



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SINALOA
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR



MAESTRÍA EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS

**“IMPACTO DE LA PESCA DE PELÁGICOS MENORES EN
EL ECOSISTEMA DEL GOLFO DE ULLOA, MÉXICO”.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS
EN EL ÁREA DE APROVECHAMIENTO SUSTENTABLE DE RECURSOS
PESQUEROS**

PRESENTA:

L.B.P. JOSÉ IGNACIO BELTRÁN LIZÁRRAGA

DIRECTOR DE TESIS:

**DR. LUIS ANTONIO SALCIDO GUEVARA
DR. CONCEPCIÓN ENCISO ENCISO**

MAZATLÁN, SINALOA, MÉXICO, ENERO DEL 2023.



Dirección General de Bibliotecas
Ciudad Universitaria
Av. de las Américas y Blvd. Universitarios
C. P. 80010 Culiacán, Sinaloa, México.
Tel. (667) 713 78 32 y 712 50 57
dgbuas@uas.edu.mx

UAS-Dirección General de Bibliotecas

Repositorio Institucional Buelna

Restricciones de uso

Todo el material contenido en la presente tesis está protegido por la Ley Federal de Derechos de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

Queda prohibido la reproducción parcial o total de esta tesis. El uso de imágenes, tablas, gráficas, texto y demás material que sea objeto de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente correctamente mencionando al o los autores del presente estudio empírico. Cualquier uso distinto, como el lucro, reproducción, edición o modificación sin autorización expresa de quienes gozan de la propiedad intelectual, será perseguido y sancionado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor.

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial
Compartir Igual, 4.0 Internacional



RESUMEN

El Golfo de Ulloa es considerado un Centro de Actividad Biológica en el que habitan recursos pesqueros con relevancia ecológica como los pelágicos menores, representados por *Sardinops sagax* con un 83% de la captura total, por ello la importancia de conocer su función en el ecosistema en esta zona. Por lo anterior, esta investigación tiene como objetivo evaluar el impacto de la captura de pelágicos menores sobre la estructura, función, organización y productividad del ecosistema del Golfo de Ulloa, México; para ello se reconstruyó la red trófica para el periodo 2017-2018 utilizando el enfoque de Ecopath, el cual permite estimar la biomasa de una especie o grupos de especies, con base a sus relaciones depredador-presa; sus ecuaciones asumen un sistema en balance de masas, dado por los flujos de energía de cada grupo funcional (entradas=salidas). Se obtuvo un modelo de 40 grupos funcionales, mismo que tuvo una consistencia biológica y una certidumbre aceptable. El impacto trófico total de cada grupo funcional, con respecto a su nivel trófico, indicó que hay una mayor disponibilidad de alimento (presas), comparado con el nivel de depredación que existe. Las especies clave en función de su biomasa fueron los Tiburones, Zooplancton grande y Palinuridae, como fuente de alimento fueron el Fitoplancton, *Sardinops sagax*, Zooplancton chico, *Pleuroncodes planipes* y Clupeiformes. La organización y funcionamiento del ecosistema es cuantificado por la Ascendencia, que, junto con ciertos atributos del mismo, indicaron un nivel de crecimiento y desarrollo inmaduro, pero altamente resiliente ante perturbaciones externas. Los dos escenarios de cero pesca de los grupos Clupeiformes, *Scomber japonicus*, y *Sardinops sagax*, causaron cambios moderados de impacto positivo en la Ascendencia.

Palabras clave: *Sardinops sagax*, enfoque ecosistémico, red trófica, Ecopath y biomasa.

ABSTRACT

The Gulf of Ulloa is considered a Biological Action Center in which fishery resources with ecological relevance inhabit such as small pelagics, represented by *Sardinops sagax* with 83% of the total catch, thus the importance of knowing its role in the ecosystem in this area. Therefore, this investigation has as objective to evaluate the impact of the capture of small pelagics on the structure, function, organization and productivity of the ecosystem of the Gulf of Ulloa, Mexico; for this purpose, the food web was reconstructed for the period 2017-2018 using the Ecopath approach, which allows estimating the biomass of a species or groups of species, based on their predator-prey relationships; its equations assume a system in mass balance, given by the energy flows of each functional group (inputs=outputs). A model of 40 functional groups was obtained which had an acceptable biological consistency and certainty. The total trophic impact of each functional group, with respect to its trophic level, indicated that there is a greater availability of food (prey), compared to the level of predation that exists. The key species in terms of biomass were Sharks, large Zooplankton and Palinuridae, as food sources were Phytoplankton, *Sardinops sagax*, small Zooplankton, *Pleuroncodes planipes* and Clupeiformes. Ecosystem organization and functioning is quantified by Ascendancy, which, along with certain ecosystem attributes, indicated a level of growth and development that is immature, but highly resilient to external perturbations. The two zero fishing scenarios for the Clupeiformes groups, *Scomber japonicus*, and *Sardinops sagax*, caused moderate changes of positive impact on Ascendancy.

Key words: *Sardinops sagax*, ecosystemic approach, food web, Ecopath y biomass.

DEDICATORIA

Este trabajo se lo dedico desde lo más profundo de mi corazón, y de manera muy pero muy especial a mis **Padres:**

Ignacio Beltrán Navarro

María Magdalena Lizárraga Padilla

Por su apoyo incondicional e incomparable que un hijo pueda recibir de parte de sus padres durante toda mi vida, pero sobre todo durante mi formación profesional, que fue un camino difícil pero no imposible de llegar a la meta que es concluir mi **Maestría en Ciencias en Recursos Acuáticos**, que me han guiado, aconsejado, siempre por el camino del bien y por supuesto de antemano espero seguir contando con su amor, cariño, paciencia, comprensión y sean mis guías por siempre. **Gracias**, los quiero mucho.

Claro también este trabajo se lo dedico a mis **Hermanos:**

Juan Manuel Beltrán Lizárraga

Yuvania Magdalena Beltrán Lizárraga

Por su amor, cariño, afecto que muestran hacia mi persona día con día, por los grandes momentos compartidos de felicidad, risas, enojos, que suelen tener todas las familias en esta vida y espero de todo corazón que ustedes también al igual que yo concluyan una carrera universitaria próximamente. **Gracias**, los quiero mucho.

Y por supuesto, al **amor** de mi vida, **Lupita Salomón**, te agradezco enormemente por tu apoyo incondicional durante el transcurso de mi maestría, por tu confianza, paciencia, verdadero amor y fé que tienes en mí para asegurar que tengo lo necesario para llegar a lo más alto. Ante mis ojos eres única e inigualable, siempre estás cuando te necesito, y por eso eres mi inspiración en todo lo que hago para llegar a la cima juntos, siempre te amaré.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Unidad Académica **Facultad de Ciencias del Mar** (FACIMAR), de la **Universidad Autónoma de Sinaloa** (UAS) por brindarme la oportunidad de continuar formándome profesionalmente en sus instalaciones como **Maestro en Ciencias** con énfasis en **Recursos Acuáticos**, a estas alturas la considero mi segunda casa. A los proyectos PROFAPI_A7_073 y Convenio DSA 511-6/17-7679 (Folio UAS-PTC-131). Al Proyecto “Pelágicos menores de Baja California”. A la Lic. Nerika Benítez Pardo por las dudas resueltas en cuanto a los trámites administrativos realizados durante mi **Maestría**.

Manifiesto mi total agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca cedida a **mi persona** con **número de registro 1081748**, misma que fue indispensable para la elaboración de la presente tesis.

Al **Dr. Luis Antonio Salcido Guevara** por su dirección en esta tesis, apoyo y paciencia para que yo pudiera cumplir satisfactoriamente esta investigación, a través de su gran profesionalismo para aportarme su invaluable conocimiento y sabiduría en esta rama que es la **Biología Pesquera**, enfocada al manejo de **Recursos Pesqueros**, por medio de la **Modelación de Ecosistemas Acuáticos**, siempre respondiéndome de manera genuina todas mis dudas para avanzar en mi trabajo, brindándome su tiempo, interés y sugerencias en mejora de la tesis. Doc sé que me quedo corto con mi agradecimiento hacia usted, pero gracias por ser una excelente persona conmigo durante este tiempo de conocerlo.

Al **Dr. Concepción Enciso Enciso** por su Co-dirección en esta tesis, recomendación absoluta para que yo pudiera ser aspirante e ingresar al **Programa de Maestría** de la Facultad de Ciencias del Mar, además de su accesibilidad para facilitarme de manera veraz y oportuna la información necesaria para el desarrollo de esta investigación, a través del **Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera** (CRIAP) con sede en Ensenada, Baja California, perteneciente al **Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura** (INAPESCA), ya que sin ella hubiese sido imposible culminar mi trabajo.

Al **Comité Tutorial** de esta tesis, conformado por el **Dr. Francisco Arreguín Sánchez**, la **Dra. Dana Isela Arizmendi Rodríguez** y la **Dra. Carmen Cristina Osuna Martínez**. Gracias infinitas por despejar mis dudas durante el proceso de elaboración de mi tesis, además les agradezco sus correcciones, sugerencias y comentarios muy acertados, que de forma constructiva enriquecieron positivamente la realización de un mejor trabajo, con mayor profesionalismo y rigor científico.

También un agradecimiento especial a la **Dra. Rebeca Sánchez Cárdenas**, por ser ella la primera que depositó su confianza en mí para la realización de una tesis, cuando yo en mis inicios como su tesista, desconocía completamente este mundo, por ende, tenía bastantes inseguridades en poder terminar mi tesis de licenciatura. De igual forma, agradezco infinitamente su recomendación absoluta para que yo pudiera ser aspirante e ingresar al **Programa de Maestría** de la Facultad de Ciencias del Mar, también por expresar con mucho esmero algunas de mis “cualidades” para realizar actividades encomendadas en el ámbito académico y afirmar con gran seguridad que culminaría con excelencia mi maestría.

Por supuesto que también a la **M. en C. María Maldonado Amparo**, por su conocimiento otorgado en cuanto a herramientas computacionales durante mi tesis de licenciatura, forjando en mí habilidades que sin lugar a dudas me fueron de gran utilidad para la elaboración de mi tesis de **Maestría**. También por su insistencia incesante, sobre todo en los muestreos sabatinos realizados en el campo pesquero Playa Norte, donde me decía que entrara al programa de maestría sí o sí, debido a que contaba con las aptitudes necesarias para hacerlo y algo más, esto fue un impulso y motivación que terminó de convencerme para entrar a dicho programa.

A mis compañeros de clases y de generación durante la **Maestría**, por los grandes momentos compartidos con ustedes durante las clases y fuera de ellas, y a todos mis compañeros de posgrado en general.

A mis compañeros del laboratorio de **Ecología de Pesquerías** de la Facultad de Ciencias del Mar; **Juan Coyac, María Maldonado, Eduardo Trasviña**, entre otros; por su motivación en la fabricación de esta tesis.

A mis **Tíos**:

Rufino García Guerra

Guadalupe Lizárraga Padilla

Por haberme abierto las puertas de su casa de manera muy solidaria, brindándome posada en su hogar durante seis años para poder realizar mi carrera profesional (licenciatura) lo cual me facilitó en gran parte poder finalizar mis estudios universitarios, y a pesar de ya no vivir en su casa, sigo contando con su apoyo, espero algún día poder compensarlos, **Muchas gracias**.

A todos aquellos que de alguna u otra manera, contribuyeron para hacer posible la elaboración de esta **Tesis**.

ÍNDICE

GLOSARIO	i
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABLAS	viii
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Golfo de Ulloa.....	1
1.2 Pelágicos menores	8
1.3 Enfoque ecosistémico	9
II. ANTECEDENTES	13
2.1 Pelágicos menores	13
2.2 Modelos tróficos Ecopath	17
III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	22
IV. HIPÓTESIS	23
V. OBJETIVOS	23
5.1 OBJETIVO GENERAL	23
5.2 OBJETIVOS PARTICULARES:	23
VI. MATERIALES Y MÉTODOS	24
6.1 Área de estudio	24
6.2 Origen de la información.....	25
6.3 Descripción del modelo trófico Ecopath	26
6.4 Grupos funcionales que componen el ecosistema.....	28
6.5 Delimitación del ecosistema	30
6.6 Definición de las flotas pesqueras.....	30
6.7 Parámetros de entrada	31
6.7.1 Biomasa (B_i)	31
6.7.2 Producción/biomasa (P/B) $_i$	33
6.7.3 Consumo/biomasa (Q/B) $_i$	35
6.7.4 Matriz de dietas.....	36
6.7.5 Capturas (Y_i).....	36

6.7.6 Eficiencia ecotrófica (EE _i).....	37
6.8 Indicadores de las interacciones tróficas entre los grupos funcionales	37
6.9 Índices de especies clave dentro del ecosistema	40
6.10 Atributos globales del ecosistema integrados en Ecopath	42
6.11 Índices de flujo del ecosistema incorporados en Ecopath	44
6.11.1 Ascendencia.....	44
6.11.2 Capacidad de desarrollo.....	45
6.11.3 Overhead.....	45
6.12 Agregación trófica del ecosistema	45
6.13 Impacto de la pesca de pelágicos menores en el ecosistema	46
6.14 Obtención del modelo trófico final de tipo “Ecopath”	47
VII. RESULTADOS	52
7.1 Grupos funcionales integrados en el modelo trófico	52
7.2 Construcción del modelo trófico.....	55
7.3 Concistencia biológica-ecológica del modelo trófico	71
7.4 Concistencia pesquera del modelo trófico	73
7.5 Definición de las flotas pesqueras.....	76
7.6 Modelo trófico Ecopath final	76
7.7 Propiedades tróficas de los grupos funcionales	83
7.8 Superposición de nicho trófico	85
7.9 Impactos tróficos mezclados.....	87
7.10 Impactos tróficos totales recibidos	90
7.11 Impactos tróficos totales ejercidos	91
7.12 Impacto trófico total correspondiente al nivel trófico.....	92
7.13 Especies clave en función de su biomasa (<i>Keystoneness</i>).....	93
7.14 Especies clave como fuente de alimento (SURF).....	94
7.15 Atributos tróficos globales del ecosistema	95
7.16 Agregación trófica del ecosistema	96
7.17 Impacto de la pesca de pelágicos menores sobre el ecosistema.....	98
7.18 Variabilidad de las biomásas totales para los pelágicos menores.....	102

VIII. DISCUSIONES	104
8.1 Construcción del modelo trófico.....	104
8.2 Consistencia biológica-ecológica y certidumbre del modelo trófico.....	107
8.3 Modelo trófico Ecopath	108
8.4 Impactos tróficos mezclados	111
8.5 Especies clave del ecosistema	113
8.6 Atributos del ecosistema.....	127
8.7 Índices de flujo del ecosistema	132
8.8 Agregación trófica del ecosistema.....	135
8.9 Impacto de la pesca de pelágicos menores sobre el ecosistema	136
IX. CONCLUSIONES	145
X. RECOMENDACIONES	148
XI. LITERATURA CITADA	149
XII. ANEXOS	205

GLOSARIO

Alimento no asimilado: Fracción de alimento desechado por el animal en forma de orina y heces (Christensen *et al.*, 2005).

Ascendencia: Se refiere al nivel de organización y funcionamiento del ecosistema; es decir, describe la magnitud de energía que fluye dentro del ecosistema, con el fin de cuantificar la cantidad de enlaces involucrados en la capacidad de auto-organización, hasta llegar a la etapa de completo desarrollo y madurez del mismo (Ulanowicz, 1986).

Asimilación: Material consumido que no es excretado, y que es utilizado para la producción (fabricación de tejido) y gasto metabólico (respiración; Christensen *et al.*, 2005).

Atributos del ecosistema: Indicadores con los que se puede conocer el nivel de organización, función, estructura y productividad del ecosistema (Odum, 1969).

Capacidad de desarrollo: Señala el límite superior de la ascendencia; el cual representa toda la capacidad del ecosistema para desarrollarse dentro de los límites del mismo (Ulanowicz, 1986).

Capturas o exportación: Actividad que ocasiona la muerte de especies acuáticas, a causa de su extracción a bordo de una embarcación, o el conjunto de organismos que es retenido por un arte de pesca (FAO, 2001).

Cascada trófica: En una interacción trófica depredador-depredador-presa, es el impacto positivo que recibe una presa, procedente de quién depreda a su depredador; por ejemplo, la biomasa de las presas puede aumentar si la biomasa de sus depredadores potenciales disminuye, a consecuencia de otros depredadores apicales (Salcido-Guevara, 2006).

Clímax: Etapa final de una sucesión ecológica, donde la producción es igual a la respiración, misma que se autoperpetúa en ausencia de perturbaciones externas (Odum y Barrett, 2006).

Control abajo-arriba (bottom-up): Escenario donde la energía (biomasa) de los niveles tróficos apicales depende de las especies de los niveles tróficos inferiores. Cabe destacar que la literatura contradice esta separación y resalta que ambos efectos logran presentarse de forma sincrónica y su importancia relativa varía con el sistema, tiempo y espacio (Polis y Strong, 1996).

Control arriba-abajo (top-down): Escenario donde la energía (biomasa) de los niveles tróficos inferiores depende de los efectos de los consumidores en los niveles tróficos apicales (Polis y Strong, 1996).

Depredación: Conexión de dos especies, donde una mata (depredador) y la otra sirve de alimento (presa; Odum y Barrett, 2006).

Eficiencia de transferencia: Energía que se transfiere de un nivel trófico al siguiente (Lindeman, 1942).

Eficiencia ecológica: Eficiencia con la que las especies depredan a sus presas, para convertirlas en biomasa ganada (Lindeman, 1942).

Especie clave: Grupo funcional o especie que tiene autoridad de dominio en la estructura y funcionamiento del ecosistema (Paine, 1969).

Especie objetivo: Recurso pesquero de interés comercial al que se dirige el esfuerzo pesquero (FAO, 2001).

Flujo a Detritus: Materia orgánica particulada que es producida por la descomposición de organismos muertos (Swift *et al.*, 1979).

Flujo de energía: Energía (biomasa) que se intercambia y disipa por medio de las conexiones de los niveles tróficos (compartimentos) distribuidos a lo largo de la red trófica del ecosistema (Christensen y Pauly, 1992).

Función ecológica: Papel que tienen las especies en el ecosistema y su desenvolvimiento intrínseco con las variables ambientales (Root, 1967).

Grupo funcional o compartimento: Especie o grupos de especies que constituyen una caja interconectada dentro de la red alimentaría, esto por compartir hábitos alimentarios semejantes, mismo taxón y hábitat, estar sujetos a conservación o fines comerciales (Christensen y Pauly, 1992).

Holístico: Enfoque encargado de estudiar el ecosistema acuático como un todo, y no solo por sus partes, con el fin de hacer un buen manejo de los recursos pesqueros que son explotados, basado en el mismo, para así lograr el desarrollo sostenible (Odum y Barrett, 2006).

Homeorresis: Tendencia de un sistema a mantener el flujo de energía en estado de balance pulsátil (Odum y Barrett, 2006).

Impacto trófico: Índice ecológico que cuantifica el impacto positivo o negativo causado por depredación como resultado de las interacciones tróficas (Salcido-Guevara, 2006).

Impacto: Acción antropogénica (pesca) ejercida por el hombre capaz de perturbar y modificar la estructura, organización, función y productividad de un ecosistema marino (Walters *et al.*, 1997).

Madurez: Etapa de desarrollo avanzado de un ecosistema, está vinculado con la sucesión ecológica, indicando la evolución del mismo, caracterizado por la máxima biomasa y por la proporción producción/respiración cercana a uno (Odum, 1969).

Magnitud de cambio: Modificación presentada en cualquier atributo del ecosistema, tales como los flujos totales, biomasa total, producción total, etcétera; en relación con su estado base, provocado por la presencia de una perturbación (Ulanowicz, 1986, *sensu* Odum, 1969).

Manejo: Uso de técnicas y métodos orientados al buen aprovechamiento de los recursos pesqueros de interés comercial, y que al mismo tiempo garanticen la protección y conservación de aquellas especies que están amenazadas; además del cuidado de su hábitat (FAO, 2001).

Otra exportación: Suma de las capturas de la pesquería más la migración de ciertas especies hacia ecosistemas circunvecinos; también se refiere a los flujos de biomasa utilizables que no son direccionados hacia alguno de los compartimentos incluidos, específicamente en el modelo de ecosistema (Christensen y Pauly, 1992).

Overhead: Indica la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia; es decir, muestra el potencial de reserva del ecosistema cuando se enfrenta a perturbaciones externas (Ulanowicz, 1986).

Pelágico: Zona donde la columna de agua se encuentra en la parte media del fondo oceánico, localizado sobre la plataforma continental, caracterizado por la gran concentración de diversidad biótica que habita las aguas superficiales, cuya profundidad máxima es de 200 m (Carissimo *et al.*, 2013).

Pesquería: Actividad por la cual se extraen recursos pesqueros, de una o más poblaciones de especies acuáticas, que puede entenderse como un elemento con propósitos ordenación y conservación, identificándose sobre la base de particularidades geográficas, científicas, técnicas, recreativas, socioeconómicas y por el método de captura (FAO, 2001).

Recursos pesqueros: Especies acuáticas o productos derivados de su explotación, por medio de capturas realizadas en el ecosistema acuático (FAO, 2001).

Red trófica o alimentaria: Representación abstracta de las relaciones alimentarias y de los flujos de energía entre las especies de un ecosistema (Salcido-Guevara, 2006).

Resistencia: Nivel de cambio de los atributos del ecosistema, al ser expuesto a una perturbación (Odum y Barrett, 2006).

Respiración: Energía disipada en los procesos metabólicos (Salcido-Guevara, 2006).

Sistema: Conjunto de elementos interdependientes que actúan internamente en un límite específico (Odum y Barrett, 2006).

Sucesión ecológica: Desarrollo del ecosistema en cuanto al cambio en la partición de energía, estructura por especies, y los procesos comunitarios en el tiempo (Salcido-Guevara, 2012, *sensu* Odum y Barrett, 2006).

Variabilidad: Nivel de cambio de los atributos del ecosistema a lo largo del tiempo (Odum, 1969).

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del Golfo de Ulloa, Baja California Sur, México.	25
Figura 2. Compartimento hipotético que indica como son los flujos de entrada y salida de energía para un grupo funcional desenvuelto en una red trófica marina construida con el programa Ecopath (Salcido-Guevara, 2012, <i>sensu</i> Christensen y Pauly, 1992).	28
Figura 3. Comparación de biomasa entre el modelo original (desbalanceado) y el modelo final (balanceado y optimizado). El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.	57
Figura 4. Descomposición trófica de la biomasa disponible por parte de los grupos funcionales y su respectivo nivel trófico, para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.	72
Figura 5. Tendencia de los valores de mortalidad por pesca y mortalidad natural, recopilados en la literatura, y los estimados por Ecopath, para los grupos funcionales explotados en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	73
Figura 6. Tendencia de los valores de la tasa de cosecha estimada con los datos de mortalidad por pesca y mortalidad natural, recopilados en la literatura, y los estimados por Ecopath, para los grupos funcionales explotados en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	74
Figura 7. Diagrama de los flujos de biomasa ($t \cdot km^2$), pertenecientes a los 40 grupos funcionales de la red trófica del ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Los compartimentos (círculos) representan la biomasa de los grupos funcionales expresada en logaritmo base 10.	82
Figura 8. Superposición de nicho trófico (traslape) de los grupos depredadores.	86
Figura 9. Impactos tróficos mezclados entre los grupos funcionales del ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Se agregan los impactos ejercidos por las flotas ribereña y sardinera.	89
Figura 10. Impacto trófico total recibido para cada grupo funcional en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México (barras); incluidas las flotas pesqueras. Se indica el nivel trófico de cada grupo impactado (círculos).	90
Figura 11. Impacto trófico total ejercido por cada grupo funcional en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México (barras); incluidas las flotas pesqueras. Se indica el nivel trófico de cada grupo impactador (círculos).	91
Figura 12. Relación entre el impacto trófico total (ITT) y el nivel trófico de cada grupo funcional (descartado el impacto por pesca) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	92
Figura 13. Índice de <i>Keystoneness</i> e impacto relativo total (los grupos en “negritas” señalan las especies que son consideradas “clave”) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	93

Figura 14. Proporción de biomasa de consumo e índice de SURF (la línea discontinua horizontal y vertical indica las especies que están por encima de los valores supuestos y son consideradas “presa clave”) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.....	94
Figura 15. Agregación de los flujos tróficos (Espina de Lindeman) por niveles tróficos discretos para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Dentro del compartimento; nivel trófico (letras y números romanos centrados); flujos totales (valor-superior-derecho-%); biomasa (valor-inferior-izquierdo); flecha horizontal-derecha, depredación (valor-arriba); eficiencia de transferencia (valor-debajo-%); flujo al Detritus (horizontal-izquierda-derecha-abajo); exportación debido a la pesca (vertical-arriba); respiración (vertical-abajo con dos líneas verticales pequeñas) flujos expresados en t*km ² *año.....	97
Figura 16. Comportamiento de los índices de flujo del ecosistema, bajo la influencia de dos escenarios diferentes de simulación de ausencia de pesca total de pelágicos menores, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	102
Figura 17. Variabilidad del nivel de fluctuación natural de las biomásas totales estimadas de manera independiente por modelos pesqueros (puntos negros), con respecto a las estimadas por el modelo Ecopath (puntos rojos), durante el periodo 1981-2021, para los grupos funcionales <i>Sardinops sagax</i> , Clupeiformes y <i>Scomber japonicus</i> , en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.....	103

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Captura total por especie en peso vivo ($t \cdot km^2$) de los grupos funcionales incluidos en el modelo trófico Ecopath, para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	29
Tabla II. Tasas aproximadas de consumo y eficiencia, para seis grandes grupos de especies Trites (2003).	49
Tabla III. Valores de incertidumbre asociados a los parámetros de entrada estimados para cada grupo funcional, para el cálculo del pedigrí del modelo trófico Ecopath en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	52
Tabla IV. Grupos funcionales conformados por familias (22) y especies (106) en el modelo trófico Ecopath, del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	54
Tabla V. Resultados obtenidos de las eficiencias ecotróficas (EE) calculadas con los parámetros de entrada iniciales, para el modelo trófico Ecopath, del ecosistema del Golfo de Ulloa, México. $EE > 1$ en el 38% de los grupos funcionales (15 desbalanceados), se incluyen las citas de donde se obtuvo la información.	56
Tabla VI. Datos y referencias utilizadas para la estimación de biomasa (B_i) para el modelo trófico Ecopath del ecosistema del Golfo de Ulloa México.	58
Tabla VII. Datos y referencias usadas en la estimación de producción/biomasa P/B.	61
Tabla VIII. Datos utilizados para la estimación de consumo/biomasa (Q/B).	63
Tabla IX. Referencias utilizadas para la estimación consumo/biomasa (Q/B).	64
Tabla X. Matriz de dietas elaborada inicialmente para la construcción del modelo trófico Ecopath del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	67
Tabla XI. Referencias utilizadas para la construcción de la matriz de dietas en el modelo trófico Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	70
Tabla XII. Nivel de certidumbre de los parámetros de entrada estimados (cálculo del pedigrí) para cada grupo funcional en el modelo trófico Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	75
Tabla XIII. Flotas pesqueras y porcentaje ejercido de las artes de pesca implementadas para la captura de los grupos funcionales sujetos a explotación pesquera, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	76
Tabla XIV. Parámetros de entrada del modelo trófico Ecopath balanceado y optimizado para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Incluida la captura incidental realizada por la flota sardinera.	78
Tabla XV. Matriz de dietas del modelo trófico Ecopath balanceado y optimizado para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	79
Tabla XVI. Parámetros de los grupos funcionales calculados con el modelo Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	84
Tabla XVII. Atributos globales para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	95
Tabla XVIII. Índices de flujo para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.	96

Tabla XIX. Impacto de la ausencia de la captura de pelágicos menores (*Clupeiformes*, *Scomber japonicus* y *Sardinops sagax*) en los atributos globales e índices de flujo del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.100

I. INTRODUCCIÓN

La ecología es la ciencia que pretende revelar la forma en que los organismos afectan y son afectados por el ambiente biótico o biocenosis entendiendo esta como el conjunto de organismos que componen un ecosistema, y el ambiente abiótico o biotopo que se refiere al ambiente fisicoquímico en el que interacciona la biocenosis de un ecosistema (Odum y Barret, 2005), y de esta manera precisar de qué modo estas interacciones determinan las clases y números de organismos que se encuentran en un determinado lugar y momento (Curtis *et al.*, 2008). Su objeto de estudio son los ecosistemas, estos pueden definirse como una aproximación sintética que inicia a partir de la existencia entre organismos que no se pueden comprender de forma aislada, por el contrario, se debe considerar la asociación entre las especies y su adaptación al ambiente (Salcido-Guevara, 2006). Ahí se puede encontrar una amplia diversidad biológica entre organismos vivos, en este caso marinos o de otros ecosistemas acuáticos, a su vez se incluye la diversidad intraespecífica, entre especies y de los ecosistemas; mismos que pueden llegar a ser maduros estabilizando lo que se mantiene por unidad de corriente de energía disponible, un grado máximo de biomasa (o alto contenido de información) y de función simbiótica entre organismos logrando un equilibrio entre los elementos bióticos y abióticos (Odum, 1972).

1.1 Golfo de Ulloa

El Golfo de Ulloa se encuentra dominado por la presencia de la Corriente de California y la influencia de surgencias estacionales que contribuyen a que tenga una alta productividad primaria, debido a las aguas del fondo marino que se mueven a la superficie y estas son ricas en nutrientes; también a lo largo de la costa ingresa una contracorriente que se desplaza hasta la región norte, provocando la entrada de masas de agua de origen tropical, principalmente en época de verano y otoño, lo cual da lugar a la afluencia de organismos provenientes de climas subtropicales y templados (Lynn y Simpson, 1987); también es un sistema complejo debido a la

presencia de corrientes marinas perturbadas por fenómenos oceanográficos a distintas escalas espaciales y temporales; es por ello que es considerado un Centro de Actividad Biológica (BAC's, por sus siglas en inglés), ya que, al brindar altas cantidades de fitoplancton, da entrada al incremento del zooplancton, para así fluir a lo largo de la red alimentaria hasta llegar a los niveles tróficos apicales; en contraste a este proceso es que las altas producciones alejadas de los BAC's, son característica distintiva que presenta el funcionamiento de un ecosistema exportador de energía "biomasa" (Arreguín-Sánchez, 2000).

Con esto, es fácil deducir que la pesca es la principal actividad por la cual 20,867 habitantes obtienen sus ingresos para sus hogares en las 26 comunidades costeras establecidas en esta región (Espinoza-Sauceda, 2021); siendo las principales pesquerías explotadas la de almeja generosa (*Panopea generosa* y *P. globosa*), camarón (*Penaeus* spp.) y sardina (*Sardinops sagax*) (Narchi *et al.*, 2018). En el Golfo de Ulloa, la pesca ribereña de pequeña escala o artesanal funge con gran importancia social como actividad generadora de empleos directos, misma que es multiespecífica, la forma en la que opera es mediante pescadores asociados por medio de cooperativas, que, gracias a los 664 permisos cedidos por el gobierno federal, tienen 245 productores del sector social y 233 del privado, operando un total de 1,805 embarcaciones. Con énfasis en el puerto Adolfo López Mateos laboran 26 permisionarios con el respaldo de 122 permisos; también por la cantidad de embarcaciones la pesca de escama es la más importante contabilizando un total de 117 pangas de 24 permisionarios, por lo que su importancia económica es vital para los asentamientos costeros, principalmente aquellos que cuentan con un nivel de marginación bastante alto, de tal manera que el desarrollo de la región es prioridad; el segundo lugar lo ocupa la pesca de camarón, con un total de 100 pangas de 19 permisionarios, seguida por el calamar, por último, la almeja catarina y tiburón. Por lo anterior, es que se explotan grandes volúmenes de captura de los recursos pesqueros disponibles en la zona, por ejemplo, en el año 2010 la captura total en peso vivo fue de 34,230 t la cual se aproximó a la cifra de 239 millones de pesos en

divisas; siendo la captura de calamar y almejas, las más altas con un valor total de 16,936 t y 12,290 t respectivamente, y a su vez representaron el 85% de la producción total, y un 57% de las ganancias; enseguida la pesca de langosta y camarón representaron un total del valor económico, entre el 11 y 14% respectivamente; por último, la pesca de escama (peces) representó el 4% y el tiburón-cazón el 3% del valor económico; es por ello que se requiere regular la pesca ribereña (Ramírez-Rodríguez *et al.*, 2010).

También, Valdez-Leyva (2012) señala que la producción media anual registrada en el Golfo de Ulloa fue de 5,766 t durante 1998 a 2009. Además, identificó a 46 familias capturadas: 26 de peces de escama, 11 de moluscos, seis de tiburones y rayas, y tres de crustáceos. Las familias destacadas en términos de su aportación en peso fueron: Serranidae (34.8%), Ommastrephidae (9.5%) y Sciaenidae (7.3%); en frecuencia de registro resaltaron Serranidae (16%) y Sciaenidae (15%); en valor total de la producción destacaron Palinuridae y Serranidae aportando 24% y 18% correspondientemente. Asimismo, Espinoza-Sauceda (2021) menciona que la pesquería de escama en años recientes ha presentado una producción promedio anual de 10,000 t con un valor económico a pie de playa cercano a los 80 millones de pesos, mismos que se convierten por encima de los 500 millones de pesos en la cadena productiva y actividades afines en el Golfo de Ulloa.

Cabe resaltar que en la pesca de escama destaca la especie *Paralabrax nebulifer* (Verdillo), debido a que cuenta con plan de manejo pesquero; referente a Baja California Sur, en 2017 se descargaron 3,319 t en peso desembarcado, mismas que representan un valor económico de 46,892,508.84 pesos en divisas; las artes de pesca utilizadas para la captura, son principalmente trampas y líneas de mano, pero también puede ser capturado incidentalmente por redes agalleras o de enmalle (DOF, 2021).

Por otra parte, Ramírez-Rodríguez *et al.* (2010) definieron el Golfo de Ulloa como área de refugio para proteger especies como *Caretta caretta* (tortuga caguama), debido a que se encuentra amenazada por la captura incidental ejercida por la actividad pesquera; asimismo, dicha área de refugio fue delimitada de acuerdo con los trabajos reportados por Seminoff *et al.* (2006) y Peckham *et al.* (2007), ambos enfocados a la distribución y alcance que tiene la flota ribereña en el área en cuestión, señalando que esta especie regularmente abarca un área de 15,378 km². También, Núñez-Rodríguez (2017) afirma que el gobierno de México a través de la Secretaría de Economía, cedió una concesión minera a una empresa de Estados Unidos llamada Odyssey Mirine Exploration (en México la filial es Exploraciones Oceánicas) en 2012, cuyo objetivo es encontrar tesoros marinos, en este caso en aguas pertenecientes al Golfo de Ulloa, por medio del proyecto llamado “Dragado de arenas fosfáticas negras en el yacimiento Don Diego”, el cual tiene como propósito extraer 350 millones de toneladas de arenas fosfáticas para la producción de fertilizantes durante 50 años, la preocupación de este asunto es que no se tomó en cuenta en lo absoluto a los lugareños de la región, mismos que dependen en su totalidad de la pesca, y actividades conexas; aunado a ello la Asociación Interamericana para la Defensa del Ambiente catalogó al Golfo de Ulloa como zona de importancia para el tránsito, alimentación y refugio de especies sujetas a conservación, tales como la ballena gris (*Eschrichtius robustus*), ballena azul (*Balaenoptera musculus*), ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y la tortuga caguama (*C. caretta*).

Cabe destacar que la SEMARNAT (2018) rechazó dicho proyecto citado anteriormente, debido a que este podía generar impactos ambientales irreversibles sobre la fauna y el hábitat de especies amenazadas o sujetas a protección y conservación tales como la ballena gris (*E. robustus*), jorobada (*M. novaeangliae*) y cachalote (*Kogia sima*); el delfín tornillo (*Stenella longirostris*), listado (*Stenella coeruleoalba*) y de risso (*Grampus griseus*); la orca (*Orcinus orca*); el lobo marino de California (*Zalophus californianus*); nueve especies de aves y cuatro especies de

tortugas marinas, de las cuales la tortuga amarilla *C. caretta* tiene su desove, nacimiento y su etapa juvenil en las costas de Japón, posteriormente se traslada hasta el Golfo de Ulloa, México y vive su etapa adulta; estas acciones, han sido respaldadas por otros países en pro a la mejora de buenas prácticas de manejo, que aseguren la conservación de las especies.

Otras acciones dirigidas a la protección de especies amenazadas y sujetas a la conservación en esta región, particularmente *C. caretta*, es que está declarada en veda permanente desde 1990 y está considerada como especie en peligro de extinción bajo la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 1990). También, se puede citar el proyecto llamado: Programa Integral de Ordenamiento Pesquero en el Golfo de Ulloa”, el cual contempló el periodo 2014-2018, siendo propuesto por la CONAPESCA, cuyo propósito es llevar a cabo un ordenamiento sistémico de la pesca ribereña, y a su vez, brinde las bases necesarias que permitan efectuar un manejo pesquero integrado, con el cual se perciban ingresos económicos mucho mayores, con el fin de garantizar la conservación de especies amenazadas, que al mismo tiempo no son objetivo de la pesca; esto para satisfacer las siguientes prioridades que son implementar medidas que eviten la captura incidental de *C. caretta* y demás especies protegidas, con las artes de pesca ribereña; y la otra es aclarar que la acción por pesca no es la única razón por la cual *C. caretta* muere; es por ello que se han planteado otras posibles razones por las que este espécimen presenta mortalidades, tales como la presencia de alguna sustancia tóxica o radioactiva, enfermedades ocasionadas por virus, bacterias, entre otros, que estén dañando a la población completa y por fenómenos ambientales, cambios en las corrientes oceánicas o presencia de florecimientos algales nocivos (SAGARPA, 2014).

Estas razones mencionadas anteriormente cobraron mayor fuerza debido a que Peckham *et al.* (2008) afirmaron que no existen antecedentes fehacientes que señalen causas alternativas de dichas mortalidades como por intoxicación, contaminación, enfermedad, estrés, etcétera, porque también se ha registrado el

arribo de cadáveres de aves y mamíferos marinos en el Golfo de Ulloa; además, Koch *et al.* (2013) señalaron que en 2013 se encontraron 594 cadáveres, la mayoría pertenecieron a *C. caretta* (62%), seguida por *C. mydas* (31%) en playas del área en cuestión, las causas de su muerte fueron desconocidas, porque solo alrededor del 1.8% del total de cadáveres encontrados contaban con rastros definidos de heridas ocasionadas por artes de pesca como anzuelos y marcas de red o signos de enredamiento con las redes, en el resto de cadáveres la causa de muerte fue desconocida, dado a la ausencia de marcas en su cuerpo, presencia de carroñeros o por putrefacción demasiado avanzada.

Por otro lado, fue publicado un acuerdo en el que se define como zona de refugio pesquero parcial-temporal, una parte de la superficie total de las aguas de jurisdicción federal pertenecientes al Golfo de Ulloa, con una extensión de 8,848.2 km², adyacentes a la parte central de la costa oeste, con vigencia por dos años, tal acuerdo propone medidas para disminuir la posible interconexión de la acción por pesca con tortugas marinas, una de las medidas consistió en implementar un Programa de Asistentes Técnicos (observadores a bordo), con el objetivo de supervisar las operaciones de la pesca artesanal a bordo de las embarcaciones y dirigir un monitoreo controlado de las capturas efectuadas por la flota ribereña, con énfasis en conocer el grado de interconexión con *C. caretta*, tales operaciones cubrieron alrededor del 40 al 80% de los viajes de pesca durante septiembre a diciembre de 2014, principalmente en la región sur y centro del área antes mencionada (DOF, 2015).

Luego de un par de años de haber obtenido resultados favorables con el Programa Integral de Ordenamiento Pesquero en el Golfo de Ulloa, se añadieron al acuerdo nuevas medidas orientadas a la reducción de las posibles interconexiones entre *C. caretta* y la actividad pesquera, de las que destacan por su importancia es que las redes de enmalle no operarán más allá de seis horas seguidas, dichas redes que tengan una luz de malla por encima de 15.2 cm, queda prohibo su uso durante todo el año; con esto se comprobó que la acción por pesca no es la causa detonante

de la mortalidad de esta especie, dado que en ningún año llegó la cantidad máxima de 90 ejemplares muertos a causa de la actividad pesquera de manera comprobada; por ende se reafirma el compromiso de mitigar el impacto de la captura incidental ejercido sobre esta tortuga, con el fin de realizar una aportación valiosa donde la pesca se mantenga como actividad sustentable (DOF, 2016). Al notar el progreso positivo de las acciones enfocadas a la protección de *C. caretta*, en 2018 se optó por extender la vigencia del Golfo de Ulloa como zona de refugio pesquero por cinco años (hasta 2023) en pro de los lineamientos complementarios que respalden la conservación de la especie, explotando de forma sostenible los recursos pesqueros de interés comercial presentes en la región, sin comprometer a las especies protegidas, por lo que actualmente no es necesario implementar algún cambio en las fronteras actuales de la zona de refugio pesquero (DOF, 2018).

Asimismo, en ese año (2018) se sostuvo una reunión de comité conformada por expertos para dar a conocer los avances obtenidos en la protección de especies marinas, principalmente *C. caretta* en el Golfo de Ulloa, mismos que afirmaron que se mejoró de forma trascendente en la recolección de información obtenida a partir de las cámaras instaladas en las embarcaciones de los pescadores ribereños, certificando que con este trabajo se cuenta con elementos técnico-científicos que otorguen registros fehacientes de la presencia incidental de tortugas, lo que aportará a que la actividad pesquera ejercida en esta zona de refugio sea de forma sostenible. De igual manera, especialistas reconocidos en el manejo y conservación de recursos marinos avalaron el progreso sustancial obtenido, en el que señalan que no se ha registrado un impacto significativo en dichas especies por parte de la pesca ribereña, ya que la incidentalidad presente es demasiado baja, por lo tanto sugirieron de forma concreta la extensión del monitoreo ligado a detallar la biomasa de ciertas especies particulares, además de los cambios que pudiesen presentarse en los registros de tortugas marinas (SADER, 2018).

1.2 Pelágicos menores

Los pelágicos menores llamados comúnmente sardinas, macarelas y anchovetas, son peces marinos que tienen un comportamiento con gran movilidad (migratorios), mismos que se caracterizan por tener un ciclo de vida corto, con longitudes totales promedio que oscilan entre los 10 y 40 cm, forman cardúmenes de gran tamaño, con distribución cosmopolita a lo largo y parte baja de la columna de agua en los océanos. Asimismo, cumplen una función importante en el medio marino debido a que son grandes consumidores de fitoplancton, y al mismo tiempo representan el alimento de organismos carnívoros tales como los peces, mamíferos marinos, aves, etcétera; además constituyen un ingreso de proteína de gran calidad para consumo humano, por ende representan una pesquería de suma importancia al ser el recurso pesquero con mayor uso para el ser humano, su disponibilidad se encuentra sumamente ligada a la alta variabilidad tales como un cambio climático de distinta magnitud temporal-espacial y casualmente a la presión por pesca efectuada sobre el mismo. Es por ello que se necesita contar con un enfoque que abarque todos los componentes participes, tales como el económico, social, biológico y por supuesto el ecológico; esto para incursionar en la implementación de medidas de manejo que incidan a sentar las bases para lograr la sostenibilidad en el manejo de la pesca de este recurso a largo plazo, dejando atrás el enfoque reduccionista “especies específicas” y dar lugar al enfoque holístico “manejo de especies a nivel de ecosistema” (DOF, 2019).

En México las capturas totales del complejo de pelágicos menores contribuyen un 40% (SAGARPA, 2009). El peso desembarcado de los pelágicos menores representa hasta el 50% de la captura nacional y poco menos del 10% del valor económico. El mayor aporte de captura en el noroeste de México, proviene principalmente de Sonora con el 65%, seguido de Sinaloa con 13.2%, Baja California con 12.1% y Baja California Sur con 9.7% (DOF, 2022). Asimismo, la pesquería de pelágicos en el 2017 generó 720,888 t, correspondiente al volumen de captura obtenido en su conjunto por Sonora, Baja California y Baja California, Sur; las cuales aportaron un total de 520 millones de pesos en divisas, esto

representó el 89% del total nacional. Referente a Baja California Sur, la pesquería de pelágicos menores correspondiente al litoral oeste, se efectúa en el Golfo de Ulloa y Bahía Magdalena, y es considerada como zona (A) conjunta; la captura de estos recursos particularmente en la zona de Bahía Magdalena, se colocó en tercer lugar a nivel nacional en el 2018, con un volumen de 107,165 t, mismas que representan un total de 89 millones de pesos en divisas, cabe señalar que la producción promedio de pelágicos para esta zona fue de 89,218 t durante el periodo 2012-2017 (Narchi *et al.*, 2018; SADER, 2018; Vallarta-Zárate *et al.*, 2020); con respecto a las capturas totales, con énfasis en *S. sagax*, en la zona mencionada anteriormente, estas tuvieron un aumento de 12,000 t en 1981-1982 a 47,500 t en 2002 (Gluyas-Millán *et al.*, 2003), cabe señalar que se presentó una disminución en las capturas asociadas a El Niño de 1997-1998, siendo el más intenso en la historia (Lluch-Cota *et al.*, 1999; Durazo y Baumgartner, 2002); donde las capturas descendieron a cifras menores a las 3,000 t (Quiñónez-Velázquez *et al.*, 2000), para posteriormente ascender y mantenerse en niveles promedio de 44,800 t, (Félix-Uraga *et al.*, 2002, 2003; Quiñónez-Velázquez *et al.*, 2005; Melo-Barrera *et al.*, 2010); actualmente en esta zona, el estatus de la pesquería es al rendimiento máximo sostenible (DOF, 2022).

1.3 Enfoque ecosistémico

El enfoque ecosistémico propuesto por la Convención sobre la Diversidad Biológica en 1995, donde inicialmente le llamaron “aproximación ecosistémica”, hace referencia a las tácticas a implementar en el manejo integrado de suelos, cuerpos de agua y recursos vivos que aseguren la subsistencia y el uso sostenible de manera equitativa, basándose principalmente en la ejecución del método científico para cubrir la mayoría de los niveles de organización biológica, mismos que cumplen funciones fundamentales y procesos relacionados con las interacciones interespecíficas e interecosistémicas. De los cuales destacan tres de los doce principios de este enfoque conocidos como “Principios de Malawi”, el primero menciona que una propiedad clave es la conservación de la estructura y

funcionamiento del ecosistema, el segundo enuncia que los ecosistemas deben ser administrados dentro de los límites de su funcionamiento y el tercero reconoce que las diversas escalas temporales y los efectos retardados que caracterizan los procesos de los ecosistemas, deben establecerse objetivos a largo plazo en la gestión del mismo. Esto con la finalidad de conocer su funcionamiento y sus procesos con énfasis en la parte ecológica, los cuales necesitan ser estudiados de forma multidisciplinaria y a su vez enfocarlo al manejo de la pesca para contribuir al desarrollo sostenible y a las buenas prácticas de administración de recursos pesqueros, que garanticen la seguridad alimentaria de la población humana. Además, este enfoque requiere un manejo que se adapte al refrán denominado “aprender sobre la marcha”, debido a la gran variabilidad e incertidumbre que existe en los procesos ecosistémicos y su funcionamiento (Escobar-Ramírez, 2001).

También, podemos definirlo como el conocimiento de los recursos pesqueros que interaccionan con su hábitat, características que tienen que ver con el impacto ejercido en su abundancia; como resultado, se tendrá la comprensión de los procesos del ecosistema, permitiendo explicar una parte de la variabilidad de los recursos y las gestiones de manejo, para poder contar con una mayor certidumbre en la presencia de los impactos esperados de dichas gestiones, teniendo así una mayor probabilidad de mantener el control de los usos que de él se obtienen, ya que el objetivo primordial es realizar un uso racional de los bienes y servicios que estos nos brindan de forma sustentable, basados en la buena implementación de la actividad pesquera y sostenibilidad de los recursos pesqueros, dado que, la premisa es lograr el mantenimiento de la organización del ambiente y las funciones del ecosistema (Arreguín-Sánchez, 2006).

Otra forma de referirnos a este enfoque es a modo de corriente de pensamiento sólida utilizada para el manejo de recursos pesqueros de manera integral, en el cual se intenta balancear los diversos objetivos sociales, tomando en consideración el conocimiento y las incertidumbres de los componentes bióticos, abióticos y humanos del ecosistema y sus interacciones, aplicando un enfoque

integrado a las pesquerías dentro de límites ecológicamente significativos. Por otra parte, una de las herramientas más eficaces para desarrollar este enfoque son los modelos de ecosistemas, que son instrumentos potencialmente importantes para proporcionar información científica más amplia que tiene que ver con procesos ecológicos que ocurren dentro de los ecosistemas y a su vez pueden afectar o beneficiar a las especies que en él interactúan. También, brindan grandes beneficios ya que están específicamente diseñados para incorporar las variables y procesos relevantes que pueden incluir factores biológicos, ecológicos, sociales y económicos, usados para simular las consecuencias y las soluciones de compromiso de acciones alternativas de ordenación y las compensaciones para los diferentes objetivos o partes interesadas en conflicto. De igual forma, dichos modelos son usados para una variedad de propósitos los cuales se pueden clasificar, de una manera amplia, como: mejorar la comprensión conceptual de un sistema; proporcionar información y recomendaciones para contribuir a la planificación estratégica y a la toma de decisiones; y proporcionar información y recomendaciones para facilitar la planificación táctica y la toma de decisiones (FAO, 2008).

Una visión similar, pero mucho más desarrollada, por la cual podemos realizar un manejo holístico de los recursos pesqueros es el llamado “enfoque ecosistémico pesquero”, este consiste en estudiar las pesquerías tomando en cuenta las relaciones ecológicas de los factores bióticos con los factores abióticos presentes en el medio ambiente, además de las interconexiones entre las flotas pesqueras y el impacto que éstas ejercen sobre el ecosistema. Con esto, lo que se pretende es optimizar la aplicación de este enfoque en el manejo de recursos pesqueros, para así fortalecer su eficacia ecológica, para dar paso a una nueva orientación en la administración de pesquerías enfocada en revertir las prioridades en el manejo, iniciando por el ecosistema no solo por las especies objetivo de la pesca. En otras palabras, tomar en cuenta no solo los recursos pesqueros con interés comercial, sino el ecosistema completo y las cuestiones socioeconómicas

ligadas a la actividad pesquera, en busca de un mejor balance bio-socioeconómico, siendo esta la manera de cumplir con la meta que es preservar la biodiversidad, tomando en cuenta tanto a las especies objetivo en las pesquerías, como también al resto de especies que interaccionan con su hábitat, de tal forma que se conserve la estructura y funcionamiento del ecosistema, con el propósito de favorecer al desarrollo sostenible. Este enfoque estipula varias prioridades para el mantenimiento de los atributos de un ecosistema en aras de los impactos de la pesca ejercidos sobre el mismo, que son conservar el flujo de energía, estructura, funcionamiento, procesos de balance, relaciones depredador-presa y diversidad; así como también balancear las necesidades de los usuarios de los recursos pesqueros, sin dejar de lado las incertidumbres y conocimientos acerca de los factores bióticos, abióticos, del ecosistema y sus interconexiones dentro de los límites ecológicos permisibles (FAO, 2015).

Para cumplir con los requerimientos del enfoque ecosistémico pesquero, se cuenta con el modelo de ecosistemas Ecopath with Ecosim, cuya característica principal es que es altamente conocido por su utilidad en la ordenación pesquera; además se le conoce como modelo operativo, debido a que puede mostrar un alto grado de realismo y por lo tanto ser muy acertado para el manejo de recursos pesqueros basado en ecosistemas. Otorgando así, las bases que están orientadas a establecer cuán bien logran satisfacer los requerimientos perseguidos por las autoridades encargadas en la toma de decisiones enfocados a la ordenación pesquera basados en los volúmenes de captura explotados, principalmente para aquellos recursos que son objetivo de las pesquerías y que representan una gran importancia socioeconómica, para así conocer como esto repercute o beneficia al ecosistema marino (Corrales-Ribas, 2013). Considerando que los modelos holísticos permiten conocer la función de los especímenes en su hábitat, esta investigación tiene como objetivo describir la función de las especies de pelágicos menores en el Golfo de Ulloa, México, para identificar como fluye la energía y conocer si estos recursos son especies claves en este ecosistema.

II. ANTECEDENTES

2.1 Pelágicos menores

La especie *Sardinops Sagax* es la de mayor abundancia en la Corriente de California (Félix-Uraga, 2006); al igual que en la corriente de Kuroshio, Benguela, Humbolt y frente a Nueva Zelanda y Australia (Parrish *et al.*, 1989). Por otro lado, García-Morales (2012) menciona que, en la Corriente de California, aunado a la gran inestabilidad oceánica que presenta de manera natural, también hay una fuerte interacción océano-atmósfera, lo cual hace cambiar significativamente las condiciones ambientales de este sistema, además de una gran variabilidad espacio-temporal. Por esta razón reporta que la población de *S. sagax* está conformada por un stock templado y uno cálido en este sistema, debido a que estudió la variabilidad oceanográfica, incorporando los efectos que ejerce sobre fenómenos de macro y mesoescala tales como la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) y El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) respectivamente, para así conocer como estos se relacionan con variables físicas como la temperatura superficial del mar y la concentración de Clorofila “a” y biológicas como las capturas de *S. sagax*, siendo esta la manera de observar como es la distribución de los stocks de este recurso en este sistema, lo cual mostró una alta correlación entre las variables evaluadas de forma mensual e interanualmente.

Las características morfológicas de *S. sagax* son cuerpo delgado y de color verde-azulado en la parte superior, escamas caedizas, abdomen y costados de tono brillante color plateado, por último, su aleta dorsal y cola de color gris oscuro. La captura de pelágicos menores se realiza con barcos de altura de hasta 35 m de eslora y una capacidad de bodega de 101 a 285 t, equipados con red de cerco cuyas dimensiones fluctúan entre los 360 y 640 m de longitud. Esta actividad genera cerca de 5,000 empleos directos y alrededor de 25,000 empleos indirectos (Cochrane, 2005; DOF, 2019).

De acuerdo con Wolf (1992), la captura de *S. sagax* comenzó en California al final del siglo de 1800s. En México, la pesca de esta especie empezó en 1929 en la costa de Isla Cedros y Ensenada, Baja California, con capturas de 2,600 t al año, hoy en día la pesca de pelágicos menores engloba al noroeste de México con volúmenes de captura promedio por encima de 450,000 t, de las cuales esta especie representa más del 60%, por ende, es la especie objetivo de la pesquería (Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2009). Con respecto a Baja California Sur, en la zona de Bahía Magdalena empezó en 1955 con la apertura de una planta industrial en Isla Margarita; posteriormente en 1964 y 1973 se inauguraron las plantas localizadas en los puertos Adolfo López Mateos y San Carlos, respectivamente, son las que laboran actualmente, y su producción es la presentación de enlatados y recientemente al fresco-congelado para su exportación (Félix-Uraga, 1986).

La composición de especies de los pelágicos menores, referida a Bahía Magdalena, comprende a *S. sagax* (sardina monterrey) como la de mayor importancia, seguida por *Opisthonema libertate* (crinuda), *Cetengraulis mysticetus* (bocona) y *Scomber japonicus* (macarela) (SAGARPA, 2009). Como medida de administración, para llevar a cabo la gestión y manejo de este recurso pesquero, cuenta con la Norma Oficial Mexicana NOM-003-PESC-2018, en la cual su objetivo es “regular el aprovechamiento de las especies con embarcaciones de cerco en las aguas de jurisdicción federal” (DOF, 2019).

García-Franco *et al.* (1995 a, b) reportaron que, en el litoral oeste de Baja California, durante las temporadas de 1992 y 1994, el volumen de captura total en Ensenada, Baja California para el año 1992 fue de 61,256.5 t, donde 34,568.2 t correspondieron a sardina monterrey, para macarela y anchoveta pertenecieron 24,344.7 y 2,324.3 t respectivamente. La tasa de explotación para sardina monterrey fue de $E_{0.5}= 0.34$, en cambio para la macarela fue de $E_{0.5}= 0.78$. Por otro lado, para el año 1994 el volumen de captura total para sardina monterrey bajo un 13.9% en comparación con 1993, en cambio para la anchoveta y macarela incrementaron perceptiblemente. Referente a la tasa de explotación de sardina

monterrey y la macarela, siendo de $E_{0.5}=0.368$ y $E_{0.5}= 0.354$ respectivamente. Se recomendó que en 1995 las capturas máximas para sardina monterrey y macarela fueran de 24,500 y 13,500 t, respectivamente, además de respetar que las tallas de captura mínima sean a partir de 16.0 cm LP y 25.5 cm LP correspondientemente.

Rodríguez-Sánchez *et al.* (1996) registraron que la temporada de pesca de pelágicos menores en Bahía Magdalena se realizó de abril a septiembre. A partir de 1990, la captura de pelágicos menores en esta región ha sobrepasado las 20,000 t anuales, llegando a 36,000 t en 1994. De igual forma, García-Franco *et al.* (2001) documentaron que en la costa occidental de Baja California la sardina monterrey (*Sardinops caeruleus*) y la macarela (*Scomber japonicus*) son las especies más importantes. Aportando una captura máxima sostenible de 63,500 t y 31,000 t de 1989 a 1999 respectivamente. Asimismo, se calculó la tasa de explotación E, la mortalidad total Z, por pesca F y natural M, dando respectivamente $E_{0.5}= 0.411$, $Z = 2.91$, $F = 1.60$ y $M = 1.19$ para la sardina monterrey y $E_{0.5}= 0.427$, $Z = 2.01$, $F = 1.53$ y $M = 0.48$ en la macarela.

Morales-Bojórquez (2005) estudió la estructura de edad de la captura y la CPUE de la pesquería de *S. sagax* en Bahía Magdalena, para el periodo 1981-1998. Reportó que durante 1981-1990 las estimaciones de biomasa no mostraron un aumento invariable, por el contrario, estuvieron por debajo de las 40,000 t; por otro lado, en 1994 se presentó un máximo de 120,000 t; estos cambios interanuales en la presencia de este organismo, estuvieron sujetos al patrón de distribución estacional y al fenómeno El Niño de 1991-1992.

Ramos-Rodríguez (2006) modeló la pesquería de sardina monterrey en Bahía Magdalena, para el año 2004, empleando la simulación de sistemas a siete años que corresponden a una generación de sardina, tomando en cuenta cinco medidas de manejo distintas: acceso abierto, captura en máximo rendimiento sostenible, esfuerzo en máximo rendimiento económico, esfuerzo equivalente al efectuado en el 2004 y una cuota de captura tentativamente fijada a 40,000 t,

encontró que las medidas que conforman la ordenación del esfuerzo son las que brindan el mayor valor presente neto; por el contrario, las que conforman ordenación en la captura, pronostican un aumento trascendente en el esfuerzo para alcanzar el nivel de captura deseado.

Cota-Villavicencio *et al.* (2010) mencionaron que, en Ensenada, Baja California la pesquería compuesta principalmente por sardina monterrey y anchoveta norteña. La simulación del rendimiento y la biomasa media anual indicó que el rendimiento máximo sostenible (RMS) para sardina monterrey sería de 35,595 t en 2007 y 54,985 t en 2008; en ambos casos, el RMS está por encima de los valores actuales de explotación, lo cual indica que es un recurso saludable. Por otro lado, Melo-Barrera *et al.* (2010) reportaron un análisis de las capturas de *S. sagax* en Bahía Magdalena, México, durante el periodo 2006 a 2008; reporta una captura total de 149,688 t, misma que fue dominante, en 2006 produjo 57,078 t (98% de la captura), en 2007 se descargó 56,282 t (99%), y en 2008 disminuyó trascendentalmente a 36,328 t (75%). Asimismo, *O. libertate* fue la segunda con mayor importancia en captura en 2006 y 2008, finalmente *C. mysticetus* y *S. japonicus* las segundas más importantes en el 2007.

Macías-Mejía (2012) cuantificó el volumen de captura incidental efectuada por la pesquería de pelágicos menores en el noroeste de México. Referente a Baja California Sur, particularmente en puerto San Carlos, registró un total de siete descargas, acumulando un total de 880 t de pelágicos menores, donde sardina monterrey representó más del 90% y el resto pertenecieron a sardina japonesa; asimismo, se registraron quince especies asociadas acumulando 1,367 individuos, de los cuales destacan por número de organismos *Peprilus snyderi* (Palometa salema) con 584, *Platyrrhinoidis triseriata* (Guitarra espinuda) con 256, *Myliobatis californica* (Manta gavilán) con 149, *Kathetostoma avaruncus* (Miracielo sapo) con 86 y *Etropus crossotus* (Lenguado ribete) con 34. Se concluye que la captura incidental efectuada por esta pesquería tiene un nivel sumamente bajo y es muy

similar a los efectuados por las pesquerías certificadas en México, tal como la de *S. sagax* en el Golfo de California que es <1%.

2.2 Modelos tróficos Ecopath

Polovina (1984) fue pionero en presentar un modelo trófico de tipo Ecopath enfocado a un ecosistema marino, para estimar la biomasa e identificar las conexiones tróficas de los grupos funcionales presentes en el arrecife de coral ubicado en la isla French Frigate Shoals al noroeste de Hawái, Estados Unidos. Consecutivamente, Christensen y Pauly (1992) lo perfeccionaron combinando las ideas de Polovina con varios enfoques de la ecología teórica, especialmente los sugeridos por Odum (1969) y Ulanowicz (1986), para describir y analizar los atributos y flujos tróficos de los componentes de un ecosistema, respectivamente. Posteriormente, en 2007, dicho modelo fue galardonado como uno de los diez avances científicos trascendentales para el manejo de recursos marinos por la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica de Estados Unidos (Christensen *et al.*, 2008).

Del Monte-Luna (2004) y Del Monte-Luna *et al.* (2007) construyeron un modelo de balance de masas (Ecopath), para la región del Golfo de Ulloa, México; el cual representó los grupos pesqueros y ecológicos más importantes del ecosistema. Además, mencionan los atributos del ecosistema, entre ellos la producción total que es de 128,628 t/km² por año, de la cual el 3% es consumido dentro del sistema, 50% es exportada (incluyendo pesca), 2% se utiliza en la respiración y el resto fluye hacia detritus. También, se menciona la proporción de los flujos existentes con respecto a todos los que pudiesen haber, representada por el índice de conectancia que es de 0.2%. Con respecto a los índices de flujo encontraron una ascendencia que representa el 65% de la capacidad de desarrollo total del sistema y un overhead del 35% para soportar perturbaciones; con esto se puede concluir que el ecosistema tiene una tendencia a ser maduro,

excepcionalmente productivo, presenta cadenas tróficas cortas y es ineficiente en la transmisión de energía entre niveles tróficos.

Chávez-Rosales (2006) reportó un modelo Ecopath para conocer la función que tienen los manglares en la producción de las comunidades acuáticas que residen en Bahía Magdalena, México, incorporando la estructura, características de cobertura, transferencia de energía y productividad del manglar al área acuática circunvecina, argumentando que la producción ejercida por los manglares es de vital importancia para la productividad biológica del sistema lagunar. Dicho modelo fue compuesto por 17 grupos funcionales, de los cuales sobresalió el camarón, dado que fue un componente destacado en la transferencia de energía, debido a que representó alrededor del 22% de la biomasa proveniente del manglar. Por otro lado, la ascendencia fue de 74.4% y el overhead de 25.6%, indicando que este ecosistema en el área de canales está maduro, pero con una baja estabilidad, basándose principalmente en el detritus, presentando una fuerte unión bentopelágica. Por otra parte, la aportación del manglar a la biomasa de las especies que habitan ese ecosistema es mínima, pero destacado por la importancia que representa como zona de transición para regular la estructura y función del ecosistema costero donde están ubicados.

Morales-Zárate *et al.* (2011) construyeron un modelo de la estructura trófica del ecosistema costero rocoso en Bahía Tortugas, México. Reportan que el flujo total fue de 553 t/km²/año, el 57% corresponde a consumo interno, el 28% a la respiración, el 14% se convierte en detritus y solo el 1% se exporta a través de la pesca comercial. Por otra parte, los índices de flujo como la ascendencia mostraron un valor de 15.6% el cual corresponde a los flujos internos; una capacidad de desarrollo del 20% y un overhead de un 80%, lo cual indica que el ecosistema es altamente resiliente a las perturbaciones; esto demuestra que se trata de un ecosistema inmaduro con bajos valores de consumo total y flujos de respiración que señalan que la energía interna en el sistema es relativamente baja.

Cisneros-Montemayor *et al.* (2012) documentaron un modelo trófico Ecopath representado y delimitado por 18 grupos funcionales, para fines de asesoramiento en el manejo y representación del ecosistema pelágico de Baja California Sur, México, añadiendo la región de Los Cabos y la Zona Económica Exclusiva al noroeste de México, con el propósito de indicar la dinámica de pesca y conocer los efectos económicos y ecológicos en las medidas de las políticas implementadas en la pesquería palangrera comercial y recreativa. Los autores reportaron que la flota palangrera es responsable de la disminución de las poblaciones de tiburones, así como también de la baja de capturas incidentales; por lo cual proponen que los límites de captura incidental establecidos para dicha flota tendrán poco efecto en la abundancia de marlín, recurso perteneciente a la pesca recreativa en Baja California Sur. Por otro lado, al hablar de un ecosistema sobreexplotado, la disminución del esfuerzo pesquero reflejará un aumento en las capturas totales a través de la recuperación de la población de tiburones; por lo que quizá tiempo después habrá incrementos en la abundancia de tiburones, los cuales se caracterizan por tener gran importancia ecológica en los ecosistemas marinos, debido a que son depredadores apicales, que a su vez pueden ejercer repercusiones negativas sobre otras especies importantes en el mismo, es por ello que los efectos de estas dinámicas tróficas no pueden pasar desapercibido, ya que pueden revertir los resultados deseados en el manejo de pesquerías.

Cruz-Escalona *et al.* (2013) desarrollaron un modelo trófico Ecopath para definir la organización de la red trófica en Bahía Magdalena. El modelo está conformado por 24 grupos funcionales, que a su vez es ejercido por grupos pertenecientes a niveles tróficos secundarios y terciarios, mismos que crean una tercera parte de los flujos de biomasa total. Una parte elevada de los flujos totales del sistema es utilizada para el sostenimiento de la organización de la trama alimentaria. La conectancia calculada fue de 0.2, esto expresa que sólo existe un 20% de las conexiones tróficas totales viables dentro de la red trófica. Una globalización de los grupos funcionales en términos de su aportación a la

funcionalidad del ecosistema identificó que los productores primarios bentónicos y el detritus aportan un 53% a la ascendencia total del mismo. Esto induce a pensar que el control de la energía va de arriba hacia abajo (Top-down), lo cual es coherente, apuntando así a que las especies de niveles tróficos apicales perturban de forma negativa a otros elementos del ecosistema.

Vilalta-Navas (2017) desarrolló un modelo Ecopath con la finalidad de representar la estructura del ecosistema de *Macrocystis pyrifera* (Sargazo gigante) en isla Natividad, Baja California, para explorar distintos escenarios de mortalidad por pesca que pudiesen perturbar al ecosistema completo y a los grupos funcionales que lo componen, dicho modelo fue categorizado por 40 grupos funcionales, que dieron lugar a la generación de nueve escenarios predictivos para simular cómo se comportará el ecosistema al exponerlo a cambios de mortalidad por pesca a lo largo del tiempo; mezclando predicciones transitorias de 10, 20 y 30 años, con cambios porcentuales de mortalidad por pesca incrementadas y disminuidas al 10% y de forma constante. Como resultado en todos los escenarios simulados se observó un decremento en la biomasa total del ecosistema. No obstante, no todos los grupos funcionales se comportaron del mismo modo, dado que, el incremento de la pesquería ayuda al incremento de biomasa de ciertos grupos, pero no de todos. También, la biomasa total del ecosistema es perturbada de manera directa por la biomasa de *M. pyrifera*, cuya presencia, da lugar a que el ecosistema se mantenga estructurado. En conclusión, queda claro la relevancia de evaluar grupos funcionales de forma separada, pues se ha observado que cada grupo responde de manera diferente a un escenario igual.

Kaplan *et al.* (2017) estudiaron los efectos de las bajas abundancias de sardina *S. sagax* y anchoveta *E. mordax* en la red trófica de la Corriente de California, para ello implementaron el enfoque de modelación Atlantis y encontraron que las poblaciones de sardina agotadas, ya sea por la pesca o por ciclos naturales, pueden conducir a la disminución de grupos de depredadores como los delfines y grandes peces planos piscívoros un ejemplo de ello es el lenguado de California

Paralichthys californicus. Las aves exhibieron disminuciones más moderadas, y el lobo marino de california *Z. californianus* exhibió descensos relativamente débiles. También, predijo efectos positivos indirectos del agotamiento de la sardina, ante todo para especies presa tal como el zooplancton. En términos generales, el modelo predijo descensos moderados en la mayoría de los depredadores durante las disminuciones severas simuladas para la sardina y anchoveta, mostrando así la importante función de especies forraje que no sea sardina y anchoveta.

Kaplan *et al.* (2018) utilizaron un enfoque multimodelo para conocer la función que tiene la sardina (*S. sagax*) en la red trófica de la Corriente de California; entre los modelos utilizados estuvo Ecopath, mismo que tuvo como prioridad observar muy de cerca la respuesta que tuviera el pelícano café (*Pelecanus occidentalis*) como depredador cuando se estuviese explotando sus presas; este mostró una vulnerabilidad de moderada a alta, con respecto a las bajas abundancias de sardina; esta vulnerabilidad surge porque esta especie constituye su dieta en su mayoría. Con este resultado queda claro que en futuras investigaciones se deben identificar estrategias de ordenación pesquera que sean mucho más robustas a las incertidumbres dentro y entre modelos, en lugar de depender de modelos únicos para evaluar los impactos de manejo y abundancia de peces forrajeros.

López-Ramírez (2018) y Morales-Zárte *et al.* (2021) hicieron una caracterización ecológica de la tortuga amarilla *C. caretta* mediante una aproximación ecotrófica en el Golfo de Ulloa, México; es así como reportan estimaciones de los atributos ecológicos de la especie como su biomasa que fue de 0.100 t/km²/año, una eficiencia ecotrófica del 0.5, un nivel trófico de 3.37 y una producción/biomasa de 1.023 biomasa/año. Por otro lado, los valores generales del ecosistema indican que el rendimiento total del sistema fue de 7,893.863 t/km²/año; la producción primaria total calculada fue de 3,190.436 t/km²/año; la producción primaria/respiración fue de 1.787; la producción primaria/biomasa fue de 5.910 y la producción neta del sistema fue de 1,405.415 t/km²/año. Finalmente, los valores de ascendencia y overhead fueron de 27.5% y 72.5% respectivamente; lo cual indica

que es un ecosistema que se encuentra en desarrollo e inmaduro, pero altamente resiliente ante perturbaciones que se le pudiesen presentar.

III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Actualmente, los recursos pesqueros son explotados de manera constante, dando lugar a que se encuentren en un nivel cercano al límite de su propia producción; tal es el caso de la pesquería de pelágicos menores, una de las actividades con mayor importancia dentro del sector pesquero a nivel mundial. En México en la Costa Occidental de la península de Baja California, Baja California Sur y el Golfo de California, se captura a especies como: sardina, anchoveta y macarela; asimismo, es una actividad importante por los volúmenes de captura reportados y a su vez, es generadora de empleos en la región, son especies que contribuyen a la seguridad alimentaria de la población humana; por ello, la preocupación sobre las condiciones con las que se están manejando y aprovechando estos recursos, donde evitar la pesca excesiva es primordial, debido a que está estrechamente relacionada con los impactos negativos que se pueden generar en el ecosistema marino, impidiendo la sostenibilidad del mismo.

Por otra parte, tomando en cuenta no solo el aspecto económico, sino también el aspecto ecológico, el conocimiento sobre los impactos generados por la captura de grandes volúmenes de biomasa de estos organismos, y el cómo puede perturbar el balance dinámico del ecosistema, provocando que este se deteriore, es escaso, ya que la información disponible para estas especies y la pesquería en sí abordan solo temas como modelos dinámicos en la abundancia de biomasa, reproducción, aspectos oceanográficos y hábitos alimentarios; mas no a nivel de ecosistema, por ello la relevancia de la presente investigación, de manera adicional aportará información al pre-proceso de certificación de la pesquería de pelágicos menores en la costa occidental de la península de Baja California, México, sobre el

estado que guarda el ecosistema y la función de los pelágicos menores en esta zona.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cuál es la biomasa mínima que debe quedar en el ecosistema para que se mantenga en balance?
- ¿Cuál es el impacto que tiene la captura de pelágicos menores, principalmente de *S. sagax*, sobre el ecosistema del Golfo de Ulloa, México?

IV. HIPÓTESIS

- La pesca de grandes volúmenes de biomasa de pelágicos menores, principalmente de *S. sagax*, tiene un impacto negativo sobre la estructura, función, organización y productividad del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

V. OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

- Evaluar el impacto de la captura de pelágicos menores sobre la estructura, función, organización y productividad del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

5.2 OBJETIVOS PARTICULARES:

- Estimar las propiedades del ecosistema mediante el modelo trófico Ecopath.
- Evaluar el efecto de la captura de pelágicos menores a través de los cambios en los atributos del ecosistema.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El Golfo de Ulloa está ubicado en el litoral oeste de Baja California Sur, entre los 25° y 27° de latitud Norte y los 112° y 114° de longitud Oeste, que abarca la zona del sur de Punta Abrejos hasta Cabo San Lázaro (Funes-Rodríguez *et al.*, 2000). Cuenta con una plataforma continental amplia, altamente variable, y su extensión abarca alrededor de 18,882 km². Asimismo, Ramírez-Rodríguez *et al.* (2010) señalan que está dividida con aguas que van de menor a mayor profundidad; por ejemplo, de los 0 a los 100 m de profundidad cubren alrededor del 68% y el resto oscila entre los 100 y 200 m de profundidad, a excepción de Cabo San Lázaro que alcanza los 100 m de profundidad en menos de 5 km pegado a la costa.

Las corrientes marinas en esta región se caracterizan por presentar una dinámica estacional; además, se encuentran bajo la influencia de la Corriente de California y a su vez de las surgencias estacionales que con los vientos proveen a la superficie aguas frías y ricas en nutrientes, lo cual intensifica la elevada producción biológica que se mantiene durante todo el año (Huyer, 1983); esto propicia la presencia de altas abundancias de recursos pesqueros de interés comercial (Funes-Rodríguez *et al.*, 1996; Funes-Rodríguez *et al.*, 1998); es por ello que es catalogado como un centro de actividad biológica (Lluch-Belda, 2000).

Por otra parte, esta área es de interés económico y científico; el golfo está conformado por marismas, estuarios, manglares y bahías, mismos que tienen una gran influencia en la producción biológica marina; teniendo una importante función en los ciclos de vida de una gran cantidad de especies con altas tasas de producción de biomasa de origen marino, que destacan por su valor económico, dando lugar a que estos ecosistemas brinden zonas de alimentación, crianza y reproducción para los organismos, comparado con la productividad de las aguas circunvecinas, que interactúan con los ecosistemas adyacentes (Denemann y De la Cruz Agüero, 1993; Arreguín-Sánchez, 2000).

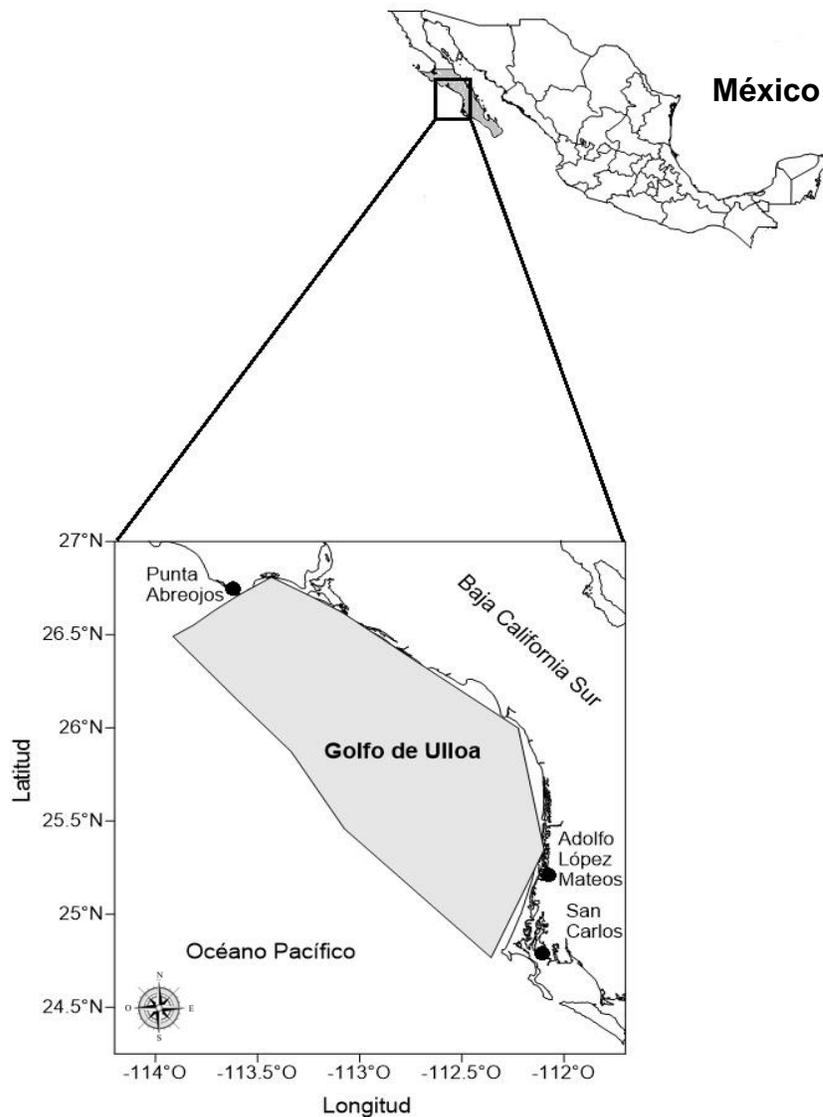


Figura 1. Ubicación geográfica del Golfo de Ulloa, Baja California Sur, México.

6.2 Origen de la información

La información necesaria fue proporcionada por el Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura (INAPESCA); esta consistió en las capturas y coordenadas geográficas donde se llevan a cabo las operaciones de pesca de los distintos recursos pesqueros. También, se recopiló información de forma exhaustiva en documentos publicados de manera oficial tales como: tesis, artículos científicos, libros, notas científicas, revistas, memorias de congresos entre otros; sobre la edad

y crecimiento, mortalidades, relación longitud-peso y hábitos alimentarios de las especies a considerar y, finalmente completar la información requerida para la construcción del modelo trófico Ecopath para el ecosistema pelágico del Golfo de Ulloa, México.

6.3 Descripción del modelo trófico Ecopath

Ecopath es un modelo estático que lleva a cabo un balance de masas, el cual proporciona una “imagen completa” que considera las interacciones tróficas en un ecosistema, a su vez la caracteriza cuantitativamente en términos de flujos tróficos en un periodo determinado. Asimismo, toma en cuenta las especies comerciales y no comerciales. También, permite incluir a las flotas pesqueras, debido a que son consideradas depredadores adicionales del ecosistema.

El modelo trófico Ecopath se construyó para el periodo 2017-2018 con el programa “Ecopath with Ecosim” versión 5.1, el cual permite estimar la biomasa de una especie o grupos de especies dada sus relaciones depredador-presa, basado en dos ecuaciones principales.

Una describe la producción biológica para cada grupo funcional tal y como se muestra a continuación:

$$P_i = Y_i + B_i M_{2i} + E_i + BA_i + P_i + (1 - EE_i) \dots \text{(Ecuación 1)}$$

donde P_i , es la tasa de producción total del grupo i ; Y_i , es la captura total de i ; B_i , es la biomasa de i ; BA_i , es la biomasa acumulada de i ; E_i , es la tasa de migración neta de i (=emigración-inmigración); EE_i , es la eficiencia ecotrófica de i , y se refiere a la producción utilizada en el sistema; M_{2i} , es la tasa de depredación total de i , esta sirve para establecer conexiones de depredador-presa (Christensen *et al.*, 2008).

La ecuación 1 se re-expresa como:

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i - EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0 \dots \text{(Ecuación 2)}$$

donde $(P/B)_i$, es la proporción de producción/biomasa del grupo i ; $(Q/B)_i$, es la proporción de consumo/biomasa del grupo i ; B_i , E_i , EE_i , Y_i , BA_i (se explica en la ecuación 1); DC_{ji} , es la proporción de la presa i en la dieta del depredador j ; B_j , es la biomasa del grupo j ; (Christensen *et al.*, 2008).

Ecopath parametriza el modelo a través de un sistema de ecuaciones lineales que, en un inicio, se repiten proporcionalmente, de acuerdo con los grupos funcionales definidos; estas a su vez son resueltas con un sistema de algoritmos utilizando el método inverso generalizado (Corrales-Ribas, 2013). Regularmente, para cada ecuación, se estiman y añaden los parámetros básicos tales como B_i , $(P/B)_i$, $(Q/B)_i$, Y_i , DC_{ij} y el modelo se encarga de estimar la EE_i para cada grupo funcional.

Finalmente, ya que se han estimado los parámetros desconocidos, el modelo lleva a cabo el balance de masas de las entradas y salidas de energía. Esto se hace mediante la segunda ecuación principal, que describe el balance de energía para cada grupo funcional i (Christensen y Walters, 2004); y se muestra a continuación:

$$Q = P + R + U \dots \text{(Ecuación 3)}$$

donde Q , es el consumo de i y es equivalente a la suma de P (producción de i), R (respiración de i) y U (alimento no asimilado de i).

Una vez hecho esto se cumple la premisa de que el sistema se encuentra balanceado, dado por una cantidad de flujos de energía de entrada igual a los de salida de cada grupo funcional.

Esta ecuación se basa en la primera ley de la termodinámica, la cual establece que la energía no se crea ni se destruye, pero si puede cambiar de forma concentrada a una más dispersa en un ecosistema cerrado. Sin embargo, al construir un modelo Ecopath, este no toma en cuenta que sea cerrado, más bien la energía se mantiene, es decir, fluye por todo el ecosistema en su parte biótica y al

mismo tiempo es proporcional a la que se utiliza y libera dentro y fuera del sistema respectivamente (Christensen y Walters, 2004).

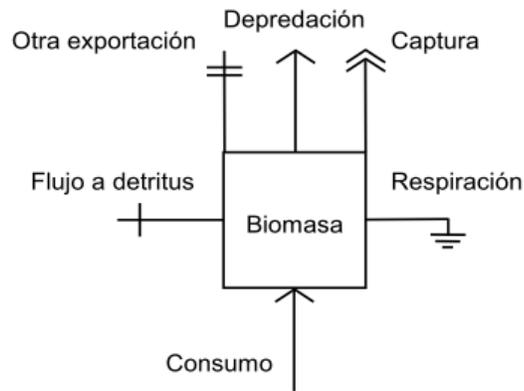


Figura 2. Compartimento hipotético que indica como son los flujos de entrada y salida de energía para un grupo funcional desarrollado en una red trófica marina construida con el programa Ecopath (Salcido-Guevara, 2012, *sensu* Christensen y Pauly, 1992).

6.4 Grupos funcionales que componen el ecosistema

La definición de los grupos funcionales se realizó de tal manera que se representara el ecosistema del Golfo de Ulloa, tomando en cuenta la importancia económica, ecológica y su abundancia en la región. Para ello se integraron especies de interés comercial, otras consideradas como base de la red trófica, y por supuesto especies que interaccionan fuertemente con los pelágicos menores, a manera de presas o depredadores; para la conformación de los grupos funcionales se usaron como punto de partida, los modelos publicados para la misma zona de estudio y la información referente a las capturas de las especies sujetas a explotación dentro del área, a partir de las bases de datos proporcionadas por el INAPESCA.

Tabla I. Captura total por especie en peso vivo (t*km²) de los grupos funcionales incluidos en el modelo trófico Ecopath, para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Grupo funcional y captura total por especie en peso vivo t*km ²							
1. Tiburones	0.192826	Centropomidae	0.000478	9. Gerreidae	0.011493	Sp5	0.000150
Carcharhinidae	0.043503	5. Lutjanidae	0.012295	Gerreidae	0.010915	Sp6	0.000057
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	0.029577	Lutjanus ssp	0.009194	<i>Calamus brachysomus</i>	0.000419	Sphyraenidae	0.000964
<i>Prionace glauca</i>	0.006561	<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.000960	<i>Diapterus brevirostris</i>	0.000106	<i>Sphyraena ensis</i>	0.000964
<i>Carcharhinus falciformis</i>	0.006113	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	0.000940	<i>Diapterus peruvianus</i>	0.000053	Sebastidae	0.000879
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.001019	<i>Lutjanus campechanus</i>	0.000843	10. Clupeiformes	3.156696	<i>Sebastes goodei</i>	0.000879
<i>Carcharhinus obscurus</i>	0.000185	<i>Lutjannus guttatus</i>	0.000210	Clupeidae	1.434666	Labridae	0.000894
<i>Galeocerdo cuvier</i>	0.000049	<i>Lutjanus colorado</i>	0.000135	<i>Opisthonema libertate</i>	1.393658	<i>S. pulcher</i>	0.000807
Lamnidae	0.021920	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0.000013	<i>Etrumeus acuminatus</i>	0.030465	<i>Bodianus diplotaenia</i>	0.000087
<i>Isurus oxyrinchus</i>	0.021920	6. Pelágicos mayores	0.240106	<i>Opisthonema medirastre</i>	0.010543	Scorpaenidae	0.000645
Triakidae	0.019689	Scombridae	0.056356	Engraulidae	0.143682	<i>Scorpaena guttata</i>	0.000645
<i>Mustelus californicus</i>	0.019063	<i>Scomberomorus sierra</i>	0.053867	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.143682	Pomacentridae	0.000268
<i>Galeorhinus galeus</i>	0.000607	<i>Sarda chiliensis</i>	0.001429	11. Sardinops sagax	7.652129	<i>Chromis atrilobata</i>	0.000268
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.000018	Scombridae	0.000991	Clupeidae	7.652129	Ariidae	0.000180
Sphyrnidae	0.005179	<i>Thunnus albacares</i>	0.000069	<i>Sardinops sagax</i>	7.652129	<i>Bagre panamensis</i>	0.000180
<i>Sphyrna zygaena</i>	0.004918	Carangidae	0.063629	12. Scomber japonicus	0.133333	Uranoscopidae	0.000037
<i>Sphyrna lewini</i>	0.000261	<i>Seriola lalandi</i>	0.036696	Scombridae	0.133333	Uranoscopidae	0.000037
Squatinae	0.003838	<i>Trachinotus rhodopus</i>	0.023291	<i>Scomber japonicus</i>	0.133333	Ephippidae	0.000020
<i>Squatina</i>	0.003838	<i>Caranx caninus</i>	0.003034	13. Malacanthidae	0.021329	<i>P. panamensis</i>	0.000020
Alopiidae	0.001870	<i>Trachinotus paitensis</i>	0.000528	<i>Caulolatilus princeps</i>	0.018373	18. Otros moluscos	0.077948
<i>Alopias vulpinus</i>	0.001581	<i>Caranx caballus</i>	0.000080	<i>Caulolatilus hubbsi</i>	0.002956	Pinnidae	0.020193
<i>Alopias pelagicus</i>	0.000289	Istiophoridae	0.000060	14. Mugilidae	0.029303	<i>Pinna rugosa</i>	0.020193
Echinorhinidae	0.000335	<i>Kajikia audax</i>	0.000052	<i>Mugil cephalus</i>	0.029303	Arcidae	0.007355
<i>Echinorhinus cookei</i>	0.000335	<i>Makaira mazara</i>	0.000008	15. H. acanthistius	0.004285	<i>Anadara tuberculosa</i>	0.007355
Ginglymostomatidae	0.000079	Coryphaenidae	0.000008	Serranidae	0.004285	Veneridae	0.006848
<i>Ginglymostoma cirratum</i>	0.000079	<i>Coryphaena hippurus</i>	0.000008	<i>Hyporthodus acanthistius</i>	0.004285	<i>Megapitaria squalida</i>	0.006848
2. Sciaenidae	0.066991	7. Serranidae	0.268973	16. Epinephelinae	0.080277	Muricidae	0.004103
Sciaenidae	0.060211	<i>Paralabrax nebulifer</i>	0.264820	Serranidae	0.040138	<i>P. erythrostromus</i>	0.004103
<i>Atractoscion nobilis</i>	0.032867	Serranidae	0.004047	<i>Mycteroperca xenarcha</i>	0.023177	Haliotidae	0.000380
<i>Menticirrhus undulatus</i>	0.015310	<i>Epinephelus analogus</i>	0.000074	<i>Hyporthodus niphobles</i>	0.010142	<i>Haliotis fulgens</i>	0.000380
<i>Micropogonias megalops</i>	0.013528	<i>Epinephelus labriiformis</i>	0.000031	Epinephelus ssp	0.006820	Pectinidae	0.000095
<i>Menticirrhus panamensis</i>	0.004083	<i>P. maculatofasciatus</i>	0.000001	17. Otros peces	0.078304	<i>A. ventricosus</i>	0.000095
<i>Umbrina roncadore</i>	0.000427	8. Batoidea	0.160336	Tetraodontidae	0.018854	19. Penaeoidea	0.001294
<i>Cynoscion xanthulus</i>	0.000391	Rhinobatidae	0.030937	<i>Sphoeroides annulatus</i>	0.018854	Penaeidae	0.000632
<i>Cynoscion reticulatus</i>	0.000385	<i>Platyrhinoidis triseriata</i>	0.030921	Balistidae	0.005322	<i>P. californiensis</i>	0.000317
3. Haemulidae	0.008309	<i>Pseudobatos productus</i>	0.000016	<i>Balistes polylepis</i>	0.005322	<i>Penaeus stylirostris</i>	0.000315
Haemulon sexfasciatum	0.005614	Dasyatidae	0.030632	Sp	0.011089	Sicyoniidae	0.000015
<i>Anisotremus interruptus</i>	0.002337	<i>Dasyatis brevis</i>	0.030077	Sp1	0.004858	<i>Sicyonia penicillata</i>	0.000015
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	0.000346	<i>Hypanus longus</i>	0.000555	Sp2	0.003070	20. Otros crustáceos	0.020215
<i>Haemulon maculicauda</i>	0.000012	Myliobatidae	0.018599	Sp3	0.002594	Portunidae	0.020215
4. Centropomidae	0.000478	<i>Myliobatis californica</i>	0.018599	Sp4	0.000360		

Todos los valores de captura total se estandarizaron de kilogramos a toneladas (1 kg=0.001 t) con un área de 18,882 km².

6.5 Delimitación del ecosistema

Con el propósito de representar el periodo y la zona donde se realizaron las operaciones de pesca efectuadas por la flota sardinera y ribereña en la región, se definieron los límites del ecosistema con base en las coordenadas (VMS) proporcionadas por el CRIAP-Ensenada. Para ello, se usó el programa Coastline Extractor versión 1.1.3.1, obtenido de la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica (NOOA; <https://www.ngdc.noaa.gov/mgg/geodas/geodas.html>); se introdujo una imagen de la superficie terrestre (continentes) del planeta en formato shape, adquirida de la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica (NOOA; <https://www.ngdc.noaa.gov/mgg/shorelines/>), una vez hecho esto, se delimitó el área de interés (Golfo de Ulloa), al hacerlo, se guardó en formato shape y por último en formato GMT/ASCII; posteriormente esa imagen fue introducida como mapa base al programa Surfer versión (10.1.561); una vez ahí, fueron insertadas las coordenadas (VMS), guardadas previamente en ASCII bloc de notas de Microsoft Windows. Al hacer esto, se obtuvo el área de pesca en la región, a partir de aquí se seleccionaron los límites (coordenadas), que de igual forma se guardaron en un bloc de notas, con ellas se calculó el área o superficie total de la zona de pesca; para esto se utilizó un algoritmo en macros de Excel, con el cual se obtuvo una superficie total de 18,882 km², corresponde a la zona donde se realiza la actividad pesquera dentro del Golfo de Ulloa, México.

6.6 Definición de las flotas pesqueras

Con la finalidad de categorizar las flotas pesqueras que operan en el Golfo de Ulloa, para la explotación de los recursos pesqueros, de primera instancia se recurrió a la literatura científica. De acuerdo con Ramírez-Rodríguez *et al.* (2010) y Valdez-Leyva (2012), se definió la primer flota que es la ribereña, misma que opera con cinco artes de pesca principalmente que son, red de enmalle, red de arrastre, palangre, trampas y buceo; la segunda flota que es la sardinera, es decir,

los pelágicos menores, definida a partir de la información (otorgada por INAPESCA) de la flota pesquera que opera en la región, la cual incluye los registros de captura, realizados por las embarcaciones que operan con red de cerco en la región de estudio, teniendo como puertos de desembarque a San Carlos y Adolfo López Mateos para la flota sardinera. Una vez hecho esto, se reconocieron aquellas especies o grupos funcionales sujetos a explotación pesquera (interés comercial); además de definir los porcentajes de captura obtenidos por cada tipo de arte de pesca implementado.

6.7 Parámetros de entrada

Para la estimación de los parámetros de entrada para la construcción de un modelo trófico de ecosistema (Ecopath) se recurre a la recabación de información tales como: hábitos alimentarios (proporciones de dieta), mortalidad por pesca (F), mortalidad natural (M), mortalidad total (Z), capturas (Y) de especies de interés comercial, interés ecológico (sujetas a protección) y descartes, esfuerzo de pesca (número de embarcaciones, número de viajes o duración de la pesca). También, es necesario recopilar datos de los parámetros L_{∞} , K y t_0 del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy, coeficientes de regresión a y b de la relación longitud-peso de las especies o grupos funcionales a considerar en el modelo. Para algunos casos, debido a la escasez de información, se recurrió a los modelos publicados por Del Monte-Luna (2004) y Morales-Zárte *et al.* (2021), para la misma zona de estudio; por último, en casos extremos se acudió a la base de datos ictiológicos FishBase de Froese y Pauly (2022); para completar la información requerida para las especies y/o grupos funcionales o semejantes contemplados en el modelo trófico.

6.7.1 Biomasa (B_i)

Se refiere a la cantidad de materia viva o peso total de organismos (entiéndase como la masa corporal) tanto de animales como vegetales en un área y tiempo determinado. La biomasa para los grupos funcionales representados por los peces, a excepción de *Merluccius productus*, Peces planos y Peces demersales; y de igual forma, para los grupos invertebrados como Penaeoidea, Otros moluscos

y Otros crustáceos, fue estimada con los datos de captura correspondientes para cada grupo funcional, basado en el modelo de captura de Baranov (1918); tal y como se muestra a continuación:

$$C_{a,y} = \frac{F_{a,y}}{F_{a,y} + M} B_{a,y} (1 - e^{-F_{a,y} - M}) \dots \text{(Ecuación 4)}$$

donde a, y es el grupo de una edad a en un año determinado y; C, es la captura total en t*km² para cada grupo funcional; B, es el tamaño de la población expresado en biomasa; F, es la tasa de mortalidad por pesca (valor promedio en algunos grupos); y M, es la tasa de mortalidad natural (valor promedio en algunos grupos). Cabe mencionar que, en estas dos últimas tasas, al no contar con información disponible en la literatura para algunas especies, se emplearon métodos empíricos propuestos por Gulland (1971) y Cubillos (2003) respectivamente; tal y como se presentan a continuación:

$$F = Z - M \dots \text{(Ecuación 5)}$$

donde F, es la tasa de mortalidad por pesca; Z, es la tasa de mortalidad total; y M, es la tasa de mortalidad natural.

$$M = \frac{3K(1 - \omega)}{\omega} \dots \text{(Ecuación 6)}$$

donde M, es la tasa de mortalidad natural; K, es la tasa de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy; y ω , es la relación entre la longitud crítica media y la longitud asintótica por familias ($n \geq 3$), basado en un total de 175 poblaciones de peces (Pauly, 1980).

La biomasa del fitoplancton fue estimada a partir de la concentración anual promedio de Clorofila-a (1.98 mg*m³) calculada con base en datos de la plataforma GIOVANNI de la NASA (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>), del satélite MODISA_L3m_CHL_v2018, con una resolución de 4 km; asimismo, se estimó la profundidad eufótica promedio (53 m); con el satélite MODISA_L3m_ZLEE_2018,

con una resolución de 4 km; ambos para el Golfo de Ulloa, México. Ya obtenidos los datos necesarios, la estimación se llevó a cabo a partir de la ecuación propuesta por Salcido-Guevara (2006) tal y como se muestra a continuación:

$$B = 1.21[Cl]z \dots \text{(Ecuación 7)}$$

donde [Cl], es la concentración de clorofila-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$); y z, es la profundidad eufótica (m). La biomasa del Detritus se estimó con el módulo Ecoempire incorporado en el modelo Ecopath, con una producción primaria promedio de $301 \text{ mgC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{d}$, reportada por González-Rodríguez (2008) para el Golfo de Ulloa, México; cabe señalar que estas unidades fueron convertidas a $\text{gC}\cdot\text{m}^2\cdot\text{a}$; con estas el módulo hace la estimación.

Por otra parte, para el grupo funcional Aves, se consideró la biomasa documentada por Del Monte-Luna (2004) para la misma zona de estudio; y finalmente, para el resto de grupos funcionales, donde se desconocía su biomasa se permitió que el modelo hiciera las estimaciones necesarias, tal y como se presenta a continuación:

$$B_i = \frac{Y_i + NM_i + BA_i + \text{PartM2}_i}{\left(\frac{P}{B}\right)_i EE_i - \left(\frac{Q}{B}\right)_j DC_{ji}} \dots \text{(Ecuación 8)}$$

donde NM_i , es la migración neta (= E_i de la ecuación 1) y PartM2_i , es la mortalidad por depredación parcial; el resto de los parámetros ya fueron mencionados anteriormente "Ecuación 2" (Christensen *et al.*, 2005).

6.7.2 Producción/biomasa (P/B)_i

La producción se define como la elaboración de tejido de un organismo en un periodo de tiempo determinado, donde la relación entre la producción y biomasa es equivalente a la tasa de mortalidad total (Z) en condiciones estables (Allen, 1971). Los valores requeridos para los grupos funcionales compuestos por los peces, excluyendo a *M. productus*, Peces planos y Peces demersales; y de igual manera, para los grupos invertebrados como Penaeoidea, Otros moluscos y Otros

crustáceos, fueron obtenidos a través de la recopilación de datos, tales como los valores puntuales de Z, o sumando los valores de F y M reportados en la literatura científica para las especies, y se expresa de la siguiente manera:

$$\frac{P}{B} = Z = F + M \dots (\text{Ecuación 9})$$

donde $(P/B)_i$, es la proporción de producción/biomasa del grupo i; Z, es la mortalidad total; F, es la mortalidad por pesca, y M, es la mortalidad natural.

Por otro lado, donde se carecía de dicha información se usó el modelo empírico de Hoenig (1983) para hacer las estimaciones correspondientes; la fórmula se expresa de la siguiente forma:

$$\ln Z = 1.44 - 0.984 \ln t_{\max} \dots (\text{Ecuación 10})$$

donde t_{\max} , es la edad máxima (longevidad) de la especie, y se obtiene mediante la siguiente fórmula expresada como:

$$t_{\max} = \frac{3}{K} \dots (\text{Ecuación 11})$$

donde K, es la tasa de crecimiento de la especie en el modelo de von Bertalanffy (Pauly, 1980); obtenidas a partir de lo reportado en la literatura científica, para las especies que fuese necesario; una vez estimados los valores (modelo empírico), se calculó el promedio de todos (valores puntuales de Z, suma de F y M para obtener Z y valores de Z obtenidos del modelo empírico) para obtener los valores finales de cada grupo funcional. Para el caso particular, del grupo funcional *Hyporthodus acanthistius* se obtuvo a partir de la edad de primera talla de madurez (t_m) y la longitud de madurez (L_m), reportada en la base de datos ictiológicos FishBase de Froese y Pauly (2022), de la sección “herramienta del ciclo de vida”. Por último, los valores de entrada faltantes para el resto de grupos funcionales (excluido el Detritus) fueron obtenidos de los modelos publicados por Del Monte-Luna (2004) y Morales-Zárate *et al.* (2021); para la misma región de estudio.

6.7.3 Consumo/biomasa (Q/B)_i

Se entiende por Consumo/biomasa al alimento consumido por un grupo funcional en un tiempo dado, mismo que permite conocer la importancia de una especie o grupo funcional dentro del ecosistema marino, y al mismo tiempo conocer el flujo de energía que es canalizada hacia los niveles tróficos apicales (Christensen *et al.*, 2008). En este caso, los valores se estimaron particularmente para los peces, sin contar a *M. productus*, Peces planos y Peces demersales; para el resto de los grupos funcionales se utilizaron los valores reportados de los modelos publicados por Del Monte-Luna (2004) y Morales-Zárate *et al.* (2021); para el Golfo de Ulloa México; la ecuación empleada para la estimación de este parámetro es la siguiente:

$$\text{Log}_{10} \left(\frac{Q}{B} \right) = 6.37 - 1.5045 * T' - 0.168 * \text{Log}_{10} W_{\infty} + 0.1399 * P_f + 0.2765 * H_d \dots \text{(Ecuación 12)}$$

donde (Q/B)_i, es el consumo de i por unidad de biomasa (una vez hecha la estimación de Q/B para cada organismo, se calculó el promedio de todos para obtener los valores finales de cada grupo); W_∞, es el peso (g) asintótico de la especie; T', es la temperatura superficial promedio del mar (T'=1000/°C+273.15); La temperatura (°C) fue obtenida de la base de datos de GIOVANNI de la NASA (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>) con un valor promedio de 22 °C; P_f, es la variable relacionada con la actividad trófica; (P_f=1 para grandes depredadores del sistema pelágico y organismos consumidores de zooplancton; P_f=0 para detritívoros y herbívoros); por último, H_d, es el tipo de alimentación del pez; (H_d=1 para organismos herbívoros y H_d=0 para organismos carnívoros) (Pauly *et al.*, 1990); para conocer W_∞ se empleó la ecuación de la relación potencial de tipo de crecimiento (Le Cren, 1951; Froese, 2006), la cual se expresa de la siguiente forma:

$$W_{\infty} = a * L_{\infty} * b \dots \text{(Ecuación 13)}$$

donde W_∞, es el peso (g) asintótico de la especie; a, es el factor de condición y b, es el parámetro de alometría (coeficientes de regresión de la relación longitud-peso de la especie); y L_∞, es la longitud máxima promedio de la especie en el modelo de von Bertalanffy; para las especies donde no se encontraron valores reportados de

este parámetro se utilizó la ecuación empírica propuesta por Pauly (1983), definida de la siguiente manera:

$$L_{\infty} = \frac{L_{\max}}{0.95} \dots \text{(Ecuación 14)}$$

donde L_{\max} , es la longitud máxima de la especie; y se obtuvo a partir de la literatura.

6.7.4 Matriz de dietas

Para llevar a cabo la construcción de la matriz de dietas, se recopiló bibliografía del contenido estomacal de las especies que conforman cada grupo funcional, dicha información representa el consumo de presas por parte de los grupos depredadores, expresado en proporciones (DC_{ij}), dando una suma total igual a uno para cada grupo funcional. Esto es de suma importancia para tener un panorama completo del funcionamiento del ecosistema marino, ya que aquí se establecen las conexiones que hay dentro de la red trófica, a través de la relación depredador-presa que existe entre los grupos funcionales. Por otra parte, para ciertos grupos, sus dietas fueron compuestas por las especies dominantes, en otros grupos fue complicado debido a la escasez de información de las especies en el área de estudio o zonas circunvecinas, se tome la dieta de especies con menor representatividad en las capturas, pero que contaban con información; en escenarios de mayor escasez se tomó el contenido estomacal de otras especies de otras áreas mismas que no tuvieron un registro oficial en las capturas, pero pertenecientes al mismo taxón de los grupos funcionales tomados en cuenta dentro del modelo trófico; y por último, en casos extremos se tomaron registros de hábitos alimentarios para especies en otras zonas del mundo.

6.7.5 Capturas (Y_i)

Los datos de captura oficiales fueron obtenidos de las bases de datos proporcionadas por el INAPESCA; de las cuales se extrajo principalmente la información referente a la captura en peso vivo de los grupos funcionales explotados por las flotas ribereña y sardinera, fueron sumadas y estandarizadas de kilogramos a toneladas (1 kg = 0.001 t) en un área total igual a 18,882 km²; correspondientes

al periodo 2017-2018, para el Golfo de Ulloa, México. También, se consideraron capturas incidentales (fauna de acompañamiento y/o descartes) de la flota sardinera, particularmente sobre grupos funcionales representados por los peces.

6.7.6 Eficiencia ecotrófica (EE_i)

Se refiere a la proporción de la producción que es utilizada en el ecosistema por principios básicos como la migración, depredación, capturas y acumulación de biomasa de las especies (Christensen *et al.*, 2005). En Ecopath este parámetro es el más complicado de estimar, pero al tratarse de un modelo de balance de masas, donde al integrar tres de los cuatro parámetros de entrada básicos, el cuarto puede ser estimado, este es el que normalmente se deja como interrogante para que el modelo lo calcule. En este caso, fue estimado para la mayoría de los grupos funcionales contemplados, para otros se obtuvieron a partir del modelo publicado por Morales-Zárate *et al.* (2021) para el mismo sitio de estudio, y finalmente, para otros grupos se les asignó un valor de 0.95 en el cual se asume que el 95% de la biomasa es utilizada dentro del ecosistema; y se estima de la siguiente manera:

$$EE_i = \frac{Y_i + E_i + BA_i + M2_i B_i}{P_i} \dots \text{(Ecuación 15)}$$

donde EE_i, es la eficiencia ecotrófica de i; P_i, es la tasa de producción total del grupo (i); Y_i, es la captura total de i; B_i, es la biomasa de i; BA_i, es la biomasa acumulada de i; E_i, es la tasa de migración neta de i (=emigración-inmigración); M2_i, es la tasa de depredación total de i, (Christensen *et al.*, 2008).

6.8 Indicadores de las interacciones tróficas entre los grupos funcionales

Los ecosistemas marinos han sido bastante estudiados a lo largo del tiempo, y gracias a ello se dio el paso necesario para la generación de ciertos índices mediante los que se conocen las interacciones tróficas entre los grupos funcionales dentro de los mismos; afortunadamente en el enfoque Ecopath están integrados muchos de ellos, los cuales se describen a continuación:

El primero de ellos es el nivel trófico, definido como la posición que ocupa una especie en la red trófica. Según Odum y Heald (1975) este puede ser constituido de forma fraccionada para cada grupo funcional y por defecto se le asigna el nivel número uno a los productores primarios y al detritus; y el nivel uno más el valor promedio ponderado del nivel trófico de las presas; expresado de la siguiente forma:

$$NT_j = 1 + \sum_{i=1}^n DC_{ji} * NT_i \dots (\text{Ecuación 16})$$

donde NT_j , es el nivel trófico del grupo funcional; DC_{ji} , es la proporción de la presa i en la dieta promedio del grupo depredador j ; NT_i es el nivel trófico de las presas.

El segundo es el índice de omnívora, se encarga de representar la conducta alimentaria de los grupos consumidores (Pauly *et al.*, 1987), y es estimado como la varianza de los niveles tróficos de las presas sobre las que incide un consumidor dentro de la red trófica (Christensen *et al.*, 2005); y se describe tal y como se muestra a continuación:

$$IO_j = \sum_{i=1}^n [NT_i - (NT_j - 1)]^2 DC_{ji} \dots (\text{Ecuación 17})$$

donde, NT_i , es el nivel trófico de la presa i ; NT_j , es el nivel trófico del grupo depredador j ; DC_{ji} , es la proporción de la presa i en la dieta del grupo depredador j . La forma de indicar la conducta alimentaria es si $IO=0$, señala que el consumidor es especialista (incide sobre un solo nivel trófico); en cambio, si IO aumenta a un valor mayor a cero, señala que el grupo depredador consume alimento en varios niveles tróficos.

El tercero es el índice de superposición de nicho trófico, fue empleado para evaluar el traslape en el consumo de alimento (mismas presas) de los grupos funcionales (los que fungen como depredadores dentro del ecosistema marino;

Pianka, 1973); se usó una ecuación modificada por Christensen *et al.* (2005), y se expresa de la siguiente manera:

$$O_{ji} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ji}P_{ki}}{\sum_{i=1}^n \frac{P_{ji}^2 + P_{ki}^2}{2}} \dots \text{(Ecuación 18)}$$

donde, P_{ji} y P_{ki} , son las proporciones del recurso i (grupo presa) consumidas por las especies j y k (o grupos depredadores). El índice oscila de $0 \leq O_{ij} \leq 1$; la manera de señalar el traslape es si $O_{ij}=0$, indica que no hay traslape, por el contrario, si $O_{ij}=1$, indica que existe un traslape del 100% en el consumo de presas. A partir de $O_{ij} > 0.6$ se infiere que existe un traslape similar sobre las presas consumidas (Brodeur y Pearcy, 1990).

El cuarto es el impacto trófico mezclado, al cual se acudió para conocer los impactos de un grupo funcional específico, basado en su biomasa, y como este impacta las biomásas de otros grupos funcionales; tomando en cuenta que dichos grupos están ligados de manera directa e indirecta, y por ende puede haber grandes alteraciones al perturbar alguno de ellos en la red trófica del ecosistema. Ulanowicz y Puccia (1990), integra en el modelo Ecopath a partir de una matriz que cuantifica los efectos de los impactos tróficos positivos que las presas j (grupos impactados) ejercen sobre los depredadores i (grupos impactadores), a través de la proporción que estas conforman en la dieta del mismo respectivamente; donde los números de los grupos oscilan en un intervalo que va de un valor de -1 a 1, mostrando los cambios que pueden darse en un grupo funcional, frente a un aumento ocasional de los grupos impactadores. Por otra parte, los impactos negativos ejercidos sobre las presas, por parte de los grupos funcionales considerados impactadores, expresada como la proporción de depredación total provocada por los grupos depredadores; de esta manera se concluye que dichas proporciones son promediadas por la biomasa de las presas y los consumos de los depredadores correspondientemente; y se formula de la siguiente forma:

$$IT_{ij} = DC_{ij} - \frac{B_i Q B_i DC_{ij}}{\sum_{k=1}^n B_k Q B_k DC_{kj}} \dots \text{(Ecuación 19)}$$

donde, IT_{ij} , es el impacto trófico mezclado; DC_{ij} , significa el efecto positivo de una presa (j) sobre un depredador (i); el resto de la ecuación representa el impacto que efectúa de manera natural un depredador (i) sobre su presa (j), expresado a manera de proporción total de los impactos tróficos totales generados por los grupos depredadores con sus respectivas presas.

6.9 Índices de especies clave dentro del ecosistema

Los índices de especies clave se utilizaron con el propósito de conocer la función que cumplen ciertas especies o grupos funcionales en la salud y funcionamiento de los ecosistemas marinos, cuando estos se enfrentan a sucesos como la depredación, la explotación pesquera efectuada principalmente sobre las especies de interés comercial, o las alteraciones ocurridas en términos de variabilidad ambiental, que podrían desencadenar graves consecuencias ecológicas, por ejemplo, un descenso en la productividad primaria.

Uno de ellos es el **índice de keystone**, este se encarga de identificar los grupos funcionales que son considerados “clave” en el ecosistema marino, partiendo de aquellos que poseen una biomasa considerablemente baja, pero al mismo tiempo ejercen una función ecológica destacada dentro de la red trófica marina; en cambio, los grupos funcionales que se consideran dominantes, funcionan con gran trascendencia, debido a que disponen de una biomasa considerablemente alta dentro del ecosistema marino (Power *et al.*, 1996), siendo esta última mención sobre la cual trabaja el índice en cuestión.

Los cálculos requeridos se llevan a cabo a partir de los impactos tróficos mezclados en función del impacto que un grupo funcional ejerce sobre otro, dado a partir de los siguientes postulados; el primero hace referencia a la estimación de la fuerza de interacción entre el impacto de los grupos funcionales, a consecuencia de un pequeño cambio en la biomasa de la especie que es considerada “clave”; y el

segundo se basa en la decisión del valor clave otorgado a ciertas especies en función del impacto total calculado, dicho valor debe ser cercano o igual a uno, con respecto a su biomasa; de esta manera es como se clasifican a los grupos destacados, ya que sostienen una biomasa alta y un impacto trófico elevado dentro del ecosistema (Libralato *et al.*, 2006); la ecuación se describe de la siguiente manera:

$$KS_i = \log[\epsilon_i(1 - p_i)] \dots \text{(Ecuación 20)}$$

donde KS_i , es el índice de keystone; p_i , es la fracción relativa de la biomasa disponible compuesta por el grupo (i), descartando al detritus; y ϵ_i , es el impacto total relativo del grupo (i), sobre el resto de grupos (pero no sobre sí mismo) en la red trófica.

Otro índice es el propuesto por Plagányi y Essington (2014), denominado **índice de surf**, el cual identifica las especies cuyo colapso generaría enormes repercusiones a nivel de ecosistema, debido a que está en función del aporte que tiene una especie en la dieta de los grupos depredadores, básicamente emplea las proporciones de dieta incorporadas en la matriz de dietas del modelo trófico Ecopath. A manera de definición este índice lleva a cabo una medición ponderada de la conectividad existente dentro de la red trófica, en donde los pesos son escalados con la proporción de las dietas; esto bajo dos supuestos, el primero es que los valores de surf que sobrepasen el valor de 0.001 señalan que hay un mayor riesgo potencial de repercusiones directas e indirectas en la red alimentaria, a consecuencia de la escasez de una o varias especies, particularmente si son consideradas forrajeras, tal como los pelágicos menores (Plagányi y Essington, 2014; DOF, 2019). Además, establece su dinámica con base en el número total de enlaces que hay dentro de la red alimentaria, con respecto a las fracciones de dietas de cada grupo funcional; siendo esta la manera de generar suficiente certidumbre, hasta llegar al punto de identificación taxonómica en la información de la dieta (Plagányi y Essington, 2014). El segundo supuesto usado fue la proporción de

biomasa total, referida como la suma de biomasa, tanto de los grupos funcionales consumidores (34 considerados en el modelo) y otra donde se tenga la suma de biomasa de los grupos productores (5 considerados en el modelo), descartando al Detritus (Smith *et al.*, 2011). Los valores de biomasa total que sobrepasen el valor de 0.05 revelan consecuencias ecológicas fundamentales de manera indirecta o directa dentro del ecosistema, en caso de que ciertas especies se agotaran (Smith *et al.*, 2011; Plagányi y Essington, 2014). Con esto, se concluye que cualquier especie o grupo funcional que exceda los valores supuestos mencionados anteriormente es considerado como presa "clave" en el ecosistema (Smith *et al.*, 2011; Plagányi y Essington, 2014); y se formulan de la siguiente manera:

$$\text{SURF}_i = \frac{\sum_{j=1}^S \text{DC}_{ij}^2}{L} \dots \text{(Ecuación 21)}$$

donde DC_{ij} , es la proporción de la presa (i) en la dieta del depredador (j); L, es el número total de enlaces dentro de la red trófica; y la proporción de biomasa total expresada como:

$$\frac{B_{\text{especies}}}{\sum B_{\text{consumidores o productores}}} \dots \text{(Ecuación 22)}$$

donde B_{especies} , es la biomasa de la especie o grupo funcional; $\sum B_{\text{consumidores o productores}}$, es la suma de la biomasa total de todas las especies o grupos funcionales heterótrofos o autótrofos, respectivamente.

6.10 Atributos globales del ecosistema integrados en Ecopath

Los atributos globales se utilizan para representar un ecosistema marino como un todo (Christensen *et al.*, 2005); en ese sentido, los primeros en ser estimados son los flujos totales del sistema "Throughput" (T), los cuales representan su tamaño completo, en términos de flujos (Ulanowicz, 1986); y son calculados al sumar los flujos de consumo (Q), flujos de exportación (capturas), flujos de respiración (R) y, por último, los flujos al detritus.

También, se encuentran disponibles índices que describen el desarrollo del ecosistema (Odum, 1969), tales como la producción neta del sistema, definida como la producción primaria menos la respiración total del sistema con tendencia a un valor de cero en ecosistemas maduros; el siguiente es la producción primaria total/respiración total (PP/R) y la producción primaria total/biomasa total (PP/B), ambas con tendencia a un valor de uno en ecosistemas maduros; otro índice es la biomasa total/flujo total referido como la biomasa que es soportada por el flujo de energía disponible en el sistema, teniendo como expectativa que este aumente en su máximo nivel, a medida que el ecosistema llegue a su etapa madura (Odum, 1971).

Además, se consideran índices relacionados con el rendimiento de la pesquería; el primero es la captura total, este indica la suma de las capturas totales efectuadas por las flotas pesqueras, sobre los recursos que están sujetos a explotación pesquera; otro es la eficiencia gruesa de la pesquería, proporción estimada con la producción primaria neta entre la captura total; dicha proporción maneja un intervalo amplio entre los diferentes tipos de ecosistemas, por ejemplo en ecosistemas de surgencia, donde la pesquería incide en la parte baja de la red trófica (pesca de sardina), tendrá valores elevados; por el contrario, en ecosistemas donde las poblaciones de peces se encuentran subexplotadas o la pesquería tiene incidencia sobre los depredadores apicales (pesca de atún), se calcularán valores bajos (Christensen *et al.*, 2005). Por último, el índice del nivel trófico promedio de la captura, encargado de señalar la posición de la pesquería en la red trófica marina, con el propósito de mostrar la estrategia global de la actividad pesquera, se obtiene al ponderar el nivel trófico fraccionado del grupo funcional capturado, a partir de la proporción de dicho grupo en la captura (Pauly *et al.*, 1998); y se calcula con la siguiente fórmula:

$$mTL_c = \frac{\sum_{i=1}^m (TL_i) * (Y_{i,c})}{\sum_{i=1}^m Y_{i,c}} \dots \text{(Ecuación 23)}$$

donde TL_i , es el nivel trófico fraccionado del grupo funcional capturado (i) y $Y_{i,c}$, es la proporción del grupo funcional pescado (i) en la captura total (c).

Otro índice que se incluye es el de conectancia, este se refiere a la relación entre el número de enlaces reales y el número de enlaces posibles; se ha detectado que el número real de enlaces en una red alimentaria, es proporcional al número de grupos funcionales en el ecosistema (Nee, 1990). El número de enlaces posibles en un modelo Ecopath es calculado como se muestra a continuación:

$$(N - 1)^2 \dots \text{(Ecuación 24)}$$

donde N, es el número de grupos vivos.

Finalmente, en Ecopath está incorporado el Índice de omnivoría del sistema, el cual muestra la comunidad y estado trófico del ecosistema; entendiéndose como el promedio de los índices de omnivoría para cada grupo consumidor, es ponderado de acuerdo con el logaritmo de la cantidad de alimento ingerido; valores bajos en este índice, refleja una linealidad en la red trófica marina (Christensen *et al.*, 2005).

6.11 Índices de flujo del ecosistema incorporados en Ecopath

Un ecosistema es representado por su estructura trófica, los flujos totales de energía se describen a través de las relaciones depredador-presa, es decir sobre la oferta y demanda de energía entre los grupos funcionales, y por ende su grado de organización dentro del ecosistema. Así pues, la energía que es requerida para contrarrestar una perturbación dependerá de la capacidad del ecosistema de contar con energía suficiente de reserva. Esto se cuantifica con los índices de flujo del ecosistema (Ulanowicz y Norden, 1990; Ulanowicz, 2004), los cuales son expresados en “flowbits” ($\text{bits} \cdot \text{t} \cdot \text{km}^2 \cdot \text{año}$), a través de las siguientes tres ecuaciones mismas que son descritas a continuación:

6.11.1 Ascendencia

La Ascendencia (A) es un índice originario de la teoría de la información que muestra la actividad total y nivel de organización del sistema; en otras palabras,

describe la magnitud de energía que fluye dentro del ecosistema, para cuantificar la cantidad de enlaces involucrados en la capacidad de auto-organización, hasta llegar a la etapa de completo desarrollo y madurez del mismo; el cual se describe de la siguiente manera:

$$A = \sum_{i,j} T_{i,j} \log \left(\frac{T_{i,j} T_{o,o}}{T_{i,o} T_{o,j}} \right) \dots \text{(Ecuación 25)}$$

6.11.2 Capacidad de desarrollo

La Capacidad de desarrollo (C) se refiere al límite superior de la Ascendencia; el cual indica la complejidad de las actividades del sistema, y a su vez representa toda la capacidad de la información dentro de los límites del mismo; este se expresa de la siguiente forma:

$$C = \sum_{i,j} T_{i,j} \log \left(\frac{T_{i,j}}{T_{o,o}} \right) \dots \text{(Ecuación 26)}$$

6.11.3 Overhead

El overhead (Φ) se define como la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia; es decir, muestra el conjunto de vías de información, que están estrechamente relacionadas con el potencial de reserva cuando el ecosistema se enfrenta a perturbaciones inesperadas; mismo que se formula de la siguiente manera:

$$\Phi = - \sum_{i,j} T_{i,j} \log \left(\frac{T_{i,j}^2}{T_{i,o} T_{o,j}} \right) \dots \text{(Ecuación 27)}$$

donde i,j representan la presa y el depredador, respectivamente; T son los flujos totales; o es la suma de los flujos de presas o depredadores; $T_{i,o}$ los flujos de una presa sobre todos sus depredadores; $T_{o,j}$ el consumo de un depredador sobre todas sus presas y o,o representa la suma total de flujos sobre las presas y depredadores.

6.12 Agregación trófica del ecosistema

La estructura trófica agregada, es una herramienta que permite concentrar gráficamente y de manera simplificada, los valores totales de los componentes que

interaccionan dentro del ecosistema, y al mismo tiempo ver como fluyen a lo largo de la red trófica marina, siendo representados por niveles tróficos denominados “discretos”; estos son obtenidos al agregar el sistema en una cadena lineal, para llevar a cabo los cálculos de los componentes, tales como: el consumo, la eficiencia de transferencia de energía (biomasa), referida como la fracción de los flujos totales de cada nivel trófico, o también los flujos exportados (pesca) fuera del ecosistema, siendo transferidos a un nivel trófico apical a través del consumo (Christensen *et al.*, 2008); de este modo señala las ineficiencias o disipación de energía que es producida dentro de la red trófica, a causa de la respiración, mortalidad natural y excreción (Lindeman, 1942); respiración, exportaciones (capturas por pesca), depredación, flujos totales, biomasa (de los grupos funcionales) y los flujos al detritus, mismos que son separados de los productores primarios en un compartimento independiente, con el fin de cuantificar la cantidad de energía que fluye a través de él; siendo esta la manera de observar el contenido de información total para cada nivel trófico discreto definido, además de añadir los flujos y la biomasa de un grupo funcional a otro, esto de manera proporcional con respecto al nivel trófico en que se desenvuelve, es decir, donde se llevan a cabo los flujos energéticos del mismo (Lindeman, 1942).

6.13 Impacto de la pesca de pelágicos menores en el ecosistema

Con la finalidad de evaluar los impactos de la pesca de pelágicos menores sobre el ecosistema, se plantearon dos escenarios: 1) compuesto por los grupos funcionales Clupeiformes y *S. japonicus* (macarela) y 2) compuesto por el grupo funcional *S. sagax* (sardina monterrey), el cual tiene un particular énfasis en este estudio. Esto se realizó para conocer la función que ejercen estas especies en cuanto a su captura dentro del ecosistema; dichos escenarios consistieron en quitar el valor de captura total (por acción de pesca) efectuada por la flota sardinera, referente a cada grupo funcional, y sumarlo a su biomasa correspondiente, (parámetro de entrada del modelo Ecopath); también se restó el valor de mortalidad por pesca (F) calculado por el modelo Ecopath para la producción/biomasa

(parámetro de entrada del modelo Ecopath), referente a cada grupo funcional, es decir, asumir que estos organismos no se capturan en este ecosistema. De esta manera fue evaluado el impacto ejercido por estos grupos con presencia (modelo base) y ausencia (de captura) en la pesca de estos recursos pesqueros. Para cuantificar el nivel de impacto generado, cada escenario se consideró como cambio significativo aquel que superara un 5%, y moderado el que fuese entre el 1 y 5% tanto para aquellas características referidas a la estructura (atributos) y otras al funcionamiento (flujos) del ecosistema (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2002); y así conocer hasta que nivel la pesca causa variaciones a nivel global en el ecosistema.

También, se recopiló información sobre la biomasa total disponible en el área y grupos funcionales, obtenida a partir de modelos pesqueros; con la finalidad de conocer la variabilidad de las biomásas, entre las estimadas de manera independiente con respecto a las calculadas por el modelo Ecopath; para sustentar que el impacto ejercido por estos organismos sobre el ecosistema es mayor con relación al nivel de fluctuación natural.

6.14 Obtención del modelo trófico final de tipo “Ecopath”

El primer procedimiento consistió en realizar las estimaciones necesarias de los **“parámetros de entrada desconocidos”** para los grupos funcionales, partiendo de los valores añadidos previamente al software de modelación trófica, provenientes de los cálculos realizados con la recopilación exhaustiva de la información semilla, esto con el propósito de cumplir con el principio básico, que es resolver la ecuación lineal (Ecuación 2) para cada grupo funcional ya que es considerada “maestra” en el modelo Ecopath (Tabla V).

Posteriormente, se llevó a cabo el **“balanceo del modelo”**, también es considerado como principio básico, ya que es de vital importancia para poder cumplir con la premisa del llamado “balance de masas” a cargo de la segunda ecuación “maestra” (Ecuación 3), para finalmente obtener el modelo balanceado, es decir, que la entrada de energía (biomasa) producida en el ecosistema es

exactamente igual a la que se libera, consume y exporta, para cada grupo funcional, cumpliendo con la condición inapelable del intervalo ($0 \leq EE \leq 1$), bajo la premisa antes mencionada; de lo contrario señala que la demanda total de energía de cierto grupo funcional supera su propia producción total, lo cual es incoherente. El modelo balanceado se obtuvo revisando las eficiencias ecotróficas incongruentes ($EE > 1$), una vez encontradas, manualmente se hicieron pequeños ajustes en las proporciones de consumo (dietas) de los grupos depredadores incluidos en la matriz de dietas inicial, de primera instancia se recurre a la modificación de dicha información, debido a que es la que cuenta con mayor incertidumbre en los datos de entrada del modelo y su certidumbre dependerá directamente de la tenacidad con la que se obtengan las muestras “proporciones de dieta” (Christensen *et al.*, 2000).

El siguiente paso fue verificar la “**consistencia biológica-ecológica**” del modelo trófico, para ello se usaron variables relacionadas con la fisiología de las especies o grupos funcionales; partiendo del supuesto que las estimaciones calculadas deben ser de acuerdo con lo esperado con la biología de los organismos; a estos se les denomina “indicadores de consistencia” o “índices de tasa vital”, para cotejarlo se utilizaron las proporciones y criterios propuestas por Christensen *et al.* (2005) y Link (2010), tales como la eficiencia bruta de conversión alimenticia (P/Q), que se define como la relación entre la producción total (P) y el consumo total de alimento (Q), el cual oscila en un intervalo de 0.002-0.400 para los grupos funcionales considerados; el segundo fue la respiración/asimilación (R/As), misma que no puede exceder el valor de 1, la razón es porque la respiración no puede sobrepasar la asimilación de las especies, por defecto se infiere que los valores más elevados se reflejarán en los niveles tróficos apicales, ya que la asimilación en estos grupos funcionales es considerablemente lenta. Por último, se corroboró con la producción/respiración (P/R), definida como el destino del alimento asimilado, que de igual forma, no puede superar el valor de 1, el motivo se debe a que la respiración no puede ser mayor a la producción de las especies.

Otra forma utilizada para respaldar la consistencia del modelo fue el criterio propuesto por Link (2010), el cual tiene como objetivo evaluar las biomazas (modelo optimizado) de los grupos funcionales y su respectivo nivel trófico, mismos que se encuentran esparcidos a lo largo de la red alimentaria; esta técnica consiste en observar como la biomasa se distribuye dentro de la red trófica para lograr reducir problemáticas relacionadas con la estructura, dinámica y el buen funcionamiento de un ecosistema marino, es decir cómo se da la distribución de biomasa, específicamente la descomposición trófica con el incremento del nivel trófico. Bajo este postulado antes mencionado las cifras utilizadas oscilan en un intervalo de entre 5 y 7 órdenes de magnitud para que sea razonable, cuantificados a través de una escala logarítmica, donde la pendiente debe mostrar un intervalo entre el 5 al 10% de disminución preferentemente, para así indicar que la descomposición de la biomasa se da de manera normal en la red alimentaria; dicha descomposición en los grupos funcionales es señal de como un ecosistema procesa su propia producción (Elton, 1927).

Adicionalmente, se tomaron en cuenta los valores propuestos por Trites (2003); para las proporciones de eficiencia bruta de conversión alimenticia (P/Q) y consumo de biomasa anual (Q/B), mismos que abarcan un intervalo con valores de 0.002-0.400 y 3-73 respectivamente; permitiéndose una variabilidad del 20% para los grupos funcionales incluidos (Tabla II).

Tabla II. Tasas aproximadas de consumo y eficiencia, para seis grandes grupos de especies Trites (2003).

Especies	Consumo Q/B annual⁻¹	Eficiencia de conversión alimenticia P/Q
Aves marinas	55 - 73	0.011 - 0.015
Mamíferos	11 - 18	0.002 - 0.003
Peces	3 - 8	0.150 - 0.300
Cangrejos y camarones	8 - 20	0.150 - 0.200
Calamares	4 - 15	0.300 - 0.400
Zooplancton	15 - 55	0.120 - 0.170

La siguiente actividad fue evaluar la “**consistencia pesquera**” del modelo trófico, para los grupos funcionales sujetos a explotación pesquera, la información requerida, fueron las tasas de mortalidad por pesca (F) y mortalidad natural (M) obtenidas tanto de la literatura, como las estimadas por Ecopath para cada grupo funcional, esto para ver la diferencia entre ambos procedimientos, ya que para un recurso deben ser de la misma magnitud o muy similares, que para las estimadas por modelos poblacionales; en este caso se utilizó el indicador denominado “tasa de cosecha”, que de acuerdo con Gulland (1983) se expresa de la siguiente manera:

$$HR = \frac{F}{M+F} [1 - e^{-(M+F)}] \dots \text{(Ecuación 28)}$$

donde HR, es la tasa cosecha o proporción de la captura extraída por acción de pesca, con respecto a la biomasa disponible del stock; F, es la tasa de mortalidad por pesca; M, es la tasa de mortalidad natural.

La siguiente tarea fue realizar la “**optimización del modelo**” con el módulo de “EcoRanger” integrado en el programa Ecopath; esta rutina de tipo Monte-Carlo (enfoque bayesiano) tiene por objetivo evaluar la variabilidad asociada a los parámetros de entrada, bajo la premisa de que cada parámetro representa el valor más cercano al periodo de estudio evaluado, en el cual fue construido el modelo trófico (Christensen y Pauly, 1995). Asimismo, la manera en que trabaja esta rutina es que para poder tomar en cuenta como salida exitosa (modelo positivo), los parámetros óptimos deben satisfacer ciertos supuestos, los cuales establecen que las eficiencias ecotróficas no excedan ($EE > 1$) y que las eficiencias brutas de conversión alimenticia (P/Q), se mantengan dentro del intervalo correspondiente para cada grupo funcional, además de que los parámetros solucionados (optimizados) conserven el intervalo de variabilidad asignado previamente. Esto con el propósito de que dichos parámetros optimizados puedan ser comparados con los iniciales, dado que, si los valores encontrados para cada parámetro (residuales menores), son mejores, por ende, serán seleccionados; siendo de esta manera en la que se obtiene el modelo trófico optimizado (Pauly *et al.*, 2000; Christensen y

Walters, 2004; Christensen *et al.*, 2005). Para este modelo, se asignó una variabilidad del 10% en la búsqueda de los mejores parámetros ajustados, excluyendo a la biomasa acumulada (BA_i), ya que no fue calculada inicialmente; posterior a ello, se realizaron iteraciones basadas en el remuestreo de los parámetros iniciales, para dar paso a la generación de nuevos parámetros de entrada (optimizados), en función de la distribución normal previamente asignada, implementando el criterio de mínimos cuadrados, para finalmente obtener el mejor modelo optimizado, a partir de 1,000 corridas realizadas de forma exitosa (modelos).

Finalmente, para conocer la calidad del modelo trófico construido se calculó el “**índice de pedigrí**”, el cual está incorporado en Ecopath; para ello, se asignó a cada parámetro de entrada, correspondiente a cada grupo funcional, valores que oscilan de 0 a 0.4, señala una calidad baja; un valor de 0.5, indica una calidad promedio y valores que van de 0.6 a 1 muestra una calidad alta, de acuerdo con el origen de la información utilizada para el cálculo de dicho parámetro (Christensen *et al.*, 2005). Estos intervalos de la variabilidad están incluidos por defecto en el programa Ecopath a manera de escalas. Los supuestos en que se basa son que si las estimaciones realizadas para cada parámetro de entrada, se hicieron con información local, entonces son mucho mejores que los parámetros estimados con cualquier otro método, ya sean valores estimados por Ecopath, u obtenidos de otros modelos, relaciones empíricas, entre otros. También con este índice, se compara la calidad de diferentes modelos tróficos construidos en otras regiones del mundo, para ecosistemas similares; y se calcula tal y como se muestra a continuación:

$$P = \sum_{i=1}^n \frac{I_{ij}}{n} \dots \text{(Ecuación 29)}$$

donde I_{ij} , es el valor del índice para cada parámetro de entrada; y n , es el número de parámetros insertados en el modelo.

Tabla III. Valores de incertidumbre asociados a los parámetros de entrada estimados para cada grupo funcional, para el cálculo del pedigrí del modelo trófico Ecopath en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Definiciones	Valor del índice
Biomasa	
Estimado por Ecopath	0
De otro modelo	0
Estimación aproximada	0
Consumidor: Método aproximado o indirecto	0.4
Productor: Método (percepción remota)	
Consumidor: Basado en muestreo, baja precisión	0.7
Productor: Basado localmente, baja precisión	
Consumidor: Basado en muestreo, alta precisión	1
Productor: Basado localmente, alta precisión	
Producción/Biomasa y Consumo/Biomasa	
Estimado por Ecopath	0
Estimación aproximada	0.1
De otro modelo	0.2
Relación empírica	0.5
Consumidor: Grupo/especie similar, sistema similar	0.6
Productor: Sistema similar, baja precisión	
Consumidor: Grupo/especie similar, mismo sistema	0.7
Productor: Mismo sistema, baja precisión	
Consumidor: Mismo grupo/especie, sistema similar	0.8
Productor: Sistema similar, alta precisión	
Consumidor: Mismo grupo/especie, mismo sistema	1
Productor: Mismo sistema, alta precisión	
Dietas	
Conocimiento general del grupos/especies relacionados	0
De otro modelo	0
Conocimiento general para el mismo grupo/especie	0.2
Estudio cualitativo de la composición de la dieta	0.5
Estudio cuantitativo pero limitado de la composición de la dieta	0.7
Estudio cuantitativo detallado de la composición de la dieta	1
Capturas	
Estimación aproximada	0.1
De otro modelo	0.1
Estadísticas de la FAO	0.2
Estadísticas nacionales	0.5
Estudio local, incompleto/baja precisión	0.7
Estudio local, completo/alta precisión	1

VII. RESULTADOS

7.1 Grupos funcionales integrados en el modelo trófico

Se obtuvieron 40 grupos funcionales en el modelo trófico, definiéndose cinco productores primarios: Fanerógamas Marinas, Fitoplancton, Algas verdes, pardas y rojas; dos consumidores primarios: Zooplancton grande y chico; dos Tortugas marinas; uno de Aves; uno de Mamíferos marinos; y uno de Detritus; que

representan el 13, 5, 5, 3, 3 y 3% del modelo trófico correspondientemente, y son considerados de interés ecológico. También, ocho grupos de Invertebrados: Equinodermos, Otros moluscos, *Octopus ssp*, Palinuridae, Penaeoidea, *Pleuoncodes planipes*, Otros Crustáceos y *Dosidicus gigas*; veinte grupos de Peces: Peces demersales, Peces planos, Batoidea, *H. acanthistius*, Otros peces, *Mugil cephalus*, Centropomidae, Lutjanidae, Malacanthidae, Serranidae, Sciaenidae, Tiburones, Haemulidae, Gerreidae, *M. productus*, *S. sagax*, *S. japonicus*, Clupeiformes, Epinephelinae y Pelágicos mayores; que representan el 20, y 50% del modelo trófico respectivamente, y son considerados de interés comercial; con estos grupos funcionales definidos (40), se asume que el presente modelo trófico representa gran parte del ecosistema del Golfo de Ulloa, México (Tabla IV).

Tabla IV. Grupos funcionales conformados por familias (22) y especies (106) en el modelo trófico Ecopath, del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Familias y especies que conforman los grupos funcionales del modelo trófico				
1. Aves	<i>Anisotremus interruptus</i>	<i>Hypanus longus</i>	24. Otros peces	<i>Sicyonia penicillata</i>
2. Mamíferos marinos	<i>Haemulon flaviguttatum</i>	<i>Myliobatis californica</i>	<i>Sphoeroides annulatus</i>	31. Palinuridae
<i>Eschrichtius robustus</i>	<i>Haemulon maculicauda</i>	12. <i>Caretta caretta</i>	<i>Balistes polylepis</i>	<i>Panulirus interruptus</i>
<i>Zalophus californianus</i>	7. Centropomidae	13. <i>Caretta mydas</i>	<i>Sphyræna ensis</i>	<i>Panulirus inflatus</i>
<i>Tursiops truncatus</i>	8. Lutjanidae	14. Gerreidae	<i>Sebastes goodei</i>	32. Otros crustáceos
3. Tiburones	<i>Lutjanus ssp</i>	<i>Calamus brachysomus</i>	<i>Semicossyphus pulcher</i>	Portunidae
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	<i>Lutjanus argentiventris</i>	<i>Diapterus brevirostris</i>	<i>Scorpaena guttata</i>	33. Zooplankton chico
<i>Prionace glauca</i>	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	<i>Diapterus peruvianus</i>	<i>Chromis atrilobata</i>	Copépodos
<i>Carcharhinus falciformis</i>	<i>Lutjanus campechanus</i>	15. Clupeiformes	<i>Bagre panamensis</i>	Eufásidos
<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Opisthonema libertate</i>	<i>Bodianus diplotaenia</i>	Quetognatos
<i>Carcharhinus obscurus</i>	<i>Lutjanus colorado</i>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	<i>Uranoscopidae</i>	34. Zooplankton grande
<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	<i>Etrumeus acuminatus</i>	<i>Parapsetus panamensis</i>	Pteropoda
<i>Isurus oxyrinchus</i>	9. Pelágicos mayores	<i>Opisthonema medirastre</i>	<i>Sp1</i>	Heteropoda
<i>Mustelus californicus</i>	<i>Scomberomorus sierra</i>	16. <i>Sardinops sagax</i>	<i>Sp2</i>	Salpida
<i>Galeorhinus galeus</i>	<i>Seriola lalandi</i>	17. <i>Scomber japonicus</i>	<i>Sp3</i>	Stomatopoda
<i>Mustelus lunulatus</i>	<i>Trachinotus rhodopus</i>	18. Malacanthidae	<i>Sp4</i>	Ctenophora
<i>Sphyrna zygaena</i>	<i>Caranx caninus</i>	<i>Caulolatilus princeps</i>	<i>Sp5</i>	Medusae
<i>Sphyrna lewini</i>	<i>Sarda chiliensis</i>	<i>Caulolatilus hubbsi</i>	<i>Sp6</i>	35. Fitoplancton
<i>Squatina</i>	Scombridae	19. <i>Mugil cephalus</i>	25. <i>Dosidicus gigas</i>	Diatomeas
<i>Alopias vulpinus</i>	<i>Trachinotus paitensis</i>	20. <i>Hyporthodus acanthistius</i>	26. <i>Octopus ssp</i>	36. Algas rojas
<i>Alopias pelagicus</i>	<i>Caranx caballus</i>	21. Epinephelinae	27. Otros moluscos	Corallinaceae
<i>Echinorhinus cookei</i>	<i>Thunnus albacares</i>	<i>Mycteroperca xenarcha</i>	<i>Pinna rugosa</i>	Rhodomelaceae
<i>Ginglymostoma cirratum</i>	<i>Kajikia audax</i>	<i>Hyporthodus niphobles</i>	<i>Anadara tuberculosa</i>	Ceramiaceae
4. <i>Merluccius productus</i>	<i>Coryphaena hippurus</i>	<i>Epinephelus ssp</i>	<i>Megapitaria squalida</i>	37. Algas pardas
5. Sciaenidae	<i>Makaira mazara</i>	22. Peces planos	<i>Hexaplex erythrostomus</i>	Eisenia ssp
<i>Atractoscion nobilis</i>	10. Serranidae	Paralichthyidae	<i>Haliotis fulgens</i>	Macrosystis ssp
<i>Menticirrhus undulatus</i>	<i>Paralabrax nebulifer</i>	Pleuronectidae	<i>Argopecten ventricosus</i>	38. Algas verdes
<i>Micropogonias megalops</i>	<i>Epinephelus analogus</i>	Bothidae	28. Equinodermos	Ulvaceae
<i>Menticirrhus panamensis</i>	<i>Epinephelus labriformis</i>	Soleidae	<i>Isostichopus fuscus</i>	Codiaceae
<i>Umbrina roncadore</i>	<i>P. maculatofasciatus</i>	Cynoglossidae	<i>Astropecten armatus</i>	39. Fanerógamas marinas
<i>Cynoscion xanthulus</i>	11. Batoidea	23. Peces demersales	29. <i>Pleuroncodes planipes</i>	<i>Zostera marina</i>
<i>Cynoscion reticulatus</i>	<i>Platyrrhinoidis triseriata</i>	<i>Argentina sialis</i>	30. Penaeoidea	<i>Ruppia marítima</i>
6. Haemulidae	<i>Pseudobatos productus</i>	<i>Prionotus stephanophrys</i>	<i>Penaeus californiensis</i>	40. Detritus
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	<i>Dasyatis brevis</i>	<i>Kathetostoma averruncus</i>	<i>Penaeus stylirostris</i>	

7.2 Construcción del modelo trófico

A partir de los parámetros de entrada estimados B, P/B, Q/B, Y, y la matriz de dietas (Tabla V-X), se integraron en el modelo trófico preliminar que mostró eficiencias ecotróficas incoherentes ($EE > 1$) en el 38% de los grupos funcionales (15); según Christensen *et al.* (2005) este desbalanceo de biomásas de los grupos funcionales es originado a partir de las incongruencias generadas en las tasas $M2 > Z$, señalando que la mortalidad por depredación (M2) es mayor a la mortalidad total (Z), lo cual no es posible; para resolver esto y corregir la condición antes señalada, Ecopath toma un valor negativo “incongruente” en la tasa de otra mortalidad (M0), y así igualar el valor elevado por la tasa de mortalidad por depredación (M2) para aquellos grupos funcionales donde sea necesario, la desventaja es que dichos valores no pueden balancear el modelo trófico. Otra interpretación de esta incongruencia es que la pesca de un grupo funcional sujeto a explotación o el consumo de los grupos depredadores dentro del ecosistema está por encima de su propia producción. Por ello para balancear el modelo trófico y llegar a la condición deseada ($0 \leq EE \leq 1$), se recurrió a la matriz de dietas para realizar pequeños ajustes en las proporciones de consumo (dietas) de los grupos depredadores.

Por otra parte, cabe mencionar que en este modelo trófico se considera a la especie *S. sagax* (sardina monterrey) como un grupo funcional separado Clupeiformes, representó el 83% de la captura total para el periodo de evaluación en este estudio (2017-2018), por ello la importancia de conocer el impacto que genera a partir de sus capturas efectuadas por la flota sardinera en los atributos y flujos tróficos del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Tabla V. Resultados obtenidos de las eficiencias ecotróficas (EE) calculadas con los parámetros de entrada iniciales, para el modelo trófico Ecopath, del ecosistema del Golfo de Ulloa, México. EE>1 en el 38% de los grupos funcionales (15 desbalanceados).

N.º	Grupo funcional	B	P/B	Q/B	P/Q	EE	Referencia				
		(t*km ²)	(anual)	(anual)			B	P/B	Q/B	P/Q	EE
1	Aves	0.001	0.950	77.76	0.012	3.029	2	2	2	4	4
2	Mamíferos marinos	0.073	0.113	18.39	0.006	0.447	4	3	3	4	3
3	Tiburones	0.279	0.496	4.778	0.049	0.799	1	1	1	4	4
4	<i>Merluccius productus</i>	2.121	0.500	2.000	0.250	0.699	4	3	3	4	3
5	Sciaenidae	1.384	0.378	5.511	0.047	0.308	1	1	1	4	4
6	Haemulidae	0.017	0.548	7.146	0.077	23.581	1	1	1	4	4
7	Centropomidae	0.001	1.780	4.696	0.379	1.096	1	1	1	4	4
8	Lutjanidae	0.018	1.273	5.236	0.170	1.676	1	1	1	4	4
9	Pelágicos mayores	0.330	1.023	5.469	0.091	1.368	1	1	1	4	4
10	Serranidae	0.841	0.510	7.320	0.030	3.005	1	1	1	4	4
11	Batoidea	0.354	0.555	4.814	0.050	0.573	1	1	1	4	4
12	<i>Caretta caretta</i>	0.001	1.023	3.500	0.292	0.500	4	3	3	4	3
13	<i>Caretta mydas</i>	0.015	0.200	3.500	0.057	0.651	4	3	3	4	3
14	Gerreidae	0.014	1.038	5.314	0.093	2.526	1	1	1	4	4
15	Clupeiformes	4.115	1.359	6.473	0.068	0.785	1	1	1	4	4
16	<i>Sardinops sagax</i>	14.217	2.910	15.096	0.060	0.214	1	1	1	4	4
17	<i>Scomber japonicus</i>	0.202	2.010	9.346	0.215	3.925	1	1	1	4	4
18	Malacanthidae	0.134	0.410	3.113	0.026	8.564	1	1	1	4	4
19	<i>Mugil cephalus</i>	0.036	0.341	10.515	0.010	12.366	1	1	1	4	4
20	<i>Hyporthodus acanthistius</i>	0.078	0.510	6.274	0.044	0.728	1	1	1	4	4
21	Epinephelinae	0.275	0.310	4.005	0.077	0.980	1	1	1	4	4
22	Peces planos	0.093	0.850	4.720	0.180	0.962	4	3	3	4	3
23	Peces demersales	0.161	0.960	3.780	0.254	0.916	4	3	3	4	3
24	Otros peces	0.061	1.014	6.207	0.110	40.461	1	1	1	4	4
25	<i>Dosidicus gigas</i>	0.966	3.250	13.800	0.236	0.949	4	3	3	4	3
26	Octopus ssp	0.198	1.390	3.500	0.397	0.950	4	3	3	4	3
27	Otros moluscos	0.097	1.234	12.500	0.099	4.857	1	1	3	4	4
28	Equinodermos	0.304	1.500	4.000	0.375	0.829	4	4	3	4	3
29	<i>Pleuroncodes planipes</i>	9.461	2.000	9.670	0.207	0.751	4	4	3	4	3
30	Penaeoidea	0.004	2.560	10.200	0.251	1777.400	1	1	3	4	4
31	Palinuridae	0.680	1.280	7.480	0.171	0.950	4	3	3	4	1
32	Otros crustáceos	0.041	2.800	20.000	0.140	35.145	1	1	3	4	4
33	Zooplankton chico	186.551	7.000	24.900	0.281	0.735	4	3	3	4	3
34	Zooplankton grande	46.136	25.680	86.300	0.298	0.688	4	3	3	4	3
35	Fitoplancton	152.183	10.000	-	-	13.693	1	3	-	-	4
36	Algas rojas	0.112	5.500	-	-	0.950	4	3	-	-	1
37	Algas pardas	0.502	5.740	-	-	0.950	4	3	-	-	1
38	Algas verdes	0.010	20.000	-	-	0.950	4	3	-	-	1
39	Fanerógramas marinas	1.078	1.122	-	-	0.950	4	3	-	-	1
40	Detritus	9.800	-	-	-	0.000	1	-	-	-	4

1: Éste trabajo; 2: del Monte-Luna (2004); 3: Morales-Zarate *et al.* (2021); 4: Estimado por Ecopath.

Los datos, al igual que las referencias usadas para estimar la biomasa del 50% de los grupos funcionales que integran el modelo trófico preliminar, se señalan en la tabla VI; dichas biomásas fueron estimadas por medio del modelo de captura de Baranov (1918), para los grupos funcionales objetivo en este estudio tales como

Clupeiformes (4.115 t), *S. sagax* (14.217 t) y *S. japonicus* (0.202 t); y para algunos de interés comercial en la región como Sciaenidae (1.384 t), Lutjanidae (0.018 t), Malacanthidae (0.134 t) y Penaeoidea (0.004 t), no mostraron cambios significativos con respecto a las biomazas estimadas por Ecopath para dichos grupos funcionales (Clupeiformes 4.38 t; *S. sagax* 14.12 t; *S. japonicus* 0.193 t; Sciaenidae 1.344 t; Lutjanidae 0.0189 t; Malacanthidae 0.139 t; Penaeoidea 0.00419 t); dichas diferencias fueron del 6, -1, -4 -3, 5, 4 y 5% respectivamente. Por otro lado, se presentaron diferencias de tendencia media (sin exceder el +/-100%), por ejemplo, las biomazas estimadas de forma independiente para Mamíferos marinos, *M. productus*, *C. mydas*, *D. gigas* y *P. planipes* indicaron un -40, -37, -47, -48 y -48% de diferencia correspondientemente, de acuerdo con las estimadas por Ecopath. Por último, las diferencias de biomasa mayores al 100% entre las estimadas de manera puntual comparadas con las estimadas por el software, se observaron en lo grupos Peces planos, Peces demersales, Palinuridae y Fanerógramas marinas (Figura 3).

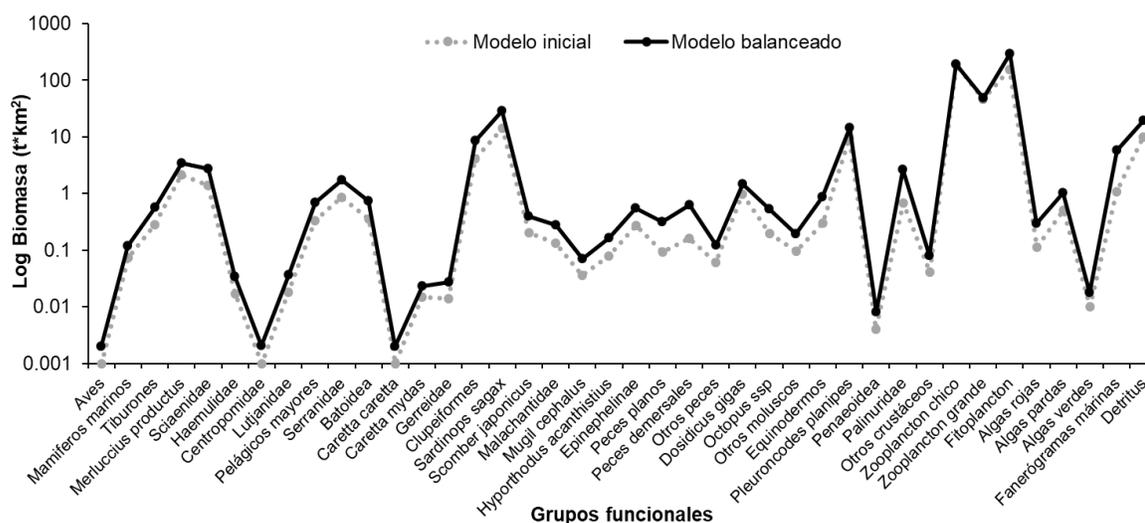


Figura 3. Comparación de biomazas entre el modelo original (desbalanceado) y el modelo final (balanceado y optimizado). El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.

Tabla VI. Datos y referencias utilizadas para la estimación de biomasa (Bi) para el modelo trófico Ecopath del ecosistema del Golfo de Ulloa México.

Grupo funcional y especie	F	M	Captura total (Grupo funcional) (t*km ²)	Referencia		
				F	M	B
3. Tiburones			0.0964			1
<i>Isurus oxyrinchus</i>	0.13	0.10	-	2	2	-
<i>Mustelus californicus</i>	0.77	0.47	-	3	3	-
<i>Prionace glauca</i>	0.24	0.19	-	2	2	-
<i>Carcharhinus falciformis</i>	0.12	0.16	-	4	4	-
<i>Alopias vulpinus</i>	1.20	0.35	-	5	5	-
<i>Carcharhinus limbatus</i>	-	0.24	-	-	5	-
<i>Sphyrna lewini</i>	-	0.29	-	-	6	-
Valor promedio	0.49	0.26	-	-	-	-
5. Sciaenidae			0.1272			1
<i>Micropogonias megalops</i>	-	0.51	-	-	7	-
<i>Cynoscion reticulatus</i>	0.12	0.37	-	18	14	-
Valor promedio	-	0.44	-	-	-	-
6. Haemulidae			0.0083			1
<i>Anisotremus interruptus</i>	-	1.11	-	-	8	-
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	0.99	0.30	-	9	9	-
Valor promedio	-	0.71	-	-	-	-
7. Centropomidae	0.84	0.94	0.0005	10	10	1
8. Lutjanidae			0.0123			1
<i>Lutjanus argentiventris</i>	0.58	0.38	-	9	9	-
<i>Lutjanus guttatus</i>	4.00	0.22	-	11	11	-
<i>Lutjanus colorado</i>	0.55	0.17	-	9	9	-
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0.19	0.15	-	9	9	-
Valor promedio	1.33	0.23	-	-	-	-
9. Pelágicos mayores			0.1201			1
<i>Scomberomorus sierra</i>	0.51	0.69	-	11	11	-
<i>Trachinotus rhodopus</i>	0.16	0.54	-	12	12	-
<i>Caranx caninus</i>	0.33	0.11	-	9	9	-
<i>Caranx caballus</i>	1.58	0.28	-	9	9	-
<i>Thunnus albacares</i>	0.26	0.58	-	15	14	-
<i>Kajikia audax</i>	0.27	0.25	-	15	13	-
Valor promedio	0.52	0.41	-	-	-	-
10. Serranidae			0.2690			1
<i>Paralabrax nebulifer</i>	0.48	0.22	-	15	14	-
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	0.41	0.29	-	15	14	-
Valor promedio	0.45	0.26	-	-	-	-
11. Batoidea			0.0802			1
<i>Hypanus longus</i>	0.18	0.23	-	9	9	-
<i>Pseudobatos productus</i>	0.41	0.29	-	16	16	-
Valor promedio	0.30	0.26	-	-	-	-
14. Gerreidae			0.0115			1
<i>Diapterus brevirostris</i>	1.82	0.14	-	17	17	-
15. Clupeiformes			1.58511			1
<i>Opisthonema libertate</i>	1.33	0.60	-	18	18	-
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	0.24	0.63	-	15	14	-
<i>Etrumeus acuminatus</i>	0.15	0.39	-	15	14	-
<i>Opisthonema medirastre</i>	1.10	1.00	-	18	18	-
Valor promedio	0.63	0.70	-	-	-	-
16. Sardinops sagax	1.60	1.19	7.65213	19	19	1
17. Scomber japonicus	1.53	0.48	0.13333	19	19	1
18. Malacanthidae			0.0213			1
<i>Caulolatilus princeps</i>	0.25	0.17	-	15	20	-
19. Mugil cephalus	3.37	0.70	0.0293	21	21	1

20. Hyporthodus acanthistius	0.07	0.44	0.0043	15	14	1
21. Epinephelinae			0.0401			1
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	0.17	0.14	-	22	22	-
24. Otros peces			0.0392			1
<i>Balistes polylepis</i>	-	0.83	-	-	23	-
<i>Sphyaena ensis</i>	2.04	1.16	-	24	24	-
Valor promedio	-	1.00	-	-	-	-
27. Otros moluscos			0.0390			1
<i>Anadara tuberculosa</i>	1.97	0.82	-	25	25	-
<i>Hexaplex erythrostomus</i>	4.03	0.93	-	26	26	-
Valor promedio	-	0.88	-	-	-	-
30. Penaeoidea			0.0006			1
<i>Penaeus californiensis</i>	0.87	0.84	-	27	27	-
32. Otros crustáceos			0.0202			1
Portunidae	1.8	1.73	-	28	28	-

1: Modelo de captura de Baranov (1918); 2: Takeuchi *et al.* (2005); 3: Fajardo-Yamamoto (2014); 4: Román-Verdesoto (2014); 5: Mendizabal-Oriza (1995); 6: III Foro Científico de Pesca Ribereña (2006); 7: Arzola-Sotelo *et al.* (2018); 8: González-Orozco (2000); 9: Anislado-Tolentino *et al.* (2016); 10: Labastida-Che *et al.* (2013); 11: IX Foro Científico de Pesca Ribereña (2018); 12: III Foro Científico de Pesca Ribereña (2006); 13: Montoya-Márquez (2002); 14: Ecuación de Cubillos (2003); 15: Ecuación: $F = Z \cdot M$; Gulland (1971); 16: Downton-Hoffmann (2001); 17: Gallardo-Cabello *et al.* (2015); 18: Ruíz-Domínguez (2019); 19: García-Franco *et al.* (2001); 20: Elorduy-Garay *et al.* (2005); 21: Angulo-Plasencia (2008); 22: Bermejo-Miramontes (2018); 23: López-Martínez *et al.* (2012); 24: Adair-Quiroz (2014); 25: Borda y Cruz (2004); 26: Baqueiro-Cárdenas *et al.* (2003); 27: García-Borbón (2009); 28: López-Martínez *et al.* (2015); Todos los valores de captura total se estandarizaron de kilogramos a toneladas (1kg=0.001t) con una área de 18,882 km². Todos los valores en “**negritas**”, fueron los utilizados para la estimación de biomasa de los grupos funcionales registrados en la presente tabla.

Los valores y bibliografía utilizada en las ecuaciones empíricas (9, 10 y 12) para estimar los parámetros de entrada producción/biomasa (P/B para 50% de los grupos funcionales), se exponen en la tabla VII y los de consumo/biomasa (Q/B para 43% de los grupos funcionales) se expresan en las tablas VIII-IX, bajo la premisa de que la recabación exhaustiva de los valores semilla necesarios, fuese del área de estudio en cuestión o zonas circunvecinas, esto con la finalidad de disminuir la incertidumbre en las estimaciones de dichos parámetros de entrada; para el resto de grupos funcionales en ambas proporciones mencionadas anteriormente, los valores se tomaron de modelos publicados para la misma región de estudio; cabe señalar que en algunas especies particulares, de ciertos grupos funcionales se consideraron valores semilla de la base de datos ictiológicos FishBase de Froese y Pauly (2022), para realizar una mejor estimación de Q/B para referidos grupos, debido a su relevancia en las capturas. Por ejemplo, para la especie *Hoplopogrus guentherii* y *Atractoscion nobilis* de los grupos funcionales Lutjanidae y Sciaenidae, respectivamente, no se contaba con los valores de coeficientes de regresión a y b

de la relación longitud-peso; siendo esta la forma de completar la información semilla requerida para la construcción del modelo trófico preliminar.

El P/B estimado con la ecuación 9 ($F=1.53$) y ($M=0.48$) para el grupo funcional *S. japonicus* fue de 2.01, para los Clupeiformes estimado con las ecuaciones 9 y 10 mostró un valor promedio de 1.359 y por último, para *S. sagax* con el valor puntual de mortalidad total ($Z=2.91$) reportado en la literatura; cabe destacar la producción del fitoplancton dado que este funge como presa principal de estos organismos y es la base de la red trófica (DOF, 2019), por lo que se consideró la reportada por Morales-Zárate *et al.* (2021), que fue un P/B de 10.00 para el Golfo de Ulloa, México. Asimismo, el Q/B estimado con la ecuación 12 para los grupos funcionales *S. japonicus*, Clupeiformes y *S. sagax* fue de 9.346, 6.473 y 15.096, respectivamente, indicando que dentro de los grupos de peces ocupan de los primeros lugares tanto en producción de tejido nuevo como en consumo de alimento en el ecosistema.

Tabla VII. Datos y referencias usadas en la estimación de producción/biomasa P/B.

Grupo funcional y especie	K (anual)	t _{max}	F	M	K	Referencia		
						F	M	P/B (Z)
3. Tiburones								
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	0.25	12.000	-	-	3	-	-	1
<i>Isurus oxyrinchus</i>	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Mustelus californicus</i>	-	-	0.77	0.47	-	5	5	2
<i>Prionace glauca</i>	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Carcharhinus falciformis</i>	-	-	0.12	0.16	-	6	6	2
<i>Sphyrna zygaena</i>	0.16	18.750	-	-	7	-	-	1
<i>Alopias vulpinus</i>	-	-	1.20	0.35	-	8	8	2
<i>Carcharhinus limbatus</i>	0.19	15.789	-	-	9	-	-	1
<i>Galeorhinus galeus</i>	0.092	32.609	-	-	10	-	-	1
<i>Alopias pelagicus</i>	0.118	25.424	-	-	11	-	-	1
<i>Sphyrna lewini</i>	-	-	-	-	-	-	-	12
<i>Carcharhinus obscurus</i>	0.046	65.217	-	-	13	-	-	1
<i>Galeocerdo cuvier</i>	0.184	16.304	-	-	14	-	-	1
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.0926	32.397	-	-	15	-	-	1
5. Sciaenidae								
<i>Atractoscion nobilis</i>	0.18	16.667	-	-	16	-	-	1
<i>Micropogonias megalops</i>	0.26	11.538	-	-	17	-	-	1
<i>Cynoscion reticulatus</i>	0.252	11.905	-	-	18	-	-	1
6. Haemulidae								
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	0.132	22.727	-	-	19	-	-	1
<i>Anisotremus interruptus</i>	-	-	-	-	-	-	-	20
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	-	-	0.99	0.30	-	21	21	2
<i>Haemulon maculicauda</i>	0.12	25.000	-	-	19	-	-	1
7. Centropomidae								
			0.84	0.94		22	22	2
8. Lutjanidae								
<i>Lutjanus argentiventris</i>	-	-	0.58	0.38	-	21	21	2
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	0.071	42.254	-	-	12	-	-	1
<i>Lutjanus guttatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	23
<i>Lutjanus colorado</i>	-	-	-	-	-	-	-	21
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	-	-	0.19	0.15	-	21	21	2
9. Pelágicos mayores								
<i>Scomberomorus sierra</i>	-	-	0.51	0.69	-	23	23	2
<i>Trachinotus rhodopus</i>	0.21	14.286	-	-	12	-	-	1
<i>Caranx caninus</i>	-	-	0.33	0.11	-	21	21	2
<i>Sarda chiliensis</i>	0.6215	4.827	-	-	24	-	-	1
<i>Caranx caballus</i>	-	-	1.58	0.28	-	21	21	2
<i>Thunnus albacares</i>	-	-	-	-	-	-	-	25
<i>Kajikia audax</i>	-	-	0.27	0.25	-	26	26	2
<i>Coryphaena hippurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	27
<i>Makaira mazara</i>	0.3824	7.845	-	-	28	-	-	1
10. Serranidae								
<i>Paralabrax nebulifer</i>	-	-	-	-	-	-	-	29
<i>Epinephelus analogus</i>	0.12	25.000	-	-	-	46	-	1
<i>Epinephelus labriformis</i>	0.318	9.434	-	-	-	30	-	1
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	29
11. Batoidea								
<i>Myliobatis californica</i>	0.052	57.692	-	-	31	-	-	1
<i>Hypanus longus</i>	-	-	0.18	0.23	-	21	21	2
<i>Pseudobatos productus</i>	-	-	0.41	0.29	-	32	32	2
14. Gerreidae								
<i>Calamus brachysomus</i>	0.1473	20.367	-	-	33	-	-	1
<i>Diapterus brevirostris</i>	-	-	1.82	0.14	-	34	34	2
<i>Diapterus peruvianus</i>	0.65	4.615	-	-	46	-	-	1

15. Clupeiformes								-
<i>Opisthonema libertate</i>	-	-	1.33	0.60	-	35	35	2
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	-	-	0.24	0.63	-	36	36	2
<i>Etrumeus acuminatus</i>	0.37	-	-	-	37	-	-	1
<i>Opisthonema medirastre</i>	-	-	1.10	1.00	-	35	35	2
16. Sardinops sagax								38
17. Scomber japonicus			1.53	0.48		38	38	2
18. Malacanthidae								-
<i>Caulolatilus princeps</i>	-	-	-	-	-	-	-	39
19. Mugil cephalus								40
20. Hyporthodus acanthistius	0.3	10			41			1
21. Epinephelinae								-
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	-	-	0.17	0.14	-	42	42	2
24. Otros peces								-
<i>Sphoeroides annulatus</i>	0.28	10.714	-	-	43	-	-	1
<i>Balistes polylepis</i>	0.51	5.882	-	-	44	-	-	1
<i>Sphyraena ensis</i>	-	-	-	-	45	-	-	-
<i>Bagre panamensis</i>	0.37	8.108	-	-	46	-	-	1
27. Otros moluscos								-
<i>Pinna rugosa</i>	0.154	19.481	-	-	47	-	-	1
<i>Anadara tuberculosa</i>	-	-	1.97	0.82	-	48	48	2
<i>Megapitaria squalida</i>	-	-	-	-	-	-	-	49
<i>Hexaplex erythrostomus</i>	-	-	4.03	0.93	-	50	50	50
<i>Haliotis fulgens</i>	-	-	-	-	-	-	-	51
30. Penaeoidea								-
<i>Penaeus californiensis</i>	-	-	0.87	0.84	-	52	52	52
<i>Penaeus stylirostris</i>	1.92	1.563	-	-	53	-	-	1
<i>Sicyonia penicillata</i>	-	-	-	-	-	-	-	54
32. Otros crustáceos								-
Portunidae	-	-	1.8	1.73	-	55	55	55

1: Modelo de Hoenig (1983); Parámetro K de ECVB; Pauly (1980); 2: Ecuación: Z= F+M; Allen (1971); 3: López-García (2006); 4: Takeuchi *et al.* (2005); 5: Fajardo-Yamamoto (2014); 6: Román-Verdesoto (2014); 7: Morán-Villatoro (2018); 8: Mendizabal-Oriza (1995); 9: Tovar-Ávila (2000); 10: Lucifora (2003); 11: Kwang-Ming *et al.* (1999); 12: III Foro Científico de Pesca Ribereña (2006); 13: Shoou-Jeng *et al.* (2015); 14: Carvalho-Brandao *et al.* (2017); 15: Escobedo-Olvera (2006); 16: Romo-Curiel (2015); 17: Arzola-Sotelo (2013); 18: Mendoza-López *et al.* (1992); 19: Cruz-Romero *et al.* (1993); 20: González-Orozco (2000); 21: Anislado-Tolentino *et al.* (2016); 22: Labastida-Che *et al.* (2013); 23: IX Foro Científico de Pesca Ribereña (2018); 24: Ortega-García y Jakes-Cota (2019); 25: Anislado-Tolentino *et al.* (2012); 26: Montoya-Márquez (2002); 27: Zúñiga-Flores (2009); 28: Jakes-Cota (2008); 29: Melo-Barrera (2003); 30: Craig *et al.* (1999); 31: Aguirre-García (2009); 32: Downton-Hoffmann (2001); 33: Martínez (1985); 34: Gallardo-Cabello *et al.* (2015); 35: Ruíz-Domínguez (2019); 36: Canales (2020); 37: Flores-Anaya (2020); 38: García-Franco *et al.* (2001); 39: Elorduy-Garay *et al.* (2005); 40: Angulo-Plasencia (2008); 41: FishBase de la sección Herramienta de ciclo de vida 42: Bermejo-Miramontes (2018); 43: Froese y Pauly (2005); 44: López-Martínez *et al.* (2012); 45: Adair-Quiroz (2014); 46: Morales-Nin (1994); 47: Arizpe y Félix (1985); 48: Borda y Cruz (2004); 49: Schweers *et al.* (2006); 50: Baqueiro-Cárdenas *et al.* (2003); 51: Navarro-González *et al.* (2015); 52: García-Borbón (2009); 53: López-Martínez *et al.* (2005); 54: López-Martínez *et al.* (2019); 55: López-Martínez *et al.* (2015).

Tabla VIII. Datos utilizados para la estimación de consumo/biomasa (Q/B).

Grupo funcional y especie	L _{max} (cm)	L _∞ (cm)	a	b	W _∞ (g)	P _f	H _d
3. Tiburones							
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	-	114.8	0.0000042	3.3278	63992	1	0
<i>Isurus oxyrinchus</i>	-	411	0.0000052	3.1407	849	1	0
<i>Mustelus californicus</i>	-	186.65	0.0024	3.13	30798	1	0
<i>Prionace glauca</i>	-	303.4	0.0000031	3.1313	254813	1	0
<i>Carcharhinus falciformis</i>	-	240	0.0000154	2.9221	116146	1	0
<i>Sphyrna zygaena</i>	-	349.5	0.0000016	3.2	349262	1	0
<i>Alopias vulpinus</i>	-	220	0.0001882	2.5188	49378	1	0
<i>Carcharhinus limbatus</i>	-	178.4	0.00468	3.04	32695	1	0
<i>Galeorhinus galeus</i>	-	152	0.00407	3.03	16618	1	0
<i>Alopias pelagicus</i>	-	182.2	0.0000398	2.52	6553	1	0
<i>Sphyrna lewini</i>	-	305.3	0.00000777	3.13	465	1	0
<i>Carcharhinus obscurus</i>	-	373.4	0.00003241	2.7862	290762	1	0
<i>Galeocerdo cuvier</i>	-	388	0.00000252	3.0669	256674	1	0
<i>Mustelus lunulatus</i>	-	175.998	0.000001	3.1699	19406	1	0
5. Sciaenidae							
<i>Atractoscion nobilis</i>	-	141.01	0.00851	3.05	30559	1	0
<i>Micropogonias megalops</i>	-	85.5	0.000004	3.1696	7856	0	0
<i>Menticirrhus panamensis</i>	70	73.684	0.00148	3.56	6578	1	0
<i>Cynoscion reticulatus</i>	-	57.71	0.0087	3	1672	1	0
6. Haemulidae							
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	-	49	0.081	2.71	3083	1	0
<i>Anisotremus interruptus</i>	-	50.59	0.046	2.958	5051	1	0
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	-	55.92	0.016	2.944	2233	1	0
<i>Haemulon maculicauda</i>	-	30.9	0.104	2.563	685	1	0
7. Centropomidae							
		80	0.0077	2.99	3773	0	0
8. Lutjanidae							
<i>Lutjanus argentiventris</i>	-	73.5	0.0143	3.0196	6177	1	0
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	-	122.64	0.01479	2.97	23616	1	0
<i>Lutjanus guttatus</i>	-	79	0.00004	2.92	11565	1	0
<i>Lutjanus colorado</i>	-	100	0.016	2.94	12137	1	0
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	-	122.8	0.0179	2.93	23670	1	0
9. Pelágicos mayores							
<i>Scomberomorus sierra</i>	-	67.4	0.00003	2.78	2192	1	0
<i>Seriola lalandi</i>	86	90.526	0.2112	2.2224	4714	1	0
<i>Trachinotus rhodopus</i>	-	55.5	0.01259	2.96	1833	1	0
<i>Caranx caninus</i>	-	122.2	0.199	2.87	194423	1	0
<i>Sarda chiliensis</i>	-	76.87	0.0000076	3.08962	6284	1	0
<i>Trachinotus paitensis</i>	51	53.684	0.0236	2.7527	1364	1	0
<i>Caranx caballus</i>	-	64.8	0.018	2.87	2848	1	0
<i>Thunnus albacares</i>	-	199.61	0.0000228	2.944	118487	1	0
<i>Kajikia audax</i>	-	207	0.000004	3.05	51972	1	0
<i>Coryphaena hippurus</i>	-	117.4	0.0000036	3.182	21086	1	0
<i>Makaira mazara</i>	-	299.66	0.000012	3	322900	1	0
10. Serranidae							
<i>Paralabrax nebulifer</i>	-	76	0.00001	3.01	4691	1	0
<i>Epinephelus analogus</i>	-	97.3	0.01148	3.04	12700	1	0
<i>Epinephelus labriformis</i>	-	25.6165	0.00003	2.9516	386	1	0
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	-	41.54	0.0161	2.9342	903	1	0
11. Batoidea							
<i>Platyrhinoidis triseriata</i>	-	93.7	0.01	3.04	9865	1	0
<i>Myliobatis californica</i>	-	144.964	0.00389	3.09	18546	1	0
<i>Hypanus longus</i>	-	152.4	0.0066	3.4	174459	1	0
<i>Pseudobatos productus</i>	-	136.69	0.0000023	3.092	11414	1	0

14. Gerreidae							
<i>Calamus brachysomus</i>	-	50.13	0.02344	2.75	1110	1	0
<i>Diapterus brevirostris</i>	-	48.61	0.014	2.977	1394794	1	1
<i>Diapterus peruvianus</i>	-	21	0.01202	3.07	161852	1	0
15. Clupeiformes							
<i>Opisthonema libertate</i>	-	18.68	0.036	2.796	80737	1	0
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	-	17.9	0.00513	3.26	113349	0	1
<i>Etrumeus acuminatus</i>	-	24.352	0.0000435	2.8	209	1	0
16. <i>Sardinops sagax</i>		21.5	0.0000134	3.034	160	0	1
17. <i>Scomber japonicus</i>		29.9	0.0000009	3.51328	427	1	0
18. Malacanthidae							
<i>Caulolatilus princeps</i>	-	61.92	0.00021	2.979	43560	0	0
19. <i>Mugil cephalus</i>		53.84	0.0000047	3.1	1376	0	1
20. <i>Hyporthodus acanthistius</i>	130	136.84	0.0086	1.5602	672	0	0
21. Epinephelinae							
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	80	153.3	0.01838	3	66217	1	0
24. Otros peces							
<i>Sphoeroides annulatus</i>	-	46.32	0.0239	2.9721	2001376	0	1
<i>Balistes polylepis</i>	-	67	0.0355	2.7736	4121	1	0
<i>Sphyraena ensis</i>	-	70	0.00603	2.91	1411	1	0
<i>Sebastes goodei</i>	56	59	0.00758	3.1203	2535	1	0
<i>Bagre panamensis</i>	-	44.1	0.00003	2.88	1239	0	0
<i>Parapsettus panamensis</i>	39.6	41.684	0.1123	2.5548	1546	1	0

Tabla IX. Referencias utilizadas para la estimación consumo/biomasa (Q/B).

Grupo funcional y especie	L_{max} (cm)	L_{∞} (cm)	a	b	W_{∞} (g)	Q/B
3. Tiburones						
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	-	12	13	13	2	1
<i>Isurus oxyrinchus</i>	-	14	15	15	2	1
<i>Mustelus californicus</i>	-	16	3	3	2	1
<i>Prionace glauca</i>	-	17	15	15	2	1
<i>Carcharhinus falciformis</i>	-	18	15	15	2	1
<i>Sphyrna zygaena</i>	-	19	20	20	2	1
<i>Alopias vulpinus</i>	-	21	15	15	2	1
<i>Carcharhinus limbatus</i>	-	22	3	3	2	1
<i>Galeorhinus galeus</i>	-	23	3	3	2	1
<i>Alopias pelagicus</i>	-	24	24	24	2	1
<i>Sphyrna lewini</i>	-	25	15	26	2	1
<i>Carcharhinus obscurus</i>	-	27	15	15	2	1
<i>Galeocerdo cuvier</i>	-	28	15	15	2	1
<i>Mustelus lunulatus</i>	-	29	29	29	2	1
5. Sciaenidae						
<i>Atractoscion nobilis</i>	-	30	3	3	2	1
<i>Micropogonias megalops</i>	-	31	32	32	2	1
<i>Menticirrhus panamensis</i>	4	11	3	3	2	1
<i>Cynoscion reticulatus</i>	-	33	34	34	2	1
6. Haemulidae						
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	-	35	35	35	2	1
<i>Anisotremus interruptus</i>	-	36	36	36	2	1
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	-	37	37	37	2	1
<i>Haemulon maculicauda</i>	-	35	35	35	2	1
7. Centropomidae		38	38	38	2	1
8. Lutjanidae						
<i>Lutjanus argentiventris</i>	-	39	40	40	2	1
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	-	26	3	26	2	1

<i>Lutjanus guttatus</i>	-	41	37	37	2	1
<i>Lutjanus colorado</i>	-	37	37	37	2	1
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	-	37	37	37	2	1
9. Pelágicos mayores						
<i>Scomberomorus sierra</i>	-	42	42	42	2	1
<i>Seriola lalandi</i>	5	11	5	5	2	1
<i>Trachinotus rhodopus</i>	-	26	3	3	2	1
<i>Caranx caninus</i>	-	37	37	37	2	1
<i>Sarda chiliensis</i>	-	43	43	43	2	1
<i>Trachinotus paitensis</i>	6	11	6	6	2	1
<i>Caranx caballus</i>	-	37	37	37	2	1
<i>Thunnus albacares</i>	-	44	45	45	2	1
<i>Kajikia audax</i>	-	46	46	46	2	1
<i>Coryphaena hippurus</i>	-	47	47	47	2	1
<i>Makaira mazara</i>	-	48	48	48	2	1
10. Serranidae						
<i>Paralabrax nebulifer</i>	-	41	41	41	2	1
<i>Epinephelus analogus</i>	-	49	3	3	2	1
<i>Epinephelus labriformis</i>	-	50	50	50	2	1
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	-	51	41	41	2	1
11. Batoidea						
<i>Platyrrhinoideis triseriata</i>	-	4	3	3	2	1
<i>Myliobatis californica</i>	-	52	3	3	2	1
<i>Hypanus longus</i>	-	37	37	37	2	1
<i>Pseudobatos productus</i>	-	53	53	53	2	1
14. Gerreidae						
<i>Calamus brachysomus</i>	-	54	3	55	2	1
<i>Diapterus brevirostris</i>	-	56	3	3	2	1
<i>Diapterus peruvianus</i>	-	49	3	3	2	1
15. Clupeiformes						
<i>Opisthonema libertate</i>	-	57	57	57	2	1
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	-	58	58	58	2	1
<i>Etrumeus acuminatus</i>	-	59	59	59	2	1
<i>Opisthonema medirastre</i>	-	57	57	57	2	1
16. Sardinops sagax						
17. Scomber japonicus						
18. Malacanthidae						
<i>Caulolatilus princeps</i>	-	63	64	64	2	1
19. Mugil cephalus						
20. Hyporthodus acanthistius						
21. Epinephelinae						
<i>Mycteroperca xenarcha</i>	8	11	67	67	2	1
24. Otros peces						
<i>Sphoeroides annulatus</i>	68	11	68	68	2	1
<i>Balistes polylepis</i>	-	69	41	41	2	1
<i>Sphyrna ensis</i>	-	70	3	3	2	1
<i>Sebastes goodei</i>	9	11	9	9	2	1
<i>Bagre panamensis</i>	-	49	71	71	2	1
<i>Parapsettus panamensis</i>	10	11	10	10	2	1

1: Ecuación de Pauly *et al.* (1990); 2: Éste trabajo con la relación potencial de tipo de crecimiento: $W_{\infty} = a * L_{\infty}^b$; 3: Froese *et al.* (2014); 4: FishBase de la sección Herramienta de ciclo de vida 5: Vergani (2005); 6: Coello *et al.* (2020); 7: Downton-Hoffmann *et al.* (2012); 8: Erisman *et al.* (2008); 9: Love *et al.* (1990); 10: Villalba-Vázquez (2018); 11: Formula de Pauly (1983); 12: López-García (2006); 13: Corro-Espinosa (2011); 14: Ribot-Carballal (2003); 15: Kohler *et al.* (1995); 16: Bernal-Gutiérrez (2017); 17: Blanco-Parra (2003); 18: Sánchez-Deíta (2004); 19: Morán-Villatoro (2018); 20: Nava-Nava y Márquez-Farías (2014); 21: Mendizabal-Oriza (1995); 22: Tovar-Ávila (2000); 23: Lucifora (2003); 24: Kwang-Ming *et al.* (1999); 25: Zárate-Rustrián (2010); 26: III Foro Científico de Pesca Ribereña (2006); 27: Shouu-Jeng *et al.* (2015); 28: Carvalho-Brandao *et al.* (2017); 29: Escobedo-Olvera (2006); 30: Romo-Curiel (2015); 31: Arzola-Sotelo *et al.* (2018); 32: Arzola-Sotelo (2013);

33: Mendoza-López *et al.* (1992); **34:** IGFA (2001); **35:** Cruz-Romero *et al.* (1993); **36:** González-Orozco (2000); **37:** Anislado-Tolentino *et al.* (2016); **38:** Labastida-Che *et al.* (2013); **39:** García-Contreras *et al.* (2009); **40:** II Foro Científico de Pesca Ribereña (2003); **41:** IX Foro Científico de Pesca Ribereña (2018); **42:** Robles-Cota (2011); **43:** Ortega-García y Jakes-Cota (2019); **44:** Lehodey y Leroy (1999); **45:** Ortega-García *et al.* (2018); **46:** Rubio-Castro (2011); **47:** Zúñiga-Flores (2009); **48:** Jakes-Cota (2008); **49:** Morales-Nin (1994); **50:** Craig *et al.* (1999); **51:** Melo-Barrera (2003); **52:** Aguirre-García (2009); **53:** Downton-Hoffmann (2001); **54:** Martínez (1985); **55:** Auriolos-Gamboa (1991); **56:** Gallardo-Cabello *et al.* (2015); **57:** Ruíz-Domínguez (2019); **58:** Canales (2020); **59:** Flores-Anaya (2020); **60:** Alvarez-Trasviña (2012); **61:** García-Alberto (2010); **62:** Gluyas-Millán (1990); **63:** Manríquez-Ledezma (2008); **64:** Elorduy-Garay *et al.* (2005); **65:** Salgado-Cruz (2020); **66:** Gómez-Cerrad (2021); **67:** Bermejo-Miramontes (2018); **68:** Sánchez-Cárdenas *et al.* (2007); **69:** López-Martínez *et al.* (2012); **70:** Adair-Quiroz (2014); **71:** Cheme-Pereira (2020); Todos los valores de Q/B se estimaron con una temperatura de 22 °C obtenida de la plataforma (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>); Todos los valores de $T = 1000 / (°C + 273.15)$, en este caso fueron igual a 3.388; todos los valores de P_f y H_d se asignaron con la ayuda de la plataforma de FishBase de la sección Herramienta de ciclo de vida de las especies.

Otro aspecto relevante son las conexiones tróficas de los grupos funcionales dentro de la red alimentaría, que a su vez están integradas y representadas en la matriz de dietas, con el propósito de contar con la mayoría de tales conexiones, se tomaron en cuenta los consumos registrados como frecuencia de ocurrencia para algunos grupos funcionales, tal es el caso de *C. caretta* y *C. mydas*, mismos que fueron depredadores de los Grupos Gerreidae, Otros peces, *P. planipes*, Zooplancton grande, Algas rojas, Algas verdes y Fanerógramas marinas (Huerta-Chávez, 2017). Por otro lado, los grupos funcionales como los Tiburones, Lutjanidae, Serranidae, *D. gigas* y *Octopus* spp. presentaron canibalismo en sus dietas (Rosas-Luis, 2007; Armendáriz-Villegas *et al.*, 2014; Raymundo-Huizar, 2016; Aguilar-Betancourt *et al.*, 2017; Márquez-García, 2018), pero no mayor al 10% (Christensen *et al.*, 2005).

Tabla X. Matriz de dietas elaborada inicialmente para la construcción del modelo trófico Ecopath del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Presa / Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Aves			0.01										
2 Mamíferos marinos		0.001	0.009										
3 Tiburones			0.008										
4 <i>Merluccius productus</i>		0.4562	0.0917						0.1864				
5 Sciaenidae		0.0082	0.012				0.0457		0.0006				
6 Haemulidae		0.0035							0.017	0.008			
7 Centropomidae								0.0081					
8 Lutjanidae			0.0431				0.0013	0.0102					
9 Pelágicos mayores	0.06		0.6648						0.078				
10 Serranidae		0.0012	0.0063		0.1249					0.0123			
11 Batoidea			0.0006										
12 <i>Caretta</i>		0.0002	0.001										
13 <i>Caretta mydas</i>		0.0005	0.005										
14 Gerreidae		0.0024											0.081
15 Clupeiformes	0.67	0.0176	0.1338		0.2424		0.0013	0.0194	0.7836	0.017			
16 <i>Sardinops sagax</i>		0.1034	0.7302		0.0178			0.2981	0.1735		0.0008		
17 <i>Scomber japonicus</i>		0.0494	1.3183					0.0337	0.8807				
18 Malacanthidae			0.9735										
19 <i>Mugil cephalus</i>		0.0012	0.0387										
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>									0.001	0.001			
21 Epinephelinae			0.1438										
22 Peces planos			0.0194									0.036	
23 Peces demersales													
24 Otros peces	0.13	0.0047	0.1754					0.0135	0.1271	0.0358			0.153
25 <i>Dosidicus gigas</i>		0.588	3.0906	0.05					0.4488				
26 Octopus ssp						0.0155		0.0222	0.0006				
27 Otros moluscos				0.02									
28 Equinodermos				0.002		0.1537				0.0027			
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>			0.9693	0.19		0.0227		0.0004	0.2269		1.1876	0.137	
30 Penaeoidea			0.0864		0.4574	0.0189	0.4871	0.178	0.009	0.4449	0.0434		
31 Palinuridae			0.2095							0.012			
32 Otros crustáceos			0.0961	0.08	0.1292	0.916	0.0013	0.1245		0.069	0.0921		
33 Zooplancton chico				0.26	1				0.1894				
34 Zooplancton grande	0.13		0.981	0.08	0.005	0.1434	0.0678				0.6932	0.147	0.0248
35 Fitoplancton				0.01									
36 Algas rojas													0.3987
37 Algas pardas													
38 Algas verdes									0.0636				0.1166
39 Fanerógramas marinas			0.0084		0.0043					0.0172			0.0274
40 Detritus													

Tabla X: Continuación...

Presa / Depredador	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1 Aves													
2 Mamíferos marinos													
3 Tiburones													
4 <i>Merluccius productus</i>												0.0013	
5 Sciaenidae													0.05
6 Haemulidae											0.0012		
7 Centropomidae													
8 Lutjanidae								0.004			0.0093		
9 Pelágicos mayores											0.0181		
10 Serranidae								0.0024	0.018				0.04
11 Batoidea													
12 <i>Caretta caretta</i>													
13 <i>Caretta mydas</i>													
14 Gerreidae											0.0515		
15 Clupeiformes							0.017						
16 <i>Sardinops sagax</i>								0.2108			0.2861		
17 <i>Scomber japonicus</i>													
18 Malacanthidae								0.0152					
19 <i>Mugil cephalus</i>											0.1126		
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>													
21 Epinephelinae													
22 Peces planos												0.0002	0.05
23 Peces demersales										0.0045			0.01
24 Otros peces				0.4256				0.004					
25 <i>Dosidicus gigas</i>												0.1308	
26 Octopus ssp								0.1011				0.0033	0.066
27 Otros moluscos													1.034
28 Equinodermos					0.0983						0.0027		0.03
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>					0.051						0.0098	2.2372	
30 Penaeoidea	0.0468			0.0029			0.0069		0.333	0.1953	0.4976		0.15
31 Palinuridae													0.05
32 Otros crustáceos							0.1346	0.004	0.185	0.304	0.6448		0.13
33 Zooplancton chico	0.934	0.0057	0.12	0.0045	0.044						0.03	0.349	
34 Zooplancton grande	0.7446	0.5171	0.4577	0.1174	0.402		0.4127	0.1822	0.437	0.1282	0.0057	0.055	
35 Fitoplancton		0.1304	0.0895	0.0299		0.545							
36 Algas rojas											0.0148		
37 Algas pardas						0.44					0.0062		
38 Algas verdes											0.0195	0.001	
39 Fanerógamas marinas												0.0001	
40 Detritus	0.765								0.165	0.1	0.0999		0.097

Tabla X: Continuación...

Presa / Depredador	27	28	29	30	31	32	33	34
1 Aves								
2 Mamíferos marinos								
3 Tiburones								
4 <i>Merluccius productus</i>								
5 Sciaenidae								
6 Haemulidae								
7 Centropomidae								
8 Lutjanidae								
9 Pelágicos mayores								
10 Serranidae								
11 Batoidea								
12 <i>Caretta caretta</i>								
13 <i>Caretta mydas</i>								
14 Gerreidae								
15 Clupeiformes								
16 <i>Sardinops sagax</i>								
17 <i>Scomber japonicus</i>								
18 Malacanthidae								
19 <i>Mugil cephalus</i>								
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>								
21 Epinephelinae								
22 Peces planos								
23 Peces demersales					0.02			
24 Otros peces								
25 <i>Dosidicus gigas</i>								
26 Octopus ssp								
27 Otros moluscos								
28 Equinodermos								
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>								
30 Penaeoidea								
31 Palinuridae								
32 Otros crustáceos						0.189		
33 Zooplancton chico		0.001	0.05	0.05	0.08		0.1	0.1
34 Zooplancton grande			0.05				0.75	0.75
35 Fitoplancton	0.493	0.7	0.8	0.35			0.92	0.92
36 Algas rojas	0.19				0.04			
37 Algas pardas	0.06	0.099			0.138			
38 Algas verdes	0.06							
39 Fanerógamas marinas					0.089			
40 Detritus	0.2	0.2	0.1	0.6	0.393	0.526		

Tabla XI. Referencias utilizadas para la construcción de la matriz de dietas en el modelo trófico Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Grupo funcional y especie	Ref.	Grupo funcional y especie	Ref.	Grupo funcional y especie	Ref.
Vertebrados		<i>Lutjanus guttatus</i>	32	18. Malacanthidae	
1. Aves	1*	<i>Lutjanus colorado</i>	33	<i>Caulolatilus princeps</i>	59
2. Mamíferos marinos		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	34	19. Mugil cephalus	60
<i>Zalophus californianus</i>	2,3	9. Pelágicos mayores		20. H. acanthistius	46
<i>Tursiops truncatus</i>	4	<i>Scomberomorus sierra</i>	35	21. Epinephelinae	
3. Tiburones		<i>Seriola lalandi</i>	36	<i>Mycteroperca xenarcha</i>	61
<i>Rhizoprionodon longurio</i>	5	<i>Trachinotus rhodopus</i>	37	22. Peces planos	62,63
<i>Isurus oxyrinchus</i>	6	<i>Caranx caninus</i>	38	23. Peces demersales	
<i>Mustelus californicus</i>	7	<i>Sarda chiliensis</i>	39	<i>Prionotus stephanophrys</i>	64
<i>Prionace glauca</i>	8*	<i>Caranx caballus</i>	40	24. Otros peces	
<i>Carcharhinus falciformis</i>	9	<i>Thunnus albacares</i>	41	<i>Sphoeroides annulatus</i>	65
<i>Sphyrna zygaena</i>	10*	<i>Kajikia audax</i>	42	<i>Balistes polylepis</i>	66
<i>Squatina squatina</i>	11	<i>Coryphaena hippurus</i>	43	<i>Sphyraena ensis</i>	67
<i>Alopias vulpinus</i>	12	<i>Makaira mazara</i>	44	<i>Sebastes goodei</i>	68
<i>Carcharhinus limbatus</i>	13	10. Serranidae		<i>Semicossyphus pulcher</i>	69
<i>Galeorhinus galeus</i>	14	<i>Paralabrax nebulifer</i>	45	<i>Scorpaena guttata</i>	70
<i>Alopias pelagicus</i>	15	<i>Epinephelus analogus</i>	46	<i>Bagre panamensis</i>	71
<i>Sphyrna lewini</i>	16	<i>Epinephelus labriformis</i>	47	<i>Uranoscopidae</i>	72
<i>Carcharhinus obscurus</i>	17	<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	48	Invertebrados	
<i>Galeocerdo cuvier</i>	18	11. Batoidea		25. Dosidicus gigas	73*
<i>Mustelus lunulatus</i>	19	<i>Platyrrhinoidis triseriata</i>	49	26. Octopus ssp	74
4. Merluccius productus	20	<i>Dasyatis brevis</i>	50	27. Otros moluscos	
5. Sciaenidae		<i>Myliobatis californica</i>	51	<i>Anadara tuberculosa</i>	75
<i>Atractoscion nobilis</i>	21	<i>Pseudobatos productus</i>	52	<i>Haliotis fulgens</i>	76
<i>Menticirrhus undulatus</i>	22	12. Caretta caretta	53	28. Equinodermos	
<i>Micropogonias megalops</i>	23	13. Caretta mydas	53	<i>Isostichopus fuscus</i>	77*
<i>Umrina roncadore</i>	24	14. Gerreidae		29. P. planipes	78
<i>Cynoscion reticulatus</i>	25	<i>Calamus brachysomus</i>	30	30. Penaeoidea	
6. Haemulidae		<i>Diapterus brevirostris</i>	30	<i>Penaeus californiensis</i>	79
<i>Anisotremus interruptus</i>	26	<i>Diapterus peruvianus</i>	54	31. Palinuridae	
<i>Haemulon flaviguttatum</i>	27	15. Clupeiformes		<i>Panulirus interruptus</i>	80
7. Centropomidae	28	<i>Opisthonema libertate</i>	55	32. Otros crustáceos	
8. Lutjanidae		<i>Cetengraulis mysticetus</i>	56	Portunidae	81
<i>Lutjanus argentiventris</i>	29	<i>Etrumeus acuminatus</i>	57	33. Zooplancton chico	82
<i>Hoplopogon guentherii</i>	30	16. Sardinops sagax	55	34. Zooplancton grande	82
<i>Lutjanus campechanus</i>	31	17. Scomber japonicus	58		

1: del Monte-Luna (2004); 2: Blanco *et al.* (2001); 3: Sweeney y Harvey (2011); 4: García-Rodríguez y Auriolles-Gamboa (2004); 5: Conde-Moreno (2009); 6: Márquez-García (2018); 7: Rodríguez-Romero *et al.* (2013); 8: Hernández-Aguilar *et al.* (2016); 9: Chávez-Costa (2003); 10: Ochoa-Díaz (2009); 11: Escobar-Sánchez (2006); 12: Preti *et al.* (2001); 13: Hoffmayer y Parsons (2003); 14: Filippo-Taborda (2018); 15: Baigorri-Santacruz y Polo-Silva (2004); 16: Torres-Rojas (2006); 17: Gelsleichter *et al.* (1999); 18: Smale y Cliff (2013); 19: Martínez-Ayala (2018); 20: Sumida y Moser (1980); 21: Donohoe (1997); 22: Bocanegra-Castillo *et al.* (2000); 23: Arizmendi-Rodríguez *et al.* (2014); 24: Medina-Quej (2000); 25: Cruz-Escalona *et al.* (2000); 26: Flores-Ortega *et al.* (2014); 27: Flores-Ortega *et al.* (2010); 28: Moreno-Sánchez *et al.* (2015); 29: Vázquez-Sánchez *et al.* (2005); 30: López-Peralta y Arcila (2002); 31: Simonsen *et al.* (2015); 32: Valle-López *et al.* (2021); 33: Santamaría-Miranda *et al.* (2005); 34: Aguilar-Betancourt *et al.* (2017); 35: Sandoval-Ramírez *et al.* (2020); 36: Barreiros *et al.* (2003); 37: Danemann (1993); 38: Sánchez-García *et al.* (2017); 39: Campo *et al.* (2006); 40: Saucedo-Lozano *et al.* (2012); 41: Alatorre-Ramírez (2007); 42: Abitia-Cárdenas *et al.* (2011); 43: Tripp-Valdez *et al.* (2010); 44: Abitia-Cárdenas (1992); 45: Mendoza-Carranza y Rosales-Casíán (2014); 46: Gómez *et al.* (1999); 47: Raymundo-Huizar (2016); 48: Mendoza-Carranza y Rosales-Casíán (2000); 49: Escobar-Sánchez *et al.* (2022); 50: Navarro-González *et al.* (2012); 51: Fernández-Aguirre (2018); 52: Curiel-Godoy (2017); 53: Huerta-Chávez (2017); 54: Chávez-Comparán y Hammann (1989); 55: Molina y Manrique (1997); 56: Bayliff

(1963); **57:** Osman *et al.* (2013); **58:** Sever *et al.* (2006); **59:** Elorduy-Garay y Caraveo-Patiño (1994); **60:** Sánchez-Rueda (2002); **61:** Moreno-Sánchez *et al.* (2019); **62:** Flores-Ortega *et al.* (2013); **63:** Amezcua y Portillo (2010); **64:** Raymundo-Huizar y Saucedo-Lozano (2008); **65:** Chi-Espínola y Vega-Cendejas (2013); **66:** Von-Schiller y García (2000); **67:** Moreno-Sánchez *et al.* (2019); **68:** Love y Westphal (1981); **69:** Cowen (1983); **70:** Ordines *et al.* (2012); **71:** Muro-Torres *et al.* (2017); **72:** Rizkalla y Philips (2008); **73:** Rosas-Luis (2007); **74:** Armendáriz-Villegas *et al.* (2014); **75:** Muñetón-Gómez *et al.* (2010); **76:** Guzmán del Prío *et al.* (2003); **77:** Turrubiates-Morales (2009); **78:** Auriolles-Gamboa y Balart (1995); **79:** Manzano-Sarabia (2003); **80:** Díaz-Arredondo y Guzmán-del Prío (1995); **81:** Rodríguez-Rojero (2004); **82:** De Silva-Dávila *et al.* (2002).

7.3 Consistencia biológica-ecológica del modelo trófico

Al explorar la consistencia biológica del modelo trófico, se observó que fueron apropiadas con base en las variables fisiológicas de las especies o grupos funcionales, basado en las siguientes proporciones de consistencia o tasa vital, tales como la eficiencia bruta de conversión alimenticia (P/Q), misma que fue superior en los grupos funcionales pertenecientes a niveles tróficos inferiores, revelando un intervalo que osciló entre 0.035-0.392; la razón es porque la respiración (R) no puede superar la asimilación (A_s) de un organismo; el segundo fue la respiración/asimilación (R/A_s), mismo que mostró valores menores a 1 para todos los grupos funcionales, destacando que la directriz de referida proporción se inclinó hacia grupos funcionales situados en los niveles tróficos apicales, debido a que su producción es considerablemente lenta contrastada con los grupos pertenecientes a los niveles tróficos inferiores. Por último, la producción/respiración (P/R) también mostró valores menores a 1 para todos los grupos funcionales, esto se debe a que la respiración no puede exceder la producción de las especies, indicando que los valores más elevados se presentaron en los niveles tróficos inferiores (Tabla XVI).

Referente a la evaluación de la consistencia ecológica del modelo trófico, a través de las biomásas de los grupos funcionales con su respectivo nivel trófico (Figura 4), se observó que la biomasa disponible dentro de la red trófica fue disminuyendo a medida que fue incrementando el nivel trófico de los grupos funcionales, lo cual significa que se distribuyó de forma normal, por ende es un ecosistema capaz de procesar su propia producción de manera natural y así mantener su dinámica en cuanto a estructura, organización y funcionamiento. Cabe destacar que Link (2010) menciona que si un grupo funcional tiene demasiada

biomasa en los niveles tróficos medios, es altamente probable que el modelo esté bastante enfocado a grupos funcionales de interés particular (regularmente peces), por lo que la pendiente se aplanará, indicando que la descomposición de la biomasa puede ser medianamente pesada, pero no deja de mantener su distribución de forma normal a lo largo de la red trófica; tal es el caso del presente modelo, mismo que está enfocado a los pelágicos menores que pertenecen a niveles tróficos medios (DOF, 2019).

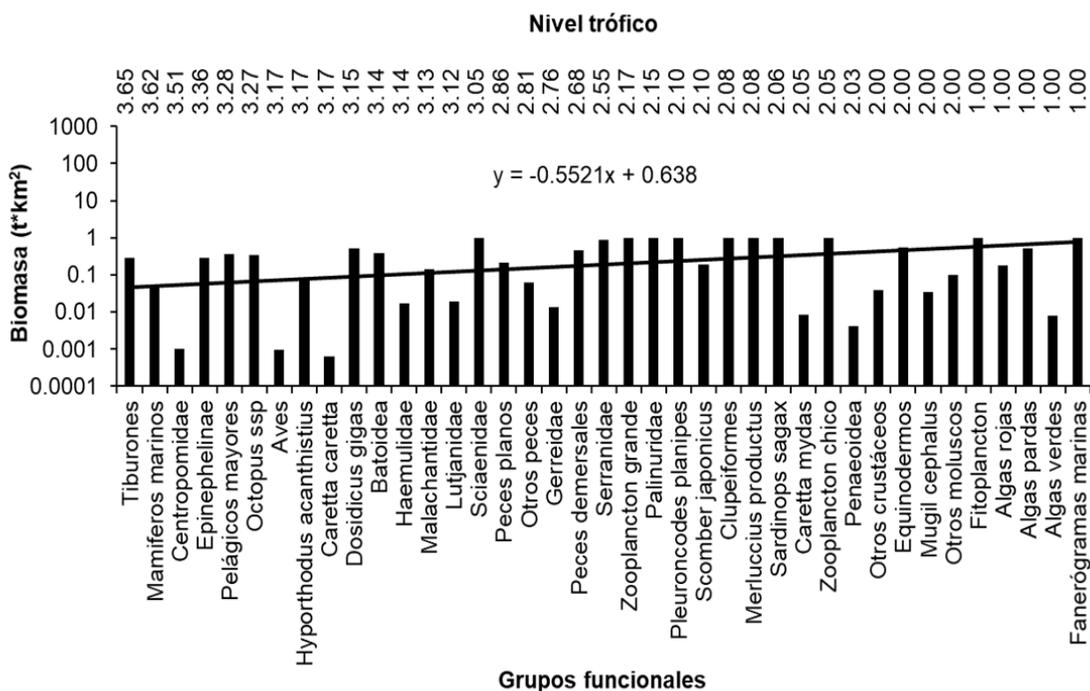


Figura 4. Descomposición trófica de la biomasa disponible por parte de los grupos funcionales y su respectivo nivel trófico, para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.

7.4 Consistencia pesquera del modelo trófico

Al examinar la consistencia pesquera del modelo trófico, a través de la tasa de cosecha, calculada con las tasas de mortalidad por pesca (F) y mortalidad natural (M) obtenidas tanto de la información recopilada en la literatura, como en las estimadas por Ecopath para cada grupo funcional, se observó que esta fue adecuada, con base en los grupos funcionales sujetos a explotación pesquera, dado que, para un recurso particular deben ser de la misma magnitud o muy similares, que para aquellas estimadas por modelos poblacionales; tal es el caso de los grupos Clupeiformes, *S. sagax* y *S. japonicus* que obtuvieron una tasa de mortalidad por pesca (0.70, 0.50, 0.853) y natural (0.65, 0.4, 0.48), de acuerdo con la literatura, respectivamente, y con Ecopath fue estimada la mortalidad por pesca (0.362, 0.542, 0.689) y natural (0.966, 2.476, 1.176), correspondientemente. Asimismo, la tendencia de los valores para el resto de grupos funcionales se mantuvo constante, discrepando un poco los grupos de Otros peces y Otros moluscos, quizá, dado a que la información considerada para ciertas especies se saliera por completo de la zona de estudio (Figura 5).

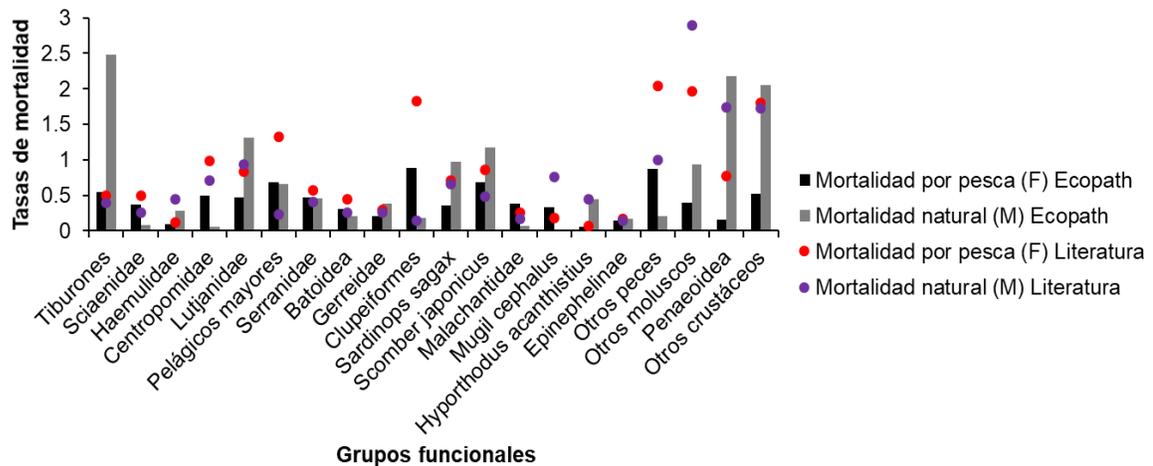


Figura 5. Tendencia de los valores de mortalidad por pesca y mortalidad natural, recopilados en la literatura, y los estimados por Ecopath, para los grupos funcionales explotados en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

De igual forma, con base en lo descrito anteriormente, la tasa de cosecha mostró un nivel de magnitud similar y apropiado, tanto con las estimadas a partir de las tasas de mortalidad por pesca y natural obtenidas de la literatura y las estimadas por Ecopath para cada grupo funcional (Figura 6). Por ejemplo, los grupos como los Clupeiformes, *S. sagax* y *S. japonicus* presentaron valores de 0.39, 0.33, 0.47, de acuerdo con la literatura, correspondientemente, y con Ecopath se obtuvieron valores de 0.20, 0.17, 0.31, respectivamente. También de forma general, la tendencia de los valores para el resto de grupos funcionales se mantuvo constante, con ciertas diferencias como en el grupo Lutjanidae y Gerreidae, tal vez porque las mortalidades estimadas por Ecopath son más conservadoras.

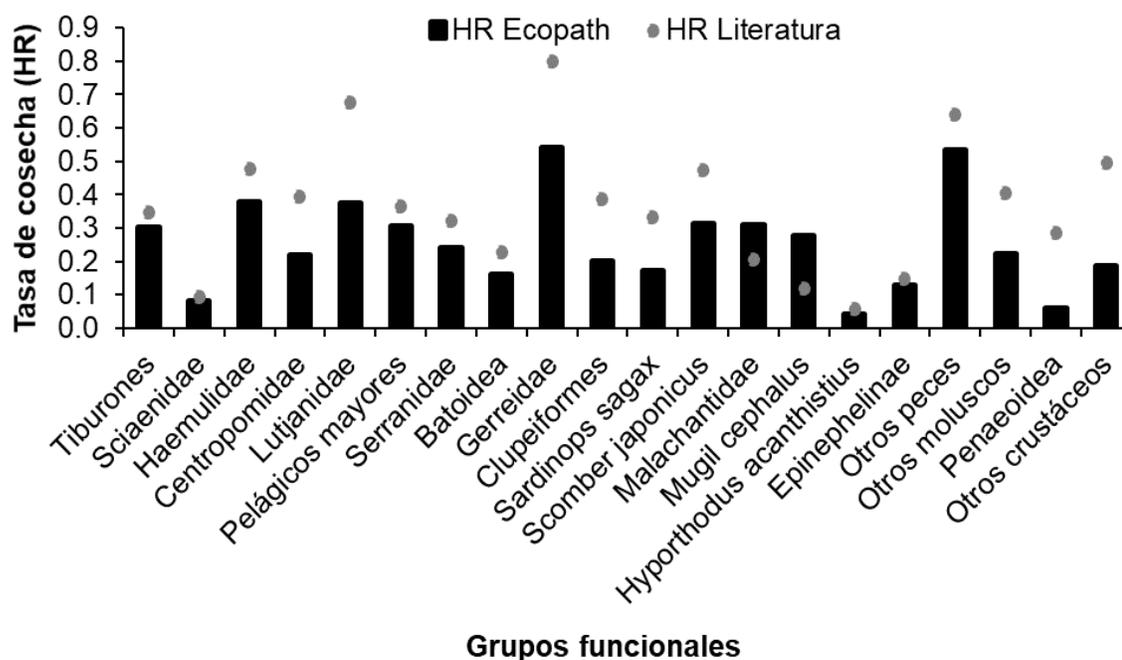


Figura 6. Tendencia de los valores de la tasa de cosecha estimada con los datos de mortalidad por pesca y mortalidad natural, recopilados en la literatura, y los estimados por Ecopath, para los grupos funcionales explotados en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Por otro lado, el índice Pedigrí indicó un valor de 0.55, señalando un nivel de calidad promedio en la certidumbre de los parámetros de entrada del modelo trófico, mismo que fue optimizado con el módulo de Ecoranger, para dar paso al mejor modelo trófico final posible, y así incrementar la robustez de los datos de entrada incorporados al mismo.

Tabla XII. Nivel de certidumbre de los parámetros de entrada estimados (cálculo del pedigrí) para cada grupo funcional en el modelo trófico Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

N.º	Grupo funcional	B	P/B	Q/B	Dietas	Capturas
1	Aves	0	0.2	0.2	1	-
2	Mamíferos marinos	0	0.2	0.2	1	-
3	Tiburones	0.4	0.5	0.5	1	1
4	<i>Merluccius productus</i>	0	0.2	0.2	1	-
5	Sciaenidae	0.4	0.5	0.5	1	1
6	Haemulidae	0.4	0.5	0.5	1	1
7	Centropomidae	0.4	0.5	0.5	1	1
8	Lutjanidae	0.4	0.5	0.5	1	1
9	Pelágicos mayores	0.4	0.5	0.5	1	1
10	Serranidae	0.4	0.5	0.5	1	1
11	Batoidea	0.4	0.5	0.5	1	1
12	<i>Caretta caretta</i>	0	0.2	0.2	1	-
13	<i>Caretta mydas</i>	0	0.2	0.2	1	-
14	Gerreidae	0.4	0.5	0.5	1	1
15	Clupeiformes	0.4	0.8	0.8	1	1
16	<i>Sardinops sagax</i>	0.4	0.8	0.8	1	1
17	<i>Scomber japonicus</i>	0.4	0.8	0.8	1	1
18	Malacanthidae	0.4	0.5	0.5	1	1
19	<i>Mugil cephalus</i>	0.4	0.5	0.5	1	1
20	<i>Hyporthodus acanthistius</i>	0.4	0.5	0.5	1	1
21	Epinephelinae	0.4	0.5	0.5	1	1
22	Peces planos	0	0.2	0.2	1	1
23	Peces demersales	0	0.2	0.2	1	-
24	Otros peces	0.4	0.5	0.5	1	1
25	<i>Dosidicus gigas</i>	0	0.2	0.2	1	-
26	Octopus ssp	0	0.2	0.2	1	-
27	Otros moluscos	0.4	0.5	0.2	1	1
28	Equinodermos	0	0.2	0.2	1	-
29	<i>Pleuroncodes planipes</i>	0	0.2	0.2	1	-
30	Penaeoidea	0.4	0.5	0.2	1	1
31	Palinuridae	0	0.2	0.2	1	-
32	Otros crustáceos	0	0.5	0.2	1	1
33	Zooplankton chico	0	0.2	0.2	1	-
34	Zooplankton grande	0	0.2	0.2	1	-
35	Fitoplancton	0.4	0.2	-	-	-
36	Algas rojas	0	0.2	-	-	-
37	Algas pardas	0	0.2	-	-	-
38	Algas verdes	0	0.2	-	-	-
39	Fanerógramas marinas	0	0.2	-	-	-
40	Detritus	0.4	-	-	-	-

7.5 Definición de las flotas pesqueras

Se categorizaron dos flotas: la primera es la flota ribereña, con sus respectivas artes de pesca utilizadas, la segunda es la flota sardinera. En la tabla XIII se observa los grupos funcionales influenciados por la acción que efectúan las flotas pesqueras, también se muestra el porcentaje que representa cada arte de pesca implementado; siendo la red de enmalle con la que se captura la mayoría de los grupos funcionales, seguido por el palangre, el cual captura a los Tiburones, Malacanthidae, *H. acanthistius*, Epinephelinae, la red de arrastre que captura a los camarones y jaibas, las trampas que capturan a *P. nebulifer* (verdillo), por buceo se extrae a los abulones y la flota sardinera dirigida exclusivamente a la captura de pelágicos menores.

Tabla XIII. Flotas pesqueras y porcentaje ejercido de las artes de pesca implementadas para la captura de los grupos funcionales sujetos a explotación pesquera, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

N.º	Grupo funcional	Flota Ribereña					Flota Sardinera
		Artes de pesca					Red de cerco
		Red de enmalle	Red de arrastre	Palangre	Trampas	Buceo	
3	Tiburones	10%	0%	90%	0%	0%	0%
5	Sciaenidae	100%	0%	0%	0%	0%	0%
6	Haemulidae	100%	0%	0%	0%	0%	0%
7	Centropomidae	100%	0%	0%	0%	0%	0%
8	Lutjanidae	100%	0%	0%	0%	0%	0%
9	P. mayores	90%	0%	10%	0%	0%	0%
10	Serranidae	10%	0%	0%	90%	0%	0%
11	Batoidea	100%	0%	0%	0%	0%	0%
14	Gerreidae	100%	0%	0%	0%	0%	0%
15	Clupeiformes	0%	0%	0%	0%	0%	100%
16	<i>S. sagax</i>	0%	0%	0%	0%	0%	100%
17	<i>S. japonicus</i>	0%	0%	0%	0%	0%	100%
18	Malacanthidae	10%	0%	90%	0%	0%	0%
19	<i>Mugil cephalus</i>	100%	0%	0%	0%	0%	0%
20	<i>H. acanthistius</i>	10%	0%	90%	0%	0%	0%
21	Epinephelinae	10%	0%	90%	0%	0%	0%
24	Otros peces	90%	0%	10%	0%	0%	0%
27	O. moluscos	0%	0%	0%	0%	100%	0%
30	Penaeoidea	0%	100%	0%	0%	0%	0%
32	O. crustáceos	0%	100%	0%	0%	0%	0%

7.6 Modelo trófico Ecopath final

A partir de la información semilla requerida para la estimación de los parámetros de entrada y construcción de la matriz de dietas, después se balanceó

y optimizó el modelo, finalmente estuvo listo para hacer las estimaciones de los atributos del ecosistema. El modelo trófico final, está conformado por 40 grupos funcionales, y se muestra en la tabla XIV, el cual indica los parámetros de entrada finales para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México, obteniendo las eficiencias ecotróficas (EE) más bajas en los grupos funcionales como Aves, Mamíferos marinos, Batoidea, *S. sagax* e *H. acanthistius*, mientras que las eficiencias ecotróficas más elevadas se observaron en los grupos *M. cephalus*, Gerreidae, *Octopus* spp, Peces planos, Algas rojas y Algas pardas. Por otra parte, los productores primarios no presentan valores de consumo/biomasa (Q/B), debido a su condición autótrofa, es decir no consumen alimento en el ecosistema, dado que ellos lo producen. Referente a los valores de producción/biomasa (P/B), sin considerar a los productores primarios, se encontró que los grupos Zooplancton grande, Zooplancton chico, *D. gigas* y *S. sagax* presentaron las producciones más elevadas, y este último, el de mayor captura dentro del ecosistema.

La matriz de dietas, se muestra en la tabla XV, se observan los ajustes realizados en las proporciones de las presas, en la dieta de los grupos depredadores, para satisfacer la premisa de un ecosistema balanceado, lo cual significa que, al sumar dichas proporciones para cada grupo depredador, debe ser igual a uno. El diagrama de flujos de biomasa de los grupos funcionales se muestra en la figura 7; en él se observa que el ecosistema está compuesto de uno a cuatro niveles tróficos, en el cual los grupos funcionales Tiburones (3.650), Mamíferos marinos (3.616) y Centropomidae, (3.509), se encuentran en los niveles tróficos más altos de la red alimentaria; por otro lado, la dimensión de los círculos integrados en dicho diagrama, representa la cantidad de biomasa del grupo referido, de acuerdo con el total disponible en el ecosistema; de esta forma los grupos como *P. planipes*, Zooplancton chico, Fanerógramas marinas, Clupeiformes, *S. sagax* y Fitoplancton, son los que poseen las biomásas más elevadas, asimismo son los que presentan una alta depredación por el resto de grupos; este último grupo funge como el

productor primario de mayor importancia en el ecosistema y por ende, es la base que sostiene la red trófica.

Tabla XIV. Parámetros de entrada del modelo trófico Ecopath balanceado y optimizado para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Incluida la captura incidental realizada por la flota sardinera.

N.º	Grupo funcional	B (t*km ²)	P/B (anual)	Q/B (anual)	EE	Capturas (t*km ²)	
						F. Ribereña	F. Sardinera
1	Aves	0.000968	0.943	82.48	0.452	-	-
2	Mamíferos marinos	0.044	0.103	17.01	0.434	-	-
3	Tiburones	0.290	0.455	4.594	0.830	0.0964	0.01182
4	<i>Merluccius productus</i>	1.329	0.485	1.894	0.737	-	-
5	Sciaenidae	1.344	0.370	5.831	0.737	0.1272	4.60E-05
6	Haemulidae	0.0169	0.549	6.520	0.930	0.0083	-
7	Centropomidae	0.00103	1.779	4.926	0.773	0.0005	-
8	Lutjanidae	0.0189	1.333	4.962	0.876	0.0123	0.00053
9	Pelágicos mayores	0.360	0.930	5.173	0.739	0.1201	0.04953
10	Serranidae	0.890	0.504	7.215	0.822	0.2690	0.00137
11	Batoidea	0.379	0.598	4.872	0.354	0.0802	4.28E-05
12	<i>Caretta caretta</i>	0.001	0.939	3.193	0.533	-	-
13	<i>Caretta mydas</i>	0.008	0.209	3.219	0.668	-	-
14	Gerreidae	0.0131	1.061	5.638	0.962	0.0115	-
15	Clupeiformes	4.380	1.328	6.530	0.547	-	1.58511
16	<i>Sardinops sagax</i>	14.12	3.018	15.12	0.207	-	7.65213
17	<i>Scomber japonicus</i>	0.193	1.865	8.762	0.690	-	0.13333
18	Malacanthidae	0.139	0.447	3.316	0.866	0.0213	0.03174
19	<i>Mugil cephalus</i>	0.0352	0.345	9.843	0.973	0.0293	-
20	<i>Hyporthodus acanthistius</i>	0.0836	0.494	6.584	0.157	0.0043	6.29E-05
21	Epinephelinae	0.283	0.313	3.767	0.686	0.0401	0.00203
22	Peces planos	0.218	0.876	4.954	0.946	-	5.24E-06
23	Peces demersales	0.466	0.961	3.742	0.913	-	-
24	Otros peces	0.0620	1.071	6.022	0.879	0.0392	0.01477
25	<i>Dosidicus gigas</i>	0.503	3.478	14.30	0.942	-	-
26	Octopus ssp	0.339	1.288	3.155	0.964	-	-
27	Otros moluscos	0.0979	1.332	11.84	0.531	0.0390	-
28	Equinodermos	0.560	1.639	4.176	0.794	-	-
29	<i>Pleuroncodes planipes</i>	4.873	2.111	9.255	0.720	-	-
30	Penaeoidea	0.00419	2.328	11.20	0.547	0.0006	-
31	Palinuridae	1.961	1.348	6.797	0.932	-	-
32	Otros crustáceos	0.0389	2.577	18.19	0.784	0.0202	-
33	Zooplancton chico	6.147	6.730	23.30	0.757	-	-
34	Zooplancton grande	1.395	26.77	83.99	0.649	-	-
35	Fitoplancton	138.8	9.340	-	0.392	-	-
36	Algas rojas	0.184	5.435	-	0.956	-	-
37	Algas pardas	0.520	5.828	-	0.937	-	-
38	Algas verdes	0.008	20.60	-	0.935	-	-
39	Fanerógramas marinas	4.626	1.127	-	0.935	-	-
40	Detritus	9.800	-	-	0.014	-	-

Tabla XV. Matriz de dietas del modelo trófico Ecopath balanceado y optimizado para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Presa / Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Aves			0.00031										
2 Mamíferos marinos		0.00085	0.001										
3 Tiburones			0.001										
4 <i>Merluccius productus</i>		0.387	0.012						0.089				
5 Sciaenidae		0.007	0.067				0.364		0.00029				
6 Haemulidae		0.00003							0.0000320.000023				
7 Centropomidae								0.01					
8 Lutjanidae			0.00012				0.028	0.00052					
9 Pelágicos mayores	0.058		0.042						0.002				
10 Serranidae		0.001	0.0008		0.006					0.002			
11 Batoidea			0.000076										
12 <i>Caretta caretta</i>		0.00017	0.00013										
13 <i>Caretta mydas</i>		0.00042	0.00063										
14 Gerreidae		0.0005						0.004				0.003	
15 Clupeiformes	0.776	0.015	0.017		0.058		0.01	0.041	0.376	0.05			
16 <i>Sardinops sagax</i>		0.088	0.092		0.016			0.624	0.083		0.00042		
17 <i>Scomber japonicus</i>		0.002	0.082					0.011	0.002				
18 Malacanthidae			0.0002										
19 <i>Mugil cephalus</i>		0.0001	0.0001										
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>									0.00011	0.0003			
21 Epinephelinae			0.014										
22 Peces planos			0.002								0.019		
23 Peces demersales													
24 Otros peces	0.015	0.0004	0.00019					0.001	0.0005	0.0001		0.037	
25 <i>Dosidicus gigas</i>		0.498	0.391	0.006					0.215				
26 Octopus ssp						0.046		0.046	0.00029				
27 Otros moluscos				0.000068									
28 Equinodermos				0.00023		0.457				0.08			
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>			0.123	0.021		0.067		0.00084	0.109		0.619	0.463	
30 Penaeoidea			0.00094		0.00016	0.001	0.049	0.0001	0.0001	0.00011	0.0001		
31 Palinuridae			0.026							0.356			
32 Otros crustáceos			0.0010.000089		0.002	0.003	0.01	0.261		0.00015	0.00051		
33 Zooplancton chico				0.029	0.909				0.091				
34 Zooplancton grande	0.151		0.124	0.009	0.005	0.426	0.539				0.361	0.497	0.044
35 Fitoplancton				0.934									
36 Algas rojas													0.703
37 Algas pardas													
38 Algas verdes									0.031				0.205
39 Fanerógramas marinas			0.001		0.004					0.511			0.048
40 Detritus													

Tabla XV: Continuación...

Presa / Depredador	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
1 Aves													
2 Mamíferos marinos													
3 Tiburones													
4 <i>Merluccius productus</i>												0.00047	
5 Sciaenidae													0.133
6 Haemulidae											0.00024		
7 Centropomidae													
8 Lutjanidae								0.008			0.001		
9 Pelágicos mayores											0.036		
10 Serranidae								0.002	0.006				0.026
11 Batoidea													
12 <i>Caretta caretta</i>													
13 <i>Caretta mydas</i>													
14 Gerreidae											0.003		
15 Clupeiformes							0.04						
16 <i>Sardinops sagax</i>								0.421			0.571		
17 <i>Scomber japonicus</i>													
18 Malacanthidae								0.00052					
19 <i>Mugil cephalus</i>											0.0003		
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>													
21 Epinephelinae													
22 Peces planos												0.000072	0.133
23 Peces demersales										0.019			0.027
24 Otros peces				0.000017				0.00081					
25 <i>Dosidicus gigas</i>												0.047	
26 Octopus ssp								0.202				0.001	0.176
27 Otros moluscos													0.028
28 Equinodermos					0.165						0.005		0.08
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>					0.086						0.02	0.805	
30 Penaeoidea	0.0003			0.000075			0.0001		0.00011	0.00011	0.0002		0.00014
31 Palinuridae													0.133
32 Otros crustáceos							0.0003	0.00081	0.001	0.001	0.012		0.003
33 Zooplancton chico	0.382	0.00073	0.01	0.003	0.074						0.06	0.126	
34 Zooplancton grande	0.305	0.067	0.039	0.08	0.675		0.96	0.364	0.72	0.55	0.011	0.02	
35 Fitoplancton		0.933	0.951	0.916		0.691							
36 Algas rojas											0.03		
37 Algas pardas						0.309					0.012		
38 Algas verdes											0.039	0.00036	
39 Fanerógamas marinas												0.000036	
40 Detritus	0.313								0.272	0.429	0.199		0.259

Tabla XV: Continuación...

Presa / Depredador	27	28	29	30	31	32	33	34
1 Aves								
2 Mamíferos marinos								
3 Tiburones								
4 <i>Merluccius productus</i>								
5 Sciaenidae								
6 Haemulidae								
7 Centropomidae								
8 Lutjanidae								
9 Pelágicos mayores								
10 Serranidae								
11 Batoidea								
12 <i>Caretta caretta</i>								
13 <i>Caretta mydas</i>								
14 Gerreidae								
15 Clupeiformes								
16 <i>Sardinops sagax</i>								
17 <i>Scomber japonicus</i>								
18 Malacanthidae								
19 <i>Mugil cephalus</i>								
20 <i>Hyporthodus acanthistius</i>								
21 Epinephelinae								
22 Peces planos								
23 Peces demersales					0.026			
24 Otros peces								
25 <i>Dosidicus gigas</i>								
26 Octopus ssp								
27 Otros moluscos								
28 Equinodermos								
29 <i>Pleuroncodes planipes</i>								
30 Penaeoidea								
31 Palinuridae								
32 Otros crustáceos						0.004		
33 Zooplancton chico		0.001	0.045	0.026	0.105		0.046	0.092
34 Zooplancton grande			0.045					0.066
35 Fitoplancton	0.492	0.7	0.818	0.668			0.954	0.842
36 Algas rojas	0.189				0.053			
37 Algas pardas	0.06	0.099			0.182			
38 Algas verdes	0.06							
39 Fanerógamas marinas					0.117			
40 Detritus	0.199	0.2	0.091	0.306	0.517	0.996		

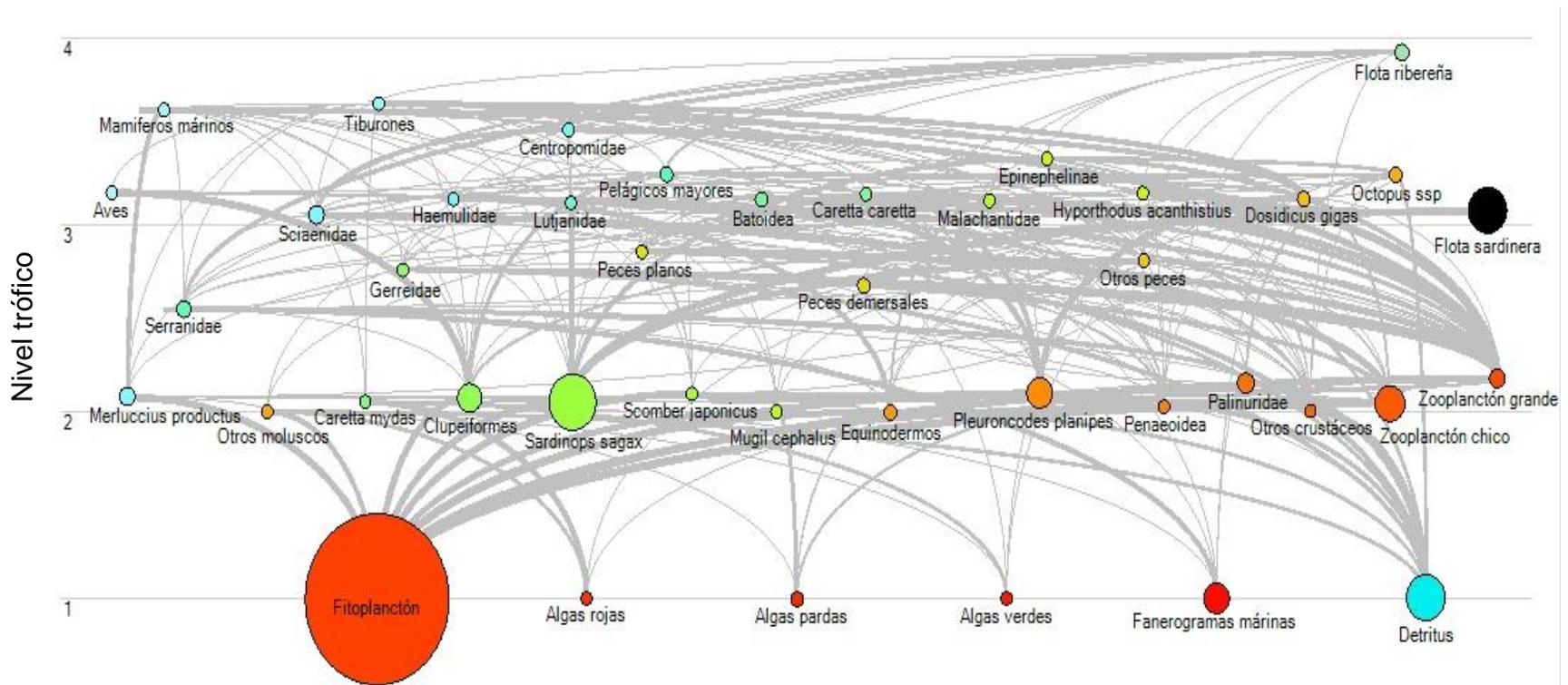


Figura 7. Diagrama de los flujos de biomasa ($t \cdot km^2$), pertenecientes a los 40 grupos funcionales de la red trófica del ecosistema del Golfo de Ulloa, México. Los compartimentos (círculos) representan la biomasa de los grupos funcionales expresada en logaritmo base 10.

7.7 Propiedades tróficas de los grupos funcionales

El ecosistema del Golfo de Ulloa mostró que los grupos funcionales *C. mydas* (2.052), Penaeoidea (2.027), Otros crustáceos (2.004), Equinodermos (2.001), Otros moluscos (2.000) y *M. cephalus* (2.000), mostraron los niveles tróficos más bajos en la red trófica a excepción de los productores primarios. Por otra parte, el índice de omnivoría del ecosistema fue de 0.140, reflejando una linealidad en la red trófica, a su vez, reveló un intervalo de $0 \leq IO \leq 0.739$, donde los grupos Otros peces (0.309), Serranidae (0.318) Peces demersales (0.352) y *Octopus* spp. (0.739) presentaron el grado más alto de especialización en el consumo de alimento; asimismo, los grupos Sciaenidae (0.006), Malacanthidae (0.005), Otros Crustáceos (0.004), Equinodermos (0.001), Otros moluscos, *M. cephalus* e *H. acanthistius* mostraron valores de $0 \leq IO \leq 0.006$, debido a que el nivel de depredación es relativamente bajo, en especial el de estos últimos tres grupos, su dieta está dirigida a los grupos de Algas, Fitoplancton y Clupeiformes, respectivamente. Por otro lado, los depredadores peces y mamíferos marinos revelaron una omnivoría superior a la del ecosistema, con valores que oscilan de 0.225 a 0.352, cabe resaltar que el grupo Palinuridae también superó dicha omnivoría (0.166). En general este índice muestra una tendencia de aumento, conforme incrementa el nivel trófico, con los valores más elevados que oscilan de 0.309 a 0.739 en la parte media-superior de la red alimentaria. Ahora bien, los grupos *S. sagax* (128.2), Zooplancton chico (73.821), Zooplancton grande (56.717), *P. planipes* (26.600) y Clupeiformes (17.06) mostraron el gasto metabólico (respiración) más elevado; asimismo, realizaron la mayor fabricación de tejido (producción); del mismo modo, aportaron los flujos a detritus más altos, sumándose el Fitoplancton (788.1); de la misma manera, destacaron en la ingesta (consumo) de alimento aprovechado (asimilación), integrándose el grupo Palinuridae (13.327 y 10.676, respectivamente); cabe señalar que son grupos funcionales pertenecientes a la parte media-inferior en la red trófica del ecosistema (Tabla XVI).

Tabla XVI. Parámetros de los grupos funcionales calculados con el modelo Ecopath para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

N.º	Grupo funcional	Nivel trófico	Producción (t*km ² *año)	Consumo (t*km ² *año)	Respiración (t*km ² *año)	Asimilación (t*km ² *año)	Flujo a Detritus (t*km ² *año)	Índice de Omnivoría	P/Q	R/As	P/R
1	Aves	3.174	0.001	0.080	0.0630	0.064	0.0165	0.0834	0.011	0.986	0.0145
2	Mamíferos marinos	3.616	0.005	0.750	0.672	0.677	0.152	0.286	0.006	0.992	0.00763
3	Tiburones	3.650	0.132	1.332	0.933	1.064	0.289	0.275	0.099	0.876	0.141
4	<i>Merluccius productus</i>	2.077	0.695	2.516	1.476	2.172	0.673	0.091	0.256	0.680	0.471
5	Sciaenidae	3.050	0.497	7.838	5.771	6.269	1.698	0.006	0.063	0.921	0.0862
6	Haemulidae	3.140	0.009	0.110	0.079	0.088	0.0227	0.069	0.084	0.895	0.118
7	Centropomidae	3.509	0.002	0.005	0.002	0.004	0.00143	0.193	0.361	0.548	0.823
8	Lutjanidae	3.119	0.025	0.094	0.050	0.075	0.0219	0.089	0.269	0.664	0.506
9	Pelágicos mayores	3.276	0.335	1.861	1.156	1.491	0.460	0.246	0.180	0.775	0.290
10	Serranidae	2.549	0.449	6.419	4.688	5.137	1.364	0.318	0.070	0.913	0.0957
11	Batoidea	3.141	0.227	1.847	1.249	1.475	0.516	0.011	0.123	0.847	0.181
12	<i>Caretta caretta</i>	3.165	0.001	0.002	0.001	0.002	0.000647	0.018	0.294	0.633	0.581
13	<i>Caretta mydas</i>	2.052	0.002	0.027	0.020	0.022	0.00590	0.058	0.065	0.919	0.0883
14	Gerreidae	2.759	0.014	0.074	0.045	0.059	0.0153	0.265	0.188	0.765	0.307
15	Clupeiformes	2.079	5.817	28.622	17.06	22.88	8.354	0.086	0.203	0.746	0.341
16	<i>Sardinops sagax</i>	2.056	42.617	213.481	128.2	170.8	76.47	0.061	0.200	0.750	0.333
17	<i>Scomber japonicus</i>	2.097	0.360	1.690	0.993	1.353	0.450	0.105	0.213	0.734	0.363
18	Malacanthidae	3.130	0.062	0.461	0.307	0.369	0.100	0.005	0.135	0.832	0.203
19	<i>Mugil cephalus</i>	2.000	0.012	0.346	0.265	0.277	0.0696	0.000	0.035	0.956	0.0458
20	<i>Hyporthodus acanthistius</i>	3.170	0.041	0.551	0.399	0.440	0.145	0.000	0.075	0.906	0.104
21	Epinephelinae	3.356	0.089	1.065	0.766	0.854	0.241	0.225	0.083	0.896	0.116
22	Peces planos	2.856	0.193	1.080	0.680	0.873	0.227	0.275	0.177	0.779	0.284
23	Peces demersales	2.679	0.454	1.741	0.960	1.413	0.387	0.352	0.257	0.679	0.473
24	Otros peces	2.809	0.066	0.373	0.232	0.299	0.0827	0.309	0.178	0.778	0.286
25	<i>Dosidicus gigas</i>	3.145	1.816	7.191	4.157	5.973	1.540	0.052	0.243	0.696	0.437
26	Octopus ssp	3.272	0.442	1.070	0.424	0.865	0.230	0.739	0.408	0.490	0.242
27	Otros moluscos	2.000	0.130	1.159	0.797	0.927	0.293	0.000	0.112	0.859	0.164
28	Equinodermos	2.001	0.919	2.337	0.955	1.875	0.656	0.001	0.392	0.510	0.963
29	<i>Pleuroncodes planipes</i>	2.100	10.608	45.057	26.600	37.209	11.90	0.102	0.228	0.715	0.399
30	Penaeoidea	2.027	0.010	0.047	0.028	0.038	0.0138	0.027	0.208	0.740	0.351
31	Palinuridae	2.154	2.646	13.327	8.029	10.676	2.845	0.166	0.198	0.752	0.330
32	Otros crustáceos	2.004	0.100	0.707	0.465	0.565	0.163	0.004	0.142	0.823	0.215
33	Zooplancton chico	2.048	41.713	143.229	73.821	115.533	38.70	0.049	0.289	0.639	0.565
34	Zooplancton grande	2.174	37.557	117.145	56.717	94.275	36.53	0.162	0.319	0.602	0.662
35	Fitoplancton	1.000	1296.401	-	-	-	788.1	-	-	-	-
36	Algas rojas	1.000	0.995	-	-	-	0.0440	-	-	-	-
37	Algas pardas	1.000	3.025	-	-	-	0.191	-	-	-	-
38	Algas verdes	1.000	0.159	-	-	-	0.0104	-	-	-	-
39	Fanerógramas marinas	1.000	5.215	-	-	-	0.339	-	-	-	-
40	Detritus	1.000	-	-	-	-	-	0.201	-	-	-

7.8 Superposición de nicho trófico

La cantidad de especies presentes en los ecosistemas puede diferenciarse de cuatro maneras, una de ellas es que dos comunidades con condiciones iguales de disponibilidad de alimento y los patrones de consumo promedio por especie, puede diferir en la densidad de especies con cambios en el grado de superposición, basados en los recursos alimentarios disponibles; por lo tanto la mayor superposición implica que más especies explotan el mismo recurso, esto significa que se puede manifestar una superposición de nicho trófico más grande (Pianka, 1973).

La función esencial de las especies en el ecosistema, reveló traslapes fuertes y de forma general en el consumo de alimento (mismas presas), a lo largo de toda la red alimentaria, mostrando que la superposición trófica más elevada del ecosistema se dio entre organismos invertebrados de niveles tróficos inferiores, peces de interés comercial, así como también reptiles y mamíferos de interés ecológico, ubicados en los niveles tróficos medio-superior, y por último los depredadores tope que tienen una función ecológica importante dentro de la red trófica (Figura 8), dichos grupos son *C. caretta* con Epinephelinae ($O_{ij}=0.99$), seguido por Equinodermos con Palinuridae ($O_{ij}=0.95$), Tiburones con Pelágicos mayores ($O_{ij}=0.93$), Mamíferos marinos con Pelágicos mayores ($O_{ij}=0.88$) y Mamíferos marinos con Tiburones ($O_{ij}=0.86$).

De igual forma, se muestra un traslape considerable entre los grupos *C. caretta* con Batoidea ($O_{ij}=0.78$), seguido por Haemulidae con *H. acanthistius* ($O_{ij}=0.76$), *C. caretta* con *D. gigas* ($O_{ij}=0.73$), *S. japonicus* con *M. cephalus* ($O_{ij}=0.64$) y Zooplancton grande con Zooplancton chico ($O_{ij}=0.60$). Por último, algunos traslapes dados con menor intensidad, pero de especies con gran relevancia dentro del ecosistema tales como Clupeiformes con Penaeoidea ($O_{ij}=0.52$), y *S. sagax* con *M. cephalus* ($O_{ij}=0.44$).

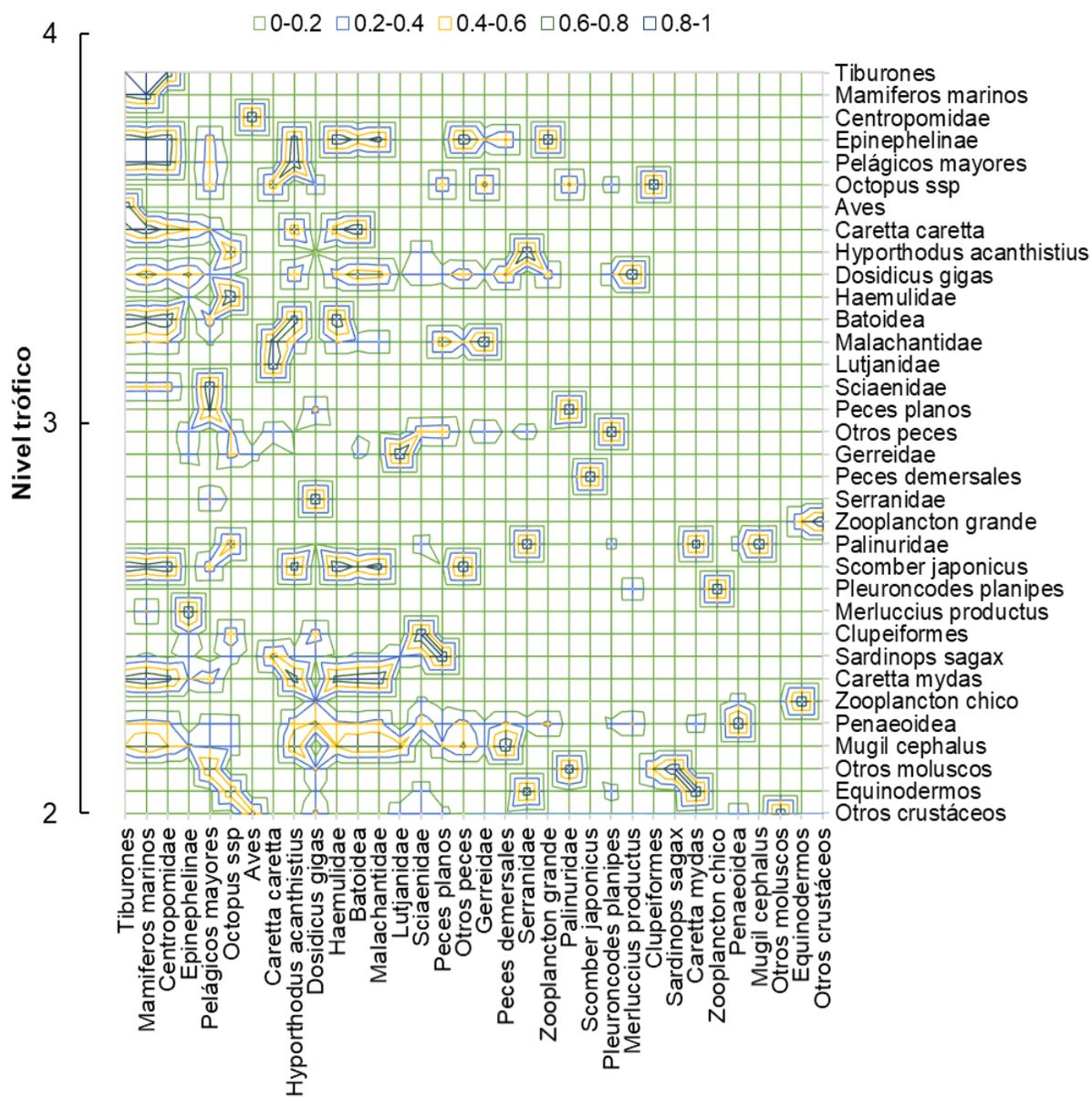


Figura 8. Superposición de nicho trófico (traslape) de los grupos depredadores.

7.9 Impactos tróficos mezclados

Los impactos tróficos mezclados de los grupos funcionales, tanto positivos como negativos, se señalan con base en la biomasa e interacciones tróficas de los mismos, siendo de esta forma por la cual se examinan los impactos directos e indirectos que surgen debido a la competencia y depredación de dichos grupos dentro del ecosistema (Figura 9). Los impactos tróficos positivos de mayor frecuencia y magnitud se dieron en la parte baja de la red trófica, siendo el Fitoplancton el que ejerce dichos impactos sobre diversos grupos del ecosistema, destacando que los de mayor intensidad se dan sobre los invertebrados (IT=0.802), dado que estos basan su dieta en el mismo, seguido por los depredadores de la parte media de la red trófica (IT=0.779), consumidores primarios (IT=0.657) y la flota sardinera (IT=0.340), debido a que esta última aprovecha a los grupos Clupeiformes, *S. sagax* y *S. japonicus*.

En cuanto a los impactos tróficos negativos, estos se presentaron no con la mayor frecuencia pero si de magnitud en la parte alta y media de la red alimentaria, siendo los Tiburones los que provocan dichos impactos sobre grupos de interés ecológico en el ecosistema, tales como las Aves (IT=-0.843), *C. caretta* (IT=-0.456) y Mamíferos marinos (IT=-0.406), esto quizá a la afinidad y cualidad carnívora-depredadora que tienen por naturaleza estos organismos; también, *S. sagax* mostró impactos negativos importantes, dado a sus grandes volúmenes de biomasa presentes en el ecosistema, destacando los ejercidos a los productores y consumidores primarios (IT=-0.406), estos a su vez son el alimento de Malacanthidae (IT=-0.365), y otros más, también son la base de la red trófica, por ende es de vital importancia para que el resto de grupos no se vean impactados negativamente de forma indirecta, y así poder mantener la organización, estructura, productividad y funcionamiento del ecosistema; ahora bien, *S. sagax* recibió un impacto significativo por la flota sardinera (IT=-0.412), ya que es la especie objetivo de dicha flota, que al compararla con la flota ribereña, descartando a los pelágicos menores, los impactos negativos son superiores por la segunda flota, tanto en frecuencia como magnitud, sobre la mayoría de los grupos del ecosistema; por

ejemplo, *M. cephalus* (IT=-0.702); inclusive, son mayores que los ejercidos por depredación natural; tal es el caso de Palinuridae consumiendo Algas pardas (IT=-0.516). De igual modo, la flota sardinera impacta con mayor fuerza a los grupos Clupeiformes (IT=-0.167) y *S. japonicus* (IT=-0.192), comparado con sus depredadores, tales como los Tiburones (IT=-0.124), Pelágicos mayores (IT=-0.139) y Aves (IT=-0.014). También se observaron efectos de cascada trófica, esto significa que un depredador impacta de forma negativa a otro depredador, lo cual beneficia a la presa del mismo, a esto se le conoce como impacto positivo indirecto; por ejemplo, Lutjanidae ejerció impacto negativo sobre Haemulidae (IT=-0.574), lo cual benefició a Penaeoidea (IT=0.291).



Figura 9. Impactos tróficos mezclados entre los grupos funcionales del ecosistema del Golfo de Ulla, México. Se agregan los impactos ejercidos por las flotas ribereña y sardinera.

7.10 Impactos tróficos totales recibidos

Al sumar los impactos totales positivos y negativos que un grupo recibe, incluyendo la relación con el nivel trófico (Figura 10), se observó que la mayoría de los grupos del ecosistema y la flota ribereña, reciben impactos negativos, a excepción del Fitoplancton (IT=6.032), Zooplancton grande (IT=2.252), Detritus (IT=1.261), entre otros, se benefician con impactos positivos. Por otro lado, los grupos explotados por la flota sardinera tales como *S. sagax* (IT=-2.573) y *S. japonicus* (IT=-0.224), reciben impactos negativos muy fuertes. Asimismo, la flota ribereña (IT=-3.837) y algunos grupos explotados por dicha flota, tales como Palinuridae (IT=-3.62) y Tiburones (IT=-3.079), reciben impactos negativos demasiado fuertes. Por otra parte, en grupos como las Algas pardas, el impacto muestra una neutralización (valor asintótico a cero), dado a que la magnitud entre los impactos positivos (IT=0.542) y negativos (IT=-0.592) recibidos es semejante.

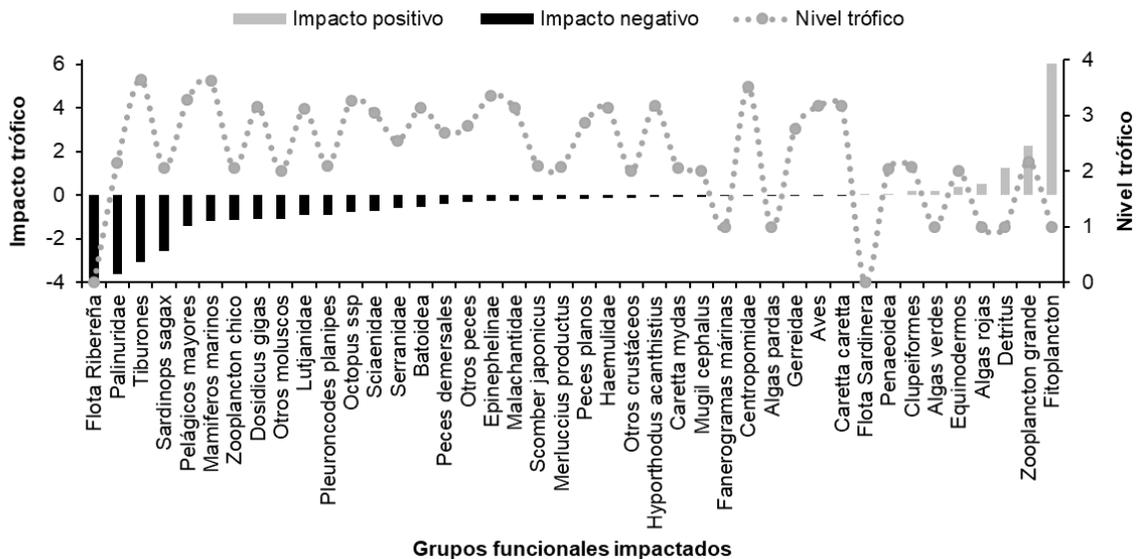


Figura 10. Impacto trófico total recibido para cada grupo funcional en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México (barras); incluidas las flotas pesqueras. Se indica el nivel trófico de cada grupo impactado (círculos).

7.11 Impactos tróficos totales ejercidos

Del mismo modo, se sumaron los impactos totales positivos y negativos que un grupo ejerce sobre el resto de grupos en el ecosistema, mismos que fueron relacionados con el nivel trófico (Figura 11). Se observó que los impactos negativos ejercidos de mayor magnitud se presentan en la parte media-inferior de la red trófica, principalmente por *M. cephalus* (IT=-1.04), Otros peces (IT=-1.013), Otros moluscos (IT=-0.847), Algas pardas (IT=-0.836), *S. sagax* (IT=-0.733) y Algas rojas (IT=-0.703); manteniendo la tendencia hacia niveles tróficos superiores como los grupos Batoidea (IT=-0.691), Lutjanidae (IT=-0.669) y Tiburones (IT=-0.646); cabe destacar que dichos grupos mencionados (solo peces y gasterópodos), son altamente explotados por la flota correspondiente a cada recurso. Referente al impacto positivo, la flota ribereña ejerce un impacto mayor que la flota sardinera. En conclusión, existe una mayor frecuencia y magnitud de impactos totales negativos (IT=-16.537), que de impactos totales positivos (IT=1.207).

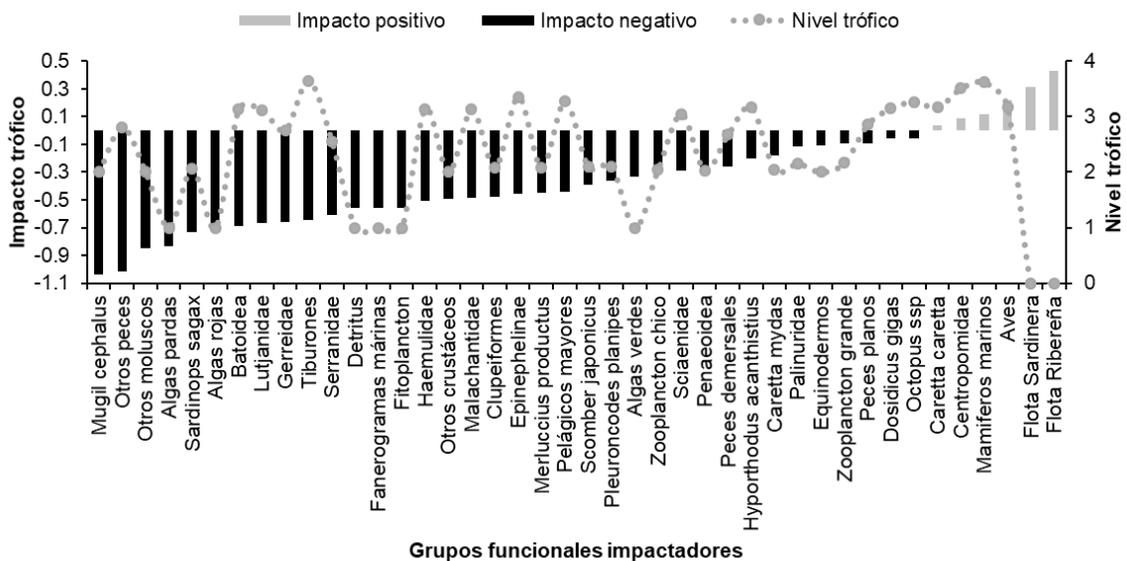


Figura 11. Impacto trófico total ejercido por cada grupo funcional en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México (barras); incluidas las flotas pesqueras. Se indica el nivel trófico de cada grupo impactador (círculos).

7.12 Impacto trófico total correspondiente al nivel trófico

La figura 12 señala la suma del impacto trófico total de cada grupo funcional, con respecto a su nivel trófico, el cual indica correlaciones significativas a un nivel de confianza del 95% ($p < 0.05$), en la depredación (grupos impactadores) ($r = 0.36$, $p = 0.0069$), y superior con la disponibilidad de presas (grupos impactados) ($r = 0.42$, $p = 0.0032$).

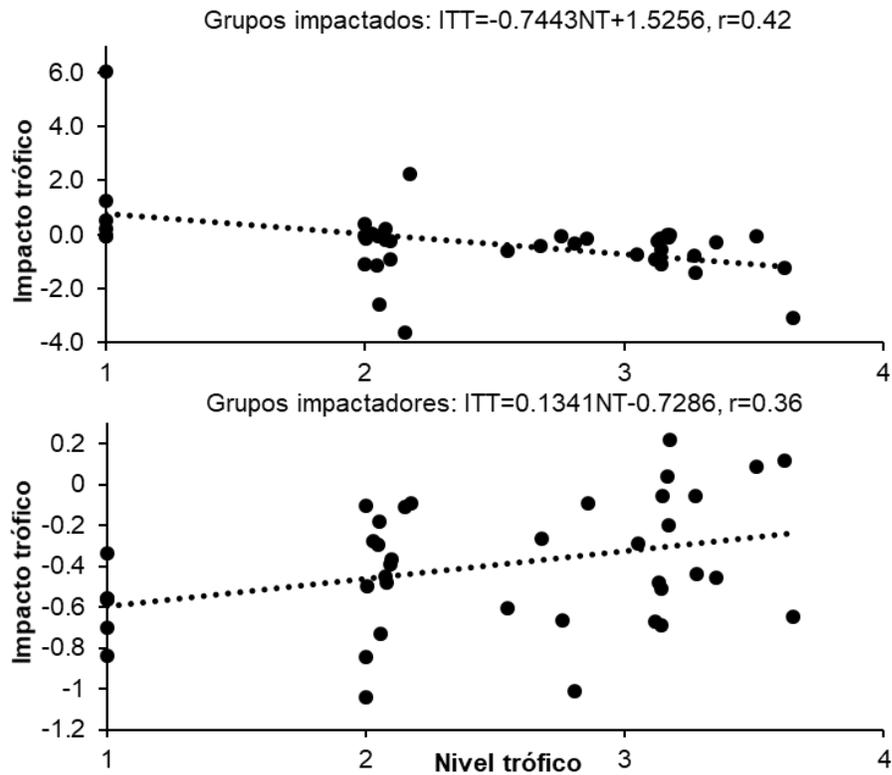


Figura 12. Relación entre el impacto trófico total (ITT) y el nivel trófico de cada grupo funcional (descartado el impacto por pesca) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

7.13 Especies clave en función de su biomasa (*Keystoneness*)

Las especies clave repercuten en las comunidades de las que forman parte de modo desproporcional a su abundancia, lo cual genera una influencia en la dinámica del ecosistema, es por ello la importancia de identificarlas, por razones particulares como mantener el buen funcionamiento del ecosistema y su diversidad biológica, frente a la explotación pesquera y otras perturbaciones (Libralato *et al.*, 2006). En la figura 13, el índice de *Keystoneness* (KS_i) junto con el impacto relativo total (ϵ_i), señalaron que, de acuerdo con los valores más altos, los grupos clave en el ecosistema son los Tiburones ($KS_i=0.112$; $\epsilon_i=0.895$), Zooplancton grande ($KS_i=0.0923$; $\epsilon_i=0.862$) y Palinuridae ($KS_i=0.0176$; $\epsilon_i=0.728$). Por otro lado, debido al enfoque de este trabajo, y al tipo de ecosistema (pelágico) evaluado, se mencionan ciertos grupos de interés particular, descritos de acuerdo con el intervalo obtenido de mayor a menor magnitud, tales como Serranidae ($KS_i=-0.00878$; $\epsilon_i=0.681$), *S. sagax* ($KS_i=-0.0934$; $\epsilon_i=0.604$), Clupeiformes ($KS_i=-0.107$; $\epsilon_i=0.554$), Fitoplancton ($KS_i=-0.444$; $\epsilon_i=1.000$) y *S. japonicus* ($KS_i=-0.884$; $\epsilon_i=0.0903$).

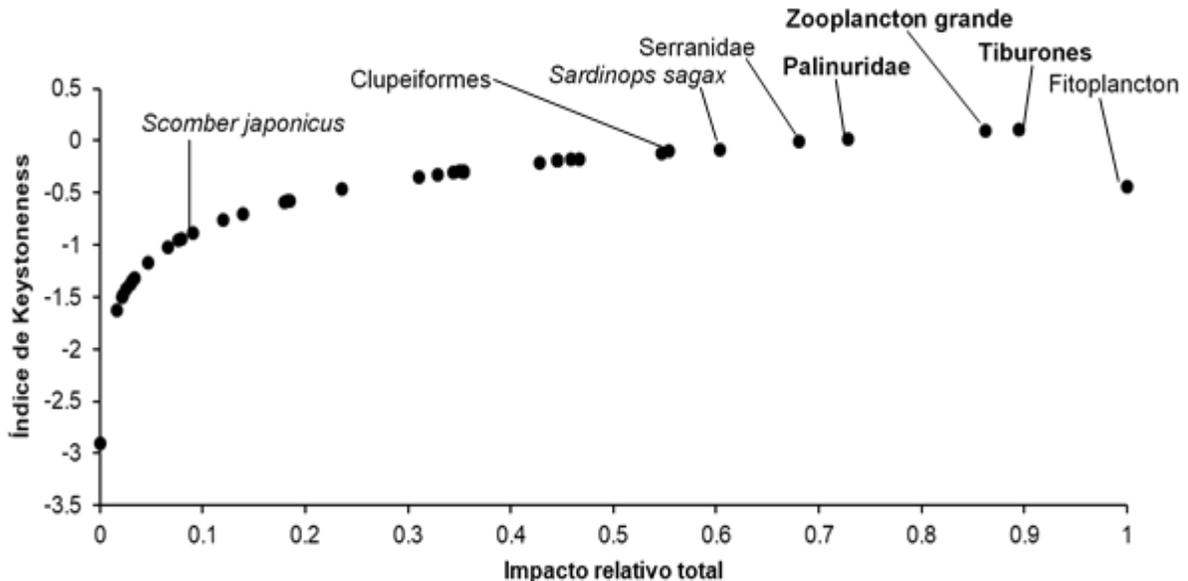


Figura 13. Índice de *Keystoneness* e impacto relativo total (los grupos en negritas señalan las especies que son consideradas clave) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

7.14 Especies clave como fuente de alimento (SURF)

Las especies clave en cuanto al aporte en la dieta (presa) de los depredadores, principalmente en el nivel trófico superior, no son las mismas que las detectadas con el índice de *Keystoneness*, debido a su gran abundancia, lo cual refleja que estos organismos ejercen un control ascendente en el ecosistema (Smith *et al.*, 2011). En la figura 14, el índice de SURF (S) junto con la proporción de la biomasa total (PBT), señalaron con base a los valores más altos, que las presas clave en el ecosistema son el Fitoplancton (S=0.032; PBT=0.963), *S. sagax* (S=0.004; PBT=0.348), Zooplancton chico (S=0.004; PBT=0.151), *P. planipes* (S=0.006; PBT=0.120) y Clupeiformes (S=0.003; PBT=0.108). Por otra parte, los valores más bajos del índice y proporción, antes señalados, se reflejaron en los grupos Batoidea (S=2.5113E-11; PBT=0.00934), *C. caretta* (S=1.991E-10; PBT=2.4634E-05) y Haemulidae (S=2.611E-10; PBT=0.00042).

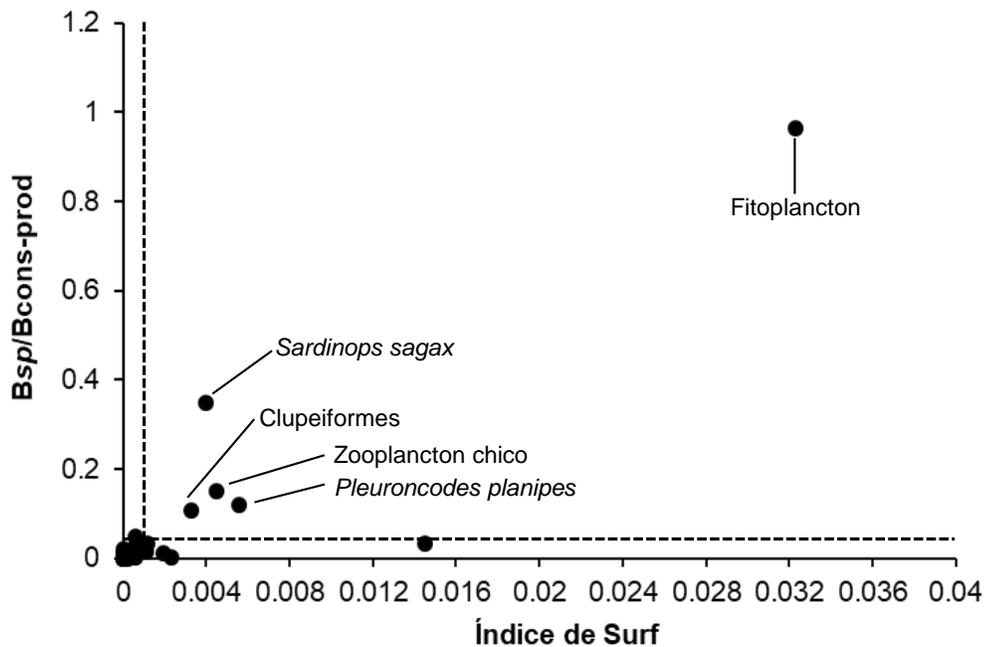


Figura 14. Proporción de biomasa de consumo e índice de SURF (la línea discontinua horizontal y vertical indica las especies que están por encima de los valores supuestos y son consideradas presa clave) en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

7.15 Atributos tróficos globales del ecosistema

En la tabla XVII se muestran los atributos globales del ecosistema; donde se observa que los flujos totales de energía (T) disponible se contabilizaron 2882.875 t*km²*año, de los cuales el 34% fluye hacia el Detritus, el 33% se aprovecha en la exportación (pesca), el 21% se utiliza en el consumo (Q) y el 12% se gasta en la respiración (R). Correspondiente a los flujos que se destinan al Detritus, los grupos con mayor aportación son el Fitoplancton (81%), *S. sagax* (8%), Zooplancton chico y Zooplancton grande (4% respectivamente) y *P. planipes* (1%), acumulan 98%, y el resto de productores y consumidores aportan el 2%. En conclusión, se observa que la aportación destinada al flujo hacia el Detritus incrementa en la parte baja de la red trófica. Por otro lado, la producción neta del sistema mostró un valor de 969.893 t*km²*año, las proporciones de producción primaria total/respiración total y producción primaria total/biomasa total presentaron un valor 3.887 y 7.069, respectivamente, indicando que es un ecosistema inmaduro. El nivel trófico promedio de la captura se dio en el 2.15; la eficiencia gruesa de la pesquería fue de 0.0079; y, por último, la conectancia del ecosistema fue de 0.151, es decir, existe 15% de enlaces tróficos entre los grupos del total posible.

Tabla XVII. Atributos globales para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Atributos del ecosistema	Valor	Unidad
Suma de los flujos de consumo (Q)	603.667	t*km ² *año
Suma de los flujos de exportación (Pesca)	969.926	t*km ² *año
Suma de los flujos de respiración (R)	335.910	t*km ² *año
Suma de los flujos a Detritus	973.371	t*km ² *año
Flujos totales del sistema "Throughput" (T)	2882.875	t*km ² *año
Producción total	1452.826	t*km ² *año
Nivel trófico promedio de la captura	2.15	-
Eficiencia gruesa de la pesquería (Y/PP)	0.0079	-
Producción primaria neta (PP)	1305.803	t*km ² *año
Producción primaria total/respiración total (PP/R)	3.887	-
Producción neta del sistema	969.893	t*km ² *año
Producción primaria total/biomasa total (PP/B)	7.069	-
Biomasa total/Flujo total (B/T)	0.064	-
Biomasa total (B) (sin Detritus)	184.733	t*km ²
Captura total (Y)	10.38	t*km ² *año
Índice de conectancia	0.151	-
Índice de omnivoría del sistema	0.140	-
Índice de pedigrí	0.545	-

En la tabla XVIII se indican los índices de flujo del ecosistema; donde se muestra que la ascendencia (A) tiene un tamaño del 37.84% con relación a su capacidad para desarrollarse, indicando que es un ecosistema inmaduro, constituido principalmente por los flujos de exportación e internos. Con respecto al overhead (Φ), este mostró un potencial de reserva del 62.16%, señalando que es altamente resiliente ante perturbaciones externas, representado esencialmente por los flujos internos, al igual que la Capacidad de desarrollo (C).

Tabla XVIII. Índices de flujo para el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Origen	Ascendencia		Overhead		Capacidad de desarrollo	
	Flowbits	%	Flowbits	%	Flowbits	%
Flujos internos	1379	14.51	4564	48.02	5943	62.53
Exportación	1456	15.32	166.0	1.747	1622	17.07
Respiración	760.5	8.002	1178	12.40	1939	20.40
Total	3596	37.84	5908	62.16	9504	100.00

7.16 Agregación trófica del ecosistema

La figura 15 muestra una simplificación del ecosistema, conformado por ocho niveles tróficos discretos, la mayor actividad se originó en los primeros tres niveles tróficos, donde los flujos totales de energía sumaron un valor de 65.88 t*km²*año, los productores primarios con el mayor aporte de energía, al igual que los flujos por depredación, sumando una cifra de 574.59 t*km²*año, de los cuales el 90% se ejercieron sobre estos organismos, dejando claro su importancia en el sostenimiento del ecosistema. Por otro lado, la biomasa acumuló 183.89 t*km²*año, en el nivel trófico dos se concentró la biomasa de los pelágicos menores, al igual que la mayoría de los flujos de exportación (pesca), con un valor de 9.11 t*km²*año, también la eficiencia de transferencia del ecosistema fue mayor en este nivel con un 52%, señalando así la relevancia de estos organismos en la transferencia de energía (bottom-up) a los niveles tróficos apicales, por ende, los flujos de respiración y Detritus, son mayores, debido al gasto energético y desecho de materia orgánica, respectivamente.

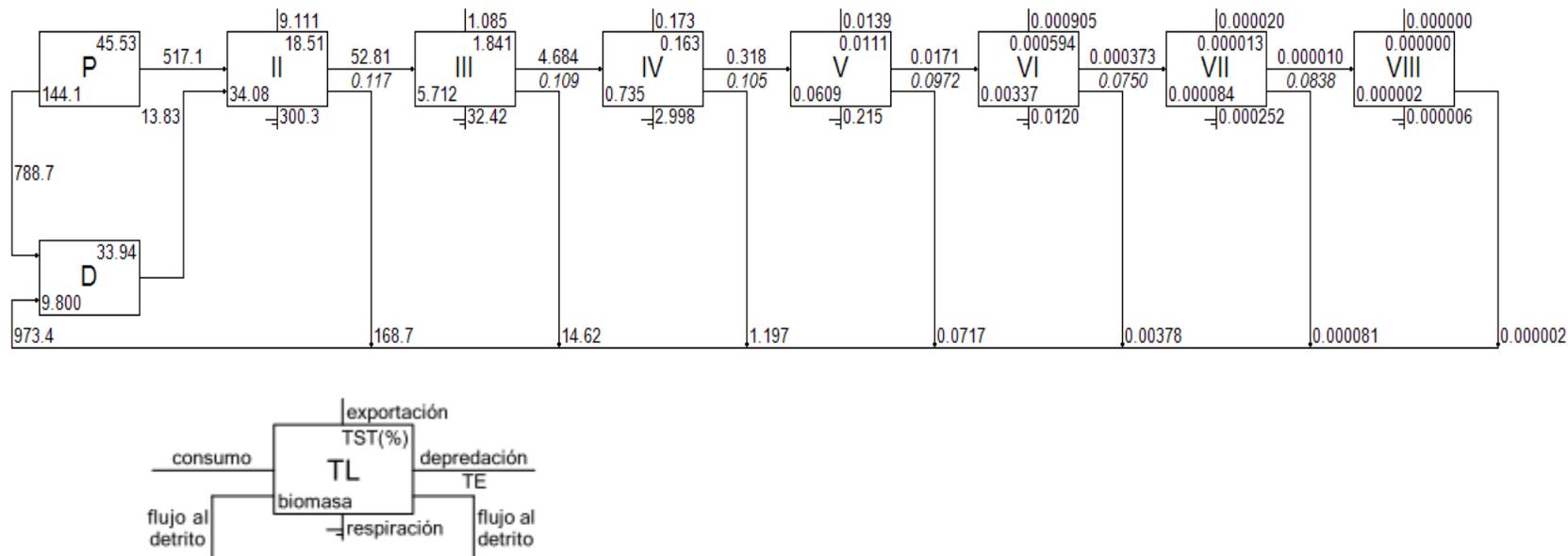


Figura 15. Agregación de los flujos tróficos (Espina de Lindeman) por niveles tróficos discretos para el ecosistema del Golfo de Uloa, México. Dentro del compartimento; nivel trófico (letras y números romanos centrados); flujos totales (valor-superior-derecho-%); biomasa (valor-inferior-izquierdo); flecha horizontal-derecha, depredación (valor-arriba); eficiencia de transferencia (valor-debajo-%); flujo al Detritus (horizontal-izquierda-derecha-abajo); exportación debido a la pesca (vertical-arriba); respiración (vertical-abajo con dos líneas verticales pequeñas) flujos expresados en $t \cdot km^2 \cdot año$.

7.17 Impacto de la pesca de pelágicos menores sobre el ecosistema

Respecto a la ausencia total de la pesca dirigida a la captura de pelágicos menores, simulada a través de dos escenarios (Tabla XIX), se encontró que en los atributos del ecosistema, los flujos totales de energía (T) disponible dentro del mismo, tuvieron un pequeño aumento del 0.2% en el primer escenario y un 2% en el segundo, mostrando un impacto positivo moderado, aunado a ello, los flujos de respiración (R) y consumo (Q), presentaron un incremento del 4 y 3% en el primer escenario respectivamente, y en el segundo un aumento del 32 y 28%, respectivamente, evidenciando un impacto positivo moderado a significativo, debido a la disminución del gasto energético en la transferencia de energía y a la ingesta de alimento que estos organismos ejercen sobre el ecosistema; en cuanto a los flujos hacia el Detritus y de exportación (pesca), en el primer escenario se observó un declive del 1% correspondientemente, referente al segundo escenario, se apreció un decremento del 10 y 11% respectivamente, señalando un impacto negativo moderado a significativo, debido a que los grupos en cuestión son los consumidores que mayor aporte de materia orgánica desechan (9%) en el ecosistema, un porcentaje muy por encima del resto de grupos consumidores, con apenas un valor promedio del 0.11%, sin considerar a los consumidores primarios; asimismo estos grupos son los de mayor contribución a las capturas realizadas dentro en el ecosistema.

El nivel trófico promedio de la captura presentó un aumento del 0.5% en el primer escenario, en el segundo se observó un incremento del 12%, indicando un impacto positivo moderado a significativo, esto se debe a que los grupos o especies objetivo en la captura ejercida por la flota sardinera son los pelágicos menores, ubicados en la parte media de la red trófica, tal y como lo señala el modelo base, entonces al quitar dicha captura, esta se inclina hacia los niveles tróficos apicales, ejercida por la flota ribereña en especies objetivo pertenecientes a los grupos Serranidae y Lutjanidae.

La eficiencia gruesa de la pesquería mostró una disminución notoria en ambos escenarios, con valores de 16 y 74%, respectivamente, evidenciando un impacto negativo significativo, esto porque la captura total en su mayoría, es representada por estos organismos, por ende, al quitarla se verán reducciones de enorme magnitud. En cuanto a la producción primaria total/respiración total (PP/R), se encontró un decremento del 4 y 25% en el primer y segundo escenario correspondientemente, mostrando un impacto negativo moderado a significativo, ya que existe un aumento en los flujos de respiración, debido a que no se capturan estos organismos dentro del ecosistema; del mismo modo, la producción primaria total/biomasa total (PP/B), mostró una reducción del 1 y 5% en el primer y segundo escenario respectivamente, señalando un impacto negativo moderado, derivado de un incremento en la biomasa total (B) (sin Detritus) del ecosistema; igualmente la producción neta del sistema manifestó una disminución del 2 y 12% correspondiente al primer y segundo escenario respectivamente, indicando un impacto negativo moderado a significativo, debido al aumento en los flujos de respiración (R) del ecosistema.

La biomasa total/flujo total (B/T) tuvieron un pequeño aumento del 1 y 2% para el primer y segundo escenario, respectivamente, evidenciando un impacto positivo moderado, esto se debe a la proporcionalidad de la biomasa total (B) (sin Detritus) con los flujos totales del ecosistema (T) con su respectivo escenario, demostrando así un crecimiento proporcionado con el tamaño de biomasa adquirida y el incremento de los flujos totales del ecosistema, al excluir la pesca realizada por la flota sardinera, misma que efectúa el 90% de la captura; esto último también ocasiona que la captura total presente una disminución notoria en ambos escenarios, con valores del 17 y 74%, respectivamente, revelando un impacto negativo significativo, debido a la razón antes mencionada.

Por último, en cuanto a la producción total, esta mostró un aumento de 0.1 y 2% para el primer y segundo escenario, respectivamente, indicando un impacto positivo moderado, debido a que, al no extraer biomasa de estos organismos, la

producción de recursos pesqueros disponibles dentro del ecosistema aumenta; con respecto a la producción primaria neta, se exhibió un impacto nulo (0%), en los dos escenarios, dado a que la productividad fotosintética del ecosistema la realizan los productores primarios; igualmente, la conectancia y omnivoría del ecosistema, presentaron un impacto nulo (0%), en uno y el otro escenario, debido a que estas actividades derivadas de la relación entre el número de enlaces reales y posibles, la comunidad y estado trófico del ecosistema, solamente lo ejercen las interacciones de los grupos funcionales entre sí, presentes en la red trófica del ecosistema.

Tabla XIX. Impacto de la ausencia de la captura de pelágicos menores (Clupeiformes, *S. japonicus* y *S. sagax*) en los atributos globales e índices de flujo del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Atributos del ecosistema	Modelo Base	Cambio (%) sin captura de los grupos funcionales:		Unidad
		Clupeiformes y <i>S. japonicus</i>	<i>S. sagax</i>	
Suma de los flujos de consumo (Q)	603.667	3%	28%	t*km ² *año
Suma de los flujos de exportación (Capturas)	969.926	-1%	-11%	t*km ² *año
Suma de los flujos de respiración (R)	335.910	4%	32%	t*km ² *año
Suma de los flujos a Detritus	973.371	-1%	-10%	t*km ² *año
Flujos totales del sistema "Throughput" (T)	2882.875	0.2%	2%	t*km ² *año
Producción total	1452.826	0.1%	2%	t*km ² *año
Nivel trófico promedio de la captura	2.15	0.5%	12%	-
Eficiencia gruesa de la pesquería (Y/PP)	0.0079	-16%	-74%	-
Producción primaria neta (PP)	1305.803	0%	0%	t*km ² *año
Producción primaria total/respiración total (PP/R)	3.887	-4%	-25%	-
Producción neta del sistema	969.893	-2%	-12%	t*km ² *año
Producción primaria total/biomasa total (PP/B)	7.069	-1%	-5%	-
Biomasa total/Flujo total (B/T)	0.064	1%	2%	-
Biomasa total (B) (sin Detritus)	184.733	1%	5%	t*km ²
Captura total (Y)	10.38	-17%	-74%	t*km ² *año
Índice de conectancia	0.151	0%	0%	-
Índice de omnivoría del sistema	0.140	0%	0%	-
índice de pedigrí	0.545	-	-	-
Índices de flujo del ecosistema	-	-	-	-
Ascendencia	37.84 (3596)	1%	4%	% (Flowbits)
Overhead	62.16 (5908)	3%	13%	% (Flowbits)
Capacidad de desarrollo	100 (9504)	(2%)	(10%)	% (Flowbits)

Por otra parte, en la figura 16 se observa el impacto que tiene la ausencia de la pesca de pelágicos menores con respecto a los índices de flujo del ecosistema, y que están expresados cuantitativamente en la tabla XIX; así pues, la ascendencia (A) expresó en el primer escenario un aumento del 1% ($A= 37.32\%$; 3,619 flowbits) y en el segundo un 4% ($A= 35.95\%$; 3,750 flowbits), lo cual demuestra un impacto positivo moderado, dado que los pelágicos menores tienen una función ecológica importante en la actividad total y nivel de organización del sistema; en otras palabras, cuentan con una magnitud de energía considerable, la cual fluye dentro del ecosistema, dando lugar al aumento de enlaces involucrados en la capacidad de auto-organización, para así favorecer su crecimiento y desarrollo hasta llegar al clímax.

Ahora bien, el overhead (Φ) manifestó en el primer escenario un incremento del 3% ($\Phi= 62.68\%$; 6,079 flowbits) y en el segundo un 13% ($\Phi= 64.05\%$; 6,681 flowbits), esto expone un impacto positivo moderado a significativo, debido a que estos organismos influyen en las vías de información relacionadas con la resiliencia del ecosistema, es decir, la capacidad que este tiene para absorber las anomalías que pudieran presentarse, sin afectar significativamente sus particularidades en cuanto a estructura y funcionamiento, en ausencia de pesca, lo cual intensifica un mayor potencial de reserva cuando este se ve influenciado por perturbaciones externas.

Finalmente, la capacidad de desarrollo (C) presentó en el primer escenario un incremento del 2% (9,698 flowbits) y en el segundo un 10% (10,431 flowbits), indicando un impacto positivo moderado a significativo, ya que la pesca de estos grupos interviene en las actividades del ecosistema, y al mismo tiempo representa una parte considerable de la energía necesaria para su desarrollo, es por ello que la ausencia de pesca de estos organismos da lugar a una mayor capacidad para desarrollarse dentro de los límites de sí mismo, conforme pase el tiempo.

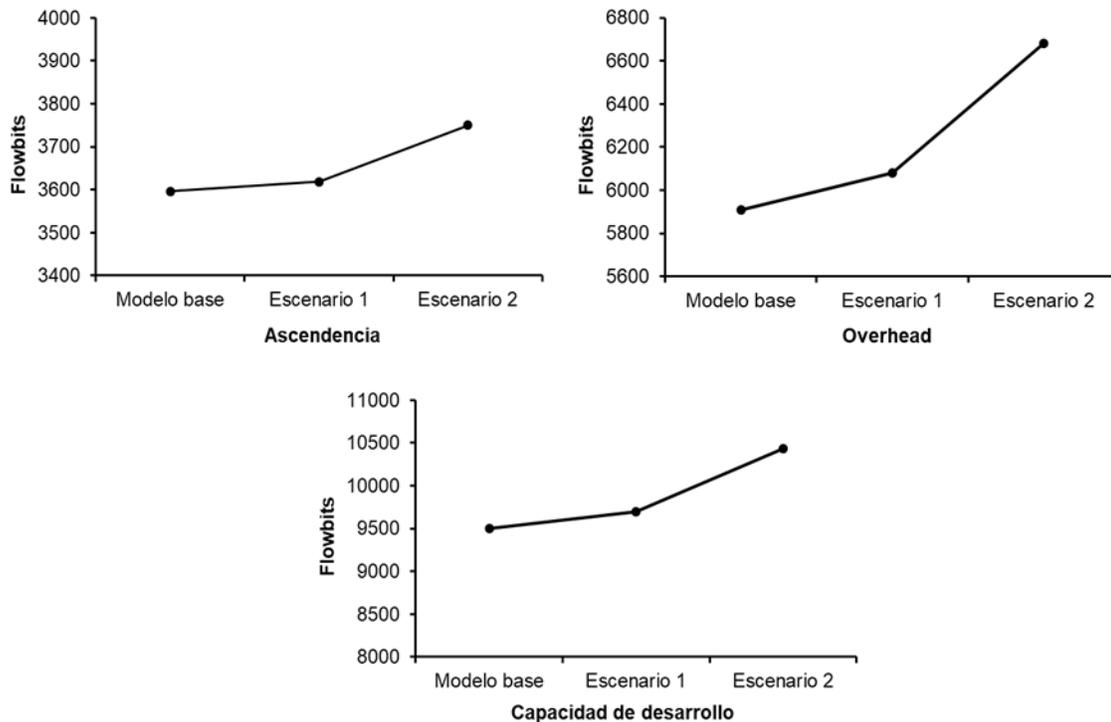


Figura 16. Comportamiento de los índices de flujo del ecosistema, bajo la influencia de dos escenarios diferentes de simulación de ausencia de pesca total de pelágicos menores, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

7.18 Variabilidad de las biomásas totales para los pelágicos menores

La figura 17 muestra las biomásas totales de los pelágicos menores, estimadas por modelos pesqueros independientes, aclarando que el valor total de biomasa fue estandarizado a unidades de $t \cdot km^2$, al dividir la biomasa total entre el área superficial total ($18,882 km^2$) del Golfo de Ulloa, esto con el objetivo de estar en sincronía con las biomásas totales estimadas por el modelo Ecopath, dichas biomásas corresponden al periodo 1981-2021, para el área de Bahía Magdalena y el Golfo de Ulloa, siendo de esta manera por la cual se encontró que la variabilidad de biomásas totales estimadas por ambos procedimientos se mantiene en aumento conforme pasa el tiempo, destacando que las estimadas por Ecopath son totalmente fehacientes como para afirmar que el impacto ejercido por los pelágicos menores sobre el ecosistema es mayor, con respecto al nivel de fluctuación natural.

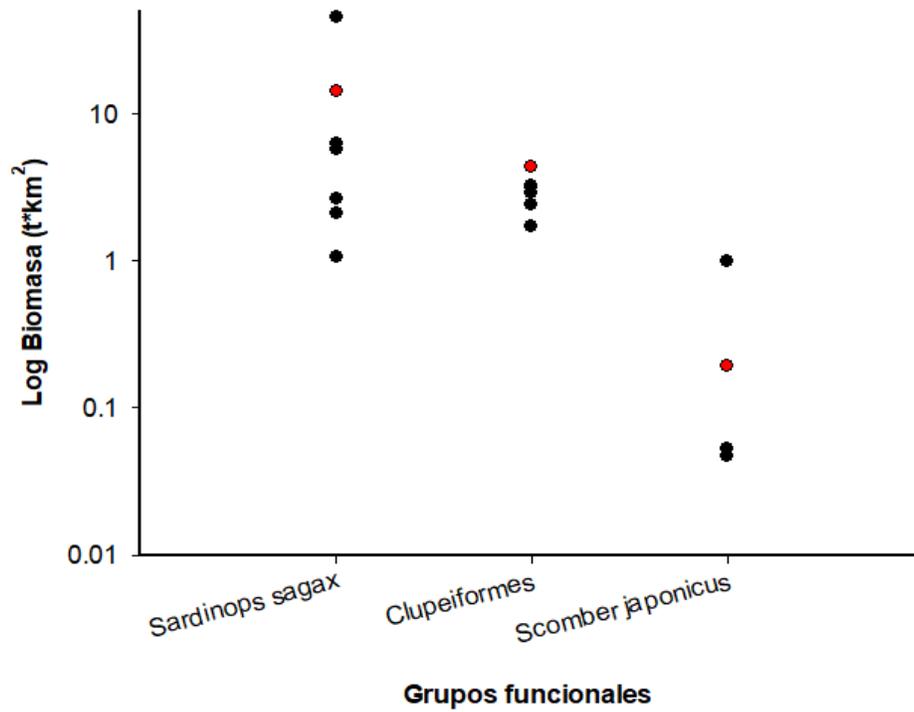


Figura 17. Variabilidad del nivel de fluctuación natural de las biomاسas totales estimadas de manera independiente por modelos pesqueros (puntos negros), con respecto a las estimadas por el modelo Ecopath (puntos rojos), durante el periodo 1981-2021, para los grupos funcionales *S. sagax*, Clupeiformes y *S. japonicus*, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México. El eje de los valores de biomasa se expresa en logaritmo base 10.

VIII. DISCUSIONES

8.1 Construcción del modelo trófico

Para la construcción del presente modelo trófico, los grupos funcionales fueron definidos bajo la premisa esencial, de representar la red trófica del ecosistema, con base en la interacción del resto de grupos con los pelágicos menores, dentro del Golfo de Ulloa, México. Cabe destacar que la mayoría de los grupos funcionales fueron representados con información de dos o más especies, ya que así son manejados dentro de un modelo trófico, siempre y cuando se tome en cuenta que dichas especies compartan afinidades dentro del ecosistema, tales como hábitat, mortalidad, biomasa, producción, consumo, dietas y capturas (Christensen *et al.*, 2008; Heymans *et al.*, 2016).

Bajo estos términos, la información de los parámetros de entrada (B, P/B, Q/B y EE) incorporados al nuevo modelo trófico, y a su vez, ajena a la proporcionada por el INAPESCA, ya había sido validada en modelos publicados previamente para la zona de estudio, tales como Del Monte-Luna (2004) y Morales-Zárte *et al.* (2021). Por otro lado, es evidente que los grupos funcionales (40) incluidos en este modelo representan con gran superioridad el ecosistema del Golfo de Ulloa (GU), México, a diferencia de los autores antes señalados que emplearon 26 y 29 grupos funcionales, respectivamente, asimismo los nuevos grupos funcionales nos permitió conocer como interaccionan en el GU dada la función que tienen dentro del ecosistema, tal es el caso del grupo Clupeiformes, del cual se desagregó a *S. sagax*.

Referente a la comparación de biomasa del modelo preliminar calculadas por medio del modelo de captura de Baranov (1918) en el 50% de los grupos funcionales y otras biomasa estimadas a través del modelo Ecopath, en este último se observó una diferencia superior al 100%, para grupos que representan una pesquería establecida y un aporte económico importante dentro del Golfo de Ulloa, México tales como Palinuridae (Valdez-Leyva, 2012). La biomasa estimada inicialmente por Ecopath para este grupo fue de 0.680 t*km² y al final, una vez

hechos los ajustes necesarios en las proporciones de consumo (DC_{ij}) de los depredadores (matriz de dietas), el modelo optimizado sobreestimó cerca del 190% de la biomasa, misma que fue de 1.961 t*km^2 . La razón por la cual esto pudo haber sucedido es para cumplir la condición requerida del llamado “balance de masas” de los grupos funcionales integrados en el modelo trófico, es decir, compensar las biomásas de los organismos que tienen comportamientos migratorios. Por ejemplo, los mamíferos marinos (Rice *et al.*, 1984; Wolman, 1985; Guerrero *et al.*, 2006) o los pelágicos menores (DOF, 2019); además, de los grandes volúmenes de biomasa que son exportados por acción de pesca fuera del ecosistema de este último grupo mencionado y otros más.

Otro aspecto importante es que el grupo Palinuridae (langostas) lo conforman organismos que realizan desplazamientos cortos alrededor de su residencia (cuevas) en búsqueda de alimento, una vez encontrado, regresan a su residencia (Buesa, 1970); propiciando que la biomasa disponible dentro del ecosistema sea aprovechada casi por completo (95%) por la pesquería dirigida a este recurso, por ende, el modelo Ecopath tiende a incrementar la biomasa de este grupo funcional. También, es necesario señalar que esta estimación hecha por Ecopath, puede ser un tanto conservadora, debido a que es complicado puntualizar con exactitud lo que hay disponible en realidad; sin embargo, dicha estimación mantiene un buen nivel de similitud con lo documentado por Morales-Zárte *et al.* (2011), Cruz-Escalona *et al.* (2013) y Morales-Zárte *et al.* (2021), debido a que reportaron biomásas con valores de 1.790 t*km^2 , 1.200 t*km^2 y 1.400 t*km^2 , para las zonas de Bahía Tortugas, Bahía Magdalena y Golfo de Ulloa, México respectivamente.

En cuanto a las proporciones de P/B estimadas a partir de cuatro métodos distintos, tanto para las especies de interés comercial, como para los grupos no comerciales, además de los valores tomados de otros modelos publicados previamente para la misma zona de estudio (Del-Monte-Luna, 2004; Morales-Zárte *et al.*, 2021). Se dio prioridad a los valores puntuales de mortalidad total (Z) obtenidos de la literatura, dado que Allen (1971) demostró que existe una relación

equivalente entre la producción y biomasa con respecto a dicha mortalidad (Z) en condiciones estables. Así pues, en grupos altamente explotados por la flota sardinera, tales como *S. sagax*, el valor de mortalidad total ($Z=2.91$) utilizado en el modelo preliminar, mismo que fue reportado por García-Franco *et al.* (2001) para la pesquería de Baja California, México, mostró un alto grado de similitud al compararlo con el estimado por Ecopath ($Z=3.018$), al igual que los valores ($Z=1.850$ y $Z=2.68$) encontrados por García-Franco *et al.* (1995 a, b) para la zona antes señalada, respectivamente; los resultados sugieren alta consistencia en las estimaciones que realiza el modelo Ecopath muestra valores similares a la producción de biomasa total de esta especie.

Respecto a las estimaciones de las proporciones de Q/B , Christensen *et al.* (2008) señalan que los métodos holísticos están basados en la estimación de regresiones empíricas de algunas de las características morfológicas (tipo de crecimiento) fáciles de cuantificar de los organismos; en este caso particular, la ecuación empírica propuesta por Pauly *et al.* (1990) fue la de mejor ajuste, debido a que está dirigida exclusivamente para las estimaciones necesarias en los grupos de peces.

Por otra parte, la información utilizada para la construcción de la matriz de dietas es decir, los hábitos alimentarios de las especies que conforman los grupos funcionales, Christensen *et al.* (2008) señalan que a esto se le atribuye una gran importancia, debido a que es el parámetro de entrada por el cual se obtiene una mejor comprensión de la dinámica y conexiones tróficas de las especies que interaccionan entre sí, a través de la relación depredador-presa dentro del ecosistema marino, la información recopilada de los hábitos alimentarios de las especies en este trabajo, corresponde al área de estudio o zonas aledañas, en algunos grupos funcionales, se encontró diferencia en la representatividad de las conexiones tróficas, por ejemplo, en algunos casos los estudios documentados carecían de las medidas de proporciones de consumo cuantificadas a través del peso, volumen o contenido energético de las presas, como sugieren MacDonald y

Green (1983), algunos trabajos solo muestran frecuencias de ocurrencia de las presas consumidas por los depredadores; contrario a la utilizada en este trabajo que precisaba las proporciones de consumo, con base en las variables antes señaladas.

8.2 Consistencia biológica-ecológica y certidumbre del modelo trófico

Se evaluó la consistencia biológica-ecológica del modelo trófico con ayuda de las proporciones de P/Q y Q/B (Trites, 2003); P/Q, R/As y P/R (Christensen *et al.*, 2005; Link, 2010); las cuales fueron similares con el modelo reportado por Coll *et al.* (2006) para el ecosistema de surgencia ubicado en la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, mencionan que esta zona es de vital importancia para la reproducción de pelágicos menores, cabe destacar que dicho modelo está conformado por 40 grupos funcionales al igual que el presente. También se corroboró la certidumbre del mismo a través del índice de pedigrí, mismo que arrojó un valor de 0.55 el cual está por encima de otros modelos tróficos existentes como el de Christensen *et al.* (2009), reportaron un valor de 0.45 para la Bahía de Chesapeake, Estados Unidos, Taylor *et al.* (2008) registraron un valor de 0.46 para el ecosistema de surgencia en la Bahía de Sechura, Perú, Del Monte-Luna (2004) y Behera *et al.* (2020) reportaron un valor de 0.50 para el Golfo de Ulloa, México y la Laguna de Chilika, India, respectivamente, por último, Paradell *et al.* (2020) documentaron un valor de 0.53 para el ecosistema de surgencia de la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

Por otro lado, Corrales-Ribas (2013) registró un valor superior (0.62) al presente modelo trófico (0.55) en la zona noroeste del mar Mediterráneo, abarcando el Golfo de León y parte del mar Balear, exclusivamente la plataforma continental y el talud superior desde Toulon (Francia) hasta el Cabo de la Nao (España), incluyendo el mar de Catalán; de igual forma, Ángeles-Torres *et al.* (2013) registraron un valor de 0.63 para el ecosistema del Golfo de Cádiz al suroeste de España; Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de 0.64 para la zona norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt, Taylor *et al.* (2008) obtuvieron un valor de

0.64 para el área de Bahía Independencia, Perú, Coll *et al.* (2006) obtuvieron un valor de 0.67 en la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo y Pavés y González (2008) reportaron un valor de 0.80 para el ecosistema pelágico de la península de Mejillones, Antofagasta, Chile. Al comparar la literatura antes mencionada con lo encontrado en este estudio, el resultado sugiere que el modelo trófico cuenta con un nivel de consistencia adecuado para los grupos funcionales que lo componen, y una certidumbre apropiada en cuanto al origen de la información utilizada, permitiendo así, tener una posible imagen de los flujos de energía y del impacto generado en la estructura, función, organización y productividad de la red trófica, debido al uso de biomasa disponible durante el periodo 2017-2018 en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

8.3 Modelo trófico Ecopath

El modelo trófico final (Tabla XIV), señala que las biomásas más elevadas y aportadas al ecosistema, pertenecen a los productores primarios, tales como el Fitoplancton (138.8 t*km²), seguido por algunos consumidores primarios, otros con potencial pesquero y algunos que son objetivo de la pesca ejercida tanto por la flota ribereña y sardinera tales como *S. sagax* (14.12 t*km²), Zooplancton chico (6.147 t*km²), *P. planipes* (4.873 t*km²), Clupeiformes (4.380 t*km²), Palinuridae (1.961 t*km²), Zooplancton grande (1.395 t*km²), Sciaenidae (1.344 t*km²) y *M. productus* (1.329 t*km²). Esto es similar a lo reportado por Valdez-Leyva (2012), señalando que los grupos Palinuridae y Sciaenidae son recursos pesqueros de suma importancia, debido a que son altamente aprovechados por la pesca ribereña en la región (Golfo de Ulloa), asimismo, Aurióles-Gamboa (1995) registró que *P. planipes* es un recurso sumamente abundante en la zona de estudio, además, López-Ramírez (2018) encontró que la mayoría de los grupos mencionados anteriormente fueron los de mayor biomasa dentro del Golfo de Ulloa, México. Esto es congruente con lo documentado por Lluch-Belda (2000), quien afirma que la presencia de zonas en las que se puede observar una mayor abundancia de fitoplancton tales como el Golfo de Ulloa, propicia que el resto de las biomásas elevadas pertenezcan a grupos

funcionales considerados objetivos de la actividad pesquera, y al mismo tiempo grupos como los consumidores primarios sirvan de alimento, lo cual es coherente con el efecto ecológico que se deriva de la presencia constante de este productor primario (fitoplancton), favoreciendo a los niveles tróficos superiores, es decir, una mayor presencia de grupos consumidores, comparado con áreas circunvecinas.

La eficiencia ecotrófica es la biomasa utilizada dentro del ecosistema por concepto de respiración, exportación o consumo (Lercari-Bernier, 2006), por lo que, la premisa referente a este parámetro indica que los valores elevados se muestran en organismos que no mueren por senectud, sino por otras causas como la depredación o por su aprovechamiento pesquero (Bayle-Sempere *et al.*, 2013); bajo este argumento, el modelo trófico muestra un comportamiento coherente, dado que los valores elevados de eficiencia ecotrófica se observan en grupos funcionales que tienen una alta depredación y un elevado aprovechamiento pesquero, tales como los grupos *M. cephalus* (0.973), *Octopus ssp* (0.964) Gerreidae (0.962), Peces planos (0.946), Palinuridae (0.932), Haemulidae (0.930), Lutjanidae (0.876), Malacanthidae (0.866), Tiburones (0.830) y Serranidae (0.822) etcétera. De acuerdo con lo antes mencionado, se puede deducir que los valores bajos de eficiencia ecotrófica se mostrarán en organismos pertenecientes a los niveles tróficos apicales, es decir, los depredadores ápice, mismos que se caracterizan por ser de mayores tallas, lo cual los hace menos vulnerables a la depredación, esto ocasionará que su biomasa disponible no será aprovechada completamente dentro del ecosistema por efectos de consumo, sino por la migración de ciertos grupos. En el presente modelo, los depredadores tope del ecosistema con valores bajos de eficiencia ecotrófica fueron los grupos Mamíferos marinos (0.434) y Aves (0.452), esto señala que alrededor de la mitad de la biomasa producida por estos organismos es utilizada dentro del ecosistema y el resto fluye al Detritus, estos resultados son similares a los reportados por Del Monte-Luna (2004) y López-Ramírez (2018) para la misma zona de estudio, señalando valores altos y bajos de eficiencia ecotrófica para la mayoría de los grupos mencionados respectivamente.

También, organismos de la parte media y baja de la red trófica, mostraron valores bajos de eficiencia ecotrófica tales como *S. sagax* (0.207), indicando que solo el 20% de su biomasa producida es aprovechada dentro del ecosistema, principalmente por concepto de exportación (pesca) y consumo, el resto es posible que fluya hacia otras actividades, por ejemplo, dicha especie es sumamente abundante en cuanto a sus capturas totales (Melo-Barrera *et al.*, 2010), debido a sus grandes volúmenes de biomasa disponible dentro del Golfo de Ulloa (Petatán-Ramírez *et al.*, 2019), por lo que resulta difícil agotar este recurso pesquero; otra razón sería que este organismo tiene un comportamiento migratorio, por lo que parte de su biomasa va en busca de su hábitat potencial, mismo que oscila anualmente entre el norte y sur de la Corriente de California, debido a los cambios estacionales y oceanográficos que intervienen dentro de este sistema (Demer *et al.*, 2012); además, en los ecosistemas de surgencia, regularmente existe un nivel trófico intermedio central, mismo que es ocupado por los pelágicos menores, los cuales se alimentan de plancton, donde sus poblaciones son dominadas por una o pocas especies y estas, a su vez, pueden variar radicalmente en tamaño bajo una explotación pesquera intensiva (Cury *et al.*, 2000).

De igual forma, el grupo Penaeoidea (0.547) mostró que la mitad de su biomasa producida es asimilada dentro del ecosistema esencialmente por exportación (pesca) y consumo, otra razón puede ser lo mencionado por Calderón-Aguilera *et al.* (2003) mencionan que las hembras maduras migran fuera de la costa, lo cual sugiere que la biomasa aprovechada por la pesca ribereña frente a la costa de Golfo de Ulloa, también proviene de áreas aledañas por concepto de un stock reproductivo diferente a los encontrados dentro de esta zona, además de las relaciones entre los patrones de circulación, ciclo lunar, escorrentías de los arroyos y los desoves. Otra fracción del resto de biomasa disponible, posiblemente termina en forma de Detritus.

8.4 Impactos tróficos mezclados

Con base en los resultados obtenidos en cuanto a los impactos tróficos positivos que un grupo funcional recibe del resto de grupos presentes en la red trófica, se encontró que el Fitoplancton (IT=6.032), Zooplancton grande (IT=2.252), Detritus (IT=1.261), entre otros, fueron los de mayor impacto positivo recibido. Esto coincide con lo mencionado por McQueen *et al.* (1986); Hunter y Price (1992) y Morales-Zárate *et al.* (2011), estos últimos reportaron que en Bahía Tortugas, México, el Detritus mostró los mayores impactos positivos; los dos primeros autores refieren que los grupos pertenecientes a la parte baja de la red trófica tales como el fitoplancton y el zooplancton, tienen impactos positivos en la mayoría de grupos funcionales, lo cual significa que ejercen una función destacada como fuente de alimento para los grupos consumidores. Esto indica que el ecosistema tiene un elevado control potencial de abajo hacia arriba (bottom-up) en la red alimentaria; además de los controles descendentes y ascendentes, los impactos directos e indirectos de peces omnívoros o planctívoros con respecto a otros grupos funcionales, también pueden estar involucrados en el llamado control cintura de avispa.

De igual forma, Hattab *et al.* (2013) documentaron para el Golfo de Gabes, Túnez, ubicado en el sur del Mar Mediterráneo, la relevancia del fitoplancton, micro, meso y macrozooplancton, debido al gran impacto positivo que ejercieron sobre diversos grupos ubicados en los niveles tróficos medios y apicales, tales como *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Engraulis encrasicolus* y mamíferos marinos; esto coincide con lo encontrado en el presente estudio, ya que el fitoplancton tuvo grandes impactos positivos sobre los pelágicos menores y mamíferos marinos, por lo que se demuestra que el control del flujo trófico en el ecosistema es de forma ascendente (bottom-up). Cabe resaltar que la productividad y alta biomasa de los pelágicos menores dentro del ecosistema favorece el sostenimiento del consumo demandado por un número considerable de depredadores. Por otro lado, en el presente estudio se encontró que *D. gigas* ejerció impactos negativos indirectos sobre *C. caretta*, debido a que tuvo un alto consumo de *P. planipes*, mismo que

representa gran parte de su dieta dentro del Golfo de Ulloa, México (Guzmán-Vizcarra, 1995).

Del mismo modo, Pillar *et al.* (1992) y Cury *et al.* (2000) mencionaron que en los ecosistemas de surgencia, el zooplancton y los pelágicos menores realizan funciones relevantes dentro del ecosistema como componentes biológicos, distribuyendo la producción primaria hacia niveles tróficos medios y apicales, donde se encuentran los peces carnívoros, aves, mamíferos y las pesquerías. De igual forma, Coll *et al.* (2007), Barausse *et al.* (2009), Ángeles-Torres *et al.* (2013), Neira y Arancibia (2004) reportaron para los ecosistemas de surgencia de la zona norte, central del Mar Adriático, Golfo de Cádiz, localizado al suroeste de España y en el centro de Chile, respectivamente, que el fitoplancton y zooplancton tuvieron fuertes impactos positivos sobre sus depredadores como la sardina y anchoveta, este hallazgo es similar a lo encontrado en el presente estudio, ya que se encontró que dichos grupos presentaron fuertes impactos positivos sobre los grupos Clupeiformes, *S. sagax* y *S. japonicus*. Por otro lado, *S. sagax* es por mucho el grupo funcional de mayor abundancia dentro del Golfo de Ulloa, México, ejerce un fuerte impacto negativo sobre sus competidores (Clupeiformes) por consumo de zooplancton, esto concuerda con lo documentado por Barausse *et al.* (2009), quienes señalan que la anchoveta es el recurso más abundante en el mar Adriático, tiene un fuerte impacto negativo sobre sus competidores (sardinias) en el zooplancton; es por ello que se infiere la gran importancia de los pelágicos menores para alcanzar el control cintura de avispa en los ecosistemas de surgencia (Cury *et al.*, 2000).

Por otro lado, se puede deducir que tanto la pesquería ribereña y sardinera impactan de forma negativa a sus especies objetivo como *M. cephalus* y *S. sagax*, respectivamente, lo cual propicia que dichas pesquerías también presenten impactos positivos indirectos sobre el fitoplancton y zooplancton, mismos que son una de las principales presas (Molina y Manrique, 1997; Sánchez-Rueda, 2002) de los depredadores antes mencionados, esto se puede explicar como un efecto de

arriba hacia abajo (top-down) o un efecto de cascada trófica provocado por la pesca de los depredadores que rigen mayor intensidad de consumo sobre estos recursos alimentarios (fitoplancton y zooplancton) dentro de la red trófica. Asimismo, la flota sardinera ejerció impactos positivos indirectos sobre *C. caretta* y *C. mydas*, probablemente por el alto consumo de zooplancton que tienen las especies objetivo de dicha flota al igual que las tortugas marinas (Huerta-Chávez, 2017), lo cual da lugar a una mayor disponibilidad de este recurso alimentario (zooplancton) para las tortugas marinas, al disminuir su competencia (pelágicos menores), por la captura de estos organismos por parte de la flota sardinera.

También, la flota sardinera mostró impactos negativos indirectos sobre algunos depredadores tope, destacando las aves marinas, tiburones, pelágicos mayores; esto posiblemente se debe a que los pelágicos menores forman parte de su espectro alimenticio (Del Monte-Luna, 2004; Alatorre-Ramírez, 2007; Hernández-Aguilar *et al.*, 2016), esto muestra, la función de los pelágicos menores dentro del ecosistema en cuanto al control de los flujos tróficos, los cuales se dan de forma ascendente (bottom-up); además, dicha flota ejerce impactos negativos indirectos sobre la flota ribereña, quizá se deba a las capturas incidentales sobre el grupo Malacanthidae que es capturado por la flota ribereña en el Golfo de Ulloa, México (Valdez-Leyva, 2012).

8.5 Especies clave del ecosistema

Las especies clave repercuten en las comunidades de las que forman parte de modo desproporcional a su abundancia, lo cual genera una influencia en la dinámica del ecosistema, es por ello la importancia de identificarlas, por razones particulares como mantener el buen funcionamiento del ecosistema y su diversidad biológica, frente a la explotación pesquera y otras perturbaciones (Libralato *et al.*, 2006). De acuerdo con el índice de “Keystoneness” (KSi) junto con el impacto relativo total (ϵ_i), señalaron que los Tiburones (KSi=0.112; ϵ_i =0.895), Zooplancton grande (KSi=0.0923; ϵ_i =0.862) y Palinuridae (KSi=0.0176; ϵ_i =0.728) son las

especies clave en el ecosistema de Golfo de Ulloa, en función de su biomasa, los resultados sugieren que especies como, *S. sagax*, Clupeiformes y Fitoplancton podrían estar ser consideradas especies clave de menor intensidad. Sobre el grupo Palinuridae Morales-Zárate *et al.* (2011) reportan a este grupo como especie clave dentro del ecosistema de Bahía Tortugas, México; también, Zhang y Chen (2007) documentaron que durante las décadas de 1980 y 1990 en el Golfo de Maine, Estados Unidos, pasó de ser un ecosistema caracterizado por el dominio de peces demersales situados en los niveles tróficos apicales, a ser dominado por especies de niveles tróficos inferiores como el grupo Palinuridae, además la disminución de biomasa de peces de fondo reflejó impactos positivos en la biomasa (aumento) de las langostas debido a la disminución de la depredación ejercida por estos organismos, en esta investigación se mostró que la disminución de biomasa de los peces demersales tuvo impactos positivos en el aumento de langostas, pero ello no quiere decir que la pesquería dirigida a este recurso en el Golfo de Ulloa, México (Valdez-Leyva, 2012) deba aumentar el esfuerzo pesquero, ya que propiciaría una preocupación alarmante, debido a que este grupo (Palinuridae) funge como una de las especies clave más importante dentro del ecosistema. Asimismo, el modelo Ecopath indica, que un pequeño cambio en la biomasa de este grupo puede afectar la estructura y funcionamiento del ecosistema, además de su pesquería, por lo que es necesario no perder de vista el esfuerzo de pesca dirigido a la captura de langosta, con el propósito de mantener una mortalidad por pesca estable.

De igual forma, Jack *et al.* (2009) mencionan que las langostas tienen una función importante cuando tienen biomasa suficiente para mantener la estructura y organización ecológica de un ecosistema marino. Del mismo modo, Eddy *et al.* (2014) documentaron a este grupo como especie clave en la costa sur de Wellington, Nueva Zelanda; también, Yandle (2006) y Breen *et al.* (2009) reportaron que en la zona mencionada anteriormente, la langosta ejerció una función clave, lo cual afectó la estructura, dinámica y funcionalidad del ecosistema, esto originó impactos negativos en especies como las macroalgas, invertebrados carnívoros

móviles, erizos e invertebrados herbívoros móviles a través de las relaciones de depredación directa, mientras que los micrófitos, invertebrados sésiles, esponjas, y pepinos de mar se vieron beneficiados por medio de relaciones indirectas como la depredación reducida. Con esto demostraron que si se elimina una biomasa disponible superior a las tres cuartas partes de una especie clave como la langosta, tendría enormes impactos en el funcionamiento del ecosistema, por lo que el manejo de pesquerías por medio de una sola especie es insuficiente para abordar los efectos del ecosistema en cuanto a la explotación de un recurso, incluso para una pesquería que es rica en información biológica-pesquera, con un alto valor comercial, co-manejada por pescadores y que se considera bien gestionada.

Por otro lado, Ángeles-Torres *et al.* (2013), Paradell *et al.* (2020) y Tam *et al.* (2020) señalan a los grupos Zooplancton grande y Fitoplancton como especies clave para los ecosistemas de surgencia del Golfo de Cádiz al suroeste de España; la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España y para la zona norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt, respectivamente; cabe resaltar que los dos últimos autores encontraron que los pelágicos menores conformados por *Ammodytes* spp. (Lanzón) y *Engraulis encrasicolus* (Anchoveta Europea) fueron especies clave, lo cual coincide con lo mencionado por Libralato *et al.* (2006) quienes puntualizan que estos organismos ejercen una función crucial en la estructura y funcionamiento del ecosistema, a pesar de que su biomasa sea relativamente baja, comparada con los productores primarios; también Cury *et al.* (2000) mencionan que estas especies son sumamente importantes en los ecosistemas de surgencia, principalmente en el nivel trófico medio, debido a que transfieren energía de los niveles tróficos inferiores (productores primarios) a los niveles tróficos apicales (depredadores tope). Además, este suceso cobra mayor fuerza de acuerdo con lo descrito por Spitz *et al.* (2018), donde mencionan que los flujos de energía entre los grupos funcionales muestran una vía principal de transferencia de energía que va desde los niveles tróficos inferiores a superiores (bottom-up) que se inicia en el Zooplancton y fluye a los niveles tróficos apicales a

través de los pelágicos menores, mismos que tiene una función relevante para los depredadores tope, debido a que son una fuente rica de energía para su dieta.

Por otra parte, Heymans *et al.* (2012) mencionan que el Fitoplancton y el Zooplancton tienen una función dominante, debido a su alta biomasa dentro del ecosistema, por lo tanto, pueden considerarse como grupos estructuradores y, al mismo tiempo, mostrar posibles efectos ascendentes (bottom-up) dentro del mismo. En cuanto al comportamiento que mostró el Fitoplancton al no categorizarse como especie clave, Power *et al.*, (1996) mencionan que este índice (Keystoneness) asigna valores bajos a los grupos funcionales con alta biomasa, sin importar que tengan, o no, altos impactos tróficos, permitiendo así, distinguir entre especie clave, y especie dominante-estructurante, de las cuales no se deben confundir las especies claves. Esto coincide con Pitcher *et al.*, (1992) quienes reportan que éste grupo presenta altas biomásas, comparado con otros grupos funcionales en ecosistemas de surgencia (Golfo de Ulloa, México), lo cual propicia que no sea vulnerable a la disminución de su abundancia, aunque este sea altamente consumido dentro de la red trófica, a menos que se presenten condiciones ambientales anómalas (El Niño), que pudiesen perturbar dicha abundancia, éste a su vez domina la comunidad de la costa de la Corriente de California en condiciones normales, además se encuentra específicamente adaptado a los procesos de surgencia, a través de las tasas elevadas de producción y su capacidad para formar esporas en reposo, mismas que se van al fondo marino para después regresar a la superficie por medio de las surgencias costeras, generando así una mayor biomasa. De igual manera, Venrick (2012) señala para la misma zona que el fitoplancton mostró un aumento lento pero significativo en la biomasa y un cambio en la composición de especies dicho cambio parece ser casi continuo, su aumento en biomasa, abundancia y composición de especies fue evidente, registrándose los mayores picos durante los meses de primavera. Asimismo, Jiménez-Quiroz *et al.* (2019) señalaron que en 2017 (periodo de estudio en este trabajo 2017-2018) el fitoplancton tuvo un incremento en términos de biomasa, debido a las condiciones

favorables para los procesos de surgencia costera presentes en la región de Bahía Magdalena, México, sitio circunvecino al área de estudio del presente trabajo. Esto coincide con lo reportado por Arreguín-Sánchez (2000) quien señala que la presencia de las surgencias, las altas producciones alejadas de los BAC's (Golfo de Ulloa, México), son característica distintiva que presenta el funcionamiento de un ecosistema exportador de energía (biomasa de fitoplancton), en este caso Bahía Magdalena, México. También, Cury *et al.* (2000) señalan que en ecosistemas de surgencia, las especies claves regularmente se encuentran en los niveles tróficos medios (pelágicos menores) de la red alimentaria, lo cual demuestra que estas especies contribuyen a la mezcla de control de flujo trófico descendente y ascendente, típico de los ecosistemas de surgencia y de cintura de avispa. Lo cual coincide con lo encontrado en el presente estudio, es que el fitoplancton tuvo una mayor frecuencia de impactos tróficos en la mayoría de los grupos funcionales, sin embargo, los pelágicos menores (*S. sagax* y Clupeiformes) tuvieron impactos de menor frecuencia con el resto de los grupos funcionales, pero sí de mayor magnitud, lo cual los hace más susceptibles a la disminución de su biomasa, y al mismo tiempo los coloca como especies claves de mayor relevancia en el ecosistema. Esto no significa que el Fitoplancton no tenga una función relevante en el ecosistema, dado que en los de surgencia, es típico esperar que este grupo sea de los más importantes en cuanto al estructuramiento del mismo (Taylor *et al.*, 2008), pero los pelágicos menores fungen como vía de transferencia de energía hacia los niveles tróficos apicales, debido a su alto consumo (fitoplancton). Además, el presente estudio señala que el control de los flujos tróficos está constituido por tres niveles tróficos vinculados a lo largo de la red trófica; el primero ubica al Zooplancton grande y Palinuridae en la parte baja, el segundo a *S. sagax* y Clupeiformes en la parte media, y el tercero a los Tiburones en la parte alta de la red alimentaria, lo que sugiere un mecanismo de control trófico mezclado, es decir, los flujos se dan de forma ascendente y descendente, y actúan de forma simultánea. Asimismo, se considera que este tipo de control de flujo trófico es de mayor certidumbre que el control ascendente o descendente (Hunter y Price, 1992). Estos resultados indican

que la separación del control ascendente y descendente representa una falsa dicotomía en el ecosistema (Levins, 1998; Ulanowicz, 2009), y más bien el control de los flujos tróficos se da de forma combinada, típico de un ecosistema de surgencia y de cintura de avispa (Ortiz *et al.*, 2013). Por otro lado, Barausse *et al.* (2009), Tsagarakis *et al.* (2010) y Chen *et al.* (2015) indican que el Zooplancton funge como especie clave para ecosistemas de otro tipo (no surgencia), tales como el ecosistema de la zona norte del Mar Adriático; la Bahía de Daya localizada en la costa sur de China y la región norte del Mar Egeo, respectivamente.

Por último, Li *et al.* (2009), Chen *et al.* (2011), Ruíz y Wolff (2011), Hattab *et al.* (2013), Essekhyr *et al.* (2019) y Fourrière *et al.* (2019), encontraron resultados similares al presente estudio, ya que mencionan que el grupo de los Tiburones tiene una función importante como especies clave en el ecosistema situado en la parte este de la plataforma del Mar de China; Golfo de Beibu ubicado entre China y Vietnam; Canal de Bolívar de la reserva marina de Galápagos; Golfo de Gabes, Túnez localizado en la región sur del Mediterráneo; ecosistema costero de Marruecos y la Isla del Coco en Costa Rica, respectivamente. Estos autores señalan que estos organismos ejercen un alto efecto de arriba hacia abajo (top-down) en el ecosistema. Según Bradaï y Saïdi (2005) y Enajjar *et al.* (2009) este resultado es consistente sobre todo en el Golfo de Gabes, debido a que es conocido por ser una de las zonas con mayor abundancia de tiburones y rayas en el Mar Mediterráneo, misma que es una importante zona de crianza para un gran número de elasmobranquios; este resultado es similar con lo reportado por Pantoja-Echevarría *et al.* (2022), mencionando que el Golfo de Ulloa, México cuenta con una gran abundancia y diversidad en el número de especies presentes en la región, también señalan que algunos tiburones como *Mustelus californicus*, *Sphyrna zygaena* e *Isurus oxyrinchus* muestran comportamientos simpátricos (habitan en la misma área geográfica), por lo anterior, la relevancia de los tiburones en el área de estudio como especies clave, en este grupo funcional están los principales depredadores y tienen

una función importante en la regulación de los ecosistemas marinos en los niveles tróficos inferiores.

Del mismo modo, Shipley *et al.* (2018) observaron que estos ejemplares tienen una función destacada como depredadores ápice en la regulación y funcionamiento de los ecosistemas, a través de efectos de arriba hacia abajo (top-down) y abajo hacia arriba (bottom-up), con importantes consecuencias en la comunidad; de igual forma, Christensen y Pauly (1993) mencionan que son depredadores oportunistas y actúan como denso-reguladores en las poblaciones de peces, crustáceos, cefalópodos e incluso mamíferos marinos; también Ferretti *et al.* (2010) mencionaron que gracias a la depredación directa y a las modificaciones en el comportamiento, los efectos descendentes (top-down) de los tiburones han ocasionado cambios de tipo cascada en algunos ecosistemas costeros, asimismo se ha observado que en las comunidades pelágicas, existe mayor evidencia de liberación de mesodepredadores, lo cual quiere decir que los tiburones pueden ejercer fuertes efectos de arriba hacia abajo (top-down) con el potencial de formar comunidades marinas a grandes escalas espaciales y temporales; de igual forma, González-Pestana *et al.* (2021) reportaron que los tiburones tienen una importancia crucial como depredadores de especies abundantes y comerciales, tales como los pelágicos menores, particularmente la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), en la zona norte del Mar Peruano, es considerado uno de los ecosistemas con mayor productividad. Por último, Sherman *et al.* (2020) mencionan que estos organismos son componentes relevantes en el ecosistema marino, ya que tienen una función importante como depredadores tope que origina la regulación de la dinámica de las presas, a través de la depredación directa por el consumo y también de forma indirecta, modificando el comportamiento y la fisiología de las presas, por lo que entender sus relaciones tróficas permite comprender la dinámica de los ecosistemas, quienes fungen como controladores biológicos en el océano, prediciendo la antropogénicidad (pesca), perturbaciones en el medio ambiente

(cambio climático) o impactos en la estructura y función de los ecosistemas (degradación trófica o la limitación de recursos).

Los grupos funcionales estructuradores de la red trófica comprenden niveles tróficos a lo largo de toda la trama alimentaria, indicando que el ecosistema del Golfo de Ulloa, se encuentra regulado por una combinación de controles descendentes (top-down) y ascendentes (bottom-up), es por ello que puede ser catalogado como un ecosistema cintura de avispa (Cury *et al.*, 2000; Bakun, 2006; Hunt y McKinnell, 2006; Libralato *et al.*, 2006).

Por otra parte, las especies clave en cuanto al aporte en la dieta (presa) de los depredadores, principalmente en el nivel trófico superior, no son las mismas que las detectadas con el índice de Keystoneness, debido a su gran abundancia, lo cual refleja que estos organismos ejercen un control ascendente (bottom-up) en el ecosistema (Smith *et al.*, 2011). El índice de "SURF" (S) junto con la proporción de la biomasa total (PBT), señalaron que las presas clave como fuente de alimento dentro del ecosistema son el Fitoplancton (S=0.032; PBT=0.963), *S. sagax* (S=0.004; PBT=0.348), Zooplancton chico (S=0.004; PBT=0.151), *P. planipes* (S=0.006; PBT=0.120) y Clupeiformes (S=0.003; PBT=0.108). Estos resultados son similares a los señalado por Aurióles-Gamboa (1995) y Guzmán-Vizcarra (1995), quienes registraron a *P. planipes* como un recurso sumamente abundante en el Golfo de Ulloa, México, funge como principal fuente de alimento para la tortuga caguama (*C. caretta*) entre otros depredadores en la región; de acuerdo con Smith *et al.* (1975) esta especie es un componente dominante en el sistema de la Corriente de California, por lo que su imponente abundancia en Baja California Sur, aunado a sus hábitos alimentarios tanto en el fondo como en la columna de agua propician que este organismo sea la principal vía de flujo de energía entre los productores primarios y los depredadores tope; dicha abundancia propicia concentraciones de esta especie sobre la superficie del mar, con bancos de hasta 7 km² (Palma y Arana, 1990), tales aglomeraciones en el fondo del mar pueden ser capaces de impedir la captura de peces bentónicos en esas zonas (Aurióles, 1990). Por su parte, Balart y

Castro-Aguirre (1995) reportaron que *P. planipes* representó la presa de mayor importancia en la dieta de *M. angustimanus* (merluza californiana) en el litoral oeste de Baja California Sur, centrándose principalmente en su fase pelágica entre los cinco y 15 meses de edad, además el consumo diario ejercido por la merluza sobre la langostilla se estimó en 8,801 t, lo cual representó el 0.17% de la biomasa disponible; asimismo la langostilla tiene una gran importancia ecológica en la red alimentaria de la costa oeste de Baja California Sur, debido a que se alimenta en grandes cantidades de fitoplancton en ecosistemas de surgencia, además, los comportamientos distintos de los cardúmenes del atún (*Thunnus albacares*) frente a la costa de Baja California, se encuentran ligados con la presencia de este decápodo (Blackburn, 1969; Aurióles-Gamboa y Pérez-Flores, 1997), y al mismo tiempo es el alimento para muchos depredadores, tales como los cetáceos (Boyd, 1962), pinnípedos (Lowry *et al.*, 1990), tortugas marinas (Villanueva, 1991) y peces (Balart y Castro-Aguirre, 1995). También, Hernández-Alfonso (1993) reportó que esta especie es un gran consumidor de materia particulada (detritus); es por ello que hay una alta posibilidad de que la población de este decápodo tenga una función importante en el uso energía disponible, particularmente en el micronecton (zooplancton chico) del litoral oeste de Baja California, llegando a consumir hasta un 80% del volumen total de detritus (Longhurst, 1966).

Robinson *et al.* (2004) documentaron que *P. planipes*, es abundante en el micronecton de la parte sur de la Corriente de California (Baja California, México) y presenta una función crucial en la utilización de energía disponible por parte de la producción primaria, por lo que más del 90% de la abundancia total de este organismo fue encontrado en zonas donde el fitoplancton se intensificó con los procesos de surgencia, lo cual respalda que las áreas de surgencia destacan en la distribución espacial de este crustáceo; del mismo modo, Gómez-Gutiérrez *et al.* (2000) indicaron que el centro de distribución de este crustáceo micronectónico se encuentra en Bahía Magdalena, México, misma que está asociada con un fuerte sistema de transporte de Ekman.

Por otro lado, Torres-Leal (2013) menciona que el Zooplancton chico constituye una fuente importante de alimento para la mayoría de grupos funcionales en el ecosistema del Golfo de Cádiz, España; de igual forma, González-Pestana *et al.* (2022) reportan la zona norte de la Corriente de Humboldt como uno de los mares con mayor productividad debido a los procesos de surgencia, generando una gran producción de zooplancton que sustenta la biomasa de la anchoveta peruana (*E. ringens*) y especies de interés ecológico como el calamar gigante (*D. gigas*), langosta rechoncha (*P. monodon*) y peces mesopelágicos; también mencionan que 39 especies son depredadores de la anchoveta (teleósteos peces cartilagosos, mamíferos marinos, aves marinas, cefalópodos, reptiles marinos y medusas); 10 del calamar gigante (mamíferos marinos, teleósteos y peces cartilagosos); 12 de la langosta rechoncha (teleósteos, peces cartilagosos, cefalópodos, mamíferos marinos y aves marinas), y nueve de los peces mesopelágicos (cefalópodos, peces teleósteos y mamíferos marinos. Por su parte, Tam *et al.* (2020) señalan para esta misma área que el zooplancton chico, fitoplancton y anchoveta son presas clave para el sostenimiento de la red trófica de este ecosistema; esta evaluación surgió debido a la preocupación con la que se está explotando la anchoveta, por lo cual se optó evaluar bajo un enfoque ecosistémico.

De igual forma, Paradell *et al.* (2020) indicaron que en el ecosistema de surgencia de las Rías Baixas al noroeste de España, la mayor parte del consumo (86%) de los grupos funcionales se dio en la zona pelágica, siendo el fitoplancton y el zooplancton los grupos más importantes. El zooplancton vincula los niveles tróficos inferiores con los niveles apicales, ya que los principales flujos de dichos niveles tróficos pasaron a través de él; de igual forma, los pelágicos menores fueron los principales depredadores del zooplancton en la zona pelágica, siendo el conducto en la transferencia de energía de los niveles tróficos inferiores a los superiores; también se observó que la mayoría de los flujos de energía se dieron gracias a la interacción entre el zooplancton, fitoplancton y los pelágicos menores. Por otro lado, Ruzicka *et al.* (2012) analizaron la función del zooplancton chico

(eufásidos) en la zona norte de la Corriente de California, encontraron que dichos organismos representaron la vía de transferencia de energía más importante. Además, una proporción considerable de la producción trófica inferior consumida se transfirió a los niveles tróficos apicales; queda claro que al analizar el ecosistema de forma interanual mejora la comprensión de la sensibilidad del mismo a la variabilidad entre los grupos funcionales clave, en consecuencia, aumentará la capacidad de predecir la respuesta de este ecosistema al cambio ambiental a corto y largo plazo.

Por otra parte, Bakun y Parrish (1982) señalan que la Corriente de California es uno de los cuatro sistemas principales de surgencia del mundo, mismos que se encuentran dominados por especies similares de pelágicos menores; es por ello que Cury *et al.* (2000) reportaron que de forma creciente hubo un reconocimiento de que los pelágicos menores dirigen la canalización de la energía del plancton a los niveles tróficos apicales, por lo tanto, dichos organismos son clave en cuanto a su presencia dentro de los ecosistemas pelágicos. Asimismo, Pikitch *et al.* (2012) señalan que bajo una perspectiva de manejo de recursos pesqueros, estos organismos son clave en los ecosistemas de surgencia, tanto ecológica como económicamente, debido a que constituyen la mayor proporción de la dieta de una gran variedad de depredadores; de igual forma, Koehn *et al.* (2016) mencionan que en la Corriente de California ciertos depredadores tienen una gran dependencia de consumo de pelágicos menores, derivado de que la mayoría de los depredadores se alimentan de múltiples especies de pelágicos menores, además de una superposición trófica (traslape) considerable en la dieta de estos organismos, por lo que encontraron que especies como *S. sagax*, *E. mordax* y *Clupea pallasii* son clave cuando las poblaciones de depredadores dependen en su mayoría de la alta disponibilidad de estas especies en el ecosistema. Con ello, concluyen que el agotamiento de estos organismos comprometería a grupos depredadores sujetos a conservación altamente dependientes del consumo de pelágicos menores.

Del mismo modo, Block *et al.* (2011) reportan que el manejo sostenible y la gestión de pesquerías de pelágicos menores son objetivo en la Corriente de California, debido a que en ella habitan una gran cantidad de especies pertenecientes a este grupo y además de una gran diversidad de grupos depredadores que se alimentan de ellos. Por su parte, Szoboszlai *et al.* (2015) reportan que estos organismos son una importante fuente de alimento para un gran número de grupos depredadores presentes en este sistema, tales como las aves marinas protegidas (*Brachyramphus marmoratus*) y los mamíferos marinos (*Megaptera novaeangliae*). Por otro lado, Kaplan *et al.* (2017) analizaron los efectos de las bajas abundancias *S. sagax* y *E. mordax* en la red trófica de la Corriente de California, para ello implementaron el enfoque de modelación Atlantis y encontraron que las poblaciones agotadas de estos recursos, ya sean causadas por la pesca o por ciclos naturales, pueden conducir a la disminución de grupos depredadores como los delfines y grandes peces planos piscívoros un ejemplo de ello es el lenguado de California *P. californicus*. Las aves exhibieron disminuciones más moderadas, y el lobo marino de California *Z. californianus* exhibió descensos relativamente débiles; asimismo, Kaplan *et al.* (2018 y 2019) implementaron un enfoque multimodelo para conocer la función de *S. sagax* en la red trófica de la Corriente de California; entre los modelos utilizados estuvo Ecopath, mismo que tuvo como prioridad observar la respuesta que tuviera el pelícano café *P. occidentalis* como depredador cuando se estuviese explotando su presa; este mostró una vulnerabilidad de moderada a alta, con respecto a las bajas abundancias de este recurso; esta vulnerabilidad surge porque esta especie constituye su dieta en su mayoría.

Koehn *et al.* (2017) señalan que los pelágicos menores generan altas divisas económicas a través de la pesca dirigida, pero también representan beneficios ecológicos, dado su papel como presa de otras especies valiosas como los grandes peces piscívoros, aves marinas y mamíferos marinos. Para ello, evaluaron el impacto generado por la pesca de este recurso basado en la incertidumbre de la

relación depredador-presa, el modelo predijo la pérdida de la captura de algunas pesquerías de nivel trófico superior, principalmente *Oncorhynchus* spp. (salmón) y *Paralichthys californicus* (lenguado) o de especies de niveles tróficos medios como *S. sagax*, *E. mordax*, *Clupea pallasii* (arenque) o especies agregadas (pelágicos menores); pero la pérdida de ingresos económicos de los depredadores nunca superó el beneficio económico de la captura agregada de pelágicos menores. Por otro lado, las disminuciones previstas de biomasa de grupos como las aves marinas y mamíferos marinos fueron lo suficientemente grandes como para que, dependiendo del valor de estas especies no comerciales, la consideración de los depredadores no comerciales podría inclinar la balanza de las compensaciones hacia la conservación de los pelágicos menores y alejarla de la captura, por lo que se destaca a depredadores específicos como *P. occidentalis*, *B. marmoratus* (mérchulo jaspeado), *Z. californianus* (lobo marino) y *Eumetopias jubatus* (ballena barbada), mismos que son potencialmente sensibles a la pesca dirigida de pelágicos menores en la Corriente de California.

Por otra parte, Kaplan *et al.* (2013) mencionan que la demanda de consumo ejercido por parte del ser humano sobre los pelágicos menores entra en competencia directa con las necesidades de consumo de estos organismos por parte de los mamíferos, aves y peces piscívoros, lo anterior fue hecho a partir de dos modelos de ecosistema desarrollados para la Corriente de California en la costa oeste de Estados Unidos, para demostrar los impactos en otras partes del ecosistema recolectaron eufásidos (zooplancton chico), pelágicos menores, caballa y peces mesopelágicos como los mictófidios. El agotamiento de los pelágicos menores condujo a que el rendimiento máximo sostenible de esos grupos puede originar impactos de forma positiva o negativa sobre otras especies presentes en este sistema, tales impactos se reflejaron sobre depredadores de pelágicos menores, algunos mostraron descensos mayores al 20% en los escenarios que involucraron el agotamiento de este recurso al 40% de los niveles no alcanzados; asimismo el agotamiento de eufásidos y pelágicos menores comprendieron una

cifra mayor al 10% de la biomasa del ecosistema, teniendo el mayor impacto sobre los depredadores; el agotamiento de eufásidos al 40% alteró la abundancia de 13-30% del resto de grupos funcionales con un valor mayor al 20%, mientras que el agotamiento pelágicos menores al 40% alteró la abundancia del 20-50% de los otros grupos funcionales.

Finalmente, Tsagarakis *et al.* (2021) evaluaron los efectos potenciales sobre los delfines, causados por la pesca de pelágicos menores en el ecosistema del Mar Egeo en la zona norte (Mediterráneo Oriental, Grecia) debido a la competencia por el alimento, para ello, fue actualizado un modelo de Ecopath existente con estimaciones de abundancia de delfines derivadas de un estudio reciente. El enfoque incluyó la cuantificación de los impactos tróficos y la estimación de la fracción de la producción de pelágicos menores que consumen los delfines y su principal competidor que es la red de cerco de la pesquería dirigida a este recurso; encontrando que la competencia por los recursos (pelágicos menores) entre las redes de cerco y los delfines tuvo niveles relativamente bajos, revelados por el análisis de flujos en el triángulo "pelágicos menores-delfines-pesquerías", a pesar de la abundancia relativamente alta de delfines en el Mar Egeo de la zona norte, en comparación con las áreas circunvecinas. En conclusión, el consumo de anchoveta por parte de los delfines fue muy bajo (3.6%), mientras que la pesca de la flota de red de cerco fue superior casi cuatro veces (13.1%). Una fracción mucho mayor (71.8%) del consumo de anchoveta se atribuyó a otros depredadores. La competencia de la sardina fue ligeramente superior a la de la anchoveta (4.6%) del consumo ejercido por los delfines y un 20.4% derivado de la pesca por parte de la flota de red de cerco. Sin embargo, la anchoveta (y en menor medida la sardina) resultó ser una especie clave en este ecosistema, por lo que se debe prestar mayor atención, con el fin de garantizar que las poblaciones de delfines no se vean amenazadas por el agotamiento de su alimento (pelágicos menores) en el futuro.

8.6 Atributos del ecosistema

Los ecosistemas marinos regularmente se desarrollan sucesionalmente, es decir, hasta alcanzar estados de madurez, donde la producción se encuentra balanceada con la respiración ($P=R$; Odum y Barrett, 2006). Bajo esta premisa, los atributos del ecosistema (Tabla XVII) señalan que el ecosistema del Golfo de Ulloa, México está en desarrollo (inmaduro), según lo indicado por los siguientes atributos: la producción primaria total entre la respiración total (PP/R), la cual se encarga de medir la energética de la comunidad; Odum (1969) menciona que la PP/R , es mayor en ecosistemas inmaduros o en desarrollo, debido a la gran producción que tiene comparada con la respiración; de forma opuesta, en ecosistemas maduros o desarrollados la respiración incrementa, con respecto a la producción, y a su vez puede llegar a ser igual o mayor que la antes mencionada, con proporciones PP/R , que oscilan a un valor igual a uno.

En este trabajo se registró un valor de PP/R igual a 3.887, que indica que este ecosistema está inmaduro o en desarrollo, lo cual coincide con lo reportado por Morales-Zárate *et al.* (2021) quienes obtuvieron un valor de 1.787 que es dos veces inferior al presente. En cambio, Del Monte-Luna (2004) reportó un valor de 33 que es ocho veces superior al presente, ambos para la misma zona de estudio. Del mismo modo, Morales-Zárate *et al.* (2011) y Cruz-Escalona *et al.* (2013) reportaron valores de 1.05 y 1.149 para las zonas de Bahía Tortugas y Bahía Magdalena, México respectivamente, mismas que son aledañas e inferiores al área de estudio de esta investigación. Además, este hallazgo de inmadurez del ecosistema del Golfo de Ulloa se confirma con el índice de omnivoría del mismo, el cual tuvo un valor de 0.140, señalando que el ecosistema tiene un nivel de madurez bajo a moderado (Libralato, 2013).

También, se ha descubierto que el índice de omnivoría del sistema es sensible a la presión por pesca, lo cual propicia que, en zonas sujetas a la actividad pesquera como el Golfo de Ulloa, este muestre valores bajos (Libralato *et al.*, 2010), por ende, se puede atribuir que una de las razones por la cual se obtuvieron valores

bajos en la energética de la comunidad fue consecuencia de la intensa presión pesquera en la zona (Surís-Regueiro y Santiago, 2014). Otro aspecto interesante, es el que reporta González-Rodríguez (2008) menciona que el Golfo de Ulloa, México, el principal periodo de la producción primaria es anual, los niveles de producción son elevados, debido a las condiciones favorables (la forma de la costa, la batimetría y la influencia de la Corriente de California) para el desarrollo del fitoplancton. También, Del Monte-Luna (2004) mencionó que este sistema es excepcionalmente productivo, pero inmaduro.

Del mismo modo, la energética comunitaria coincide con la reportada para otros ecosistemas de surgencia alrededor del mundo, mismos que se encuentran en estado inmaduro o en desarrollo, tal es el caso de Coll *et al.* (2006) quienes reportaron un valor de PP/R igual a 1.18 para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 2.973 para la Bahía de Sechura, Perú; Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de 1.111 para la zona norte de la Corriente de Humboldt; Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 1.302 para la Bahía de Independencia; Perú, Pavés y González (2008) mencionaron un valor de 4.974 para la zona costera de Antofagasta, Chile; Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 3.3 para el Golfo de Cádiz al suroeste de España; Couce-Montero *et al.* (2015) indicaron un valor de 2.172 para las Islas Canarias al noroeste de África; Essekhyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 2.95 para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 1.758 para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

Con respecto a la proporción entre la producción primaria y la biomasa total del sistema (PP/B), Odum y Barrett (2006) indican que en ecosistemas en desarrollo o inmaduros es mayor, debido a que cuentan con niveles bajos de biomasa con elevadas producciones; por el contrario, en ecosistemas desarrollados o maduros es menor, ya que tienen biomasa elevada y producciones más bajas. Dicho esto, el ecosistema del Golfo de Ulloa, México mostró una producción primaria total siete veces mayor que la biomasa total (PP/B=7.069), lo que revela que es un ecosistema

en desarrollo o inmaduro, lo cual se asemeja con lo documentado por Morales-Zárate *et al.* (2021) y Cruz-Escalona *et al.* (2013) que obtuvieron valores de 5.910 y 9.264 para las zonas del Golfo de Ulloa y Bahía Magdalena, México, respectivamente. Por otro lado, Morales-Zárate *et al.* (2011) y Del Monte-Luna (2004) registraron valores de 17.4 y 46 para las áreas de Bahía Tortugas y Golfo de Ulloa, México, correspondientemente.

De igual forma, es imperativo señalar que la proporción entre la producción primaria y la biomasa total del sistema (PP/B), coincide con la reportada para otros ecosistemas de surgencia alrededor del mundo, mismos que se encuentran en estado inmaduro o en desarrollo, tal es el caso de Coll *et al.* (2006) quienes reportaron un valor de PP/R igual a 6.55 para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 18.137 para la Bahía de Sechura, Perú, Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de 30.403 para la zona norte de la Corriente de Humboldt, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 13.715 para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 39.8 para el Golfo de Cádiz al suroeste de España, Couce-Montero *et al.* (2015) indicaron un valor de 8.647 para las Islas Canarias al noroeste de África, Essekhyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 31.56 para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 18.344 para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

Por otro lado, la entropía del ecosistema se define como una medida de la energía no disponible, y es resultado de las transformaciones energéticas, o también se define como un índice que mide el grado de desorden asociado con la degradación energética (Odum y Barret, 2006), señalando que conforme pasa el tiempo (evolución del ecosistema), esta tiende a disminuir, por lo cual en ecosistemas inmaduros los valores serán altos, por el contrario en ecosistemas maduros los valores serán bajos (Odum, 1985). Este atributo es cuantificado a través de la suma de los flujos totales de respiración entre la biomasa total del ecosistema; en el Golfo de Ulloa, México se encontró un valor de R/B igual a 1.818, el cual indica

que el ecosistema está en desarrollo, con un nivel de desorden menor si lo comparamos con otros ecosistemas de surgencia del mundo. Por ejemplo, Coll *et al.* (2006) reportaron un valor de R/B igual a 5.546 para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de 27.320 para la zona norte de la Corriente de Humboldt, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 10.530 para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 11.936 para el Golfo de Cádiz al suroeste de España, Couce-Montero *et al.* (2015) indicaron un valor de 3.981 para las Islas Canarias al noroeste de África, Essekhyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 10.704 para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 10.436 para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

La relación entre la producción y biomasa (P/B), considera que la producción de un grupo funcional dentro del ecosistema es proporcional a su tamaño, por ende, muestra el nivel de desarrollo del ecosistema (Margalef, 1997). Bajo esta premisa se puede señalar el nivel de madurez del ecosistema del Golfo de Ulloa, México, a través de la relación inversa de P/B, o sea, B/P, por la cual se obtiene un índice que indica el tamaño de los organismos dentro del ecosistema (Christensen y Pauly, 2005). El valor de B/P obtenido fue igual a 0.141, mismo que muestra que el ecosistema es representado por grupos de tallas pequeñas, un crecimiento rápido y con ciclos de vida corto, con ello ocasiona que tengan una tasa de producción superior a la de su biomasa, lo cual es típico en ecosistemas inmaduros o en desarrollo (Odum, 1985).

Al comparar el valor obtenido en el índice antes mencionado, se refleja que es consistente con otros ecosistemas de surgencia en el mundo, los cuales se encuentran en estado inmaduro o en desarrollo, tales como Coll *et al.* (2006) que reportaron un valor de B/P igual a 0.171 para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 0.073 para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 0.024 para el Golfo de Cádiz al suroeste de España, Couce-Montero *et al.*

(2015) indicaron un valor de 0.114 para las Islas Canarias al noroeste de África, Essekhlyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 0.022 para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 0.055 para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

De igual forma, si la producción supera a la respiración, la materia orgánica (detritus) y la biomasa, se acumularán dentro del ecosistema, lo cual provocará que las proporciones de biomasa total entre los flujos de respiración total del sistema (B/R) y la biomasa total entre la suma de la producción primaria neta y los flujos de respiración total del sistema (B/E; $E=P+R$) aumentarán, por lo tanto, el valor de biomasa de cosecha sustentada por el flujo de energía disponible dentro del ecosistema (E), incrementará a un máximo en la etapa madura del mismo; por lo que la producción neta del sistema, en un ciclo anual, es elevado en etapas inmaduras y menor o igual a cero en etapas maduras (Odum y Barret, 2006).

Bajo la premisa antes señalada, los valores de B/R y B/E obtenidos fueron iguales a 0.550 y 0.113, respectivamente, lo cual señala que el ecosistema se encuentra en un estado inmaduro. La segunda ley de la termodinámica describe la transferencia de energía hacia un estado cada vez menos utilizable y más disipado (respiración), por lo que, a medida que la cantidad de energía disponible disminuye, la calidad de la energía restante aumentará (producción) considerablemente. La respiración de la biomasa altamente ordenada, ($R/B=1.818$; entropía con desorden menor), representa una estructura disipadora dentro de un ecosistema, es por ello que, a la transferencia de energía a lo largo de la red trófica de un ecosistema, se le conoce como flujo de energía; dado que, la ley de la entropía señala que las transformaciones de energía son en sentido de contraste con el comportamiento cíclico de la materia (Odum y Barret, 2006).

También, es interesante conocer la fracción de la producción primaria que es utilizada en el ecosistema, misma que se estima a través de la eficiencia gruesa de la pesquería, cuantificada como la proporción de la captura entre la producción

primaria neta (Y/PPN), la cual toma un valor inferior a uno para ecosistemas con stocks de peces con baja explotación, teniendo un valor promedio global de 0.0002 (Christensen *et al.*, 2005), el cual se encuentra muy por debajo al registrado en el presente estudio (0.0079), señalando que el ecosistema del Golfo de Ulloa, México tiene un elevado aprovechamiento, y a su vez es semejante con otros ecosistemas de surgencia en el mundo. Por ejemplo, Coll *et al.* (2006) reportaron un valor de eficiencia gruesa de la pesquería igual a 0.014 para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 0.027 para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 0.0014 para el Golfo de Cádiz al suroeste de España y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 0.009 para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

8.7 Índices de flujo del ecosistema

Referente a la termodinámica del sistema (Ulanowicz, 1986), es decir, los flujos energéticos que hay en los ecosistemas y contribuyen al crecimiento y desarrollo del mismo, se cuantifican a través de los siguientes índices: la ascendencia, la cual se encarga de medir el crecimiento y desarrollo del ecosistema, basado principalmente en su tamaño y organización, para ello considera los flujos totales y el contenido de información dentro de la red trófica. En este estudio se obtuvo un valor de ascendencia del 37.84% de su capacidad, dando a conocer que el ecosistema del Golfo de Ulloa, México se encuentra en un nivel de crecimiento y desarrollo típico de uno inmaduro o en desarrollo, este resultado es similar a lo encontrado por Morales-Zárate *et al.* (2021); Cruz-Escalona *et al.* (2013) y Morales-Zárate *et al.* (2011) quienes reportan valores de 27.5, 21.95 y 23.9% para las zonas del Golfo de Ulloa, Bahía Magdalena y Bahía Tortugas, México respectivamente.

El grado de crecimiento, desarrollo y madurez de otros ecosistemas de surgencia en el mundo, mismos que se encuentran en estado inmaduro o en desarrollo, por ejemplo, Coll *et al.* (2006) reportaron un valor de ascendencia igual

a 25.50% para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de 40.4% para la zona norte de la Corriente de Humboldt, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 27.5% para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 41.1% para el Golfo de Cádiz al suroeste de España, Couce-Montero *et al.* (2015) indicaron un valor de 25.5% para las Islas Canarias al noroeste de África, Essekhyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 41% para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 22.36% para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

Por otro parte, el overhead mide el potencial de reserva del ecosistema en caso de que este se vea alterado por perturbaciones externas, es decir, su estabilidad; siendo así la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia. Así pues, el overhead en este trabajo fue de 62.16%, indicando que el ecosistema es altamente resiliente, y a la vez congruente con ecosistemas inmaduros o en desarrollo. Esto es similar a lo documentado por Morales-Zarate *et al.* (2021); Cruz-Escalona *et al.* (2013) y Morales-Zarate *et al.* (2011) quienes registraron valores de 72.5, 78.05 y 76.1% para las zonas del Golfo de Ulloa, Bahía Magdalena y Bahía Tortugas, México, correspondientemente. Con esto queda claro que se trata de ecosistemas inmaduros que están en desarrollo, con bajos consumos totales, donde los flujos de respiración reflejan que la energía interna en los ecosistemas es relativamente baja, por ende, son sistemas que están lejos de su clímax, en otras palabras, lejos del balance entre la producción y respiración (Odum y Barrett, 2006); pero son altamente resilientes ante amenazas externas (Ulanowicz, 1986).

Del mismo modo, es interesante mencionar el nivel de resiliencia de otros ecosistemas de surgencia en el mundo ante perturbaciones externas y, al mismo tiempo, coherente con ecosistemas inmaduros o en desarrollo, por ejemplo, Coll *et al.* (2006) reportaron un overhead igual a 74.50% para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Tam *et al.* (2008) reportaron un valor de

59.6% para la zona norte de la Corriente de Humboldt, Taylor *et al.* (2008) documentaron un valor de 72.5% para la Bahía de Independencia, Perú, Ángeles-Torres *et al.* (2013) indicaron un valor de 58.9% para el Golfo de Cádiz al suroeste de España, Couce-Montero *et al.* (2015) indicaron un valor de 74.5% para las Islas Canarias al noroeste de África, Essekhyr *et al.* (2019) señalaron un valor de 59% para la zona costera de Marruecos y Paradell *et al.* (2020) señalaron un valor de 77.6% para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España.

En conclusión, se observa que la relación interna entre los flujos energéticos y la retroalimentación del ecosistema, es decir, como éste redirige parte de esos flujos de salida de energía como flujos de entrada, dando como resultado un control eficiente de la red trófica, por lo cual mantiene una homeorresis consistente, es decir, el ecosistema muestra una estabilidad evolutiva en la conservación y balance de los flujos de energía como vía de cambio con el paso del tiempo (Odum y Barrett, 2006, *sensu* Waddington, 1975), para así regresarlo y mantenerlo de la misma forma en que estaba inicialmente (Naveh y Lieberman, 1984), esto con la finalidad de regular los mecanismos que controlan la densidad de las poblaciones que habitan dentro del ecosistema, por medio de la relación depredador-presa, entre otros (Odum y Barrett, 2006), en otras palabras, mantener el control de la oferta-demanda en el intercambio de energía, dada por la interacción de especies dentro de la red trófica, representada por los flujos internos que ahí se encuentran, y a su vez fungen como reserva de energía para mantener la resiliencia del ecosistema.

De igual forma, la ascendencia y el overhead, muestran un moderado nivel de organización y, al mismo tiempo, una alta resiliencia. Esto es consistente con lo encontrado en otros ecosistemas de surgencia, donde los valores de overhead tienden a ser elevados, lo que indica que los ecosistemas son capaces de hacer frente a perturbaciones externas (Shannon *et al.*, 2003; Heymans *et al.*, 2004). Además, Odum y Barrett (2006) señalan que los ecosistemas inmaduros se caracterizan por encontrarse en su etapa pionera, lo cual significa que tienen niveles bajos de biomasa con altas producciones, organismos de tamaño pequeño, ciclos

de vida corto y rápido crecimiento; donde los cambios sucesivos están dados en su mayoría por las interacciones internas, a lo cual se le conoce como sucesión autógena, misma que da lugar a una sucesión autótrofa-primaria, es decir, la producción es mayor que la respiración, por ende los flujos de consumo y respiración son bajos, reflejando que la energía interna es relativamente baja, con poca competencia interespecífica y un reciclamiento bajo de nutrientes dentro del ecosistema.

8.8 Agregación trófica del ecosistema

La mayor actividad se originó en los primeros tres niveles tróficos, siendo los productores primarios lo que hicieron el mayor aporte de energía, al igual que los flujos por depredación, dejando claro su importancia en el sostenimiento del ecosistema. Por otro lado, la biomasa de los pelágicos menores se concentró en el nivel trófico dos, al igual que la mayoría de los flujos de exportación (pesca), también la eficiencia de transferencia del ecosistema fue mayor en este nivel, señalando así la relevancia de estos organismos en la transferencia de energía (bottom-up) a los niveles tróficos apicales, por ende, los flujos de respiración y Detritus, son mayores, debido al gasto energético y desecho de materia orgánica, respectivamente.

Este resultado es consistente con lo reportado para otros ecosistemas de surgencia, por ejemplo, Coll *et al.* (2006) para la costa noroccidental al sur del Mar de Catalán en el Mediterráneo, Ángeles-Torres *et al.* (2013) para el Golfo de Cádiz al suroeste de España y Paradell *et al.* (2020) para la plataforma de las Rías Baixas al noroeste de España, destacando a los productores primarios con el mayor aporte de energía; además, Jiménez-Quiroz *et al.* (2019) señalaron que en 2017 (periodo de estudio en este trabajo 2017-2018) el fitoplancton tuvo un aumento descomunal de biomasa, gracias a las condiciones favorables para los procesos de surgencia costera presentes en la región de Bahía Magdalena, México, sitio circunvecino al área de estudio en la presente investigación. En cuanto a los pelágicos menores, también se concentraron en el nivel trófico dos, de acuerdo con los flujos de

exportación (pesca), al igual que la eficiencia de transferencia del ecosistema fue mayor en dicho nivel, por lo que el control del flujo trófico de energía es de tipo ascendente (bottom-up) hacia los niveles tróficos apicales, lo cual es coherente con Cury *et al.* (2000), quienes mencionan que estas especies son sumamente importantes en los ecosistemas de surgencia, principalmente en el nivel trófico medio, debido a que transfieren energía de los niveles tróficos inferiores (productores primarios) a los niveles tróficos apicales (depredadores tope).

8.9 Impacto de la pesca de pelágicos menores sobre el ecosistema

La pesca es una actividad que se considera como un depredador adicional del medio marino, provocando impactos ecológicos sobre el mismo, que van mucho más allá de simplemente extraer biomasa de las especies objetivo de dicha actividad (Jackson *et al.*, 2001). Bajo el postulado señalado anteriormente, uno de los cambios de mayor importancia dentro de los ecosistemas, es la modificación de las redes alimentarias (Bascompte *et al.*, 2005), por lo que estas perturbaciones ecológicas observadas como cascada trófica pueden trascender a un fenómeno ecológico llamado, “cambios de régimen” (“regime shifts”; Folke *et al.*, 2004), en el cual existe un elemento clave denominado “control de los flujos tróficos”, mismos que regulan la estructura trófica de un ecosistema marino, tales controles se clasifican en tres tipos, el primero es el control descendente (top-down), en el cual los depredadores controlan a sus presas; el segundo es el control cintura de avispa (wasp-waist), en el cual los flujos tróficos son controlados de forma combinada por las especies dominantes dentro del ecosistema y el tercero es el control ascendente (bottom-up), en el cual las presas controlan a sus depredadores. Con base en lo anterior, se demuestra que no solo la pesca tiene una función crucial en el control de la distribución y abundancia de las poblaciones acuáticas (bióticos), también los factores ambientales (abióticos) destacan en la estructura y funcionamiento de un ecosistema marino (Cury *et al.*, 2003).

También, Cerdaneres-Ladrón de Guevara *et al.* (2014) reportaron que los impactos de esta actividad modifican el funcionamiento del ecosistema, alterando la dinámica de los recursos pesqueros que de ellos se obtiene, lo cual genera una mayor dificultad de conocer si tales cambios son originados por fenómenos oceanográficos (naturales) o provocados por el ser humano, y en algunos casos los daños son irreversibles. Además dicha actividad altera el medio ambiente de distintas maneras, por medio de las modificaciones en el entorno físico, introducción de sustancias químicas ajenas al medio acuático, o por los cambios que surgen como consecuencia de la extracción masiva de recursos bióticos disponibles, afectando a las especies objetivo y las capturadas incidentalmente, lo cual propicia una disminución en su abundancia, esto se reflejará en los parámetros poblacionales de las especies tales como el crecimiento, dando lugar a una modificación en la estructura de edades y tallas, interacciones tróficas, estructura de la red trófica, incluso se modifican los procesos ecológicos generados en el mismo a gran escala. También, esta actividad es capaz de modificar un ecosistema inicialmente maduro y estable, por uno inmaduro con presiones de diferente tipo, dado que transforma el flujo de biomasa, red alimentaria y la energía que fluye a lo largo de la misma, además origina modificaciones en la producción de las especies afectadas, sin importar si son de interés pesquero o ecológico dentro del ecosistema, tales modificaciones pueden causar algunos impactos positivos, pero en su mayoría tienden a ser negativos.

Por otro lado, Trites (2003) señaló que la extracción de pelágicos menores, disminuye la disponibilidad alimentaria de los depredadores tope como las aves marinas, tiburones, mamíferos marinos y túnidos, de forma inversa la extracción de estos organismos propicia un incremento inusual de las presas, situadas en los niveles tróficos inferiores, a estos impactos se les conoce como efectos de cascada trófica dentro de la red alimentaria. Ahora bien, al comparar los resultados obtenidos de los índices de flujo del ecosistema del modelo trófico base (Tabla XIX) con respecto a dos escenarios planteados, los cuales fueron: escenario uno, compuesto

por los grupos funcionales Clupeiformes y *S. japonicus* y el escenario dos lo compuso el grupo funcional *S. sagax*, el cual tiene un particular énfasis en este estudio; esto se realizó para conocer la función que tienen estas especies en cuanto a su captura dentro del ecosistema de Golfo de Ulloa, México. Al hacer esto, se confirmó el efecto de la pesca sobre el ecosistema, mostrando que en ausencia de pesca hay impactos positivos moderados en el crecimiento y desarrollo del ecosistema, cuantificados con el índice de ascendencia, respecto a la resiliencia del ecosistema se observó un impacto positivo moderado a significativo, cuantificado a través del overhead; en cuanto a la capacidad de desarrollo del ecosistema se observaron impactos positivos moderados a significativos.

También, los cambios detectados en algunos atributos del ecosistema, particularmente los que tienen que ver con el estatus de la pesquería, tales como el nivel trófico promedio de la captura, el cual fue propuesto como indicador de los impactos de la pesca sobre el ecosistema (Pauly *et al.*, 1998), este tiene una estrecha relación con la intensidad de la pesca y las características de las especies objetivo capturadas, por ejemplo, la flota sardinera a diferencia de la ribereña, cuenta con mayor potencial de impacto en la organización y funcionamiento del ecosistema, ya que las especies objetivo de dicha flota, se encuentran sujetas a una explotación elevada, mismas que pertenecen a los niveles tróficos medios, siendo en ese nivel donde se regula la dinámica y comportamiento del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Los resultados base y cambios observados en el atributo antes señalado, son coherentes con el nivel trófico promedio de la captura de las especies objetivo extraídas por la flota sardinera, al simular una ausencia de pesca de estos organismos, se aprecia un incremento en tal atributo (Tabla XIX), es decir, la actividad pesquera se inclina hacia los niveles tróficos apicales, donde opera la flota ribereña, misma que pesca especies objetivo tales como Sciaenidae, Lutjanidae, Malacanthidae y Serranidae (Valdez-Leyva, 2012). De igual forma, Medina *et al.* (2007) reportaron para la zona norte del ecosistema pelágico de Chile, que el nivel

trófico promedio de la pesquería fue de 2.7, lo que refleja que las capturas se sostienen en especies de niveles tróficos medios, principalmente *S. sagax*. Por otro lado, la eficiencia gruesa de la pesquería mostró una enorme disminución al simular la ausencia de pesca de estos organismos, esto es consistente debido a que tal atributo es representado por la captura total, mismo que es representado en su mayoría por los pelágicos menores, entre la producción primaria neta, con ello queda claro la gran función que ejercen estos organismos dentro del ecosistema, por lo que se puede decir que la diferencia en la magnitud de cambio del nivel trófico promedio de la captura y la eficiencia gruesa de la pesquería señalan que en los escenarios de simulación de ausencia de pesca de pelágicos menores, es evidente que el mayor impacto potencial de la pesca sobre el ecosistema lo ejerce la flota sardinera.

En cuanto a los flujos de exportación (pesca), se observa un decremento moderado, lo cual es coherente porque no se está capturando biomasa del ecosistema, pero el hecho de que se hayan registrado solamente impactos moderados, quizá obedece a que no es la única razón por la cual se exporta biomasa de estos organismos fuera del ecosistema, sino también por concepto de migración, depredación natural, factores ambientales, entre otros (García-Morales, 2012; DOF, 2019). Esto cobra mayor fuerza con lo reportado por Serra *et al.* (1998), mencionando que, bajo un enfoque de ecosistema, los factores climáticos perturban la abundancia de los pelágicos menores, de forma contraria su densidad absoluta es controlada por la competencia intraespecífica. También, Jarre-Teichmann y Christensen (1998) documentaron que estos organismos representan una fuente de alimento importante para un gran número de depredadores como las aves, mamíferos marinos y peces demersales, a tal grado que en ecosistemas de surgencia como el de Benguela, Corriente de California y Humboldt, la mortalidad natural ha sido mucho mayor que la mortalidad por pesca.

Otro aspecto interesante reportado por Shannon *et al.* (2009) y Barbraud *et al.* (2018) es que al disminuir el impacto de la pesca sobre el ecosistema, supone

algunas ventajas para las especies tales como la ausencia de mortalidad por pesca, reducción de depredadores, proliferación de presas, efectos sobre los flujos de energía y cambio en el tipo de control trófico, debido a que la pesca actúa como un factor de forzamiento que produce fluctuaciones entre las especies, incluso en ausencia de cualquier variación ambiental dentro del ecosistema. Además, mencionan que el colapso en la abundancia de los pelágicos menores, ocasionaría un cambio en el tipo de control trófico de la red trófica, debido a que el control cintura de avispa, es típico en los ecosistemas de surgencia, entonces el colapso conduciría a un ecosistema dominado por el medio ambiente y el remplazo de especies oportunistas beneficiadas por la producción excesiva de fitoplancton, pero sin la capacidad de transferir dicha producción (energía) hacia los niveles tróficos apicales, por ser especies con una baja depredación natural, por ejemplo, las medusas (no comestibles), distribución batimétrica (peces mesopelágicos), es decir lo hace inaccesible para los depredadores tope, sobre todo para los de capacidad de buceo limitada (aves marinas).

La pesca de estos organismos es clave, ya que se trata de un ecosistema pelágico en el cual estas especies habitan, dominando los niveles tróficos medios, compuestos por pocas especies, pero llegan alcanzar grandes abundancias que pueden cambiar drásticamente en volumen; asimismo se ha confirmado que estos organismos tienen un control descendente sobre sus presas y un control ascendente sobre sus depredadores, siendo esta la razón por la cual tienen una alta incidencia sobre la dinámica de los ecosistemas marinos, por ello que han sido denominados especies "cintura de avispa" (Rice, 1995; Bakun, 1996; Cury *et al.*, 2000).

Esta clasificación específica para estos organismos en las redes tróficas marinas sumado a su papel, deja claro que los cambios fuertes en su abundancia inducidos por la pesca tiene efectos en la estructura, función y organización de los ecosistemas marinos, por ejemplo los niveles tróficos superiores e inferiores a los pelágicos menores dentro de la red alimentaria, provocan un decremento de

depredadores y al mismo tiempo, el aumento de otras especies que son consideradas presas o competidores; otro efecto pudiera ser la interrupción de los flujos de energía, que reflejaría un incremento en los flujos al detritus. También, Cury *et al.* (2000) señalan que en los ecosistemas de surgencia es de esperarse que se encuentren influenciados por el dominio pelágico, lo cual permite que los pelágicos menores produzcan mayores cantidades de biomasa y por ende las capturas, dando lugar a una mayor producción de flujos energéticos que regula la dinámica del ecosistema, además de las interacciones depredador-presa, y la característica de especies cintura de avispa.

Del mismo modo, Bakun (2005) indica que estas poblaciones cintura de avispa cuentan con atributos clave que les permite ejercer su propia dinámica sobre el ecosistema, tales atributos son los siguientes: (1) tienen historias de vida complejas y ciclos de vida cortos, lo cual propicia que produzcan grandes variaciones poblacionales; (2) una sola especie puede representar regularmente la dominancia de la biomasa existente en su nivel trófico; (3) estas especies representan el nivel trófico más bajo que es móvil, y en consecuencia, son capaces de reubicar su área de operación en función de su propia dinámica interna, los cambios en su distribución tienden a reorganizar el patrón espacial de las interacciones tróficas en el ecosistema; (4) pueden depredar en gran medida las primeras etapas de vida de sus depredadores, formando así una retroalimentación inestable, dicha inestabilidad resultante en el sistema trófico puede precipitar cambios de régimen bruscos y radicales.

De igual forma, Bakun (2006) señaló que los pelágicos menores cuentan con otros atributos clave, propios de sus poblaciones, uno de ellos es el denominado "auge-caída" (boom-bust), definido como un evento de producción primaria y biomasa de fitoplancton originado en la columna de agua de los ecosistemas de surgencia, mismo que tiene una fuerte interacción trófica con los pelágicos menores, esto da lugar al siguiente atributo llamado "fosa de depredador" (predator-pit), el cual consiste en el ofrecimiento de un refugio natural que proteja a los pelágicos

menores cuando la abundancia de estos sea muy baja; cuando hay una abundancia suficiente para atraer a sus depredadores, y al mismo tiempo satisfacer su demanda de consumo, puede hacer que la abundancia de la población vuelva a disminuir progresivamente a su nivel de refugio máximo, pero si la abundancia de la población de alguna manera incrementa más allá de la demanda ejercida por los depredadores, la mortalidad por depredación disminuye constantemente a medida que la población crece; este evento característico de las redes tróficas marinas en la zona pelágica y de surgencia brinda una explicación sustancial para ciertos sucesos ocurridos en la dinámica de las poblaciones de estos organismos que se encuentran sujetos a una explotación constante, cabe destacar que la existencia de dicho refugio para las bajas abundancias de estas especies por concepto de depredación natural, ejercida por los depredadores, no significa que la pesquería esté libre de restricciones de energía y oxígeno por su acceso a los combustibles fósiles, por lo tanto es inmune a los factores que producen el refugio natural, es por ello que no podría anular el refugio y la causa de una extinción completamente irreversible.

Respecto a los efectos del cambio climático sobre el pelágico menor de mayor importancia en este estudio, que es *S. sagax*, Petatán-Ramírez *et al.* (2019) documentaron que esta especie muestra fluctuaciones en la captura, debido a su vulnerabilidad a los cambios en los factores ambientales, esto conduce a una variación en la abundancia, distribución y reclutamiento, lo que provoca que este organismo sea altamente vulnerable a los efectos del cambio climático global; este hallazgo fue demostrado a través del análisis de los efectos del medio ambiente, en la distribución de *S. sagax*, por medio de una simulación de hábitat idóneo para esta especie, en el cual se utilizó la batimetría, temperatura superficial del mar (TSM), salinidad superficial del mar (SSS) y producción primaria neta (PPN), con la finalidad de desarrollar un modelo de nicho ecológico que proyecte el hábitat idóneo de *S. sagax* durante el período 2003-2017 en la zona noroeste de México. Las proyecciones mostraron que para el año 2100 el mayor impacto del cambio climático

será dentro del Golfo de California, con un aumento de la TSM (1.68°C) y una disminución del 25% de la PPN ($-256 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), para así disminuir la disponibilidad de hábitat en un 95% y una pérdida de hábitat del 50% a nivel regional para fines de este siglo sobre esta especie.

También, Cury *et al.* (2000) destacan que existe una alta probabilidad de que el cambio climático afecte de forma directa e indirecta a los ecosistemas y especies que en él habitan a consecuencia de los mecanismos involucrados con las redes alimentarias, donde la dominancia de los impactos directos e indirectos será variable de acuerdo con el tipo de ecosistema, y tipo control de los flujos tróficos en la estructura trófica del mismo. En este sentido, Dulvy *et al.* (2009) mencionaron que la relación entre el cambio climático y la futura producción primaria oceánica sea una limitación fundamental para los peces y la pesca; por lo que Drinkwater *et al.* (2010) reportan que las especies de pelágicos menores dominantes muestran impactos directos en el Pacífico tropical, en cambio los impactos enfocados con la red alimentaria son más significativos en la zona oeste del Golfo de Alaska.

Griffiths *et al.* (2010) registraron para el ecosistema pelágico ubicado en el este de Australia los impactos ecológicos del cambio climático y la pesca de palangre, encontrando que los depredadores tope como los tiburones, y atunes son capaces de perturbar el funcionamiento de un ecosistema, ya que ejercen un control de flujos tróficos de tipo descendente (top-down), en cambio el calentamiento de los océanos, a consecuencia del cambio climático incrementará los flujos de control ascendente, debido al incremento producción primaria. Además, los cambios simulados en el esfuerzo pesquero sobre las especies objetivo mostraron un impacto moderado (<20%) con respecto a los cambios de su biomasa y sus depredadores directos o competidores. Por otro lado, al simular un aumento de biomasa del fitoplancton por efecto del cambio climático, mostró un pequeño incremento (11%) en la biomasa del resto de grupos funcionales incluidos en el modelo; en resumen, esto indica, hasta cierto punto, que existe una redundancia ecológica entre los depredadores de niveles tróficos apicales, debido a que

comparten cierto número de presas y en conjunto solo representan el 1% de la biomasa total del ecosistema.

Campos y Bagarinao (2021) documentaron que hay una alta probabilidad de que el cambio climático afecte los caladeros de pelágicos menores ubicados por la flota sardinera, indicando una repercusión considerable sobre la pesca de estos organismos. Aunado a ello, se presentarían las afectaciones sobre la producción primaria, susceptibilidad de las comunidades acuáticas, intensificación de las surgencias, incremento en la estratificación de la columna de agua y una reubicación de los pescadores a lo largo de la costa; por lo que concluyen que para lograr adaptarse a los cambios propiciados por el cambio climático en la actividad pesquera, es necesario abordar de manera inmediata la explotación de este recurso, con el fin de beneficiar la abundancia del mismo, y así obtener una mayor sustentabilidad, lo cual daría paso a una mayor resiliencia a los ecosistemas marinos frente a las perturbaciones futuras.

Van der Lingen (2021) reportó que en el ecosistema de surgencia situado en Sudáfrica, la pesquería de pelágicos menores está catalogada con una gran vulnerabilidad al cambio climático, como mayor repercusión sería que esta actividad representa en gran medida el empleo de muchas personas y su captura tiene un alto valor económico, en cuanto a los impactos ambientales serían en la distribución y abundancia de tres especies de pelágicos menores, de las cuales destaca *S. sagax*, misma que ha mostrado cambios en su distribución, lo cual está estrechamente correlacionado con la temperatura superficial del mar. Además, señala que actualmente, la población de esta especie es muy baja, a consecuencia de los impactos negativos de las floraciones algales nocivas, mismas que pueden ser ocasionadas por el cambio climático.

IX. CONCLUSIONES

El modelo trófico Ecopath fue constituido por 40 grupos funcionales que representan la estructura, función, organización y productividad de la red trófica del ecosistema del Golfo de Ulloa, México con un grado de consistencia biológica, ecológica y pesquera adecuado, además de un nivel de certidumbre apropiado.

La mayor actividad del ecosistema del Golfo de Ulloa, México se observó en la parte baja y media de la red trófica, dado que el Fitoplancton mostró la mayor producción y flujos a Detritus, sumándose *S. sagax*, Zooplancton chico, Zooplancton grande, *P. planipes*, Clupeiformes y Palinuridae, siendo además estos últimos, los que presentaron el mayor consumo, respiración y asimilación.

El ecosistema del Golfo de Ulloa, México mostró una elevada producción y una baja disponibilidad de biomasa, misma que se concentró en el nivel trófico dos, donde están ubicados los pelágicos menores, asimismo estos organismos tuvieron los mayores flujos de exportación (pesca), al igual que la mayor eficiencia de transferencia, lo cual indica que el control de la energía en el ecosistema es ascendente (bottom-up), es decir, se transfiere hacia los niveles tróficos apicales.

Las especies clave del ecosistema del Golfo de Ulloa, México en función de su biomasa (Keystoneness) fueron los Tiburones, Zooplancton grande y Palinuridae. Por otro lado, las especies clave como fuente de alimento (Surf) fueron el Fitoplancton, *S. sagax*, Zooplancton chico, *P. planipes* y Clupeiformes.

El ecosistema del Golfo de Ulloa, México se considera en estado inmaduro o bajo desarrollo, pero altamente resiliente ante perturbaciones externas.

La ausencia total de la captura de Clupeiformes, *S. japonicus* y *S. sagax* reveló que tiene impactos positivos moderados en el crecimiento y desarrollo del ecosistema, por lo tanto, se confirma la hipótesis del impacto negativo generado por

la pesca, sobre la estructura, función, organización y productividad del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

La mayor magnitud en la suma de impactos tróficos totales recibidos positivamente en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México se registró en el Fitoplancton, Zooplancton grande y Detritus; mientras que la mayor magnitud en la suma de impactos tróficos totales ejercidos positivamente, se presentaron en la flota sardinera y ribereña, siendo esta última la que mostró la mayor magnitud.

La mayor frecuencia en la suma de impactos tróficos totales recibidos negativamente, se observó en la flota ribereña y los grupos Palinuridae, Tiburones y *S. sagax*; asimismo, *M. cephalus*, Otros peces, Otros moluscos, *S. sagax*, Lutjanidae, Tiburones y Serranidae ejercieron el mayor impacto trófico negativo; destacando que, en ambos casos, son grupos altamente explotados por la flota pesquera correspondiente a cada recurso, dentro del ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

La captura incidental de la flota sardinera tuvo efectos de cascada trófica sobre varios grupos explotados por la flota ribereña; sin embargo, son más fuertes los impactos negativos sobre las especies objetivo, en el ecosistema del Golfo de Ulloa, México.

Las biomásas estimadas por Ecopath para los pelágicos menores, mostraron un incremento conforme pasó el tiempo, lo cual indica que dichas biomásas son congruentes para evaluar el impacto ejercido por estos organismos sobre el ecosistema del Golfo de Ulloa, México, dando a conocer que dicho impacto es superior con respecto al nivel de fluctuación natural.

Este estudio a través del enfoque de Ecopath, permitió identificar pautas potenciales sobre la estructura, organización y funcionamiento del ecosistema del Golfo de Ulloa, México, derivadas de la pesca de pelágicos menores, y a su vez, sienta las bases necesarias para proponer nuevas alternativas en el manejo de

dichos recursos pesqueros en la región, por ejemplo, disminuir el tamaño de la flota y el nivel de captura, con el objetivo de mitigar el impacto negativo que esta actividad (pesca) ejerce sobre el ecosistema, para así, llevar a cabo un mejor manejo de la pesquería, bajo un enfoque holístico, encaminado a cumplir con la pesca sustentable.

X. RECOMENDACIONES

De primera instancia, es necesario enfatizar que para realizar estudios de esta índole, no solo para el Golfo de Ulloa, México, sino para cualquier modelo trófico que se quiera construir para otras zonas del mundo, se requiere continuar trabajando sobre aspectos básicos que tienen que ver con los estudios dirigidos a la biología de la especie, tales como aspectos oceanográficos, abundancia, distribución, hábitos alimentarios, edad y crecimiento, por ello la insistencia de que al momento de construir un modelo trófico se considere información local del área en cuestión, o lo más cercano posible en zonas circunvecinas.

La presente representación del ecosistema del Golfo de Ulloa, México, a través del enfoque Ecopath, puede ser viable para un primer acercamiento al desarrollo de un modelo de simulación dinámica temporal de tipo Ecosim, mismo que ayudaría a responder interrogantes relacionadas sobre los impactos que tiene la pesca sobre el ecosistema, pero desde una perspectiva más dirigida a los impactos ocasionados sobre la dinámica del recurso con el paso del tiempo, mismo en el que se está aprovechando a los pelágicos menores. Para ello, se deberá considerar información pertinente de variables ambientales como temperatura del mar, índice de surgencia, entre otros, con el fin de incursionar en el análisis de propuestas óptimas de manejo para el recurso pelágicos menores, pero conforme pasa el tiempo, y así cumplir aún más con cuestiones que van dirigidas a los ámbitos económico, social y ecológico, siendo de esta manera por la cual se obtenga una mayor comprensión sobre el funcionamiento del ecosistema, por medio de factores ambientales que influyen en la dinámica de los pelágicos menores y por ende obtener una respuesta más exacta y cercana a la realidad; e incorporar el módulo dinámico de Ecospace, por medio del cual se evalúen elementos espaciales y temporales, encaminados a mejorar las estrategias de gestión y manejo del recurso pelágicos menores en el Golfo de Ulloa, México.

XI. LITERATURA CITADA

- Abitia-Cárdenas, L. A. 1992. Espectro trófico energético del marlín rayado *Tetrapturus audax* (Philippi, 1887) y marlín azul *Makaira mazara* (Jordan y Snider, 1901), del área de Cabo San Lucas, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 76 p.
- Abitia-Cárdenas, L. A., Galván-Magaña, F., Cruz-Escalona, V. H., Peterson, M. S., Rodríguez-Romero, J. 2011. Daily food intake of *Kajikia audax* (Philippi, 1887) off Cabo San Lucas, Gulf of California, Mexico. Latin American Journal of Aquatic Research, 39(3):449-460.
- Aguilar-Betancourt, C. M., González-Sansón, G., Flores-Ortega J. R., Kosonoy-Aceves, D., Lucano-Ramírez, G., Ruiz-Ramírez, S., Padilla-Gutiérrez, C. S., Allen-Curry, R. 2017. Comparative analysis of diet composition and its relation to morphological characteristics in juvenile fish of three lutjanid species in a Mexican Pacific coastal lagoon. Neotropical Ichthyology, 15(4):1-12.
- Aguirre-García, B. 2009. Edad y crecimiento de la raya gavilán *Myliobatis californica* en la parte norte del Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 72 p.
- Alatorre-Ramírez, V. G. 2007. "Hábitos alimenticios del atún aleta amarilla *Thunnus albacares* y barrilete *Katsuwonus pelamis* en cardúmenes mixtos del Océano Pacífico Oriental Tropical". Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 86 p.
- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 28(10):1573-1581.

- Alvarez-Trasviña, E. 2012. Variabilidad en el crecimiento individual de la sardina del pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) y su relación con el ambiente en Bahía Magdalena, B.C.S. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 45 p.
- Amezcuca, F., Portillo, A. 2010. Hábitos alimenticios del lenguado panámico *Cyclopsetta panamensis* (Paralichthyidae) en el Sureste del Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(2):335-340.
- Ángeles-Torres, M., Coll, M., Heymans, J. J., Christensen, V., Sobrino, I. 2013. Food-web structure of and fishing impacts on the Gulf of Cadiz ecosystem (South-western Spain). *Ecological Modelling*, 265:26-44.
- Angulo-Plasencia, E. V. 2008. Impacto del ciclo "el niño" 1991-2007 sobre la pesquería y biología de *Mugil cephalus* "Lisa" de las aguas litorales del mar de la región Lambayeque. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Trujillo. Trujillo, Perú. 92 p.
- Anislado-Tolentino, V., González-Medina, G., Ramos-Carrillo, S., Cerdaneres-Ladrón de Guevara, G. 2012. La pesquería del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) capturado por la flota artesanal y la flota de altura en la costa de Oaxaca, México. III Reunión Nacional de Innovación Acuícola y Pesquera Querétaro, Evaluación de los Recursos Pesqueros. 117-118 p.
- Anislado-Tolentino, V., Ortiz-Pérez, T., González-Medina, G., Ramos-Carrillo, S., Cerdaneres-Ladrón de Guevara, G. 2016. Reporte ejecutivo final del proyecto PROMEP 2010 (Clave interna 2IR1008): "Dinámica pesquera de las poblaciones de peces demersales en la costa chica de Oaxaca, México". Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel. Oaxaca, México. 149 p.
- Arizmendi-Rodríguez, D. I., López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E. 2014. Feeding habits of *Eucinostomus entomelas* and *Micropogonias megalops* in Las

Guasimas lagoon Gulf of California. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(8):1721-1729.

Armendáriz-Villegas, E. J., Ceballos-Vázquez, B. P., Markaida, U., Abitia-Cárdenas, A., Medina-López, M. A., Arellano-Martínez, M. 2014. Diet of *Octopus Bimaculatus*, 1883 (Cephalopoda: Octopodidae) in Bahía de los Angeles, Gulf of California. *Journal Shellfish Research*, 33(1):305-214.

Arreguín-Sánchez, F. 2000. Modelación de flujos de biomasa en Centros de Actividad Biológica, 13-27 p. En: Lluch-Belda, D., Elourdy-Garay, J., Lluch-Cota, S. E., Ponce-Díaz, G. (Eds.). "BAC's. Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano". Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 367 p.

Arreguín-Sánchez, F. 2006. Pesquerías de México, 13-36 p. En: Guzmán-Amaya, P., Fuentes-Castellanos, D. F. Pesca, acuacultura e investigación en México. Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y de la Soberanía Alimentaria. Cámara de Diputados, LIX Legislatura, Congreso de la Unión, Primera Edición, México, 400 p.

Arreguín-Sánchez, F., Arcos, E., Chávez, E. A. 2002. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 156(2-3):167-183.

Arzola-Sotelo, E. A. 2013. Aplicación de la teoría de modelos múltiples en la evaluación del crecimiento individual del Chano (*Micropogonias megalops*, Gilbert 1890) en el norte del Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 81 p.

Arzola-Sotelo, E. A., López-Martínez, J., Rábago-Quiroz, C. H., Padilla-Serrato, J. G., Morales-Bojórquez, E. 2018. Population dynamics of the bigeye croaker

Micropogonias megalops in the northern Gulf of California. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 59:1-16.

Aurioles, G. D. 1990. Movimientos nerítico-oceánicos de la langostilla *Pleuroncodes planipes* (Decapoda; Galateidae) en el bentos de la costa occidental de Baja California Sur, México y su efecto sobre la fauna asociada. En: Resúmenes del/Coloquio sobre Macro-crustáceos Bentónicos del Pacífico Este Tropical. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Marzo de 1990. Mazatlán, Sinaloa, México.

Aurioles-Gamboa, D. 1991. Otolith size versus weight and body-length relationships for eleven fish species of Baja California, Mexico. Fishery Bulletin, 89(4):701-706.

Aurioles-Gamboa, D. 1995. Distribución y abundancia de la langostilla bentónica (*Pleuroncodes planipes*) en la plataforma continental de la costa oeste de Baja California. En: Aurioles-Gamboa, D., Balart-Páez, E. F. 1995. La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. CIBNOR. México. 233 p.

Aurioles-Gamboa, D., Balart-Páez, E. F. 1995. La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. CIBNOR. México. 233 p.

Aurioles-Gamboa, D., Pérez-Flores, R. 1997. Seasonal and Bathymetric Changes in Feeding Habits of the Benthic Red Crab *Pleuroncodes planipes* (Decapoda, Anomura, Galatheidae) Off the Pacific Coast of Baja California Sur, Mexico, Crustaceana, 70(3):272-287.

Bahri, T., Vasconcellos, M., Welch, D. J., Johnson, J., Perry, R. I., Ma, X., Sharma, R. 2021. Adaptive management of fisheries in response to climate change: FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 667. 285 p.

Baigorri-Santacruz, A. J., Polo-Silva, C.J., 2004. Espectro trófico de dos especies de tiburón zorro, (Chondrichthyes Alopiidae) *Alopias pelagicus* Nakamura,

1935 y *Alopias superciliosus* (Lowe, 1839), en playa Tarqui, Manta Ecuador. Tesis de Licenciatura. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Biología Marina. Bogotá, Colombia. 133 p.

Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico. 323 p.

Bakun, A. 2006. Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: navigating the “predator pit” topographies. *Progress in oceanography*, 68(2-4):271-288.

Bakun, A., 2005. Regime Shifts. In: Robinson, A. R., Brink, K. (Eds.). *The sea*, (Chapter 24). Harvard University Press, Cambridge, 13:971-1018.

Bakun, A., Parrish, R. H. 1982. Turbulence, transport, and pelagic fish in the California and Peru current systems. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations*, 23:99-112.

Balart, E. F., Castro-Aguirre, J. L. 1995. Estimación del impacto de la depredación de merluza sobre la langostilla. En: Auriol-Gamboa, D., Balart-Páez, E. F. 1995. *La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento*. CIBNOR. México. 233 p.

Baqueiro-Cárdenas, E., Aldana-Aranda, D. 2003. Patrones en la biología poblacional de moluscos de importancia comercial en México. *Revista de Biología Tropical*, 51(4):97-107.

Baqueiro-Cárdenas, E., Massó-R, J. A., Vélez-B, A. 1983. Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 1831), de Bahía Concepción, B.C.S. *Ciencias Pesqueras*, 4:19-31.

- Baranov, F. I. 1918. On the question of the biological basis of fisheries. *Nauchnye Issledovaniya Ikhtologicheskii Instituta Izvestiya* 1:81-128. En: Edwards, E. F., Megrey, B. A. (Eds). 1989. *Mathematical analysis of fish stock dynamics*. Symposium 6, American Fisheries Society. U. S. A. 214 p.
- Barausse, A., Duci, A., Mazzoldi, C., Artioli, Y., Palmeri, L. 2009. Trophic network model of the Northern Adriatic Sea: Analysis of an exploited and eutrophic ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83(4):577-590.
- Barbraud, C., Bertrand, A., Bouchón, M., Chaigneau, A., Delord, K., Demarcq, H., Bertrand, S. 2018. Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography*, 41(7):1092-1102.
- Barreiros, J. P., Morato, T., Serrato-Santos, R., Emilio-De Borda, A. 2003. Interannual Changes in the diet of the Almaco jack, *Seriola rivoliana* (Perciformes: Carangidae) from the Azores. *Cybium*, 27(1):37-40.
- Bascompte, J., Meliá, C. J., Sala, E. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15):5443-5447.
- Bayle-Sempere, J. T., Arreguín-Sánchez, F., Sánchez-Jerez, P., Fernández-Jover, D., Arechavala-López, P., Izquierdo-Gómez, D. 2013. Análisis y evaluación ecosistémicos de la piscicultura marina con “Ecopath with Ecosim” (EWE). En: Blanco, J. A. (eds.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. OmniaScience. Universidad Pública de Navarra, Pamplona, España. 39-65 p.
- Bayliff, W. H. 1963. The food and feeding habits of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, in the Gulf of Panama. *Inter American Tropical Tuna Commission*, 7(6):399-459.

- Behera, P. R., Parida, P. K., Karna, S. K., Raman, R. K., Suresh, V. R., Behera, B. K., Das, B. K. 2020. Trophic fingerprinting of Chilika, a Ramsar site and the largest lagoon of Asia using Ecopath. *Regional Studies in Marine Science*, 37:101328.
- Bermejo-Miramontes, G. A. 2018. Edad, crecimiento y mortalidad de *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877), en Santa Rosalía, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 58 p.
- Bernal-Gutiérrez, J. E. 2017. Edad y crecimiento del tiburón *Mustelus californicus* en el área de Bahía Tortugas, Baja California Sur. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 45 p.
- Best, E. A. 1963. Contribution to the biology of the pacific hake, *Merluccius productus* (Ayres). *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 9:51-56.
- Blackburn, M. 1969. Conditions related to upwelling which determine distribution of tropical tunas off western Baja California. *Fishery Bulletin*, 68(1):147-176.
- Blanco, C., O. Salomón, J A. Raga. 2001. Diet of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in the western Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81:1053-1058.
- Blanco-Parra, M. P. 2003. Edad y crecimiento del Tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. 43 p.
- Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., Hazen, E. L., Foley, D. G., Breed, G. A., Harrison, A. L., 2011. Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475(7354):86-90.

- Bocanegra-Castillo, N., Abitia-Cárdenas, L. A., Galván-Magaña, F. 2000. Espectro alimentario de la berrugata californiana *Menticirrhus undulatus* de laguna ojo de liebre, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 26(4):659-675.
- Borda, C. A., Cruz, R. 2004. Crecimiento y tasas de mortalidad del bivalvo *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) en el Pacífico Colombiano. *Revista de Investigaciones Marinas*, 25(3):177-184.
- Boyd, C. M., 1962. The biology of a marine decapod crustacean, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860:1-123 p.
- Bradaï, M. N., Saïdi, B. 2005. The Gulf of Gabés (Central Mediterranean): nursery area for the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827) (Chondrichthyes: Carcharhinidae). *Annales Series Historia Naturalis* 15(2):187-194.
- Breen, P. A., Sykes, D. R., Starr, P. J., Kim, S., Haist, V. 2009. A voluntary reduction in the commercial catch of rock lobster (*Jasus edwardsii*) in a New Zealand fishery. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 43(1):511-523.
- Brodeur, R. D., Pearcy, W.G., 1990. Trophic relations of juvenile Pacific salmon off the Oregon and Washington coast. *Fishery Bulletin*, 88:617-636.
- Buesa, R. J. 1970. Migraciones de la langosta (*Panulirus argus*). *Mar y Pesca*, Instituto Nacional de Pesca, La Habana, Cuba. 60:22-27.
- Cabrera Chávez-Costa, A. A. 2003. Hábitos alimenticios del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 110 p.

- Cabrera-Peña, J., Solano-López, Y., Mora Hernández, M. 1996. Crecimiento de *Diapterus peruvianus* (Pisces: Gerridae) en los estuarios de los ríos Damas y Palo Seco, Costa Rica. *Revista de Biología tropical*, 44(2): 935-937.
- Calderón-Aguilera, L. E., Marinone, S. G., Aragón-Noriega, E. A. 2003. Influence of oceanographic processes on the early life stages of the blue shrimp (*Litopenaeus stylirostris*) in the Upper Gulf of California. *Journal of Marine Systems*, 39(1-2):117-128.
- Campo, D., Mostarda, E., Castriota, L., Scarabello, M. P., Andaloro, F. 2006. Feeding habits of the Atlantic bonito, *Sarda sarda* (Bloch, 1793) in the southern Tyrrhenian sea. *Fisheries Research*, 81(2-3):169-175.
- Campos, W. L., Bagarinao-Regalado, A. 2021. Climate change and the Philippine sardine fisheries: status of stocks, stressors, threats and measures for sustainability (Chapter: 7). 127-146 p. In: Bahri, T., Vasconcellos, M., Welch, D. J., Johnson, J., Perry, R. I., Ma, X., Sharma, R. 2021. Adaptive management of fisheries in response to climate change: FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 667. 285 p.
- Canales, C. M. 2020. Evaluación de los stocks de anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) y arenque (*Opisthonema sp.*) en el Golfo de Panamá. Cedepesca. 47 p.
- Carissimo, M. S., Del Cero, P. V., Fonalleras, M. C., Silva, P. M., Giordano, M. I. 2013. Ecosistemas Acuáticos. Escritura en Ciencias. Buenos Aires, Argentina. 150 p.
- Carvalho-Brandao, M. C., Veiga-Conrado, A. L., Ishikawa-Ferreira, L., Malavasi-Bruno, C. E. 2017. Biología del tiburón tigre *Galeocerdo cuvier*. *Revista electrónica de Veterinaria*, 18(9):1-18.

- Cerdenares-Ladrón de Guevara, G., Antonio-Ramírez, E., Ramos-Carrillo, S., González-Medina, G., Anislado-Tolentino, V., López-Herrera, D., Karam-Martínez, S. 2014. Impacto de la actividad pesquera sobre la diversidad biológica: Revisión para el Pacífico sur de México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 1(1):95-114.
- Chávez-Comparán, J. C., Hammann, M. G., 1989. Dieta de las mojarra, *Gerres cinereus* y *Diapterus peruvianus* (Pistes: Gerreidae) en la Laguna de Cuyutlán, Colima, México, durante verano. *Ciencias Marinas*, 15(3):71-80.
- Chávez-Rosales, S. 2006. El papel de los manglares en la producción de las comunidades acuáticas de Bahía Magdalena, B. C. S. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 80 p.
- Cheme-Pereira, V. H. 2020. Relación longitud peso en peces marinos costeros en la zona norte de Esmeraldas. Tesis de Ingeniería en Gestión Ambiental. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Esmeraldas, Ecuador. 59 p.
- Chen, Z., Qiu, Y., Xu, S. 2011. Changes in trophic flows and ecosystem properties of the Beibu Gulf ecosystem before and after the collapse of fish stocks. *Ocean y Coastal Management*, 54(8):601-611.
- Chen, Z., Xu, S., Qiu, Y. 2015. Using a food-web model to assess the trophic structure and energy flows in Daya Bay, China. *Continental Shelf Research*, 111:316-326.
- Chi-Espínola, A. A., Vega-Cendejas, M. E. 2013. Hábitos alimenticios de *Sphoeroides testudineus* (Perciformes: Tetraodontidae) en el sistema lagunar de Ría Lagartos, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 61(2):849-858.

- Christensen, V. Pauly, D. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems, 338-352. In: Christensen, V; Pauly, D. (Eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Christensen, V., Beattie, A., Buchanan, C., Ma, H., Martell, S. J. D., Latour, R. J., Preikshot, D. 2009. Fisheries ecosystem model of the Chesapeake Bay: Methodology, parametrization, and model exploration. NOAA Technical Memorandum, NMFS-F/SPO-106. 147 pp.
- Christensen, V., Pauly, D. 1992. ECOPATH II – a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61(3-4):169-185.
- Christensen, V., Pauly, D. 1995. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 18(3):34-40.
- Christensen, V., Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172(2-4):109-140.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D. 2000. Ecopath with Ecosim: a user's guide. October 2000 edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada e ICLARM, Penang, Malasia, 130 p.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D. 2005. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia. Vancouver, 154 p.
- Christensen, V., Walters, C. J., Pauly, D., Forrest, R. 2008. Ecopath with Ecosim version 6. User Guide. November 2008. Lenfest Ocean Futures Project 2008. 235 p.
- Cisneros-Montemayor, A. M., Christensen, V., Arreguín-Sánchez, F., Sumaila, U. R. 2012. Ecosystem models for management advice: An analysis of recreational and commercial fisheries policies in Baja California Sur, México. *Ecological Modelling*, 228:8-16.

- Cochrane, K. L. 2005. Guía del administrador pesquero. Medidas de ordenación y su aplicación. Fao Documento Técnico de Pesca. No. 424 Roma, FAO. 231 p.
- Coello, D., Herrera, M., Zambrano, R. 2021. Length-weight relationship of 74 fish species caught in the continental coast of Ecuador. *Journal of Applied Ichthyology*, 37(1):129-134.
- Coll, M., Palomera, I., Tudela, S., Sardá, F. 2006. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *Journal of Marine Systems*, 59(1-2):63-96.
- Coll, M., Santojanni, A., Palomera, I., Tudela, S., Arneri, E. 2007. An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *Journal of Marine Systems*, 67(1-2):119-154.
- Conde-Moreno, M. 2009. Ecología trófica del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882), en dos áreas del Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 80 p.
- Corrales-Ribas, X. 2013. Modelización ecológica del Mediterráneo Noroccidental: estructura del ecosistema e impactos de la pesca. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Barcelona, España. 168 p.
- Corro-Espinosa, D. 2011. Dinámica poblacional del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882), en el Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 131 p.
- Cota-Villavicencio, A., Troncoso-Gaytán, R., Romero-Martínez, M., Nevárez-Martínez, M. O. 2010. Situación de la pesquería de pelágicos menores en la

- costa noroccidental de Baja California durante las temporadas de pesca 2007 y 2008. *Ciencia Pesquera*, 18(2):19-32.
- Couce-Montero, L., Christensen, V., Castro, J. J. 2015. Effects of small-scale and recreational fisheries on the Gran Canaria ecosystem. *Ecological Modelling*, 312:61-76.
- Cowen, R. K. 1983. The effect of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: an experimental analysis. *Oecología*, 58:249-255.
- Craig, M. T., Pondella, D. J., Hafner, J. C. 1999. Analysis of age and growth in two Eastern Pacific groupers (Serranidae: Epinephelinae). *Bulletin of Marine Science*, 65(3):807-814.
- Cruz-Escalona, V. H. 2005. Interdependencia ecotrófica entre laguna de Alvarado, Veracruz y la plataforma continental adyacente. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 136 p.
- Cruz-Escalona, V. H., Abitia-Cárdenas, L.A., Campos-Dávila, L., Galván-Magaña, F. 2000. Trophic interrelations of the three most abundant fish species from Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. *Bulletin of Marine Science*, 66(2):361-373.
- Cruz-Escalona, V. H., Morales-Zárate, M. V., Navia, A. F., Rodríguez-Barón, J. M., Del Monte-Luna, P. 2013. Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3):519-544.
- Cruz-Romero, M., Espino-Barr, E., García-Boa, A. 1993. Aspectos poblacionales de cinco especies de la familia Haemulidae (Pisces) en la costa de Colima, México. *Ciencia pesquera*, 10:43-54.

- Cubillos, L. A. 2003. An approximative relationship to estimate the natural mortality rate in fish stocks. *Naga WorldFish Center Quarterly*, 26(1):17-19.
- Curiel-Godoy, P. 2017. Ecología trófica de la raya guitarra *Pseudobatos productus* (Ayres, 1854), en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 102 p.
- Curtis, H., Barnes, N., Schnek, A., Massarini, A. 2008. *Biología*. 7a Edición, Editorial Médica Panamericana, 857 p.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M., Jarre-Teichmann, A., Quiñones, R. A., Shannon, L. J., Verheye, H. M. 2000. Small pelagic fish in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3):603-618.
- Cury, P., Shannon, L. J., Shin, Y. J. 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*, 103-123.
- Danemann, G. D., 1993. Características generales de la dieta de la palometa, *Trachinotus rhodopus* (Perciformes: Carangidae). *Revista de biología tropical*, 41(3):811-815.
- Danemann, G. D., De la Cruz-Agüero, J. 1993. Ichthyofauna of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Marinas*, 19(3):333-341.
- De Silva-Dávila, R., Palomares-García, R. Martínez-López, A. Carballido-Carranza, M. A. 2002. Standing stock of *Nyctiphanes simplex* in the southern region of the California Current System. *Journal of Plankton Research*, 24(10):1057-1066.
- Del Monte-Luna, P. 2004. Caracterización del Centro de Actividad Biológica del Golfo de Ulloa, B. C. S., bajo un enfoque de modelación ecológica. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 85 p.

- Del Monte-Luna, P., Arreguín-Sánchez, F., Lluch-Belda, D. 2007. Marine ecosystem analyses in the Gulf of Ulloa, Mexico: BAC's meets Ecopath. 114-133 p. In: Le Quesne, W. J. F., Arreguín-Sánchez, F., Heymans, S. J. J. (Eds.) INCOFISH ecosystem models: transiting from Ecopath to Ecospace. Fisheries Centre, University of British Columbia. Fisheries Centre Research Reports, 15(6):188 p.
- Demer, D. A., Zwolinski, J. P., Byers K. A., Cutter, G. R., Renfree, J. S., Sessions, T. S., Macewicz, B. J. 2012. Prediction and confirmation of seasonal migration of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the California Current Ecosystem. Fishery Bulletin, 110(1):52-70.
- Di Filippo-Taborda, J. 2018. Ecología trófica del tiburón sulfin *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758) en Bahía Tortugas, Baja California Sur, México, mediante el análisis de contenido estomacal e isótopos estables. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 54 p.
- Díaz-Arredondo, M. A., Guzmán-del-Prío, S. A. 1995. Hábitos alimentarios de la langosta roja (*Panulirus interruptus* Randall, 1840) en Bahía Tortugas, Baja California Sur. Ciencias Marinas, 21(4):439-462.
- DOF, Diario Oficial de la Federación. 1990. Acuerdo por el que se establece veda para las especies y subespecies de tortuga marina en aguas de jurisdicción federal del Golfo de México y Mar Caribe, así como en las del Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Secretaría de Pesca, México. 31 de mayo de 1990.
- DOF, Diario Oficial de la Federación. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría de Medio

Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), México. 30 de diciembre de 2010.

DOF, Diario Oficial de la Federación. 2015. Acuerdo por el que se establece una zona de refugio pesquero y medidas para reducir la posible interacción de la pesca con tortugas marinas en la Costa Occidental de Baja California Sur. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), México. 10 de abril de 2015.

DOF, Diario Oficial de la Federación. 2016. Acuerdo por el que se establece la zona de refugio pesquero y nuevas medidas para reducir la posible interacción de la pesca con tortugas marinas en la costa occidental de Baja California Sur. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), México. 23 de junio de 2016.

DOF, Diario Oficial de la Federación. 2018. Acuerdo por el que se amplía la vigencia del similar por el que establece la zona de refugio pesquero y nuevas medidas para reducir la posible interacción de la pesca con tortugas marinas en la Costa Occidental de Baja California Sur. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA), México. 25 de junio de 2018.

DOF, Diario Oficial de la Federación. 2019. Norma Oficial Mexicana NOM-003-SAG/PESC-2018, para regular el aprovechamiento de las especies de peces pelágicos menores con embarcaciones de cerco, en aguas de jurisdicción federal del Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER), México. 12 de marzo de 2019.

DOF, Diario Oficial de la Federación. 2021. Acuerdo por el que se da a conocer el plan de manejo pesquero de Verdillo (*Paralabrax nebulifer* Girard, 1854) en la Península de Baja California. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER), México. 01 de marzo de 2021.

- DOF, Diario Oficial de la Federación. 2022. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER), México. 26 de julio de 2022.
- Donohoe, C. J. 1997. Age, growth, distribution, and food habits of recently settled white seabass, *Atractoscion nobilis*, off San Diego County, California. Fishery Bulletin, 95:709-721.
- Downton-Hoffmann, C. A. 2001. Edad y crecimiento del pez guitarra *Rhinobatos productus* (Ayres, 1856), en la costa occidental de Baja California, Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 72 p.
- Downton-Hoffmann, C. A., Castañeda-Fernández de Lara, V., Loaiza-Villanueva, R., Sánchez-Cruz, A., Martínez-Tovar, I. 2012. Pangas. Baqueta. *Hyporthodus acanthistius*. Ficha informativa de la pesca ribereña del norte del Golfo de California. Centro Intercultural de Estudios de Desiertos y Océanos, A.C., Puerto Peñasco, Sonora. 4 p.
- Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R. I., Takasuka, A. 2010. On the processes linking climate to ecosystem changes. Journal of Marine Systems, 79(3-4):374-388.
- Dulvy, N., Allison, E. 2009. A place at the table?. Nature Climate Change, 1(906):68-70.
- Durazo, R., Baumgartner, T. R. 2002. Evolution of oceanographic conditions of Baja California: 1997-1999. Progress in Oceanography, 54(1-4):7-31.
- Eddy, T. D., Pitcher, T. J., MacDiarmid, A. B., Byfield, T. T., Tam, J. C., Jones, T. T., Bell, J. J., Gardner, J. P. A. 2014. Lobsters as keystone: Only in unfished ecosystems?. Ecological Modelling, 275:48-72.

- Elorduy-Garay, J. F., Caraveo-Patiño, J. 1994. Hábitos alimentarios de la pierna, *Caulolatilus princeps* Jenyns 1842 (Pisces: Branchiostegidae), en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Ciencias Marinas*, 20(2):199-218.
- Elorduy-Garay, J. F., Ruiz-Córdova, S. S., Díaz-Uribe, J. G. 2005. Age, growth and mortality of *Caulolatilus princeps* (Pisces: Malacanthidae) from the southern Gulf of California. *Hidrobiológica*, 15(3):289-297.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. Sedgewick and Jackson, New York. 207 p.
- Enajjar, S., Saidi, B., Bradai, M. N., Bouain, A. 2009. The Gulf of Gabés: a nursery area for sharks and rays. Abstract In: Morey, G., Yuste, L., Pons, G. X. (Eds.), *Program and Abstracts, 13th EEA Conference 2009, Palma de Mallorca, Spain*. 76 p.
- Escobar-Ramírez, J. J. 2001. El aporte del enfoque ecosistémico a la sostenibilidad pesquera. División de Recursos Naturales e Infraestructura, CEPAL, Naciones Unidas. Santiago de Chile. 57 p.
- Escobar-Sánchez, O., Abitia-Cárdenas, L. A., Galván-Magaña, F. 2006. Food habits of the Pacific angel shark *Squatina californica* in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybium*, 30(4):91-97.
- Escobar-Sánchez, O., Pollorena-Melendrez, J. E., Corro-Espinosa, D. 2022. Food components of the thornback guitarfish *Platyrrhinoidis triseriata* on the western coast of Baja California Península. *Marine Biodiversity*, 52(10):1-5.
- Escobedo-Olvera, M. A. 2006. Determinación de edad y crecimiento en el tiburón musola gris (*Mustelus lunulatus* Jarcian y Gilbert, 1883) en la región norte del Golfo de California por medio de anillos vertebrales. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Zapopan, México. 45 p.

- Espino-Barr, E., Carrasco-Águila, M. A., Cabral-Solís, E. G., Puente-Gómez, M. 2003. II Foro Científico de Pesca Ribereña (Memorias). Sagarpa, Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera de Manzanillo. Manzanillo, Colima. 137 p.
- Espino-Barr, E., Carrasco-Águila, M. A., Puente-Gómez, M. 2006. III Foro Científico de Pesca Ribereña (Memorias). Sagarpa, Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera de Manzanillo. Puerto Vallarta, Jalisco. 173 p.
- Espino-Barr, E., Gaspar-Dillanes, M. T., López-González, L. C., Zúñiga-Flores, M. S., Martínez-Becerril, V. H. 2018. IX Foro Científico de Pesca Ribereña (Memorias). Sagarpa, Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera de Mazatlán. Mazatlán, Sinaloa. 328 p.
- Espinoza-Sauceda, G. 2021. Dirección General de Ordenamiento Pesquero y Acuícola. Número de Oficio: DGOPA-09512/170521. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca. Mazatlán, Sinaloa, México. 1-5 p.
- Essekhyr, H., Khalil, K., Damsiri, Z., Derhy, G., Elkalay, K. 2019. Trophic interactions in the coastal ecosystem of Morocco: An Ecopath approach. *Community Ecology*, 20(2):161-171.
- Fajardo-Yamamoto, A. 2014. Análisis demográfico de cuatro especies de elasmobranquios del Pacífico Noroeste mexicano. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 68 p.
- FAO, 2001. Directrices para la Recopilación Sistemática de Datos Relativos a la Pesca de Captura. Documento técnico de pesca 382. DANIDA. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma. ISBN 92-5-304304-0

- FAO, 2008. La ordenación pesquera; el enfoque de ecosistemas en la pesca; mejores prácticas en la modelación de ecosistemas para contribuir a un enfoque ecosistémico en la pesca; orientaciones técnicas para la pesca responsable. 4(2): Roma, 88 p.
- FAO, 2015. Enfoque ecosistémico pesquero: Conceptos fundamentales y su aplicación en pesquerías de pequeña escala de América Latina, por Omar Defeo. FAO Documento Técnico de Pesca y Acuicultura. (592): Roma, 83 p.
- Félix-Uraga, R. 1986. Edad, crecimiento y estructura poblacional de *Sardinops sagax caerulea* en Bahía Magdalena, durante 1981 a 1984. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 102 p.
- Félix-Uraga, R. 2006. Dinámica poblacional de la sardina del Pacífico *Sardinops caeruleus* (Pisces: Clupeidae; Girard, 1856), en la costa oeste de la península de Baja California. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 86 p.
- Félix-Uraga, R., Quiñonez-Velásquez, C. Melo-Barrera, F. N. 2003. La pesquería de sardina en Bahía Magdalena, B. C. S. durante 2002. Memorias del XI Taller de Pelágicos Menores, Mazatlán, Sinaloa, México. 11 al 13 de junio de 2003.
- Félix-Uraga, R., Quiñonez-Velásquez, C., Melo-Barrera, F. N. 2002. La pesquería de sardine en Bahía Magdalena, B. C. S. durante 2001. Memorias del X Taller de Pelágicos Menores, La Paz, B. C. S., México, 1 al 3 de junio de 2002.
- Fernández-Aguirre, E. 2018. Ecología trófica de la raya murciélago *Myliobatis californica* (Gill, 1865) durante 2012-2016 en Bahía Tortugas, B. C. S, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 72 p.

- Ferreti, F., Worm, B., Britten, G. L., Heithaus, M. R., Lotze, H. K. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology Letters*, 13(8):1055-1071.
- Flores Anaya, R. J. 2020. Edad y crecimiento de la sardina japonesa *Etrumeus teres* (De Kay, 1842) (Clupeidae: Dussumieriidae) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 53 p.
- Flores-Ortega, J. R., Ávila-Castro, E., Haro-Preciado, H. J., Godínez-Domínguez, E. 2014. Hábitos alimentarios e interacciones tróficas de *Anisotremus interruptus* (Pisces: Haemulidae) y *Lutjanus argentiventris* (Pisces: Lutjanidae) en el Pacífico Central Mexicano. *Latin American Journal Aquatic Research*, 42(1):276-282.
- Flores-Ortega, J. R., Godínez-Domínguez, E., González-Sansón, G., Rojo-Vázquez, J. A., López-Prado, A. C., Morales-Jauregui, M. Y. 2013. Abundancia, distribución, hábitos alimentarios e interacciones tróficas de cinco especies de lenguados (Pleuronectiformes) en el Pacífico central mexicano. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3):423-439.
- Flores-Ortega, J. R., Godínez-Domínguez, E., Rojo-Vázquez, J. A., Corgos, A., Galván-Piña, V. H., González-Sansón, G. 2010. Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 58(1):383-397.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C. S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35:557-581.

- Fourrière, M., Alvarado, J. J., Cortés, J., Taylor, M. H., Ayala-Bocos, A., Azofeifa-Solano, J. C. Arauz, R., Heidemeyer, M., López-Garro, A. Zanella, L., Wolff, M. 2019. Energy flow structure and role of keystone groups in shallow water environments in Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Ecological Modelling*, 396:74-85.
- Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of applied ichthyology*, 22(4):241-253.
- Froese, R., Pauly, D. 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication. (www.fishbase.org, version 06/2022).
- Funes-Rodríguez, R., Álamo-Fernández, M. A., González-Armas, R. 1998. Larvas de peces recolectadas durante dos eventos El Niño en la costa occidental de Baja California Sur, México 1958-1959 y 1983-1984. *Oceánides*, 13(1):67-75.
- Funes-Rodríguez, R., González-Armas, R., Esquivel-Herrera, A. 1996. Distribución y composición específica de larvas de peces durante y después de El Niño, en la Costa del Pacífico de Baja California Sur (1983-1985). *Hidrobiológica*, 5(1-2):113-125.
- Funes-Rodríguez, R., Hernández-Rivas, M. E., Saldierna-Martínez, R. J., Hinojosa-Medina, A. T., Avendaño-Ibarra, R. Jiménez-Rosenberg S. P. A. (2000). Composición y abundancia del ictioplancon del Golfo de Ulloa, Baja California Sur, un Centro de Actividad Biológica. En: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, S., Luch-Cota, E., Ponce-Díaz, G. (Eds.) BAC's: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 185-197 p.
- Gallardo-Cabello, M., Espino-Barr, E., García-Boa, A., Puente-Gómez, M., Cabral-Solís, E. G. 2015. Fishery analysis of *Diapterus brevirostris* in the central

Mexican Pacific. Revista de Investigación y Difusión Científica Agropecuaria, 19(1):77-93.

García-Alberto, G. Reproducción de la sardina del pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) en la región sur de la Corriente de California. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 77 p.

García-Borbón, J. A. 2009. Construcción de un modelo estructurado por edades para la determinación del inicio de temporada de captura de camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*, Holmes) en Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 194 p.

García-Contreras, O. E., Quiñonez-Velázquez, C., Morán-Angulo, R. E., Valdez-Pineda, M. C. 2009. Age, Growth, and Age Structure of Yellow Snapper off the Coast of Mazatlán, Sinaloa, Mexico, North American Journal of Fisheries Management, 29(1):223-230.

García-Franco, W., Cota-Villavicencio, A., Granados-Gallegos, M. L., Sánchez-Ruíz, F. J. 1995a. Análisis de la pesquería de sardina y macarela durante la temporada de pesca 1992, en la costa occidental de Baja California, México. Ciencia Pesquera, (11):1-8.

García-Franco, W., Cota-Villavicencio, A., Sánchez-Ruíz, F. J. 1995b. Análisis de la pesquería de pelágicos menores en la costa occidental de Baja California, México, en 1994. Ciencia Pesquera, (11):15-20.

García-Franco, W., Cota-Villavicencio, A., Sánchez-Ruiz, F. J. 2001. Diagnóstico de la pesquería de peces pelágicos menores en la costa occidental de Baja California, México. Ciencia Pesquera, (15):113-120.

- García-Morales, R. 2012. Variabilidad oceanográfica del hábitat de los stocks de *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842) (Clupeiformes: Clupeidae) en el Sistema de la Corriente de California (1981-2005). Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 95 p.
- Gelsleichter, J., Musik, J. A., Nichols, S. 1999. Food habits of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, Atlantic sharpnose shark, *Rhizoprionodon terraenovae*, and the sand tiger, *Carcharias taurus*, from the northwest Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 54:205-120.
- Gluyas-Millán, M. G. 1990. Edad, crecimiento y composición de la captura de macarela *Scomber japonicus* de Bahía Vizcaíno durante 1984-1986. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 83 p.
- Gluyas-Millán, M.G., Reyes-Tiznado, R., Félix-Uraga, R., Guerrero-Escobedo, F., Quiñonez-Velázquez, C., Melo-Barrera, F. 2003. Pesquería de pelágicos menores en Baja California Sur, 2000-2003. Informe de Investigación (documento interno). SAGARPA, Instituto Nacional de la Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera-La Paz, 42 p.
- Gómez-C, O. G., Zapata-P, L. A., Franke-A, R., Ramos-T, G. E. 1999. Hábitos alimentarios de *Epinephelus acanthistius* y notas de otros peces serranidos capturados en el Parque Nacional Gorgona, Pacífico Colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 28(1):43-60.
- Gómez-Cerrud, V. A., Sánchez-Vásquez, B., Gómez-Herrera, J. A., 2021. Biometría de peces de interés comercial desembarcados en Puerto Mutis, Pacífico Veraguense. *Visión Antataura*, 4(2):1-15.
- Gómez-Gutiérrez, J., Domínguez-Hernández, E., Robinson, C. J., Arenas, V. 2000. Hydroacoustical evidence of autumn inshore residence of the pelagic red crab

Pleuroncodes planipes at Punta Eugenia, Baja California, Mexico. Marine Ecology Progress Series, 208:283-291.

Gómez-Valdés, J., Vélez-Muñoz, H. S. 1982. Variaciones estacionales de temperatura y salinidad en la región costera de la corriente de California. Ciencias Marinas, 8(2):167-178.

González-Orozco, F. 2000. Edad, crecimiento y mortalidad del bacoco *Anisotremus interruptus* (Gill, 1863) (Clase Osteichthyes, Orden Perciformes, Familia Haemulidae) del litoral de Colima, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Ambientales. Zapopan, México. 72 p.

González-Pestana, A., Alfaro-Shigueto, J. Mangel, J. C. 2022. A review of high trophic predator-prey relationships in the pelagic Northern Humboldt system, with a focus on anchovetas. Fisheries Research, 253:106386.

González-Pestana, A., Mangel, J. C., Alfaro-Córdova, E., Acuña-Perales, N., Córdova-Zavaleta, F., Segura-Cobeña, E., Benites, D., Espinoza, M., Coasaca-Céspedes, J., Jiménez, A., Pingo, S., Moscoso, V., Alfaro-Shigueto, J., Espinoza, P. 2021. Diet, trophic interactions and possible ecological role of commercial sharks and batoids in northern Peruvian waters. Journal of Fish Biology, 98(3):768-783.

González-Rodríguez, E. 2008. Variabilidad de la productividad primaria en el Golfo de Ulloa, Costa occidental de Baja California. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 143 p.

Griffiths, S. P., Young, J. W., Lansdell, M. J., Campbell, R. A., Hampton, J., Hoyle, S. D., Hinton, M. G. 2010. Ecological effects of longline fishing and climate change on the pelagic ecosystem off eastern Australia. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 20(2):239-272.

- Guerrero, M., Urbán, J., Rojas, L. 2006. Las ballenas del Golfo de California. SEMARNAT e INE, México, 524 p.
- Gulland, J. A. 1971. The Fish Resources of the Oceans. Fishing News (Books) Ltd. Surrey, England. 255 p.
- Gulland, J. A. 1983. Fish stock Assessment, a manual of basic methods. London, FAO/John Wiley and Sons. 223 p.
- Guzmán-Del Prío, S. A., Serviere-Zaragoza, E., Siqueiros-Beltrones, D. 2003. Natural Diet of Juvenile Abalone *Haliotis fulgens* and *H. corrugata* (Mollusca: Gastropoda) in Bahía Tortugas, Mexico. Pacific Science, 57(3):319-324.
- Guzmán-Vizcarra, E. 1995. Distribución y abundancia de la fase bentónica de la langostilla *Pleuroncodes planipes* (Stimpson, 1860) en la costa occidental de Baja California. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 63 p.
- Hattab, T., Lastran, F. B. L., Albouy, C. Romdhane, S. M., Jarboui, O., Halouani, G., Cury, P., Loc'h, F. L. 2013. An ecosystem model of an exploited southern Mediterranean shelf region (Gulf of Gabes, Tunisia) and a comparison with other Mediterranean ecosystem model properties. Journal of Marine Systems, 128:159-174.
- Hayasi, S. 1983. Some explanation for changes in abundance of major neritic-pelagic stocks in the northwestern Pacific Ocean. FAO Fisheries Report, 291(2):37-55.
- Herdson, D. M., Rodríguez, W. T., Martínez, J. 1985. Las pesquerías artesanales de la costa del Ecuador y sus capturas en el año 1982. Boletín Científico y Técnico, Instituto Nacional de Pesca. Ecuador, 8(4):1-50.
- Hernández-Alfonso, J. R. 1993. Características bioquímicas del marial orgánico particulado en una zona de agregados de langostilla, *Pleuroncodes planipes*

(Crustacea: Galatheidae) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología. UABCS. 73 p.

- Hernández-Aguilar, S. B., Escobar-Sánchez, O., Galván-Magaña, F., Abitia-Cárdenas, L. A. 2016. Trophic ecology of the blue shark (*Prionace glauca*) based on stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and stomach content. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(7):1403-1410.
- Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., Christensen, V. 2012. Ecopath theory, modelling and application to coastal ecosystems. In: Wolanski, E., McLusky, D.S. (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 93-113 p.
- Heymans, J. J., Coll, M., Link, J. S., Mackinson, S., Steenbeek, J., Walters, C. W., Christensen, V. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. *Ecological Modelling*, 331:173-184.
- Heymans, J. J., Shannon, L. J., Jarre, A. 2004. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s. *Ecological modelling*, 172(2-4):175-195.
- Hoenig, J. M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin*, 81(4):898-903.
- Hoffmayer, E. R., Parsons, G. R. 2003. Food habits of three shark species from the Mississippi sound in the northern Gulf of Mexico. *Southeastern Naturalist*, 2(2):271-280.
- Huerta-Chávez, M. E. 2017. Relación del sistema cráneo-mandibular y los hábitos alimentarios en dos especies de tortugas marinas. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 98 p.
- Hunt, G. L., McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 68(2-4):115-124.

- Hunter, M. D., Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, 73:724-732.
- Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current System. *Progress in Oceanography*, 12(3):259-284.
- Jack, L., Wing, S. R., McLeod, R. J. 2009. Prey base shifts in red rock lobster *Jasus edwardsii* in response to habitat conversion in Fiordland marine reserves: implications for effective spatial management. *Marine Ecology Progress Series*, 381:213-222.
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A., Hugher, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M., Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., Warner, R. R. 2001. Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. *Science*, 293:629-637.
- Jakes-Cota, U. 2008. Edad y crecimiento del marlín azul *Makaira nigricans*, desembarcado en Cabo San Lucas, B. C. S., México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 90 p.
- Jarre-Teichmann, A., Christensen, V. 1998. Comparative modelling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global vs. local effects. In: from local to global changes in upwelling systems, 423-443. (Eds.) Durand, M. H., Cury, P., Mendelsohn, R., Roy, C., Bakun, A., Pauly, D. Orstom, Paris.
- Jiménez-Quiroz, M. C., Cervantes-Duarte, R., Funes-Rodríguez, R., Barón-Campis, S. A., García-Romero, F. J., Hernández-Trujillo, S., Hernández-Becerril, D. U., González-Armas, R., Martell-Dubois, R., Cerdeira-Estrada, S., Fernández-Méndez, J. I., González-Ania, L. V., Vásquez-Ortiz, M., Barrón-

- Barraza, J. 2019. Impact of “The Blob” and “El Niño” in the SW Baja California Península: Plankton and Environmental Variability of Bahía Magdalena. *Frontiers in Marine Science*, 6:25.
- Kaplan, I. C., Brown, C. J., Fulton, E. A., Gray, I. A., Field, J. C., Smith, A. D. M. 2013. Impacts of depleting forage species in the California Current. *Environmental Conservation*, 40(4):380-393.
- Kaplan, I. C., Francis, T. B., Punt, A. E., Koehn, L. E., Curchitser, E., Hurtado-Ferro, F., Johnson, K F., Lluch-Cota, S E., Sydeman W. J., Essington, T. E., Taylor, N., Holsman, K., MacCall A. D., Levin, P. S. 2018. A multi-model approach to understanding the role of Pacific sardine in the California Current food web. *Marine Ecology Progress Series*, 617:307-321.
- Kaplan, I. C., Francis, T. B., Punt, A. E., Koehn, L. E., Curchitser, E., Hurtado-Ferro, F., Johnson, K F., Lluch-Cota, S E., Sydeman W. J., Essington, T. E., Taylor, N., Holsman, K., MacCall A. D., Levin, P. S. 2019. A multi-model approach to understanding the role of Pacific sardine in the California Current food web. *Marine Ecology Progress Series*, 617:307-321.
- Kaplan, I. C., Koehn, L. E., Hodgson, E. E. Marshall, K. N. 2017. Modelling food web effects of low sardine and anchovy abundance in the California Current. *Ecological Modelling*, 359:1-24.
- Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *FAO Fisheries Report*, 291(2):1065-1080.
- Kawasaki, T. 1993. Recovery and collapse of the Far Eastern sardine. *Fisheries Oceanography*, 2(3-4):244-253.

- Koch, V., Peckham, H., Mancini, A., Eguchi, T. 2013. Estimating at-sea mortality of marine turtles from stranding frequencies and drifter experiments. *Plos One*, 8(2):e56776.
- Koehn, L. E., Essington, T. E., Marshall, K. N., Kaplan, I. C., Sydeman, W. J., Szoboszlai, A. I., Thayer, J. A. 2016. Developing a high taxonomic resolution food web model to assess the functional role of forage fish in the California Current ecosystem. *Ecological Modelling*, 335:87-100.
- Koehn, L. E., Essington, T. E., Marshall, K. N., Sydeman, W. J., Szoboszlai, A. I., Thayer, J. A. 2017. Trade-offs between forage fish fisheries and their predators in the California Current. *ICES Journal of Marine Science*, 74(9):2448-2458.
- Kohler, N. E., Casey, J. G., Turner, P. A. 1995. Length-weight relationships for 13 species of sharks from the western North Atlantic. *Fishery Bulletin*, 93(2):412-418.
- Kwang-Ming, L., Che-Tsung, C., Tai-Hsiang, L., Shoou-Jeng, J. 1999. Age, growth, and reproduction of the pelagic thresher shark, *Alopias pelagicus* in the northwestern Pacific. *Copeia*, 1999(1):68-74.
- Le Cren, E. D. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20(2):201-219.
- Lehodey, P., Leroy, B. 1999. Age and growth of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) from the western and central Pacific Ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. Standing Committee. 21 p.
- Lercari-Bernier, D. 2006. Manejo de los recursos del ecosistema del norte del Golfo de California: integrando explotación y conservación. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 198 p.

- Levins, R. 1998. Dialectics and systems theory. *Science y Society*, 375-399.
- Li, Y., Chen, Y., Olson, D., Yu, N., Chen, L. Evaluating ecosystem structure and functioning of the East China Sea Shelf ecosystem, China. *Hydrobiologia*, 636(1):331-351.
- Libralato, S. 2013. System Omnivory Index. *Encyclopedia of Ecology*, 481-486 p.
- Libralato, S., Christensen, V., Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195(3-4):153-171.
- Libralato, S., Coll, M., Tempesta, M., Santojanni, A., Spoto, M., Palomera, I., Solidoro, C. 2010. Food-web traits of protected and exploited areas of the Adriatic Sea. *Biological Conservation*, 143(9):2182-2194.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4):399-417 p.
- Link, J. S. 2010. Adding rigor to ecological network models by evaluating a set of pre-balance diagnostics: A plea for PREBAL. *Ecological Modelling*, 221(12):1580-1591.
- Lluch-Belda, D. 2000. Centros de Actividad Biológica en la costa occidental de Baja California. En: Lluch-Belda, D., Elorduy-Garay, S., Luch-Cota, E., Ponce-Díaz, G. (Eds). *BAC's: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 49-64 p.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R. J. M., Kawasaki, T., MacCall, A. D., Parrish, R., Schwartzlose, R. A., Smith, P. E. 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. *South African Journal of Marine Science*, 8(1):195-205.
- Lluch-Cota, S.E., Lluch-Cota, D.B., Lluch-Belda, D., Nevárez-Martínez, M. O., Pares-Sierra, A., Hernández-Vázquez, S. 1999. Variability of sardine catch

as related to enrichment, concentration, and retention processes in the central Gulf of California. California Cooperation Oceanic Fishery Investigation Report, 40:185-190.

Longhursi, A. R. 1966. The pelagic phase of *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Galatheidae) in the California Current. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports. 11:142-154.

López-García, L. I., 2006. Edad y crecimiento del tiburón bironche, *Rhizoprionodon longurio* (Jordan y Gilbert, 1882) en Mazatlán, Sinaloa. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. 60 p.

López-Martínez, J., Herrera-Valdivia, E., Nevárez-López, C. A., Rodríguez-Romero, J. 2012. Aspectos poblacionales del pez cochito *Balistes polylepis* (Stendachner, 1876) como componente de la fauna de acompañamiento del camarón en el Golfo de California, México. En: López-Martínez, J., Morales-Bojórquez, E. (Eds.). Efectos de la pesca de arrastre en el Golfo de California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. y Fundación Produce Sonora, México. 205-215 p.

López-Martínez, J., López-Herrera, L., Vádez-Holguín, E., Rábago-Quiroz, C. H. 2014. Population dynamics of the swimming crabs *Callinectes* (Portunidae) components of shrimp bycatch in the eastern coast of the Gulf of California. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 49(1):17-29.

López-Martínez, J., Rábago-Quiroz, C., Nevárez-Martínez M. O., García-Juárez, A. R., Rivera-Parra, G., Chávez-Villalba, J. 2005. Growth, reproduction, and size at first maturity of blue shrimp, *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson, 1874) along the east coast of the Gulf of California, Mexico. Fisheries Research, 71(1):93-102.

López-Martínez, J., Rábago-Quiroz, C. H., Arzola-Sotelo, A., Morales-Azpeitia, R., Acevedo-Cervantes, A. 2019. Distribution and population dynamics of the

- rock shrimp *Sicyonia ingentis* and *Sicyonia penicillata* (Decapoda: Sicyoniidae) in the Gulf of California. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 47(3):524-535.
- López-Peralta, R. H., Arcila, C. A. T. 2002. Diet Composition of Fish Species from the Southern Continental Shelf of Colombia. *WorldFish Center Quarterly*, 25(3-4):23-29.
- López-Ramírez, J. A. 2018. Estimación de la mortalidad natural y caracterización ecológica de la tortuga amarilla *Caretta* mediante una aproximación ecotrófica en el Centro de Actividad Biológica del Golfo de Ulloa, B. C. S., México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 72 p.
- Love, M. S., Morris, P., McCrae, M., Collins, R. 1990. Life history aspects of 19 rockfish species (Scorpaenidae: *Sebastes*) from the southern California Bight. NOAA Technical Report, Department of Commerce, Estados Unidos. 1-38 p.
- Love, M. S., Westphal, W. V. 1981. Growth, reproduction, and food habits of olive rockfish, *Sebastes serranoides*, off Central California. *Fishery Bulletin*, 79(3):533-545.
- Lowry, M. S., Oliver, C. W., Macky, C., Wexler, J. B. 1990. Food habits of California sea lions *Zalophus californianus* at San Clemente Island, California, 1981-86. *Fishery Bulletin*, 88(3):509-521.
- Lucifora, L. O. 2003. Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, provincial de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Mar de Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Mar de Plata, Argentina. 406 p.

- Lynn, R. J., Simpson, J. J. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 92(C12):12947-12966.
- MacDonald, J. S., Green, R. H. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40(5):635-637.
- Macias-Mejia, S. 2012. Captura incidental en la pesquería de pelágicos menores en el noroeste de México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 57 p.
- Manriquez-Ledezma, Y. 2008. Edad y crecimiento de *Caulolatilus princeps*, (Jenyns, 1840) en Bahía de La Paz y Bahía Magdalena B.C.S., México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 56 p.
- Manzano-Sarabia, M. M. 2003. Distribución y abundancia del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* en el Sistema Lagunar de Agiabampo, Sonora-Sinaloa, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 76 p.
- Márquez-García, H. 2018. Hábitos alimentarios del tiburón Mako *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 de la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 85 p.
- Martínez Ayala, J. C. 2018. Ecología trófica del cazón mamón *Mustelus lunulatus* (Jordan & Gilbert, 1882) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 93 p.

- McQueen, D. J., Post, J. R., Mills, E. L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(8):1571-1581.
- Medina, M., Arancibia, H., Neira, S. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). *Investigaciones marinas*, 35(1):25-38.
- Medina-Quej, A. 2000. Comportamiento alimentario del roncadador *Umbrina roncador* (Pisces, Sciaenidae) en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 64 p.
- Melo-Barrera, F. N. 2003. Edad, crecimiento y mortalidad de la Cabrilla (*P. maculatofasciatus*) y el Verdillo (*P. nebulifer*), en Baja California Sur, México. *Cicimar*. 11 p.
- Melo-Barrera, F.N., Félix-Uraga, R., Quiñonez-Velásquez, C., 2010. Análisis de la pesquería de *Sardinops sagax* en la costa occidental de Baja California Sur, México, durante 2006-2008. *Ciencia Pesquera*, 18(2):33-46.
- Mendizabal-Oriza, D. 1995. "Biología reproductiva, crecimiento, mortalidad y diagnóstico de *Alopias vulpinus* (tiburón zorro) y *Carcharhinus limbatus* (tiburón volador); de la Boca del Golfo de California al Golfo de Tehuantepec." (Periodo 1986-1987). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. 125 p.
- Mendoza-Carranza, M., Rosales-Casián, J. A. 2000. The feeding habits of spotted sand bass (*Paralabrax maculatofasciatus*) in Punta Banda Estuary, Ensenada, Baja California, Mexico. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 41:194-200.

- Mendoza-Carranza, M., Rosales-Casián, J. A. 2002. Feeding ecology of juvenile Kelp Bass (*Paralabrax clathratus*) and Barred Sand Bass (*P. nebulifer*) in Punta Banda Estuary, Baja California, México. Bulletin Southern California Academy of Sciences, 101(3):103-107.
- Molina, R. E., Manrique, F. A. 1997. Contenidos estomacales de dos peces planctívoros del Golfo de California durante el verano de 1991. Ciencias Marinas, 23(2):163-174.
- Montoya-Márquez, J. A., 2002. Análisis de la edad, crecimiento y mortalidad del marlin rayado (*Tetrapturus audax*; Philippi, 1887; Pisces: Istiophoridae) en el Pacífico central mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. 83 p.
- Morales-Bojórquez, E. 2005. Estimación del rendimiento de la pesquería de sardina monterrey (*Sardinops caeruleus*), de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México: un análisis de riesgo e incertidumbre basado en el teorema de Bayes. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 142 p.
- Morales-Nin, B. 1994. Growth of demersal fish species of the Mexican Pacific Ocean. Marine Biology, 121(2):211-217.
- Morales-Zárate, M V., Lluch-Cota, S. E., Serviere-Zaragoza, E., Guzmán del Prío. 2011. Modeling an exploited rocky coastal ecosystem: Bahía Tortugas, Mexico. Ecological Modelling, 222(5):1185-1191 p.
- Morales-Zárate, M V., López-Ramírez, J. A., Salinas-Zavala, C. A. 2021. Ligeread marine tertel (*Caretta caretta*) ecological faces from a trophic relationship model in a hot spot fishery area: Gulf of Ulloa, Mexico. Ecological Modelling, 439:109327 p.

- Morán-Villatoro, J. M., 2018. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en la costa occidental de Baja California Sur. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 64 p.
- Moreno-Sánchez, X. G., Palacios-Salgado, D. S., Abitia-Cárdenas, L. A., Nieto-Navarro, J. T., F-Navia, A. 2015. Diet of the yellowfin snook, *Centropomus robalito* (Actinopterygii: Perciformes: Centropomidae), in the southwestern Gulf of California. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria* 45(1):21-29.
- Moreno-Sánchez, X. G., Palacios-Salgado, D. S., Granados-Amores, J., Abitia-Cárdenas, L. A., Escobar-Sánchez, O. 2019. Feeding habits of the Mexican barracuda, *Sphyrna ensis* Jordan and Gilbert, 1882, in the southeastern end of the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 45(3):137-150.
- Moreno-Sánchez, X. G., Pérez-Rojo, P., Irigoyen-Arredondo, M. S., Marín-Enríquez, E., Abitia-Cárdenas, L. A., Escobar-Sánchez, O. 2019. Feeding habits of the leopard grouper, *Mycteroperca rosacea* (actinopterygii: perciformes: Epinephelidae), in the central Gulf of California, B.C.S, Mexico. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 49(1):9-22.
- Muñetón-Gómez, M. S., Villalejo-Fuerte, M., Garate-Lizárraga, I. 2010. Gut content analysis of *Anadara tuberculosa* (Sowerby, 1833) through histological sections. *Cicimar Oceánides*, 25(2):143-148.
- Muro-Torres, V. M., Amezcua, F., Lara-Mendoza, R. E., Buszkiewicz, J. T., Amezcua-Linares, F. Trophic ecology of the chihuil sea catfish (*Bagre panamensis*) in the south-east Gulf of California, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(4):1-9.
- Narchi, N. E., Domínguez, W., Rodríguez-Armenta, D. J. 2018. El ocaso de la abundancia: Pescadores y pesquerías en Bahía Magdalena en el siglo XXI. *Relaciones Estudios de Historia y Sociedad*, 39(153):167-198.

- Nava, N. P., Márquez-Farías, J. F. 2014. Talla de madurez del tiburón martillo, *Sphyrna zygaena*, capturado en el Golfo de California. *Hidrobiológica*, 24(2):129-135.
- Navarro-González, J. A., Bohórquez-Herrera, J., Navia, A. F., Cruz-Escalona, V. H. 2012. Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, Mexico. *Ciencias Marinas*, 38(2):347-362.
- Navarro-González, J. A., Gutiérrez-González, J. L., Sánchez-Cárdenas, R. 2015. Estimaciones de mortalidad de *Haliotis fulgens* y *Haliotis corrugata* en Bahía Tortugas, B. C. S., México, a partir de tres métodos. *Ciencia Pesquera*, 23(1):3-12.
- Naveh, Z., Lieberman, A. S. 1984. *Landscape ecology: Theory and application*. Nueva York: Springer Verlag.
- Nee, S. 1990. Community construction. *Trends in Ecology and Evolution*, 5(10):337-340.
- Neira, S., y Arancibia, H. 2004. Trophic interactions and community structure in the upwelling system off Central Chile (33-39 S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312(2):349-366.
- Núñez-Rodríguez, V. R. 2017. Minería marina como parte de los territorios del capital. *Colonización del mundo marino: resistencia en el Golfo de Ulloa, México*. *Argumentos*, 30(83):149-168.
- Ochoa-Díaz, M. R. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: Aplicación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 82 p.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164(3877):262-270.

- Odum, E. P. 1971. Fundamentals of Ecology. W. B. Saunders Co, Philadelphia. 574 p.
- Odum, E. P. 1972. Ecología. Tercera edición, Interamericana S.A. de C.V., Ciudad de México, 653 p.
- Odum, E. P., Barrett, G. W. 2005. Fundamentals of ecology. Thomson Brooks. 598 p.
- Odum, E. P., Barrett, G. W. 2006. Fundamentos de Ecología. Thomson Learning. México. 598 p.
- Odum, W. E., Heald, E. J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. 265-286 p. In: Cronin, L. E. (Eds). Estuarine research. Chemistry, Biology, and the Estuarine System. Academic Press, Inc. New York, (1): 735 p.
- Ordines, F., Valls, M., Gouraguine, A. 2012. Biology, feeding, and habitat preferences of cadenat's rockfish, *Scorpaena loppei* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), in the balearic islands (western Mediterranean). Acta Ichthyologica Et Piscatoria, 42(1):21-30.
- Ortega-García, S., Jakes-Cota, U. 2019. Análisis exploratorio de los datos disponibles de bonito del pacífico (*Sarda chiliensis lineolata*) en el Océano Pacífico Norte. Comisión Interamericana del Atún Tropical. California, Estados Unidos. 12 p.
- Ortega-García, S., Jakes-Cota, U., Díaz-Uribe, J. G., Rodríguez-Sánchez, R. 2018. Length-weight relationships of top predator fish caught by the sport fishing fleet off Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. Latin American Journal of Aquatic Research, 46(1):10-14.

- Ortiz, M., Levins, R., Campos, L., Berrios, F., Campos, F., Jordán, F., Rodríguez, F. 2013. Identifying keystone trophic groups in benthic ecosystems: Implications for fisheries management. *Ecological Indicators*, 25(1):133-140.
- Osman, A. G. M., Farrag, M. M. S., Akel, ESH. KH., Moustafa, M. A., 2013. Feeding behavior of lessepsian fish *Etrumeus teres* (DeKay, 1842) from the Mediterranean Waters, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 39(4): 275-282.
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 103(929):91-93.
- Palma, G. S. y Arana, P. E. 1990. Aspectos reproductivos del langostino colorado *Pleuroncodes monodon* en la zona centro-sur de Chile. Informe final. Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso, Chile. 77 p.
- Pantoja-Echeverría, L. M., Tamburin, E., Elorriaga-Verplancken, F. R., Marmolejo-Rodríguez, A. J., Galván-Magaña, F., Tripp-Valdez, A., Lara, A., Jonathan, M. P., Sujitha, S. B., Delgado-Huertas, A., Arreola-Mendoza, L. 2022. How to stay together? Habitat use by three sympatric sharks in the western coast of Baja California Sur, Mexico. *Environmental Science and Pollution Research*, 29:61685-61697.
- Paradell, O. G., Díaz-López, B., Methion, S., Rogan, E. 2020. Food-web interactions in a coastal ecosystem influenced by upwelling and terrestrial runoff off North-West Spain. *Marine Environmental Research*, 157:104933.
- Parrish, R. H., Serra, R., Grant, W. S. 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: Their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(11):2019-2036.
- Pauly, D. 1980. A selection of simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fisheries Circular*, (729): 54 p.

- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 39(2):175-192.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO Documento Técnico de Pesca*, (234): 49 p.
- Pauly, D. Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, (279):860-863.
- Pauly, D., Christensen, V., Sambilay, V. 1990. Some features of fish food consumption estimates used by Ecosystem modellers. *International Council for the Exploration of the Sea, Council Meeting. 1990/G:17, sección O.* 9 p.
- Pauly, D., Christensen, V., Walters, C. J. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3):697-706.
- Pauly, D., Soriano, M., Palomares, M. L. 1987. On improving the construction, parametrization and interpretation of steady-state multispecies models. Ms, presented at the 9th shrimp and finfish fisheries management workshop, 7-9 December 1987, Kuwait (Unpublished.). 27 p.
- Pavés, H., González, H. E. 2008. Carbon fluxes within the pelagic food web in the coastal area off Antofagasta (23°S), Chile: The significance of the microbial versus classical food webs. *Ecological Modelling*, 212(3-4):218-232.
- Peckham, S. H., Díaz-Maldonado, D., Koch, V., Mancini, A., Gaos, A., Tinker, T. t., Nichols, W. J. 2008. High mortality of loggerhead turtles due to bycatch, human consumption and strandings at Baja California Sur, Mexico, 2003 to 2007. *Endangered Species Research*, 5(2-3):171-183.

- Peckham, S. H., Maldonado-Díaz, D., Ruiz, G., Crowder, L. B., Nichols, W. J. 2007. Small-Scale Fisheries Bycatch Jeopardizes Endangered Pacific Loggerhead Turtles. PLoS ONE, 2(10):e1041.
- Petatán-Ramírez, D., Ojeda-Ruíz, M. A., Sánchez-Velasco, L., Rivas, D., Reyes-Bonilla, H., Cruz-Piñón, G., Morzaria-Luna, H. N., Cisneros-Montemayor, A. M., Cheung, W., Salvadeo, C. 2019. Potential changes in the distribution of suitable habitat for Pacific sardine (*Sardinops sagax*) under climate change scenarios. Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography, 169, 104632.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 4:53-74.
- Pikitch, E., Boersma, P. D., Boyd, I. L., Conover, D. O., Cury, P., Essington, T., Heppell, S. S., Houde, E. D., Mangel, M., Pauly, D., Plagányi, É., Sainsbury, K., Steneck, R. S., 2012. Little Fish, Big Impact: Managing a Crucial Link in Ocean Food Webs. Lenfest Ocean Program, Washington, DC, 108 p.
- Pillar, S. C., Stuart, V., Barange, M., Gibbons, M. J. 1992. Community structure and trophic ecology of euphausiids in the Benguela ecosystem. South African Journal of Marine Science, 12(1):393-409.
- Pitcher, G. C., Brown, P. C., Mitchell-Innes, B. A. 1992. Spatio-temporal variability of phytoplankton in the southern Benguela Upwelling system. South African Journal of Marine Science, 12(1):439-456.
- Plagányi, E. E., Essington, T. E. 2014. When the SURFs up, forage fish are key. Fisheries Research, 159:68-74.
- Polis, G. A., y Strong, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. The American Naturalist, 147(5):813-846.

- 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):1-11.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J., Paine, R. T. 1996. Challenges in the quest for keystones. *Bioscience*, 46(8):609-620.
- Preti, A., Smith, S. E., Ramón, D. A. 2001. Feeding habits of the common thresher shark (*Alopias vulpinus*) sampled from the California-based drift gill net fishery, 1998-1999. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 42:145-151.
- Quiñonez-Velázquez, C. Félix-Uraga, R., Melo-Barreda, F. N., Morales-Bojórquez, E. 2009. Manejo pesquero: La pesquería de sardina en Baja California Sur. En: Urciaga-García, J., Beltrán-Morales, L. F., Lluch-Belda, D. (Eds.). *Recursos marinos y servicios ambientales en el desarrollo regional*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 97-225 p.
- Quiñonez-Velázquez, C., Alvarado-Castillo, R., Félix-Uraga, R., 2000. El ambiente y la disponibilidad de Sardina Monterrey en Bahía Magdalena, B. C. S. Resúmenes VIII Taller de Pelágicos Menores “Manejo adaptativo de las poblaciones de pelágicos menores”. Ensenada, B. C., México, 14 al 16 de junio de 2000.
- Quiñonez-Velázquez, C., Melo-Barrera, F. N., Félix-Uraga, R., Gluyas-Millán, G. 2005. La pesquería de sardine en Bahía Magdalena, B. C. S, durante 2004. *Memorias del XIII Taller de Pelágicos Menores*. Ensenada, B. C., México, 27 al 29 de junio del 2005.
- Quiroz-Aizpurúa, A. 2014. Análisis del estado actual de la pesquería de barracuda *Sphyaena ensis* (Sphyaenidae), en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Costa Rica, Escuela de Ciencias Biológicas. Costa Rica. 48 p.

- Ramírez-Rodríguez, M., De la Cruz-Agüero, G., Marín-Monroy, E. A., Ojeda-De la Peña, M. A., Ponce-Díaz, G. 2010. Estudio sobre la caracterización socioeconómica y pesquera del área del Golfo de Ulloa, Baja California Sur. Informe Técnico. Cicimar. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 112 p.
- Ramos-Cruz, S. 2013. Evaluación de la pesquería artesanal de camarón en el sistema lagunar La Pampita-Joya-Buenavista, Chiapas, México. *Ciencia Pesquera*, 21(2):5-11.
- Ramos-Rodríguez, J. A. 2006. Análisis bioeconómico de la pesquería de sardine monterrey, *Sardinops sagax caeruleus* (Girard, 1854) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 113 p.
- Raymundo-Huizar, A. R. 2016. Hábitos alimentarios de *Epinephelus labriformis* en las Islas Marietas, Nayarit, México. Universidad Autónoma de Nayarit. Escuela Superior de Ingeniería Pesquera. 2(4):20-25.
- Raymundo-Huizar, A. R., Saucedo-Lozano, M. 2008. Hábitos alimentarios del pez triglido *Prionotus ruscarius* (Gilbert y Starks, 1904) durante 1994, en las costas de Jalisco y Colima, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(1):7-17.
- Ribot-Carballal, M. C. 2003. Edad y crecimiento del tiburón mako, *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810), capturado en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 63 p.
- Rice, D., Wolman, A., Braham, H. 1984. The Gray whale, *Eschrichtius robustus*. *Marine Fisheries Review*, 46:7-14.

- Rice, J. 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. 561-568 p. In: Beamish, R. J. (Eds.). Climate change and northern fish populations. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 739 p.
- Rizkalla, S. I., Philips, A. I. 2008. Feeding habits of the Atlantic stargazer fish *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758 (Family: Uranoscopidae) in Egyptian Mediterranean waters. Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries, 12(1):1-11.
- Robinson, C. J., Anislado, V., López, A. 2004. The pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*) related to active upwelling sites in the California Current off the west coast of Baja California. Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography, 51(6-9):753-766.
- Robles-Cota, C. A. 2011. Variación espacial de la edad y crecimiento de la sierra del pacífico *Scomberomorus sierra* Jordan y Stark en Jordan, 1895 (Perciformes: Scombridae) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 53 p.
- Rodríguez-Rojero, A. 2004. Hábitos alimentarios de las jaibas *Callinectes bellicosus* Stimpson y *C. arcuatus* Ordway (Brachyura: Portunidae) en Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 114 p.
- Rodríguez-Romero, J., Álvarez-Bauman, E., Ochoa-Díaz, M. R., López-Martínez, J., Maldonado-García, M. 2013. Feeding habits of *Mustelus henlei* on the western coast of Baja California Sur, México. Revista de Biología Marina y Oceanografía, 48(2):261-271.
- Rodríguez-Sánchez, R., Hernández-Vázquez, S., Lluch-Belda, D., Félix-Uraga, R., Ortega-García, S., Villa-Arce, A., Ponce-Díaz, G., Lluch-Cota, D. 1996. Pesquerías de pelágicos menores (sardinias y anchovetas). En: Casas-

- Valdez, M., Ponce-Díaz, G. (Eds.). Estudio del Potencial Pesquero y Acuícola de Baja California Sur. Volumen I. Pesquerías Peces y Algas. Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca. Gobierno del Estado de Baja California Sur, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Centro Regional de Investigaciones Pesqueras, Centro de Estudios Tecnológicos del Mar. 317-350 p.
- Román-Verdesoto, M. H. 2014. Efectos potenciales de vedas espaciales en la demografía del tiburón sedoso (*Carcharhinus falciformis*) en el Océano Pacífico Oriental. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 68 p.
- Romo-Curiel, A. E. 2015. Evaluación de la estructura poblacional de la corvina blanca, *Atractoscion nobilis*, en la costa Pacífico de Norteamérica a través del análisis microquímico y del crecimiento de los otolitos. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, México. 68 p.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological monographs*, 37(4):317-350.
- Rubio-Castro, G. G. 2011. Edad y crecimiento del marlin rayado, *Kajikia audax* (Philippi, 1887) en la costa de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 52 p.
- Ruíz, D. J., Wolff, M., 2011. The Bolívar Channel Ecosystem of the Galápagos Marine Reserve: Energy flow structure and role of keystone groups. *Journal of Sea Research*, 66(2):123-134.
- Ruiz-Domínguez, M. 2019. Estructura poblacional, estimación de biomasa y análisis del estado del recurso sardina crinuda (*Opisthonema libertate*, *O. medirastre*

- y *O. bulleri*), en las costas mexicanas del Océano Pacífico Oriental. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 129 p.
- Ruzicka, J. J., Brodeur, R. D., Emmett, R. L., Steele, J. H., Zamon, J. E., Morgan, C. A., Thomas, A. C., Wainwright, T. C. 2012. Interannual variability in the Northern California Current food web structure: Changes in energy flow pathways and the role of forage fish, euphausiids, and jellyfish. *Progress in Oceanography*, 112:19-41.
- 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, Cicimar. La Paz, México. 82 p.
- Salcido-Guevara, L. A. 2012. Dinámica del metabolismo en ecosistemas acuáticos. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 113 p.
- Salgado-Cruz, L. 2020. Estrategia reproductiva vinculada a la edad y al crecimiento de la lisa rayada *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 y de la liseta *Mugil curema* Valenciennes, 1836 en dos zonas de Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 267 p.
- Sánchez-Cárdenas, R., Ceballos-Vázquez, B. P., Arellano-Martínez, M., Valdez-Pineda, M. C., Morán-Angulo, R. E. 2007. Reproductive aspects of *Sphoeroides annulatus* (Jenyns, 1842) (Tetraodontiformes, Tetraodontidae) inhabiting the Mazatlan coast, Sinaloa, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42(3):385-392.
- Sánchez-Deita, J. A. 2004. Edad y crecimiento del tiburón piloto *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) en la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 63 p.

- Sánchez-García, C., Escobar-Sánchez, O., Valdez-Pineda, M. C., Ramírez-Pérez, J. S., Morán-Angulo, R. E., Moreno-Sánchez, X. G. 2017. Selective predation by crevalle jack *Caranx caninus* on engraulid fishes in the SE Gulf of California, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 100(8):899-912.
- Sánchez-Rueda, P. 2001. Stomach content analysis of *Mugil cephalus* and *Mugil curema* (Mugiliformes: Mugilidae) with emphasis on diatoms in the Tamiahua lagoon, México. *Revista de Biología Tropical*, 50(1):245-252.
- Sandoval-Ramírez, A., Cerdaneres-Ladrón de Guevara, G., Rojas-Herrera, A. A., Violante-González, J., García-Ibáñez, S., Hernández-Gómez, J. C. 2020. Feeding habits of the fishes *Euthynnus lineatus* and *Scomberomorus sierra* (Perciformes: Scombridae) in the Eastern Tropical Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 68(4):1073-1083.
- Santamaría-Miranda, A., Saucedo-Lozano, M., Herrera-Moreno, M. N., Apún-Molina, J. P. 2005. Hábitos alimenticios del pargo amarillo *Lutjanus argentiventris* y del pargo rojo *Lutjanus Colorado* (Pisces: Lutjanidae) en el norte de Sinaloa, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40(1):33-44.
- Saucedo-Lozano, M., Bernal-Ornelas, I. H., Espino-Barr, E., García-Boa, A., Cabral-Solís, E. G., Puente-Gómez, M. 2012. Feeding Habits of the Green Jack (*Caranx caballus* Günther, 1868) on the Coast of Manzanillo, Colima, México. *The Open Marine Biology Journal*, 6:28-37.
- Schweers, T., Wolff, M., Koch V., Sinsel-Duarte, F. 2006. Population dynamics of *Megapitaria squalida* (Bivalvia: Veneridae) at Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 54(3):1003-1017.
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER). 2018. Analiza comité de expertos avances en ordenamiento pesquero en el Golfo de Ulloa y la protección de especies marinas. En:

<https://www.gob.mx/conapesca/prensa/analiza-comite-de-expertos-avances-en-ordenamiento-pesquero-en-el-golfo-de-ulloa-y-la-proteccion-de-especies-marinas>

Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER). 2018. Somos tercer lugar en la pesquería de sardina. En: <https://www.gob.mx/agricultura/bajacaliforniasur/articulos/somos-tercer-lugar-en-la-pesqueria-de-sardina?idiom=es>

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2009. Anuario Estadístico de Acuicultura y Pesca 2009. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, Sagarpa. México. 311 p. En: <https://nube.conapesca.gob.mx/sites/cona/dgppe/2009/Anuario2009.pdf>

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). 2014. Programa Integral de Ordenamiento Pesquero en el Golfo de Ulloa, Baja California Sur. Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca, Sagarpa. México. 61 p.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2018. Ratifica Semarnat rechazo proyecto de minería submarina en Golfo de Ulloa, B. C. S. En: <https://imagenagropecuaria.com/2018/ratifica-semarnat-rechazo-a-proyecto-de-mineria-submarina-en-golfo-de-ulloa-bcs/>

Seminoff J. A., Peckham, S.H., Eguchi, T., Sarti-Martínez, A., Rangel-Acevedo, R., Forney, K.A., Nichols, W.J., Ocampo, E., Dutton, P. 2006. Loggerhead turtle density and abundance along the pacific coast of the Baja California Peninsula, Mexico, in: Frick, M., Panagopoulou, A., Rees, A.F., Williams, K. (Eds.). Book of Abstracts. Twenty Sixth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation. International Sea Turtle Society. Crete, Greece.

Serra, R., Cury, P., Roy, C. 1998. The recruitment of the Chilean sardine *Sardinops sagax* and the “optimal environmental window”. In: from local to global

- changes in upwelling systems, 267–274. (Eds). Durand, M. H., Cury, P., Mendelsohn, R., Roy, C., Bakun, A., Pauly, D. Orstom, Paris.
- Sever, T. M., Bayhan, B., Bilecenoglu, M., Mavili, S. 2006. Diet composition of the juvenile chub mackerel (*Scomber japonicus*) in the Aegean Sea (Izmir Bay, Turkey). *Journal of Applied Ichthyology*, 22(2):145-148.
- Shannon, L. J., Coll, M., Neira, S. 2009. Exploring the dynamics of ecological indicators using food web models fitted to time series of abundance and catch data. *Ecological Indicators*, 9(6):1078-1095.
- Shannon, L. J., Moloney, C. L., Jarre, A., Field, J. G. 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems*, 39(1-2):83-116.
- Sherman, C. S., Heupel, M. R., Moore, S. K., Chin, A., Simpfendorfer, C. A. 2020. When sharks are away, rays will play: effects of top predator removal in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 641:145-157.
- Shiple, O. N., Murchie, K. J., Frisk, M. G., O’Shea, O. R., Winchester, M. M, Brooks, E. J., Pearson, J., Power, M. 2018. Trophic niche dynamics of three nearshore benthic predators in The Bahamas. *Hydrobiologia*, 813(1):177-188.
- Shoou-Jeng, J., Jun-Hsu, C., Chien-Pang, C., Kwang-Ming, L. 2015. Age and growth of the dusky shark, *Carcharhinus obscurus*, in the Western North Pacific Ocean. *Terrestrial Atmospheric and Oceanic Sciences*, 26(2):153-160.
- Simonsen, K. A., Cowan Jr, J. H., Boswell, K. M. 2015. Habitat differences in the feeding ecology of red snapper (*Lutjanus campechanus*, Poey 1860): a comparison between artificial and natural reefs in the northern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 98(3):811-824.
- Smale, M. J., Cliff, G. 1998. Cephalopods in the diets of four shark species (*Galeocerdo cuvier*, *Sphyrna lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran*) from

- KwaZulu-Natal, South Africa. South African Journal of Marine Science, 20(1):241-253.
- Smith, A. D. M. Brown, C. J., Bulman, C. M., Fulton, E. A. Johnson, P., Kaplan, I. C., Lozano-Montes, H., Mackinson, S., Marzloff, M., Shannon, L. J., Shin, Y. J., Tam, J. 2011. Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. Science, 333(6046):1147-1150.
- Smith, K. L., Harrison, G. R., Rowe, G. T., Clifford, C. H. 1975. Respiration and chemical composition of *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Galatheidae): energetic significance in an upwelling system. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 32(9):1607-1612.
- Spitz, J., Ridoux, V., Trites, A.W., Laran, S., Authier, M., 2018. Prey consumption by cetaceans reveals the importance of energy-rich food webs in the Bay of Biscay. Progress in Oceanography, 166:148-158.
- Sumida, B. Y., Moser, H. G. 1980. Food and feeding of pacific hake larvae, *Merluccius productus*, off Southern California and Northern Baja California. National Oceanic and Atmospheric Administration. National Marine Fisheries Service. Southwest Fisheries Center, 21:161-166.
- Surís-Regueiro, J. C., Santiago, J. L. 2014. Characterization of fisheries dependence in Galicia (Spain). Marine Policy, 47:99-109.
- Swift, M. J., Heal, O. W., Anderson, J. M., Anderson, J. M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems (Vol. 5). University of California Press.
- Szoboszlai, A. I., Thayer, J. A., Wood, S. A., Sydeman, W. J., Koehn, L. E., 2015. Forage species in predator diets: Synthesis of data from the California Current. Ecological Informatics, 29:45-56.

- Takeuchi, Y., Senba, Y., Nakano, H. 2005. Demographic analysis on atlantic blue and shortfin mako sharks. *Collective Volumes of Scientific Papers. ICCAT*, 58(3):1157-1165.
- Tam, J., Taylor, M. H., Blaskovic, V., Espinoza, P., Ballón, R. M., Díaz, E., Wosnitza-Mendo, C., Argüelles, J., Purca, S., Ayón, P., Quipuzcoa, L., Gutiérrez, D., Goya, E., Ochoa, N., Wolff, M. 2008. Trophic modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem, Part 1: Comparing trophic linkages under La Niña and El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 79(2-4):352-365.
- Taylor, M. H., Wolff, M., Mendo, J., Yamashiro, C. 2008. Changes in trophic flow structure of Independence Bay (Peru) over an ENSO cycle. *Progress in Oceanography*, 79(2-4):336-351.
- Taylor, M. H., Wolff, M., Vadas, F., Yamashiro, C. 2008. Trophic and environmental drivers of the Sechura Bay Ecosystem (Peru) over an ENSO cycle. *Helgoland Marine Research*, 62(1):15-32.
- Torres-Leal, M. A. 2013. Modelización ecológica del Golfo de Cádiz relaciones tróficas, análisis de la estructura de la comunidad e impacto de la pesca en el ecosistema. Tesis de Doctorado. Universidad de Cádiz, Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales. Cádiz, España. 177 p.
- Torres-Rojas, Y. E. 2006. "Hábitos alimenticios y la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) del tiburón *Sphyrna lewini*, (Griffith y Smith, 1834) capturado en el área de Mazatlán, Sinaloa, México". Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 108 p.
- Tovar-Ávila, J. 2000. Edad y crecimiento del tiburón puntas negras *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes, 1839) en el Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., México. 67 p.

- Tripp-Valdez, A., Galván-Magaña, F., Ortega-García, S. 2010. Feeding habits of dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 26(4):578-582.
- Trites, A. W. 2003. Food webs in the oceans: who eats whom and how much? 125-141. En: Sinclair, M., Valdimarsson, G. (Eds.). *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. FAO. New York; CABI Publishing. Rome, Italy. 426 p.
- Tsagarakis, K., Coll, M., Giannoulaki, M., Somarakis, S., Papaconstantinou, C., Machias, A. 2010. Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88(2):233-248.
- Tsagarakis, K., Panigada, S., Machias, A., Giannoulaki, M., Foutsis, A., Pierantonio, N., Paximadis, G. 2021. Trophic interactions in the "small pelagic fish - dolphins - fisheries" triangle: Outputs of a modelling approach in the North Aegean Sea (Eastern Mediterranean, Greece). *Ocean Coastal Management*, 204:105474.
- Turrubiates-Morales, J. R. 2009. Registro geográfico del pepino de mar *Isostichopus fuscus* en Baja California Sur, México. *Ciencia Pesquera*, 17(1):81-82.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag, New York. 203 p.
- Ulanowicz, R. E. 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry*, 28(5-6):321-339.
- Ulanowicz, R. E., Norden, J. S. 1990. Symmetrical overhead in flows networks. *International Journal Systems Science*, 21(2):429-437.
- Ulanowicz, R. E., Puccia, C. J. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*, 5(1):7-16.

- Ulanowicz, R. E. 2009. A Third Window: Natural Life Beyond Newton and Darwin. Templeton Foundation Press, West Conshohocken, PA.
- Valdez-Leyva, G. L. 2012. Producción pesquera ribereña por zonas de pesca en la región del Golfo de Ulloa, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 65 p.
- Vallarta-Zárate, J. R. F., Martínez-Magaña, V. H., Huidobro-Campos, L., Vásquez-Ortiz, M., Alatorre-Alba, A. J., Pérez-Flores, E. V., Altamirano-López, L., Morales-Gutiérrez, S. Del C., Hernández-Cruz, D., Rojas-González, R. I. 2020. Evaluación acústica de peces pelágicos menores en la región occidental de la península de Baja California durante el otoño del 2020. Campaña Océano Pacífico 2020, B/I Dr. Jorge Carranza Fraser. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, Dirección General de Investigación Pesquera en el Atlántico. Informe Técnico Número 9. 102 p.
- Valle-López, F. L., Moreno-Sánchez, X.G., Irigoyen-Arredondo, M. S., Abitia-Cárdenas, L. A. Marín-Enríquez, E., Ramírez-Pérez, J. S. 2021. Feeding habits of the spotted rose snapper, *Lutjanus guttatus*, (Actinopterygii, Perciformes, Lutjanidae), in the central Gulf of California, B. C. S., Mexico. Acta Ichthyologica et Piscatoria, 51(1):95-105.
- Van der Lingen, C. D. 2021. Adapting to climate change in the South African small pelagic fishery (Chapter: 10). 177-194 p. In: Bahri, T., Vasconcellos, M., Welch, D. J., Johnson, J., Perry, R. I., Ma, X., Sharma, R. 2021. Adaptive management of fisheries in response to climate change: FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper, 667. 285 p.
- Vázquez-Sánchez, R. I. 2005. Hábitos alimenticios del pargo Amarillo *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869) en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 114 p.

- Venrick, E. L. 2012. Phytoplankton in the California Current system off southern California: Changes in a changing environment. *Progress in Oceanography*, 104:46-58.
- Vergani, M. 2005. Alimentación del pez limón, *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833 in Cuvier y Valenciennes, 1833) en aguas bonaerenses. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Mar de Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Buenos Aires, Argentina. 53 p.
- Vilalta-Navas, A. 2017. Desarrollo de un modelo trófico del ecosistema de *Macrocystis pyrifera* en isla Natividad. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México. 91 p.
- Villalba-Vásquez, P. J. 2018. Dinámica de las comunidades de parásitos del pámpano *Parapsettus panamensis* en las costas del pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Guerrero, Facultad de Ecología Marina. Acapulco, México. 80 p.
- Villanueva, F. D. 1991. La tortuga perica *Caretta gigas* (Deraniyagala, 1939) en la costa del Pacífico de Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México. 50 p.
- Von-Schiller, D., García, C. B. 2000. Observations on the diet of *Balistes vetula* (Pisces: Balistidae) in the Gulf of Salamanca Colombian Caribbean. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-Invemar*, 29(1):35-40.
- Waddington, C. H. 1975. A catastrophe theory of evolution. In: *The evolution of an evolutionist*. Ithaca, Nueva York: Cornell University Press, 253-266 p.
- Walters, C. J., Christensen, V., Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystem from trophic mass balance assessments. *Review Fish Biology Fisheries*, 7:139-172.

- Wolf, P. 1992. Recovery of the Pacific Sardine and the California sardine fishery. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report, 33(1):76-86.
- Wolman, A., 1985. Gray whale, *Eschrichtius robustus* (Lilljeborg, 1861). 67-90 p. In: Ridgway, S., Harrison, R. (Eds). Handbook of Marine Mammals, Vol: 3. The Sirenians and Baleen Whales. Academic Pres. Londres, Uk.
- Yandle, T. 2006. Sharing natural resource management responsibility: examining the New Zealand rock lobster co-management experience. Policy Sciences, 39(3):249-278.
- Zarate-Ruistrián, J. 2010. Edad y crecimiento del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith y Smith, 1834) en la costa sur de Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 46 p.
- Zhang, Y., Chen, Y. 2007. Modeling and evaluating ecosystem in 1980s and 1990s for American lobster (*Homarus americanus*) in the Gulf of Maine. Ecological Modelling, 203(3-4):475-489.
- Zúñiga-Flores, M. S. 2009. Dinámica poblacional del dorado (*Coryphaena hippurus*) en Baja California Sur, México: Implicaciones para su manejo. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Cicimar. La Paz, México. 203 p.

XII. ANEXOS

Productos de la tesis





Universidad Autónoma de Sinaloa
Facultad de Ciencias del Mar

OTORGA LA PRESENTE

CONSTANCIA

A: José Ignacio Beltrán Lizárraga, Luis Antonio Salcido Guevara, Concepción Enciso Enciso
Francisco Arreguín Sánchez, Daña Isela Arizmendi Rodríguez, Carmen Cristina Osuna Martínez

Por su Participación con el Cartel:

"IMPACTO DE LA PESCA DE SARDINOPS SAGAX EN EL CRECIMIENTO
Y DESARROLLO DEL ECOSISTEMA DEL GOLFO DE ULLOA, MÉXICO"

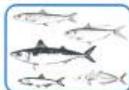
en el marco de la Reunión "VINCULACION FACIMAR CON SECTOR PESQUERO
Y ORGANIZACIONES DE LA SOCIEDAD CIVIL".

ATENTAMENTE
"Sursum Versus"
Mazatlán, Sinaloa, mayo 26 de 2022




Dr. José Adán Félix Ortiz
Director FACIMAR-UAS


Dr. Guillermo Rodríguez Domínguez
Coord. Posgrado FACIMAR-UAS



**EL CENTRO REGIONAL DE INVESTIGACIÓN ACUÍCOLA Y PESQUERA - INAPESCA
Y EL COMITÉ TÉCNICO DE PELÁGICOS MENORES
OTORGAN LA PRESENTE CONSTANCIA A:**

**Beltrán-Lizárraga José Ignacio, Salcido-Guevara Luis Antonio, Enciso-Enciso
Concepción, Arreguín-Sánchez Francisco, Arizmendi-Rodríguez Dana Isela y
Osuna-Martínez Carmen Cristina**

Por su participación en el XXX TALLER DEL COMITÉ TÉCNICO DE PELÁGICOS MENORES
con el trabajo:

**IMPACTO DE LA PESCA DE PELÁGICOS MENORES EN EL CRECIMIENTO Y
DESARROLLO DEL ECOSISTEMA DEL GOLFO DE ULLOA, MÉXICO**


Biól. Mar. Martín E. Hernández Rivas
Presidente del Comité Técnico




Dr. Manuel O. Nevárez Martínez
Coordinador del Taller


M. en C. Raúl E. Molina Ocampo
Jefe del CRIAP Guaymas

Guaymas, Sonora, México, 14 al 16 de junio del 2022

