 48 Supl. 1: 133-136 p.
- Tóvar-Ávila J. 2000. Edad y crecimiento del tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes 1839) en el Golfo de México. Tesis de maestría. UNAM. Unidad académica de los ciclos profesionales y de postgrado. 67 p.
- Ulanowicz R. E. 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer Verlag, New York, 203 p.
- Ulanowicz R. E. 1995. The part-whole relation in ecosystem. En: Patten B. C. y S. E. Jorgensen (eds.) Complex ecology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 549-560 p.
- Ulanowicz R. E. y J. S. Norden. 1990. Symmetrical overhead in flow and networks. International Journal Systems Science. 21 (2): 429-437 p.
- Ulanowicz R. E. y Puccia C. J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. Coenoses, 5: 7-16 .

- Vega-Cendejas M. E. 1998. Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán. Tesis Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 170 p.
- Vidal L. 2000. Exploring the Gulf of Mexico as a large marine ecosystem through a stratified spatial model. Tesis de maestría. University of British Columbia. 158 p.
- Vasconcellos M., S. Mackinson, K. Slogon y D. Pauly. 1997. Comparing the trophic position of litoral fish estimated using stable nitrogen isotopes (d15N) and dietary data. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 54:1142-1158 p.
- Villalobos-Zapata G. J. 1989. Ecología, diversidad, distribución y abundancia de los peces demersales de la plataforma continental de Veracruz y Tabasco (Golfo de México). Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. 145 p.
- Walters C., V. Christensen y D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7: 139-172 p.
- Waltz C. W., W.A. Roumillat y C. A. Wenner. 1982. Biology of the whitebone porgy, *Calamus leucosteus* in the South Atlantic Bight. Fish. Bull. 80:863-874 p.
- Williams R. J. y N. D. Martínez. 2002. Trophic levels in complex food webs: theory and data. Santa Fe Institute Working Paper 02:10-56 p.
- Yáñez-Arancibia A., Ed. 1985. Recursos pesqueros potenciales de México: La Pesca acompañante del camarón. México, D.F., UNAM-PUAL-SEPESCA. 748 p.
- Yáñez-Arancibia A. y A. Lara-Domínguez, 1988. Ecology of three sea catfishes (Ariidae) in a tropical coastal ecosystem-southern Gulf of Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 49(3):215-230 p.
- Yáñez-Romero B. A., M. Sánchez-Ramírez y J. A. Ocaña-Luna. 2004. Ictioplancton en el sistema lagunar Carmen-Pajonal-Machona, Tabasco (2002-2003). Memorias del IX Congreso Nacional de Ictiología. Tabasco, Méx. 75 p.
- Yáñez-Arancibia A., A. L. Lara-Domínguez, A. Aguirre-León, S. Díaz-Ruiz, F. Amezcua-Linares, D. Flores-Hernández y P. Chavance. 1985c. Ecología de poblaciones de peces

dominantes en estuarios tropicales: factores ambientales que regulan las estrategias biológicas y la producción. p. 311-366. En: A. Yáñez-Arancibia (Ed.) Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons. Towards an ecosystem integration, UNAM, Mexico, 654 p.

Zetina-Rejón M. J. 1997. Patrones tróficos de utilización espacio-temporal de los hábitats críticos de pastos marinos y raíces de manglar por tres especies de peces dominantes (*Harengula jaguana*, Poey 1865; *Eucinostomus gula*, Cuvier in C & V 1830; y *Archosargus rhomboidalis*, Linnaeus 1758) en la Laguna de Términos, Campeche, México. Tesis de licenciatura Biología Marina. Universidad Autónoma de Campeche. 64 p.

Zetina-Rejón M. J. y F. Arreguín-Sánchez. 2003. Flujos de energía y estructura trófica de la Sonda de Campeche, Suroeste del Golfo de México. 55-62 p. En: Wakida-Kusunoki A., R. Solana-Sansores y J. A. Uribe-Martínez (Eds.) Memorias del III Foro de Camarón del Golfo de México y del Mar Caribe. INP-SAGARPA y Gob. Del Edo. De Campeche. México. 96 p.

Zetina-Rejón M. J. 2004. Efectos de la pesca en ecosistemas inter-dependientes: Laguna de Términos y Sonda de Campeche, México. Tesis de Doctorado. CICIMAR, I. P. N. La Paz, B. C. S. 91 p.

## 10 ANEXOS

Anexo 1. Lista de las especies incluidas en cada uno de los grupos funcionales. Los nombres en negrita son las especies representativas de cada grupo funcional.

FAMILIA	GRUPO	ESPECIE
Sparidae	Sargos	<b><i>Calamus leucosteus</i></b>
Sparidae		<i>Calamus penna</i>
Trichiuridae	Cintillas	<b><i>Trichiurus lepturus</i></b>
Sphyraenidae	Barracudas	<b><i>Sphyraena guachancho</i></b>
Synodontidae	Iguanas	<b><i>Synodus foetens</i></b>
Synodontidae		<i>Trachinocephalus myops</i>
Synodontidae		<i>Synodus poeyi</i>
Synodontidae		<i>Saurida brasiliensis</i>
Synodontidae		<i>Synodus intermedius</i>
Rajidae	Rayas	<b><i>Raja texana</i></b>
Rajidae		<i>Dipturus olseni</i>
Rajidae		<i>Leucoraja lentiginosa</i>
Dasyatidae		<i>Dasyatis sabina</i>
Engraulidae	Sardinias	<b><i>Cetengraulis edentulus</i></b>
Engraulidae		<i>Anchoa lyolepis</i>
Clupeidae		<i>Harengula jaguana</i>
Clupeidae		<i>Sardinella aurita</i>
Clupeidae		<i>Opisthonema oglinum</i>
Balistidae	Cochitos	<b><i>Balistes carolinensis</i></b>
Priacanthidae	Priacántidos	<b><i>Priacanthus arenatus</i></b>
Polynemidae	Barbudos	<b><i>Polydactylus octonemus</i></b>
Mullidae	Salmonetes	<b><i>Upeneus parvus</i></b>
Mullidae		<i>Mullus auratus</i>
Scorpaenidae	Escorpiones	<b><i>Pontinus longispinis</i></b>
Scorpaenidae		<i>Scorpaena plumieri</i>
Scorpaenidae		<i>Scorpaena calcarata</i>
Ariidae	Bagres	<b><i>Arius felis</i></b>

Ariidae		<i>Bagre marinus</i>
Haemulidae		<b>Conodon nobilis</b>
Haemulidae	Roncos	<i>Orthopristis ocyurus</i>
Haemulidae		<i>Haemulon aurolineatum</i>
Haemulidae		<i>Haemulon boschmae</i>
Sciaenidae		<b>Cynoscion nothus</b>
Sciaenidae		<i>Menticirrhus americanus</i>
Sciaenidae	Corvinas	<i>Cynoscion arenarius</i>
Sciaenidae		<i>Stellifer colonienseis</i>
Sciaenidae		<i>Micropogonias undulatus</i>
Sciaenidae		<i>Bairdiella chrysoura</i>
Sciaenidae		<i>Umbrina broussonetii</i>
Serranidae		<b>Serranus atrobranchus</b>
Serranidae	Serránidos	<i>Diplectrum radiale</i>
Serranidae		<i>Diplectrum formosum</i>
Paralichthyidae		<b>Scyacium gunteri</b>
Paralichthyidae		<i>Syacium papillosum</i>
Paralichthyidae	Peces planos	<i>Cyclopsetta chittendeni</i>
Paralichthyidae		<i>Cyclopsetta fimbriata</i>
Paralichthyidae		<i>Etropus crossotus</i>
Paralichthyidae		<i>Gastropsetta frontalis</i>
Paralichthyidae		<i>Citharichthys spilopterus</i>
Paralichthyidae		<i>Ancylopsetta dilecta</i>
Paralichthyidae		<i>Citharichthys cornutus</i>
Lutjanidae		<b>Pristipomoides macrophthalmus</b>
Lutjanidae	Pargos	<i>Lutjanus analis</i>
Lutjanidae		<i>Lutjanus campechanus</i>
Lutjanidae		<i>Lutjanus synagris</i>
Gerreidae		<b>Diapterus rhombeus</b>
Gerreidae	Mojarras	<i>Eucinostomus gula</i>
Gerreidae		<i>Eucinostomus argentus</i>
Gerreidae		<i>Eucinostomus melanopterus</i>
Gerreidae		<i>Diapterus auratus</i>
Carangidae	Jureles	<b>Trachurus lathami</b>
Carangidae		<i>Chloroscombrus chrysurus</i>
Carangidae		<i>Decapterus punctatus</i>
Carangidae		<i>Selar crumenophthalmus</i>

Carangidae		<i>Selene setapinnis</i>
Scombridae	Sierra y Peto	<b><i>Scomber japonicus</i></b>
Carcharhinidae	Tiburones	<b><i>Carcharhinus limbatus</i></b>
Amphipoda Polychaeta Bivalvia Oligochaeta Sipuncula Gastropoda Cumacea	Infauna	
Crustácea Gastropoda Gasteropoda Malacostraca Ophiuroidea	Epifauna	
	Camarón Blanco	<b><i>Litopenaeus setiferus</i></b>
	Camarón café	<b><i>Farfantepenaeus aztecus</i></b>
	Tortugas	<b><i>Chelonia mydas</i> <i>Lepidochelys kempii</i> <i>Lepidochelis olivacea</i></b>
Procellariidae Hydrobatidae Fregatidae Laridae	Aves	<b>Petrelas Fragatas Gaviotas</b>
	Delfines	<b><i>Tursiops truncatus</i></b>
Copépodos Ostrácos Eufásidos Ictioplancton	Zooplancton	<b><i>Acantia sp.</i> <i>Centropages sp.</i> <i>Eucalanus sp.</i> <i>Sagitta sp.</i></b>
Diatomeas Dinoflagelados Cianophyceae	Fitoplancton	<b><i>Chaetoceros sp.</i> <i>Pendulus sp.</i> <i>Phyrodinium sp.</i></b>
Chlorophyta, Rhodophyta	Prod. Prim. Bent.	<b><i>Thalassia testudinum</i></b>

Anexo 2. Impactos positivos y negativos entre grupos funcionales del ecosistema de la plataforma continental de tabasco. Los impactos positivos se muestran con barras de color negro mientras que los impactos negativos se muestran en barras de color blanco bajo el eje.

