

*Research Article*

## **Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México**

**Víctor H. Cruz-Escalona<sup>1</sup>, María V. Morales-Zárate<sup>2</sup>, Andrés F. Navia<sup>1,3</sup>  
Juan M. Rguez-Baron<sup>4</sup> & Pablo del Monte-Luna<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional  
Apartado Postal 592, La Paz, Baja California Sur, CP 23094, México

<sup>2</sup>Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Mar Bermejo N°195, Col. Playa Palo  
de Sta. Rita, Apartado Postal 128, La Paz, Baja California Sur, CP 23090, México

<sup>3</sup>Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas-SQUALUS  
Carrera 79 N°6-37, Cali, Valle, Colombia

<sup>4</sup>Grupo Tortuguero de las Californias A.C., La Paz, Baja California Sur, CP 23060, México

**RESUMEN.** El objetivo del presente estudio fue desarrollar un modelo trófico (ECOPATH con ECOSIM) para caracterizar la estructura y función de la trama alimentaria de Bahía Magdalena. El modelo consta de 24 grupos funcionales, siendo dominado por grupos de niveles tróficos secundarios y terciarios, que generan un tercio de los flujos de biomasa total. Los flujos totales del sistema y la eficiencia de transferencia promedio entre niveles tróficos, encajan bien en el rango reportado para otros ecosistemas costeros tropicales del mundo. Una fracción alta de los flujos totales se destina para el mantenimiento de la estructura de la red trófica. El índice de conectancia (IC) fue igual a 0,2, esto significa que sólo hay 20% de las conexiones totales posibles en la trama alimentaria. Una jerarquización de los diversos componentes del sistema en términos de su contribución a la función del sistema reveló que los productores primarios bentónicos y los detritos contribuyen 53% al total de la ascendencia. La idea de un control de la energía de arriba hacia abajo (a través de los principales depredadores) es consistente con otros hallazgos, dicho resultado sugiere que las especies de nivel trófico superior afectan negativamente a otros componentes del ecosistema. Se sugiere emplear el modelo en el corto plazo, para realizar aproximaciones exploratorias que pongan a prueba hipótesis relacionadas con los mecanismos bióticos y abióticos que ocasionen cambios en la estructura y función de la red trófica a través del tiempo, y por tanto contribuyan a entender como la estructura de la trama trófica puede contribuir a la resiliencia de las comunidades biológicas marinas.

**Palabras clave:** control top-down, flujos tróficos, ECOPATH, atributos ecológicos.

## **Functional analysis of the food web of Bahia Magdalena, Baja California Sur, Mexico**

**ABSTRACT.** In the present study we developed a trophic model (ECOPATH with ECOSIM), to describe the structure and functioning of Bahía Magdalena estuarine ecosystem. The model, constituted by 24 functional groups, indicates that one third of the total ecosystem biomass is produced by secondary and tertiary trophic levels. The magnitude of total flows in the system and the transfer efficiency among trophic levels, are similar to those observed in other tropical systems around the world. A large proportion of the total flows are directed to the maintenance of the trophic web structure. The value of the connectance index (CI) was 0.2, meaning that there is only 20% of realized connections within the web. Benthic primary producers contribute with 53% of the total ascendancy. We believe that the energy control in this particular ecosystem is top-down type (through the main predators), suggesting that high-trophic level species negatively affect other groups in the system. This trophic model can be used for exploring different hypothesis concerning the biotic and abiotic mechanisms that modify the structure and functioning of the Bahía Magdalena ecosystem, with the ultimate goal of understanding how this attributes determine the resilience of marine communities.

**Keywords:** top-down control, trophic fluxes, ECOPATH, ecological attributes.

## INTRODUCCIÓN

Para entender la dinámica de un ecosistema, es fundamental conocer la estructura y función de las comunidades que lo componen (Proulx *et al.*, 2005). Se han desarrollado diversos enfoques metodológicos para cuantificar la magnitud de las relaciones entre las especies o grupos de especies, y evaluar la importancia relativa que cada componente tiene en el mantenimiento general del sistema (Becker & Ghimire, 2003). Estos enfoques permiten estudiar los atributos relacionados con los flujos de energía que se mueven dentro de una red trófica, la dirección y magnitud del tránsito de la biomasa y el impacto recíproco entre las especies ante una perturbación externa; todos ellos representados e interpretados en un contexto de gestión de recursos naturales (Plagányi, 2007).

Las aportaciones más importantes al desarrollo y evolución de los enfoques trofodinámicos en las últimas décadas, se han dado principalmente en el campo de la ecología acuática (Lindeman, 1942; Ulanowicz, 1986; Nielsen & Ulanowicz, 2000; Abarca-Arenas & Ulanowicz, 2002; Heymans *et al.*, 2002); siendo el modelo de balance de masas ECOPATH con ECOSIM (EwE) el más extensamente utilizado para el análisis de redes tróficas (Polovina, 1984; Christensen & Pauly, 1992). Este modelo describe de forma cuantitativa los flujos de materia (biomasa) dentro de la trama alimentaria, y ofrece un panorama general y comprensible de la estructura y funcionamiento del sistema. Adicionalmente, las salidas del modelo permiten calcular diversos indicadores ecológicos como la ascendencia, superávit y capacidad de desarrollo (Ulanowicz, 1986; Libralato *et al.*, 2002), que sirven para dar seguimiento al desarrollo de un ecosistema a través del tiempo y compararlos en términos de la madurez ecológica (Christensen, 1995).

En México la aplicación del modelo EwE ha sido amplia. Hasta el momento existen cerca de 50 modelos desarrollados y publicados, de los cuales al menos 10 corresponden al Pacífico (incluyendo el golfo de California), y cerca de 30 al golfo de México. La mayoría de estos modelos han sido desarrollados en ambientes costeros (90%), más que en ambientes oceánicos o lacustres. Para la costa oeste de la península de Baja California existen sólo dos modelos conocidos: golfo de Ulloa (Del Monte-Luna *et al.*, 2007) y Bahía Tortugas (Morales-Zárate *et al.*, 2011).

Específicamente, para Bahía Magdalena, Chávez-Rosales (2006) desarrolló un modelo ecotrófico para evaluar el papel de los mangles en la productividad general de la región. Sin embargo, no existe un

análisis que ponga de manifiesto la estructura y atributos ecológicos relevantes de este ecosistema, a pesar de ser considerado como uno de los hábitats litorales más importantes de México, así como una región prioritaria hidrológica y área prioritaria para la conservación de la biodiversidad (Anónimo, 2006; Ruiz-Luna & Acosta-Velázquez, 2009). Con el fin de obtener una descripción detallada de la estructura trófica del sistema lagunar de Bahía Magdalena, en el presente trabajo se integra un modelo ecotrófico con la información biológica y pesquera generada en la zona de estudio desde la década de los 80's. Este modelo podría usarse para representar una línea de base del ecosistema de Bahía Magdalena en las dos últimas décadas, así como también explorar hipótesis sobre los mecanismos bióticos y abióticos que se relacionan con el cambio en la estructura y función del ecosistema a través del tiempo.

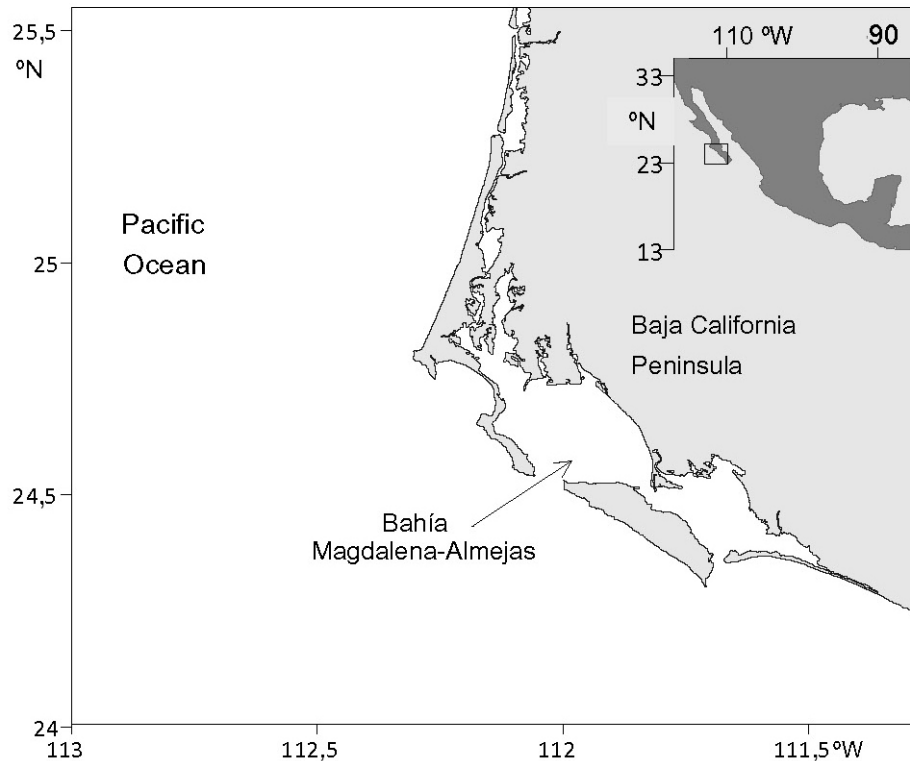
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Bahía Magdalena es parte del complejo lagunar denominado Bahía Magdalena-Almejas (Fig. 1). Cuenta con un área aproximada de 1.200 km<sup>2</sup> (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007). Es el mayor ecosistema de humedales en la costa oeste de la península de Baja California (Morgan *et al.*, 2005) y se clasifica dentro de la zona de transición templada tropical (Norton *et al.*, 1985). Este sistema ha sido frecuentemente considerado como la frontera entre las condiciones templadas de la Corriente de California (CC) y el área subtropical (Parrish *et al.*, 1981). La región también se ha reconocido como el límite sur de distribución geográfica de numerosas especies de afinidad templada, incluyendo invertebrados de aguas someras (Brusca & Wallerstein, 1979).

Desde el punto de vista ecológico, Bahía Magdalena-Almejas es considerada como un Centro de Actividad Biológica (BAC), presentando hasta cuatro veces la productividad primaria y secundaria de otras áreas costeras del Pacífico peninsular (Nienhuis & Guerrero-Caballero, 1985; Gárate-Lizárraga *et al.*, 2000; Lluch-Belda *et al.*, 2000). Este atributo permite la existencia de altas densidades de especies de importancia comercial y ecológica, que tienden a transitar hacia ecosistemas aledaños (Lluch-Belda *et al.*, 2000).

Dada la relevancia biológica y económica que representa Bahía Magdalena, diversos equipos multidisciplinarios han generado cantidad de información durante los últimos cuarenta años; caracterización del marco físico-ambiental, estudios ecológicos sobre



**Figura 1.** Ubicación geográfica del sistema Lagunar de Bahía Magdalena en Baja California Sur, México.

diferentes grupos taxonómicos y evaluaciones detalladas de recursos pesqueros (Funes-Rodríguez *et al.*, 2007).

### Grupos funcionales

Una de las razones para integrar varias especies en un grupo es la dificultad que existe para identificarlas o separarlas físicamente, de ahí que sea más práctico agruparlas en compartimentos tomando como criterios, por ejemplo, su hábitat y papel trófico. La biota de Bahía Magdalena fue asignada a uno de los 24 grupos biológicos funcionales sobre la base de sus similitudes ecológicas tales como hábitat preferencial, modo de alimentación, dieta, tasa de producción y tasa de consumo (Tabla 1). Los grupos son: cinco grupos de productores primarios: Chlorophyta, Phaeophyta, Rodhophyta, fanerógamas marinas y microfitobentos; ocho grupos de invertebrados: Echinodermata, Palinuridae, Galatheidae, Penaeidae, Haliotidae, otros crustáceos, invertebrados suprabentónicos (Amphipoda, Cumacea, Decapoda, Mysidacea) y zooplancton; cinco grupos de peces: Batoideos, Pleuronectiformes, Gerreidae, Serranidae y Sciaenidae, tres grupos de mamíferos marinos: ballena gris (*Eschrichtius robustus*), lobo marino (*Zalophus californianus*) y delfín común (*Tursiops truncatus*), un grupo de tortuga marina: *Chelonia mydas*, un grupo de aves: *Branta bernicla nigricans* y uno de detritos.

Para la construcción del modelo también se utilizaron diversas fuentes de información biológico-pesqueras recolectadas en las últimas cuatro décadas en el área de estudio (Anexo 1). Sobre esta base se diseñó una matriz de dietas  $DC_{ji}$  (donde  $DC_{ji}$  es la proporción del grupo  $i$  en la dieta del depredador  $j$ ) y que en su conjunto representa las relaciones tróficas en el sistema modelado (Tabla 1). Todas las estimaciones del modelo fueron transformadas en unidades estandarizadas acorde a los requerimientos de ECOPATH ( $\text{ton km}^{-2} \text{año}^{-1}$ ).

### Modelo ECOPATH con ECOSIM

ECOPATH con ECOSIM (EwE) consiste en un conjunto de ecuaciones lineales acopladas, donde cada una representa un grupo funcional en la trama trófica. El conjunto de ecuaciones describe el balance entre el aumento de biomasa por producción y las pérdidas por depredación y exportación, incluyendo la pesca (Polovina, 1984; Christensen & Pauly, 1992). La ecuación general del modelo es:

### Modelo ECOPATH con ECOSIM

ECOPATH con ECOSIM (EwE) consiste en un conjunto de ecuaciones lineales acopladas, donde cada una representa un grupo funcional en la trama trófica. El conjunto de ecuaciones describe el balance entre el aumento de biomasa por producción y las pérdidas por depredación y exportación, incluyendo la pesca (Polovina, 1984; Christensen & Pauly, 1992). La ecuación general del modelo es:

**Tabla 1.** Matriz de la composición de la dieta de los depredadores (expresada como fracción en peso húmedo) en el modelo trófico (ECOPATH) del ecosistema de Bahía Magdalena, México. Los números representan la fracción en peso húmedo del alimento ingerido.

Prey	Depredador																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18						
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
4	0	0	0,058	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
5	0	0,001	0,001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
6	0	0,01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
7	0	0,14	0,217	0	0	0	0	0,011	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
8	0	0,051	0,115	0	0	0	0	0,022	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
9	0	0,163	0,172	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
10	0	0,183	0,228	0	0	0	0	0,011	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
11	0	0,051	0	0	0	0,2	0	0,112	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
12	0	0,01	0	0	0	0,05	0	0,056	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
13	0,38	0,234	0,115	0	0,035	0	0,059	0	0,056	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
14	0	0,092	0,058	0	0,003	0,15	0,059	0	0,112	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0						
15	0	0,03	0,035	0	0,023	0,15	0,059	0	0,112	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0						
16	0	0,003	0,002	0	0,011	0,05	0	0	0	0	0,012	0	0	0	0	0	0	0						
17	0,62	0,02	0	0,05	0,019	0,35	0,705	0,15	0,508	0,35	0,592	0,4	0,101	0,4	0,389	0,053	0	0						
18	0	0	0	0	0	0,05	0	0,15	0	0	0	0	0,342	0,09	0,056	0	0,196	0						
19	0	0	0	0	0,064	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
20	0	0	0	0,05	0,003	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,105	0	0						
21	0	0	0	0,05	0,764	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,105	0	0						
22	0	0,01	0	0,85	0,078	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,01	0,111	0,053	0	0						
23	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0,198	0,04	0,101	0,25	0,222	0,684	0,035	0,981						
24	0	0	0	0	0	0	0,118	0,3	0	0	0,198	0,04	0,456	0,25	0,222	0	0,769	0,019						

1: *Eschrichtius robustus*, 2: *Zatophus californianus*, 3: *Tursiops truncatus-Delphinus* spp., 4: *Branta bernicla nigricans*, 5: *Chelonia mydas*, 6: Batoideos, 7: Pleuronectiformes, 8: Gerreidae, 9: Serranidae, 10: Sciaenidae, 11: Echinodermata, 12: Galatheidae, 13: Palinuridae, 14: Penaeidae, 15: Otros crustáceos, 16: Haliotidae, 17: Invertebrados suprabentónicos, 18: Zooplankton, 19: Chlorophyta, 20: Phaeophyta, 21: Rhodophyta, 22: Fanerógamas marinas, 23: Microfitobentos, 24: Detritos.

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

donde  $B_i$  es la biomasa del grupo funcional  $i$  en un determinado periodo, para  $i = 1 \dots n$  grupos funcionales;  $(P/B)_i$  es la tasa de producción/biomasa para  $i$  (equivalente a la mortalidad total –  $Z$  – del grupo; Allen, 1971);  $EE_i$  es la eficiencia ecotrófica (fracción de la producción utilizada en el sistema).  $Y_i$  es rendimiento pesquero para  $i$ ;  $B_j$  es la biomasa del depredador  $j$ ,  $(Q/B)_j$  la tasa consumo/biomasa del grupo  $j$  y  $DC_{ji}$  la fracción de las presas  $i$  en la dieta del depredador  $j$ . De esta ecuación surgen los datos que se requieren para parametrizar el modelo ECOPATH. Así, es posible obtener una descripción trófica para cada uno de los componentes del modelo (grupos tróficos) y de propiedades globales (tamaño, capacidad de desarrollo, superávit) propias de ese nivel de organización. Adicionalmente, ECOPATH proporciona el nivel trófico ( $NT$ ) fraccionario y adimensional (Odum & Heald, 1975) de cada grupo, excepto para los productores primarios y detritos a los cuales se les asigna arbitrariamente un nivel igual a 1. Para el resto de los grupos considerados todos como consumidores, el  $NT$  se estima según la ecuación:

$$NT_i = 1 + \sum_{ji} DC_{ij} * NT_j$$

donde,  $n$  es el número de grupos funcionales;  $NT_i$  es el nivel trófico del grupo  $i$ ;  $NT_j$  es el nivel trófico del grupo  $j$ ,  $DC_{ij}$  es la proporción de la presa  $j$  en la dieta del depredador  $i$ .

### Balance del modelo

Uno de los supuestos básicos en ECOPATH es el balance de masas (materia) en el ecosistema, esto es, que la biomasa (energía) que se produce en el sistema es exactamente la misma que la que se consume, libera y exporta. Una vez completados los datos requeridos, el modelo debe “balancearse” de tal manera que se cumpla la condición antes referida. En este sentido, la búsqueda del primer modelo en balance de masas se realizó manualmente, hasta obtener valores de Eficiencia Ecotrófica,  $EE < 1$ , bajo la premisa que la producción en un grupo cualquiera debe ser igual a las pérdidas (Polovina, 1984).

Así mismo, se buscó que la Eficiencia de Conversión de Alimento Bruta ( $ECAB$ ) fuera  $< 0,5$  (generalmente  $> 0,1$  y  $< 0,35$ , con excepción de algunas especies de rápido crecimiento). También se procuró que los valores del cociente Respiración/Biomasa ( $R/B$ ) fueran consistentes con la actividad metabólica de cada grupo, con valores altos para los organismos

pequeños y depredadores tope (Christensen & Walters, 2004). Para esto, la matriz de dietas,  $B$  y  $P/B$  se fue ajustando iterativamente hasta obtener un modelo balanceado. A partir de éste se realizaron análisis para obtener información acerca de cinco aspectos fundamentales: 1) índices ecológicos, 2) propiedades estructurales, 3) agregación trófica dentro de la red, 4) estados del ecosistema, y 5) especies clave de la red trófica.

### Índices ecológicos

Los resultados de la parametrización del modelo EwE permiten realizar una caracterización de la estructura trófica del ecosistema mediante el análisis de atributos derivados de la teoría ecológica clásica y que son estimados para cada uno de los grupos funcionales del modelo, como a continuación se detalla:

### Índice de omnivoría

El índice de omnivoría (*sensu* Pauly *et al.*, 1993) es estimado por el modelo como la varianza del nivel trófico de las presas de un consumidor. Se representa mediante la siguiente ecuación:

$$IO = \sum_{ji} (NT_j - (NT_i - 1)^2) * DC_{ij}$$

Este índice es adimensional y describe la distribución de las interacciones tróficas en cada  $NT$ . Cuando el valor de  $IO = 0$ , el consumidor se considera especialista (*i.e.*, se alimenta de un solo nivel trófico); por el contrario, si el valor de  $IO$  es elevado, el consumidor se alimenta de varios niveles tróficos.

### Flujos totales

La suma total de flujos del sistema ( $FT$ ) es estimada como la suma total de los cuatro componentes de flujos de un ecosistema: consumo, exportación, flujos totales a detritos y respiración. Esta suma es un atributo importante para la comparación de tramas alimenticias ya que representa el tamaño total del sistema en términos de flujos (Ulanowicz, 1986).

### Producción Primaria / Respiración Total ( $PP/RT$ )

Este cociente es considerado por Odum (1971) como un parámetro útil para describir el estado de madurez de un ecosistema. En estados tempranos de desarrollo se espera que la producción exceda la respiración, obteniendo un cociente  $P/R$  mayor que 1. En estados maduros, el cociente  $P/R$  debe ser cercano a 1, ya que la energía fijada ( $P$ ) es equilibrada por el costo de mantenimiento ( $R$ ). Este cociente es adimensional y puede tomar cualquier valor en el dominio de los números positivos.

### **Producción primaria / Biomasa total (PP/BT)**

El cociente entre la producción primaria del sistema y la biomasa total también se espera que sea una función del estado de madurez del ecosistema. En estados inmaduros, la producción supera la respiración en la mayoría de los grupos (*i.e.*, mayor *PP/BT*) y como consecuencia se espera una acumulación de biomasa a lo largo del tiempo. En estados maduros del ecosistema, por el contrario, el cociente *PP/BT* es menor que en estados iniciales de desarrollo. Para este estudio los valores del cociente *PP/BT* son reportados en unidades por año.

### **Biomasa total / Flujos totales (BT/FT)**

Según Odum (1971) la biomasa total del sistema que es sostenida por el flujo de energía disponible, tiende a hacerse máxima en los estados más avanzados de madurez del ecosistema. Este cociente puede tomar cualquier valor positivo y también tiene unidades de tiempo.

### **Producción neta del sistema (PPN)**

La producción neta del sistema se estima como la diferencia entre la producción primaria total y la respiración total del sistema. Esta producción será alta en estado inmaduro, y cercana a 0 en los estados maduros.

### **Respiración total / Biomasa total (RT/BT)**

El cociente respiración total/biomasa total (*RT/BT*) puede ser considerado una función de orden termodinámico (Odum, 1971). Los sistemas biológicos en presencia del sol (o cualquier otra fuente primaria de energía), deben extraer continuamente energía en un estado “desordenado” para mantener en “orden” su estructura y función, tendiendo a maximizar su relación *R/B* en una escala de tiempo evolutivo. Este cociente puede tomar cualquier valor positivo y se expresa en unidades de tiempo (*i.e.*, año).

### **Índice de conectividad (IC)**

El índice de conectividad (*IC*), para una determinada red trófica, es el cociente entre el número real de conexiones posibles entre los grupos funcionales presentes, excluyendo el canibalismo  $(N-1)^2$ , y donde *N* es el número de grupos. Se espera que, a medida que el ecosistema transita hacia un estado maduro (*sensu* Odum, 1971), las relaciones tróficas evolucionen de cadenas alimenticias lineales simples a redes tróficas intrincadas, aumentando el valor de *IC*. Sin embargo, puesto que el *IC* depende del nivel de agregación que se use para representar la trama trófica (composición de los grupos funcionales), su

interpretación es limitada cuando se compara entre modelos. Como alternativa, se estima el índice de Omnivoría del Sistema (*IOS*).

### **Índice de omnivoría del sistema (IOS)**

El *IOS* es definido como el promedio del índice de omnivoría de todos los consumidores y es ponderado por el logaritmo de la ingesta de alimento de cada grupo ( $B * Q/B$ ). Se espera que las tasas de ingesta se distribuyan dentro del sistema de forma aproximadamente log-normal (Christensen & Pauly, 2004), por lo que se usa el logaritmo como un factor de ponderación. El *IOS* es una medida de cómo se distribuyen las interacciones alimentarias entre los niveles tróficos y caracteriza la complejidad de la red del sistema.

### **Propiedades estructurales**

#### **Fuerza de interacción**

Adicionalmente y siguiendo el método propuesto por Bascompte *et al.* (2005), se estimaron las fuerzas de interacción *per cápita* de los depredadores sobre sus presas como una medida estandarizada del efecto de los depredadores sobre la estructura de las tramas tróficas. Una vez estimadas las fuerzas de interacción para cada grupo funcional, se implementó una rutina de remuestreo (1000 interacciones), para generar una distribución teórica (*log normal*) de frecuencias de la fuerza de interacción.

#### **Otros atributos estructurales**

También se estimó el número total de conexiones en el sistema modelado (*L*), la densidad de las conexiones (*L/S*), la longitud promedio de las cadenas (*LPCT*), la fracción de omnívoros (*FO*) fracción de grupos basales (*FGB*), fracción de grupos intermedios (*FGI*), fracción de grupos tope (*FGT*), fracción consumidores primarios (*FCP*) y el cociente entre grupos presa y grupos depredadores ( $GP/GD = GB + 1/GT + 1$ ) implementadas en el paquete de distribución libre foodweb, Versión 1-0 (Perdomo *et al.*, en revisión). El cociente *GP/GD* es una medida de la forma de la trama trófica, valores altos definen formas más triangulares, valores bajos definen formas más cuadradas, cuando el cociente *GP/GD* es <1 la trama trófica tiene una estructura invertida que puede indicar cierto grado de inestabilidad del ecosistema.

#### **Agregación trófica**

En ECOPATH los niveles tróficos no son necesariamente discretos (enteros) según lo propuesto por Lindeman (1942), sino fraccionados según lo

sugerido por Odum & Heald (1975). Para esto se asigna el nivel trófico 1 a los productores y detritos, a los que posteriormente se les suma el nivel trófico promedio ponderado de las presas es decir, el nivel trófico efectivo (*NTE*). El proceso se realiza sucesivamente hasta llegar al tope de la red trófica (Field *et al.*, 1989; Christensen *et al.*, 2005). Con esta información se construyó un diagrama (de espina), en el que se muestra el modelo trófico simplificado en una cadena alimenticia lineal con niveles tróficos discretos.

### Impactos tróficos mixtos ( $q_{ij}$ )

Otro método empleado para la descripción de las interacciones tróficas es el análisis de los impactos tróficos mixtos (Leontief, 1951), modificado por Ulanowicz & Puccia (1990). Este método permite observar con mayor claridad el tipo de impacto (positivo o negativo) que cada grupo funcional tiene sobre los demás componentes del ecosistema. Dicha matriz se representa a través de la ecuación:

$$q_{ij} = dc_{ij} - fc_{ji}$$

donde  $ij$  representan la interacción entre el grupo que impacta  $i$  y el grupo impactado  $j$ , de forma que,  $dc_{ij}$  es el término de composición de dieta y representa qué tanto de  $j$  contribuye en la dieta de  $i$ .  $fc_{ji}$  representa la proporción de la depredación sobre  $j$  que se debe al depredador  $i$ .

### Estado del ecosistema

El análisis de las redes tróficas y de sus atributos en términos de cantidad de información ofrece otro tipo de enfoque para caracterizar un ecosistema. Esta herramienta, basada en la teoría de sistemas propuesta por Ulanowicz (1986), permite cuantificar la organización de un ecosistema, rescatando los conceptos de madurez y desarrollo mediante varios índices de flujos de la red trófica.

La Información Mutua Promedio (*IMP*) de la red de flujos (Rutledge *et al.*, 1976; Scotti *et al.*, 2009), cuantifica el grado en que la estructura de flujos del sistema depende de la autocatálisis:

$$IMP = \sum_{i=1, j=1}^n (T_{ij}/T) \log(T_{ij}T/T_jT_i)$$

La *IMP* es una medida de la organización del sistema en términos del arreglo de la red. Este concepto asume que dentro de una red organizada existe menos incertidumbre en cuanto a las rutas que seguirán los flujos. La *IMP* escalada por el tamaño del sistema en términos de flujos ( $T$ ), aporta una medida de la Ascendencia ( $A$ ) de la red (Ulanowicz, 1986).  $A$

es un atributo que conjuga entonces el tamaño y la organización del sistema:

$$A = T \sum_{i=1, j=1}^n (T_{ij}/T) \log(T_{ij}T/T_jT_i)$$

Teóricamente en ausencia de perturbaciones, los sistemas tienden a evolucionar en la dirección que produzca el máximo incremento en la  $A$  (Ulanowicz, 2004); ésta tiende a presentar valores elevados en los sistemas maduros. Si la ascendencia es proporcional al grado de madurez de un ecosistema y suponiendo que éste no puede crecer indefinidamente, entonces es posible concebir un límite para su crecimiento y desarrollo. Este límite se define como Capacidad de Desarrollo (*CD*; Ulanowicz, 1986), que es expresado como:

$$C = T \sum_{i=1}^n (T_i/T) \log(T_i/T)$$

donde  $T$  representa los flujos totales del ecosistema y  $T_j$  es el flujo de energía del grupo  $j$ .

En realidad los ecosistemas nunca llegan a su *CD* y siempre permanecerá una diferencia positiva entre la *CD* y  $A$ , a la cual se le ha denominado superávit (*overhead*; Ulanowicz, 1986). En virtud de que  $A$  es una medida de la cantidad de información contenida en el ecosistema y que la *CD* representa la máxima ascendencia posible, el cociente entre ellos ( $A/CD$ ) se ha considerado como un indicador del estado general del ecosistema.

### Índice de especie clave (*EC*)

Adicionalmente a los ya mencionados, se calculó el índice de especie clave (*EC*) de acuerdo a la metodología propuesta por Libralato *et al.* (2006). *EC* (adimensional) fue calculado como  $EC_i = \log [\mathcal{E}_i(1-p_i)]$ . Donde  $p_j$  es la fracción relativa de la biomasa viva en el ecosistema conformada por el grupo ( $i$ ) y  $\mathcal{E}_i$  es el impacto total del grupo ( $i$ ) sobre los otros grupos vivos en la trama trófica (más no sobre sí mismo) y  $m^2_{ij}$  es la matriz de impactos mixtos estimada en

$$ECOPATH: \mathcal{E}_i = \sqrt{\sum_{i=j} m^2_{ij}}$$

Utilizando el efecto total  $\mathcal{E}_i$  (adimensional) es posible identificar a las especies claves como aquellas especies o grupos que muestran una biomasa relativamente baja, pero que son de gran importancia ecológica en el ecosistema (Power *et al.*, 1996; Libralato *et al.*, 2006). Las especies clave se identifican representando gráficamente el efecto total  $\mathcal{E}_i$  y el índice  $EC_i$ , y son las que presentan los mayores valores de  $\mathcal{E}_i$  y  $EC_i$ .

## RESULTADOS

### Balance del modelo

En la Tabla 2 se presentan los parámetros de entrada incluidos en el modelo ECOPATH, que representa de manera sintética el ecosistema de Bahía Magdalena. El supuesto de balance de masa ( $0 < EE < 1$  para todo  $i$ ) no se cumplió para varios de los grupos y por lo tanto, fue necesario realizar algunos cambios en sus parámetros de entrada y así cumplir con el supuesto básico de balance de masas.

### Diagrama conceptual de flujos

En la Figura 2 se representa la distribución de los principales flujos de materia entre los grupos funcionales que constituyen de manera sintética el ecosistema de Bahía Magdalena. Estos grupos están organizados de acuerdo a los niveles tróficos estimados por el programa y se ordenan desde los productores primarios y detritos ( $NT = 1$ ), hasta los depredadores tope ( $NT > 4$ ). Los grupos zooplancton ( $NT = 2$ ), ganso de collar amarillo ( $NT = 2,05$ ), Haliotidae ( $NT = 2,06$ ), tortugas marinas ( $NT = 2,12$ ) e invertebrados suprabentónicos ( $NT = 2,19$ ), se ubicaron alrededor del segundo nivel trófico debido a su alta depredación sobre el primero. Luego, se ubicaron los grupos: Gerreidae, Galatheidae, Palinuridae, el grupo de otros crustáceos y el grupo Penaeidae los cuales presentaron un consumo alto de invertebrados suprabentónicos. El resto de los grupos se ubicaron en niveles cercanos a  $NT = 4$  debido a que son principalmente carnívoros.

### Índices ecológicos

Los flujos totales en el ecosistema ( $FTS$ ) sumaron  $3.361 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$  de los cuales 52% fueron destinados a consumo, 26% a procesos de respiración, 19% a detritus y 3% son exportados. La proporción entre la producción primaria total ( $PPT$ ) y la biomasa total ( $BT$ , excluyendo aquella proveniente de detritos) fue de 9,26. El cociente producción primaria total/respiración total ( $PPT/RT$ ) fue equivalente a 1,14. En la Tabla 3 se resumen las estadísticas para el ecosistema de Bahía Magdalena.

Los flujos originados a partir de los productores primarios sumaron  $1.903 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , mientras que los flujos a partir del detrito contribuyeron con poco menos de  $1.600 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . Los grupos con mayor contribución al detrito fueron los invertebrados suprabentónicos ( $132 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), Pleuronectiformes ( $7 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), la ballena gris ( $6,3 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ), Serranidae ( $4,5 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) y equinodermos ( $3,5 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ). Los flujos reciclados hacia el interior del ecosistema incluyendo los derivados vía

detritos, sumaron poco menos de  $290 \text{ ton km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . Esta fracción expresada a partir del índice de reciclaje de Finn (Finn, 1976), equivale al 8,6% del total de flujos. La longitud promedio de la ruta que representa el número promedio de grupos por los que pasa un flujo fue igual a 3,4, mientras que el índice de conectancia ( $IC$ ) de la red fue equivalente a 0,2; lo que significa que solo hay un 20% de las posibles conexiones en la trama trófica. El índice promedio de omnivoría del sistema ( $IOS$ ) fue 0,18. La tasa entre los flujos totales a consumos ( $FTC$ ) y los flujos totales del sistema ( $FTS$ ) fue igual a 0,50; lo que implica que una fracción de los flujos totales es destinada al mantenimiento de la organización de la red.

### Propiedades estructurales

Con respecto a las fuerzas de interacción *per cápita* de los depredadores sobre sus presas, los resultados expresados en forma de distribución de frecuencias, muestran en términos generales una mayor proporción de fuerzas débiles de interacción y unas pocas fuerzas de interacción fuertes (Fig. 3). El número de conexiones totales estimadas para el sistema fue igual a  $L = 101$ , con una densidad promedio  $L/S = 4,2$ . La longitud promedio de las cadenas fue  $LPCT = 5$ . La fracción de omnívoros  $FO = 0,7$ ; la fracción de grupos basales  $FGB = 0,2$ ; la fracción de grupos intermedios  $FGI = 0,66$  y la fracción de grupos tope  $FGT = 0,04$ . El cociente  $GP/GD$  estimado para el ecosistema de Bahía Magdalena fue igual a 1,22.

### Agregación trófica

Los resultados de la agregación de los flujos de biomasa en los niveles tróficos fraccionales del sistema muestran la existencia de ocho compartimentos tróficos. Del total de los flujos tróficos más del 90% se concentraron en los tres primeros compartimentos (Fig. 4). En el primero los flujos corresponden a los productores primarios y detritos; en el segundo compartimento (detritófagos y consumidores primarios) los flujos están representados por el grupo de aves marinas, tortugas marinas, Haliotidae, Galatheidae, zooplancton, invertebrados suprabentónicos y Gerreidae. En el tercer compartimento los flujos estuvieron definidos principalmente por Penaeidae, Palinuridae, Pleuronectiformes, Equinodermos, Serranidae, Batoidea y la ballena gris. El cuarto nivel se constituyó por los consumidores terciarios representados por otras familias de teleosteos. Los niveles superiores estuvieron caracterizados por los mamíferos marinos (delfines y lobo marino), sumando apenas el 0,4% de los flujos. La eficiencia de transferencia promedio del sistema (calculada como la



**Tabla 2.** Valores parametrizados para el modelo trófico de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México.

Grupo funcional	B (ton km <sup>-2</sup> )	P/B (año <sup>-1</sup> )	Q/B (año <sup>-1</sup> )	EE
<i>Eschrichtius robustus</i>	3,62	0,02	8,58	
<i>Zalophus californianus</i>	0,625	0,16	35,1	
<i>Tursiops truncatus</i> - <i>Delphinus</i> spp.	0,004	0,16	11,48	
<i>Branta bernicla nigricans</i>	0,066	0,85	45	
<i>Chelonia mydas</i>		0,2	3,5	
Peces Batoideos	1,7	0,2	1,294	
Pleuronectiformes	4,35	1,3	7,04	
Gerreidae	1,781	2,73	11,17	
Serranidae	1,92	2,5	8,54	
Sciaenidae	2,83	1,7	9,53	
Echinodermata	4,195	1,5	4	
Palinuridae	1,2	1,28	7,48	
Galatheidae		1,33	12,4	0,95
Penaeidae	3,8	8,75	38,65	
Otros crustáceos	3	6,5	20	
Haliotidae	2,85	0,76	12,5	
Invertebrados suprabentónicos	12	16,33	48,3	
Zooplankton	6,5	40	80	
Chlorophyta	1,82	20		
Phaeophyta	1,96	12,87		
Rhodophyta	9,6	5		
Fanerógamas marinas		1,095		0,85
Microfitobentos		102		0,75
Detrito	100			0,904

Biomasa (*B*), Tasa Producción / Biomasa (*P/B*), Tasa Consumo /Biomasa (*Q/B*) y Eficiencia Ecotrófica (*EE*) utilizados en el modelo de balance de biomasa del ecosistema de Bahía Magdalena para el periodo 1990-2000. Los valores faltantes fueron estimados por el modelo ECOPATH. En el Anexo 1 se describen las fuentes de los datos.

media geométrica de los flujos derivados del nivel II al IV) fue menor al 20%.

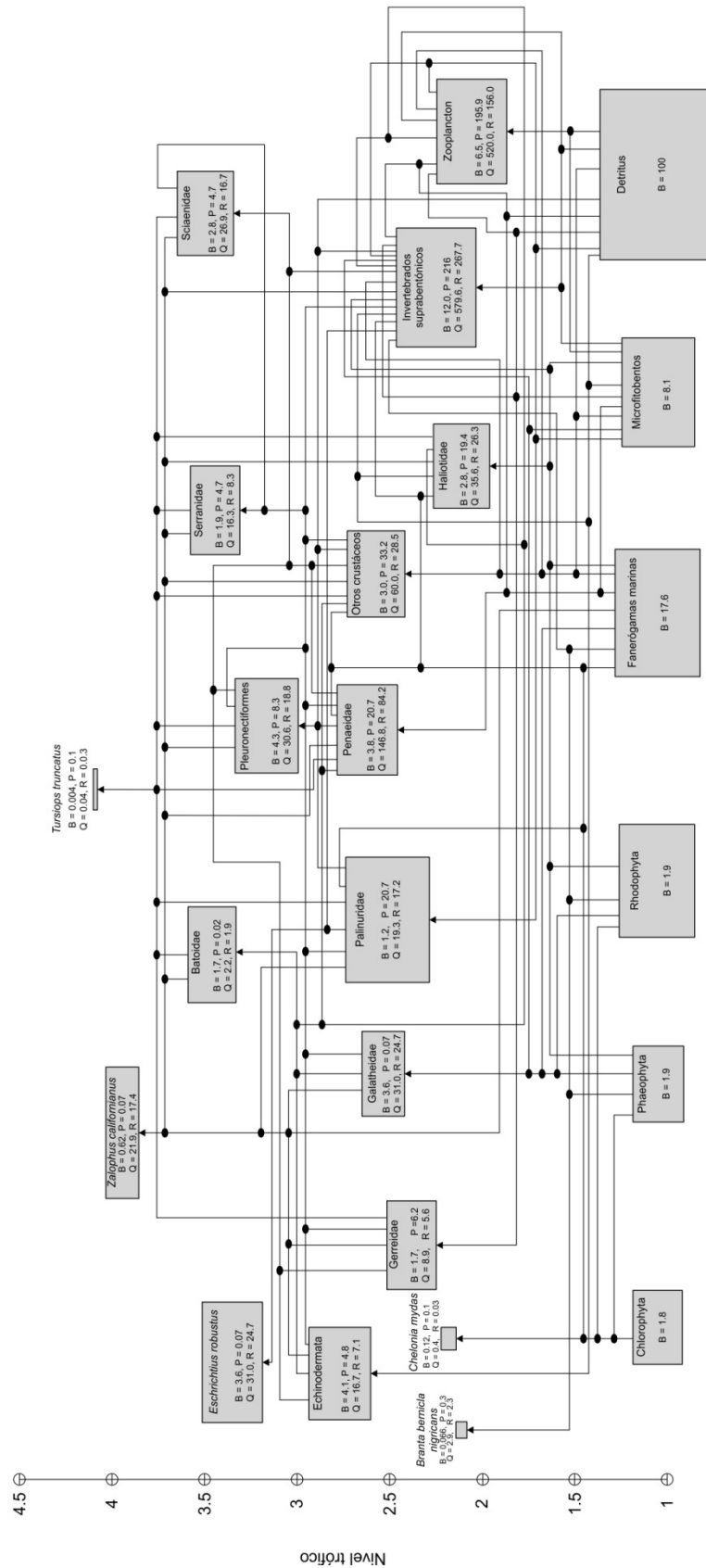
Los efectos tróficos mixtos (*MTI*), directos e indirectos (matriz de impactos) del total de los componentes del ecosistema de Bahía Magdalena se muestran en la Figura 5. En términos generales los lobos marinos ejercieron un efecto negativo sobre otros tetrápodos como la ballena gris y tortugas marinas. También lo hicieron sobre Batoidea, Pleuronetiformes, Serranidae y Sciaenidae. Por otra parte influyeron de manera positiva sobre las aves marinas, Gerreidae, Equinodermos, Palinuridae, Penaeidae y otros crustáceos lo que evidencia un control ecosistémico de arriba hacia abajo (Fig. 5).

### Estado del ecosistema

En la Tabla 3 se muestran los valores relacionados al tamaño del ecosistema. La *CD* fue estimada en 4,141 *flowbits* y la *A* en cerca de 900 *flowbits*. En este caso se encontró al 20% de su *CD*. El superávit fue estimado en 3,233 *flowbits*, con un valor de 1,3 bits por contenido de información.

### Especies clave

El índice de especies clave alcanzó los valores más altos en los grupos lobos marinos (*EC* = 0,12), fanerógamas (*EC* = 0,56) y Sciaenidae (*EC* = 0,55). Mientras los correspondientes valores de impacto relativo total fueron lobos marinos  $\epsilon_i = 1$ ,



**Figura 2.** Diagrama de flujo de biomasa del ecosistema de Bahía Magdalena. Las cajas están situadas en el eje vertical con base a su nivel trófico (NT); el tamaño de las cajas es proporcional a la biomasa de cada grupo representado. B: biomasa, P: producción, Q: consumo, R: respiración.

**Tabla 3.** Atributos ecológicos calculados para el sistema trófico de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México (1990-2000).

Índices ecológicos	Unidad	Valor
Flujos totales del sistema ( <i>FTS</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	3361
Consumos totales ( <i>FCT</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	1713,622
Exportaciones totales ( <i>FET</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	126,908
Suma de todos los flujos a respiración ( <i>FTR</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	849,95
Suma de todos los flujos a detritos ( <i>FTD</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	670,927
Biomasa total excluyendo detritos ( <i>BT</i> )	ton km <sup>-2</sup>	105,452
Suma de toda la producción ( <i>PT</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	1536
Biomasa total / Flujos totales ( <i>BT / FTS</i> )	año	0,031
Producción Primaria Total / Respiración Total ( <i>PP/RT</i> )		1,149
Producción Neta del Sistema ( <i>PP-RT</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	126,908
Producción Primaria Total / Biomasa Total ( <i>PPT / BT</i> )	año	9,264
Captura total ( <i>CT</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	62,623
Producción primaria neta total calculada ( <i>PPN</i> )	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	976,857
Eficiencia bruta (Captura / Producción Primaria Neta)		0,064107
Nivel trófico medio de la captura ( <i>NTC</i> )		1,62
Índice de omnivoría del sistema ( <i>IOS</i> )		0,176
Índices de reciclaje		
Flujos totales reciclados (incluyendo detritos)	ton km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>	289,97
Índice de reciclaje de Finn	%	8,6
Longitud promedio de la ruta de Finn		3,441
Finn's straight-through path length		2,213
Finn's straight-through path length		3,145
Índice de Conectancia		0,195
Índices de teoría de información		
Ascendencia	Flowbits	908,9
Superávit	Flowbits	3233,1
Capacidad	Flowbits	4142

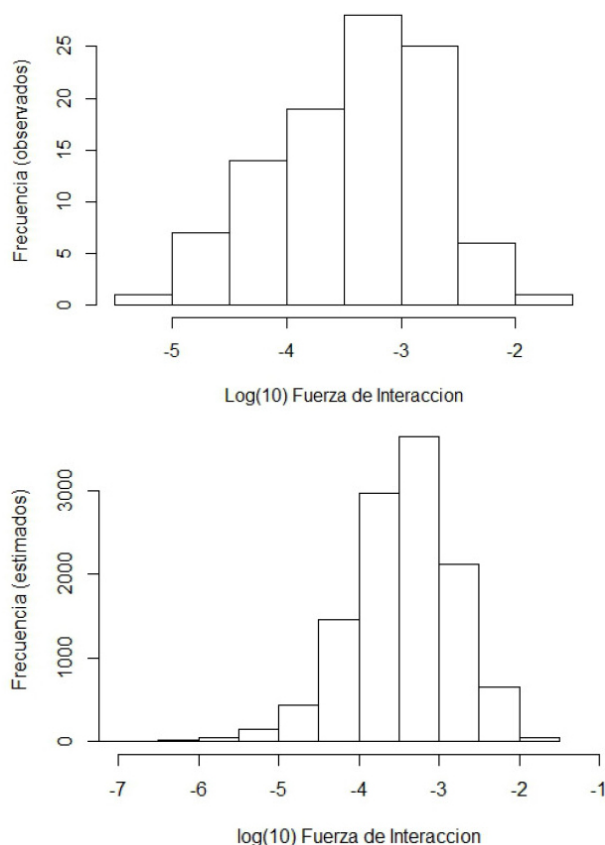
fanerógamas  $\epsilon_i = -0,24$  y Sciaenidae  $\epsilon_i = -0,147$ . Los valores más bajos del índice de especies clave e impacto relativo total fueron los observados para los grupos de las tortugas marinas ( $EC = 0,095$  y  $\epsilon_i = -1,89$ ) y delfín común ( $EC = 0,086$ ;  $\epsilon_i = -1,94$ ) (Fig. 6).

## DISCUSIÓN

Con la finalidad de entender la contribución relativa de los procesos que mantienen a los ecosistemas, ha sido necesario sintetizar los datos biológicos en forma de tramas tróficas mediante las cuales se ilustra cuantitativamente cómo se conectan los componentes comunitarios a través de los flujos de materia. Hasta ahora ha sido prácticamente imposible estimar todos estos flujos a partir de mediciones directas en campo, debido a las dificultades metodológicas que representa

dicha variable (Plagányi, 2007). Para enfrentar esta problemática, en las últimas décadas se han desarrollado varias aproximaciones de modelación enfocadas al análisis descriptivo de los flujos de materia y energía en los ecosistemas acuáticos, una de las más utilizadas han sido los modelos de balance de biomasa (Coll *et al.*, 2009; Christensen, 2009), a partir de los cuales es posible estimar los flujos de materia entre los componentes que son difíciles de determinar directamente y, por lo tanto, estimar cuantitativamente la totalidad de flujos dentro de la red trófica.

El análisis trófico para el ecosistema de Bahía Magdalena muestra resultados similares a los encontrados en sistemas del mismo tipo por Manickchand-Heileman *et al.* (1998); Zetina-Rejon *et al.* (2003); Lin *et al.* (2009); Milessi *et al.* (2010) y Frisk *et al.* (2011), particularmente en cuanto a los valores elevados de *EE*, que indican que la



**Figura 3.** Histograma de frecuencias de las fuerzas de interacción *per cápita* observadas en la trama trófica de Bahía Magdalena ( $n = 101$ ). Para la trama trófica de Bahía Magdalena la distribución de las frecuencias de las fuerzas de interacción está fuertemente desviada hacia las interacciones débiles.

depredación es un mecanismo importante para la regulación de la biomasa. Sin embargo, los valores de *EE* para los grupos sometidos a presión pesquera resultaron comparativamente bajos con respecto a especies similares en sistemas diferentes (Zetina-Rejón *et al.*, 2003; Milessi *et al.*, 2010; Frisk *et al.*, 2011) y ninguna de las poblaciones incluidas en el modelo muestra a la fecha, indicios claros de sobrepesca. Las razones consumo total/biomasa, producción/biomasa y producción/respiración, son relativamente bajas en comparación con otros sistemas lagunares similares de México y otras regiones del mundo (Tabla 4).

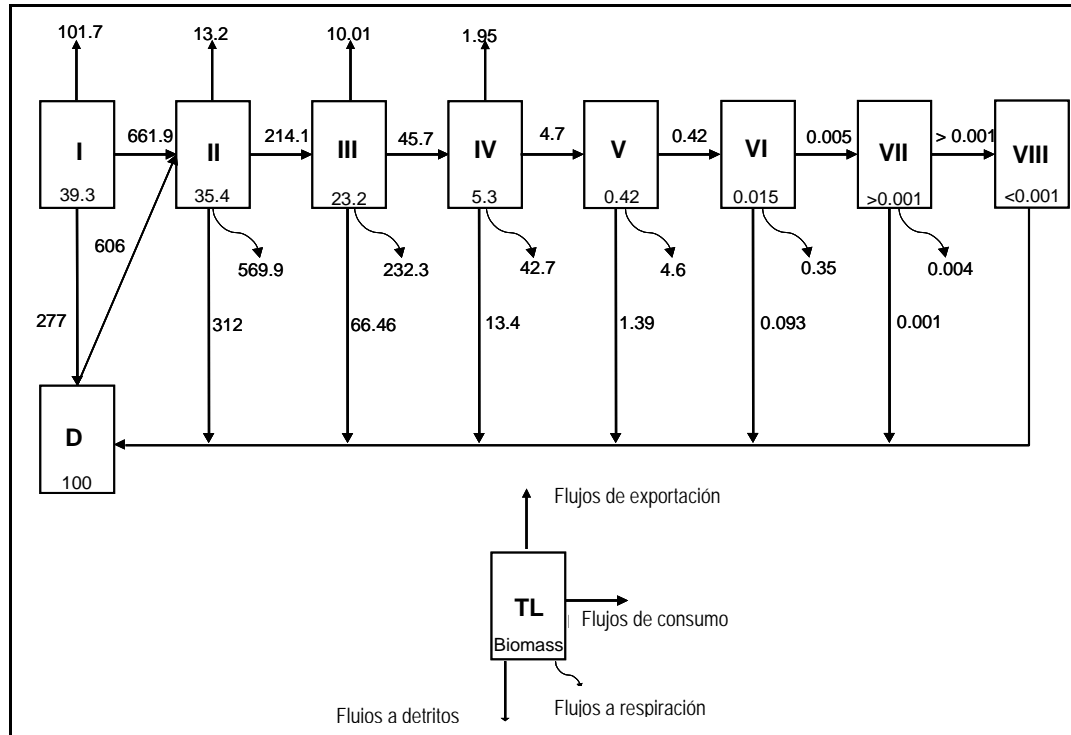
Otro de los patrones emergentes de la trama trófica de Bahía Magdalena a partir del análisis de las fuerzas de interacción, muestra que la mayoría de las especies están conectadas (interactúan) solamente con unas pocas; mientras que una fracción pequeña tiene más interacciones de lo que se esperaría al azar (Fig. 3). Diversos estudios han demostrado que las fuerzas de interacción débiles e intermedias son importantes en la

promoción de la persistencia y estabilidad de la comunidad (McCann *et al.*, 1998) y que tienden a amortiguar las variaciones entre los consumidores y los recursos. Aunque se dispone de pocas estimaciones cuantitativas en campo sobre las fuerzas de interacción, los datos indican inequívocamente que la distribución de estas está fuertemente sesgada hacia las interacciones débiles (Paine, 1992; Wootton, 1997; Bascompte *et al.*, 2005).

Se encontraron diferencias en algunas propiedades estructurales y funcionales de la trama trófica de Bahía Magdalena con respecto a otros ecosistemas marinos; por ejemplo la conectividad y la omnivoría fueron bajas en comparación con lo reportado para ecosistemas similares (Dunne *et al.*, 2004). Probablemente, esto se deba a que la mayor parte de los grupos funcionales incluidos ocupan la base de la trama trófica (98% de los flujos se concentran en los tres primeros compartimentos; Figs. 3 y 4); por lo tanto, estos resultados podrían variar si se incluyeran grupos funcionales diferentes. Sin embargo, otras propiedades estructurales observadas en la trama alimentaria de Bahía Magdalena se ajustan a algunos patrones identificados en ecosistemas de diferente latitud, complejidad y dimensión.

Dunne *et al.* (2004) encontraron proporciones similares de taxones en tres tramas tróficas marinas con características distintas ( $FGT = 0-4\%$ ,  $FGI = 92-94\%$ ,  $FGB = 4-7\%$ ,  $FO = 76-86\%$ ); resultados parecidos a los reportados para este estudio ( $FGT = 0,04$ ;  $FGI = 0,66$ ;  $FGB = 0,2\%$  y  $FO = 70\%$ ). Consistente con la actual teoría sobre las tramas tróficas, Dunne *et al.* (2004) también observaron que la densidad de conexiones ( $L/S$ ) y la longitud de la cadena trófica varían fuertemente entre redes alimentarias; siendo éstas dependientes del número de taxones que conforman la trama. Además, determinaron que en tramas tróficas con un menor número de componentes (*i.e.*, el ecosistema de afloramiento de la corriente de Benguela = 29 taxones) se registran los valores más bajos en dichos atributos ( $L/S = 7,9$  y  $LPCT = 6,5$ ), contrastando fuertemente con aquellas con un mayor número (*i.e.*, plataforma continental del noroeste de Estados Unidos = 79 taxones,  $L/S = 18,1$  y  $LPCT = 15,5$ ).

Otras propiedades estructurales de la trama trófica de Bahía Magdalena también son similares a las de los ecosistemas mencionados anteriormente; la longitud promedio de la ruta más corta entre todos los pares de taxones fue casi idéntica ( $L/S = 4,2$  conexiones) y la  $C$  se encontró en el intervalo 0,22 a 0,27. Investigaciones recientes muestran que las distancias promedio obtenidas en los análisis de redes tróficas asociadas a ecosistemas acuáticos son muy similares a las



**Figura 4.** Agregación flujos tróficos (Escala de Lindeman) por niveles tróficos discretos para el sistema de Bahía Magdalena (ton km<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>). Los flujos saliendo de la parte superior del compartimento representan las exportaciones y los flujos saliendo del fondo del compartimento representan la respiración. El reciclaje de la materia no viva es a través del compartimento D (detritos). Los porcentajes en las cajas representan las eficiencias tróficas anuales.

esperadas para redes tipo *mundo pequeño*. Esto significa que por distintos que sean los ecosistemas, existe por lo general un número acotado de niveles tróficos a través de los cuales puede fluir la energía (Dunne *et al.*, 2002).

Un consenso al que se ha llegado a partir de estas propiedades estructurales es que existe una relación directa entre la riqueza de especies y las fracciones de grupos funcionales; a medida que el número de grupos aumenta en la trama trófica la fracción de componentes tope y basales disminuye, mientras que hay un incremento de la fracción de especies intermedias (Riede *et al.*, 2010). Así mismo se argumenta que algunos índices metabólicos del ecosistema, tales como las tasas de producción y respiración y el balance entre estos procesos, aportan pistas sobre su funcionamiento. Sin embargo, muchos de estos datos son de carácter preliminar por lo que se recomienda tomar con precaución sus interpretaciones o alcances.

Existe fuerte controversia en ecología acerca de cuáles son las características estructurales más importantes en las tramas tróficas y si estas propiedades son invariantes (May, 1986; Pimm *et al.*,

1991). Parte de la polémica se basa en la calidad de los datos (baja resolución taxonómica y tamaño de las redes estudiadas) y en la confianza de las conclusiones alcanzadas a través del uso de los mismos. No obstante, en la actualidad se dispone de más y mejores datos (Dunne *et al.*, 2004) lo cual ha permitido el uso de herramientas del análisis de redes, obteniendo resultados interesantes imposibles de realizar utilizando las aproximaciones convencionales en ecología clásica. Si bien estos resultados están lejos de ser definitivos, muestran la potencia de la herramienta cuando es aplicada a problemas propios del nivel de organización ecológico. Esto es relevante en términos teóricos y empíricos ya que al realizar predicciones sobre las respuestas funcionales de sistemas reales ante cambios estructurales, se puede realizar a cabo un mejor manejo del ecosistema. Esto en términos de conservación no sólo es necesario, también es urgente (Megrey *et al.*, 2009).

Por otro lado, el análisis de impactos tróficos mostró que los efectos negativos más notables se presentan en los mamíferos, particularmente lobos marinos sobre otros grupos. Esto es consistente con el resultado del análisis de especies clave el cual mostró

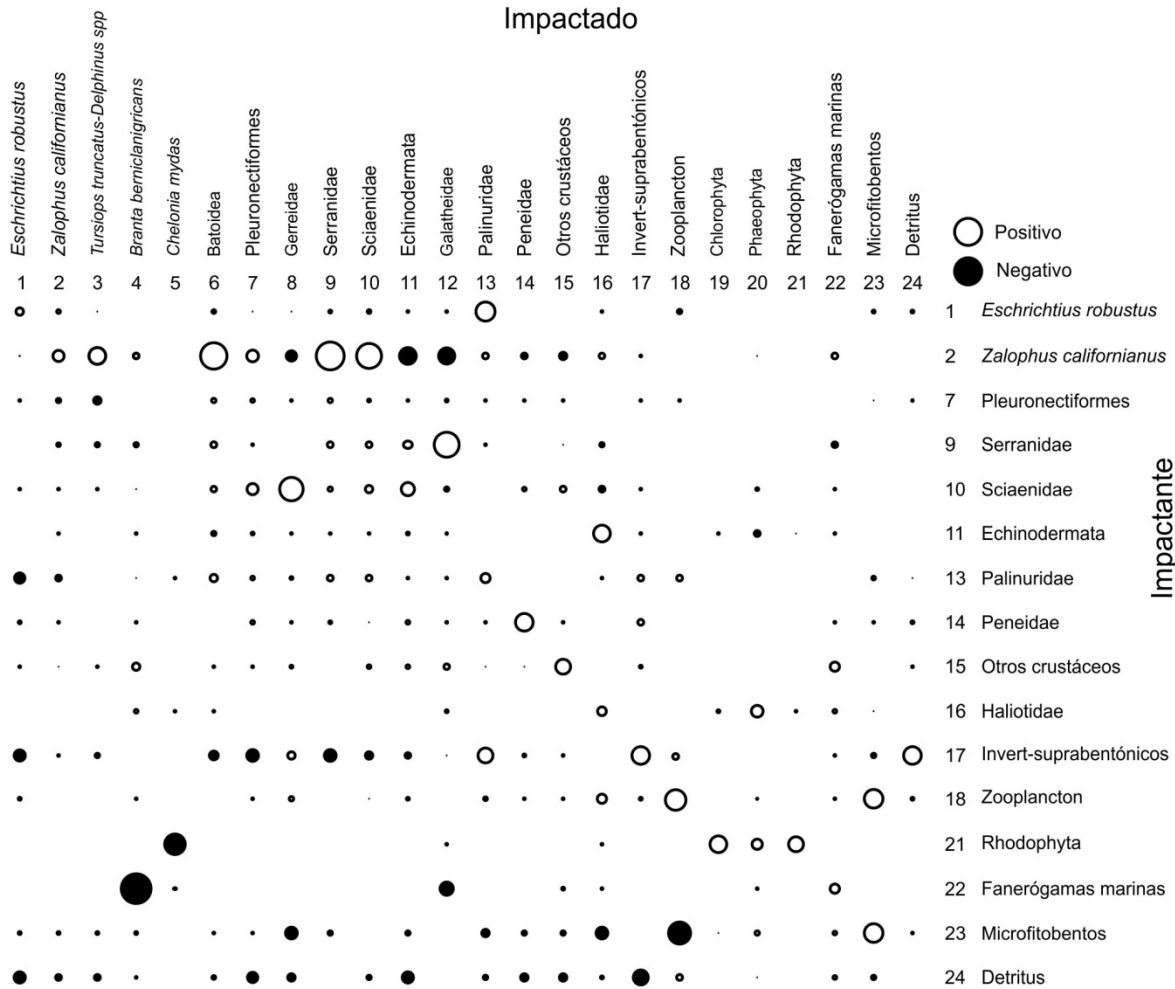


Figura 5. Matriz de impactos tróficos para el sistema de Bahía Magdalena, México.

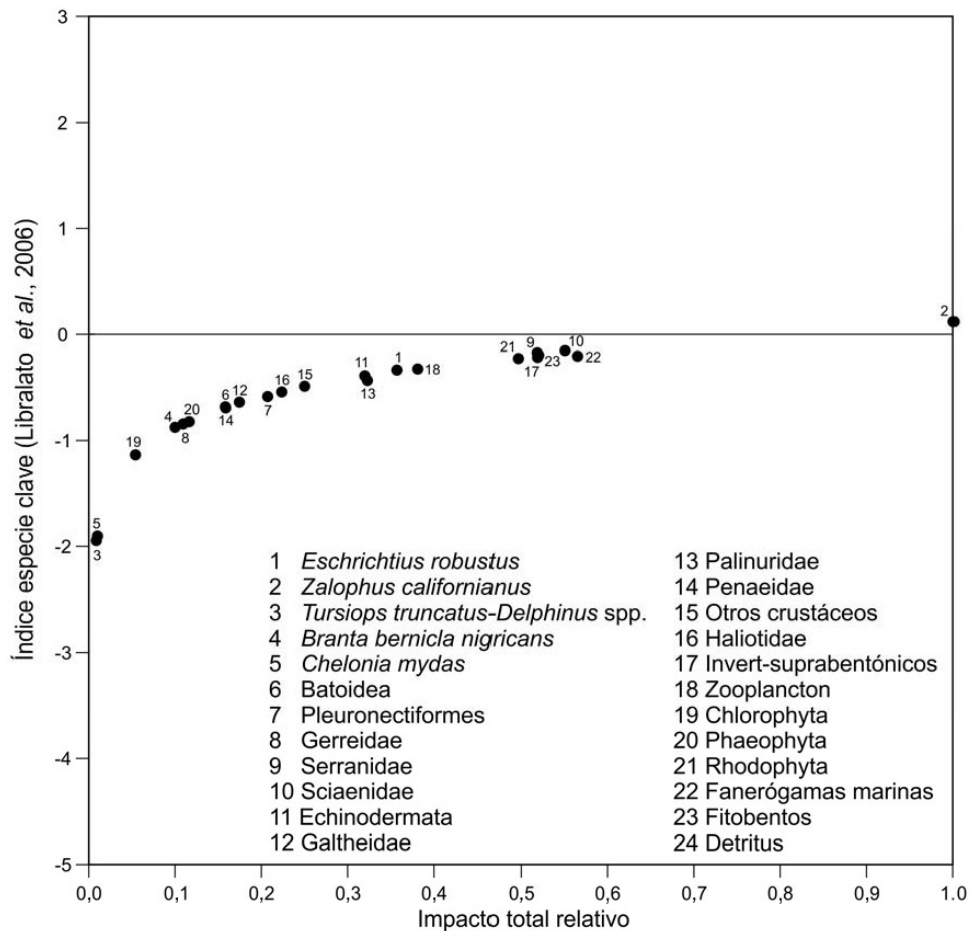
que este grupo presentaba los valores más altos, mientras que los componentes de la parte inferior de la cadena trófica parecen no figurar como especies clave, no porque no sean importantes en el ecosistema costero de Bahía Magdalena, sino porque hay una mayor cantidad de especies que podrían estar desempeñando papeles tróficos equivalentes, lo que es consistente con el hecho de que existe una mayor cantidad de flujos en los niveles tróficos más bajos.

El efecto que ejercen los consumidores tope sobre los demás grupos sugiere que la trama trófica está regulada de arriba hacia abajo y que los mamíferos están jugando un papel ecológico de regulación de las presas, lo cual ha sido registrado en diferentes ecosistemas marinos (Estes *et al.*, 1998; Worm & Myers, 2003; Bascompte *et al.*, 2005). No obstante, observar este tipo de control en el medio natural es cada vez menos frecuente debido a la reducción

sistemática en el tamaño poblacional de grandes depredadores como resultado de la sobrepesca. Se argumenta que el efecto acumulado de la reducción poblacional de los niveles tróficos superiores contribuye a la pérdida de servicios ambientales, al colapso de algunos sistemas costeros y a la transformación del control energético de tipo arriba hacia abajo a uno de tipo abajo hacia arriba (Jackson *et al.*, 2001; Lotze *et al.*, 2006; Pérez-España *et al.*, 2006; Arreguín-Sánchez, 2011). Algunos autores afirman que los sistemas costeros no perturbados debieran desplegar un tipo de control *top-down*, en condiciones de poca explotación (Pérez-España *et al.*, 2006; Arreguín-Sánchez, 2011). También se ha señalado que los ecosistemas pertenecientes a cuerpos de aguas semicerrados someros, son sistemas complejos donde los procesos ecológicos, biogeoquímicos y físicos influyen en la dinámica de nutrientes y al

**Tabla 4.** Comparación de estadísticas bioenergéticas entre diferentes ecosistemas lagunares-estuarinos del mundo. <sup>1</sup>Rybarczyk *et al.* (2003); <sup>2</sup>Patricio & Márques (2006); <sup>3</sup>Duan *et al.* (2000); <sup>4</sup>Lin *et al.* (2009); <sup>5</sup>Wolff (1994); <sup>6</sup>Wolff *et al.* (2000); <sup>7</sup>Arreguín-Sánchez *et al.* (2011); <sup>8</sup>Zetina-Rejón *et al.* (2003); <sup>9</sup>Abarca-Arenas & Valero-Pacheco (1993); <sup>10</sup>Solorzano-Rosado & Guzmán del Próo (1996); <sup>11</sup>De la Cruz-Agüero (1993); <sup>12</sup>Cruz-Escalona *et al.* (2006); <sup>13</sup>Manickand-Heileman *et al.* (1998); <sup>14</sup>Vega-Cendejas (2003). Números en negritas representan los valores máximos, números subrayados representan a los valores mínimos.

Ecosistema/Índice bioenergético	FCT/FTS	FTR/FTS	FTD/FTS	PTS/FTS	PPT/FTR	PPT/FT	BT/FTS	IC	IO
Otras regiones									
Bahía Somme (Francia) <sup>1</sup>	0,13	<u>0,01</u>	0,48	<u>0,26</u>	<b>15,5</b>	21,86	0,01		
Estuario Mondego (Portugal) <sup>2</sup>	0,32	<b>1,07</b>	<b>0,97</b>	0,31	<u>0,53</u>		0,04	0,23	<u>0,10</u>
Pearl River Delta (China) <sup>3</sup>	0,32	0,11	0,35	0,38	2,86	18,13	0,02		<b>0,32</b>
Chiku Lagoon (Taiwan) <sup>4</sup>	0,45	0,29	0,25		1,10	24	0,02		
Bahía Tongoy (Chile) <sup>5</sup>	0,36	0,19	0,28	0,38	2,63	<b>30,42</b>	0,01	<u>0,18</u>	0,12
Caeté Estuary (Brasil) <sup>6</sup>	0,35	0,08	0,34	0,33	3,30	<u>0,23</u>	<b>1,24</b>		
México									
Bahía Magdalena (este estudio)	<b>0,50</b>	0,25	0,19	0,45	1,14	9,26	0,03	0,19	0,17
La Paz <sup>7</sup>	0,21	0,12	0,36	0,45	3,22	58,50	0,07	<u>0,18</u>	0,17
Huizache-Caimanero <sup>8</sup>	0,23	0,12	0,36	0,46	3,19	7,71	0,05	0,30	0,25
Laguna de Tamiahua <sup>9</sup>	0,46	0,29	0,22	0,38	1,04	12,15	0,02	<b>0,39</b>	0,13
Laguna Tampamachoco <sup>10</sup>	0,15	0,09	0,41	0,46	7,77	10,80	0,04	0,34	0,18
Laguna de Mandinga <sup>11</sup>	<b>0,50</b>	0,25	0,23	0,28	0,84	25,29	<u>&gt;0,01</u>	0,20	0,26
Laguna de Alvarado <sup>12</sup>	0,47	0,36	<u>0,09</u>	<b>0,58</b>	1,30	16,50	0,02	0,27	0,25
Laguna de Terminos <sup>13</sup>	<u>0,10</u>	0,06	0,45	0,46	7,02	9,81	0,04	0,40	0,18
Laguna de Celestún <sup>14</sup>	0,31	0,18	0,33	0,27	1,12	4,39	0,04	0,31	0,12



**Figura 6.** Índice de especies clave (*sensu* Libralato *et al.*, 2006).

mismo tiempo, actúan como "amortiguadores" a perturbaciones generadas en el continente (Nichols & Boon, 1994).

Por ello, sería importante evaluar si la biomasa que se extrae a través de pesquerías regionales (camaron, langosta, escama, almejas, etc.), la existencia de una estación termoeléctrica hacia el interior de la laguna y otras actividades humanas que se realizan en zonas aledañas a Bahía Magdalena, pueden producir cambios de régimen o estados alternos en la red trófica los cuales podrían incluso ser irreversibles (Mangel & Levin, 2005; Navia *et al.*, 2012).

Desde el punto de vista de modelación trófica estática, es posible sugerir que la intensidad de las diversas actividades económicas que se desarrollan en Bahía Magdalena no reflejan cambios evidentes en el funcionamiento ni la integridad estructural del ecosistema. Sin embargo, esto no es motivo de complacencia ya que una imagen instantánea del estado que guarda el ecosistema, dice poco acerca de su desarrollo a lo largo del tiempo, imposibilitando cualquier inferencia sobre la tendencia en la estructura

y función del mismo en horizontes de tiempo interanuales o interdecadales. Un reto hacia el futuro dentro del marco de la sustentabilidad a través del manejo ecosistémico, es la generación de modelos que exploren la dinámica espacial y temporal del sistema en función de la interacción entre sus componentes bióticos (Berlow *et al.*, 2004; Wootton & Emmerson, 2005) y las actividades económicas socialmente relevantes.

Para mejorar el modelo de Bahía Magdalena es necesario caracterizar las dietas de un mayor número de componentes del sistema y así conocer mejor la estructura y función de la trama trófica. Se requiere también mejorar las estimaciones de biomasa con series de tiempo más largas para obtener un mejor entendimiento de la dinámica de los manglares, fitoplancton y zooplancton, grupos que juegan un papel importante en la abundancia de recursos de mayor importancia comercial en Bahía Magdalena (sardinas y camarones). Finalmente, se aconseja realizar aproximaciones exploratorias utilizando el modelo trófico, diseñadas de tal manera que pongan a



prueba hipótesis que tengan como propósito investigar los mecanismos bióticos y abióticos que ocasionen cambios en la estructura y función de la red trófica a través del tiempo.

### AGRADECIMIENTOS

A Armando Hernández-López quién elaboró tablas y figuras; a Andrea Franco-Moreno quién implementó rutinas en R para el análisis de fuerza de interacción. VHCE & PDML agradecen el apoyo financiero a los proyectos de investigación institucional SIP-IPN 201220949, 20121172 y 20131252. VHCE y PDML dan gracias al Instituto Politécnico Nacional (COFAA, EDI). Gracias al Sistema Nacional de Investigadores (CONACyT-SNI). Nuestro agradecimiento total a los comentarios y sugerencias realizadas por dos revisores anónimos con lo cual enriquecieron sustancialmente el manuscrito.

### REFERENCIAS

- Abarca-Arenas, L.G. & R.E. Ulanowicz. 2002. Effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecol. Model.*, 149: 285-296.
- Abbott, I.A. & E.Y. Dawson. 1978. How to know the seaweeds. W.C. Brown, Dubuque, Iowa, 141 pp.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28: 1573-1581.
- Allen, L.G. 1988. Recruitment, distribution, and feeding habits of young of the year California halibut (*Paralichthys californicus*) in the vicinity of Alamitos Bay-Long Beach Harbor, California, 1983-1985. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, (87):19-30.
- Allen, L.G., T.E. Hovey, M.S. Love & J.T. Smith. 1995. The life history of the spotted sand bass (*Paralabrax maculatofasciatus*) within the southern California Bight. *CalCOFI Rep.*, (36): 193-203.
- Anónimo. 2006. Estrategia nacional para el ordenamiento ecológico del territorio en mares y costas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Colección Legal, México D.F., 28 pp.
- Arreguín-Sánchez, F. 2011. Ecosystem dynamics under “top-down” and “bottom-up” control situations generated by intensive harvesting rates. *Hidrobiológica*, 21(3): 323-332.
- Aurioles-Gamboa, D. & R. Pérez-Flores. 1997. Seasonal and bathymetric changes in feeding habits of the benthic red crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheididae) off the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. *Crustaceana*, 70(3): 272-287.
- Aurioles-Gamboa, D., F. García-Rodríguez, M. Ramírez-Rodríguez & C. Hernández-Camacho. 2003. Interacción entre el lobo marino de California y la pesquería artesanal en la Bahía de La Paz, Golfo de California, México. *Cienc. Mar.*, 29(3): 357-370.
- Barlow, J. & K.A. Forney. 2007. Abundance and density of cetaceans in the California Current ecosystem. *Fish. Bull.*, 105(4): 509-526.
- Barlow, J., M. Kahru & B.G. Mitchell. 2008. Cetacean biomass, prey consumption, and primary production requirements in the California Current ecosystem. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 371: 285-295.
- Barros, N.B. & D.K. Odell. 1990. Food habits of bottlenose dolphins in the south-eastern United States. In: S. Leatherwood & R.R. Reeves (eds.). *The bottlenose dolphin*. Academic Press, San Diego, pp. 309-328.
- Bascompte, J., C.J. Melián & E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 5443-5447.
- Becker, C.D. & K. Ghimire. 2003. Synergy between traditional ecological knowledge and conservation science supports forest preservation in Ecuador. *Conserv. Ecol.*, 8(1): 1.
- Berlow, E.L., A.M. Neutel, J.E. Cohen, P.C. de Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, J.W. Fox, V.A.A. Jansen, J.I. Jones, G.D. Kokkoris, D.O. Logofet, A.J. McKane, J. Montoya & O.L. Petchey. 2004. Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *J. Anim. Ecol.*, 73: 585-598.
- Bizzarro, J.J. 2005. Fishery biology and feeding ecology of rays in Bahía Almejas, Mexico. M.Sc. Thesis, Moss Landing Marine Laboratories/California State University, San Francisco, 468 pp.
- Bocanegra-Castillo, N., L.A. Abitia-Cardenas, V.H. Cruz-Escalona, F. Galvan-Magana & L. Campos-Dávila. 2002. Food habits of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Steindachner, 1868) from Laguna Ojo de Libre, B.C.S., Mexico. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 101(1): 13-23.
- Brey T. 1999. A collection of empirical relations for use in ecological modelling. *NAGA ICLARM Quarterly*, (22): 24-28.
- Brooks, L. 2005. Abundance and movements of juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in Estero Banderitas, BCS, Mexico. M.Sc. Thesis, San Jose State University, San Jose, 116 pp.
- Brusca, R.C. & B.R. Wallerstein. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 3: 67-105.
- Cabello-Pasini, A., R. Muñoz-Salazar & D.H. Ward. 2003. Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquat. Bot.*, 76: 31-47.

- Caraveo-Patiño, J., K.A. Hobson & L.A. Soto. 2007. Feeding ecology of gray whales inferred from stable-carbon and nitrogen isotopic analysis of baleen plates. *Hydrobiologia*, 586: 17-25.
- Castañeda-Fernández-de Lara, V., M.J. Butler IV, S. Hernández-Vázquez, S.A. Guzmán del Próo & E. Serviere-Zaragoza. 2005. Determination of preferred habitats of early benthic juvenile California spiny lobster, *Panulirus interruptus*, on the Pacific coast of Baja California Sur, México. *Mar. Freshw. Res.*, 56: 1-9.
- Cervantes-Duarte, R., S. López-López, E. González-Rodríguez & S. Futema-Jiménez. 2010. Ciclo estacional de nutrientes, temperatura, salinidad y clorofila a en Bahía Magdalena, BCS, México (2006-2007). *CICIMAR Oceanides*, 25(2): 111-120.
- Chavéz-Rosales, S. 2006. El papel de los manglares en la producción de comunidades acuáticas de Bahía Magdalena, B.C.S. Tesis Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur, México, 127 pp.
- Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity-towards quantification. *Ecol. Model.*, 7: 3-32.
- Christensen, V. 2009. Ecopath with Ecosim: linking fisheries and ecology. In: S.E. Jørgensen, T.S. Chon & F.A. Recknagel (eds.). *Handbook of ecological modelling and informatics*. WIT Press, Southampton 5: 55-70.
- Christensen, V. & D. Pauly. 1992. Ecopath II: a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61: 169-185.
- Christensen, V. & D. Pauly. 2004. Placing fisheries in their ecosystem context, an introduction. *Ecol. Model.*, 172(2-4): 103-107.
- Christensen, V. & C.J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecol. Model.*, 172: 109-139.
- Christensen, V., C.J. Walters & D. Pauly. 2005. *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 158 pp.
- Cockcroft, V.G. & G.J.B. Ross. 1990. Age, growth and reproduction of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* from the east coast of southern Africa. *Fish. Bull.*, 88: 289-302.
- Coll, M., A. Bundy & L.J. Shannon. 2009. Ecosystem modelling using the Ecopath with Ecosim approach. In: B. Megrey & E. Moksness (eds.). *Computers in fisheries*. Springer, New York, 2: 225-291.
- Conant, B. & J. King. 2006. Winter waterfowl survey: Mexico west coast and Baja California. Juneau (AK). US Fish and Wildlife Service, 16 pp.
- Cruz-Escalona, V.H., L.A. Abitia-Cárdenas, L. Campos-Dávila & F. Galván-Magaña. 2000. Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, B.C.S., Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 66: 361-373.
- Culik, B.M. 2010. *Odontocetes - the toothed whales*. Distribution, behaviour, migration and threats. Illustrations by Maurizio Würtz, Artescienza. Maps by IUCN. Compiled for CMS. Published by UNEP/CMS Secretariat. [[http://www.cms.int/reports/small\\_cetaceans/index.htm](http://www.cms.int/reports/small_cetaceans/index.htm)]. Reviewed: 14 June 2012.
- Davis, J.N. & B. E. Deuel. 2008. Brant (*Branta bernicla*) In: W.D. Shuford & T. Gardali (eds.). *California bird species of special concern: a ranked assessment of species, subspecies, and distinct populations of birds of immediate conservation concern in California*. *Studies of Western Birds 1*. Western Field Ornithologists Camarillo California, and California Department of Fish and Game Sacramento, pp. 79-84.
- De la Cruz-Agüero, J., F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cárdenas, J. Rodríguez-Romero & F.J. Gutiérrez-Sánchez. 1994. Lista sistemática de los peces marinos de bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Cienc. Mar.*, 20: 17-31.
- Del Monte-Luna, P., F. Arreguín-Sánchez & D. Lluch-Belda. 2007. Marine ecosystem analyses in the gulf of Ulloa, Mexico: BAC meets Ecopath, In: W.J.F. Le Quesne, F. Arreguín-Sánchez & S.J.J. Heymans (eds.). *INCOFISH ecosystem models: transiting from Ecopath to ecospace*. Fisheries Centre Research Reports Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 15(6): 114-133.
- Delgadillo-Garzón, O. & F. Newmark-Umbreit. 2008. Cultivo piloto de macroalgas rojas (Rhodophyta) en Bahía Portete, La Guajira, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Coast.*, 37(2): 7-26.
- De Martini, E.E. & L.G. Allen. 1984. Diel variation in catch parameters for fishes sampled by a 7.6-m otter trawl in southern California coastal waters. *CalCOFI Rep.*, 15: 119-134.
- Derksen, D.V. & D.H. Ward. 1993. Life history and habitat needs of the black brant. *Fish and Wildlife Leaflet 13.1.15*. USDI-FWS Waterf. Management Handbook, 6 pp.
- Díaz-Arredondo, M.A. & S.A. Guzmán del Próo. 1995. Hábitos alimentarios de la langosta roja (*Panulirus interruptus* Randall, 1840) en Bahía Tortugas, Baja California Sur. *Cienc. Mar.*, 21(4): 430-462.
- Díaz-López, B. 2006. Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) Predation on a marine fin fish farm: some underwater observations. *Aquat. Mamm.*, 32(3): 305-310.

- Díaz-López, B. & J.A. Bernal-Shirai. 2007. Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) presence and incidental capture in a marine fish farm on the north-eastern coast of Sardinia (Italy). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 87: 113-117.
- Dunne, J., R. Williams & N. Martinez. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 99(20): 12917-12922.
- Dunne, J., R. Williams & N. Martinez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 273: 291-302.
- Espinosa de los Reyes-Ayala, M.G. 2007. Variabilidad de la dieta del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*). Tesis Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, 75 pp.
- Espinosa, M.A. 1986. Biología poblacional del delfín costero *Tursiops truncatus* en la costa noroccidental de Baja California, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, 54 pp.
- Estes, J.A., M.T. Tinker, T.M. Williams & D.F. Doak. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282: 473-476.
- Feigenbaum, D.L. 1979. Daily ration and specific daily ration of the chaetognath *Sagitta enflata*. *Mar. Biol.*, 54: 75-82.
- Feigenbaum, D.L. 1982. Feeding by the chaetognath *Sagitta elegans* at low temperatures in Vineyard Sound, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 699-706.
- Feigenbaum, D.L. 1991. Food and feeding behaviour. In: Q. Bone, H. Kapp & A.C. Pierrot-Bults (eds.). *The biology of chaetognaths*. Oxford University Press, New York, pp. 45-54.
- Feigenbaum, D.L. & R.C. Maris. 1984. Feeding in the Chaetognatha. In: H. Barnes (ed.). *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 22: 343-392.
- Feigenbaum, D.L. & M.R. Reeve. 1977. Prey detection in the Chaetognatha: response to a vibrating probe and experimental determination of attack distance in large aquaria. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 1052-1058.
- Field, J.C., R.C. Francis & K. Aydin. 2006. Top-down modeling and bottom-up dynamics: linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California Current. *Prog. Oceanogr.*, 68: 238-270.
- Field, J.G., F. Wulff & K.H. Mann. 1989. The need to analyze ecological networks. In: F. Wulff, J.G. Field & K.H. Mann (eds.). *Network analysis in marine ecology: methods and applications*. Coastal Estuarine Studies, Springer-Verlag, Berlin, pp. 3-12.
- Finn, J.T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.*, 56(2): 363-380.
- Frisk, M., T.J. Miller, R.J. Latour & S.J.D. Martell. 2011. Assessing biomass gains from marsh restoration in Delaware Bay using ecopath with Ecosim. *Ecol. Model.*, 220(1): 190-200.
- Fischer, S. & M. Wolff. 2006. Fisheries assessment of *Callinectes arcuatus* (Brachyura, Portunidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Fish. Res.*, 77: 301-311.
- Funes-Rodríguez, R., J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García. 2007. Estudios ecológicos en bahía Magdalena. Gobierno del Estado de Baja California Sur, Secretaría de Turismo de Baja California Sur, Fondo para la Protección de los Recursos Marinos de Baja California Sur, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, 311 pp.
- Gao, K. & K.R. McKinley. 1994. Use of macroalgae for marine biomass production and CO<sub>2</sub> remediation: a review. *J. Appl. Phycol.*, 6: 45-60.
- Ganter, B. 2000. Seagrass (*Zostera* spp.) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgol. Mar. Res.*, 54: 63-70.
- Gárate-Lizarraga, I., D.A. Siqueiro-Beltrones, G. Verdugo-Díaz & R. Guerrero-Caballero. 2000. Dinámica del fitoplancton en el sistema lagunar Magdalena-Almejas. In: D. Lluch-Belda, J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz (eds.). *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. La Paz, Baja California Sur, pp. 143-155.
- Gaxiola-Castro, G. & S. Alvarez-Borrego. 1986. Primary productivity of the Mexican Pacific. *Cien. Mar.*, 12: 26-33.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. De Silva-Dávila & B.E. Lavaniegos-Espejo. 1996. Growth production of the euphausiid *Nyctiphanes simplex* on the coastal shelf off Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 138: 309-314.
- Gómez-Gutiérrez, J., R. Palomares-García, S. Hernández-Trujillo & A. Carballido-Carranza. 2001. Community structure of zooplankton in the main entrance of Bahía Magdalena, México during 1996. *Rev. Biol. Trop.*, 49: 545-558.
- Guénette, S. & I. Diallo. 2004. Exploration d'un modèle préliminaire de l'écosystème marin de Guinée. In: P. Chavance, D. BaM Gascuel, J.M. Vakily & D. Pauly (eds.). *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi siècle de changement*. Actes du Symposium International, Dakar (Sénégal), Juin 2002. Bruxelles, Office des Publications

- Officielles des Communautés Européennes. Collection des Rapports de Recherche Halieutique ACP-UE 15, pp. 328-346.
- Gutiérrez-Sánchez, F.J., F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cárdenas & J. Rodríguez-Romero. 2007. Peces demersales de Bahía Magdalena. In: R. Funes-Rodríguez, J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García (eds.). Estudios Ecológicos en Bahía Magdalena. Gobierno del Estado de Baja California Sur, Secretaría de Turismo de Baja California Sur, Fondo para la Protección de los Recursos Marinos de Baja California Sur, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, pp. 241-250.
- Guzmán del Prío, S.A. 1994. Biología, ecología y dinámica de población del abulón (*Haliotis* spp.) de Baja California, México. Tesis Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, México, 188 pp.
- Guzmán del Prío, S.A., E. Serviere-Zaragoza & D. Siqueiros-Beltrones. 2003. Natural diet of juvenile abalone *Haliotis fulgens* and *Haliotis corrugata* (Mollusca: Gastropoda) in Bahía Tortugas, Mexico. *Pac. Sci.*, 57(3): 319-324.
- Hanson, M.T. & R.H. DeFran. 1993. The behaviour and feeding ecology of the Pacific coast bottlenose dolphin, *Tursiops Truncatus*. *Aquat. Mamm.*, 19: 127-142.
- Hernández-Trujillo, S., G. Esqueda-Escárcega, J.R. Hernández-Alfonso & R. Pacheco-Chávez. 2010. Daily cycle of zooplankton abundance in Magdalena Bay, B.C.S. Mexico. *Rev. Mex. Biodiv.*, 81: 913-920.
- Heymans, J.J., R.E. Ulanowicz & C. Bondavalli. 2002. Network analysis of the south Florida Ever-glades graminoid marshes and comparison with nearby cypress ecosystems. *Ecol. Model.*, 149: 5-23.
- Jackson, J.B., C.M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S. Lenihan, J.M. Pondolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner & R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-637.
- Koch, V., W.J. Nichols & L.B. Brooks. 2007. Population ecology of the green/black turtle (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, Mexico. *Mar. Biol.*, 153(1): 35-46.
- Ladin, Z.S. 2010. Bioenergetics and food use of wintering and staging Atlantic brant. MS Thesis, University of Delaware, 85 pp.
- Leaf, R., L. Rogers-Bennett, Y. Jiao. 2004. A size-based egg-perrecruit model and parameter sensitivity analysis of red abalone, *Haliotis rufescens*, in northern California. [[http://filebox.vt.edu/users/rleaf/Robert\\_Leaf\\_files/EPR\\_Poster.pdf](http://filebox.vt.edu/users/rleaf/Robert_Leaf_files/EPR_Poster.pdf)]. Reviewed: 4 July 2011.
- Leontief, W.W. 1951. The structure of American economy, 1919-1939: an empirical application of equilibrium analysis. Oxford University Press, New York, 264 pp.
- Lercari-Berniere, D. 2006. Manejo de los recursos del ecosistema del norte del Golfo de California, integrando explotación y conservación. Tesis Doctorado en Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 198 pp.
- Libralato, S., V. Christensen & D. Pauly. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Model.*, 195: 153-171.
- Libralato, S., R. Pastres, F. Pranovi, S. Raicevich A. Granzotto O. Giovanardi & P. Torricelli. 2002. Comparison between the energy flow networks of two habitats in the Venice Lagoon. *PSZNI Mar. Ecol.*, 23: 228-236.
- Lin, H.J., K.T. Shao, H.L. Hsieh, W.T. Lo & X.X. Dai. 2009. The effects of system-scale removal of oyster-culture racks from Tapong Bay, southwestern Taiwan: model exploration and comparison with field observations. *ICES J. Mar. Sci.*, 66: 797-810.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- López-Castro, M.C., V. Koch, A. Mariscal-Loza & W.J. Nichols. 2010. Long-term monitoring of black turtles *Chelonia mydas* at coastal foraging areas off the Baja California Peninsula. *Endanger. Species Res.*, 11: 35-45.
- Lopez-Calderon, J., R. Riosmena-Rodríguez, J.M. Rodríguez-Baron, J. Carrión-Cortez, J. Torre, A. Meling-López, G. Hinojosa-Arango, G. Hernández-Carmona & J. García-Hernández. 2010. Outstanding appearance of *Ruppia maritima* along Baja California Sur, México and its influence in trophic networks. *Mar. Biodivers.*, 40(4): 293-300.
- López-Mendilaharsu, M., C.F.D. Rocha, A. Domingo, B.P. Wallace & P. Miller. 2008. Prolonged deep dives by the leatherback turtle *Dermochelys coriacea*, pushing their aerobic dive limits. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, Biodiversity Records, 6274: 1-3.
- López-Sandoval, D.C., J.R. Lara-Lara, & S. Alvarez-Borrego. 2009. Phytoplankton production by remote sensing in the region off Cabo Corrientes, Mexico. *Hidrobiológica*, 19(3): 185-192.
- Lorenzen, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *J. Fish Biol.*, 49: 627-647.

- Lotze, H.K., H.S. Lenihan, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R.G. Cooke, M.C. Kay, S.M. Kidwell, X. Kirby, C.H. Peterson & J.B.C. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312: 1806-1809.
- Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Díaz. 2000. Recapitulación. BACs: Centros de actividad biológica del Pacífico Mexicano. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC. y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, pp. 357-367.
- McCann, K., A. Hastings & G.R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- MacNair, L.S., M.L. Domeier & C.S.Y. Chun. 2001. Age, growth, and mortality of California halibut, *Paralichthys californicus*, along southern and central California. *Fish. Bull.*, 99: 588-600.
- Mangel, M. & P. Levin. 2005. Regime, phase and paradigm shifts: making community ecology the basic science for fisheries. *Philos. T. Roy. Soc. B*, 360: 95-105.
- Mangels, K.F. & T. Gerrodette. 1994. Report of cetacean sightings during a marine mammal survey in the eastern Pacific Ocean and the Gulf of California aboard the NOAA ships McArthur and David Starr Jordan July 28 - November 6, 1993. U.S. Depart. Comm. NOAA Tech. Mem., NMFS-SWFSC-221, 88 pp.
- Manickchand-Heileman, S., F. Arreguín-Sánchez, A. Lara-Dominguez & L.A. Soto. 1998. Energy flow and network analysis of the Terminos Lagoon, SW gulf of Mexico. *J. Fish Biol.*, 53: 179-197.
- Mantelatto, F.L.M. & R.A. Christofolefetti. 2001. Natural feeding activity of the crab *Callinectes ornatus* (Portunidae) in Ubatuba Bay (São Paulo, Brazil): influence of season, sex, size and molt stage. *Mar. Biol.*, 138: 585-594.
- Martínez-Muñoz, M.A. & A.A. Ortega-Salas. 2010. Growth and mortality of the fish *Citharichthys xanthostigma* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) off the western coast of Baja California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 58(2): 689-705.
- Mason, D.D., P.S. Barboza & D.H. Ward. 2007. Mass dynamics of wintering Pacific black brant: body, adipose tissue, organ, and muscle masses vary with location. *Can. J. Zool.*, 85: 728-736.
- May, R.M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 67(5): 1115-1126.
- Mead, J.G. & C.W. Potter. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States. In: S. Leatherwood & R.R. Reeves (eds.). *The bottlenose dolphin*. Academic Press, New York, pp. 165-195.
- Mendoza-Carranza, M. & J. Rosales-Casian. 2000. The feeding habits of spotted sand bass (*Paralabrax maculatofasciatus*) in Punta Banda Estuary, Ensenada, Baja California, Mexico. *CalCOFI Rep.*, 41: 194-200.
- Mendoza-Carranza, M. & J.A. Rosales-Casian. 2002. Feeding ecology of juvenile kelp bass (*Paralabrax clathratus*) and barred sand bass (*P. nebulifer*) in Punta Banda Estuary, Baja California, Mexico. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 101(3): 103-117.
- Megrey, B.A., J.S. Link, G.L. Hunt Jr. & E. Moksness. 2009. Comparative marine ecosystem analysis: applications, opportunities, and lessons learned. *Prog. Oceanogr.*, 81: 2-9.
- Milessi, A.C., C. Danilo, R.G. Laura, J.S. Daniel & L. Rodríguez-Gallego. 2010. Trophic mass-balance model of a subtropical coastal lagoon, including a comparison with a stable isotope analysis of the food-web. *Ecol. Model.*, 221: 2859-2869.
- Miller, E.F., C.T. Mitchell, D.J. Pondella II & S. Goldberg. 2011. Life history parameters of common marine fish subject to entrainment. California Energy Commission, PIER Energy-Related Environmental Research Program. CEC-500-2011-008, 56 pp. Available from: <http://www.energy.ca.gov/2011publications/CEC-500-2011-008/CEC-500-2011-008.pdf>.
- Morales-Zárate, M.V., S.E. Lluch-Cota, E. Serviere-Zaragoza & S. Guzmán del Prío. 2011. Modeling an exploited rocky coastal ecosystem: bahía Tortugas, Mexico. *Ecol. Model.*, 222: 1185-1191.
- Moreno-Sánchez, X.G. 2004. Estructura comunitaria e interrelaciones tróficas de los peces de Bahía Almejas Baja California Sur, México. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 97 pp.
- Morgan, L., S. Maxwell, F. Tsao, T.A.C. Wilkinson & M. Etnoyer. 2005. Áreas prioritarias marinas para la conservación: Baja California al Mar de Béring. Comisión para la Cooperación Ambiental y Marine, Conservation Biology Institute, Montreal, 136 pp.
- Muxagata, E. & J.A. Williams. 2011. Larval body size-mass relationships of barnacles common to the English Channel coast of the U.K. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 91(1): 181-189.
- Navarro-González, J.A., J. Bohórquez-Herrera, A.F. Navia & V.H. Cruz-Escalona. 2012. Diet composition

- of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, Mexico. *Cienc. Mar.*, 38(2): 347-362.
- Navia, A.F., E. Cortés, F. Jordán, V.H. Cruz-Escalona & P.A. Mejía-Falla. 2012. Changes to marine trophic networks caused by fishing. In: A. Mahamane (ed.). *Ecosystem book 1*. Intech Open Access Publisher, Rijeka, pp. 417-452.
- Nichols, M.M. & J.D. Boon. 1994. Sediment transport processes in coastal lagoons. In: B. Kjerfve (ed.). *Coastal lagoon processes*. Elsevier, Amsterdam, pp. 157-209.
- Nielsen, S. & R. Ulanowicz. 2000. On the consistency between thermodynamical and network approaches to ecosystems. *Ecol. Model.*, 132: 23-31.
- Nienhuis, G.H. & R. Guerrero-Caballero. 1985. A quantitative analysis of annual phytoplankton cycle of the Magdalena lagoon complex Mexico. *J. Plankton Res.*, 7(4): 427-441.
- Norton, J., D. McLain, R. Brainard & D. Husby. 1985. The 1982-83 El Niño event off Baja and Alta California and its ocean climate context. In: W.S. Wooster & D.L. Fluharty (eds.). *El Niño north. Niño effects in the eastern Subarctic Pacific Ocean*. Seattle WA (USA). Washington Sea Grant Program, University of Washington, Washington, pp. 44-72.
- Odum, W.E. 1971. Pathways of energy flow in a south Florida estuary. *Sea Grant Program Tech. Bull.*, 7: 1-162.
- Odum, W.E. & E.J. Heald. 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. In: L.E. Cronin (ed.). *Estuarine research*. Academic Press, New York, pp. 265-286.
- Paine, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75.
- Palomares-García, R. & J. Gómez-Gutiérrez. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico during El Niño 1983-84. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 43: 583-595.
- Parrish, R., C.S. Nelson & A. Bakun. 1981. Transport mechanism and reproductive success of fishes in the California Current. *Biol. Oceanogr.*, 1(2): 175-203.
- Pauly, D., M.L. Soriano-Bartz & M.L.D. Palomares. 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. In: V. Christensen & D. Pauly (eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conference Proceedings, 26: 1-13.
- Pimm, S.L., J.H. Lawton & J.E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- Plagányi, É.E. 2007. Models for an ecosystem approach to fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 477: 108 pp.
- Plummer, K.M., E.E. DeMartini & D.A. Roberts. 1983. The feeding habits and distribution of juvenile-small adult California halibut (*Paralichthys californicus*) in coastal waters off northern San Diego County. *Cal. Coop. Ocean. Fish., Invest. Rep.*, 24: 194-201.
- Pérez-España, H., L.G. Abarca-Arenas & M.L. Jiménez-Badillo. 2006. Is fishing-down trophic web a generalized phenomenon? The case of Mexican fisheries. *Fish. Res.*, 79: 349-352.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. I: the Ecopath model and its application to French frigate shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Pondella II, D.J., L.G. Allen, J.A. Rosales-Casian & T.E. Hovey. 2001. Demographic parameters of golden spotted rock bass *Paralabrax auroguttatus* from the northern Gulf of California. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 130: 686-691.
- Pondella II, D.J., J.T. Froeschke, L.S. Wetmore, E.F. Miller, C.F. Valle & L. Medeiros. 2008. Demographic parameters of yellowfin croaker, *Umbrina roncadore* (Perciformes: Sciaenidae), from the Southern California Bight. *Pac. Sci.*, 62(4): 555-568.
- Power, M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco & P.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46: 609-620.
- Proulx, S.R., D.E.L. Promislow & P.C. Phillips. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 20(6): 345-353.
- Ramos-Cruz, S., B. Sánchez-Meraz, F. Carrasco-Ayusco & P. Cervantes-Hernández. 2006. Estimación de la tasa de mortalidad natural de *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1990) y *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1993) en la zona costera del Golfo de Tehuantepec, México. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 41(2): 221-229.
- Ramírez-Luna, V., A.F. Navia & E.A. Rubio. 2008. Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. *Pan. Am. J. Aquat. Sci.*, 3: 361-372.
- Reeve, M.R., H.R. Skjoldal & R. Harris. 1995. Zooplankton production: introduction. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 261-262.
- Reeves, R.R. & E. Mitchell. 1988. History of whaling in and near North Carolina. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 65: 28 pp.
- Riede, J.O., B.C. Rall, C. Banasek-Richter, S.A. Navarrete, E.A. Wieters, M.C. Emmerson, U. Jacob & U. Brose. 2010. Scaling of food-web properties with diversity and complexity across ecosystems. In:

- G. Woodward (ed.). Advances in ecological research. Academic Press, Burlington, pp. 139-170.
- Rivera-Velázquez, G., L.A. Soto, I.H. Salgado-Ugarte & E.J. Naranjo. 2008. Growth, mortality and migratory pattern of white shrimp (*Litopenaeus vannamei*, Crustacea, Penaeidae) in the Carretas-Pereyra coastal lagoon system, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 56(2): 523-533.
- Rizo Díaz-Barriga, L.E. 1994. Metabolismo rutinario de la langostilla *Pleuroncodes planipes* en relación a la distribución y abundancia en la costa occidental de Baja California Sur. M.Sc. Thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas/Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 75 pp.
- Rodríguez-Barón, J.M. 2010. Afinidad trófica a zonas de alimentación de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 92 pp.
- Rodríguez, L. & R. Bahamonde. 1986. Contribución al conocimiento de *Munida subrugosa* (White, 1847) de la XII Región, Chile. In: P. Arana (ed.). La Pesca en Chile. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, pp. 283-296.
- Rogers-Bennett, L., D.W. Rogers & S.A. Schultz. 2007. Modeling growth and mortality of red abalone (*Haliotis rufescens*) in northern California. *J. Shellfish Res.*, 26(3): 719-727.
- Ruiz-Luna, A. & J. Acosta-Velázquez. 2009. Criterios para la selección del sitio de manglar Bahía Magdalena. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F., pp. 127-141.
- Rutledge, R.W., B.L. Basore & R.J. Mullholand. 1976. Ecological stability: an information theory viewpoint. *J. Theor. Biol.*, 57: 355-371.
- Salcido-Guevara, L.A. 2006. Estructura y flujos de biomasa en un ecosistema bentónico explotado en el sur de Sinaloa, México. Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 84 pp.
- Santamaría-Gallegos, N.A., E. Félix-Pico, J.L. Sánchez-Lizaso & R. Riosmena-Rodríguez. 2007. Ecología de la fanerógama *Zostera marina* en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas. In: R. Funes-Rodríguez, J. Gómez-Gutiérrez & R. Palomares-García (eds.). Estudios ecológicos en Bahía Magdalena. Gobierno del Estado de Baja California Sur, Secretaría de Turismo de Baja California Sur, Fondo para la Protección de los Recursos Marinos de Baja California Sur, Instituto Politécnico Nacional, CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México. pp. 101-112.
- Schamber, J.L., J.S. Sedinger, D.H. Ward & K.R. Hagmeier. 2007. Latitudinal variation in population structure of wintering Pacific black brant. *J. Field Ornithol.*, 78: 74-82.
- Schweers, T., M. Wolff, V. Koch & F. Sinsal-Duarte. 2006. Population dynamics of *Megapitaria squalida* (Bivalvia: Veneridae) at Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico. *Rev. Biol. Trop.*, 54: 1003-1017.
- Scotti, M., C. Bondavalli, A. Bodini & S. Allesina. 2009. Using trophic hierarchy to understand food web structure. *Oikos*, 118: 1695-1702.
- Seminoff, J.A., A. Resendiz, W.J. Nichols & T.T. Jones. 2002a. Growth rates of wild green turtles (*Chelonia mydas*) at a temperate foraging area in the Gulf of California, Mexico. *Copeia*, 2002 (3): 610-617.
- Seminoff, J.A., A. Resendiz & W.J. Nichols. 2002b. Diet of east Pacific green turtles (*Chelonia mydas*) in the central Gulf of California. *J. Herpetol.*, 36: 447-453.
- Senko, J., M.C., López-Castro, V. Koch & W.J. Nichols. 2010. Immature East Pacific green turtle (*Chelonia mydas*) use multiple foraging areas off the Pacific Coast of Baja California Sur, Mexico: first evidence from mark-recapture data. *Pac. Sci.*, 64: 125-130.
- Serviere-Zaragoza, E., D. Gómez-López & G. Ponce-Díaz. 1998. The natural diet of the green abalone (*Haliotis fulgens* Philippi) in the southern part of its range, Baja California Sur, Mexico, assessed by an analysis of gut contents. *J. Shellfish Res.*, 17(3): 777-782.
- Sfriso, A. & A. Marcomini. 1997. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part I. Coupling with physico-chemical parameters and nutrient concentrations in waters. *Mar. Environ. Res.*, 44: 351-375.
- Sfriso, A., A. Marcomini, B. Pavoni & A.A. Orío. 1993. Species composition, biomass, and net primary production in shallow coastal waters: the Venice Lagoon. *Biores. Technol.*, 44: 235-250.
- Shane, S.H. 1990. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida, In: S. Leatherwood & R.R. Reeves (eds.). The bottlenose dolphin. Academic Press San Diego, pp. 245-265.
- Sigurjónsson, J. & G.A. Víkingsson. 1997. Seasonal Abundance of and estimated food consumption by cetaceans in Icelandic and adjacent waters. *J. Northw. Atlant. Fish. Sci.*, 22: 271-287.
- Smith, W.D., G.M. Cailliet, E. Cortés. 2008. Demography and elasticity of the diamond stingray, *Dasyatis dipterura*: parameter uncertainty and

- resilience to fishing pressure. *Mar. Freshw. Res.*, 59: 575-586.
- Ulanowicz, R.E. 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York, 203 pp.
- Ulanowicz, R.E. 2004. A synopsis of quantitative methods for ecological network analysis. *Comput. Biol. Chem.*, 28(5-6): 321-339.
- Ulanowicz, R.E. & C.J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5: 7-16.
- Valadez-González, C. 2000. Hábitos alimentarios de las rayas (Chondrichthyes: Rajiformes) capturadas en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. Septiembre de 1997 a agosto de 1998. Tesis de Maestría, Universidad de Colima, Colima, 114 pp.
- Valadez-González, C. 2007. Distribución, abundancia y alimentación de las rayas bentónicas de la costa de Jalisco y Colima, México. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, 119 pp.
- Valadez-González, C., B. Aguilar & S. Hernández. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urobatis halleri* (Cooper 1863) (Chondrichthyes: Urolophidae) capturada en la plataforma continental de Jalisco y Colima, México. *Cienc. Mar.*, 27: 91-104.
- Vega-Velázquez, A., E. Treviño, C. Castro-Aguirre, A. Del Valle-Martínez & R. Ayala-Murillo. 2008. Indicadores del estado de la pesquería de langostas espinosas (*Panulirus* spp.) de Baja California Sur durante las temporadas 2006/07-2007/08. In: Anónimo (ed.). Catorceavo taller regional de investigación y manejo de langostas espinosas del noroeste de México. Instituto Nacional de la Pesca/Centro Regional de Investigaciones Pesqueras La Paz, La Paz, Baja California Sur, México, pp. 22-24.
- Ward, D.H., E.A. Rexstad, J.S. Sedinger, M.S. Lindberg & N.K. Dawe. 1997. Seasonal and annual survival of adult Pacific brant. *J. Wildlife Manage.*, 61: 773-781.
- Wootton, J.T. 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecol. Monogr.*, 67(1): 45-64.
- Wootton, J.T. & M. Emmerson. 2005. Measurement of interaction strength in nature. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 36: 419-444.
- Worm, B. & R.A. Myers. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology*, 84: 162-173.
- Zetina-Rejón, M.J., F. Arreguín-Sánchez & E.A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57: 1-13.
- Zetina-Rejón, M.J., F. Arreguín-Sánchez & E.A. Chávez. 2004. Exploration of harvesting strategies for the management of a Mexican coastal lagoon fishery. *Ecol. Model.*, 172: 361-372.
- Zuria-Jordán, I., S. Alvarez-Borrego, E. Santamaría-del-Ángel & F. Müller-Karger. 1995. Estimación de la biomasa fitoplanctónica, derivada de datos de satélite, frente a Baja California Sur. *Cien. Mar.*, 21: 265-280.

Received: 23 May 2012; Accepted: 13 June 2013

**Anexo 1.** Fuentes de información para los parámetros de entrada del modelo de balance de biomazas ECOPATH de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México para el periodo 1990-2000.

Grupo Funcional	Parámetro	Fuente
Ballena gris ( <i>Eschrichtius robustus</i> )	B	Mangels & Gerrodette (1992); Barlow & Forney (2007).
	P/B	Guénette & Diallo (2004); Field <i>et al.</i> (2006).
	Q/B	Sigurjonsson & Vikingsson (1997); Field <i>et al.</i> (2006); Barlow <i>et al.</i> (2008).
	Diet	Reeves & Mitchell (1988); Caraveo-Patiño <i>et al.</i> (2007); Barlow <i>et al.</i> (2008).
Lobos marino de California ( <i>Zalophus californianus</i> )	B	Auriolos-Gambo (com. pers.).
	P/B	Field <i>et al.</i> (2006)
	Q/B	Auriolos <i>et al.</i> (2003); Field <i>et al.</i> (2006)
	Diet	Espinosa de los Reyes Ayala (2007).
Tursiones ( <i>Tursiops truncatus</i> , <i>Delphinus</i> spp.)	B	Brandt <i>et al.</i> (1990); Mangels & Gerrodette (1992); Díaz-López (2006a); Díaz-López & Bernal Shirai (2007).
	P/B	López & Bernal Shirai (2007).
	Q/B	Espinosa (1986); Culik (2010).
	Diet	Shane (1990); Cockcroft & Ross (1990); Culik (2010). Barros & Odell (1990); Mead & Potter (1990); Hanson & Defran (1993).
Ganso de collar amarillo ( <i>Branta bernicla nigricans</i> )	B	Derksen & Ward (1993); Conant & King (2006); Lercari-Berniere (2006); Schamber <i>et al.</i> (2007).
	P/B	Ward <i>et al.</i> (1997); Lercari-Berniere (2006); Mason <i>et al.</i> (2007); Landin (2010);
	Q/B	Ward <i>et al.</i> (1997); Lercari-Berniere (2006); Mason <i>et al.</i> (2007); Landin (2010);
	Diet	Derksen & Ward (1993); Ganter (2000); Davis & Deuel (2008); Landin (2010).



(Continuación)

Grupo Funcional	Parámetro	Fuente
Tortugas marinas ( <i>Chelonia mydas</i> )	B	Brooks (2005); Koch <i>et al.</i> (2007); López-Castro <i>et al.</i> (2010).
	P/B	Seminoff <i>et al.</i> (2002a); Koch <i>et al.</i> (2007).
	Q/B	Polovina (1984); Salcido-Guevara (2006).
	Diet	Seminoff <i>et al.</i> (2002b); López-Mendilaharsu <i>et al.</i> (2008); Senko <i>et al.</i> (2010); Rodríguez-Barón (2010).
Peces batoideos ( <i>Dasyatis</i> spp., <i>Urolophus</i> spp., <i>Urotrygon</i> spp.)	B	De la Cruz-Agüero <i>et al.</i> (1994); Gutiérrez-Sánchez, <i>et al.</i> (2007);
	P/B	Bizarro (2005); Smith <i>et al.</i> (2008); Lercari-Berniere (2006).
	Q/B	Valadez-González (2000, 2007); Valadez-González <i>et al.</i> (2001); Navarro-González <i>et al.</i> (2012).
	Diet	González <i>et al.</i> (2012).
Pleuronectiformes (Paralichthyidae, Bothidae, Pleuronectidae, Soleidae, Cynoglossidae)	B	De la Cruz-Agüero <i>et al.</i> (1994); Gutiérrez-Sánchez <i>et al.</i> (2007).
	P/B	MacNair <i>et al.</i> (2001); Martínez-Muñoz & Ortega-Salas (2010).
	Q/B	Lercari-Berniere (2006).
	Diet	Allen (1988); Plummer <i>et al.</i> (1983); De Martini & Allen (1984).
Gerreidae ( <i>Diapterus peruvianus</i> , <i>Eucinostomus dowii</i> , <i>E. entomelas</i> , <i>Gerres cinereus</i> )	B	De la Cruz-Agüero <i>et al.</i> (1994); Gutiérrez-Sánchez <i>et al.</i> (2007).
	P/B	Zetina-Rejón <i>et al.</i> (2004).
	Q/B	Zetina-Rejón <i>et al.</i> (2004).
	Diet	Moreno-Sánchez (2004); Ramírez-Luna <i>et al.</i> (2008).
Serranidae ( <i>Diplectrum labarum</i> , <i>D. microsoma</i> , <i>D. pacificum</i> , <i>Paralabrax maculatofasciatus</i> )	B	De la Cruz-Agüero <i>et al.</i> (1994); Gutiérrez-Sánchez <i>et al.</i> (2007).
	P/B	Allen <i>et al.</i> (1995); Pondella <i>et al.</i> (2001).
	Q/B	Lercari-Berniere (2006).
	Diet	Cruz-Escalona <i>et al.</i> (2000a); Bocanegra Castillo <i>et al.</i> (2002); Mendoza Carranza & Rosales-Casian (2000, 2002).
Sciaenidae ( <i>Bairdiella</i> spp., <i>Micropogonia</i> spp., <i>Menticirrhus</i> spp., <i>Roncador</i> spp., <i>Umbrina</i> spp.)	B	De la Cruz-Agüero <i>et al.</i> (1994); Gutiérrez-Sánchez <i>et al.</i> (2007).
	P/B	Pondella <i>et al.</i> (2008); Miller <i>et al.</i> (2011).
	Q/B	Zetina-Rejón <i>et al.</i> (2004).
	Diet	Cruz-Escalona <i>et al.</i> (2000b); Bocanegra Castillo <i>et al.</i> (2000); Ramírez-Luna <i>et al.</i> (2008).
Echinodermata ( <i>Isostichopus fuscus</i> , <i>Astropecten armatus</i> )	B	Guzmán del Prío (com. pers.).
	P/B*	Guzmán del Prío (com. pers.).
	Q/B	Guzmán del Prío (com. pers.).
	Diet	Guzmán del Prío (com. pers.).
Palinuridae ( <i>Panulirus interruptus</i> , <i>P. inflatus</i> )	B	Vega-Velásquez <i>et al.</i> (2008).
	P/B*	Ayala <i>et al.</i> (1988); Vega-Velásquez <i>et al.</i> (2008).
	Q/B	Díaz-Arredondo & Guzmán del Prío (1995).
	Diet	Castañeda-Fernández <i>et al.</i> (2005); Powell <i>et al.</i> (2006).
Galatheidae ( <i>Pleuroncondes planipes</i> )	B	Aurioles-Gamboa & Pérez-Flores (1997).
	P/B*	Rodríguez & Bahamonde (1986); Brey (1999); Alarcón <i>et al.</i> (2003).
	Q/B	Rizo Díaz-Barriga (1994).
	Diet	Aurioles-Gamboa Pérez-Flores (1997).
Peneidae ( <i>Fartantepenaeus californiensis</i> , <i>Litopenaeus stylirostris</i> )	B	Estimada por el modelo
	P/B*	Brey (1999); Ramos-Cruz <i>et al.</i> (2006); Rivera-Velázquez (2008).
	Q/B	Lercari-Berniere (2006).
	Diet	Lercari-Berniere (2006); Powell <i>et al.</i> (2006).
Otros crustáceos (Majidae, Parthenopidae, Grapsidae, Ocypodidae)	B	Estimada por el modelo.
	P/B*	Lorenzen (1996); Brey (1999); Fisher & Wolff (2006).
	Q/B	Lercari-Berniere (2006).
	Diet	Mantelatto & Christofollett (2001); Powell <i>et al.</i> (2006).
Haliotidae ( <i>Haliotis fulgens</i> , <i>H. corrugata</i> )	B	Guzmán del Prío <i>et al.</i> (2004).
	P/B*	Brey (1999); Guzmán del Prío <i>et al.</i> (2004); Leaf <i>et al.</i> (2004); Rogers-Bennett <i>et al.</i> (2007).
	Q/B	Guzmán del Prío (com. pers.).
	Diet	Serviere <i>et al.</i> (1998); Guzmán del Prío <i>et al.</i> (2003).
Invertebrados suprabentónicos (Amphipoda, Cumacea, Decapoda; Mysida)	B	Schweers <i>et al.</i> (2006).
	P/B*	Heip <i>et al.</i> (1982); Brey (1999); Petersen & Curtis Schweers <i>et al.</i> (2006).
	Q/B	Guzmán del Prío (com. pers.).
	Diet	Powell <i>et al.</i> (2006); Guzmán del Prío (com. pers.).

(Continuación)

Grupo Funcional	Parámetro	Fuente
Zooplankton ( <i>Acartia lilljeborgii</i> , <i>A. clausi</i> , <i>Paracalanus parvus</i> , <i>Calanus pacificus</i> , <i>Corycaeus</i> spp., <i>Oithona</i> spp., <i>Euterpina acutifrons</i> )	B P/B* Q/B Diet	Palomares-García & Gómez-Gutiérrez (1996); Gómez-Gutiérrez <i>et al.</i> (2001); Hernández-Trujillo <i>et al.</i> (2010). Reeve <i>et al.</i> (1995); Gómez-Gutiérrez <i>et al.</i> (1996); Brey (1999); Muxagata <i>et al.</i> (2011). Lercari-Berniere (2006). Feigenbaum (1979, 1982, 1991); Feigenbaum & Reeve (1977); Feigenbaum & Maris (1984).
Chlorophyta (Ulvaceae, Codiaceae)	B P/B	Dawson & Abbott (1978); Rodríguez-Barón (2010). Sfriso <i>et al.</i> (1993); Gao & McKinley (1994); Sfriso & Marcomini (1997).
Phaeophyta (Dictyotaceae)	B P/B	Dawson & Abbott (1978); Rodríguez-Barón (2010) Gao & McKinley (1994); Sfriso & Marcomini (1997)
Rhodophyta (Corallinaceae Rhodomelaceae, Ceramiaceae)	B P/B	Dawson & Abbott (1978); Rodríguez-Barón (2010); Gao & McKinley (1994); Sfriso & Marcomini (1997); Delgadillo-Garzón y Neumark (2008); Nelson <i>et al.</i> (2009);
Fanerógamas marinas ( <i>Zostera marina</i> , <i>Ruppia maritima</i> )	B P/B	Santamaría-Gallegos <i>et al.</i> (2007); Lopez-Calderon <i>et al.</i> (2010); Cabello-Pasini <i>et al.</i> (2007)
Fitobentos ( <i>Chaetoceros</i> spp., <i>Rhizosolenia</i> spp., <i>Coscinodiscus</i> spp., Chrysophyceae, entre otras)	B P/B	Zuria-Jordan <i>et al.</i> (1995); Cervantes-Duarte <i>et al.</i> (2010) Gaxiola-Castro & Álvarez-Borrego (1986); López-Sandoval <i>et al.</i> (2009)
Detritos	B	Estimada por el modelo

\*  $\log P/B = 8.256 - 2.226 \log W - 2432.055(1/T + 273) + 0.239(1/Z) + 0.241(DE-Subt) + 0.203(DL In-Epi) + 0.242(DL ME) - 0.287(DT M) - 0.203(DT P) - 0.128(DT C) - 0.457(DT E) - 0.116(DH L)$ . B: biomasa anual promedio; W: peso promedio individual; Wmax: peso individual máximo; T: temperatura anual promedio (°C); Z: profundidad en m. Las siguientes variables del modelo empírico son cualitativas (0,1) variables: DE-Subt: especies submareales; DL In-Epi: especies infauna-epifauna; DL ME: fauna móvil; DT M: Mollusca; DT P: Polychaeta; DT C: Crustacea; DT E: Echinodermata; DH L: hábitat (Brey, 1999).