



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE TRAMAS TRÓFICAS COSTERAS EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE MÉXICO

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
CON ESPECIALIDAD
EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

ANDY JESÚS RUSSET RODRÍGUEZ

LA PAZ, B.C.S., JULIO DEL 2019



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 05 del mes de Junio del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE TRAMAS TRÓFICAS COSTERAS
EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

RUSSET

Apellido paterno

RODRÍGUEZ

materno

ANDY JESÚS

nombre(s)

Con registro:

B	1	7	0	7	5	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRIA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA
Director de Tesis

DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA
2.º Director de Tesis

DR. RODRIGO MONCAYO ESTRADA

DR. XCHEL GABRIEL MORENO SÁNCHEZ

M en C. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



**I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 11 del mes de Junio del año 2019

El (la) que suscribe BIÓL. ANDY JESÚS RUSSET RODRÍGUEZ Alumno (a) del Programa

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B170759 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

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

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA Y DR. JOSÉ MANUEL BORGES SOUZA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"COMPARACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE TRAMAS TRÓFICAS COSTERAS

EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE MÉXICO"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: simbad9289@gmail.com - vicreshu@gmail.com - jmborgess@gmail.com

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

BIÓL. ANDY JESÚS RUSSET RODRÍGUEZ

Nombre y firma del alumno

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el soporte económico durante los dos años de duración del posgrado.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) por la formación académica y la asistencia de su personal e instalaciones.

A mi comité tutorial integrado por: M en C. Gustavo de la Cruz Agüero, Dr. Rodrigo Moncayo Estrada, Dr. Xchel Gabriel Moreno Sánchez y el Dr. José Manuel Borges Souza por su apoyo durante todo el proceso de elaboración de esta tesis y sus correcciones y comentarios finales sobre el documento, sin duda este colectivo garantizó la calidad del material que les presento. A la Dra. Arelis por su soporte para el análisis en el software R y mi compañera M en C Liney López por siempre hacer un espacio para mis dudas sobre el manejo de bases de datos y la plataforma UCINET.

Finalmente, quiero agradecer al Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona, director del comité, por brindarme la oportunidad de desarrollar la tesis, por su constante esfuerzo y dedicación tanto en el proceso de investigación como en mi preparación profesional.

LISTA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABLAS.....	ix
GLOSARIO.....	x
RESUMEN	xiii
ABSTRACT	xiv
1 INTRODUCCIÓN.....	1
2 ANTECEDENTES	3
2.1 TEORÍA DE LA ESTABILIDAD	3
2.2 REDES TRÓFICAS EN EL SUROESTE DEL GM	4
3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	6
4 HIPÓTESIS.....	8
5 OBJETIVOS	9
5.1 OBJETIVO GENERAL	9
5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
6 MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
6.1 ÁREA DE ESTUDIO	10
6.2 BASE DE DATOS.....	12
6.3 GRUPOS FUNCIONALES.....	13
6.4 CONSTRUCCIÓN DE MATRICES	14
6.5 ANÁLISIS TOPOLÓGICO	15
6.5.1 Índices de escala global.....	15
6.5.2 Índice de grado	16
6.5.3 Índices de centralidad	16
6.5.4 Índice de importancia de centralidad	17

6.5.5 Índice de importancia topológica.....	17
6.5.6 Conjunto de especies claves (Key Player Problem)	18
6.6 ANÁLISIS DE EXTINCIÓN SECUNDARIA	19
6.7 ANÁLISIS DE MODULARIDAD	19
7 RESULTADOS	21
7.1 COMPOSICIÓN TAXONÓMICA.....	21
7.2 GRUPOS FUNCIONALES.....	21
7.3 ANÁLISIS TOPOLÓGICO	23
7.3.1 Índices de escala global.....	23
7.3.2 Organización estructural de mundo pequeño	25
7.3.3 Índice de grado	25
7.3.4 Índices de centralidad	27
7.3.5 Importancia topológica y tipo de control.....	29
7.3.6 Conjunto de especies clave	30
7.4 ANÁLISIS DE EXTINCIÓN SECUNDARIA	31
7.5 ANÁLISIS DE MODULARIDAD	32
8 DISCUSIÓN.....	34
9 CONCLUSIONES.....	44
10 LITERATURA CITADA	45
11 ANEXOS.....	56

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Estaciones seleccionadas para realizar los muestreos de fitoplancton, zooplancton, infauna, epifauna y peces. La línea discontinua marca la frontera entre las dos zonas delimitadas para el análisis, Tabasco (puntos negros) y Campeche (puntos grises)..... 10
- Figura 2.** En azul se muestran los taxones exclusivos de Campeche, en rojo los exclusivos de Tabasco y en gris los que se encuentran en ambas localidades. Los valores encerrados en cuadros a cada lado de las taxocenosis se refieren a la fracción de taxones en común entre el total de taxones, tomado como medida de similitud entre localidad. 21
- Figura 3.** Número de grupos funcionales (GFs) por taxocenosis en Tabasco y Campeche. En azul se muestran los GFs exclusivos de Campeche, en rojo los exclusivos de Tabasco y en gris los que se encuentran en ambas localidades. Los valores encerrados en cuadros a cada lado de las taxocenosis se refieren a la fracción de GFs en común entre el total de GFs, tomado como medida de similitud entre localidad. 22
- Figura 4.** Proporción de nodos por estrategia alimentaria en Tabasco y Campeche. 23
- Figura 5.** Esquemas topológicos de las redes de Tabasco (arriba) y Campeche (abajo). El tamaño de los nodos hace referencia al índice de grado y están ordenados de menor (izquierda) a mayor (derecha). Los colores se refieren al nivel trófico, en la base se encuentran los productores primarios (verde), seguido por los nodos con NT de 2 a 2.9 (naranja), luego de 3 a 3.9 (azul) y finalmente los depredadores topos (negro) con NT > 4. 24
- Figura 6.** Distribución de frecuencias del índice de grado y ajuste a un modelo potencial, para la red Tabasco (puntos vacíos) y Campeche (puntos sólidos). 26
- Figura 7.** Distribución de frecuencia del índice de intermediación para la red Tabasco (azul) y Campeche (rojo). 27

Figura 8. Distribución de frecuencia del índice de cercanía para la red de Tabasco (azul) y Campeche (rojo)..... 28

Figura 9. Curva de extinción secundaria acumulada resultante de la eliminación selectiva de nodos con el mayor valor de *out-degree* (D_{out}). Se muestran los valores de robustez (R) para ambas localidades, fracción de nodos eliminados para desconectar la red completamente. 31

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Coeficiente de agrupamiento (CA) y longitud promedio (PL). Se muestran las medias para las redes originales y los intervalos de confianza del 99% para dichos parámetros en base a mil redes aleatorias generadas con las mismas dimensiones que las redes originales. 25
- Tabla 2.** Posición de los diez nodos más importante según el índice de centralidad ponderado (IIC) en Tabasco (arriba) y Campeche (abajo). Se muestran sus respectivos valores de grado (G), intermediación (BC) y cercanía (CC). En gris se muestran los nodos que se mantienen en los primeros diez en ambas localidades..... 29
- Tabla 3.** Índice de importancia topológica (K) para los cinco nodos más importantes en Tabasco y Campeche. Índice del control de abajo hacia arriba (K_{bu}), de arriba hacia abajo (K_{td}), efectos directos (K_{dir}), y efectos indirectos (K_{indir}). $K=K_{bu}+K_{td}=K_{dir}+K_{indir}$.. 30
- Tabla 4.** Nodos claves identificados en la red de Tabasco y Campeche. $KPP-1$: método de fragmentación y $KPP-2$: método de expansión de los efectos. 31
- Tabla 5.** Comunidades identificadas en base al método “*fast greedy community finding*”. Valores óptimos de modularidad Q en Tabasco y Campeche. Los nodos señalados en gris son los de mayor importancia con base al índice de centralidad ponderado IIC , importancia topológica K , métodos de identificación de jugadores claves $KPP-1$ y $KPP-2$ 32

GLOSARIO

Cadenas tróficas: Conjunto de especies y sus relaciones tróficas, define la vía a través de la cual fluye la energía proveniente del sol (productores primarios) hasta los depredadores topes. En conjunto, de todas las cadenas tróficas de una comunidad definen una trama trófica.

Conectancia directa: Fracción de las interacciones reales entre todas las posibles interacciones en una red, constituye una medida de complejidad del sistema.

Control ecosistémico de tipo *bottom-up*: Control poblacional que ejercen los productores primarios sobre la biomasa del ecosistema que se encuentra en niveles tróficos superiores.

Control ecosistémico de tipo *top-down*: Control poblacional que ejercen los depredadores topes sobre la biomasa del ecosistema que se encuentra en niveles tróficos inferiores.

Efectos directos: Efectos tróficos que produce un depredador sobre el tamaño poblacional de sus presas por interacción directa.

Efectos indirectos: Efectos tróficos que produce un depredador sobre el tamaño poblacional de una especie a través de la depredación de sus depredadores.

Grupo funcional: Conjunto de especies que realizan una función determinada en el ecosistema y que poseen atributos similares (rasgos morfológicos, fisiológicos, conductuales y de historia de vida)

Índices topológicos. Valores numéricos que permiten cuantificar propiedades estructurales en redes complejas. De acuerdo a su escala se clasifican en: locales, globales, y de mesoescala.

Mundo pequeño: Patrón estructural que poseen algunas redes complejas donde los nodos están más conectados con sus vecinos que con el resto de la red. Se caracteriza por tener un alto coeficiente de agrupamiento y una baja longitud promedio.

Nodo: Componente de una red, en el caso de redes tróficas, representan a las especies o grupos funcionales de una comunidad que se interconectan a través de conexiones de tipo depredador-presa.

Nodos base: Son los nodos de una red trófica que no poseen nodos presas, representan a los productores primarios de una trama trófica y son los responsables de la entrada de energía al sistema.

Nodos topes: Son los nodos de una red trófica que no tienen depredadores, se encuentran en la cima de la red y representan a los depredadores topes de una trama trófica.

Red trófica: Representación simplificada (modelo) de la trama trófica de una comunidad biológica. Está compuesta por un conjunto de nodos y sus conexiones tróficas.

Redundancia: En teoría de redes, específicamente redes tróficas, se refiere a la existencia de varios componentes que juegan el mismo papel funcional en un ecosistema y se reconoce como un mecanismo que confiere estabilidad a la red.

Resiliencia: Velocidad con que un ecosistema regresa a la "forma estable" inicial luego de una perturbación. Es un componente de la estabilidad ecosistémica

Resistencia: Capacidad de un ecosistema de absorber una perturbación sin provocar grandes cambios en la estructura del sistema. Es un componente de la estabilidad ecosistémica.

Resolución de la red: Grado de agregación de los nodos de una red.

Robustez: Propiedad topológica que hace referencia a la capacidad que posee una red trófica de resistir la pérdida de nodos. En este trabajo, se define como la fracción de la red que se necesita eliminar para provocar la desconexión completa de la red.

Topología: En ecología de redes tróficas se refiere al estudio de la disposición y relación de los componentes de una red, solo se enfoca en la estructura del sistema.

Trama trófica: Conjunto de todas las cadenas trófica de una comunidad biológica. Es un sistema complejo con una estructura dinámica y propiedades emergentes.

Propiedades emergentes: En teoría de sistemas complejos, son un tipo de propiedades resultantes de la interacción de los componentes del sistema y de las propiedades que caracterizan a estos componentes.

RESUMEN

Las características del hábitat influyen en el ensamble de especies y por consiguiente en la estructura trófica del ecosistema y su funcionamiento. Dicha estructura es relevante para comprender los efectos que pudiera tener la pérdida de especie y establecer planes de manejo. El objetivo principal es modelar la trama trófica de dos zonas costeras del suroeste del Golfo de México (Tabasco & Campeche) con diferentes características sedimentarias y fisiográficas, con la finalidad de evaluar su robustez a la pérdida de nodos ante alguna eventual contingencia ambiental. La descripción de las propiedades estructurales de las tramas tróficas se realizó mediante índices topológicos. Se evaluó la importancia topológica de cada nodo y se identificaron los nodos claves en el mantenimiento de la estructura de la red. Se realizó un análisis de extinción secundaria para determinar la robustez de los sistemas a la pérdida de los nodos más conectados. La red de Tabasco presentó el mayor valor de robustez a la pérdida de nodos, lo cual pudiera estar relacionado con algunas de sus propiedades estructurales como: distribución de frecuencia no libre de escala, organización de mundo pequeño y organización estructural de tipo mixto. Otras propiedades estructurales fueron similares en ambas redes como conectancia, número de nodos, porcentaje de especies omnívoras. En Campeche los depredadores topos tienen mayor número de conexiones que en Tabasco. Aunque algunos grupos funcionales son importantes en el mantenimiento de la estructura en ambas localidades, el orden de prioridad cambia para cada localidad. Se identificaron cuatro comunidades en Tabasco y tres en Campeche, el conocimiento de estas comunidades permite predecir que componentes se verían más afectados ante una posible perturbación. Debido a que la estructura y resistencia de la red se comportó diferente en ambas localidades, se apoya la hipótesis de que las características del hábitat son determinantes en la estructura y función de los ecosistemas.

Palabras claves: robustez topológica, comunidades, estructura trófica

ABSTRACT

The habitat features influence community composition and therefore the associated trophic composition and its functioning. This structure is relevant to understand the effects that the loss of species could have and to establish management plans. The main objective is to model the trophic network of two coastal zones in the southwest of the Gulf of Mexico (Tabasco & Campeche) with different sedimentary and physiographic characteristics, in order to evaluate their robustness to the loss of nodes in the event of any environmental contingency. The food web structural properties were described by topological indices. The topological importance of each node was evaluated and the key nodes in the maintenance of the structure of the network were identified. A secondary extinction analysis was performed to determine the robustness of the systems to the loss of the most connected nodes. The Tabasco network presented the highest robustness value to the loss of nodes, which could be related to some of its structural properties such as frequency distribution not free of scale, small world organization and mixed type structural organization. Other structural properties were similar in both networks such as connectance, number of nodes, percentage of omnivorous species. In Campeche, top predators have a greater number of connections than in Tabasco. Although some functional groups are constant and important in the maintenance of the structure in both locations, the order of priority changes for each locality. Four communities were identified in Tabasco and three in Campeche. Knowledge of these communities allows us to predict which components would be most affected in the event of a possible disturbance. Because the structure and resistance of the network behaved differently in both locations, it supports the hypothesis that habitat features are determinants in the structure and function of ecosystems.

Keywords: topological robustness, communities, trophic structure

1 INTRODUCCIÓN

Halpern *et al.* (2007), señalan que los ecosistemas marinos tropicales están entre los más amenazados y vulnerables del planeta (arrecifes de coral, manglares, ecosistemas epipelágicos costeros y humedales). Además, se encuentran sujetos a un intenso impacto antropogénico (pesquería artesanal e industrial, desarrollo turístico y portuario, extracción petrolera, entre otros) que potencialmente pueden causar cambios en su estructura y funcionamiento. Es por ello que estas áreas tienen una constante demanda de información científica que permita un manejo efectivo de sus recursos (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2017).

En la actualidad es ampliamente aceptado tomar en cuenta la estructura y funcionamiento del ecosistema y las interacciones entre las especies, con respecto a la sostenibilidad biológica de los recursos marinos (Espinoza-Tenorio *et al.*, 2011). Una manera de abordar esta problemática es a través de la modelación de redes tróficas. Existen varios modelos que buscan representar de manera simplificada las tramas tróficas marinas, en este contexto, el modelo topológico permite una descripción de la estructura trófica de los ecosistemas, donde se puede determinar cuáles son los componentes más importantes en el mantenimiento de su estructura sin grandes requerimientos de información (Montoya *et al.*, 2006; Braga *et al.*, 2012). Sin embargo, se asume que todas las interacciones tienen igual peso y que no varían temporalmente. De esta manera, el modelo representa de manera simplificada la estructura trófica de un lugar determinado en un momento dado, ignorando la variación temporal e intensidad de las interacciones. A pesar de estas limitaciones, varios autores han demostrado la utilidad de este tipo de modelo (Solé & Montoya, 2001; Memmott *et al.*, 2005; Cruz-Escalona *et al.*, 2013; Dehmer *et al.*, 2013).

Desde una perspectiva orientada hacia la conservación, los modelos topológicos son utilizados para explorar y simular las respuestas funcionales de los ecosistemas a los cambios estructurales, como la acelerada pérdida de especies en la actualidad (Dunne *et al.*, 2002a; Worm & Duffy, 2003; Memmott *et al.*, 2005). En este sentido, los análisis estructurales pueden ser utilizados como una alternativa para estimar que tan robustos o frágiles son los ecosistemas frente a la pérdida de especies, y cuáles propiedades

topológicas son las que le otorgan robustez ante alguna alteración o perturbación (Solé & Montoya, 2001; Dunne *et al.*, 2002a).

Existen diversos estudios que han demostrado que las características del hábitat influyen en la composición de especies y por consiguiente en la estructura trófica del (Baiser *et al.*, 2011, 2015; Cirtwill *et al.*, 2015; Morris *et al.*, 2015; Trojelsgaard *et al.*, 2015; Hattab *et al.*, 2016; Kortsch *et al.*, 2018) Lo anterior da como resultado una variación a gran escala de la estructura de la red trófica en función de los gradientes ambientales. Los estudios que relacionan la biogeografía con la estructura trófica, generalmente asumen que, si dos especies interactúan en un lugar determinado y un momento dado, interactuarán de igual manera donde quiera que coexistan (Poisot *et al.*, 2014). Esto ignora el hecho de que las condiciones ambientales locales, los estados de las especies y la composición de la comunidad pueden influir en la forma en que se da la interacción (Poisot *et al.*, 2012, 2014).

En este contexto, los ecosistemas marinos que muestran fuertes gradientes ambientales asociados con una variación en la estructura de la comunidad son particularmente adecuados para investigar la variabilidad espacial en la estructura de la red trófica (Kortsch *et al.*, 2018). Es el caso de la región suroeste del Golfo de México (GM), la cual presenta una elevada variación fisiográfica y sedimentaria, condiciones únicas que la hacen una zona ideal para poner a prueba varias hipótesis acerca de la variabilidad espacial de la estructura trófica y su relación con la estabilidad del ecosistema (Salas-de León *et al.*, 2008). Por ejemplo, se ha documentado que la plataforma continental de los estados de Campeche y Tabasco está comprendida en dos provincias fisiográficas denominadas como Plataforma Oriental de México (POM) y Plataforma de Campeche (PC) (Antoine, 1972). Ambas plataformas difieren en cuanto a su anchura, profundidad y tipo de sedimentos. La POM se caracteriza por ser estrecha, profunda y con un elevado aporte de sedimento proveniente del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. Al margen de la Laguna de Términos se encuentra una zona de transición entre ambas provincias, condición que permite un incremento de especies (Ruiz *et al.*, 2013). Mientras que, al noreste, sobre la PC las condiciones cambian a una mayor anchura, menor profundidad y con sedimentos carbonatados de

origen marino debido al escaso aporte fluvial y su cercanía a los arrecifes del banco de Campeche. Existen evidencias de que estas diferencias fisiográficas influyen en la distribución de las especies y limitan sus abundancias (Soto & Escobar-Briones, 1955; Hernández-Arana *et al.*, 2003; Ruiz *et al.*, 2013), por lo que valdría la pena preguntarse si la estructura trófica de la comunidad difiere entre ambas provincias. En este sentido, el enfoque topológico podría ser útil para abordar esta interrogante.

2 ANTECEDENTES

2.1 TEORÍA DE LA ESTABILIDAD

Un tema central en los estudios de la teoría ecológica es explorar la relación entre la estructura y la estabilidad de los ecosistemas. Existe la consideración de que los ecosistemas más diversos son más estables, lo cual se conoce como el debate diversidad-estabilidad (MacArthur, 1955; Paine, 1966; May, 1973). El paradigma de que los ecosistemas más diversos son más estables surge a mediados del siglo XIX con la influyente publicación de MacArthur (1955), argumentando su hipótesis con teoría de la información. Este autor propone que en la medida que un sistema (trama trófica) posea mayor número de vías alternativas para el flujo de energía, en esta misma medida incrementa su estabilidad. Sin embargo, Gardner & Ashby (1970), utilizando modelos que diferían en el número de componentes y en la manera en que estaban relacionados, encontraron una relación inversa entre el número de componentes y la conectancia con la estabilidad (la conectancia medida como la densidad de uniones dentro de la trama trófica). Poco después, May (1973), a través de modelos basados en el planteamiento de Lotka-Volterra, simulando un sistema de muchos depredadores y muchas presas e incrementando la conectancia de manera aleatoria, también concluyó que la estabilidad decrece conforme la complejidad se incrementa. Con este resultado, el autor cuestiona la ambigüedad de la definición de estabilidad propuesta por MacArthur. Los resultados empíricos de May (1973) contradecían el paradigma imperante desde la década de los 50s. Esto generó una gran polémica que se mantiene hasta la actualidad. Las críticas sobre el trabajo de May (1973) están enfocadas principalmente a la metodología utilizada, dado que asume que las relaciones entre las especies ocurren de manera aleatoria (Dunne *et*

al., 2005). De Angelis (1975), con modelos similares a los de Gardner & Ashby (1970), pero cambiando algunos parámetros (e.g. bajas tasas de asimilación, fuerte autocontrol de depredadores y un sesgo hacia el control por parte de las presas), encontró que una mayor conectancia generaba mayor estabilidad.

De manera general los argumentos que sustentan estas hipótesis se basan en modelos matemáticos simples que no representan la complejidad real de los ecosistemas. Por otro lado, se suma a esta visión el hecho que las características ambientales propias del hábitat influyen en la relación entre la diversidad y la estabilidad, puesto que determina las relaciones que se establecen entre las especies. Por consiguiente, la relación diversidad-estabilidad no se comportará igual en todos los ecosistemas, de ahí la importancia de aportar a la teoría con trabajos empíricos.

En la actualidad, el volumen de información y el desarrollo tecnológico permite abordar esta polémica desde otra perspectiva. En este sentido, han surgido otros enfoques que integran datos empíricos de la estructura trófica con la simulación de pérdida de especies para medir la robustez de sus tramas tróficas (Dunne *et al.*, 2004; Gilbert, 2009).

2.2 REDES TRÓFICAS EN EL SUROESTE DEL GM

Debido a que el suroeste del GM es una zona prioritaria para el desarrollo económico de la república mexicana, se han llevado a cabo diversos estudios para caracterizar las comunidades del fitoplancton (Licea *et al.*, 2004); zooplancton (Salas-de-León *et al.*, 2004); macrofauna bentónica (Hernández-Arana *et al.*, 2003; Brooks *et al.*, 2006); y las comunidades de peces (Sánchez-Gil *et al.*, 1980; Villéger *et al.*, 2010; Ayala-Pérez *et al.*, 2012; López-Jiménez *et al.*, 2014). Sin embargo, son pocas las investigaciones que se enfocan en la estructura y dinámica de las tramas tróficas marinas.

Entre las primeras modelaciones en la zona de estudio se encuentra el trabajo de Manickchand-Heileman *et al.* (1998), donde se utiliza un modelo Ecopath como plataforma para analizar la estructura trófica del suroeste del GF. Manickchand-Heileman *et al.* (1998) señalaron que la trama trófica estaba influenciada por el detrito

y que los grupos de invertebrados bentónicos estaban involucrados en la transferencia de energía desde el detrito hacia niveles tróficos superiores. Sin embargo, debido a que estos son modelos balanceados, donde la biomasa que entra al sistema es igual a la que sale, se requieren ajustes del desfase de biomasa a través del grupo “detrito”, lo cual hace que en algunos casos se sobreestime la importancia de este grupo (Zetina-Rejón *et al.*, 2004; Arreguín-Sánchez *et al.*, 2007).

Posteriormente, en la misma zona, Arreguin-Sanchez *et al.* (2004) exploraron el impacto en la estructura trófica de algunas estrategias de explotación pesquera, encontrando que en algunos escenarios, la extracción de biomasa en niveles tróficos discretos provocan cambios en la estructura de las capturas.

En la plataforma continental de Tabasco, Zetina-Rejón *et al.* (2015) caracterizaron la estructura y función de la red trófica del ecosistema a través de un modelo Ecopath. Los autores señalan que el detrito juega un papel importante, ya que proporciona la mitad del suministro de energía primaria del sistema, lo cual pudiera estar relacionado con el importante aporte de materia orgánica a través de las descargas continentales. También encontraron que la red se encuentra organizada en tres compartimentos con un alto grado de omnivoría que favorece la complejidad del sistema.

Hacia la zona de Campeche, en el ecosistema costero de Seybaplaya, encontramos el trabajo de García-Pech (2016). El autor indica, que aunque el sistema tiene un nivel alto de productividad (2886 ton/km²/año), este es 3.6 veces menor que el reportado por Zetina-Rejón *et al.* (2015) en la plataforma continental de Tabasco (6960 ton/km²/año). Estas diferencias entre ambas zonas (Tabasco y Campeche), se le atribuyen al mayor enriquecimiento de materia orgánica en Tabasco producto de la descarga del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, lo cual constituye un argumento más a favor de la hipótesis de que los ecosistemas costeros de Tabasco y Campeche presentarán una estructura trófica diferente.

Todos los estudios anteriores a este, sobre estructura de tramas trófica en los ecosistemas costeros de Tabasco y Campeche, emplearon un modelo de tipo Ecopath, y si bien diversos autores han demostrado que es un enfoque útil para analizar la estructura y función de los ecosistemas, presentan algunas limitaciones, sobre todo

debido al alto requerimiento de información. En consecuencia, los modelos tienden a agregar las especies en grupos muy grandes, lo cual afecta el nivel de resolución del modelo (Martinez, 1993, 1994; Dunne *et al.*, 2002b; Wood *et al.*, 2015). Por este motivo, se decidió emplear un modelo topológico, que diferencia del anterior, no requieren mucha información para su construcción, debido a que utilizan datos de presencia y ausencia de las especies y sus interacciones de tipo depredador presa.

3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El GM, es un sistema ambiental que destaca por su complejidad, dimensión y características de cuenca semicerrada, considerado el *Gran Mar Interior del Atlántico Tropical* (Botello *et al.*, 2005). Esta cuenca de $1.6 \times 10^6 \text{ Km}^2$, y cerca de $2.3 \times 10^6 \text{ Km}^3$ de agua, presenta una serie de procesos físicos, químicos y biológicos, que hacen del GM un inmenso almacén de energía del sistema océano-atmósfera (Armstrong-Altrin *et al.*, 2015). Su singularidad ecológica y económica convierten al GM en la mayor y más importante cuenca de aguas protegidas de la América Neotropical ofreciendo una alta diversidad de ambientes costeros, subtropicales y tropicales (Britton & Morton, 1989).

El sur del Golfo de México, frente a las costas de Veracruz, Tabasco, Campeche y la península de Yucatán, ha sido reconocida como una zona estratégica en los planes de desarrollo económico de México. La elevada complejidad ecosistémica y los procesos climáticos propician una alta diversidad de organismos. Sobre esta alta diversidad, en Campeche incide la flota camaronera de arrastre, cuya captura en el año 2017 alcanzó 4871 ton. Mientras que, la producción pesquera en Tabasco, para este mismo año, asciende a 53,004 ton, comprendiendo principalmente recursos de escama y moluscos (CONAPESCA, 2017). En particular, la Sonda de Campeche es una región de intensa expansión industrial costera que incluye puertos industriales y explotación petrolera, con evidencias de contaminación por metales pesados (Macías-Zamora *et al.*, 1999).

La complejidad de las condiciones oceanográficas que caracterizan a la plataforma continental de suroeste del GM, sus múltiples usos (actividad petrolera, pesquería artesanal e industrial, desarrollo portuario y turismo) y diversidad biológica, requieren un enfoque holístico para la evaluación y gestión de sus recursos vivos. De manera

que el estudio de las propiedades estructurales, complejidad y robustez de las tramas tróficas de la zona servirá como conocimiento base para estudios de impacto ambiental. Así mismo se identificarán aquellos elementos que resultan claves en el mantenimiento de la estructura del sistema.

4 HIPÓTESIS

Existen diversos estudios que han demostrado que las características del hábitat influyen en la composición de especies y por consiguiente en la estructura trófica del sistema (e.g. Kortsch *et al.*, 2018). Lo anterior da como resultado una variación a gran escala de la estructura trófica en función de los gradientes ambientales.

En este contexto, se espera que las tramas tróficas de la zona costera de Tabasco y Campeche presenten propiedades topológicas diferentes, dado que ambas zonas presentan características ambientales diferentes. La primera se distingue por presentar un mayor aporte de descargas fluviales, sedimentos blandos de origen terrígeno y una plataforma de mayor profundidad, mientras que la segunda no tiene gran influencia de ríos, los sedimentos se caracterizan por ser carbonatados de origen biogénico y la plataforma continental es más extensa y menos profunda.

5 OBJETIVOS

5.1 OBJETIVO GENERAL

Modelar la trama trófica de dos zonas costeras del suroeste del Golfo de México (Tabasco & Campeche) con diferentes características sedimentarias y fisiográficas, con la finalidad de evaluar su robustez de la red a la pérdida de nodos.

5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Definir los grupos funcionales que representarán los nodos en los modelos topológico.
- Construir las matrices de dietas en función de las interacciones tipo depredador-presa para las dos zonas delimitadas.
- Construir los modelos topológicos para Tabasco y Campeche
- Describir las propiedades estructurales de las tramas tróficas a través de los índices topológicos de escala global, local y mesoescala.
- Evaluar la robustez de los modelos topológicos a la remoción de los nodos más conectados.
- Identificar las comunidades (subredes) dentro de las tramas tróficas del suroeste del Golfo de México.

6 MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se sitúa en la zona intertropical entre los 18°30' y 19°29' de latitud norte y 90° 59' y 94° 45' de longitud oeste, ubicada en la zona suroeste del Golfo de México y comprende parte de la plataforma continental de Veracruz, Tabasco y parte del banco de Campeche (Fig. 1). La zona muestreada tiene una extensión de 409.9 km paralela a la costa y abarca un área de 21,524.8 km². Las profundidades van desde 10 m sobre la plataforma hasta 380 m en la zona oceánica. El ancho de la plataforma varía considerablemente, mientras que en Tabasco es estrecha, después del margen oriental de la Laguna de Términos aumenta paulatinamente llegando a alcanzar 220-260 Km en el extremo septentrional de la Península de Yucatán.

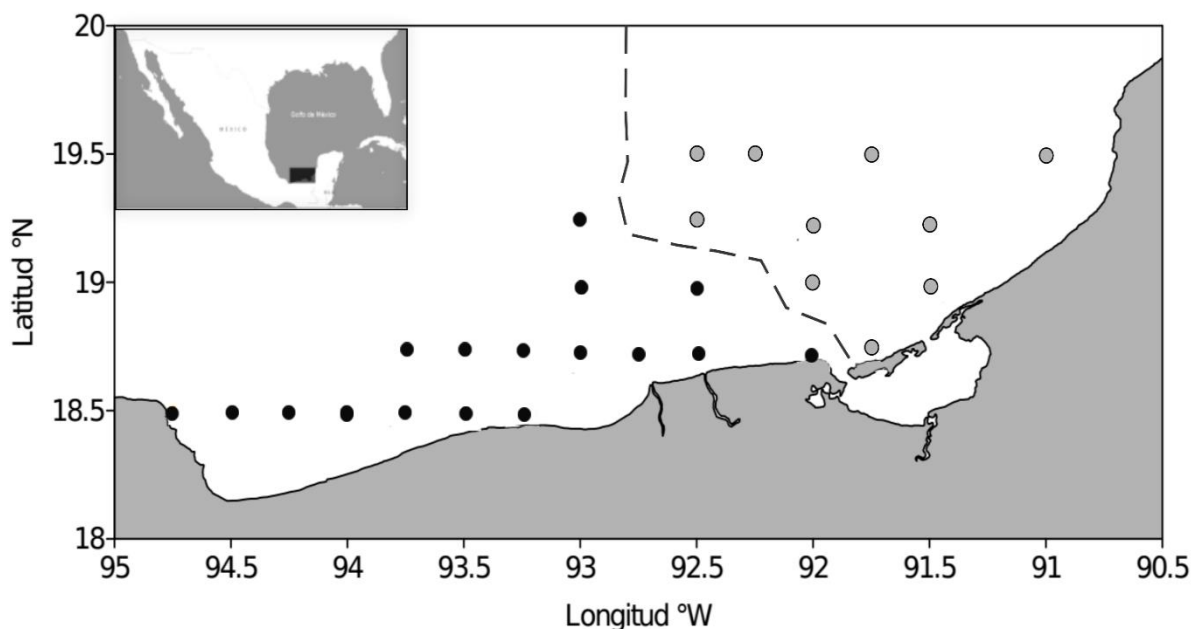


Figura 1. Estaciones seleccionadas para realizar los muestreos de fitoplancton, zooplancton, infauna, epifauna y peces. La línea discontinua marca la frontera entre las dos zonas delimitadas para el análisis, Tabasco (puntos negros) y Campeche (puntos grises).

El clima es caluroso, subhúmedo en Campeche y húmedo en Tabasco con lluvias abundantes en verano (junio a octubre). La precipitación anual en Tabasco es de 2.550 mm, mientras que para Campeche los niveles de precipitación van de 1.200 a 2.000 mm anuales (CONAGUA, 2016). En el litoral tabasqueño se ubican los ríos más caudalosos de México (Grijalva-Usumacinta-Papaloapan), los cuales descargan

grandes volúmenes de agua con sedimento de origen terrígeno, esto hace que haya niveles de turbidez muy elevados y que el tipo de sedimento sea primordialmente limoso-fangoso (Salas-de León *et al.*, 2008). La columna de agua permanece estratificada, donde el agua del fondo tiene mayores niveles de salinidad en comparación con el agua proveniente de las descargas pluviales. Sin embargo, este panorama cambia hacia el noreste, donde el aporte de ríos es prácticamente ausente, y el sedimento cambia a tipo carbonatado de origen biogénico (Escobar-Briones & Soto, 1997).

Los nortes son eventos climatológicos que comienzan a partir de septiembre hasta mayo, con duraciones promedios de dos a tres días, son eventos intermitentes y se caracterizan por presentar rachas de viento frío proveniente del norte con velocidades entre 80 a 100 km/h (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2014). Estos eventos provocan un intercambio entre los sistemas lagunares y la plataforma costera, además que favorecen el movimiento vertical en la columna de agua.

El sistema de corrientes de Yucatán, de Florida y de Lazo, en conjunto con los giros ciclónicos y anticiclónicos son los principales factores que gobiernan la circulación en el Golfo de México. Se ha observado que la circulación superficial del mar, en la plataforma oeste del Golfo de México, difiere entre regiones. En la región occidental la circulación es de norte a sur mientras que en el oriente es de este a oeste (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). Esto genera una zona de convergencia en el sur de la bahía de Campeche que favorece la homogeneización de las capas de agua. Además, durante la segunda parte del verano, toda el área se caracteriza por la presencia de huracanes, mientras que en el otoño se originan anticiclones que constituyen un aporte de energía para la movilización de las capas de agua (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2014).

En cuanto a la temperatura superficial del mar (TSM), se conoce que la mayor parte del Golfo de México alcanza el máximo valor de TSM en el mes de agosto; sin embargo, este patrón puede diferir en dependencia de la región. Según Zavala-Hidalgo *et al.* (2006, 2014), en Tabasco y parte de Campeche el pico de TSM se alcanza en junio. Esta diferencia es atribuida a las surgencias que se intensifican en verano, a causa de los vientos propios de la región. Toda esta dinámica meteorológica y

oceanográfica, determinan los patrones de distribución del fitoplancton y por consiguiente de la biota marina en la zona de estudio.

Atendiendo a las características físicas antes mencionadas, se pueden distinguir dos zonas en el suroeste del Golfo de México. La primera, tratada en este estudio como zona Tabasco, presenta una plataforma estrecha y profunda, gran aporte de agua dulce proveniente de los ríos Grijalva y Usumacinta que en conjunto con la escasez de giros impiden la homogenización de las capas de agua y favorecen el asentamiento de sedimentos limosos de origen terrígeno. Mientras que la segunda zona, Campeche, se caracteriza por una plataforma ancha y somera, con poco aporte de ríos y una elevada movilidad de sus capas de agua producto de giros, surgencias y convergencias, lo cual favorece la homogenización de la zona con el sedimento de tipo carbonatado de origen biogénico.

6.2 BASE DE DATOS

Los datos utilizados para la construcción de los modelos provienen de un muestreo realizado del 7 al 18 de junio del 2016 a bordo del buque UAT-I-CIDIPORT, propiedad de la Universidad Autónoma de Tamaulipas, operado y administrado por el Centro de Investigación y Desarrollo en Ingeniería Portuaria, Marítima y Pesquera (CIDIPORT). El Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN) realizó la caracterización biológica para los grupos del fitoplancton, zooplancton, infauna, epifauna y peces.

El muestreo se realizó en 27 estaciones, 17 en la zona de Tabasco y 10 hacia la zona de Campeche. Las muestras de fitoplancton se colectaron con una botella Niskin de 4 L integrada a una roseta, a un intervalo de profundidad entre 5 y 10 metros. El zooplancton se colectó mediante arrastres oblicuos, con una red cilíndrico-cónica de mono filamento con 0.60 m de diámetro en la boca, 1.50 m de longitud y luz de malla de 505 μm . La profundidad estándar en cada estación fue 10m. La infauna fue muestreada usando una draga de aproximadamente 80 L de capacidad y con potencial de penetrar hasta 15 cm en el fondo. Se realizó un lavado mecánico para filtrar el sedimento extraído con una red de 0.5 mm de luz de malla. La epifauna fue registrada utilizando una red de arrastre tipo camaronera, con luz de malla de 5 cm.

Los arrastres se hicieron en todas las localidades durante 20 min a profundidades de 12 hasta 137 m de profundidad. Los peces fueron colectados en estos arrastres, donde la red se bajaba por popa y una vez alcanzada la profundidad adecuada se arrastraba a 2 nudos/h durante 20 min. Luego, todas las especies recolectadas fueron identificadas hasta el menor taxón posible por personal calificado para ello, y se generó una lista de especies por estaciones, la cual fue facilitada para la presente investigación.

6.3 GRUPOS FUNCIONALES

A partir de las listas de especies de cada zona, se determinó la taxocenosis (TX) a la que pertenecían utilizando cinco categorías: fitoplancton (1), zooplancton (2), infauna (3), epifauna (4) y peces (5). Además, en función de la información publicada en las plataformas digitales como *Gulf of Mexico Species Interactions* (GoMexSI, www.gomexsi.tamucc.edu), *FishBase* (www.fishbase.in), y *Global Biotic Interactions* (GLOBI, www.globalbioticinteractions.org), se determinó la estrategia alimentaria (EA) utilizando cinco categorías: herbívoro (1), omnívoro (2), carnívoro (3), detritívoro (4) y autótrofo (5, en el caso de los productores primarios). También se recopiló información de la forma de alimentación (FA) mediante cuatro categorías: filtrador (1), carroñero (2), ramoneador (3) y colector (4, todo lo que no pertenecía a las tres categorías anteriores). Por último, se determinó el taxocenosis de las presas (TXP) de cada especie atendiendo a tres categorías primarias: demersal (1, a escasos centímetros del fondo marino), epifauna (2, sobre el fondo marino) e infauna (3, enterrado o en los intersticios del sustrato); y cuatro categorías combinadas: plancton-demersal (4), demersal-epifauna (5), demersal infauna (6) e infauna-epifauna (7), es importante aclarar que las categorías combinadas se utilizaron debido a que muy pocas especies se alimentan de las categorías puras 1, 2 o 3 de manera exclusiva. Finalmente se aplicaron estas cuatro variables de manera secuencial (TX, EA, FA y TXP) para formar grupos de especies que comparten atributos similares (grupos funcionales, GF). Con el propósito de obtener un grado de resolución alto en el modelo a construir, se procedió a disgregar aquellos GF que quedaron muy agregados (muchas especies dentro de un solo grupo). Para ello, se utilizó la información sobre el tipo de presa (TP)

de cada especie siguiendo 20 categorías (Anexo I). Luego se les realizó un análisis de similitud en función de *TP* utilizando el índice de Jaccard y el método de agrupamiento UPGMA con el paquete estadístico Primer 6.1. La información del tipo de presa fue proporcionada por el colectivo de autores que realizó la caracterización biológica en la zona, no obstante, fue corroborada con la literatura.

6.4 CONSTRUCCIÓN DE MATRICES

La siguiente etapa consistió en recopilar información disponible en la literatura de las dietas de cada uno de los grupos funcionales. La información de las dietas se obtuvo a través de varias plataforma como: “*Gulf of Mexico Species Interactions*” (GoMexSI, www.gomexsi.tamucc.edu), *FishBase* (www.fishbase.in), y Global Biotic Interactions (GLOBI, www.globalbioticinteractions.org), todas las plataformas proveen la información bibliográfica de los artículos sobre la dieta de los depredadores. En los casos que no se encontró información de la dieta, se utilizaron equivalentes ecológicos. Los cuales se definen como aquellos organismos que presentan características taxonómicas y funcionales similares en ambientes análogos al área de estudio.

Se organizó una matriz de doble entrada, con los depredadores en las columnas y las presas en las filas, donde se recopiló la interacción trófica existente entre cada par de taxón bajo un esquema de presencia (1) o ausencia (0). Este procedimiento se realizó para las dos zonas de interés, Tabasco y Campeche. Las matrices generadas fueron acomodadas de manera cuadrada, coincidiendo las filas con las columnas. Luego fueron depuradas utilizando el paquete Igraph del programa R (Csárdi & Nepusz, 2006). Esta rutina identifica los ciclos y canibalismos en la base de datos.

Existen ciclos de un intermediario, donde un grupo funcional actúa como presa y depredador de otro grupo, sin embargo, hay ciclos más complejos de dos y más interacciones. Esta corrección es necesaria porque las interacciones cíclicas introducen errores en el algoritmo utilizado para calcular el índice de importancia topológica. La corrección se hace eliminando la interacción más débil del ciclo (si se conoce la intensidad de las interacciones) o la de menor sentido biológico.

6.5 ANÁLISIS TOPOLÓGICO

Para la construcción de los modelos se utilizó el software UNICET VI (Borgatti *et al.*, 2002), donde cada nodo representa un grupo funcional previamente definido, y las conexiones entre nodos hacen referencia a las interacciones de tipo depredador-presa, la dirección de las conexiones especifican el sentido en que fluye la energía. Esta plataforma permitió describir las propiedades estructurales de las tramas tróficas mediante el cálculo de índices topológicos de escala global, intermedia y local. Los de escala global (conectancia directa (C), longitud del camino promedio (PL), y coeficiente de agrupamiento promedio (CA)) describen propiedades referentes a la red en su conjunto, en cambio, los índices de escala local (grado (D), intermediación (BC) y cercanía (CC_i)) se refieren a las propiedades de cada uno de los nodos y reflejan su centralidad en la red.

6.5.1 Índices de escala global

La conectancia directa, referida como la fracción de todas las posibles interacciones, representa una medida estándar de la red y se calculó como L/S^2 , donde L es el número de interacciones y S el número de nodos de la red (Martinez, 1992). Se calculó la longitud del camino promedio, el cual es la distancia (número de interacciones) promedio entre cualquier par de nodos de la red (Albert & Barabási, 2002). También se calculó el coeficiente de agrupamiento promedio “*clustering coefficient*” (CA) que permite conocer en que magnitud algunos grupos de nodos están más conectados entre sí que con otros grupos. Para ello se siguió la metodología descrita por Albert & Barabási (2002) y Newman (2003) como la tasa entre el número máximo de interacciones identificadas entre nodos (E_i) y el número máximo de interacciones posibles entre nodos k_i , esto es:

$$CA_i = \frac{2E_i}{k_i(k_i - 1)}$$

Con el objetivo de comprobar si las redes presentaban la topología de “mundo pequeño”, se comparó los valores empíricos de PL y CA con los resultantes de 1000 redes generadas aleatoriamente con el mismo tamaño (S) y número de enlaces (L). Se formaron redes aleatorias utilizando el modelo Erdős-Rényi, donde los enlaces se

agregan al conjunto completo de nodos (S) y se eligen de forma aleatoria al conjunto de todos los enlaces posibles. Se considera que una red tiene una topología de mundo pequeño si el valor de PL es menor y el CA es mayor que los de una red aleatoria. La rigurosidad de esta metodología radica en el uso de intervalos de confianza (IC 99%) para la comparación de los valores de PL y CA entre la red empírica y las redes aleatoria (Marina *et al.*, 2018).

6.5.2 Índice de grado

Se calculó el grado del nodo (D), el cual tiene en cuenta cuan conectado está un nodo con el resto de la red. Así, el grado de un nodo i (D_i) es la suma de sus presas (*in-degree*, D_{in}) y sus depredadores (*out-degree*, D_{out}), el cual se calculó usando el paquete Igraph como, $D_i = D_{in} + D_{out}$. Para determinar si la distribución de grado presentaba un patrón libre de escala, se ajustó con varias distribuciones teóricas (Poisson, Exponencial, Potencial y Gauss), luego se aplicó el criterio de información de Akaike para determinar la eficiencia del ajuste (Burnham & Anderson, 2004).

6.5.3 Índices de centralidad

Los índices anteriores reflejan la topología de la red, sin embargo, no aportan información sobre la posición específica de los nodos o de sus interacciones más distantes. Estos pueden ser complementados con índices de centralidad, los cuales son más adecuados para entender las relaciones dentro de una comunidad, y aún más si se desea cuantificar la importancia relativa de cada nodo dentro de un sistema dado (Navia, 2013). El primero, el índice de intermediación “*betweenness centrality*” (BC), se basa en cuantificar qué tan frecuente un nodo i es la vía más corta entre cada par de nodos j y k . El índice estandarizado para el nodo i (BC_i) es:

$$BC_i = \frac{2 * \sum_{j \leq k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

donde $i \neq j$ y k , g_{jk} es el número de pasos más cortos e iguales entre nodos j y k , y $g_{jk}(i)$ es el número de estos pasos en los cuales el nodo i es incidente (g_{jk} podría ser igual a uno), y N es el número de nodos de la red. El denominador es dos veces el número de pares de nodos sin el nodo i . Este índice mide qué tan central es un nodo en el sentido de ser incidente en muchos de los pasos más cortos en la red. Si el BC_i es

grande para un grupo trófico i , indica que la pérdida de este nodo podría afectar de manera rápida al resto de los nodos y dispersar los efectos ampliamente en la red (Borgatti *et al.*, 2002).

El segundo índice de centralidad es el de cercanía, “*closeness centrality*” (CC_i), el cual se basa en el principio de cercanía, y sirve para cuantificar qué tan cortos son los pasos mínimos de un nodo dado a todos los otros (Wasserman & Faust, 1994), siendo su versión estandarizada (CC_i):

$$CC_i = \frac{N - 1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

donde $i \neq j$, d_{ij} es la longitud de los pasos más cortos entre los nodos i y j , y N es el número de nodos de la red. Este índice mide qué tan cercano es un nodo a los demás. El mayor valor de CC_i será para aquel nodo que, al ser eliminado, afecte a la mayoría de los otros nodos. Ambos índices, CC_i y BC_i , fueron obtenidos con el software UCINET 6.0 (Borgatti *et al.*, 2002).

Las semejanzas de las distribuciones de grado, intermediación y cercanía entre la red Tabasco y Campeche, se compararon con una prueba no paramétrica de Kolmogórov-Smirnov, la cual determina la bondad de ajuste de dos distribuciones de probabilidad.

6.5.4 Índice de importancia de centralidad

Para una mejor comparación entre las dos redes objeto de estudio, los tres índices de centralidad fueron integrados en un único índice, índice de importancia de centralidad (IIC). Se siguió la metodología propuesta por Olmo (2017) donde se realiza una modificación al índice de valor biológico de Sanders (Sanders, 1960) para obtener el índice de centralidad ponderado.

6.5.5 Índice de importancia topológica

Para caracterizar la importancia de los nodos, de acuerdo a su posición en la red, se calculó el índice de importancia topológica. Este considera información adicional a los nodos directamente conectados entre sí, y fue definido con detalle por Jordán (2001) y Jordán *et al.* (2006), de la forma:

$$K_j = \sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bc}) + \sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{te})$$

donde n es el número de depredadores de la especie i , d_c es el número de presas de este depredador c^{th} y K_{bc} es el índice de importancia de abajo-arriba (*bottom-up*) del predador c^{th} . Simétricamente m es el número de presas de la especie i , f_e es el número de depredadores de la presa e^{th} y K_{te} es el índice de importancia de arriba-abajo (*top-down*) de la presa e^{th} . Para el nodo i , la primera suma cuantifica los efectos de abajo-arriba (K_{bu}) mientras que la segunda lo hace con los efectos de arriba-abajo (K_{td}).

Los productos que contienen los valores de K ($\sum K_{bc}/d_c + \sum K_{te}/f_e$) se refieren a los efectos indirectos (K_{ind}) y aquellos que no contienen K ($\sum 1/d_c + \sum 1/f_e$) se refieren a los efectos directos (K_{dir}). Las sumas de estos valores de efectos ($K_{bu} + K_{td}$) y ($K_{ind} + -K_{dir}$) es igual a K .

Este índice no solo es informativo sobre el número de conexiones entre nodos, sino que también informa sobre cómo estos vecinos se conectan entre sí, enfatizando en interacciones verticales sobre interacciones horizontales (e.g. cascadas tróficas vs competencia aparente); asimismo, caracteriza la importancia posicional, separando efectos directos e indirectos, así como efectos de abajo-arriba de efectos de arriba-abajo en la red trófica. Este índice se estimó usando el software FLKS 1.1 (Jordán, 2005).

6.5.6 Conjunto de especies claves (Key Player Problem)

Para determinar cuál es el conjunto de especies clave del ecosistema estudiado definido como “*topological keystone species complexes*” por Jordán *et al.* (1999 & 2006) y Libralato *et al.* (2006), se aplicó la aproximación “*Key Player Problem-KPP*” en análisis de redes ecológicas (Borgatti, 2003a). Este enfoque es usado para determinar la importancia de diferentes combinaciones de especies para mantener la integridad de una red. Se realizó con el software Key Player 1.1 (Borgatti, 2003b). Existen dos aproximaciones en la identificación de los nodos claves. La primera, “Fragmentación” o “*KPP1*”, identifica el conjunto de nodos de la red que al ser eliminados provocan la mayor fragmentación. La segunda aproximación, “Expansión” o “*KPP2*” permite conocer el conjunto de nodos, que deberían ser seleccionados, si

se buscara alcanzar de la forma más rápida al resto de nodos de la red. Este análisis fue realizado con la rutina Key Player 1.1(Borgatti, 2003b).

6.6 ANÁLISIS DE EXTINCIÓN SECUNDARIA

Para evaluar la robustez de las redes se realizó un análisis de extinción secundaria. Se eliminaron consecutivamente los nodos de mayor grado (eliminación primaria), y se registró como extinción secundaria aquellos nodos no basales (productores primarios) que quedaban sin fuente de alimento (nodos presa). El grado de los nodos se calculó de manera consecutiva después de cada eliminación con la red remanente, y se seleccionaba el nodo de mayor grado para la siguiente eliminación. Este proceso se siguió hasta que la red quedara completamente desconectada (0 conexiones). El valor de robustez (R) se calculó como la fracción de la red que tuvo que ser eliminada para provocar que la red se desconectara por completo. Se siguió el criterio sugerido por Dunne *et al.* (2002), de que una red será más robusta mientras más eliminaciones soporte antes de quedar desconectada. Se ejecutó el análisis en ambas zonas con el objetivo de comparar cual es más robusta.

6.7 ANÁLISIS DE MODULARIDAD

Para detectar los compartimentos o comunidades dentro de las redes de estudio, se realizó un análisis de modularidad. Esta métrica mide la fuerza de división de una red en módulos (también llamados comunidades). Las redes con alta modularidad presentan muchas conexiones entre nodos dentro de un módulo y pocas fuera. Newman & Girvan (2004) definieron Q como el valor de modularidad para una red y está determinado por la sumatoria del valor de modularidad de todos sus módulos:

$$Q = \sum_{s=1}^{N_m} \left[\frac{l_s}{L} - \left(\frac{d_s}{2L} \right)^2 \right]$$

donde. l_s es número de conexiones de todos los nodos del módulo S , N_m es el número de módulos, L es el número de conexiones de toda la red, d_s es la suma de grado de todos los nodos dentro de S . Su cálculo se realizó utilizando el paquete estadístico *Igraph* (Csárdi & Nepusz, 2006) del programa R (R-Core-Team, 2018). Mediante un

algoritmo de optimización, se calcula Q para todas las combinaciones de nodos posibles, y finalmente devuelve aquella partición que obtuvo el mayor valor Q .

7 RESULTADOS

7.1 COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

Se registró un total de 356 taxones, de los cuales más del 65 % se identificó hasta nivel de especie. Aunque la riqueza fue similar, 270 en Tabasco y 246 en Campeche, las taxocenosis no estuvieron igualmente representadas (Fig. 2). En la localidad de Campeche, para la taxocenosis Infauna, se registró un mayor número de taxones exclusivos en comparación a Tabasco, por lo cual el porcentaje de taxones en común fue menor (taxones en común/ total de taxones = 0.25). Este valor fue mayor en Zooplancton (0.85), seguida de Fitoplancton (0.51) y Peces (0.43). Los peces y el fitoplancton fueron los taxones con una mayor contribución de especies.

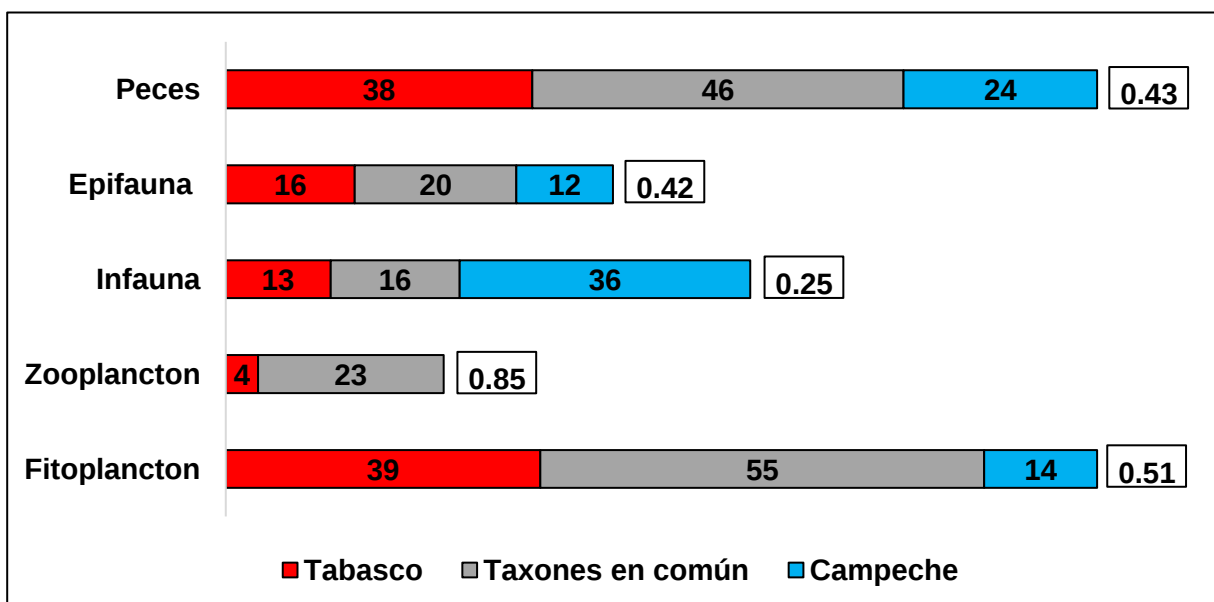


Figura 2. En azul se muestran los taxones exclusivos de Campeche, en rojo los exclusivos de Tabasco y en gris los que se encuentran en ambas localidades. Los valores encerrados en cuadros a cada lado de las taxocenosis se refieren a la fracción de taxones en común entre el total de taxones, tomado como medida de similitud entre localidad.

7.2 GRUPOS FUNCIONALES

Se encontró que los GF de carnívoros-colectores formaron grupos muy grandes (elevado número de taxones) y con el propósito de tener una mayor resolución de la trama trófica, se les aplicó un análisis de similitud entre sus taxones para formar subgrupos más pequeños. En el caso de los carnívoros colectores de la epifauna,

inicialmente formaron un grupo de 19 especies, luego del análisis se pudo disgregar en seis subgrupos de menor tamaño. De igual modo, los peces carnívoros-colectores inicialmente formaron un grupo de 55 especies, luego del análisis de similitud se pudo disgregar en 8 subgrupos más pequeños (Anexo II). Finalmente, los organismos identificados se agruparon en 67 GFs, fitoplancton (1), zooplancton (5), infauna (23), epifauna (17) y peces (21) (Anexo III). Las taxocenosis Infauna y Peces fueron las que más contribuyeron al número de GFs (Fig. 3). Con excepción de la Infauna, el resto de las taxocenosis tuvieron un alto porcentaje de GFs en común (>81%) entre ambas localidades.

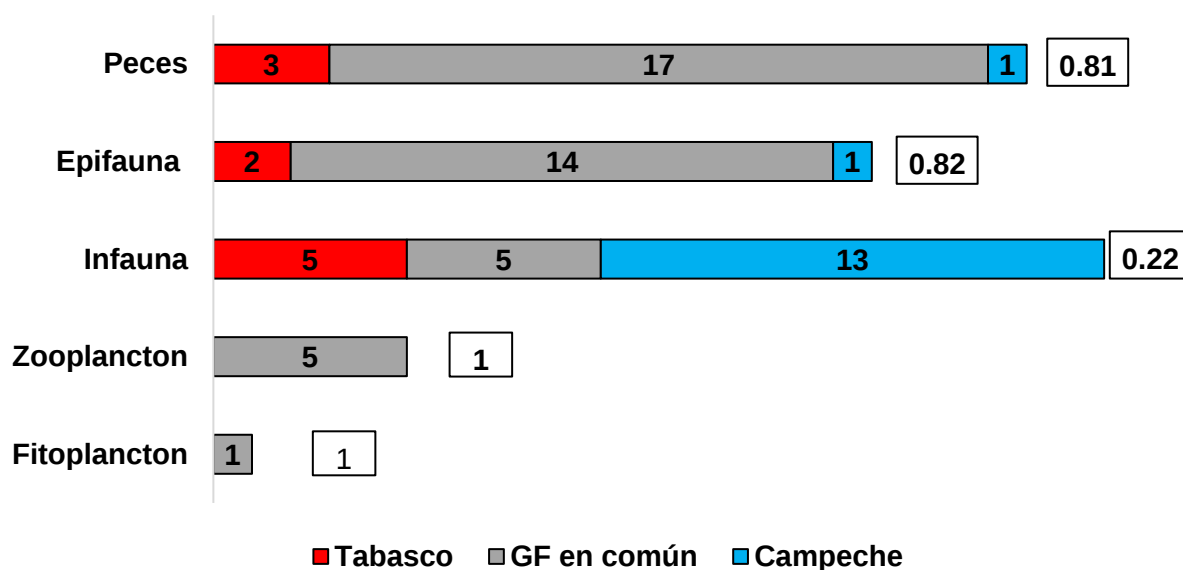


Figura 3. Número de grupos funcionales (GFs) por taxocenosis en Tabasco y Campeche. En azul se muestran los GFs exclusivos de Campeche, en rojo los exclusivos de Tabasco y en gris los que se encuentran en ambas localidades. Los valores encerrados en cuadros a cada lado de las taxocenosis se refieren a la fracción de GFs en común entre el total de GFs, tomado como medida de similitud entre localidad.

Para la construcción de los modelos, fue necesario incluir tres nodos base, dos productores primarios (algas y angiospermas) y una asociación no viva (detrito). La proporción de nodos por estrategia alimentaria fue similar en ambas localidades, donde predominaron los nodos omnívoros, 25 en Tabasco y 26 Campeche. Seguido de los nodos carnívoros, 21 y 23 en Tabasco y Campeche respectivamente (Fig. 4). El

número de nodos exclusivamente detritívoros fue bajo (tres en Tabasco y tres en Campeche).

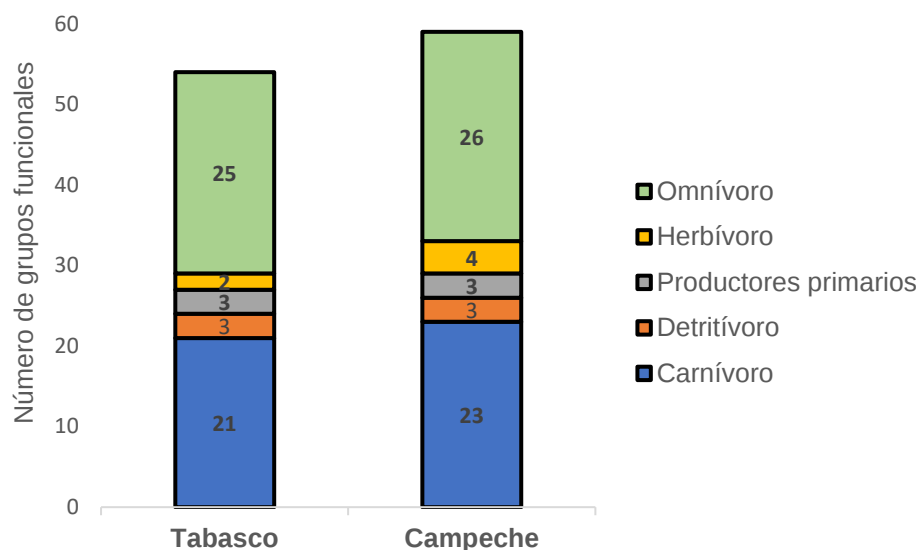


Figura 4. Proporción de nodos por estrategia alimentaria en Tabasco y Campeche.

7.3 ANÁLISIS TOPOLÓGICO

7.3.1 Índices de escala global

La red Tabasco se integró por 55 nodos y 500 interacciones tróficas (contando interacciones cíclicas, canibalismos y depredación mutua), mientras que Campeche quedó conformado por 60 nodos y 644 interacciones (Fig. 5). Las conectancias directas fueron de $C = 0.165$ y $C = 0.178$ para Tabasco y Campeche respectivamente. La red Tabasco presentó menor valor de $CA = 0.440$ y $PL = 1.588$ que Campeche con $CA = 0.467$ y $PL = 1.663$.

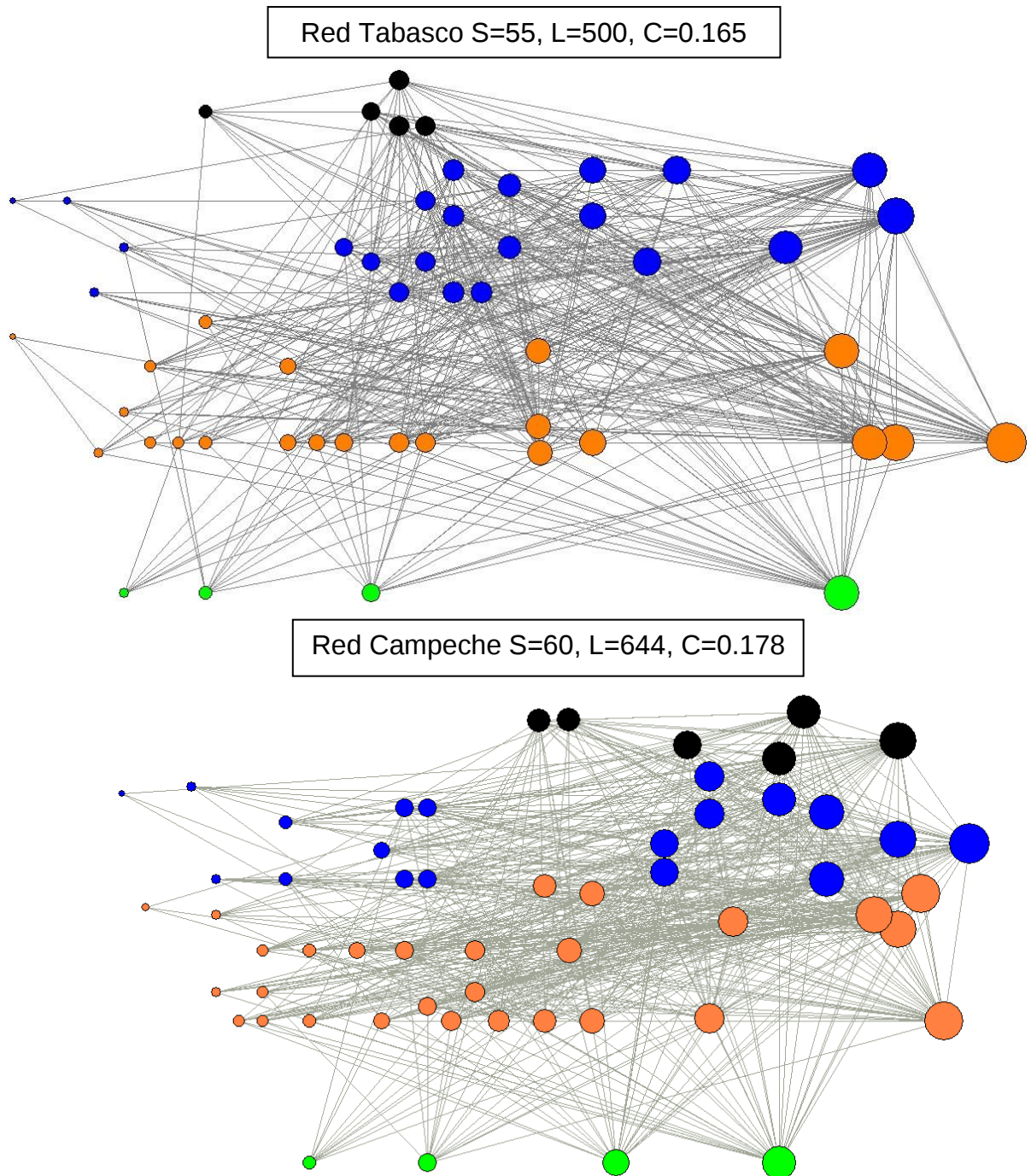


Figura 5. Esquemas topológicos de las redes de Tabasco (arriba) y Campeche (abajo). El tamaño de los nodos hace referencia al índice de grado y están ordenados de menor (izquierda) a mayor (derecha). Los colores se refieren al nivel trófico, en la base se encuentran los productores primarios (verde), seguido por los nodos con NT de 2 a 2.9 (naranja), luego de 3 a 3.9 (azul) y finalmente los depredadores topos (negro) con $NT > 4$.

7.3.2 Organización estructural de mundo pequeño

Para determinar el tipo de organización estructural es importante recordar el criterio de decisión, el cual indica que las redes con estructura de mundo pequeño tienen valores de *CA* más altos y *PL* menores que las redes aleatorias de las mismas dimensiones. Con base en lo anterior, la red Tabasco presentó organización de mundo pequeño. Esta condición no se mantuvo en Campeche debido a que el valor de *PL* no fue menor a su valor simulado en redes aleatorias (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficiente de agrupamiento (*CA*) y longitud promedio (*PL*). Se muestran las medias para las redes originales y los intervalos de confianza del 99% para dichos parámetros en base a mil redes aleatorias generadas con las mismas dimensiones que las redes originales.

Localidad	Redes originales Media		Redes aleatorias Intervalos de confianza (99%)		Mundo Pequeño
	<i>CA</i>	<i>PL</i>	<i>CA_{ic}</i>	<i>PL_{ic}</i>	
Tabasco	0.44	1.59	0.31-0.35	1.663-1.667	se cumple
Campeche	0.47	1.66	0.34-0.37	1.636-1.637	no se cumple

7.3.3 Índice de grado

En Tabasco, el nodo más conectado (mayor *D*) fue MicCrust (microcrustáceos del zooplancton) con 39 interacciones (Tabla 2). Fueron igualmente importantes los nodos de anfípodos de la infauna (Amph1, *D*= 35 y Amph2, *D*= 36) en conjunto con el detrito (*D*, *D*= 33), carídeos omnívoros de la epifauna (CarE.Omn, *D*= 33) y dos nodos de peces carnívoros colectores (PecDE.Car7, *D*= 37 y PecDE.Car5, *D*= 36). En Campeche, el nodo más conectado fue PecD.Car (peces demersales carnívoros) con 47 interacciones, seguido de MicCrust, (*D*= 44) en conjunto con otros dos nodos de peces demersales carnívoros (PecDE.Car, *D*= 39 y PecDI.Car, *D*= 37) y anfípodos de la infauna (Amph2, *D*= 37). A diferencia de Tabasco, el detrito no figura entre los nodos más conectados y hay mayor representatividad de peces con alto valor de grado. De manera general, aunque no existe correlación entre el nivel trófico (*NT*) y el índice de grado, en Tabasco los nodos más conectados tuvieron *NT* de intermedios a bajos (Fig. 5). Este patrón cambia ligeramente en Campeche, donde todos los *NT* tienen nodos muy conectados.

La distribución de frecuencias del grado fue ligeramente más homogénea en Campeche que en Tabasco, aunque no hubo diferencias significativas entre localidades ($D= 0.19$, $p= 0.18$) (Fig. 6). En Tabasco los nodos con grados entre $D= 18-23$ y $D= 8-10$ fueron los de mayor frecuencia, mientras que en Campeche los más frecuentes estuvieron entre $D= 17-20$ y $D= 8-10$. Las distribuciones observadas no se ajustaron al modelo potencial en ninguna localidad, por lo que no presentaron un patrón libre de escala (Fig. 6).

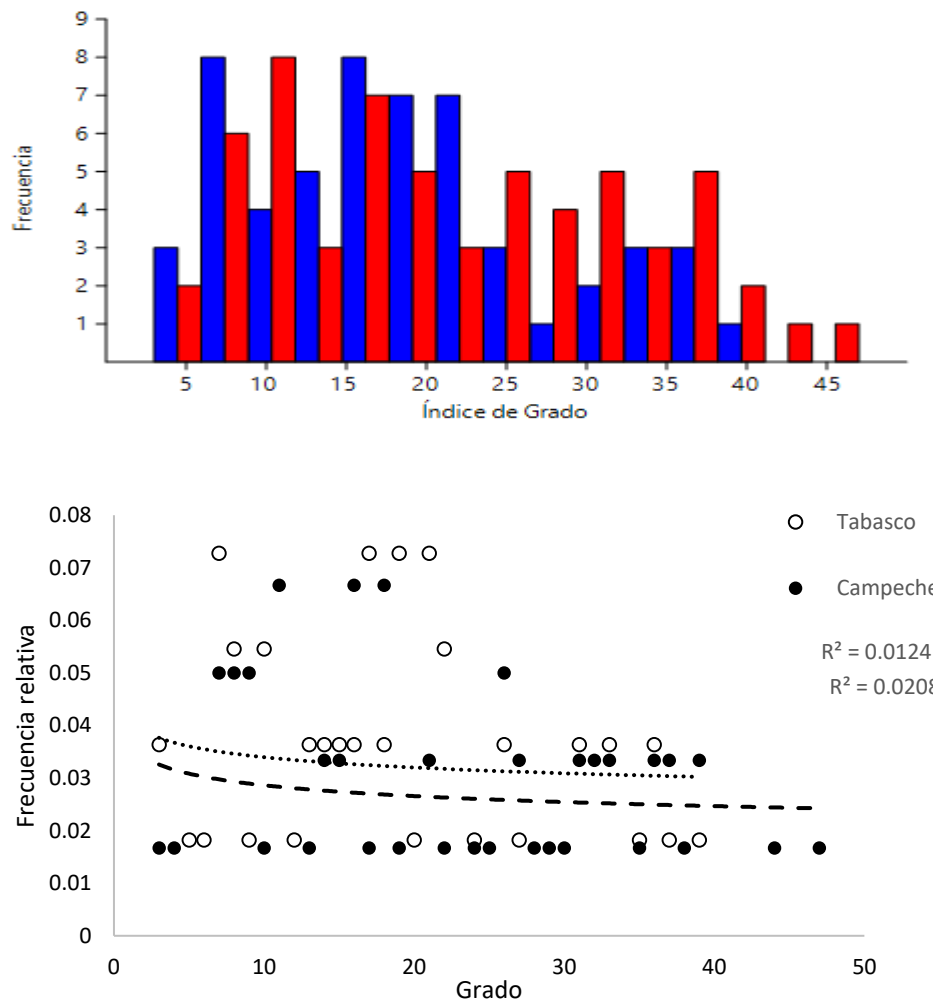


Figura 6. Distribución de frecuencias del índice de grado y ajuste a un modelo potencial, para la red Tabasco (puntos vacíos) y Campeche (puntos sólidos).

7.3.4 Índices de centralidad

7.3.4.1 Índice de intermediación

Varios nodos fueron identificados como importantes en la dispersión de los efectos tróficos. En Tabasco, el nodo Amph1 fue el de mayor valor de intermediación ($BC=46.65$) (Tabla 2), seguido de los nodos poliquetos carnívoros (PolE.Car; $BC=44.17$), peces demersales carnívoros (PecDE.Car7; $BC=42.08$), microcrustáceos del zooplancton (MicCrust; $BC=38.05$), braquiuros omnívoros de la epifauna (BraD.Omn; $BC=35.33$) y carídeos omnívoros de la epifauna (CarE.Omn; $BC=34.10$). La mayor parte de estos nodos fueron similares en Campeche, aunque el orden de importancia cambió ligeramente. En Campeche, el nodo de mayor intermediación fue el de peces demersales carnívoros (PecD.Car; $BC=121.77$), seguido de Amph2 ($BC=106.57$), MicCrust ($BC=101.44$), CarE.Omn ($BC=76.98$) y BraD.Omn ($BC=59.98$). Las distribuciones de frecuencias no mostraron diferencias significativas entre ambas localidades ($D=0.13$, $p=0.68$, Fig. 7).

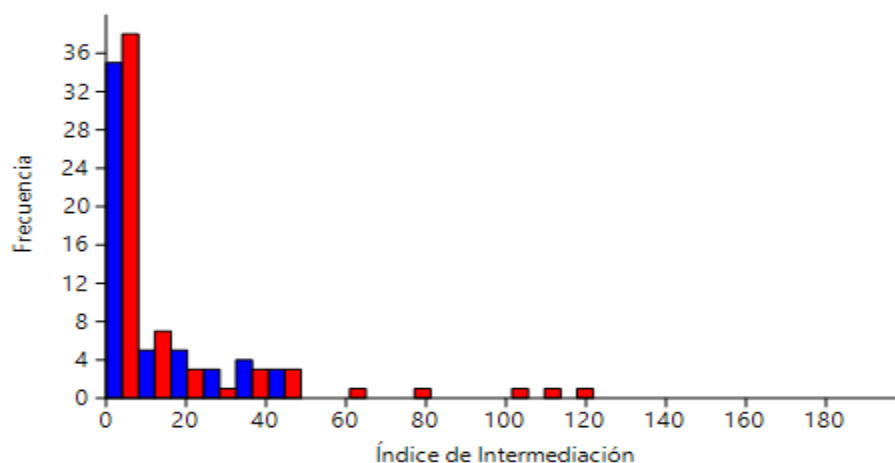


Figura 7. Distribución de frecuencia del índice de intermediación para la red Tabasco (azul) y Campeche (rojo).

7.3.4.2 Índice de cercanía

En Tabasco, los nodos más importantes para la velocidad de dispersión de los efectos tróficos fueron, MicCrust con el menor valor de cercanía ($CC=69$; Tabla 2), seguido

de Amph1 (CC= 70), PecDE.Car7 (CC= 73) y PecDE.Car5 (peces carnívoros demersales, CC= 74) y Amph2 (CC= 74). En Campeche, el orden de importancia de los nodos responsables de la velocidad de dispersión de los efectos cambia ligeramente, el menor valor de cercanía fue para el nodo BraD.Omn (CC=79), seguido de MicCrust (CC= 80), MkE.Omn (CC= 81), PecD.Car (CC= 82) y Amph2 (CC= 82). Las distribuciones de frecuencias de este índice entre localidades fueron significativamente diferentes ($D= 0.29$, $p= 0.01$, Fig. 8). Estas diferencias se deben a que la localidad de Campeche presentó mayor frecuencia de nodos con valores altos de cercanía (CC= 112-120), mientras que en Tabasco los nodos con valores altos son escasos. Además, la distribución de Tabasco es más heterogénea que la distribución presente en Campeche.

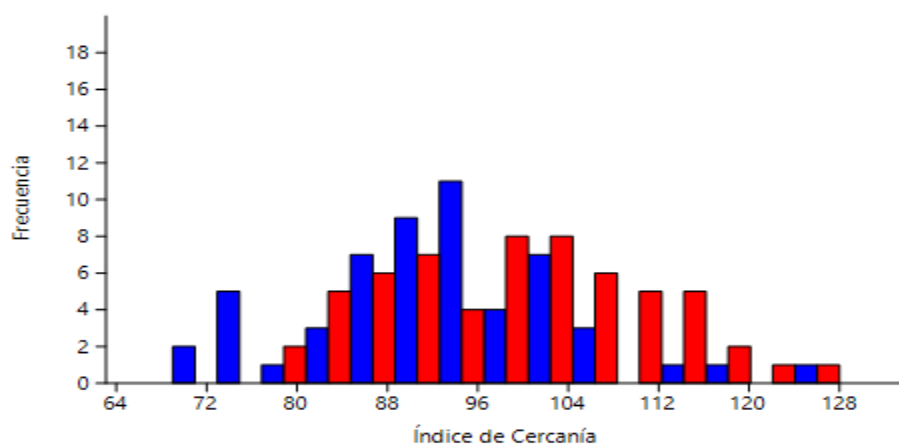


Figura 8. Distribución de frecuencia del índice de cercanía para la red de Tabasco (azul) y Campeche (rojo).

7.3.4.3 Índice de centralidad ponderado

El resultado de los índices de centralidad ponderado (*ICC*) sugiere que los cinco nodos de mayor importancia en Tabasco son: MicCrust, Amph1, PecDE.Car7, PecDE.Car5 y CarE.Omn (Tabla 2), mientras que en Campeche los más importantes son: MicCrust, PecD.Car, BraD.Omn, Amph2 y MkE.Omn (cangrejos ermitaños). Este índice tiene en cuenta los tres índices locales (grado, intermediación y cercanía), por lo que estos

nodos serán los más importantes en la magnitud y velocidad de dispersión de los efectos tróficos.

Tabla 2. Posición de los diez nodos más importante según el índice de centralidad ponderado (*IIC*) en Tabasco (arriba) y Campeche (abajo). Se muestran sus respectivos valores de grado (*G*), intermediación (*BC*) y cercanía (*CC*). En gris se muestran los nodos que se mantienen en los primeros diez en ambas localidades.

<i>Localidad</i>	<i>Ranking</i>	<i>Nodos</i>	<i>G</i>	<i>BC</i>	<i>CC</i>
Tabasco	1	MicCrust	39	38.05	69
	2	Amph1	35	46.65	70
	3	PecDE.Car7	37	42.08	73
	4	PecDE.Car5	36	32.22	74
	5	CarE.Omn	33	34.10	75
	6	Amph2	36	16.92	74
	7	PecDE.Car3	31	33.65	81
	8	BraD.Omn	26	35.33	82
	9	PecEI.Omn	31	17.94	77
	10	CephD.Car	26	12.96	84
Campeche	1	MicCrust	44	101.45	80
	2	PecD.Car	47	121.77	82
	3	BraD.Omn	39	59.99	79
	4	Amph2	37	106.58	82
	5	MkE.Omn	38	43.01	81
	6	CarE.Omn	35	76.98	83
	7	GastBraE.Car	36	45.41	85
	8	PecDE.Car1	39	33.70	86
	9	PecDI.Car	37	12.39	82
	10	PecE.Car	36	14.67	85

7.3.5 Importancia topológica y tipo de control

Con base al índice de importancia topológica *K*, en Tabasco se sugiere un tipo de control ecosistémico mixto ($\sum K_{bu} = 124.3$, $\sum K_{td} = 109.9$; Tabla 3). El nodo de mayor contribución es un productor primario, fitoplancton (FitPlanc, *K*= 30.53), mientras que el segundo es un depredador tope, PecDE.Car4 (*K*= 30.33) y los siguientes tres nodos (D, MicPlanc y MicCrust) tienen un valor de *K*= 10-14 y son más importantes como

presa que como depredadores. En cambio, para Campeche el tipo de control del ecosistema es de tipo *top-down* ($\sum K_{bu} = 142.6$, $\sum K_{td} = 229.9$). Esto se debe a una mayor participación de depredadores tope en Campeche, donde destacan por su importancia: PecI.Car ($K = 53.3$), PecD.Car ($K = 52.5$), PecDE.Car1 ($K = 23.3$). En ambas redes son más importantes los efectos indirectos que los directos ($\sum K_{dir} = 98.0$, $\sum K_{indir} = 136.12$ en Tabasco) y ($\sum K_{dir} = 113.0$, $\sum K_{indir} = 259.5$ en Campeche)

Tabla 3. Índice de importancia topológica (K) para los cinco nodos más importantes en Tabasco y Campeche. Índice del control de abajo hacia arriba (K_{bu}), de arriba hacia abajo (K_{td}), efectos directos (K_{dir}), y efectos indirectos (K_{indir}).

$$K = K_{bu} + K_{td} = K_{dir} + K_{indir}$$

	Nodo	K_{bu}	K_{td}	K_{dir}	K_{indir}	K
Tabasco	FitPlanc	30.53	0.00	4.52	26.01	30.53
	PecDE.Car4	0.00	30.33	6.28	24.05	30.33
	D	14.86	0.00	6.61	8.25	14.86
	MicPlanc	14.41	0.06	3.90	10.57	14.48
	MicCrust	9.78	0.28	4.97	5.09	10.06
Campeche	PecI.Car	0.0	53.3	1.1	52.2	53.28
	PecD.Car	0.3	52.2	6.7	45.8	52.52
	FitPlanc	32.7	0.0	4.0	28.6	32.68
	PecDE.Car1	0.1	23.1	5.0	18.3	23.26
	MerPlanc	15.2	0.1	3.5	11.8	15.27

7.3.6 Conjunto de especies clave

Con base al método de fragmentación ($KPP-1$), se identificaron los seis nodos que al ser eliminados provocan una fragmentación de aproximadamente 20% (Tabla 4). Tres nodos del zooplancton fueron importantes en ambas localidades, (MicCrust, MicPlanc y MerPlanc). Además de estos tres, fue necesario eliminar en Tabasco a (PecDE.Car7 y Amph1 y 2), mientras que en Campeche se necesitó eliminar otros tres nodos (ForDtri, PecDE.Car1 y PecEI.Car). El método de expansión sugiere que sólo se necesita al detrito (D) para alcanzar al 100% de la red en tan solo dos interacciones, este resultado se obtuvo en ambas localidades.

Tabla 4. Nodos claves identificados en la red de Tabasco y Campeche. *KPP-1*: método de fragmentación y *KPP-2*: método de expansión de los efectos.

Método	Localidad	Nodos claves		Fragmentación
KPP-1	Tabasco	MicCrust	Amph1	0.208
		MicPlanc	Amph2	
		MerPlanc	PecDE.Car7	
	Campeche	MicCrust	ForDtri	0.192
		MicPlanc	PecDE.Car1	
		MerPlanc	PecEl.Car	
% de nodos alcanzados				
KPP-2	Tabasco	Detrito	55 nodos (100%)	
	Campeche	Detrito	60 nodos (100%)	

7.4 ANÁLISIS DE EXTINCIÓN SECUNDARIA

La red de Tabasco presentó una elevada robustez ($R= 0.51$) a la eliminación selectiva de los nodos con mayor valor de *out-degree* (D_{out}), donde fue necesario eliminar más de la mitad de la red (28 nodos, 51%, Fig. 9) para lograr desconectarla por completo. Mientras que en Campeche se obtuvo un valor menor ($R= 0.43$, 26 nodos de 60 Fig. 9), por lo que fue necesario eliminar

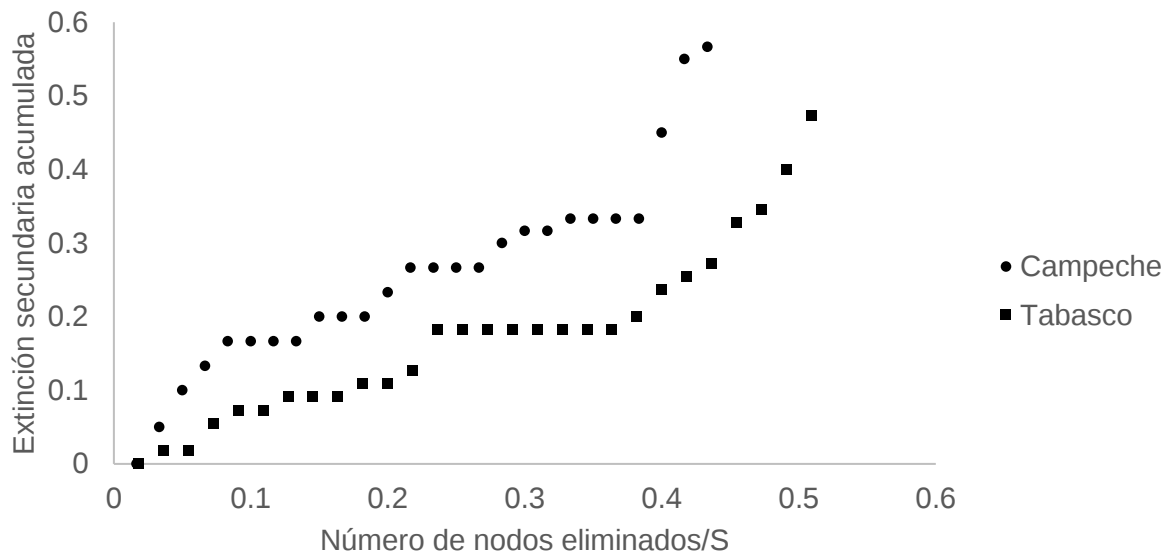


Figura 9. Curva de extinción secundaria acumulada resultante de la eliminación selectiva de nodos con el mayor valor de *out-degree* (D_{out}). Se muestran los valores de robustez (R) para ambas localidades, fracción de nodos eliminados para desconectar la red completamente.

7.5 ANÁLISIS DE MODULARIDAD

Se identificaron cuatro comunidades en Tabasco con el método “*fast greedy community finding*”, las cuales producen un valor óptimo de modularidad de $Q=0.14$, mientras que en Campeche se identificaron tres comunidades con un valor de $Q=0.17$ (Tabla 5). En Tabasco, la comunidad T4 es la más grande y contiene a la mayoría de los nodos importantes con base a los criterios de *IIC*, *K*, *KPP-1* y *KPP-2* descritos con anterioridad, en orden de tamaño e importancia le sigue la comunidad T1. En Campeche, la comunidad C3 es la más grande y contiene a los nodos depredadores más importantes. Sin embargo, los nodos presas de mayor importancia se encuentran en la comunidad C2 (Tabla 5).

Tabla 5. Comunidades identificadas en base al método “*fast greedy community finding*”. Valores óptimos de modularidad Q en Tabasco y Campeche. Los nodos señalados en gris son los de mayor importancia con base al índice de centralidad ponderado *IIC*, importancia topológica *K*, métodos de identificación de jugadores claves *KPP-1* y *KPP-2*.

Comunidades						
Tabasco ($Q=0.14$)				Campeche ($Q=0.17$)		
T1	T2	T3	T4	C1	C2	C3
McrAlga	D	ForE.Omn	FitPlanc	McrAlga	FitPlanc	D
Angios	PolE.Car	ForDtri	MicCrust	Poll.Omn	MicCrust	Angios
Poll.Car	Coral	ForHerv	MicPlanc	ForDtri	MicPlanc	Poll.Dtri
Poll.Dtri	CephD.Car	ForM.Omn	MerPlanc	GastE.Car1	MacPlanc	Poll.Omn2
BraD.Omn	DecD.Car	MkE.Omn	Amph1	GastE.Car2	MerPlanc	Amph2
GtsBraE.Car	StomE.Car	PecDE.Car6	Amph2	GastE.Her1	OphPlanc	BraDE.Omn
BraE.Herv	Atrd2E.Car	PecDE.Car7	BraGstE.Car	GastE.Her2	ForM.Omn	Isop
CarE.Omn	OctE.Omn	PecDI.Omn	Atrd1E.Car	GastE.Omn1	GastE.Det	CephD.Car
Bivl.Omn	PecD.Car	PecEI.Car	BraE.Omn	BivaE.Her	GastE.Omn2	DecD.Car
PecDE.Car4	PecE.Omn1		BraI.Car	Bival.Car	Bival.Omn	StomE.Car
PecDE.Omn	PecI.Car		BraI.Dtri	BraGstE.Car	BraD.Omn	BraE.Omn
PecDI.Car			PecD.Filtr	GastBraE.Car	Atrd1E.Car	BraI.Car
PecE.Car			PecD.Omn	MkE.Omn	OctE.Omn	PecD.Car
PecE.Omn2			PecDE.Car1	BraGastE.Herv	Bivl.Omn	PecD.Omn
PecEI.Omn			PecDE.Car2	CarE.Omn	PecDE.Car2	PecDE.Car1
			PecDE.Car3	Lang.Car	PecDE.Omn	PecDE.Car3
			PecDE.Car5		PecDI.Omn	PecDE.Car5
			PecPnc.Omn		PecE.Omn	PecDE.Car6
					PecPnc.Omn	PecDE.Car7



PecDE.Car8
PecDI.Car
PecE.Car
PecEI.Car
PecEI.Omn
PecI.Car

8 DISCUSIÓN

Composición taxonómica

Los organismos de la infauna viven en estrecha relación con el sedimento, en cambio, la epifauna se caracteriza por vivir sobre el sustrato y a excepción de los organismos sésiles, tienen mayor motilidad y menor dependencia del sustrato que la infauna. Esto pudiera estar influyendo en el hecho de que el mayor porcentaje de taxones exclusivos se encuentre en la infauna. En este sentido, los organismos con mayor motilidad y menor dependencia del tipo de sedimento, se van a encontrar con mayor frecuencia en ambas localidades, mientras que los organismos con menor motilidad y mayor dependencia del tipo de sedimento, se encontraran formando parte de la fauna exclusiva de cada zona. Al respecto, Montagna *et al.* (2002), encontraron que el gradiente de profundidad y tamaño de partícula influyen en la distribución de especies infaunales, donde los moluscos pueden llegar a representar hasta dos terceras partes de la fauna en zonas someras con mayor contenido de carbonatos. Lo anterior explica por qué se identificó un mayor número moluscos exclusivos en la zona de Campeche, con una plataforma menos profunda y mayor contenido de carbonatos de calcio (Salas-de León *et al.*, 2008).

Resolución y calidad del modelo topológico

La resolución con la que se definen los grupos funcionales es alta comparado con otros estudios en la misma zona. Las redes tróficas reportadas en la literatura para el área de estudio (Manickchand-Heileman *et al.*, 1998; Arreguin-Sanchez *et al.*, 2004; Zetina-Rejón *et al.*, 2015) tienen un mayor nivel de agrupamiento, así como una resolución inconsistente de diferentes tipos de taxones, donde los niveles tróficos bajos (generalmente invertebrados) están altamente agregados. Por ejemplo, Zetina-Rejón *et al.* (2015) definieron 33 grupos funcionales para la plataforma costera de Tabasco, de los cuales 63% fueron peces, 9% epifauna, 3% infauna, 3% zooplancton. Las diferencias en el nivel de agrupamiento de los estudios previos probablemente se deban a que utilizan modelos de balance de masas de tipo Ecopath, lo cual limita su capacidad resolutoria debido a la alta demanda de información. En relación a la importancia de mantener una resolución consistente en todos los niveles tróficos,

Dunne *et al.* (2004), recomiendan que para lograr una mayor calidad en la representación de tramas tróficas es necesario que cuente con un grado de resolución más equitativo entre todos los niveles tróficos. Aunque en este trabajo se logró mayor resolución de la infauna y epifauna que la obtenida en estudios previos, el zooplancton y el fitoplancton siguen manteniendo un alto grado de agregación. En la literatura se han realizado varios intentos de alcanzar una mayor resolución de estos grupos (Anderson, 2005; Litchman *et al.*, 2013). Sin embargo, aun cuando se logren grupos bien definidos, existen muy pocos trabajos que detallen las interacciones tróficas entre los diferentes grupos (Mitra *et al.*, 2014; D'Alelio *et al.*, 2016).

Porcentaje de omnivoría y su repercusión en la trama trófica

Varios autores han reportado con anterioridad, que la zona de estudio presenta un índice relativamente bajo de omnivoría (Manickchand-Heileman *et al.*, 1998; Arreguin-Sanchez *et al.*, 2004; Zetina-Rejón *et al.*, 2015), lo cual contrasta con el porcentaje de nodos omnívoros en el presente estudio. La explicación a esta diferencia radica en que los estudios previos emplean un índice de omnivoría (*SOI*), el cual es una medida de complejidad de la red. Este índice se define como la varianza de los niveles tróficos de los nodos presas de un consumidor, y aunque se ha visto que no es afectado por el grado de agregación, existen otros factores que si lo afectan como la diferencia en los niveles tróficos entre los nodos presas (Libralato, 2008). En cambio, el porcentaje de nodos omnívoros que se maneja en este trabajo, no es una medida de la red, sino que fue extraído de la bibliografía para cada especie. No obstante, Zetina-Rejón *et al.* (2015) señala que el valor de *SOI* encontrado para el área (0.3) se encuentra en el rango superior (0.023–0.363) reportado por Libralato (2008). Por otro lado, varios autores han encontrado que la presencia de organismos omnívoros es más frecuente en hábitats con niveles intermedios de productividad. Lo cual pudiera ser una explicación de por qué el porcentaje de omnivoría es similar en ambas localidades. En futuras investigaciones convendría enfocarse en la relación que existe entre la frecuencia de organismo omnívoros y las características del hábitat (disponibilidad de refugios, niveles de productividad, etc.).

Los estudios más recientes sobre el impacto de la omnivoría en la estabilidad del ecosistema indican que mientras las interacciones fuertes de omnivoría desestabilizan la red, las interacciones débiles proporcionan estabilidad al sistema (Wootton, 2017; Navia et al. 2019). Existen varios mecanismos por los cuales un mayor número de organismos omnívoros le confieren estabilidad al ecosistema. Primero, le proporciona flexibilidad a la especie de cambiar su dieta, de modo que le permite sobrevivir a periodos de poca disponibilidad de alimento, lo cual se refleja en una mayor resistencia del ecosistema ante perturbaciones (Diehl, 2003; Kratina *et al.*, 2010; France, 2012). Segundo, debido a que los omnívoros pueden alimentarse tanto del consumidor como del recurso, es probable que la omnivoría disminuya la fuerza de las cascadas tróficas (Duffy *et al.*, 2007), confiriéndole mayor estabilidad al ecosistema. Sin embargo, esta relación no siempre ocurre, sino que varios factores como la disponibilidad de refugios y niveles de productividad del hábitat influyen en dicha relación (Okun *et al.*, 2007; France, 2012).

Conectancia de las redes tróficas

La conectancia representa la fracción de todas las posibles interacciones tróficas en la red y constituye una medida de complejidad del sistema. Las redes de estudio tienen un valor intermedio (0.16 y 0.17), y se encuentran dentro del rango 0.03 a 0.3 reportado en la literatura para otras redes tróficas (Dunne *et al.*, 2004). Sin embargo, estos valores son menores que los reportados por otros autores en la misma área. Por ejemplo, Zetina-Rejón *et al.* (2015) reportaron un valor de conectancia de 0.36, mientras que Manickchand-Heileman *et al.* (1998) encontraron un valor menor (0.24) para la misma zona. Esta variación en la conectancia posiblemente se deba a diferencias en el grado de agregación y número de nodos. A la fecha, el estudio más completo sobre cómo la escala y el esfuerzo de muestreo repercuten en la estructura de la red fue realizado por Wood *et al.* (2015), los autores encontraron que la riqueza de especies (S) y de enlaces (L) aumentó en aproximadamente un orden de magnitud en las cinco escalas espaciales que emplearon, mientras que la conectividad (C) disminuyó en aproximadamente dos tercios. Con base a lo reportado en la literatura,

entonces se considera que la conectancia en ambas localidades (Tabasco y Campeche) es alta, acorde a la escala de estudio.

Organización estructural de mundo pequeño y distribución de grado.

La definición de la organización estructural de mundo pequeño (*MP*) ha sido controversial desde su inicio. Mientras que algunos autores han encontrado que las redes tróficas sí presentan esta organización de manera similar a como ocurre en otras redes (redes sociales, neuronales, comunicaciones, transporte, eléctricas, etc.) (Montoya & Solé, 2002; Gaichas & Francis, 2008; Bornatowski *et al.*, 2016; Navia *et al.*, 2016), otros autores contradicen este resultado (Camacho *et al.*, 2002; Dunne *et al.*, 2002b). En este contexto, Marina *et al.* (2018), desarrollaron e implementaron un método simple y riguroso para determinar si las redes tróficas presentan la topología *MP*. Este método es riguroso porque considera las propiedades estructurales de interés (es decir, longitud promedio, y coeficiente de agrupamiento) y prueba estadísticamente la probabilidad de presentar dicha topología, teniendo en cuenta la posición de los valores empíricos de las propiedades estructurales en el intervalo de confianza (99%) de las redes aleatorias equivalentes. Estos autores examinaron un total de 28 redes tróficas marinas, de las cuales sólo cinco presentaron la organización de mundo pequeño. Dichos resultados contradicen el paradigma imperante de que la esta organización estructural es común en redes tróficas marinas. Siguiendo la metodología descrita por Marina *et al.* (2018), nuestros resultados sugieren que la red de Tabasco presenta la organización estructural de mundo pequeño (poco común), mientras que Campeche no presenta dicha topología.

En general, las consecuencias del patrón estructural *MP* en las redes tróficas son de importancia para la vulnerabilidad de la red a posibles perturbaciones (Montoya & Solé, 2002). En este sentido, la longitud promedio corta que caracteriza a las redes con el patrón *MP* implica la propagación rápida de un impacto (*e.g.* invasión, fluctuación de las poblaciones, extinción local) por toda la red (Williams *et al.*, 2002). Sin embargo, en función del alto grado de agrupamiento, se sugiere que tendrán respuestas rápidas a las perturbaciones (Solé & Montoya, 2001). De manera contradictoria, las simulaciones de extinción en tres redes alimenticias marinas que muestran esta

topología presentaron resultados opuestos con respecto a la susceptibilidad a la pérdida de especies altamente conectadas (Gaichas & Francis, 2008; Bornatowski *et al.*, 2016; Navia *et al.*, 2016). No obstante, el método utilizado por estos autores para determinar el patrón estructural es de menos rigor que el empleado en el presente estudio. De hecho, Marina *et al.* (2018) aportaron evidencias de mayor rigor de que estas tres redes no presentan la topología de *MP*. En este contexto, se espera que la red de Tabasco presente una mayor resistencia a la eliminación selectiva de los nodos más conectados que la esperada para la red de Campeche, ya que presentó un patrón estructural de mundo pequeño. Estos resultados sugieren, que la localidad de Tabasco pudiera ser menos susceptible que Campeche a la extinción o disminución poblacional de especies.

Otro patrón estructural debatido en los estudios de topología de redes es la distribución de grado. Algunos investigadores señalan que las redes tróficas generalmente presentan una distribución de grado libre de escala (Camacho *et al.*, 2002; Montoya & Solé, 2002). Para ello, la distribución de las conexiones debe ajustarse a una distribución de tipo potencial, con un bajo número de nodos muy conectados y el resto de los nodos poco conectados. Este patrón implica que la red es susceptible a la eliminación de los nodos más conectados, mientras que la eliminación aleatoria de nodos no ocasionaría cambios significativos en la estructura (Albert *et al.*, 2000; Solé & Montoya, 2001). En contraste, Dunne *et al.* (2002a), sugieren que la distribución del grado no sigue un patrón universal, y atribuye los resultados obtenidos por Camacho *et al.* (2002) y Montoya & Solé (2002) a una baja resolución en sus datos. En este contexto, Dunne *et al.* (2002a) señalan que las redes con distribuciones de grado más homogéneas son más robustas a la eliminación de nodos muy conectados en comparación con redes que tengan distribuciones más heterogéneas. Bajo este supuesto, las redes estudiadas en el presente trabajo no presentan una distribución de grado libre de escala, en cambio se caracterizan por presentar una distribución más homogénea, por lo que se espera que las redes de Tabasco y Campeche, en general, no serán susceptibles a la eliminación de los nodos más conectados.

Tipo de control ecosistémico

Una de las bondades del índice de importancia topológica es que permite sugerir que tipo de control ecosistémico predomina en la red trófica. En este sentido, el tipo de control *bottom-up* (*BU*), se refiere a que la estructura de la red trófica está regulada por la entrada de nutrientes al sistema, donde los productores primarios y el detrito tienen una mayor importancia. En cambio, el tipo de control *top-down* (*TD*), no está tan influenciado por la entrada de nutrientes al sistema, sino que la depredación tiene un mayor efecto en la estructura del sistema, donde la importancia topológica está desplazada hacia los depredadores tope (Field *et al.*, 2006) .

Otro aspecto interesante es que el tipo de control puede tener implicaciones en la estabilidad del ecosistema. Por ejemplo, si la importancia topológica está desplazada hacia los componentes de bajo nivel trófico, el sistema es más susceptible a perturbaciones que involucren a estos componentes, el clásico ejemplo son la contaminación por escorrentías que traen aparejados procesos de eutrofización con alteraciones en la estructura y función del ecosistema (Littler *et al.*, 2006). Mientras que, los ecosistemas donde la importancia se desplaza hacia los depredadores tope, son más susceptibles a perturbaciones como la sobrepesca de nivel tróficos altos, con efectos en la simplificación de las redes y altos decrecimientos en productividad y biomasa (Jackson *et al.*, 2001; Martell *et al.*, 2002; Frank *et al.*, 2007; Foley, 2013). Siguiendo esta línea de pensamiento, un sistema donde la importancia topológica no se desplace hacia la base o hacia el tope de la trama trófica, debería ser más robusto.

Los estudios de dinámica de ecosistema tradicionalmente abordaban estos fenómenos de manera aislada, sin embargo, la tendencia actual es que ambos tipos de control actúan simultáneamente en el ecosistema (Frank *et al.*, 2007). De hecho, existen evidencias que este fenómeno dinámico varía espacial y temporalmente. Menge (2000), refiere que los controles de tipo *BU* son característicos de zonas intermareales, ambientes de agua dulce y estuarinos, los cuales presentan un marcado estrés ambiental; mientras que el control de tipo *TD* es más referido en ambientes de mayor estabilidad como los arrecifes de coral. Nuestros resultados sugieren que el tipo de control que predomina en Campeche es de tipo *top-down*, con una importante

influencia de nodos de peces con niveles trófico elevados, mientras que en Tabasco el control parece ser mixto, donde el control del ecosistema es gobernado principalmente en los nodos de fitoplancton, detrito y algunos peces depredadores de niveles tróficos altos. Por lo que, en función del tipo de control, se esperaría que la red de Campeche fuese más susceptible que la red de Tabasco, sobre todo a la eliminación de nodos topes con valores de grado elevado. Esta sugerencia apoya los resultados anteriores, donde la red Tabasco parece ser más robusta atendiendo a las características de mundo pequeño y distribución de grado que no sigue el patrón libre de escala. Además, teniendo en cuenta que Tabasco tiene mayor influencia de ríos y que Campeche presenta sedimentos carbonatados, estos resultados apoyan las referencias de Menge (2000) y constituyen una evidencia de como las características del hábitat influyen en la estructura y función de las tramas tróficas.

Índices centralidad y conjunto de jugadores claves

Se decidió seguir la metodología propuesta por Olmo (2017), para integrar en un solo índice la importancia de centralidad y el grado de cada nodo. Sin embargo, se sugiere utilizar este índice en conjunto con los valores de los índices de intermediación cercanía y grado, ya que la integración en un solo índice podría enmascarar alguna información valiosa referente a cada índice por separado. Por ejemplo, dentro de los diez valores más altos de *IIC* no aparece el detrito, sin embargo, si analizamos el índice de grado por separado, podemos constatar que para Tabasco el detrito ocupa el sexto lugar en orden de importancia. Esto se debe a que un alto número de nodos (33 de 55 nodos) consumen detrito, pero al encontrarse en la base de red, el detrito no es un intermediario importante, por lo que queda excluido al analizar los tres índices de manera integrada. En general, la importancia posicional de los nodos cambia ligeramente entre zonas, y esto se debe a que aun cuando son los mismos nodos, estos no están integrados por las mismas especies en ambas localidades, ni interaccionan de igual manera con el resto de la red. Es por ello que, si se quisieran establecer planes de manejo para la zona de estudio, se recomienda analizar por separado ambas localidades, ya que los grupos funcionales no desempeñan la misma función en toda la zona y su importancia en la velocidad y magnitud de dispersión de los efectos dependerán de la localidad en que se encuentren. Sería interesante, para

futuras investigaciones, relacionar la variación de los índices de centralidad con un gradiente ambiental en una escala mayor, esto permitiría conocer con más detalle cómo cambia la importancia de un mismo grupo funcional en un gradiente ambiental.

En cuanto a la distribución de frecuencia de los índices de grado, intermediación y cercanía, los resultados sugieren que Tabasco y Campeche comparten una distribución similar del grado e intermediación, esto probablemente se deba a la proximidad de ambas zonas y al número de especies que comparten (sobre todo las especies de mayor motilidad). Sin embargo, este patrón no se mantuvo con el índice de cercanía, lo que implica que ambas zonas difieren en cuanto a la velocidad con que se dispersan los efectos en la red. El hecho de que Tabasco presente mayores frecuencias de valores de cercanías más cortos, implica que todos los nodos están más cercanos entre sí y probablemente repercuta en que la longitud promedio en Tabasco (1.58) sea menor que en Campeche (1.66), lo cual en última instancia determinó que Tabasco tuviese una organización estructural de mundo pequeño a diferencia de Campeche.

Aunque no existen reportes para la zona donde hayan empleado la metodología de identificación de jugadores claves, comparado con estudios realizados en otras áreas (Jordán *et al.*, 2006; Navia, 2013), en este trabajo se necesitó eliminar un mayor número de nodo para alcanzar un valor de fragmentación similar. Es decir, las redes de Tabasco y Campeche presentaron mayor resistencia a la fragmentación que el observado en otros trabajos. En cuanto a la identidad de estos nodos, resalta que para Tabasco y Campeche se mantuvieron tres nodos del zooplancton que resultan claves en el mantenimiento de la integridad de la red. El papel clave del zooplancton pudiera sugerir que toda la zona de estudio presenta valores altos de productividad primaria, lo anterior ya ha sido reportado previamente por Zetina-Rejón *et al.* (2015). La alta productividad primaria se le atribuye a la presencia en la zona del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta, el cual destaca por ser una de las cuencas hidrográficas más importantes de Norte América (Salas-de León *et al.*, 2008).

La identidad del resto de los nodos claves difiere entre localidad; para Tabasco estos nodos constituyen anfípodos de la infauna y un GF de peces carnívoros demersales,

mientras que en Campeche el grupo de foraminífero resulta clave en conjunto con dos GFs de peces demersales. Esta diferencia pudiera estar relacionada al tipo de sedimento y al patrón de profundidades. Mientras que, en Tabasco, el sedimento es de origen terrígeno con una plataforma profunda, Campeche presenta sedimentos de origen biogénico y una plataforma somera. En función de estas diferencias pudiera ser que los anfípodos sean más importantes (en relación a mantener toda la red con menor grado de fragmentación) en sedimentos de origen blando, mientras que los foraminíferos tengan un papel más importante en sedimentos con un tamaño de partícula más grande. En última instancia sería recomendable tener información de las características físico-químicas en algunos puntos representativos de cada localidad.

En cuanto al criterio de selección KPP-2, el detrito es el nodo que alcanza un mayor número de nodos diferentes en el menor número de pasos posibles. Esto implicaría que una alteración en este nodo se dispersaría en el 100% de la red en tan solo dos pasos (número de intermediarios). Sin embargo, solo hace referencia a la velocidad de dispersión de los efectos por toda la red, pero no a la magnitud de los efectos que pudiera ocasionar. Teniendo en cuenta que en este trabajo no se conoce la magnitud de las interacciones, no se puede predecir con certidumbre cuál sería la magnitud de los efectos de una perturbación en el detrito. No obstante, considerando el bajo porcentaje de organismos exclusivamente detritívoros, se podría sugerir solo una pequeña proporción de la red se vería comprometida si ocurriera un cambio en la proporción de detrito.

Análisis de extinción secundaria y de modularidad

El análisis de extinción secundaria concuerda con los resultados discutidos con anterioridad. El hecho de que Tabasco presente una mayor resistencia a la eliminación selectiva de los nodos más conectados, reafirma las sugerencias de que la organización estructural de mundo pequeño, la distribución de grado, el tipo de control mixto y el porcentaje relativamente alto de omnivoría, son aspectos de la estructura que favorecen la resistencia de la trama trófica a la pérdida de nodos. Esto implica que, el mantenimiento de estas características estructurales debería ser tomado en consideración a la hora de realizar planes de manejo de los recursos de la zona.

Algunos autores han demostrado que la robustez de las redes topológicas aumenta significativamente con el incremento de la conectancia (Dunne *et al.*, 2002b), concluyen que el incremento de la conectancia retrasa el punto a partir del cual las redes se vuelven vulnerables a la eliminación de nodos. Sin embargo, en este trabajo las redes presentan conectividades similares pero los valores de robustez difieren considerablemente. Los resultados de este trabajo implican que la robustez no depende solo de la conectancia de la red, sino que existen otros factores estructurales de la red que pueden conferirle estabilidad a la red. En este sentido, se sugiere que, la organización estructural de mundo pequeño, el tipo de control ecosistémico y el grado de omnivoría, podrían ser algunas de los rasgos estructurales que confieren estabilidad a la red. No obstante, los resultados no son suficientes para conocer si esta sugerencia es universal. Son necesarias futuras investigaciones en un mayor número de redes tróficas que tengan conectancias similares, pero difieran en las propiedades estructurales señaladas, a fin de demostrar que nuestros resultados son generales.

El análisis de modularidad permitió identificar las comunidades o subredes presentes en ambas localidades. Estas pequeñas comunidades pueden funcionar de manera relativamente aislada, lo cual implica que en caso de alguna perturbación en la zona de estudio (e.g. derramamiento de petróleo), se podrá predecir de manera rápida cuáles serán los componentes más afectados. En general, el valor de modularidad obtenido es ligeramente inferior al reportado por Zetina-Rejón *et al.* (2015) en la misma zona de estudio. No obstante, debería tomarse en consideración que el grado de agregación de la red descrita con anterioridad pudiera estar sobreestimando el valor real de modularidad. En la misma publicación, los investigadores detectaron tres compartimentos, lo cual se encuentra en el rango de número de compartimentos reportado por Stouffer & Bascompte (2011).

9 CONCLUSIONES

La presente investigación representa uno de los primeros estudios sobre modelación topológica de tramas tróficas en el suroeste del Golfo de México con una elevada resolución de los grupos de invertebrados de la epifauna y la infauna. Lo anterior permitió detectar diferencias estructurales entre ambos ecosistemas analizados que probablemente sean un reflejo de las diferencias fisiográficas y sedimentológicas en el suroeste del Golfo de México.

Los índices topológicos permitieron describir las propiedades estructurales de las tramas tróficas de Tabasco y Campeche. Ambas estructuras no presentaron diferencias evidentes en algunas propiedades como: complejidad (conectancia directa y grado de omnivoría), proporción de estrategias alimentarias, riqueza (número de nodos), capacidad de dispersión de los efectos (distribución de frecuencias del índice de intermediación). Mientras que otras propiedades si resultaron ser diferentes en ambas tramas tróficas como: velocidad de dispersión de los efectos (distribución de frecuencias del índice de cercanía y longitud promedio), capacidad de resistir a la pérdida de especies (robustez a la eliminación de nodos), tipo de control ecosistémico y patrón general de organización estructural (mundo pequeño).

Se sugiere que los grupos funcionales presentes en el área de estudio desempeñan funciones diferentes en dependencia de su ubicación. Esto es, aun cuando un grupo funcional (GF) esté presente en dos lugares diferentes, no garantiza que desempeñen la misma función, ya que las características del hábitat y la forma en que interactúe con otros grupos funcionales podrían influir en el papel que va a desempeñar.

Por otro lado, se identificaron varias comunidades en toda el área de estudio que interactúan más entre sí que con el resto de la trama trófica. Este resultado adquiere relevancias en el manejo de recursos marinos, ya que permitirá predecir que grupos de especies serían afectados de manera más rápida ante una posible perturbación en alguno de los componentes del sistema. Además, fueron identificados los elementos claves en el mantenimiento de la estructura y por consiguiente el funcionamiento del ecosistema.

10 LITERATURA CITADA

- Albert, R. & A.-L. Barabási. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics* 74: 47–97.
- Albert, R., H. Jeong & A.-L. Barabási. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378–382.
- Anderson, T.R. 2005. Plankton functional type modelling: running before we can walk? *Journal of Plankton Research* 27: 1073–1081.
- De Angelis, D.L. 1975. Stability and Connectance in Food Web Models. *Ecology* 56: 238–243.
- Antoine, J. 1972. Structure of the Gulf of Mexico. In R. Rezak & V. J. Henry [eds.], *Oceanographic studies: Contributions on the geological and geophysical oceanography of the Gulf of Mexico*, 303 p. Texas A&M University Gulf Publishing Company, Houston.
- Armstrong-Altrin, J.S., M.L. Machain-Castillo, L. Rosales-Hoz, A. Carranza-Edwards, J.-A. Sanchez-Cabeza & A.C. Ruíz-Fernández. 2015. Provenance and depositional history of continental slope sediments in the Southwestern Gulf of Mexico unraveled by geochemical analysis. *Continental Shelf Research* 95: 15–26.
- Arreguín-Sánchez, F., P. del Monte-Luna, J.G. Díaz-Urbe, M. Gorostieta, E.A. Chávez & R. Ronzón-Rodríguez. 2007. Trophic model for the ecosystem of La Paz Bay, Southern Baja California Peninsula, Mexico. In F. Le Quesne, W.J. Arreguín-Sánchez & S. J. Heymans [eds.], *INCOFISH ecosystem models: transiting from Ecopath to Ecospace*, 134–160. Fisheries Centre, University of British Columbia.
- Arreguín-Sánchez, F., P. del Monte Luna, M.J. Zetina-Rejón, A. Tripp-Valdez, M.O. Albañez-Lucero & T. Mónica Ruiz-Barreiro. 2017. Building an ecosystems-type fisheries management approach for the Campeche Bank, subarea in the Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. *Environmental Development* 22: 143–149.
- Arreguin-Sanchez, F., M. Zetina-Rejón, S. Manickchand-Heileman, M. Ramírez-

- Rodríguez & L. Vidal. 2004. Simulated response to harvesting strategies in an exploited ecosystem in the southwestern Gulf of Mexico. *Ecological Modelling* 172: 421–432.
- Ayala-Pérez, L.A., L. Amado, G.J. Terán-González, D. Flores-Hernández, J. Ramos-Miranda & A. Sosa-López. 2012. Variabilidad espacial y temporal de la abundancia y diversidad de la comunidad de peces en la costa de Campeche, México. *Latin American Journal of Aquatic Research* 40: 63–78.
- Baiser, B., R. Elhesha & T. Kahveci. 2015. Motifs in the assembly of food web networks. *Oikos* 125: 480–491.
- Baiser, B., N.J. Gotelli, H.L. Buckley, T.E. Miller & A.M. Ellison. 2011. Geographic variation in network structure of a nearctic aquatic food web. *Global Ecology and Biogeography* 21: 579–591.
- Borgatti, S.P. 2003a. Dynamic social network modeling and analysis: workshop summary and papers. In R. Breiger, K. Carley & P. Pattison [eds.], *The key player problem*, 241–252. Committee on Human Factors, the National Academies Press, Washington DC, 381 p.
- Borgatti, S.P. 2003b. Key Player Software 1.1. *Analytic Technologies*.
- Borgatti, S.P., M. Everett & L.C. Freeman. 2002. Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis. *Harvard, MA: Analytic Technologies*.
- Bornatowski, H., R. Barreto, A.F. Navia & A.F. de Amorim. 2016. Topological redundancy and ‘small-world’ patterns in a food web in a subtropical ecosystem of Brazil. *Marine Ecology* 38: 1–7.
- Botello, A. V., J. Rendón von Osten, G. Gold-Bouchot & C. Agraz-Hernández. 2005. Golfo de México, contaminación e impacto ambiental: Diagnóstico y Tendencias. Centro EPOMEX. Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. 696 p.
- Braga, R.R., H. Bornatowski & J.R.S. Vitule. 2012. Feeding ecology of fishes: An overview of worldwide publications. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 915–929.

- Britton, J.C. & B. Morton. 1989. Shore ecology of the Gulf of Mexico. University of Texas Press. 396p.
- Brooks, R.A., C.N. Purdy, S.S. Bell & K.J. Sulak. 2006. The benthic community of the eastern US continental shelf: A literature synopsis of benthic faunal resources. *Continental Shelf Research* 26: 804–818.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research* 33: 261–304.
- Camacho, J., R. Guimerà & L.A. Nunes Amaral. 2002. Robust patterns in food web structure. *Physical Review Letters* 88: 228102.
- Cirtwill, A.R., D.B. Stouffer & T.N. Romanuk. 2015. Latitudinal gradients in biotic niche breadth vary across ecosystem types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 1471–2954.
- CONAGUA. 2016. Precipitación a nivel nacional y por entidad federativa. En: Resúmenes mensuales de temperaturas y lluvias. Disponible : <https://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>.
- CONAPESCA. 2017. Anuario estadístico de acuacultura y pesca. Mazatlán.
- Cruz-Escalona, V.H., M. V Morales-Zárate, A.F. Navia, J.M. Rguez-Baron & P. del Monte-Luna. 2013. Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur , México Functional analysis of the food web of Bahia Magdalena , Baja California Sur , Mexico. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41: 519–544.
- Csárdi, G. & T. Nepusz. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal. Complex Systems*.1695 p.
- D'Alelio, D., S. Libralato, T. Wyatt & M. Ribera d'Alcalà. 2016. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. *Scientific Reports* 6: 21806.
- Dehmer, M., A. Mowshowitz & F. Emmert-Streib. 2013. Advances in network

- complexity. Wiley-Blackwell, Hoboken, New Jersey . 308 p.
- Diehl, S. 2003. The evolution and maintenance of omnivory: dynamic constraints and the role of food quality. *Ecology* 84: 2557–2567.
- Duffy, J.E., B.J. Cardinale, K.E. France, P.B. McIntyre, E. Thébault & M. Loreau. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522–538.
- Dunne, J.A., U. Brose, R. Williams & N. Martínez. 2005. Modeling food-web dynamics: complexity-stability implications. *In* A. Belgrano, U. M. Scharler, J. Dunne & R. E. Ulanowicz [eds.], *Aquatic food webs: an ecosystem approach*, 117–129. Oxford University Press, New York.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002a. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increase with connectance. *Ecology Letters* 5: 558–567.
- Dunne, J.A., R.J.J. Williams & N.D. Martinez. 2002b. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *In* *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99(20):, 12917–12922.
- Dunne, J.A.J.J.A., R.J.R.R.J. Williams & N.D.N. Martinez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 273: 291–302.
- Escobar-Briones, E.G. & L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research* 17: 585–604.
- Espinoza-Tenorio, A., M. Wolff & I. Espejel. 2011. Are ecosystem models an improvement on single-species models for fisheries management? The case of Upper Gulf of California, Mexico. *In* H. C. Dupont [ed.], *Environmental management systems: Systems, sustainability & current issues*, 269–280. Nova Science Publishers, Inc., Hauppauge, Nueva York.
- Field, J.C., R.C. Francis & K. Aydin. 2006. Top-down modeling and bottom-up dynamics: Linking a fisheries-based ecosystem model with climate hypotheses in the Northern California Current. *Progress in Oceanography* 68: 238–270.

- Foley, C.M.R. 2013. Management implications of fishing up, down, or through the marine food web. *Marine Policy* 37: 176–182.
- France, R.L. 2012. Omnivory, vertical food-web structure and system productivity: stable isotope analysis of freshwater planktonic food webs. *Freshwater Biology* 57: 787–794.
- Frank, K.T., B. Petrie & N.L. Shackell. 2007. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 236–242.
- Gaichas, S.K.S. & R.R.C. Francis. 2008. Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 1965–1982.
- García-Pech, J. 2016. Modelación trófica y flujos de energía del ecosistema costero de Seybaplaya, Campeche. El Colegio de la Frontera Sur.
- Gardner, M.R. & W.R. Ashby. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: Critical values for stability. *Nature* 228: 784–784.
- Gilbert, A.J. 2009. Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators* 9: 72–80.
- Halpern, B.S., K.A. Selkoe, F. Micheli & C. V. Kappel. 2007. Evaluating and Ranking the Vulnerability of Global Marine Ecosystems to Anthropogenic Threats. *Conservation Biology* 21: 1301–1315.
- Hattab, T., F. Leprieur, F. Ben Rais Lasram, D. Gravel, F. Le Loc'h & C. Albouy. 2016. Forecasting fine-scale changes in the food-web structure of coastal marine communities under climate change. *Ecography* 39: 1227–1237.
- Hernández-Arana, H.A., A.A. Rowden, M.J. Attrill, R.M. Warwick & G. Gold-Bouchot. 2003. Large-scale environmental influences on the benthic macroinfauna of the southern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 825–841.
- Jackson, J.B., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B.

- Lange, H.S. Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner & R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science (New York, N.Y.)* 293: 629–37.
- Jordán, F. 2005. Topological Key Players In Communities: The Network Perspective. *WIT Transactions on Ecology and the Environment* 81: 87–97.
- Jordán, F. 2001. Trophic fields. *Community Ecology* 2: 181–185.
- Jordán, F., W. Liu & A. Davis. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535–546.
- Jordán, F., A. Takács-Sánta & I. Molnár. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos* 86: 453–462.
- Kortsch, S., R. Primicerio, M. Aschan, S. Lind, A. V. Dolgov & B. Planque. 2018. Food-web structure varies along environmental gradients in a high-latitude marine ecosystem. *Ecography* 41: 1–14.
- Kratina, P., E. Hammill & B.R. Anholt. 2010. Stronger inducible defences enhance persistence of intraguild prey. *Journal of Animal Ecology* 79: 993–999.
- Libralato, S. 2008. System Omnivory Index. In S. E. Jørgensen & B. D. Fath [eds.], *Encyclopedia of Ecology*, 3472–3477. Elsevier, Oxford, U.K.
- Libralato, S., V. Christensen & D. Pauly. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195: 153–171.
- Licea, S., M.E. Zamudio, R. Luna & J. Soto. 2004. Free-living dinoflagellates in the southern Gulf of Mexico: Report of data (1979-2002). *Phycological Research* 52: 419–428.
- Litchman, E., M.D. Ohman & T. Kiørboe. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research* 35: 473–484.
- Little, M.M., D.S. Little & B.L. Brooks. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 5: 565–585.
- López-Jiménez, L.N., A. González-Solis & D. Torruco. 2014. Peces bentónicos y

- demersales de la Sonda de Campeche: sur del Golfo de México. *Biodiversitas* 113: 12–16.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533.
- Macías-Zamora, J. V., J.A. Villaescusa-Celaya, A. Muñoz-Barbosa & G. Gold-Bouchot. 1999. Trace metals in sediment cores from the Campeche shelf, Gulf of Mexico. *Environmental Pollution* 104: 69–77.
- Manickchand-Heileman, S., L.A. Soto & E. Escobar. 1998. A preliminary trophic model of the continental shelf, south-western Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 885–899.
- Marina, T.I., L.A. Saravia, G. Cordone, V. Salinas, S.R. Doyle & F.R. Momo. 2018. Architecture of marine food webs: To be or not be a ‘small-world.’ *PLOS ONE* 13 (5): e0198217.
- Martell, S., A. Beattie, C. Walters, T. Nayarit & R. Brieze. 2002. Simulating fisheries management strategies in the Strait of Georgia ecosystem using Ecopath and Ecosim. *In* T. Pitcher & K. Cochrane [eds.], *The Use of Ecosystem Models to Investigate Multispecies Management Strategies for Capture Fisheries*, 16–23. Fisheries Centre Research Reports 10 (2), 16-23.
- Martinez, N.D. 1992. Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist* 139: 1208–1218.
- Martinez, N.D. 1993. Effect of Scale on Food Web Structure. *Science* 260: 242–243.
- Martinez, N.D. 1994. Scale-Dependent Constraints on Food-Web Structure. *The American Naturalist* 144: 935–953.
- May, R. 1973. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413–414.
- Memmott, J., D. Alonso, E.L. Berlow, A. Dobson, J.A. Dunne, R. Solé & J. Weitz. 2005. Biodiversity loss and ecological network structure. *In* M. Pascual & J. A. Dunne [eds.], *Ecological networks: Linking structure to dynamics in food webs*, 325–347.

Oxford University Press., Santa Fe, USA.

- Menge, B.A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 257–289.
- Mitra, A., C. Castellani, W.C. Gentleman, S.H. Jónasdóttir, K.J. Flynn, A. Bode, C. Halsband, P. Kuhn, P. Licandro, M.D. Agersted, A. Calbet, P.K. Lindeque, R. Koppelman, E.F. Møller, A. Gislason, T.G. Nielsen & M. St. John. 2014. Bridging the gap between marine biogeochemical and fisheries sciences; configuring the zooplankton link. *Progress in Oceanography* 129: 176–199.
- Montagna, P.A., S.C. Jarvis & M.C. Kennicutt. 2002. Distinguishing between contaminant and reef effects on meiofauna near offshore hydrocarbon platforms in the Gulf of Mexico. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1584–1592.
- Montoya, J.M., S.L. Pimm & R. V. Solé. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259–264.
- Montoya, J.M. & R. V. Solé. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* 214: 405–412.
- Morris, R.J., F.H. Sinclair & C.J. Burwell. 2015. Food web structure changes with elevation but not rainforest stratum. *Ecography* 38: 792–802.
- Navia, A.F. 2013. Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S. México. 189 p.
- Navia, A.F.A., V.H.V. Cruz-Escalona, A. Giraldo & A. Barausse. 2016. The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecological Modelling* 328: 23–33.
- Newman, M.E. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Review* 45: 167–256.

- Newman, M.E.J. & M. Girvan. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* 69: 026113.
- Okun, N., J. Brasil, J.L. Attayde & I. Costa. 2007. Omnivory does not prevent trophic cascades in pelagic food webs. *Freshwater Biology* 53: 129–138.
- Olmo, R. 2017. Importancia topológica de especies carismáticas y comerciales en una red trófica del Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S. México. 74 p.
- Paine, R.T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100: 65–75.
- Poisot, T., E. Canard, D. Mouillot, N. Mouquet & D. Gravel. 2012. The dissimilarity of species interaction networks F. Jordan [ed.], *Ecology Letters* 15: 1353–1361.
- Poisot, T., D.B. Stouffer & D. Gravel. 2014. Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos* 124: 243–251.
- R-Core-Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <https://www.r-project.org/>.
- Ruiz, T., A.R. Vázquez & A. Gracia. 2013. Asociaciones de megacrústáceos epibentónicos en la Sonda de Campeche, golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 280–290.
- Salas-de-León, D.A., M.A. Monreal-Gómez, M. Signoret & J. Aldeco. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 109: C05012.
- Salas-de León, D.A., M.A. Monreal-Gómez, M.A. Díaz-Flores, D. Salas-Monreal, H. Velasco-Mendoza, M.L. Riverón-Enzástiga & G. Ortiz-Zamora. 2008. Role of near-bottom currents in the distribution of sediments within the southern Bay of Campeche, Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research* 246: 1487–1494.

- Sánchez-Gil, P., A. Yáñez-Arancibia & F. Amezcua-Linares. 1980. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (verano 1978). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 8: 209–240.
- Sanders, H.L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay III: The structure of the soft-bottom community. *Limnology and Oceanography* 5: 138–153.
- Solé, R. V. & J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268: 2039–2045.
- Soto, L.A. & E. Escobar-Briones. 1955. Coupling mechanisms related to benthic production in the SW Gulf of Mexico. *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters* 233–242.
- Stouffer, D.B. & J. Bascompte. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 3648–52.
- Trojelsgaard, K., P. Jordano, D.W. Carstensen & J.M. Olesen. 2015. Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 1471–2954.
- Villéger, S., J.R. Miranda, D.F. Hernández & D. Mouillot. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.
- Wasserman, S. & K. Faust. 1994. Social network analysis: methods and applications. Cambridge University Press, New York, NY. 857 p.
- Williams, R., E. Berlow, J. Dunne, A. Barabási & N. Martinez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 12913–12916.
- Wood, S.A., R. Russell, D. Hanson, R.J. Williams & J.A. Dunne. 2015. Effects of spatial scale of sampling on food web structure. *Ecology and Evolution* 5: 3769–3782.

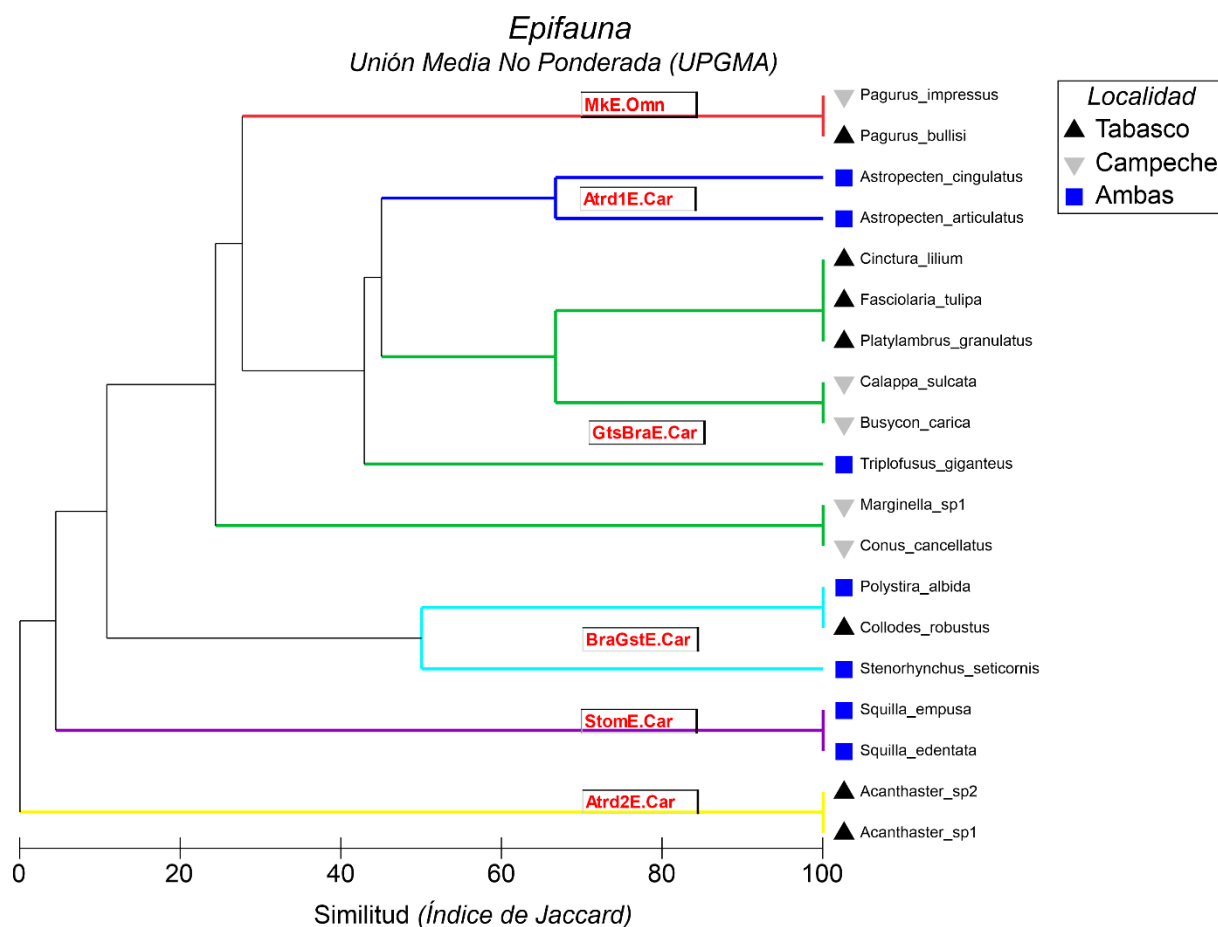
- Wootton, K.L. 2017. Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology* 62: 821–832.
- Worm, B. & J.E. Duffy. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 628–632.
- Zavala-Hidalgo, J., A. Gallegos-García, B. Martínez-López, S.L. Morey & J.J. O'Brien. 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics* 56: 333–338.
- Zavala-Hidalgo, J., S.L. Monroy & J.J. O'Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research* 108: 3389.
- Zavala-Hidalgo, J., R. Romero-Centeno, A. Mateos-Jasso & S.L. Morey. 2014. The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years? *Atmósfera* 27: 317–334.
- Zetina-Rejón, M.J., E. Cabrera-Neri, G.A. López-Ibarra, N.E. Arcos-Huitrón & V. Christensen. 2015. Trophic modeling of the continental shelf ecosystem outside of Tabasco, Mexico: A network and modularity analysis. *Ecological Modelling* 313: 314–324.
- Zetina-Rejón, M.J.M., F. Arreguín-Sánchez, E.A. Chávez, F. Arreguín-Sánchez & E.C. Modelling. 2004. Exploration of harvesting strategies for the management of a Mexican coastal lagoon fishery. *Ecological Modelling* 172: 361–372.

11 ANEXOS

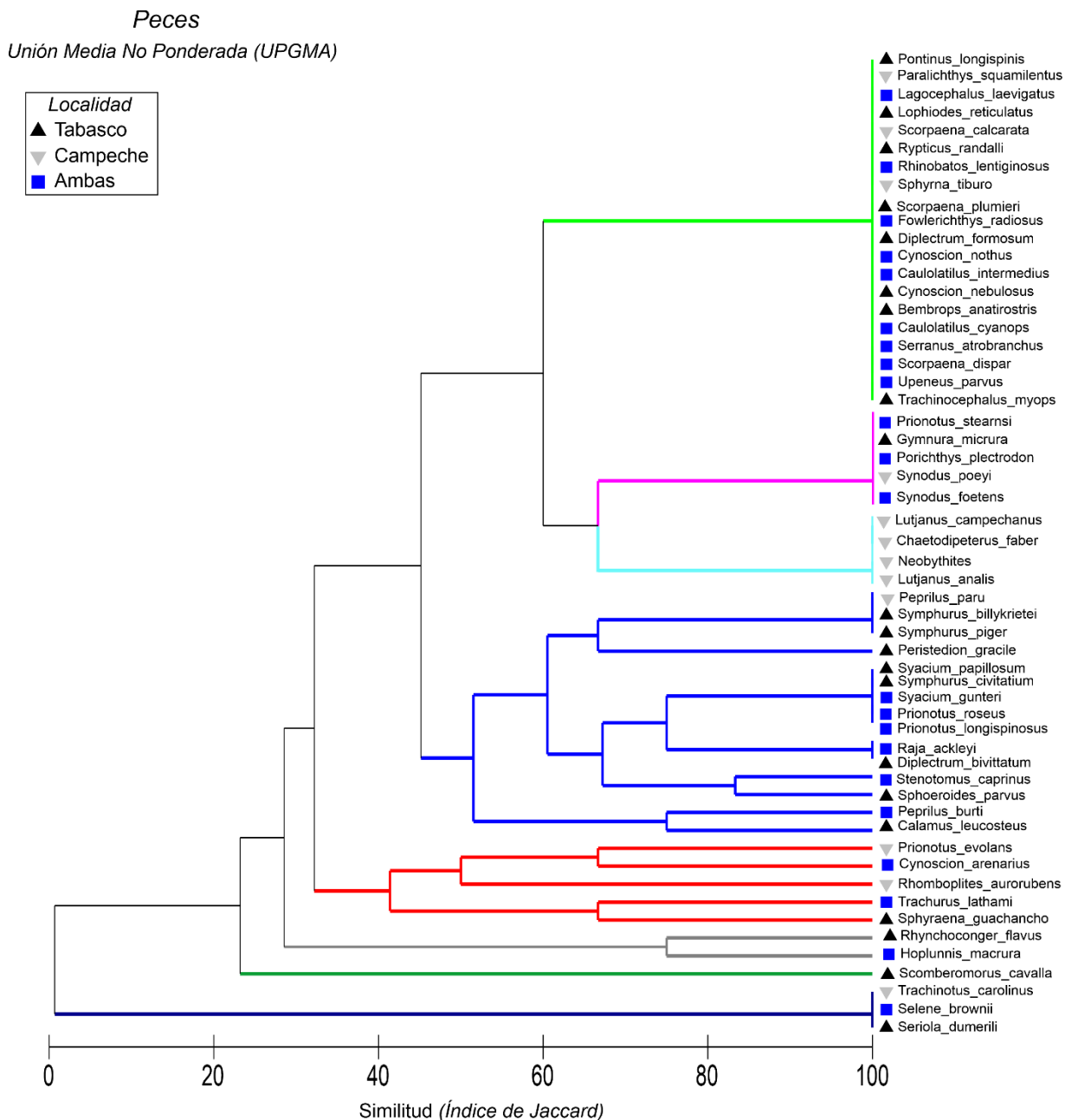
Anexo I. Variables utilizadas para definir los grupos funcionales de las localidades Tabasco y Campeche

Variable	Categorías	
Taxocenosis (TX)	Fitoplancton Zooplancton Infauna	Epifauna Peces
Taxocenosis de las presas (TXP)	Demersal Infauna Epifauna Meiofauna	Demersal-Epifauna Demersal-Infauna Demersal-Plancton Infauna-Epifauna
Estrategia alimentaria (EA)	Carnívoro Herbívoro Autótrofo	Detritívoro Omnívoro
Forma de alimentación (FA)	Carroñero Colector	Ramoneador Filtrador
Tipo de Presa (TP)	Bacterias Detritus Fitoplancton Zooplancton Foraminíferos Algas Porífero Cnidaria Anélidos Micromoluscos	Bivalvos Gasterópodos Cefalópodos Microcrustáceos Crustáceos Equinodermos Tunicado Larvas de peces Peces Carroña

Anexo II (A) Dendograma con las especies carnívoras-colectoras de la epifauna. Los distintos colores señalan los nuevos subgrupos formados. Se utilizó UPGMA como método de agrupamiento y el índice de Jaccard para evaluar la similitud. Las especies se muestran etiquetadas según su localidad, Ambas (aparecen en ambas localidades), Tabasco (son exclusivas de Tabasco) y Campeche (exclusivas de Campeche). Se utilizó el paquete estadístico Primer 6.1.



Anexo II (B). Dendrograma con los peces carnívoros-colectoras que se alimentan de organismos demersales y de la epifauna. Los distintos colores señalan los nuevos subgrupos formados. Se utilizó UPGMA como método de agrupamiento y el índice de Jaccard para evaluar la similitud. Las especies se muestran etiquetadas según su localidad. Se utilizó el paquete estadístico Primer 6.1.



Anexo III (A). Códigos utilizados para identificar los nodos en los modelos topológicos.

Código	Nombre	Código	Nombre
<i>D</i>	Detrito	<i>StomE.Car</i>	Estomatópodos carnívoros
<i>FitPlanc</i>	Fitoplancton	<i>BraGstE.Car</i>	Braquiuros y gasterópodos carnívoros
<i>McrAlga</i>	Macroalgas	<i>Atrd1E.Car</i>	Asteroideos carnívoros
<i>Angios</i>	Angiospermas	<i>Atrd2E.Car</i>	Asteroideos carnívoros
<i>MicCrust</i>	Microcrustáceos del plancton	<i>GastBraE.Car</i>	Gasterópodos carnívoros
<i>MicPlanc</i>	Microplancton	<i>MkE.Omn</i>	Paguroideos
<i>MacPlanc</i>	Macroplancton	<i>BraGastE.Herv</i>	Braquiuros herbívoros
<i>MerPlanc</i>	Meroplancton	<i>BraE.Omn</i>	Braquiuros omnívoros
<i>OphPlanc</i>	Ofiuros y poliquetos del plancton	<i>CarE.Omn</i>	Carídeos omnívoros
<i>Poll.Omn</i>	Poliquetos omnívoros	<i>OctE.Omn</i>	Octocorales
<i>Poll.Dtri</i>	Poliquetos detritívoros	<i>Bral.Car</i>	Braquiuros carnívoros
<i>Poll.Omn2</i>	Poliquetos omnívoros	<i>Bivl.Omn</i>	Bivalvos omnívoros
<i>PolE.Car</i>	Poliquetos carnívoros	<i>Lang.Car</i>	Decápodos carnívoros
<i>Coral</i>	Corales	<i>Bral.Dtri</i>	Braquiuros detritívoros
<i>Amph1</i>	Anfípodos de la infauna	<i>PecD.Car</i>	Peces carnívoros
<i>Amph2</i>	Anfípodos de la infauna	<i>PecD.Filtr</i>	Peces filtradores
<i>ForE.Omn</i>	Foraminíferos omnívoros	<i>PecD.Omn</i>	Peces omnívoros
<i>ForDtri</i>	Foraminíferos detritívoros	<i>PecDE.Car1</i>	Peces carnívoros colectores
<i>ForHerv</i>	Foraminíferos herbívoros	<i>PecDE.Car2</i>	Peces carnívoros colectores
<i>ForM.Omn</i>	Foraminíferos omnívoros	<i>PecDE.Car3</i>	Peces carnívoros colectores
<i>BraDE.Omn</i>	Braquiuros omnívoros	<i>PecDE.Car4</i>	Peces carnívoros colectores
<i>GastE.Car1</i>	Gasterópodos carnívoros	<i>PecDE.Car5</i>	Peces carnívoros colectores
<i>GastE.Car2</i>	Gasterópodos carnívoros	<i>PecDE.Car6</i>	Peces carnívoros colectores
<i>GastE.Det</i>	Gasterópodos detritívoros	<i>PecDE.Car7</i>	Peces carnívoros colectores
<i>GastE.Her1</i>	Gasterópodos herbívoros	<i>PecDE.Car8</i>	Peces carnívoros colectores
<i>GastE.Her2</i>	Gasterópodos herbívoros	<i>PecDE.Omn</i>	Peces omnívoros
<i>GastE.Omn1</i>	Gasterópodos omnívoros	<i>PecDI.Car</i>	Peces carnívoros
<i>GastE.Omn2</i>	Gasterópodos omnívoros	<i>PecDI.Omn</i>	Peces omnívoros
<i>BivaE.Her</i>	Bivalvos herbívoros	<i>PecE.Car</i>	Peces carnívoros
<i>Bival.Car</i>	Bivalvos carnívoros	<i>PecE.Omn1</i>	Peces omnívoros
<i>Bival.Omn</i>	Bivalvos omnívoros	<i>PecE.Omn2</i>	Peces omnívoros
<i>Isop</i>	Isópodos	<i>PecEI.Car</i>	Peces carnívoros
<i>CephD.Car</i>	Cefalópodos	<i>PecEI.Omn</i>	Peces omnívoros
<i>DecD.Car</i>	Decápodos carnívoros	<i>PecI.Car</i>	Peces carnívoros
<i>BraD.Omn</i>	Braquiuros omnívoros	<i>PecPnc.Omn</i>	Peces omnívoros

Anexo III (B). Nodos utilizados para la construcción de los modelos, se especifica los grupos funcionales a los que representa y los taxones que lo conforman.

Taxon	GF	Tabasco	Campeche
<i>Detrito</i>	<i>D</i>	x	x
<i>Fitoplancton</i>	<i>FitPlanc</i>	x	x
<i>Algas</i>	<i>Alga</i>	x	x
<i>Angiospermas</i>	<i>Angios</i>	x	x
<i>Diplostraca</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Copepoda</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Amphipoda</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Brachyura</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Decapoda</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Euphausiacea</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Mysida</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Stomatopoda</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Ostracoda</i>	<i>MicroCrust</i>	x	x
<i>Sagittoidea</i>	<i>MicPlanc</i>	x	x
<i>Larvacea</i>	<i>MicPlanc</i>	x	x
<i>Doliolida</i>	<i>MicPlanc</i>	x	x
<i>Salpida</i>	<i>MicPlanc</i>	x	x
<i>Cubozoa</i>	<i>MacPlanc</i>	x	x
<i>Siphonophorae</i>	<i>MacPlanc</i>	x	x
<i>Scyphozoa</i>	<i>MacPlanc</i>	x	x
<i>Ctenophora</i>	<i>MacPlanc</i>	x	x
<i>Actinopteri</i>	<i>MerPlanc</i>	x	x
<i>Littorinimorpha</i>	<i>MerPlanc</i>	x	x
<i>Neogastropoda</i>	<i>MerPlanc</i>	x	x
<i>Pteropoda</i>	<i>MerPlanc</i>	x	x
<i>Cirripedia</i>	<i>MerPlanc</i>	x	
<i>Actiniaria</i>	<i>MerPlanc</i>	x	
<i>Coleoidea</i>	<i>MerPlanc</i>	x	
<i>Pelecypoda</i>	<i>MerPlanc</i>	x	
<i>Polychaeta</i>	<i>OphPlanc</i>	x	x
<i>Ophiurida</i>	<i>OphPlanc</i>	x	x
<i>Nemertodermatidae</i>	<i>Poll.Omn</i>	x	
<i>Lumbrineridae</i>	<i>Poll.Omn</i>	x	x
<i>Nephtyidae</i>	<i>Poll.Omn</i>	x	x
<i>Capitellidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Maldanidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Opheliidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Orbiniidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x

<i>Magelonidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Nereididae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Sternaspidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	x
<i>Pilargidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	
<i>Arenicolidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>		x
<i>Spionidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>		x
<i>Ampharetidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>		x
<i>Cirratulidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>		x
<i>Trichobranchidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>		x
<i>Syllidae</i>	<i>Poll.Dtri</i>	x	
<i>Onuphidae</i>	<i>Poll.Omn2</i>		x
<i>Goniadidae</i>	<i>Poll.Omn2</i>		x
<i>Hesionidae</i>	<i>Poll.Omn2</i>		x
<i>Polynoidae</i>	<i>Poll.Omn2</i>		x
<i>Amphinome</i>	<i>PolE.Car</i>	x	
<i>Cellepora</i>	<i>Coral</i>	x	
<i>Lysianassidae</i>	<i>Amph1</i>	x	
<i>Podoceridae</i>	<i>Amph2</i>	x	x
<i>Ampeliscidae</i>	<i>Amph2</i>		x
<i>Oedicerotidae</i>	<i>Amph2</i>		x
<i>Pardaliscella</i>	<i>Amph2</i>	x	
<i>Phoxocephalidae</i>	<i>Amph2</i>	x	x
<i>Pyrgo</i>	<i>ForE.Omn</i>	x	
<i>Astaculus</i>	<i>ForDtri</i>	x	
<i>Cornuspira</i>	<i>ForDtri</i>	x	
<i>Globorotalia</i>	<i>ForDtri</i>	x	x
<i>Eponides</i>	<i>ForHerv</i>	x	
<i>Triloculina</i>	<i>ForHerv</i>	x	
<i>Dentalina</i>	<i>ForM.Omn</i>		x
<i>Enantiodentalina_obliqua</i>	<i>ForM.Omn</i>	x	x
<i>Epitonium_frielei</i>	<i>ForM.Omn</i>		x
<i>Frondicularia_sagittula</i>	<i>ForM.Omn</i>	x	x
<i>Heterostegina_depressa</i>	<i>ForM.Omn</i>		x
<i>Lenticulina</i>	<i>ForM.Omn</i>	x	x
<i>Lingulina</i>	<i>ForM.Omn</i>	x	
<i>Sorites</i>	<i>ForM.Omn</i>	x	x
<i>Callinectes_sapidus</i>	<i>BraDE.Omn</i>		x
<i>Harryplax</i>	<i>BraDE.Omn</i>		x
<i>Glabella_denticulata</i>	<i>GastE.Car1</i>		x
<i>Latirus</i>	<i>GastE.Car1</i>		x
<i>Odostomia_laevigata</i>	<i>GastE.Car1</i>		x

<i>Persicula</i>	<i>GastE.Car1</i>		X
<i>Cyphoma_intermedium</i>	<i>GastE.Car2</i>		X
<i>Cerithideopsis_costata</i>	<i>GastE.Det</i>		X
<i>Turbonilla</i>	<i>GastE.Det</i>		X
<i>Turbonilla_interrupta</i>	<i>GastE.Det</i>		X
<i>Neritina</i>	<i>GastE.Her1</i>		X
<i>Alaba_incerta</i>	<i>GastE.Her2</i>		X
<i>Alys_caribaeus</i>	<i>GastE.Her2</i>		X
<i>Phos</i>	<i>GastE.Omn1</i>		X
<i>Amaea</i>	<i>GastE.Omn2</i>		X
<i>Saccula_verilliana</i>	<i>BivaE.Her</i>		X
<i>Propeleda_carpenteri</i>	<i>Bival.Car</i>		X
<i>Arcopsis</i>	<i>Bival.Omn</i>		X
<i>Cardiomya_ornatissima</i>	<i>Bival.Omn</i>		X
<i>Caryocorbula_dietziana</i>	<i>Bival.Omn</i>		X
<i>Dinocardium_robustum</i>	<i>Bival.Omn</i>		X
<i>Cirolana</i>	<i>Isop</i>		X
<i>Achelous_spinicarpus</i>	<i>CephD.Car</i>	X	X
<i>Doryteuthis_(Amerigo)_pealeii</i>	<i>CephD.Car</i>	X	X
<i>Doryteuthis_pleii</i>	<i>CephD.Car</i>	X	X
<i>Lolliguncula_brevis</i>	<i>CephD.Car</i>	X	
<i>Luidia_clathrata</i>	<i>CephD.Car</i>	X	
<i>Octopus_maya</i>	<i>CephD.Car</i>	X	
<i>Iliacantha_liodactylus</i>	<i>DecD.Car</i>	X	X
<i>Plesionika_longicauda</i>	<i>DecD.Car</i>	X	X
<i>Anasimus_latus</i>	<i>BraD.Omn</i>	X	X
<i>Callinectes_sapidus</i>	<i>BraD.Omn</i>	X	X
<i>Portunus_sayi</i>	<i>BraD.Omn</i>	X	
<i>Squilla_edentata</i>	<i>StomE.Car</i>	X	X
<i>Squilla_empusa</i>	<i>StomE.Car</i>	X	X
<i>Collodes_robustus</i>	<i>BraGstE.Car</i>	X	
<i>Polystira_albida</i>	<i>BraGstE.Car</i>	X	X
<i>Stenorhynchus_seticornis</i>	<i>BraGstE.Car</i>	X	X
<i>Astropecten_articulatus</i>	<i>Atrd1E.Car</i>	X	X
<i>Astropecten_cingulatus</i>	<i>Atrd1E.Car</i>	X	X
<i>Acanthaster_sp1</i>	<i>Atrd2E.Car</i>	X	
<i>Acanthaster_sp2</i>	<i>Atrd2E.Car</i>	X	
<i>Busycon_carica</i>	<i>GastBraE.Car</i>		X
<i>Calappa_sulcata</i>	<i>GastBraE.Car</i>		X
<i>Cinctura_lilium</i>	<i>GastBraE.Car</i>	X	
<i>Conus_cancellatus</i>	<i>GastBraE.Car</i>		X

<i>Fasciolaria tulipa</i>	GastBraE.Car	x	
<i>Marginella</i>	GastBraE.Car		x
<i>Platylambrus granulatus</i>	GastBraE.Car	x	
<i>Triplofusus giganteus</i>	GastBraE.Car	x	x
<i>Pagurus bullisi</i>	MkE.Omn	x	
<i>Pagurus impressus</i>	MkE.Omn		x
<i>Petrochirus diogenes</i>	MkE.Omn		x
<i>Coryrhynchus sidneyi</i>	BraGastE.Herv	x	x
<i>Strombus alatus</i>	BraGastE.Herv		x
<i>Euphrosynoplax clausa</i>	BraE.Omn	x	x
<i>Stenocionops spinimanus</i>	BraE.Omn		x
<i>Hepatus epheliticus</i>	CarE.Omn		x
<i>Leiolambrus nitidus</i>	CarE.Omn	x	
<i>Penaeus duorarum</i>	CarE.Omn	x	x
<i>Sicyonia dorsalis</i>	CarE.Omn	x	
<i>Solenocera</i>	CarE.Omn	x	
<i>Halisarcidae</i>	OctE.Omn		x
<i>Pennatulacea</i>	OctE.Omn		x
<i>Renilla muelleri</i>	OctE.Omn	x	
<i>Raninoides louisianensis</i>	Bral.Car	x	x
<i>Amusium</i>	Bivl.Omn	x	x
<i>Pitarenus cordatus</i>	Bivl.Omn	x	x
<i>Munida forceps</i>	Lang.Car		x
<i>Ethusa microphthalma</i>	Bral.Dtri	x	
<i>Antennarius striatus</i>	PecD.Car	x	
<i>Caranx hippos</i>	PecD.Car		x
<i>Carcharhinus porosus</i>	PecD.Car		x
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	PecD.Car	x	x
<i>Euthynnus alletteratus</i>	PecD.Car		x
<i>Fistularia petimba</i>	PecD.Car	x	
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	PecD.Car		x
<i>Pristipomoides aquilonaris</i>	PecD.Car	x	x
<i>Pristipomoides macrophthalmus</i>	PecD.Car	x	
<i>Saurida normani</i>	PecD.Car	x	x
<i>Trichiurus lepturus</i>	PecD.Car	x	x
<i>Baldwinella aureorubens</i>	PecD.Filtr	x	
<i>Anchoa hepsetus</i>	PecD.Omn	x	
<i>Harengula jaguana</i>	PecD.Omn	x	x
<i>Cynoscion arenarius</i>	PecDE.Car1	x	x
<i>Rhomboplites aurorubens</i>	PecDE.Car1		x
<i>Sphyraena guachancho</i>	PecDE.Car1	x	

<i>Trachurus lathami</i>	<i>PecDE.Car1</i>	x	x
<i>Selene brownii</i>	<i>PecDE.Car2</i>	x	x
<i>Seriola dumerili</i>	<i>PecDE.Car2</i>	x	
<i>Trachinotus carolinus</i>	<i>PecDE.Car2</i>		x
<i>Gymnura micrura</i>	<i>PecDE.Car3</i>	x	
<i>Porichthys plectrodon</i>	<i>PecDE.Car3</i>	x	x
<i>Prionotus stearnsi</i>	<i>PecDE.Car3</i>	x	x
<i>Synodus foetens</i>	<i>PecDE.Car3</i>	x	x
<i>Synodus poeyi</i>	<i>PecDE.Car3</i>		x
<i>Scomberomorus cavalla</i>	<i>PecDE.Car4</i>	x	
<i>Bembrops anatirostris</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Caulolatilus cyanops</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Caulolatilus intermedius</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Cynoscion nebulosus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Cynoscion nothus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Diplectrum formosum</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Fowlerichthys radiosus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Lagocephalus laevigatus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Lophiodes reticulatus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Pontinus longispinis</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Rhinobatos lentiginosus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Rypticus randalli</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Scorpaena calcarata</i>	<i>PecDE.Car5</i>		x
<i>Scorpaena dispar</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Scorpaena plumieri</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Serranus atrobranchus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Sphyrna tiburo</i>	<i>PecDE.Car5</i>		x
<i>Trachinocephalus myops</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	
<i>Upeneus parvus</i>	<i>PecDE.Car5</i>	x	x
<i>Hoplunnis macrura</i>	<i>PecDE.Car6</i>	x	x
<i>Rhynchoconger flavus</i>	<i>PecDE.Car6</i>	x	
<i>Calamus leucosteus</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Diplectrum bivittatum</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Paralichthys squamilentus</i>	<i>PecDE.Car7</i>		x
<i>Peprilus burti</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Peprilus paru</i>	<i>PecDE.Car7</i>		x
<i>Peristedion gracile</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Prionotus evolans</i>	<i>PecDE.Car7</i>		x
<i>Prionotus longispinosus</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Prionotus roseus</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Raja ackleyi</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Sphoeroides parvus</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	

<i>Stenotomus_caprinus</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Syacium_gunteri</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	x
<i>Syacium_papillosum</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Symphurus_billykrietei</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Symphurus_civitatium</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Symphurus_piger</i>	<i>PecDE.Car7</i>	x	
<i>Chaetodipeterus_faber</i>	<i>PecDE.Car8</i>		x
<i>Lutjanus_analis</i>	<i>PecDE.Car8</i>		x
<i>Lutjanus_campechanus</i>	<i>PecDE.Car8</i>		x
<i>Neobythites</i>	<i>PecDE.Car8</i>		x
<i>Balistes_capriscus</i>	<i>PecDE.Omn</i>	x	x
<i>Conodon_nobilis</i>	<i>PecDI.Car</i>		x
<i>Dasyatis_americana</i>	<i>PecDI.Car</i>		x
<i>Diapterus_auratus</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	x
<i>Etropus_rimosus</i>	<i>PecDI.Car</i>		x
<i>Eucinostomus_argenteus</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	x
<i>Gymnachirus_texae</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	x
<i>Lepophidium_brevibarbe</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	
<i>Lepophidium_crossotum</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	
<i>Lepophidium_profundorum</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	
<i>Leucicorus</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	
<i>Ogcocephalus_parvus</i>	<i>PecDI.Car</i>		x
<i>Trichopsetta_ventralis</i>	<i>PecDI.Car</i>	x	x
<i>Acanthostracion_quadricornis</i>	<i>PecDI.Omn</i>	x	x
<i>Diapterus_rhombeus</i>	<i>PecDI.Omn</i>	x	x
<i>Eucinostomus_gula</i>	<i>PecDI.Omn</i>	x	x
<i>Eucinostomus_melanopterus</i>	<i>PecDI.Omn</i>	x	x
<i>Archosargus_probatocephalus</i>	<i>PecE.Car</i>		x
<i>Bothus_robinsi</i>	<i>PecE.Car</i>	x	
<i>Caulolatilus_chrysops</i>	<i>PecE.Car</i>	x	
<i>Haemulon_album</i>	<i>PecE.Car</i>		x
<i>Halieutichthys_aculeatus</i>	<i>PecE.Car</i>	x	x
<i>Lutjanus_synagris</i>	<i>PecE.Car</i>	x	x
<i>Aluterus_monoceros</i>	<i>PecE.Omn1</i>	x	
<i>Archosargus_rhomboidalis</i>	<i>PecE.Omn1</i>		x
<i>Ariopsis_felis</i>	<i>PecE.Omn1</i>	x	x
<i>Canthigaster_rostrata</i>	<i>PecE.Omn2</i>	x	
<i>Ancyclopsetta_ommata</i>	<i>PecEI.Car</i>		x
<i>Anisotremus_virginicus</i>	<i>PecEI.Car</i>	x	x
<i>Brotula_barbata</i>	<i>PecEI.Car</i>	x	
<i>Chilomycterus_schoepfii</i>	<i>PecEI.Car</i>	x	x
<i>Citharichthys_arctifrons</i>	<i>PecEI.Car</i>	x	

<i>Citharichthys_spilopterus</i>	<i>PecEl.Car</i>	x	
<i>Menticirrhus_americanus</i>	<i>PecEl.Car</i>	x	x
<i>Narcine_bancroftii</i>	<i>PecEl.Car</i>	x	x
<i>Bagre_marinus</i>	<i>PecEl.Omn</i>	x	x
<i>Gobiosoma</i>	<i>PecEl.Omn</i>	x	
<i>Cyclopsetta_chittendeni</i>	<i>Pecl.Car</i>	x	x
<i>Dorosoma_petenense</i>	<i>PecPnc.Omn</i>	x	x