



Instituto Politécnico Nacional
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas
Departamento de Pesquerías y Biología Marina



Influencia de la pesca de camarón en la estructura del
ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México

Tesis:

Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias con
especialidad en Manejo de
Recursos Marinos

Presenta:

Biól. Mar. Manuel J. Zetina Rejón

La Paz, Baja California Sur, octubre de 1999

*A mis Padres,
con todo cariño y por ser mi ejemplo de entrega*

Agradecimientos:

Al Dr. Francisco Arreguín-Sánchez por la dirección de esta tesis y los conocimientos transmitidos, por todo el apoyo y oportunidades brindadas, gracias Paco por ser amigo.

A la comisión revisora de esta tesis por los comentarios y sugerencias hechas, Dr. Daniel Lluch Belda, Dr. Felipe Galván Magaña. Especialmente al Dr. Ernesto Chávez por los conocimientos transmitidos durante sus clases y sobre todo por ser amigo. Al M. en C. Gustavo de la Cruz Agüero por ser buen maestro y asesor, por el apoyo y por tener siempre tiempo para atenderme.

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

A dos amigos esenciales Santiago Jiménez Gutiérrez y José M. Borges Souza.

A los compañeros del CICIMAR que estuvieron cerca José Angel Trigueros, Alejandro Vázquez, Susana Martínez, Lourdes González y Emilio Michel, Enrique Arcos (siempre con reclamos y por prestarme "su computadora"), Marisela Gorostieta, Mirtha Albañez (computo), Tere Barriga (biblioteca). Al jefe del departamento de Pesquerías y Biología Marina, Arturo Tripp.

A mis amigas Elba y Apolinar Santamaría por las pláticas, por escucharme y por sus consejos.

Al Dr. Jon F. Elorduy Garay por las charlas, discusiones y críticas al Ecopath.

A Jorge Macayo y Andrea Medellín por su amistad.

A Paty Chamorro (con novio incluido) por acompañarme cuando fue necesario y no dejarme solo en varios fines de semana, durante mi época de espera.

Especialmente y con mucho cariño a G. Angélica López I., gracias por tu compañía, comprensión, y por llegar en este momento de mi vida... tu sabes lo importante que eres para mi; además por ayudarme con algunas de las figuras incluidas en este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

GLOSARIO	III
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
ÍNDICE DE TABLAS	IX
RESUMEN	XI
ABSTRACT	XII
1 INTRODUCCIÓN	1
2 OBJETIVOS	3
2.1 Objetivo general	3
2.2 Objetivos particulares	3
3 JUSTIFICACIÓN	4
4 ANTECEDENTES	5
5 MATERIALES Y MÉTODOS	8
5.1 Área de estudio	8
5.2 Descripción del modelo usado	11
5.3 Construcción del modelo trófico en equilibrio: datos de entrada	12
5.3.1 Biomasa (B_i)	14
5.3.2 Relación producción/biomasa (P/B) _i	15
5.3.3 Relación consumo/biomasa (Q/B) _i	18
5.3.4 Capturas (Y_i)	22
5.3.5 Matriz depredador/presa (DC_{ji})	22
5.4 Caracterización trófica del ecosistema	23
5.5 Evaluación de la influencia de la pesca de camarón en el ecosistema	27
5.5.1 Simulación temporal	27
5.5.2 Simulación espacial	31
6 RESULTADOS	34
6.1 Construcción del modelo trófico	34

6.1.1	Atributos tróficos de los grupos funcionales	40
6.1.2	Interacciones tróficas en el ecosistema	41
6.1.3	Atributos tróficos del ecosistema	46
6.1.4	Agregación trófica	48
6.2	Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación temporal)	51
6.2.1	Escenario 1.- Aumento de la mortalidad por pesca del camarón	51
6.2.2	Escenario 2.- Disminución de la mortalidad por pesca del camarón	56
6.3	Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación espacial)	62
7	DISCUSIÓN	64
7.1	Caracterización trófica del ecosistema	65
7.2	Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema	71
7.2.1	Escenario 1.- Aumento de la mortalidad por pesca del camarón	73
7.2.2	Escenario 2.- Disminución de la mortalidad por pesca del camarón	75
7.3	Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación espacial)	77
8	CONCLUSIONES	79
9	RECOMENDACIONES	80
10	BIBLIOGRAFÍA	82
11	ANEXOS	91

GLOSARIO

Ascendencia.- El producto de los flujos totales y el contenido de información del ecosistema (Ulanowicz, 1986).

Bentos.- Organismos que viven en el fondo o en los sedimentos marinos.

Cadena alimenticia, trama trófica.- Se refiere a la dependencia alimenticia de unos organismos hacia otros en una serie que comienza con los productores primarios y/o detritus y termina con los carnívoros de mayor tamaño.

Capacidad de desarrollo.- Es el límite superior de la ascendencia y mide el potencial de desarrollo del sistema (Ulanowicz, 1986).

Carnívoro.- Animal que se alimenta de otros animales. Opuesto a herbívoro.

Conectancia.- Es la proporción de los flujos existentes respecto a los flujos posibles en el sistema.

Detritívoro.- Organismo que se alimenta del detritus proveniente de la materia orgánica en descomposición.

Detritus.- Se refiere a toda la materia orgánica en partículas que se produce de la descomposición de organismos muertos.

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

Ecosim.- Modelo dinámico para la simulación de los efectos en los cambios de la intensidad de pesca y vulnerabilidad por depredación sobre una población. El modelo permite considerar los cambios en los regímenes ambientales que alteran la abundancia y/o capturas de los grupos funcionales de un ecosistema (Walters *et al.*, 1997).

Ecosistema.- Unidad ecológica compuesta por una comunidad biótica y el ambiente abiótico de un área particular.

Ecospace.- Modelo dinámico para el análisis de la distribución espacial de la abundancia de los grupos funcionales de un ecosistema (Walters *et al.*, en prensa).

Eficiencia ecotrófica.- Es la fracción de la producción de un grupo que fluye a través de la trama trófica o que es exportada del ecosistema.

Estabilidad.- Capacidad de los sistemas para permanecer sin cambios importantes en su estructura ante las perturbaciones.

Fitoplancton.- Comunidad de plantas microscópicas que flotan libremente en el agua. Incluye numerosas especies de diatomeas.

Grupo funcional.- Conjunto de especies que tienen un mismo papel trófico en el ecosistema. Con frecuencia presentan dietas similares.

Hábitat.- El lugar que habita un organismo en el ecosistema.

Herbívoro.- Organismo que se alimenta de vegetales.

Índice de Omnivoría.- Es la variancia en los niveles tróficos de las presas de un grupo dado. Cuando un grupo es un consumidor especialista este índice toma un valor de cero.

Índice de reciclaje de Finn.- Es la fracción de los flujos totales que son reciclados (Finn, 1976).

Laguna costera.- Depresión en la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas, que tiene una comunicación permanente o efímera con el mar, pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera.

Madurez.- Etapa final en la sucesión ecológica de los ecosistemas que se alcanza después de haber pasado por diferentes etapas intermedias (serales) que comprenden cambios en su estructura. Se caracteriza por tener un grado máximo de biomasa por unidad de energía presente (Odum, 1969).

Magnitud de cambio.- Cambio en la biomasa existentes respecto a la biomasa original ocasionado por la presencia de una perturbación en el sistema (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

Modelo.- Representación abstracta o simplificada del sistema ecológico que destaca sólo los atributos funcionales importantes y los componentes estructurales más evidentes.

Nivel trófico.- Clasificación funcional de los organismos de una comunidad conforme a sus relaciones alimenticias. Posición de los organismos en la cadena alimenticia. El primer nivel trófico incluye a las plantas verdes, el segundo a los herbívoros y así sucesivamente (Lindeman, 1942).

Overhead.- La diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia. Indica el límite para el incremento de la ascendencia y refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones (Ulanowicz, 1986).

P/B.- Cociente entre la producción y la biomasa promedio de un grupo en particular. Valores altos indican organismos altamente productivos y por lo general de vida corta, mientras que valores bajos indican organismos de lento crecimiento. Bajo condiciones de equilibrio, es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Allen, 1971).

Persistencia.- Lapso de tiempo que sucede entre el inicio de una perturbación hasta la manifestación de un impacto significativo (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

Producción.- Cantidad de energía o materiales generados por individuo, población o una comunidad en período específico.

Q/B.- Cociente entre la cantidad de alimento ingerido por un grupo respecto a su biomasa (Pauly, 1989).

Resiliencia.- Capacidad o rapidez con la que un sistema recupera su estado inicial después de haber sufrido una perturbación (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

Respiración.- Serie compleja de reacciones químicas en todos los organismos por virtud de la cual la energía es extraída de los compuestos orgánicos. Son los flujos de un grupo que no son reutilizables por ningún otro grupo. Se calcula a partir de la proporción del consumo de un grupo que no es asimilado menos la proporción de su producción que se debe a la producción primaria.

Tapo.- Trampas o barreras que se colocan en los esteros para evitar la emigración del camarón hacia el mar abierto.

Tiempo de recuperación- Tiempo que se requiere para que un grupo recupere su estado original una vez que ha ocurrido una perturbación en el sistema (Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999 a y b).

Zooplankton.- Comunidad de animales que flotan libremente en el agua incapaces de moverse en contra de las corrientes.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.	10
Figura 2. Representación gráfica del sistema lagunar Huizache-Caimanero, se muestran los hábitats definidos en la simulación espacial. La zona de tapos se utilizó para delimitar el área de pesca en el modelo. La escala ha sido exagerada.	33
Figura 3.- Diagrama de flujos de biomasa del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sin., Méx. Solo se muestran aquellos flujos >10% del total. B= biomasa ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$), P= producción ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$), Q= consumo ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$).	39
Figura 4.- Superposición de nicho trófico entre grupos funcionales con respecto a la utilización de los recursos (presas). Los nombres de los grupos se encuentran ordenados por nivel trófico (incrementándose de Gastrópodos a Sciánidos).	43
Figura 5.- Representación de los impactos tróficos mezclados entre los grupos biológicos del ecosistema Huizache-Caimanero. P. Camarón= Pesca de camarón (tapos), y P. Escama= Pesca de escama. Barra negras: impactos positivos, barras blancas: impactos negativos	45
Figura 6.- Distribución de la biomasa y de los flujos por nivel trófico discreto; cada sección en la pirámide es proporcional a la biomasa o flujos presentes en el nivel.	49
Figura 7.- Agregación de la estructura trófica en niveles tróficos discretos mostrando los flujos de biomasa por consumo (flechas horizontales) y la eficiencia de transferencia del nivel anterior. La flechas por encima de cada caja son exportaciones (pesca), las flechas verticales hacia abajo indican el flujo a detritus y las flechas curvas hacia abajo se refieren a procesos de respiración. D=Detritus. Todos los flujos están en $\text{t}\cdot\text{km}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$	50
Figura 8.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 ante el incremento de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 1).	52
Figura 9.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >3 ante el incremento de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 1).	53
Figura 10.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 ante la disminución de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2).	57
Figura 11.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 (excluyendo el grupo Camarón) ante la disminución de la	

mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2). 58

Figura 12.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >3 ante la disminución de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2). 59

Figura 13. Distribución de la biomasa, simulada por Ecospace, de cada grupo, en el sistema lagunar Huizache-Caimanero. La escala de colores indica una biomasa alta en rojo y una biomasa baja en azul 63

Figura 14. Distribución de la biomasa de camarón, simulada por Ecospace, en el sistema lagunar Huizache-Caimanero. La escala de colores indica una biomasa alta en rojo y una biomasa baja en azul 64

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Factores de conversión utilizados para los datos de biomasa de entrada al modelo trófico del sistema lagunar Huizache-Caimanero. PS= Peso seco, PH= Peso húmedo.	15
Tabla 2.- Datos de entrada para el cálculo de la mortalidad natural según la formula empírica de Pauly (1980) para las especies representativas de los grupos funcionales de peces.....	17
Tabla 3.- Datos de entrada para el cálculo de la relación consumo/biomasa (Q/B) según Jarre <i>et al.</i> (1991) para las especies representativas de los grupos funcionales de peces.....	19
Tabla 4.- Datos para el cálculo de W_{∞} . La referencia de L_{∞} se encuentra en la Tabla 2, si a y b aparecen para la especie, la referencia corresponde a estos valores.....	20
Tabla 5.- Constantes usadas para el cálculo de la respiración de los invertebrados. El taxón estudiado corresponde al grupo sobre el cual se estimó a y b.....	22
Tabla 6.- Referencias de las dietas de las especies usadas para los grupos funcionales incluidas en el modelo.....	23
Tabla 7.- Asignación de los hábitats de preferencia de los grupos funcionales en el modelo espacial del sistema lagunar Huizache-Caimanero.....	34
Tabla 8.- Datos de entrada por grupo funcional, los valores en paréntesis son los estimados por el modelo. P/B= producción/biomasa, Q/B=consumo/biomasa, EE=eficiencia ecotrófica y g_i =eficiencia de conversión alimenticia.....	37
Tabla 9.- Matriz de dieta, en las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas.....	38
Tabla 10.- Atributos ecológicos calculados por Ecopath para los grupos incluidos en el modelo del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.....	41
Tabla 11.- Principales atributos del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.....	47
Tabla 12.- Índices de flujos totales para el ecosistema lagunar Huizache-Caimanero.....	48
Tabla 13.- Cambios de biomasa y tiempo de respuesta calculados de los grupos funcionales en el sistema lagunar Huizache-Caimanero después de la	

perturbación simulada en el Escenario 1: Aumento de la mortalidad por pesca del camarón.	55
Tabla 14.- Resultados del análisis de correlación para los índices de estabilidad interna obtenidos en el escenario 1 de simulación.....	56
Tabla 15.- Cambios de biomasa y tiempo de respuesta calculados de los grupos funcionales en el sistema lagunar Huizache-Caimanero después de la perturbación simulada en el Escenario 2: Disminución de la mortalidad por pesca del camarón.....	61
Tabla 16.- Resultados del análisis de correlación para los índices de estabilidad interna obtenidos en el escenario 2 de simulación.....	62

RESUMEN

En el sistema lagunar Huizache-Caimanero ubicado en el sur del estado de Sinaloa se ha desarrollado tradicionalmente una importante pesquería de camarón. Este hecho le confirió una gran importancia ecológica y económica, lo cual se tradujo en diversos estudios. En el presente trabajo se integró la información existente para la construcción de un modelo en equilibrio de los flujos de biomasa del sistema. El modelo se desarrolló utilizando el enfoque Ecopath, cuya consideración fundamental se basa en que, bajo condiciones de equilibrio, la producción en un periodo t de cada grupo funcional i es igual a las pérdidas por causas naturales (depredación, enfermedades, etc.) y la pesca (capturas). Los resultados muestran un sistema en el que tanto las biomásas como los flujos tróficos se encuentran distribuidos fundamentalmente en los dos primeros niveles tróficos. Como segunda parte de este estudio se realizaron simulaciones de perturbaciones en la pesca del camarón mediante el modelo dinámico Ecosim, el cual permite manipular el valor de la mortalidad por pesca. La influencia de estas perturbaciones sobre la estructura del ecosistema se evaluó mediante los cambios de biomasa y el tiempo de respuesta de cada grupo. Se encontró que la pesca influye de manera diferente en cada nivel trófico y que afecta a la mayoría de los grupos funcionales. Los depredadores presentaron los cambios más notorios y los tiempos de recuperación más largos. En general, el tiempo de respuesta del camarón fue corto, debido a su alto potencial biótico. El papel del detritus en el sistema modula los cambios que presentan los diferentes grupos en el sistema, debido a su alta disponibilidad. Con el uso del modelo Ecospace, se evaluó la distribución espacial de los organismos en el ecosistema. Se encontró que los organismos se agrupan de acuerdo a su hábitat preferido y que la influencia de la pesquería a nivel espacial, se reduce a las áreas de pesca, minimizando la abundancia de camarón en éstas.

ABSTRACT

The Huizache-Caimanero coastal lagoon complex is located in the south of Sinaloa State on the Mexican Ocean Pacific. This system supports an important penaeid fishery and is one of the most productive systems in catch per area of this resource. This fact conferred ecological and economical importance to the ecosystem and several studies were conducted by this mean. Using these results an Ecopath model was constructed. The Ecopath approach assumes that the ecosystem is in steady state, the production of i group in an interval t of time is equal to losses by predation and exports. The results show a system with higher biomasses and flows in the two firsts trophic levels. In the second part of this study, simulations were performed using a dynamic structured model, Ecosim, by changing the fishery mortality of shrimp. The influences of these perturbations were analyzed through biomasses changes and response time of the groups included in the model. The fishery influence was different at each trophic level, and it affects the majority of functional groups. The predators have higher biomasses changes and large recovery times. Shrimp's response was short, since its high biotic potential. The role of detritus in the system is regulating biomasses changes by the groups in the model, since its high availability to preys of lower trophic levels. Ecospace was used to evaluate the spatial distribution of groups in the ecosystem. The organisms have patterns associated with their preferred habitat. The influence of the fishery is limited to the fishing area, there the shrimp biomass is reduced.

1 INTRODUCCIÓN

Los sistemas lagunares del Pacífico de México representan una gran importancia ecológica por su alta productividad biológica además de que constituyen hábitats para la crianza y reproducción de muchas especies, algunas de ellas con un alto valor económico como el camarón. Para dos de las cuatro principales especies explotadas comercialmente, el camarón blanco y el azul (*Penaeus (Litopenaeus) vannamei* y *P. (Litopenaeus) stylirostris*), las lagunas costeras juegan un importante papel por ser especies estuarino-dependientes, ya que en ellas pasan las etapas de crianza de su ciclo de vida (de postlarva a preadulto). Esto ha sido tradicionalmente aprovechado para establecer importantes pesquerías sobre las poblaciones de juveniles y preadultos de camarón siendo éstos capturados cuando emigran hacia el mar (Edwards, 1978b).

Específicamente, el sistema lagunar Huizache-Caimanero, ubicado en el sur del estado de Sinaloa, es uno de los ecosistemas costeros más importantes desde el punto de vista pesquero. Durante la década de los años 80's y anteriores, constituyó una de las zonas con los más altos rendimientos por unidad de área en las pesquerías de camarón de aguas protegidas (Edwards, 1978a; de la Lanza y García-Calderón, 1991). Este hecho, aunado a la gran importancia ecológica, propició que sea un área de gran interés científico, económico y social. En el aspecto científico, en el sistema lagunar Huizache-Caimanero se han realizado diversos estudios ecológicos, principalmente durante finales de la década de los años 70, muchos de los cuales se han enfocado a la pesquería, biología y ecología del camarón dada la gran importancia económica que este recurso representa (Edwards y Bowers, 1974; Sepúlveda, 1976; Edwards, 1978a; Blake, 1980; Menz y Blake, 1980; Menz y Bowers, 1980; Sepúlveda, 1981). Así mismo, han sido estudiadas las comunidades biológicas más representativas del sistema (Gómez-Aguirre *et al.*, 1974; Amezcua-Linares, 1977; Edwards, 1978b; Warburton, 1978 y 1979; Paul, 1981).

Uno de los tópicos que no ha sido abordado es el referente al impacto que la pesca causa en la estructura del sistema, ya que se cree que sus impactos modifican los flujos de biomasa, alterando la disponibilidad de camarón para sus depredadores naturales. Esto afecta indirectamente la abundancia de los demás componentes biológicos mediante las relaciones depredador-presa (Jennings y Kaiser, 1998).

En el presente trabajo se integran los resultados de estudios realizados por diferentes autores en un modelo trófico, el cual representa los principales flujos de biomasa entre los componentes bióticos del sistema. Dicho modelo se utilizó para evaluar los efectos de la pesca de camarón en la estructura del ecosistema, mediante la simulación de escenarios de alta y baja intensidad de pesca de camarón. Se analiza cómo se propagan estos efectos a través de la trama trófica ocasionando diferentes patrones y niveles de respuesta en los cambios de la abundancia (biomasa) de los principales grupos biológicos.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

- Evaluar los efectos de la intensidad de pesca de camarón sobre la estructura del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.

2.2 Objetivos particulares

- 2.2.1 Representar la estructura del ecosistema a través los flujos tróficos de biomasa entre los componentes biológicos del mismo.
- 2.2.2 Evaluar los cambios temporales en las biomásas de los componentes biológicos ocasionados por el aumento o disminución de la intensidad de pesca de camarón.
- 2.2.3 Evaluar el impacto de la pesca de camarón en los patrones de distribución espacial de los componentes biológicos del ecosistema.

3 JUSTIFICACIÓN

Existen evidencias que han mostrado que las interdependencias ecológicas permiten explicar algunas variaciones en los rendimientos de los recursos pesqueros a través de los cambios en la abundancia de los depredadores y/o presas naturales del recurso (Christensen, 1996; y Botsford *et al.*, 1997). Esto ha traído consigo que actualmente prevalezca un consenso general, entre los biólogos pesqueros y los administradores, sobre el enfoque tradicional del manejo de los recursos, el cual tiene que ser reemplazado por un enfoque que involucre el manejo en el ámbito del ecosistema. Una de las alternativas a seguir bajo este criterio reside en la construcción de modelos matemáticos que incluyan los principales componentes bióticos de un ecosistema y las interacciones tróficas existentes entre ellos. Estos modelos pueden ser usados para desarrollar experimentos que permitan evaluar estrategias de manejo, simulando perturbaciones naturales o antropogénicas e incluso probar hipótesis acerca del funcionamiento general de los sistemas ecológicos (Walters, 1997; Jennings y Kaiser, 1998). En estas propiedades reside la importancia de la construcción de un modelo trófico en el que se pueda abordar el efecto que causa la pesca de camarón en la respuesta dinámica de la estructura biológica del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero. Los resultados permitirían entender el funcionamiento general del sistema a través del conocimiento de las relaciones tróficas, los flujos de biomasa y las relaciones entre productor-consumidor y presa-depredador. Así mismo, se conocería la importancia trófica del recurso camarón en el complejo lagunar y cómo su explotación puede modificar la abundancia de los demás componentes bióticos. Estos aspectos podrían ser considerados en investigaciones futuras y como conocimiento básico para coadyuvar en la administración de los recursos pesqueros y el manejo del ecosistema en su conjunto.

4 ANTECEDENTES

A finales de la década de los años 70 ante el interés de comprender algunos de los complejos fenómenos que ocurren en las lagunas litorales de los estados de Sonora y Sinaloa, y particularmente sobre los procesos ligados a la productividad de esas áreas (en especial sobre el recurso camarón); la entonces Secretaría de Recursos Hidráulicos celebró un contrato para efectuar estudios sobre el desarrollo pesquero con la Universidad Nacional Autónoma de México a través de su Instituto de Biología (Ayala-Castañares y Gómez-Aguirre, 1968). Dicho estudio consistió en dos planes piloto para las regiones de Yavaros, Sonora y Escuinapa, Sinaloa, comprendiendo en éste último el sistema lagunar Huizache-Caimanero como área prioritaria. Como resultado de lo anterior, se realizaron estudios que culminaron con informes técnicos que abordan diversos aspectos tales como la geología marina del sistema (Ayala-Castañares *et al.*, 1970), la hidrología y productividad (Arenas, 1970), la biología del camarón (Cabrera, 1970), el crecimiento de postlarvas de camarón (Macías-Regalado, 1973), la composición y abundancia del fito y zooplancton (Gómez-Aguirre, 1970), la vegetación sumergida (Ortega, 1970), la fauna ictiológica y depredadores del camarón (Carranza, 1970), los hábitos alimenticios de los principales peces del sistema (Carranza, 1969) y la composición, abundancia y distribución de los moluscos (García-Cubas, 1970), entre otros.

Otro de los esfuerzos que producen gran parte de la información publicada sobre tópicos biológicos y ecológicos del sistema lagunar Huizache-Caimanero proviene de programas de investigación resultantes del proyecto de cooperación técnica entre la Universidad Nacional Autónoma de México y el Departamento de Biología Marina de la Universidad de Liverpool, llevado a cabo durante los años de 1973 a 1979.

Entre los trabajos más importantes, desde el enfoque del presente estudio, se encuentra el de Edwards (1978a) quien estudia de manera general la ecología del sistema, abordando los factores abióticos, la producción primaria y la biomasa de invertebrados y peces. En este trabajo se presenta un modelo trófico cualitativo del funcionamiento del ecosistema; señala como los principales productores primarios al fitoplancton, a la fanerógama *Ruppia maritima*, algunas algas bentónicas (e.g. *Enteromorpha*, *Cladophora*) y los manglares. Estos productores primarios soportan a comunidades herbívoras e indirectamente (mediante su descomposición por hongos y bacterias) a organismos detritívoros; éstos, junto con organismos omnívoros y carnívoros primarios, constituyen lo que el autor denomina el nivel trófico mixto. Este nivel sostiene a las comunidades de los depredadores mayores, principalmente peces y aves. Señala también que los requerimientos metabólicos de la infauna se satisfacen con la producción primaria neta en la columna de agua y que la producción primaria por macrófitas bentónicas incrementa la materia orgánica necesaria para la epifauna y los procesos de deposición en el sustrato.

Destacan también los trabajos de Warburton (1978 y 1979) quien estudia la abundancia, diversidad y estructura de la comunidad de peces, así como el crecimiento y producción de las especies más importantes. Señala entre las especies más abundantes en número a *Mugil curema*, *Anchoa panamensis* y *Lile stolifera* y que la abundancia, de manera general, es mayor en los meses de la época de secas. Encuentra que la diversidad ecológica es similar entre Huizache y Caimanero; sin embargo, las densidades medias más altas se encontraron en Huizache. Determina 3 grupos de especies que corresponden a una clasificación trófica, 1) omnívoros y/o consumidores primarios (Gérridos-Centropómidos), 2) detritófagos (Gobioideos y Pleuronectoideos) y 3) planctófagos (Engráulidos y Clupeoidos). En términos de biomasa, señala 3 especies más abundantes: *Mugil curema*, *Anchoa panamensis* y *Galeichthys caerulescens* (este último ahora denominado *Arius guatemalensis*).

Otros trabajos derivados son los de Edwards y Bowers (1974) y Edwards (1978b) quienes estudiaron la pesquería comercial del camarón, mencionando que 4 especies de camarón del género *Penaeus* son capturadas en el sistema lagunar: *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*, *P. (Litopenaeus) stylirostris*, *P. brevirostris* y *P. californiensis*, de las cuales *P. (Litopenaeus) vannamei* constituye el 90% del total de la captura (Sepúlveda, 1976). Los detalles sobre la biología de esta especie en la zona de estudio se presentan en los trabajos de Chapa y Soto (1969), Edwards (1976) y Menz y Bowers (1980).

Respecto a estudios de crecimiento del camarón en estas lagunas, Edwards (1976), Soto (1969), Menz y Blake (1980) y Menz y Bowers (1980) estimaron las tasas de crecimiento en longitud con organismos marcados y mantenidos en laboratorio, así como por métodos basados en la distribución de frecuencia de longitudes.

Sepúlveda (1976) estimó la mortalidad total del camarón en $Z=2.39 \text{ año}^{-1}$ a partir de datos de captura comercial a mediados de la década de los setentas. Edwards (1976) estimó la mortalidad natural a partir de experimentos de encierro y Blake y Menz (1980) estimaron tasas de mortalidad natural a partir de experimentos de encierro con marcaje y sin marcaje. Concluyeron que los organismos que estuvieron expuestos a mayor manipulación presentaron una mortalidad más alta (34% por semana) que los organismos que no fueron marcados (12% por semana).

Los aspectos geográficos y climáticos del sistema lagunar Huizache-Caimanero han sido abordados por Contreras (1985), de la Lanza y García-Calderón (1991) y Sánchez y de la Lanza (1994).

La gran mayoría de los estudios mencionados anteriormente se derivaron directa o indirectamente de los intereses pesqueros que existían en el área, y aunque muchos de ellos proporcionaban recomendaciones acerca del manejo de la

pesquería de camarón, ninguno trata la influencia de esta actividad en la estructura del ecosistema; y eventualmente en el sostenimiento de la misma actividad pesquera. Para abordar este tema es necesario considerar al ecosistema desde un punto de vista holístico (Botsford et al., 1997; Jennings y Kaiser, 1998), desarrollando modelos ecológicos cuantitativos para entender y sintetizar la complejidad del sistema, incluyendo además experimentos de simulación que representen diversos escenarios de pesca.

5 MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El sistema lagunar Huizache-Caimanero se encuentra ubicado en el sur del estado de Sinaloa, entre los paralelos 22°50'-23°05' N y los meridianos 105°55'-106°15' W (Figura 1). La extensión promedio total del sistema es de 175 km² con una profundidad media de 0.65 m (de 0.6 a 0.8 en Huizache y hasta 1.5 m en Caimanero) y un volumen total promedio de 101,529,600 m³. Este cuerpo lagunar costero experimenta una notable reducción a 65 km² al término de la temporada de sequías. Particularmente la marisma de Huizache se reduce de 41 a 14 km² y la laguna de Caimanero de 134 a 51 km² (Soto, 1969). El sistema está delimitado por los ríos Presidio al este y Baluarte al oeste, con los cuales se encuentra conectado mediante esteros. Posee una isla de barrera que separa el sistema lagunar del Océano Pacífico (Curry, *et al.*, 1969). Ambos ríos tienen cuencas de drenaje que se extienden desde el flanco de la Sierra Madre Occidental. Varias corrientes pequeñas fluyen hacia la laguna y sólo se activan durante la época de lluvia (de junio a septiembre), durante la cual existe un mayor aporte de agua dulce al sistema por los ríos y esteros, la precipitación y los escurrimientos. En la temporada de secas (de octubre en adelante) los esteros transportan agua marina hacia el sistema, compensando los efectos de la evaporación y la escasa precipitación (Edwards, 1978).

El clima es de tipo tropical lluvioso de sabana, con lluvias periódicas, de temperatura mínima de 20°C y máxima de 40°C, con inviernos secos. La temperatura media anual de la zona oscila entre 20 y 25°C y la precipitación varía de los 1,061 mm mínimo a 1,936 mm máximo, y el promedio es de 1,453 mm. Existe una fuerte variación hidrológica interanual, es decir, que se presentan años más secos o más lluviosos que dan como consecuencia que el balance en el sistema lagunar esté gobernado, principalmente, por el régimen pluvial y la evaporación de la zona. Por otra parte, las mareas aportan un flujo neto positivo a las lagunas durante el período de fuertes secas, de febrero a junio, haciendo que el agua de mar compense la evaporación. Las mareas del medio marino adyacente al sistema son mixtas, las mayores amplitudes se presentan de abril a septiembre de 40-67 cm en el tapo Agua Dulce, 90 cm en la Boca Chametla, 20 cm en el tapo Ostial y 7 cm en el tapo Pozo de la Hacienda (de la Lanza y García-Calderón, 1991).

La laguna está rodeada de manglar y selva baja caducifolia, y en los márgenes del cuerpo acuático viven comunidades halófitas. La zona de vegetación fija al fondo, se extiende desde el centro de la laguna del Caimanero hacia el norte del Tapo Pozo de la Hacienda y se trata de praderas de *Ruppia maritima*.

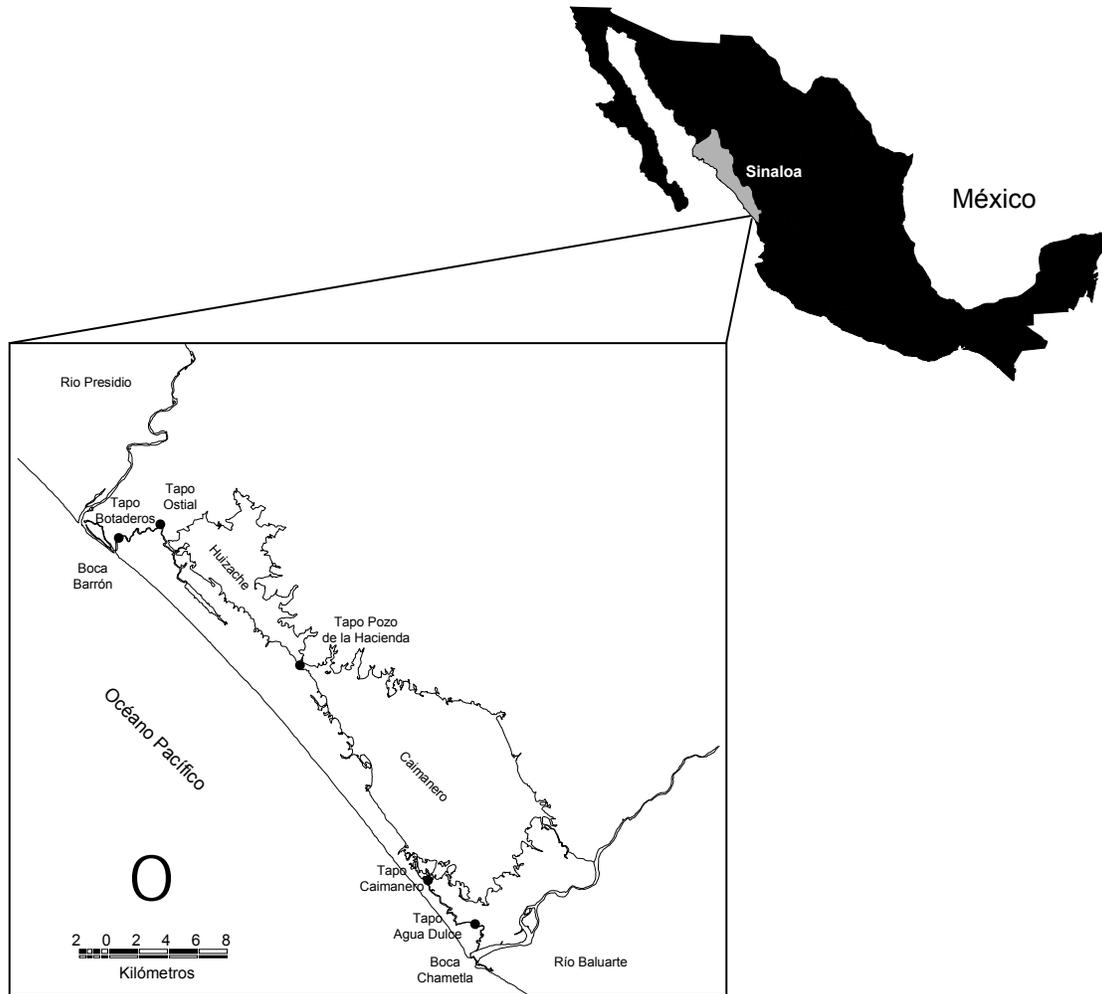


Figura 1.- Sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.

Huizache-Caimanero constituye un área de gran importancia para el ciclo de vida del camarón (blanco y azul). Los juveniles entran a la laguna y después de una fase de crecimiento emigran hacia el mar; ésto es aprovechado por los pescadores y mediante la instalación de "tapos" en los esteros, donde las corrientes de flujo y reflujos de mareas son importantes, el camarón es capturado cuando emigra hacia el mar. El tapo actúa como una trampa que impide la salida del camarón, se construye por lo general con materiales de la región, como troncos y ramas unidas fuertemente entre sí, aunque existen algunos otros contruidos con concreto y mallas de acero galvanizado. Existen 5 tapos en el sistema lagunar (Edwards y Bowers, 1974).

El interés que representa el recurso por su alto valor económico estimuló que las cooperativas pesqueras construyeran un sistema de canales artificiales con objeto de reducir la sedimentación, incrementar el movimiento del agua y permitir la incursión de mayor aporte de agua dulce proveniente de los ríos, disminuyendo los efectos de la sequía. Cada año, en mayo el canal artificial (ubicado en la desembocadura de la laguna del Huizache) es abierto hacia la playa para facilitar la entrada de postlarvas provenientes del mar (Edwards, 1978).

5.2 Descripción del modelo usado

Durante la década de los años 70 se reconoció la importancia del estudio global de los ecosistemas, principalmente los que están sujetos a explotación pesquera. Esto condujo a que se desarrollaran modelos de simulación altamente complejos (p.e. Andersen y Ursin, 1977) que más adelante dieron origen a herramientas de manejo como el análisis multiespecífico de población virtual (Sparre, 1991). Sin embargo, a pesar de la demanda de datos que estos modelos requerían no consideraban suficientemente las interacciones tróficas y los flujos existentes entre los componentes biológicos del ecosistema, además de que eran demasiado complejos para su uso general.

Uno de los enfoques actuales que toma en cuenta las relaciones tróficas es el denominado Ecopath sugerido por Polovina y Ow (1983) y Polovina (1984), posteriormente desarrollado y modificado por Christensen y Pauly (1992). Este modelo se ha utilizado en este estudio para caracterizar la estructura del ecosistema a través de la descripción de las relaciones tróficas y de la cuantificación de los flujos de biomasa (ver contribuciones en Christensen y Pauly, 1993).

El enfoque Ecopath consiste de un conjunto de ecuaciones lineales, una para cada especie o grupo funcional (conjunto de especies que tienen un mismo papel trófico), que representan un balance de flujos de biomasa en el ecosistema que se

supone en equilibrio. Así, para cada grupo i se tiene una ecuación lineal de la forma:

$$P_i = Y_i + B_i \cdot M2_i + P_i(1 - EE_i) \quad (1)$$

Donde P_i es la producción de i , Y_i es la captura de i , B_i es la biomasa de i , $M2_i$ es la mortalidad por depredación de i , EE_i es la eficiencia ecotrófica de i , que representa la proporción de la producción que es capturada por la pesca o consumida por los depredadores, de tal manera que $(1-EE_i)$ representa otras pérdidas.

La ecuación 1 puede ser reexpresada como:

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

Donde $(P/B)_i$ es el cociente Producción/Biomasa de i , B_j es la biomasa del depredador j que consume i , $(Q/B)_j$ es el cociente Consumo/Biomasa del depredador j , DC_{ji} es la fracción del grupo i en la dieta del depredador j . El término precedido por la sumatoria representa los consumos totales de i por todos los depredadores j .

En general la ecuación 2 representa el balance entre la producción (crecimiento) y las pérdidas (mortalidad) para el grupo i .

5.3 Construcción del modelo trófico en equilibrio: datos de entrada

El sistema lagunar Huizache-Caimanero es uno de los ecosistemas costeros más estudiados en México (De la Lanza y García-Calderón, 1991). Debido a ello, existen suficientes estudios ecológicos que permitieron obtener los datos de entrada para la construcción del modelo.

Como primer paso se definieron 26 grupos funcionales, 15 grupos de peces, 7 de invertebrados, 1 de zooplancton, 2 de productores primarios (fitoplancton y macrófitas) y un grupo de detritus. En el Anexo 1 se presenta la lista de las especies incluidas en cada grupo funcional. Estos grupos están formados por una especie o por un conjunto de especies con nivel trófico y hábitos alimenticios semejantes.

Una vez definidos los grupos, se utilizó la bibliografía publicada para el área para obtener los datos de entrada del modelo. Todos los datos fueron estandarizados en unidades comunes de biomasa, área y tiempo (t de peso húmedo, km², año). Para esto, fue necesario que previamente se delimitara el sistema en términos de área. (Para este estudio se definió un área de 175 km², que corresponde al área promedio del sistema lagunar Huizache-Caimanero).

De acuerdo a la ecuación 2 los datos de entrada al modelo para cada grupo fueron:

- Biomasa (B_i)
- Producción/Biomasa (P/B_i)
- Consumo/Biomasa (Q/B_i)
- Capturas pesqueras (Y_i)
- Eficiencia ecotrófica (EE_i)

Además se requirió la construcción de la matriz depredador/presa (DC_{ji}), la cual representa la proporción de la presa i en la dieta del depredador j .

Dado que la ecuación básica de Ecopath supone un balance de biomasa, es posible que falte un valor para cada grupo; sin embargo, el modelo permite su estimación en virtud del supuesto de equilibrio. De los datos de entrada, la eficiencia ecotrófica es difícil de medir directamente, por lo cual se prefirió dejarla

como incógnita en la mayoría de los casos, con excepción de los casos en que hubiera faltado cualquier otro dato, suponiendo entonces un valor razonable de acuerdo con la literatura.

5.3.1 Biomasa (B_i)

En este trabajo se utilizó la biomasa en peso húmedo por unidad de área ($t \cdot km^{-2}$). En algunos casos fue necesario aplicar factores de conversión, ya que por lo general, los estudios de los organismos del bentos presentan resultados en peso seco. La biomasa de los grupos de peces se tomó del estudio de Warburton (1979) quien la da en g peso húmedo $\cdot m^{-2}$. Los datos de la biomasa de los invertebrados provienen de los resultados del trabajo de Edwards (1978), y en este caso fue necesario aplicar factores de conversión (Tabla 1) debido a que la biomasa fue registrada en g de peso seco $\cdot m^{-2}$. La mayoría de los factores de conversión empleados se extrajeron del trabajo de Ricciardi y Bourget (1998), el cual recopila diversos factores de conversión de varios taxa incluyendo algunos de importancia comercial. La biomasa de detritus fue obtenida también de Edwards (1978) quien lo estima como el material orgánico sedimentado que es retenido por una malla de $500 \mu m$. La biomasa de las Macrófitas se obtuvo del trabajo de Flores (1982) que estimó la biomasa promedio en peso húmedo de *Ruppia maritima*, que constituye la especie más abundante.

Tabla 1.- Factores de conversión utilizados para los datos de biomasa de entrada al modelo trófico del sistema lagunar Huizache-Caimanero. PS= Peso seco, PH= Peso húmedo.

Grupo	Factor de conversión	
	PS/PH (%)	Referencia
Jaibas	29.9	Thayer <i>et al.</i> , 1973
Palaemónidos	24.7	Fonds <i>et al.</i> , 1987
Camarón	25.3	Ricciardi y Bourget, 1998
Bivalvos	8.7	Ricciardi y Bourget, 1998
Microcrustáceos		
Anfípodos	20.7	Ricciardi y Bourget, 1998
Cumaceos	17.4	Ricciardi y Bourget, 1998
Poliquetos	19.9	Ricciardi y Bourget, 1998
Gastrópodos	10.6	Ricciardi y Bourget, 1998
Detritus	4.5	Arias-González, 1984

5.3.2 Relación producción/biomasa (P/B)_i

Allen (1971) demostró, que bajo condiciones de equilibrio, el cociente P/B es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Z), usada en estudios de dinámica de poblaciones. De esta manera, para los peces no explotados, este valor es igual a la tasa instantánea de mortalidad natural (M), la cual se estimó mediante la ecuación empírica de Pauly (1980):

$$M = L_{\infty}^{-0.279} \cdot K^{0.65} \cdot T^{0.463} \quad (3)$$

Donde L_{∞} (cm) y K (año⁻¹) son los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy y T es la temperatura media anual del sistema (°C), en este caso se utilizó 23.1°C, valor reportado por de la Lanza y García-Calderón (1991). La mortalidad natural fue calculada para la especie más representativa de cada grupo funcional, los datos usados en este cálculo se presentan en la Tabla 2. En los casos de las especies en los que no existían estimaciones de L_{∞} se utilizó la relación siguiente propuesta por (Pauly, 1983):

$$L_{\infty} = \frac{L_{\text{Max}}}{0.95} \quad (4)$$

Donde L_{Max} (cm) es la longitud máxima registrada para la especie, la cual se supone debe ser un valor cercano a L_{∞} . Cuando no se contaba con los datos del coeficiente de crecimiento K , se empleó el método gráfico disponible en Fishbase (1997), donde los valores de L_{∞} pueden ser utilizados para hacer estimaciones preliminares de K en una gráfica que contiene diferentes valores de K vs. L_{∞} (Binohlan y Pauly, 1997).

Para los grupos de peces explotados, se estimó la mortalidad por pesca mediante la ecuación de captura:

$$C = B \cdot \left(\frac{F}{F+M} \right) \cdot (1 - e^{-(F+M)}) \quad (5)$$

donde C representa la captura ($t \cdot km^{-2}$), B es la biomasa ($t \cdot km^{-2}$), M es la tasa instantánea de mortalidad natural (estimada mediante la ecuación 4), y F es la tasa instantánea de mortalidad por pesca la cual fue estimada usando métodos iterativos hasta hallar un valor que satisface la igualdad.

Tabla 2.- Datos de entrada para el cálculo de la mortalidad natural según la fórmula empírica de Pauly (1980) para las especies representativas de los grupos funcionales de peces.

Grupo	Especie	K (año ⁻¹)	L _∞ (cm)	Referencia
Sciánidos	<i>Cynoscion xanthulum</i>	0.11	44.8	Warburton, 1978
Elópidos	<i>Elops affinis</i>	0.2+	90*	
Lutjánidos	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	0.1+	170*	
Carángidos	<i>Caranx hippos</i>	0.2+	100*	
	<i>Caranx sexfasciatus</i>	0.2	89.5	Munro y Williams, 1985
	<i>Oligoplites altus</i>	0.3+	48.3*	
	<i>Oligoplites saurus</i>	0.3+	36.8*	
Centropómidos	<i>Centropomus robalito</i>	0.4+	36.3*	
Áridos	<i>Arius guatemalensis</i>	0.1	99.8	Warburton, 1978
Haemúlidos	<i>Pomadasys leuciscus</i>	0.2+	39.0*	
	<i>Pomadasys macracanthus</i>	0.2+	36.8*	
Pleuronectoideos	<i>Achirus mazatlanus</i>	0.1	21.0	Warburton, 1978
Belonoideos	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	0.6+	28.4*	
Clupeoideos	<i>Anchoa panamensis</i>	0.2	12.7	Warburton, 1978
Gérridos	<i>Diapterus peruvianus</i>	0.3	14.9	Warburton, 1978
	<i>Gerres cinereus</i>	0.7	34.0	Báez y Alvarez, 1983
Poecílidos	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	1.6+	5.4*	
Gobioideos	<i>Dormitator latrifons</i>	0.3+	40*	
	<i>Gobionellus microdon</i>	0.03	38.8	Warburton, 1978
Mugílidos	<i>Mugil curema</i>	0.1	37.3	Warburton, 1978
Chánidos	<i>Chanos chanos</i>	1.0+	32.0	Tampi, 1960

*Calculado *sensu* Pauly, 1983; la longitud máxima según Fischer *et al.* (1995).

+Calculado *sensu* Binohlan y Pauly, 1997

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

$$P/B = 0.6457M^{-0.37} \quad (6)$$

Donde M es la masa corporal individual del organismo expresada en kcal, tomando como base que 1 g peso húmedo=1 kcal. En algunos de los grupos de invertebrados fue necesario aplicar la modificación de la relación anterior hecha por Peters (1983) para incluir especies tropicales.

$$P/B = 3.187 M^{-0.23} \quad (7)$$

La masa corporal promedio de los invertebrados fue obtenida basándose en el estudio de Edwards (1978), quien proporciona datos de biomasa por unidad de área y el número de individuos que contribuyen a esa biomasa.

5.3.3 Relación consumo/biomasa (Q/B)_i

El consumo/biomasa se refiere a la cantidad de alimento ingerido por un grupo expresado con respecto a su propia biomasa en el periodo de tiempo considerado. Para peces fue obtenido a través la ecuación empírica propuesta por Jarre *et al.* (1991) basada en la temperatura del ambiente, el tamaño y aspectos morfológicos del pez:

$$\log_{10} Q/B = 4.9 - 1309(1/T) + 0.4\log_{10} A + 0.3\log_{10} D - 0.1\log_{10} W_{\infty} - 0.5\log_{10} P \quad (8)$$

Donde T es la temperatura media del hábitat de los peces, A es el aspecto de la aleta caudal ($A = h^2/s$, donde h es la altura de la aleta caudal y s es la superficie de la aleta caudal), D es la razón de espesor del cuerpo del pez ($D = \text{longitud estándar}/\text{altura máxima del cuerpo}$), W_{∞} es peso asintótico del modelo de von Bertalanffy (g), y P es la altura relativa del pedúnculo caudal ($P = \text{altura del pedúnculo caudal}/\text{altura máxima del cuerpo}$). Los aspectos morfológicos fueron calculados de los dibujos en Fischer *et al.* (1995) como ha sido sugerido por Pauly (1989). En el caso de la temperatura se realizó la conversión de centígrados a grados Kelvin del valor reportado por de la Lanza y García-Calderón (1991) en este caso $T = 296.3^{\circ}\text{Kelvin}$. Los datos empleados para el cálculo de este valor se presentan en la Tabla 3. Cuando no se contó con el dato de W_{∞} fue necesario aplicar la relación peso-longitud y en caso de no contar con los parámetros de esta relación, se aplicó el criterio de Pauly (1983):

$$W_{\infty} = \frac{W_{\text{Max}}}{0.86} \quad (9)$$

Los datos usados para el cálculo de W_{∞} y sus referencias se presentan en la Tabla 4. En el caso de los grupos Haemúlidos, Pleuronectoideos y Poecílidos, Q/B se calculó suponiendo valores de la eficiencia de conversión alimenticia ($g_i \approx 0.25$). $g_i = P/Q = \text{Producción/Consumo}$ (Christensen y Pauly, 1996).

Tabla 3.- Datos de entrada para el cálculo de la relación consumo/biomasa (Q/B) según Jarre *et al.* (1991) para las especies representativas de los grupos funcionales de peces.

Grupo	Especie	W_{∞} (g)	A	D	P
Sciánidos	<i>Cynoscion xanthulum</i>	849	1.96	3.96	0.35
Elópidos	<i>Elops affinis</i>	6387	5.91	5.49	0.37
Lutjánidos	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	35720	2.27	2.73	0.32
Carángidos	<i>Caranx hippos</i>	25000	4.19	2.85	0.12
Centropómidos	<i>Centropomus nigrescens</i>	23800	1.92	4.83	0.41
Áridos	<i>Arius guatemalensis</i>	21836	1.92	4.83	0.41
Belonoideos	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	63	2.84	7.66	0.34
Clupeoideos	<i>Lile stolifera</i>	58	2.38	3.35	0.31
	<i>Anchoa panamensis</i>	15	2.44	4.22	0.44
Gérridos	<i>Diapterus peruvians</i>	105	2.03	1.95	0.29
	<i>Gerres cinereus</i>	495	2.09	2.45	0.28
Gobioideos	<i>Dormitator latrifons</i>	1716	0.95	0.32	0.49
Mugílidos	<i>Mugil curema</i>	712	2.35	3.96	0.43
Chánidos	<i>Chanos chanos</i>	524	3.87	3.81	0.38

Tabla 4.- Datos para el cálculo de W_{∞} . La referencia de L_{∞} se encuentra en la Tabla 2, si a y b aparecen para la especie, la referencia corresponde a estos valores.

Grupo	Especie	W_{∞} (g)	L_{∞} (cm)	a	b	Referencia
Sciánidos	<i>Cynoscion xanthulum</i>	849	-	-	-	Warburton, 1979
Elopidos	<i>Elops affinis</i>	6387	97.74*	0.0086	2.97	Bohnsack y Harper, 1988
Lutiánidos	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	35720*	-	-	-	-
Carángidos	<i>Caranx hippos</i>	25000*	-	-	-	-
Centropómidos	<i>Centropomus nigrescens</i>	23800*	-	-	-	-
Áridos	<i>Artus guatemalensis</i>	21836	-	-	-	Warburton, 1979
Belonoides	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>	63	28.42*	0.0007	3.41	Warburton, 1979
Clupeoideos	<i>Lile stollifera</i>	58	-	-	-	Warburton, 1979
	<i>Anchoa panamensis</i>	15	-	-	-	Warburton, 1979
Gérridos	<i>Daipiterus peruvians</i>	105	-	-	-	Warburton, 1979
	<i>Gerres cirereus</i>	495	-	-	-	Claro y García-Arteaga, 1994
Gobioideos	<i>Dormitator latifons</i>	1716	40.0	0.0062	3.40	Warburton, 1979
Mugílidos	<i>Mugil curema</i>	712	-	-	-	Warburton, 1979
Chánidos	<i>Chanos chanos</i>	524	31.5	0.0357	2.78	Bagarinao, 1991

*Calculado *sensu* Pauly (1983); la longitud máxima y peso máximo según Fischer *et al.* (1995).

Para los grupos de invertebrados el consumo puede ser obtenido a partir de la relación sugerida por Valiela (1995):

$$Q = \frac{R + P}{EA} \quad (10)$$

Donde Q es la cantidad consumida en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$, R y P se refieren a la respiración y la producción respectivamente ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$). La producción fue obtenida del cálculo de P/B según la ecuación 6. EA es la eficiencia de asimilación alimenticia, con valores de 0.2 para detritus, 0.5 para plantas y bacterias y 0.8 para animales.

La respiración fue estimada mediante la relación propuesta por Peters (1980):

$$R = a W^b \quad (11)$$

Donde R es la tasa de respiración en Watts y W es el peso individual promedio (kcal), a y b son constantes que dependen del cada tipo de organismo, los valores usados se presentan en la Tabla 5.

Tabla 5.- Constantes usadas para el cálculo de la respiración de los invertebrados. El taxón estudiado corresponde al grupo sobre el cual se estimó a y b.

Grupo funcional	Taxón estudiado	a (Watts)	b	Referencia
Jaibas	Decapoda (29°C)	0.163	0.689	Ivlea, 1980
Palaemónidos	Decapoda (29°C)	0.163	0.689	Ivlea, 1980
Camarón	-	-	-	-
Bivalvia	Mollusca	0.159	0.75	Zotin y Konoplev, 1978
Microcrustáceos				
Amphipoda	Amphipoda (25°C)	0.544	0.83	Ivlea, 1980
Cumacea	Crustacea (25°)	0.217	0.725	Ivlea, 1980
Poliquetos	Oligochaeta	0.091	0.75	Zotin y Konoplev, 1978
Gastrópodos	Mollusca	0.159	0.75	Zotin y Konoplev, 1978

¹ Watt=0.000239 kcal s⁻¹

5.3.4 Capturas (Y_i)

Los datos de capturas de camarón y de los grupos de peces explotados fueron obtenidos de los registros en las estadísticas de pesca, correspondientes al promedio de los años 84, 85 y 86, que representan temporadas con capturas altas, bajas y moderadas.

5.3.5 Matriz depredador/presa (DC_{ij})

Esta matriz se construyó sobre la base de la descripción de las dietas realizadas en diferentes estudios de contenidos estomacales para las diferentes especies o grupos funcionales. En algunos casos, cuando no existía información, se utilizó la dieta de la misma especie en un ecosistema similar, o bien de otra especie similar, suponiendo que no existen cambios importantes. En este caso, se supuso que los consumos totales dependen fundamentalmente de la biomasa de las presas. Las fuentes de donde fueron extraídas las dietas se presentan en la Tabla 6.

Tabla 6.- Referencias de las dietas de las especies usadas para los grupos funcionales incluidas en el modelo.

Grupo	Taxón	Referencia
Sciánidos	<i>Cynoscion xanthulum</i>	Díaz-González y Soto, 1988
Elópidos	<i>Elops affinis</i>	Díaz-González y Soto, 1988
Lutjánidos	<i>Lutjanus novemfasciatus</i> <i>L. argentiventris</i>	Yañez-Arancibia, 1978
Carángidos	<i>Caranx hippos</i>	Yañez-Arancibia, 1978
Centropómidos	<i>Centropomus robalito</i> <i>C. nigrescens</i>	Díaz-González y Soto, 1988
Áridos	<i>Arius guatemalensis</i>	Díaz-González y Soto, 1988
Haemúlidos	<i>Anisotremus interreptus</i> <i>Haemulon sexfasciatum</i>	Bermúdez y García, 1985
Pleuronectoideos	<i>Cynoglossus zanzibarensis</i>	Meyer y Smale, 1991
Jaibas	<i>Callinectes arcuatus</i>	Paul, 1981
Belonoideos	<i>Hemiramphus balao</i> <i>H. brasiliensis</i>	Randall, 1967
Clupeoideos	<i>Atherinomuros stipes</i> <i>Engraulis mordax</i> <i>Dorosoma petense</i>	Randall, 1967 Kucas, 1986 Davis y Foltz, 1991
Gérridos	<i>Diapterus peruvians</i>	Yañez-Arancibia, 1978
Poecílidos	-	Supuesta
Gobioideos	<i>Dormitator latrifons</i>	Carranza, 1969
Mugílidos	<i>Mugil cephalus</i>	Yañez-Arancibia, 1978
Palaemónidos	<i>Macrobranchium sp.</i>	Palomares et al. 1993
Camarón	<i>Penaeus sp.</i>	Chávez et al., 1993
Bivalvos	-	Supuesta
Microcrustáceos	Microcrustáceos	Arreguín-Sánchez et al., 1993
Zooplancton	-	Supuesta
Chánidos	<i>Chanos chanos</i>	Bagarinao, 1994
Poliquetos	-	Supuesta
Gastrópodos	-	Supuesta

5.4 Caracterización trófica del ecosistema

Consistió en describir los atributos tróficos más importantes de los grupos funcionales y del ecosistema. Estos atributos son estimados por Ecopath; entre ellos se calculó el nivel trófico discreto de cada grupo mediante la relación:

$$NT = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ij} \cdot NT_j \quad (12)$$

Donde DC_{ij} se refiere a la proporción de la presa j en la dieta del depredador i . También se calculó el índice de omnivoría (Pauly *et al.*, 1993) que describe el comportamiento alimentario de los consumidores, se calcula como la varianza de los niveles tróficos de las presas sobre las que actúa un consumidor:

$$IO = \sum_{j=1}^n (NT_j - NT)^2 DC_{ij} \quad (13)$$

Donde n es el número de grupos en el sistema, NT_j el nivel trófico de la presa j , NT el nivel trófico promedio de las presas y DC_{ij} como en la ecuación 12. Un valor de cero en este índice sugiere que un depredador solo actúa en un nivel trófico, por lo que se le puede considerar como especialista, mientras que un valor alto indica que el depredador se alimenta en diferentes niveles tróficos.

Las interacciones tróficas entre los grupos funcionales fueron analizadas mediante la superposición del nicho trófico, el cual fue calculado mediante el índice de Pianka (1973) modificado por Christensen y Pauly (1996):

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n (p_{ji} \cdot p_{ki})}{\left(\sum_{i=1}^n (p_{ji}^2 + p_{ki}^2) / 2 \right)} \quad (14)$$

Donde p_{ji} y p_{ki} son las proporciones del recurso i usadas por las especies j y k respectivamente, en este caso la fracción de la presa i en la dieta de los consumidores j y k . Este índice es simétrico y sus valores oscilan entre 0 y 1, cero cuando los dos grupos no comparten recursos, y uno indica un traslape total.

Otra alternativa usada en la descripción de las interacciones tróficas entre grupos fue el análisis de los impactos tróficos mezclados, método desarrollado por

Leontief (1951) e introducido en la ecología por Hannon (1973) y Hannon y Joiris (1989), este método se encuentra incorporado como una rutina del software Ecopath para Windows según el desarrollo metodológico de Ulanowicz y Puccia (1990). Este análisis puede ser de utilidad para definir los grupos funcionales más importantes con relación al impacto (positivo o negativo) que ocasionen sobre los demás componentes del sistema.

Se analizaron también las principales características del ecosistema, se cuantificaron los flujos de biomasa totales y de entre ellos, los correspondientes a respiración, de consumo, el flujo hacia detritus y lo correspondiente a las capturas pesqueras. Se calculó el índice de conectancia, el cual se refiere al número existente de uniones tróficas respecto al total posible en el sistema. También se utilizó el índice de reciclaje de Finn (1976), el cual expresa el porcentaje de los flujos totales que es reciclado.

Se calcularon los índices de flujo del sistema *sensu* Ulanowicz (1986): ascendencia, overhead y capacidad de desarrollo. La ascendencia es una medida del crecimiento y desarrollo de un sistema donde el crecimiento se refiere al total de flujos existentes y el desarrollo al contenido de información en el sistema. El límite superior de la ascendencia es la capacidad de desarrollo del sistema que mide su potencial para crecer y se refiere a los flujos máximos totales. La diferencia entre la ascendencia y la capacidad se denomina "overhead", la cual refleja el potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones (Ulanowicz, 1986).

La ascendencia se calcula como el producto de los flujos totales del sistema (T) por su contenido de información (I):

$$A = T \cdot I \quad (15)$$

El contenido de información del sistema se calcula en base a la teoría de la información a través de una medida de la incertidumbre de la dirección que una unidad de materia siga en la trama trófica del sistema:

$$I = \sum_{i=1, j=1}^n f_{ij} Q_i \log(f_{ij} / \sum_{k=1}^n f_{kj} Q_k) \quad (16)$$

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

$$f_{ij} = T_{ij} / \sum_{k=1}^n T_{kj} \quad (17)$$

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

$$Q_i = \sum_{k=1}^n T_{ki} / \sum_{l=1, m=1}^n T_{lm} \quad (18)$$

Q es una probabilidad que es ponderada por el total de flujos del sistema, donde

$$T = \sum_{i=1, j=1}^n T_{ij}$$

El límite de la ascendencia, la capacidad de desarrollo es estimado mediante:

$$C = H \cdot T \quad (19)$$

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

$$H = \sum_{i=1}^n Q_i \log Q_i \quad (20)$$

La estructura trófica del sistema fue agregada en niveles tróficos discretos *sensu* Lindeman (1942), utilizando como base el enfoque propuesto por Ulanowicz (1995), el cual consiste en revertir la rutina para el cálculo de los niveles tróficos discretos atribuyendo la biomasa y los flujos de un grupo a otro, proporcionalmente al nivel trófico en que actúe el grupo, y en el cual los flujos ocurran. Esto permitió cuantificar la biomasa y los flujos que ocurren en cada nivel trófico discreto, así como la eficiencia de transferencia de biomasa (energía).

5.5 Evaluación de la influencia de la pesca de camarón en el ecosistema

La siguiente etapa en el proceso de análisis consistió en evaluar los efectos temporales y espaciales que la intensidad de pesca de camarón provoca en las biomásas de los grupos funcionales y en la estructura del ecosistema.

5.5.1 Simulación temporal

La simulación temporal se realizó utilizando el modelo Ecosim (Walters *et al.*, 1997) integrado en el software Ecopath para Windows versión 4a. Este modelo consiste en una transformación dinámica de la ecuación en equilibrio del modelo Ecopath (ecuación 2). La transformación dinámica consiste en que los cambios de biomasa en el tiempo son representados por una ecuación diferencial de la forma:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_o B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij}(B_i, B_j) \quad (21)$$

Donde $f(B)$ representa la producción en función de la biomasa si i es un grupo productor primario, o $f(B) = g_i \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$, si i es un consumidor y representa la biomasa del grupo i en función de su tasa de crecimiento y su consumo alimenticio (g_i =eficiencia de conversión alimenticia, $g_i=P/Q$), $M_o B_i$ representa las pérdidas por otras causas que no son pesca ni depredación, $F_i B_i$ son las pérdidas por pesca y

$c_{ij}(B_i, B_j)$ representa la función que predice el consumo en función de la biomasa del depredador j y de la presa i .

La función utilizada en el modelo Ecosim para la estimación de la producción de los productores primarios fue:

$$f(B_i) = \frac{r_i B_i}{(1 + B_i h_i)} \quad (22)$$

Donde r_i es el máximo P/B (mortalidad total) que un grupo productor primario puede presentar cuando su biomasa (B_i) es baja, y r_i/h_i es la producción primaria neta máxima de i cuando la biomasa es alta.

Ecosim permite tres opciones diferentes para la predicción del consumo $c_{ij}(B_i, B_j)$ que dependen del *control de flujos* que se suponga en el ecosistema, entendiendo por control de flujos la manera en que la estructura de la comunidad es modificada (los cambios en biomasa, desde el punto de vista cuantitativo). Se han reconocido dos tipos de control de flujos, cuando la estructura (abundancia, distribución y/o diversidad) de los niveles tróficos depende directa o indirectamente de los niveles tróficos superiores ("top-down"), y cuando la estructura de la comunidad depende directa o indirectamente de los factores que alteren o varíen la producción en los niveles tróficos inferiores ("bottom-up"). El modelo Ecosim permite seleccionar alguno de estos dos enfoques o bien que el control de flujos sea mixto, lo que por lo general se ha supuesto más cercano a la realidad, ya que en la naturaleza ambos fenómenos ocurren simultáneamente. Para la predicción del consumo Ecosim utiliza la siguiente función:

$$c_{ij}(B_i, B_j) = \frac{a_{ij} m_{ij} B_i B_j}{(m_{ij} + a_{ij} B_i B_j)} \quad (23)$$

Donde α_{ij} es la tasa instantánea de mortalidad de i ocasionada por cada unidad de j , o bien la capturabilidad (del depredador sobre la presa) o la tasa de búsqueda efectiva y m_{ij} es el flujo máximo entre i y j . Ecosim calcula estos parámetros a partir de datos de entrada adicionales proporcionados por el usuario; éstos son: la máxima mortalidad total relativa y el máximo consumo alimenticio relativo respectivamente, en este caso se utilizaron los valores por defecto del programa, en el cual se supone que en ambos casos es el doble de los valores de entrada originales.

La ecuación 21 permite inducir cambios en el valor de la mortalidad por pesca (F) de cualquier grupo para predecir dinámicamente la biomasa resultante de los efectos directos e indirectos de la pesca, sobre los demás grupos del ecosistema. En el presente trabajo se llevaron a cabo dos escenarios de perturbación por un periodo de 10 años: **Escenario 1**, la mortalidad por pesca inicial del camarón ($F=2.15 \text{ año}^{-1}$) se aumentó gradualmente al doble ($F=4.2 \text{ año}^{-1}$) a partir del año 5 hasta el 10 y se mantuvo esta mortalidad por un periodo de 5 años más para después regresar instantáneamente al valor original; **Escenario 2**, la mortalidad por pesca inicial del camarón ($F=2.15 \text{ año}^{-1}$) se disminuyó gradualmente hasta eliminarla ($F=0$) a partir del año 5 hasta el 10 y se mantuvo esta situación por un periodo de 5 años más para después regresar instantáneamente al valor original. En ambos escenarios la simulación se continuó hasta el año 50. Estos escenarios fueron seleccionados para representar una situación donde hay períodos en que la pesca de camarón es intensa y otro donde no hay explotación.

Los efectos sobre los diferentes grupos del ecosistema fueron analizados a través de los cambios de biomasa que experimentó cada uno; se identificaron los impactos significativos como aquellos cambios de biomasa positivos o negativos mayores o iguales al 10% de la biomasa original. Los impactos fueron medidos utilizando los conceptos de *persistencia* (P), *tiempo de recuperación* (TR), *magnitud de cambio* (MC) y *resiliencia* (R). los cuales representan atributos asociados con la estabilidad de los ecosistemas (Pérez-España y Arreguín-

Sánchez, 1999a y b). La persistencia es el lapso de tiempo que transcurre entre el inicio de la perturbación simulada hasta la identificación de un impacto significativo. El tiempo de recuperación es el tiempo que se requiere para volver al estado original y mantenerse así, una vez que ha ocurrido un impacto significativo, es decir la duración del impacto significativo. La magnitud de cambio del impacto significativo es el cambio máximo en biomasa respecto a la biomasa original expresado como una proporción. En este estudio si un grupo presenta un aumento en su biomasa ($\Delta B \geq 10\%$) entonces $MC = (B_{\max} - B_{\text{inicial}})(B_{\text{inicial}})^{-1}$ y si presenta una disminución ($\Delta B \leq 10\%$) $MC = (B_{\text{inicial}} - B_{\min})(B_{\text{inicial}})^{-1}$. En el caso de que un grupo presente impactos significativos tanto positivos como negativos, la magnitud del cambio se obtuvo como la amplitud en biomasa del impacto respecto a la biomasa original, esto es $MC = (B_{\max} - B_{\min})(B_{\text{inicial}})^{-1}$. La resiliencia se define como la rapidez con que un sistema recupera su estado inicial después de un cambio, y se calcula como el cociente de la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación. Pérez-España y Arreguín-Sánchez (1999a) han utilizado los conceptos anteriores como atributos de estabilidad en ecosistemas acuáticos. En este estudio serán utilizados como índices de estabilidad interna, ya que son medidas adecuadas de cambio de biomasa y tiempo de respuesta, como han sido utilizados por Arreguín-Sánchez y Manickhand-Heileman (1998).

Para conocer si hay asociación significativa entre los índices de estabilidad en cada escenario, se empleó un análisis de correlación a partir de los valores estimados para cada grupo funcional.

La finalidad de emplear estos indicadores de estabilidad reflejados en coeficientes de correlación significativos, es porque al causar impactos (en este caso a través de la pesca de camarón) se espera que el ecosistema modifique su estructura y por tanto su estabilidad. De aquí que a través de este análisis se puede inferir acerca de los cambios en la estructura y posiblemente en el funcionamiento del ecosistema.

5.5.2 Simulación espacial

En la simulación de los efectos de la pesca en la distribución espacial de los grupos funcionales se utilizó el modelo Ecospace (Walters *et al.*, en prensa); el cual predice la dinámica de la biomasa de los grupos en el espacio. Para ello, se emplea una representación por celdas (cuadrículas) en donde se destacan las principales características topográficas, hábitats del sistema y zonas de pesca. Este sistema de celdas se dibuja en una interfase gráfica del software Ecopath, asignando tipos de hábitats a las celdas, incluyendo la zona terrestre (Figura 2). En cada celda que corresponda al medio acuático se repite la simulación temporal por medio de ecuaciones diferenciales del mismo modo que en el modelo Ecosim, con la adición de dos términos que tienen que ver con la dinámica espacial:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) + I_i - M_o B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j) - e_i \quad (24)$$

donde I_i y e_i son los términos que vinculan las celdas entre sí, y representan las entradas por inmigración y salidas por emigración de cada celda respectivamente; los demás términos son similares a los usados en la ecuación 21. La biomasa que inmigra a cada celda (I_i) consta de los 4 flujos de emigración posibles de las celdas que se encuentran en su perímetro. Los flujos de emigración se calculan como el producto de la densidad de biomasa existente en la celda y la de tasas instantánea de movimiento (m_i). En las celdas que se encuentren en el borde del sistema (en el límite con el ambiente terrestre), se supone que la emigración se encuentra en equilibrio con la inmigración.

La tasa instantánea de movimiento se calcula considerando que es proporcional a la velocidad de movimiento de los organismos (V_i) e inversamente proporcional al tamaño de un lado de la celda (L). Además se considera que existe una proporción de organismos que se encuentran en la celda y que se moverán fuera

de ella ($1/I$). De esta manera el cálculo de la tasa de movimiento se calcula mediante la relación:

$$m_i = \frac{V_i}{\Pi L} \quad 25$$

A cada grupo funcional incluido en el modelo se le asignó un(os) hábitat(s) preferido(s). Esta información se usa en la predicción de la dirección o trayectoria de la biomasa de cada grupo de una celda a otra. Para esto es necesario introducir datos de entrada adicionales: la vulnerabilidad y eficiencia de alimentación relativa en un hábitat no preferido y el movimiento relativo hacia aquel. En este estudio se usaron los valores por defecto del programa, ya que cualitativamente los patrones de dispersión simulados no se ven alterados directamente por estos datos (Walters *et al.*, en prensa).

Además se determina la efectividad de la pesca en cada hábitat. En este caso se limitó el área de pesca definiendo un hábitat propio para ella, con una efectividad de pesca del 100% respecto a los otros hábitats (Figura 2). Ecospace utiliza esta información para calcular la mortalidad por pesca en cada celda.

La tasa de emigración, dispersión y de movimiento entre celdas de un grupo en particular, varían dependiendo del grupo, del tipo de hábitat en el que se encuentre y de la respuesta de los organismos al riesgo de ser consumidos por los depredadores y las condiciones de alimentación en la celda en que se encuentren. Este último punto es representado en Ecospace a través de la relación de riesgo $\Sigma C_{ij}/\Sigma C_{ji}$; que representa la proporción de un grupo que es consumido respecto a su consumo. Por ejemplo, si el consumo de un grupo por sus depredadores es mayor que el consumo de este grupo, entonces tendrá una tendencia a moverse hacia otra celda donde la relación de riesgo sea más favorable.

Una vez calculados los flujos de inmigración y emigración, la mortalidad por pesca y el consumo alimenticio, Ecospace simula la distribución espacial de la biomasa.

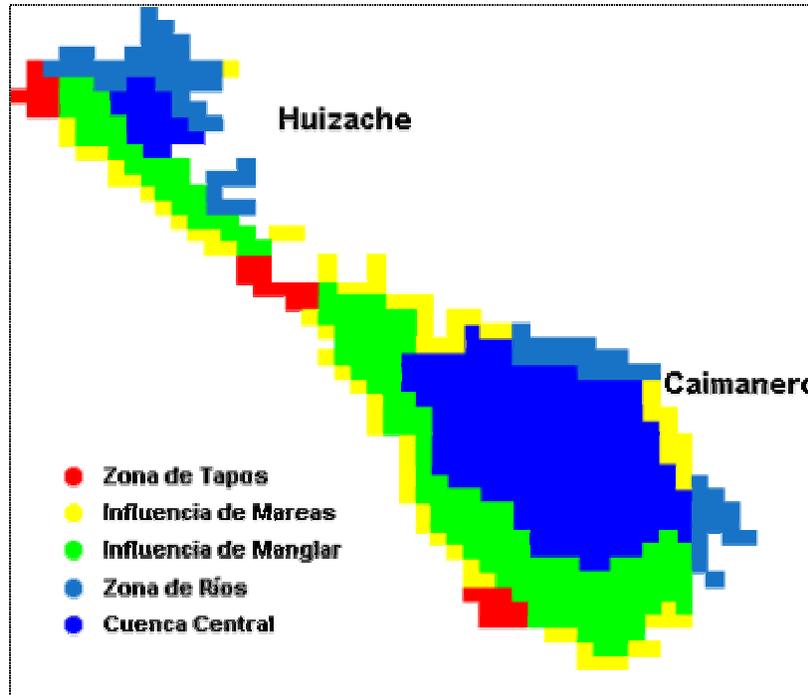


Figura 2. Representación gráfica del sistema lagunar Huizache-Caimanero, se muestran los hábitats definidos en la simulación espacial. La zona de tapos se utilizó para delimitar el área de pesca en el modelo. La escala ha sido exagerada.

Se definieron 5 hábitats típicos para este modelo. La zona con influencia de mareas, caracterizada por estar expuesta a procesos de desecación durante los periodos de mareas bajas. La zona con influencia del manglar, localizada con ayuda de fotografías aéreas, con vegetación de este tipo y donde se localizan esteros. La zona de los tapos, con características similares al hábitat anterior, pero definida como un hábitat aparte para asignarla como la zona exclusiva de pesca de camarón. La cuenca central de las lagunas, que son las zonas de mayor profundidad, y la zona de los ríos, con aportes de agua dulce. La asignación de preferencia de hábitats para cada grupo funcional se muestra en la Tabla 7. Nótese que el hábitat expuesto al efecto de mareas, no fue asignado como preferente para ningún grupo vivo.

Tabla 7.- Asignación de los hábitats de preferencia de los grupos funcionales en el modelo espacial del sistema lagunar Huizache-Caimanero.

Grupo \ Hábitat	Cuenca	Manglar	Tapos	Ríos	Mareas
Sciánidos		+	+		
Elópidos		+	+		
Lutjánidos		+	+		
Carángidos	+	+	+		
Centropómidos	+	+	+	+	
Áridos	+	+	+	+	
Haemúlidos	+	+	+		
Pleuronectoideos	+	+	+	+	
Jaibas		+	+		
Belonoideos		+	+		
Clupeoideos	+	+	+		
Gérridos	+	+	+	+	
Poecílicos				+	
Gobioideos		+	+		
Mugílidos	+				
Palaemónidos		+	+		
Camarón		+	+		
Bivalvos	+				
Microcrustáceos	+	+	+	+	
Zooplancton	+	+	+	+	
Chánidos		+	+	+	
Poliquetos	+	+	+	+	
Gastrópodos		+	+		
Fitoplancton	+	+	+	+	
Macrófitas		+	+	+	
Detritus	+	+	+	+	+

6 RESULTADOS

6.1 Construcción del modelo trófico

Basándose en especies y ecosistemas similares, fueron asignados valores supuestos de P/B y Q/B para el grupo zooplancton para que su biomasa fuera estimada por el modelo; así mismo en el caso del fitoplancton el valor de P/B fue supuesto con un criterio similar. Una vez obtenidos los datos de entrada para cada grupo y construida la matriz depredador-presa, se procedió a incorporar la información al modelo en el software Ecopath 3.1 versión para Windows®.

Los primeros resultados proporcionaron un modelo desequilibrado en los flujos de biomasa, ocasionando valores >1 de la eficiencia ecotrófica (EE); es decir que para el periodo considerado en el modelo (1 año), el consumo por los depredadores y/o pesca de un grupo dentro del sistema es más elevado que su producción. De acuerdo a la ecuación 2, los valores de EE deben estar entre 0 y 1, un valor bajo indica que un grupo es poco consumido y/o exportado (pesca o emigración), y un valor cercano a 1 indica lo contrario. Se consideró que este desequilibrio de flujos se debía a la matriz de dietas construida, ya que los estudios de contenido estomacal en los cuales se basó su construcción, muchas veces proporcionan información puntual. Con el fin de balancear el modelo se procedió a realizar ajustes haciendo modificaciones graduales en la proporción de la presa en la dieta del depredador, de modo que el consumo de las presas fuera compatible con su producción. Esto se determinó cuando los valores de EE fueron entre 0 y 1, considerando que los grupos de los niveles tróficos inferiores deben tener un valor mayor que los depredadores, ya que estos últimos son menos consumidos.

Se probó la consistencia del modelo analizando los resultados de algunas variables fisiológicas que Ecopath calcula para cada grupo, siguiendo los criterios de Christensen y Pauly (1996). La eficiencia de conversión alimenticia (g_i) presentó valores entre 0.08 y 0.37, y fue mayor en los grupos de los niveles tróficos inferiores. La relación respiración/asimilación no puede exceder a 1, debido a que la respiración no puede ser mayor que la asimilación. En este caso, los resultados estuvieron en el rango de 0.6 a 0.9, y los depredadores presentaron los valores mayores. Los cocientes producción/respiración y respiración/biomasa mostraron valores consistentes, siendo estos mayores en los niveles tróficos inferiores; y en el caso de la producción/respiración no excedió a 1.

Una vez balanceado el modelo se utilizó la rutina denominada *EcoRanger*, la cual considera la incertidumbre de los datos de entrada con un enfoque de estadística Bayesiana. EcoRanger realiza iteraciones que se basan en el re-muestreo de los

datos de entrada iniciales. Se asigna una forma de distribución previa y un porcentaje de variabilidad, considerándose en este caso una distribución triangular previa y un 10% de variación, para cada dato de entrada. Con esta información se generan, dentro de los límites establecidos, número aleatorios para los valores de entrada, y en cada iteración se genera un modelo con nuevos datos de entrada. El criterio para elegir el modelo más apropiado, fue aquel donde se minimizan los residuales de un total de al menos 3,000 iteraciones positivas; considerándose una iteración positiva aquella que proporciona valores razonables (p.e. $EE < 1$ y no presencia de flujos negativos en el modelo). Después de 3,000 iteraciones positivas se supuso que el modelo era estable.

En la Tabla 8 se presentan los datos de entrada y los estimados por Ecopath para cada grupo funcional. La Tabla 9 representa la matriz de dietas utilizada en el modelo, que muestra la proporción de las presas en la dieta de los depredadores. La Figura 3 representa el modelo en el que se muestran los flujos de biomasa más importantes entre los componentes del sistema (ver anexo 2 para todos los flujos).

Tabla 8.- Datos de entrada por grupo funcional, los valores en paréntesis son los estimados por el modelo. P/B= producción/biomasa, Q/B=consumo/biomasa, EE=eficiencia ecotrófica y g_i =eficiencia de conversión alimenticia.

Grupo	Biomasa (t·km ⁻²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE	Capturas (t·km ⁻²)
Sciánidos	0.590	0.399	4.987	(0.106)	
Elópidos	0.014	0.430	5.154	(0.000)	
Lutjánidos	0.017	0.220	2.732	(0.733)	
Carángidos	0.049	0.527	6.196	(0.873)	
Centropómidos	0.623	0.930	2.513	(0.430)	0.040
Áridos	1.058	0.785	2.736	(0.498)	0.340
Haemúlidos	0.227	0.593	2.279	(0.661)	
Pleuronectoideos	0.203	0.392	1.658	(0.761)	
Jaibas	5.520	2.228	6.285	(0.098)	
Belonoideos	0.330	1.073	8.891	(0.968)	
Clupeoideos	2.780	0.839	5.669	(0.837)	
Gérridos	0.494	1.526	5.108	(0.760)	0.080
Poecílidos	0.004	3.432	13.770	(0.905)	
Gobioideos	0.192	0.455	2.367	(0.894)	
Mugílidos	3.720	1.095	4.273	(0.522)	1.410
Palaemónidos	0.529	1.228	4.172	(0.842)	
Camarón	2.568	3.163	10.654	(0.843)	5.530
Bivalvos	7.670	2.241	10.680	(0.606)	
Microcrustáceos	11.707	11.443	35.795	(0.804)	
Zooplancton	(10.558)	18.624	84.963	0.936	
Chánidos	0.011	1.518	5.564	(0.520)	
Poliquetos	19.202	6.166	26.641	(0.772)	
Gastrópodos	(2.025)	3.222	15.606	0.909	
Fitoplancton	(35.421)	19.617	-	0.910	
Macrófitas	380.820	8.197	-	(0.068)	
Detritus	3,829.787	-	-	(0.231)	

Tabla 9. - Matriz de dieta, en las columnas se encuentran los depredadores y en las filas las presas.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
1 Scianidos					0.016																			
2 Etlopidos																								
3 Lutjánidos		0.038																						
4 Carangidos		0.005				0.005																		
5 Centropomidos		0.06				0.012																		
6 Aridos						0.025																		
7 Haemulidos		0.025	0.108	0.041		0.002																		
8 Pleuronectoides		0.01				0.006																		
9 Jaibas		0.019		0.028	0.018	0.019	0.074										0.041							
10 Belonideos		0.07	0.019		0.026	0.044																		
11 Clupeideos		0.11		0.162	0.101	0.11	0.089																	
12 Gerridos		0.051		0.085	0.231	0.055	0.029																	
13 Poecilidos			0.018		0.002		0.005																	
14 Gobioides		0.003	0.063	0.097	0.023	0.007	0.003							0.02										
15 Mugilidos		0.06	0.262	0.201	0.103	0.097	0.005							0.009										
16 Palenonidos		0.033	0.007		0.022	0.011	0.103							0.009	0.006									
17 Camaron		0.035	0.134	0.094	0.103	0.2	0.075	0.095						0.016	0.007									
18 Bivalvos				0.047	0.082		0.047	0.044	0.024	0.284														
19 Microcrustaceos	0.461	0.244	0.094	0.263	0.225	0.386	0.454	0.514	0.231	0.12	0.214	0.073	0.291	0.157	0.24	0.008	0.108							0.044
20 Zooplanton				0.042			0.108																	
21 Chantidos						0.003																		
22 Poliquetos	0.041	0.068	0.031		0.11	0.042	0.074	0.185	0.079	0.035														
23 Gastropodos	0.005	0.043	0.023		0.025	0.041	0.052	0.047	0.09	0.154														
24 Fitoplanton											0.1													
25 Macrofitas					0.011	0.01	0.064	0.045																
26 Detritus	0.012	0.014	0.079	0.039	0.055	0.042	0.02	0.169	0.197															
Suma	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Nivel trófico

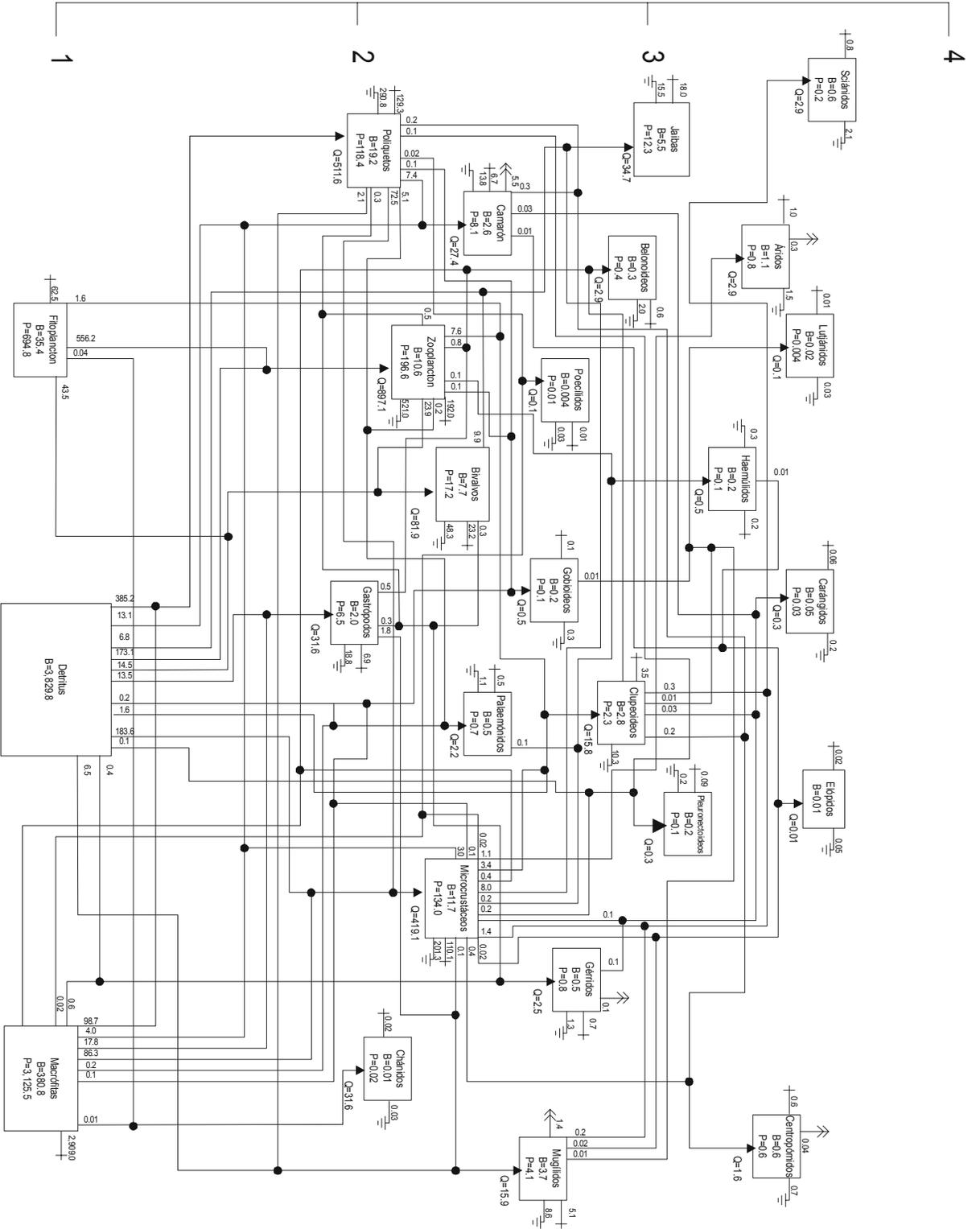


Figura 3.- Diagrama de flujos de biomasa del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sin., Méx. Solo se muestran aquellos flujos >10% del total. B= biomasa ($g \cdot m^{-2}$), P= producción ($g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$), Q= consumo ($g \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$).

→ Flujos, → Capturas, ≡ Respiración, + Flujo a detritus v • conector.

6.1.1 Atributos tróficos de los grupos funcionales

En la Tabla 10 se presentan algunos de los atributos ecológicos de los grupos funcionales incluidos en el modelo trófico. Se encontró que los principales depredadores en el sistema fueron los grupos Sciánidos, Elópodos, Lutjánidos, Carángidos, Centropómidos y Áridos, con niveles tróficos entre 3.4 y 3.6. El nivel trófico más bajo de los consumidores, lo presentó el grupo Gastrópodos (2.0), así como también el índice de omnivoría más bajo (0), ya que se alimenta exclusivamente en el nivel trófico primario (Detritus y Macrófitas). De manera general, el índice de omnivoría fue mayor para los grupos de los niveles tróficos 2 y 3, con valores de 0.24 a 0.40. A excepción del grupo Áridos cuya omnivoría fue de 0.32 en los niveles tróficos >3 y los grupos Gastrópodos, Poliquetos y Chánidos en los niveles tróficos ≥ 2 , con valores del índice de omnivoría de 0, 0.08 y 0.13 respectivamente. Esto sugiere que en los niveles tróficos superiores del sistema se encuentran principalmente depredadores con un espectro trófico relativamente estrecho.

Tabla 10.- Atributos ecológicos calculados por Ecopath para los grupos incluidos en el modelo del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.

Grupo	Nivel Trófico	g_i	Asimilación (t·km ⁻² ·año ⁻¹)	Producción (t·km ⁻² ·año ⁻¹)	Respiración (t·km ⁻² ·año ⁻¹)	Flujo a Detritus (t·km ⁻² ·año ⁻¹)	Índice de Omnivoría
Sciánidos	3.6	0.080	2.354	0.236	2.118	0.799	0.15
Elópidos	3.5	0.083	0.058	-	0.052	0.020	0.16
Lutjánidos	3.5	0.081	0.037	0.004	0.033	0.010	0.26
Carángidos	3.5	0.085	0.243	0.026	0.217	0.064	0.16
Centropómidos	3.4	0.370	1.252	0.579	0.673	0.643	0.22
Áridos	3.4	0.287	2.316	0.829	1.485	0.996	0.32
Haemúlidos	3.2	0.260	0.414	0.135	0.279	0.149	0.12
Pleuronectoideos	3.1	0.236	0.269	0.080	0.190	0.086	0.28
Jaibas	3.0	0.354	27.755	12.337	15.456	18.029	0.35
Belonoideos	2.9	0.121	2.347	0.354	1.993	0.598	0.40
Clupeoideos	2.9	0.148	12.608	2.332	10.275	3.532	0.34
Gérridos	2.7	0.299	2.019	0.754	1.265	0.685	0.36
Poecílidos	2.7	0.249	0.044	0.013	0.030	0.012	0.36
Gobioideos	2.7	0.192	0.364	0.087	0.276	0.100	0.35
Mugílidos	2.6	0.256	12.716	4.075	8.643	5.126	0.36
Palaemónidos	2.4	0.294	1.766	0.650	1.116	0.544	0.30
Camarón	2.4	0.297	21.888	8.122	13.765	6.748	0.31
Bivalvos	2.4	0.210	65.532	17.177	48.344	23.163	0.31
Microcrustáceos	2.3	0.320	335.242	133.976	201.278	110.056	0.28
Zooplankton	2.2	0.219	717.664	196.641	521.023	192.001	0.24
Chánidos	2.1	0.273	0.049	0.017	0.032	0.020	0.13
Poliquetos	2.1	0.231	409.248	118.426	290.849	129.287	0.08
Gastrópodos	2.0	0.206	25.288	6.526	18.762	6.916	0.00
Fitoplancton	1.0	-	-	694.845	-	62.536	-
Macrófitas	1.0	-	-	3,125.485	-	2909.048	-
Detritus	1.0	-	-	-	-	-	-

6.1.2 Interacciones tróficas en el ecosistema

La repartición de recursos tróficos fue analizada mediante la superposición de nichos. En la Figura 4 se presentan los resultados obtenidos entre los depredadores respecto a la utilización de las presas. Se aprecia que la intensidad y superposición del nicho trófico es mayor entre los depredadores de los niveles

tróficos superiores. En los niveles tróficos inferiores también se presenta con gran intensidad entre los detritívoros (Gobioideos, Mugílidos, Palaemónidos, Camarón, Microcrustáceos y Poliquetos) y entre los fitoplanctófagos (Bivalvos, Zooplancton y Chánidos). A pesar de que dos grupos ocupen distintos niveles tróficos, la superposición de nichos tróficos puede presentarse entre ellos; tal es el caso de los Pleuronectoideos y las Jaibas (NT=3.1 y 3.0) cuyos nichos tróficos se superponen intensamente con los Gobioideos y los Mugílidos (NT=2.7 y 2.6).

Lo anterior muestra que en cada nivel trófico los grupos funcionales comparten recursos de manera intensa. Más aún, existen grupos que se encuentran cerca de los límites del segundo y tercer nivel trófico donde la superposición de nicho es alta, lo que indica que los grupos que ocupan niveles tróficos semejantes tienen un alto grado de superposición de nicho.

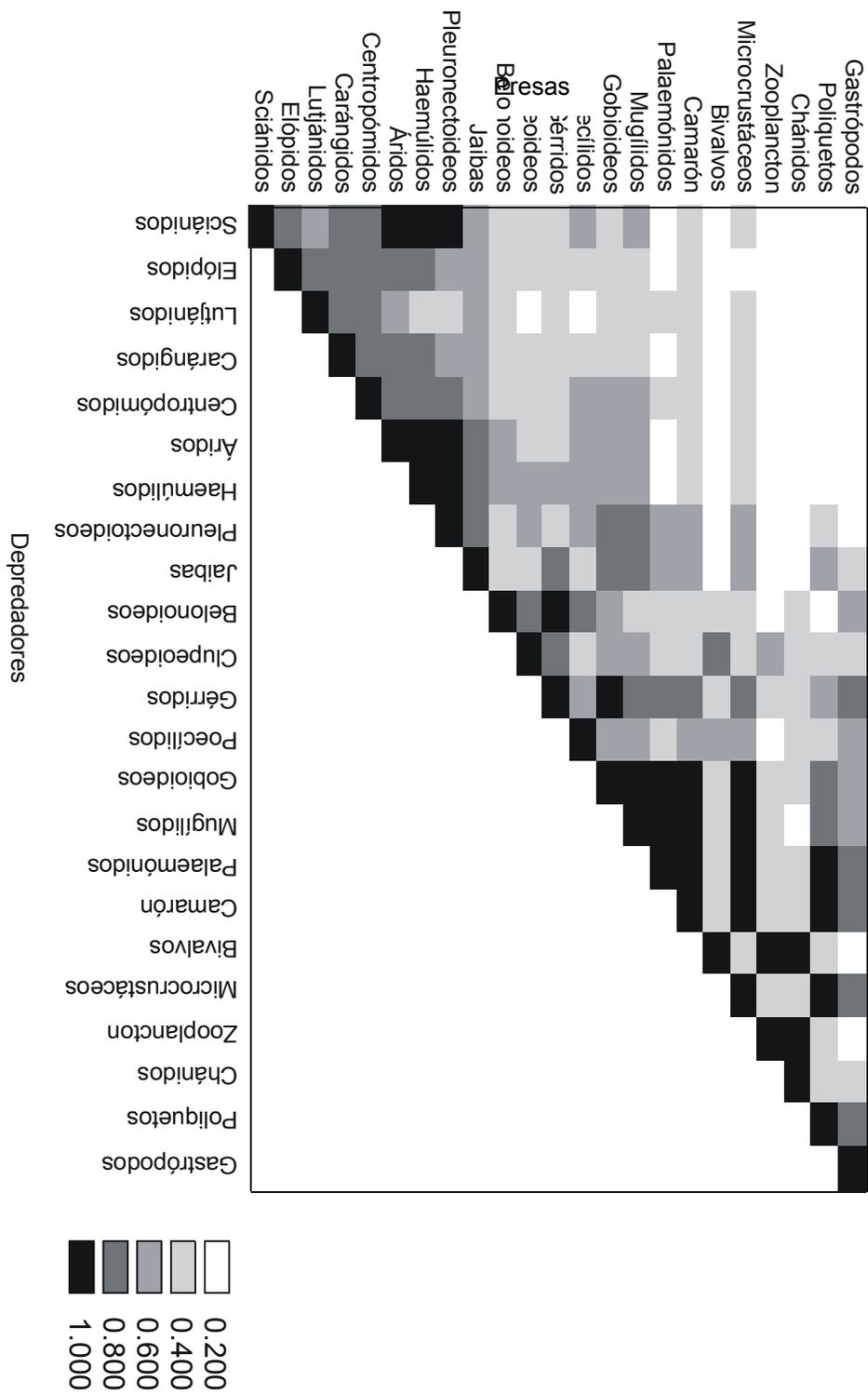


Figura 4. - Superposicion de nicho trófico entre grupos funcionales con respecto a la utilización de los recursos (presas). Los nombres de los grupos se encuentran ordenados por nivel trófico (incrementándose de Gastrópodos a Sciánidos).

En la Figura 5 se muestran los impactos directos e indirectos que ocasionan los depredadores del sistema sobre sus presas. Resulta notorio que los depredadores de los niveles tróficos superiores reciben impactos positivos por el grupo de los microcrustáceos. La importancia del detritus como hábitat es evidente, ya que la mayoría de los grupos funcionales incluidos en el modelo se ven beneficiados al consumir organismos asociados al detritus. Así como también la pesca de escama y la pesca de camarón reciben impactos positivos por el detritus, ya que es el alimento principal del camarón y la lisa; ésta última constituye el principal recurso de la pesca de escama. Cabe mencionar que en esta figura también se muestra el efecto conocido como "cascadas tróficas", que consiste que en los depredadores ocasionan un impacto indirecto positivo sobre las presas de sus presas. Por ejemplo, el grupo de los Sciánidos ejerce impacto negativo sobre los Haemúlidos, pero tiene impacto positivo sobre los Poecílidos, este último presa de los Haemúlidos que lo afectan negativamente.

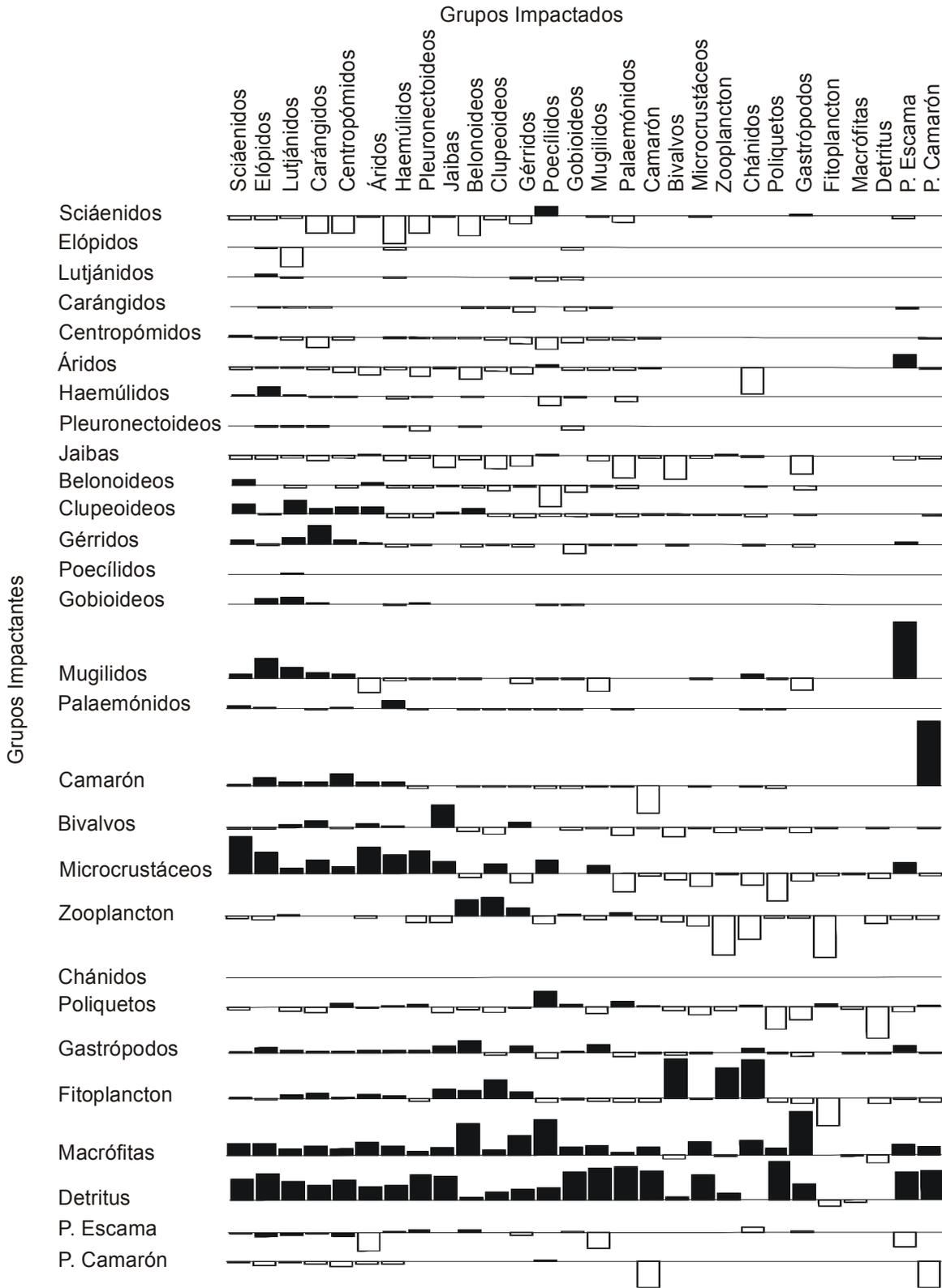


Figura 5.- Representación de los impactos tróficos mezclados entre los grupos biológicos del ecosistema Huizache-Caimanero. P. Camarón= Pesca de camarón (tapos), y P. Escama= Pesca de escama. Barra negras: impactos positivos, barras blancas: impactos negativos

6.1.3 Atributos tróficos del ecosistema

En la Tabla 11 se muestra un resumen de los atributos básicos del sistema. El total de flujos del sistema se considera como una medida de su tamaño (Ulanowicz, 1986). Este valor puede ser utilizado con fines de comparación entre ecosistemas. Del total, el 52.0% fluye hacia detritus, el 17.1% se utiliza en procesos respiratorios, el 0.1% en exportación (pesca) y el 30.8% son flujos de consumo. La producción neta del sistema fue calculada en $2,678.3 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$, y los cocientes producción primaria total/respiración total (P/R) y producción primaria total/ biomasa del sistema (P/B) mayores que uno. El cociente P/R tuvo un valor de 3.4, y el cociente P/B del sistema fue calculado en 7.8 año^{-1} . El cociente biomasa total/flujos totales resultó en un valor relativamente bajo.

Tabla 11.- Principales atributos del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México.

Parámetro	Valor	Unidades
Suma de flujos de consumo	2051.84	t km ⁻² año ⁻¹
Suma de las exportaciones	7.39	t km ⁻² año ⁻¹
Suma de los flujos respiratorios	1138.16	t km ⁻² año ⁻¹
Suma de los flujos a detritus	3471.17	t km ⁻² año ⁻¹
Total de flujos del sistema	6669	t km ⁻² año ⁻¹
Suma total de la producción	4320	t km ⁻² año ⁻¹
Producción primaria neta calculada	3816.43	t km ⁻² año ⁻¹
Producción primaria total/respiración total	3.35	
Producción neta del sistema	2678.27	t km ⁻² año ⁻¹
Producción primaria total/biomasa total	7.85	año ⁻¹
Biomasa total/flujos totales	0.07	
Biomasa total (sin detritus)	486.33	t km ⁻²
Capturas totales	7.39	t km ⁻² año ⁻¹
Índice de conectancia	0.30	
Índice de omnivoría del sistema	0.25	
Índice de reciclaje de Finn	9.90	%

El índice de conectancia fue de 0.3, el cual indica que existen un 30% de uniones tróficas entre grupos del total posible.

En la Tabla 12 se presentan los resultados de los índices de flujos del sistema. La ascendencia está constituida en su mayor parte por los flujos internos que se dan entre los componentes bióticos del ecosistema. La capacidad de desarrollo del sistema fue calculada en 23,288.9 Flowbits, lo que representa que el sistema posee una estructura alrededor del 30% de su capacidad total de desarrollo. Se calculó la diversidad de flujos en el ecosistema en 3.5 bits.

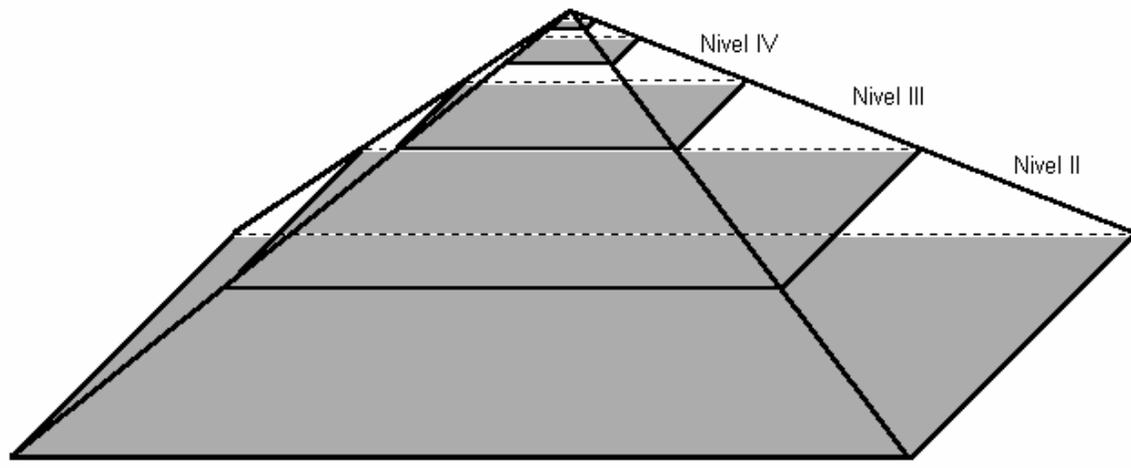
Tabla 12.- Índices de flujos totales para el ecosistema lagunar Huizache-Caimanero.

Origen	Ascendencia Flowbits	%A	Overhead Flowbits	%O	Capacidad Flowbits	%
Importación	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Flujos internos	4,859.1	20.9	13,041.2	56.0	17,900.3	76.9
Exportaciones	53.2	0.2	27.3	0.1	80.6	0.3
Respiración	1,940.7	8.3	3,367.3	14.5	5,308.0	22.8
Totales	6,853.1	29.4	16,435.8	70.6	23,288.9	100.0

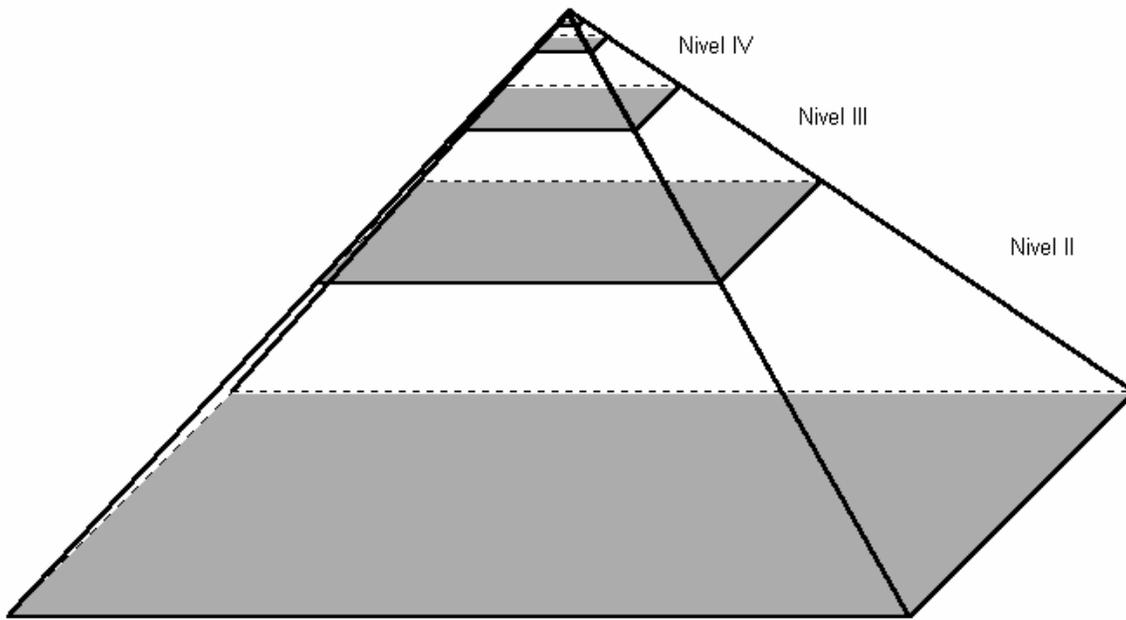
6.1.4 Agregación trófica

Los resultados de la agregación permitieron identificar seis niveles tróficos discretos; sin embargo, en el nivel seis los flujos fueron mínimos. Se encontró que la biomasa total del sistema es de 486.3 (t·km⁻²) excluyendo detritus y se encuentra distribuida principalmente en el primer nivel trófico (85.6%), en el segundo nivel trófico el 11.0%, en el tercer nivel trófico el 3.0% y menos del 1% en los restantes niveles tróficos (Figura 6).

En cuanto a los flujos totales (6,668.6 t·km⁻²·año⁻¹), el 71.9% ocurre en el nivel trófico primario (herbívoros/detrítivoros), el 25.6% en el secundario (consumidores de primer orden), el 2.3% en el nivel terciario (consumidores de segundo orden) y < 1% en los últimos niveles tróficos (depredadores tope) (Figura 6).



Biomasa



Flujos

Figura 6.- Distribución de la biomasa y de los flujos por nivel trófico discreto; cada sección en la pirámide es proporcional a la biomasa o flujos presentes en el nivel.

En la Figura 7 se muestra un modelo simplificado de los flujos de biomasa en el ecosistema agregado en niveles tróficos discretos. Se encontró que la eficiencia de transferencia promedio de un nivel trófico a otro fue de 8.1% y que ésta fue mayor en los primeros niveles tróficos. La proporción de flujos originados del detritus respecto al total de flujos que se derivan del nivel trófico primario fue 0.49. Este valor da una idea de la importancia del detritus en el ecosistema *sensu* Odum (1969). De la producción primaria total, sólo el 22% es consumida por los herbívoros y el resto fluye hacia detritus. Alrededor del 27% de los flujos que entran al nivel trófico II (herbívoros) se devuelve hacia detritus.

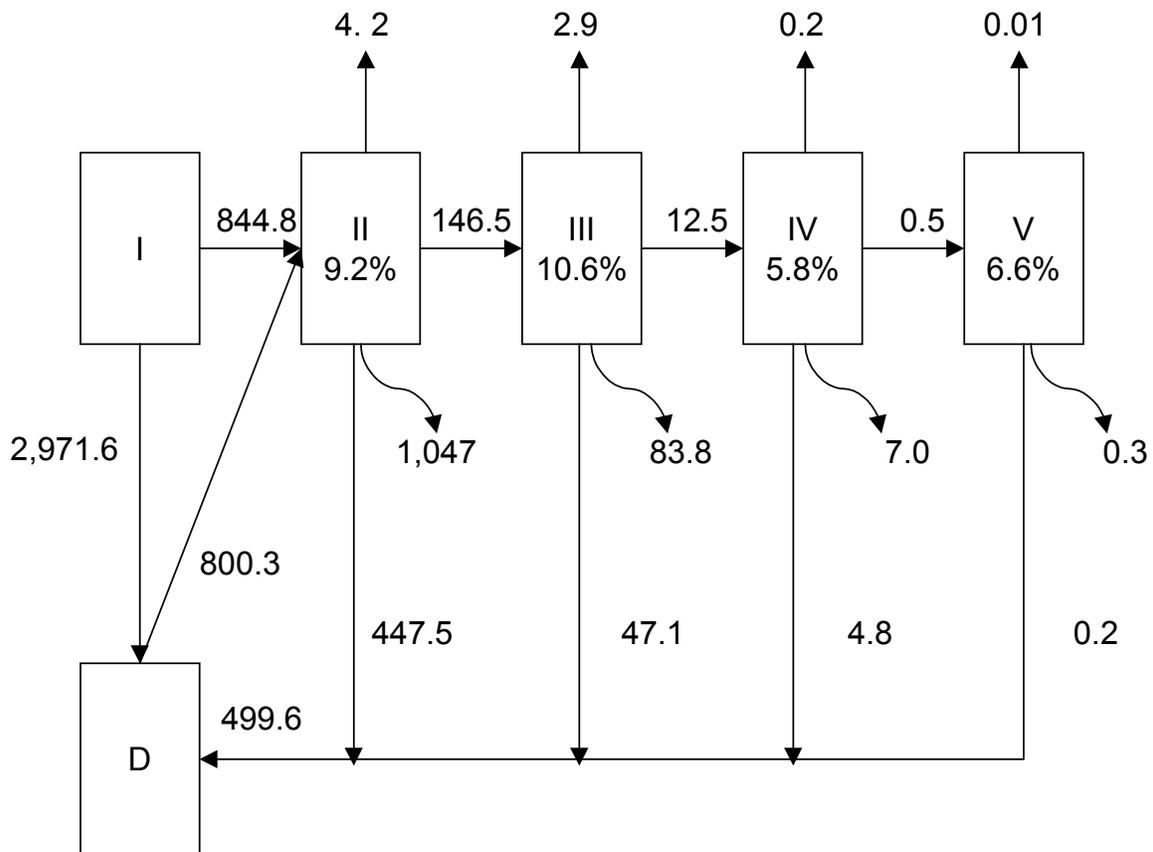


Figura 7.- Agregación de la estructura trófica en niveles tróficos discretos mostrando los flujos de biomasa por consumo (flechas horizontales) y la eficiencia de transferencia del nivel anterior. Las flechas por encima de cada caja son exportaciones (pesca), las flechas verticales hacia abajo indican el flujo a detritus y las flechas curvas hacia abajo se refieren a procesos de respiración. D=Detritus. Todos los flujos están en $t \cdot km^{-2} \cdot año^{-1}$.

6.2 Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación temporal)

Las respuestas de la estructura del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero fueron evaluadas a través de las fluctuaciones de biomasa en el tiempo durante y después de las perturbaciones simuladas. Se encontraron tendencias diferentes en los dos escenarios simulados, pero resulta evidente que las perturbaciones ocasionadas en el grupo funcional camarón ocasionan impactos en la mayoría de los grupos tróficos, ya que este recurso se encuentra formando parte importante en la dieta de muchos organismos. Una característica común fue que en el nivel trófico 1 no sucedieron impactos evidentes.

6.2.1 Escenario 1.- Aumento de la mortalidad por pesca del camarón

En las figuras 8 y 9 se representan las fluctuaciones de biomasa en el tiempo de los grupos que reciben impactos por los cambios de la mortalidad por pesca del camarón. Se observa que la biomasa del camarón se hace mínima durante el periodo de máxima mortalidad por pesca simulada ($F=4.2 \text{ año}^{-1}$), en el transcurso de los años 10 a 15 aproximadamente. Por otra parte las fluctuaciones de biomasa de los grupos de los niveles tróficos 2 y 3 presentan impactos positivos con patrones muy similares. El grupo Poecílidos presentó los aumentos proporcionales más grandes en biomasa.

En los niveles tróficos superiores (>3) las fluctuaciones de biomasa son distintas entre grupos, aunque existen grupos que tienen impactos positivos, otros experimentan disminuciones en su biomasa. En todos los casos, la biomasa de los grupos presentó una tendencia a regresar al equilibrio original, y éste se alcanzó antes de terminar el periodo simulado.

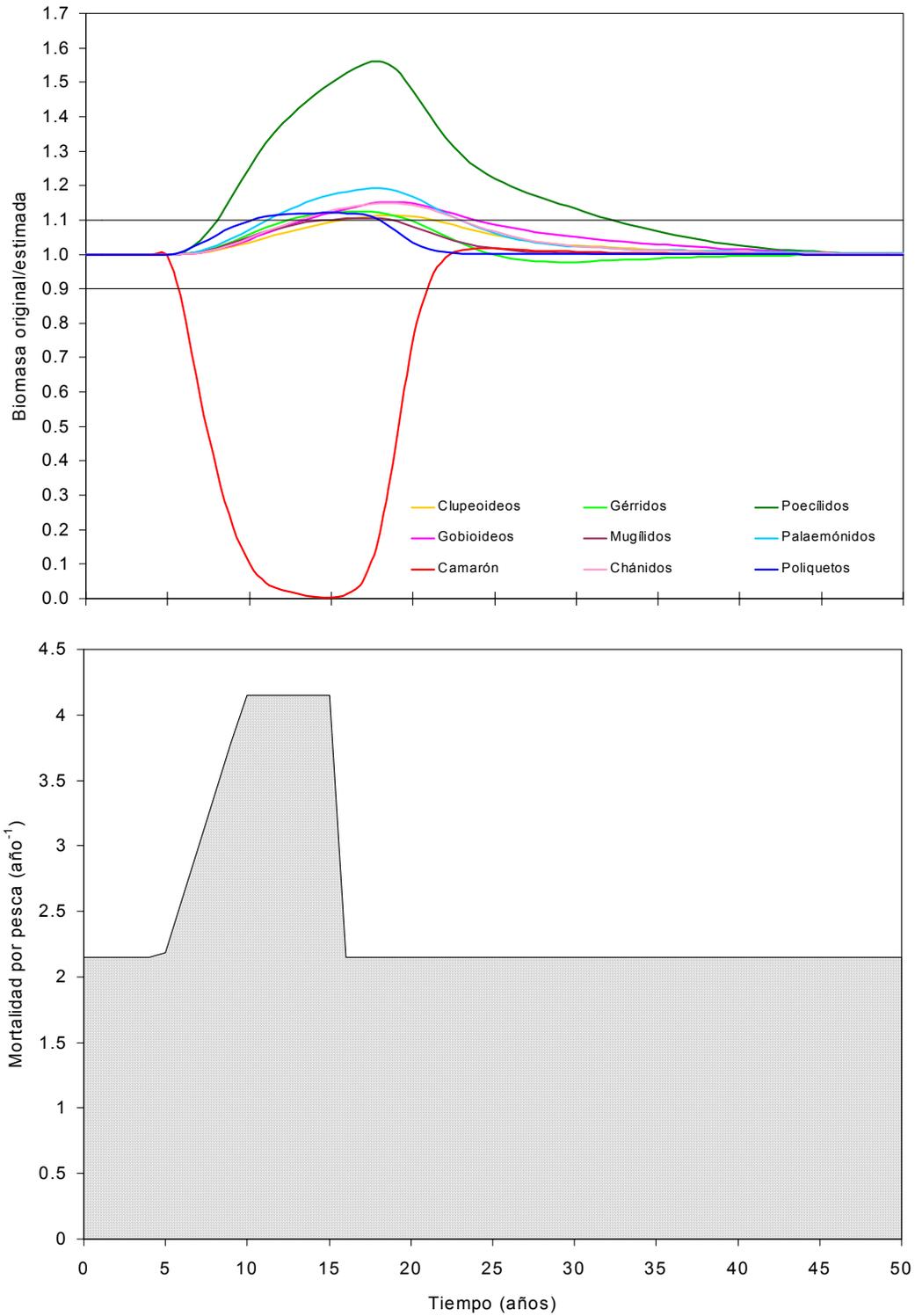


Figura 8.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 ante el incremento de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 1).

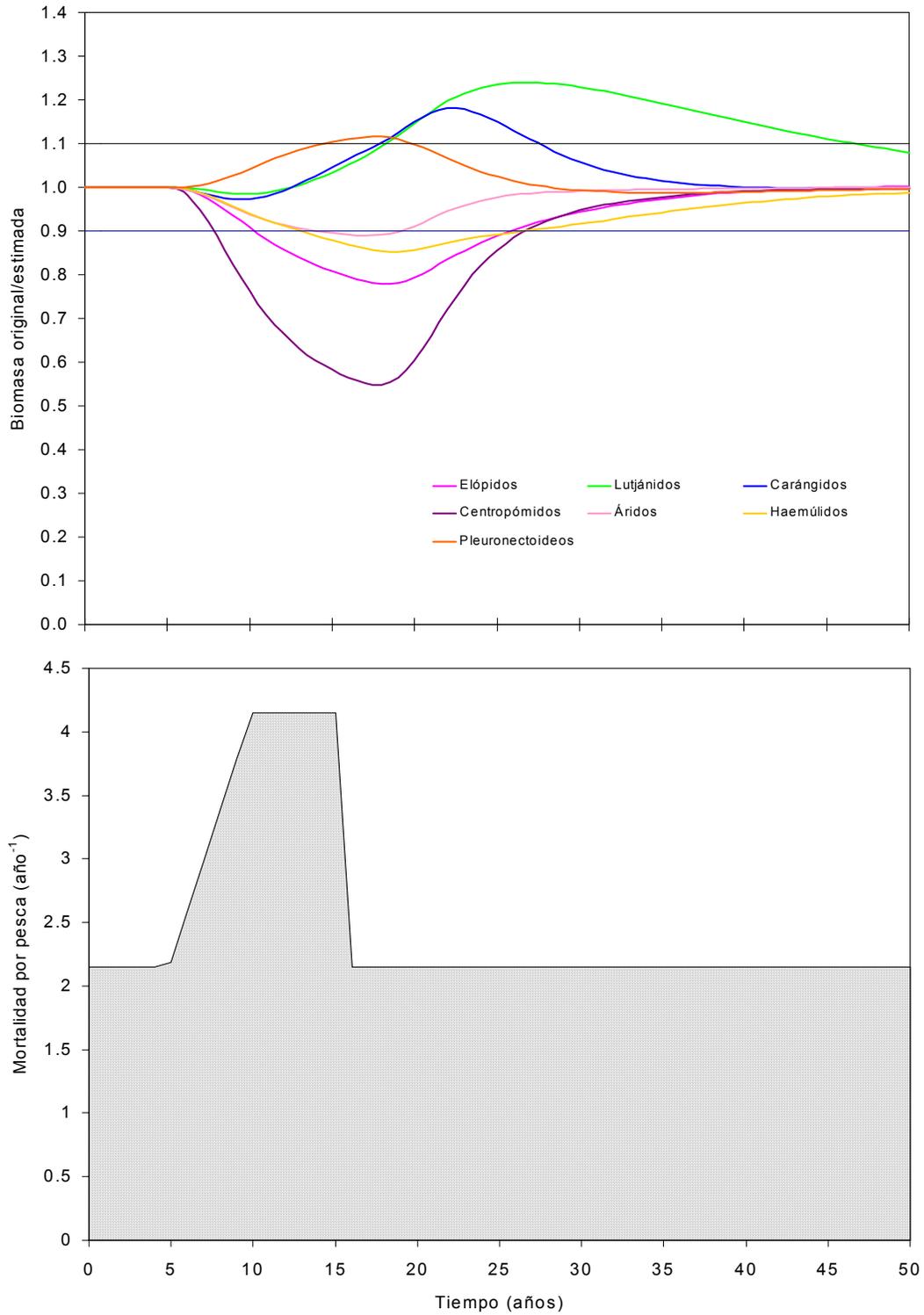


Figura 9.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >3 ante el incremento de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 1).

En la Tabla 13 se presentan los valores de los índices de estabilidad asociados a los cambios de biomasa calculados para cada grupo. Es claro como el grupo Camarón responde inmediatamente a los cambios simulados en su mortalidad por pesca, presentando el valor más bajo de persistencia y la mayor magnitud de cambio. Pero una vez finalizado el impacto simulado, su biomasa regresa rápidamente al equilibrio, lo que hace que el tiempo de recuperación coincida con la duración de la perturbación, lo cual lo hace un grupo con alta resiliencia. Esta forma de respuesta se concibe como típica de un estrategia “r”.

En cuanto a la magnitud de cambio, además del camarón, los mayoría de los depredadores del sistema experimentan los mayores cambios, aunque que existen excepciones como el grupo Poecílidos con una magnitud de cambio considerable (56%) y Palaemónidos (19%). Para la mayoría de los grupos, una magnitud de cambio relativamente alta, correspondió a un tiempo de recuperación también mayor.

Tabla 13.- Cambios de biomasa y tiempo de respuesta calculados de los grupos funcionales en el sistema lagunar Huizache-Caimanero después de la perturbación simulada en el Escenario 1: Aumento de la mortalidad por pesca del camarón.

	Persistencia (años)	Tiempo de Recuperación (años)	Magnitud de cambio (%)	Resiliencia de cambio (año ⁻¹)
Sciánidos	-	-	-	-
Elópidos	5.4	15.5	22.1	1.4
Lutjánidos	13.4	28.4	24.0	0.8
Carángidos	13.0	9.7	18.1	1.9
Centropómidos	3.0	18.8	45.2	2.4
Áridos	9.2	5.1	11.0	2.2
Haemúlidos	8.3	13.4	14.9	1.1
Pleuronectoideos	9.6	5.5	11.6	2.1
Jaibas	-	-	-	-
Belonoideos	-	-	-	-
Clupeoideos	10.8	5.5	11.4	2.1
Gérridos	7.5	7.4	12.4	1.7
Poecílicos	3.2	24.3	56.1	2.3
Gobioideos	8.4	10.6	15.3	1.4
Mugílidos	9.8	4.0	10.6	2.7
Palaemónidos	6.2	11.8	19.2	1.6
Camarón	0.8	15.2	99.6	6.6
Bivalvos	-	-	-	-
Microcrustáceos	-	-	-	-
Zooplancton	-	-	-	-
Chánidos	8.1	9.9	15.0	1.5
Poliquetos	5.2	7.9	12.0	1.5
Gastrópodos	-	-	-	-
Fitoplancton	-	-	-	-
Macrófitas	-	-	-	-
Detritus	-	-	-	-

- No sufrió impacto significativo

El análisis de correlación mostró que en este escenario la persistencia se correlacionó negativamente con la magnitud de cambio y la resiliencia (Tabla 14). Así mismo, existen correlaciones positivas significativas entre el tiempo de recuperación y la magnitud de cambio, y la magnitud de cambio y la resiliencia.

Tabla 14.- Resultados del análisis de correlación para los índices de estabilidad interna obtenidos en el escenario 1 de simulación.

	Persistencia	Tiempo de Recuperación	Magnitud de cambio	Resiliencia
Persistencia	1			
Tiempo de Recuperación	-0.230	1		
Magnitud de cambio	-0.699**	0.508*	1	
Resiliencia	-0.553*	-0.023	0.829**	1

* $p \leq 0.05$ ** $p \leq 0.005$

6.2.2 Escenario 2.- Disminución de la mortalidad por pesca del camarón

Los cambios de biomasa del camarón fueron superiores a los de cualquier grupo, en la Figura 10 se presenta su fluctuación respecto a la de los grupos del nivel trófico >2 y <3. La reducción de pesca de camarón ocasiona que su biomasa se incremente considerablemente, y que el patrón que presente corresponda exactamente al efecto de la mortalidad por pesca simulada.

El número de grupos afectados es mayor en este escenario que en el anterior. Las fluctuaciones de biomasa en el tiempo de los grupos del nivel trófico >2 y <3 presentan un patrón inverso al del escenario 1. La mayoría de los grupos presentan impactos negativos, aunque el grupo Gastrópodos presenta un impacto positivo y la biomasa del grupo Poecílicos disminuye durante la perturbación y al término de ésta, en los años siguientes, se incrementa más allá del rango de equilibrio (Figura 11).

En el nivel trófico >3 los Sciánidos se agregan a los grupos con impactos significativos, permaneciendo solo las Jaibas sin sufrir cambios importantes. En este nivel trófico se presenta una situación similar a la anterior, ya que los grupos que presentaron impactos positivos en este escenario, habían sufrido impactos negativos en el escenario 1, y viceversa (Figura 12). El grupo de los Lutjánidos no logró volver al punto de equilibrio en el periodo de tiempo simulado.

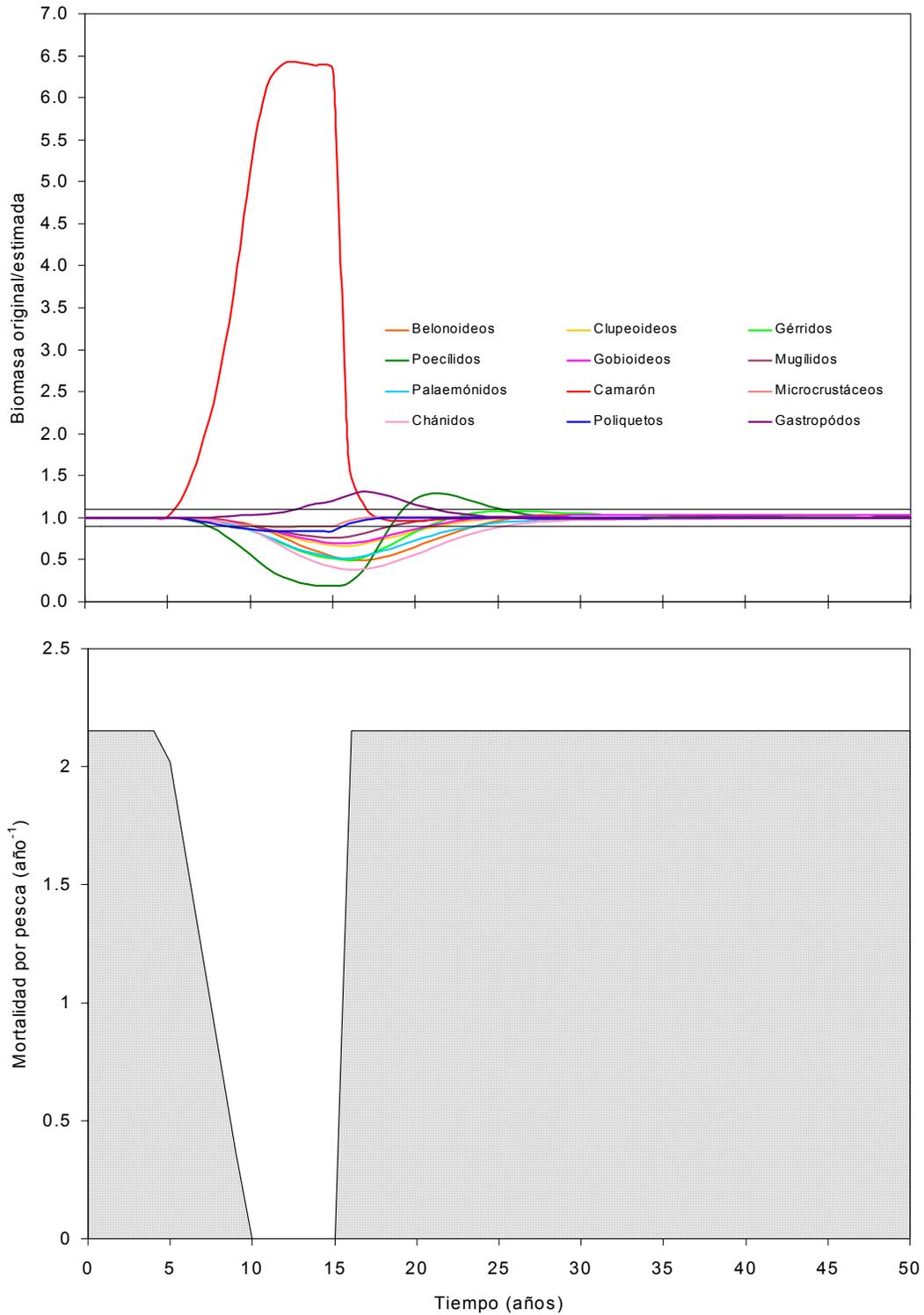


Figura 10.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 ante la disminución de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2).

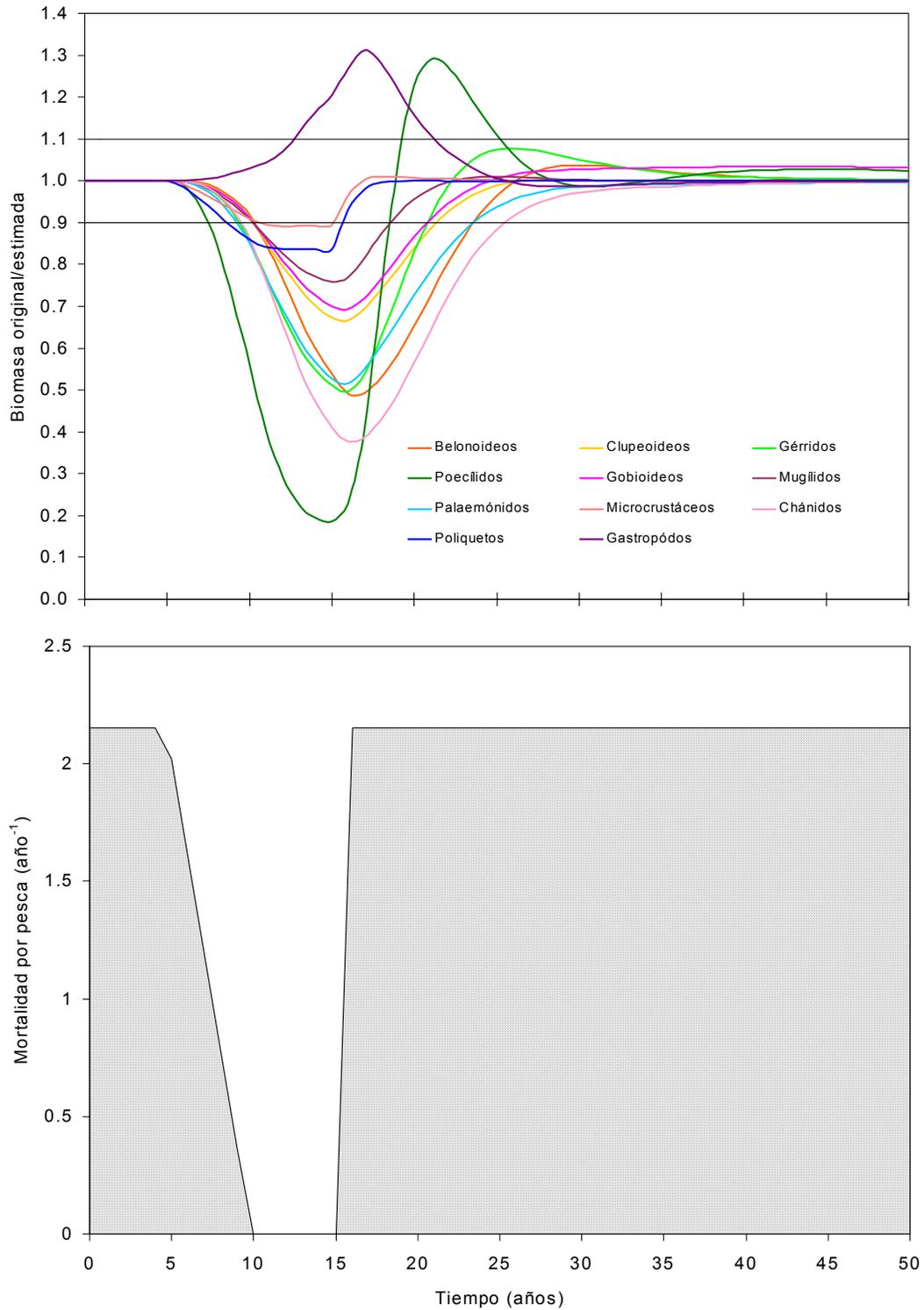


Figura 11.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >2 y <3 (excluyendo el grupo Camarón) ante la disminución de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2).

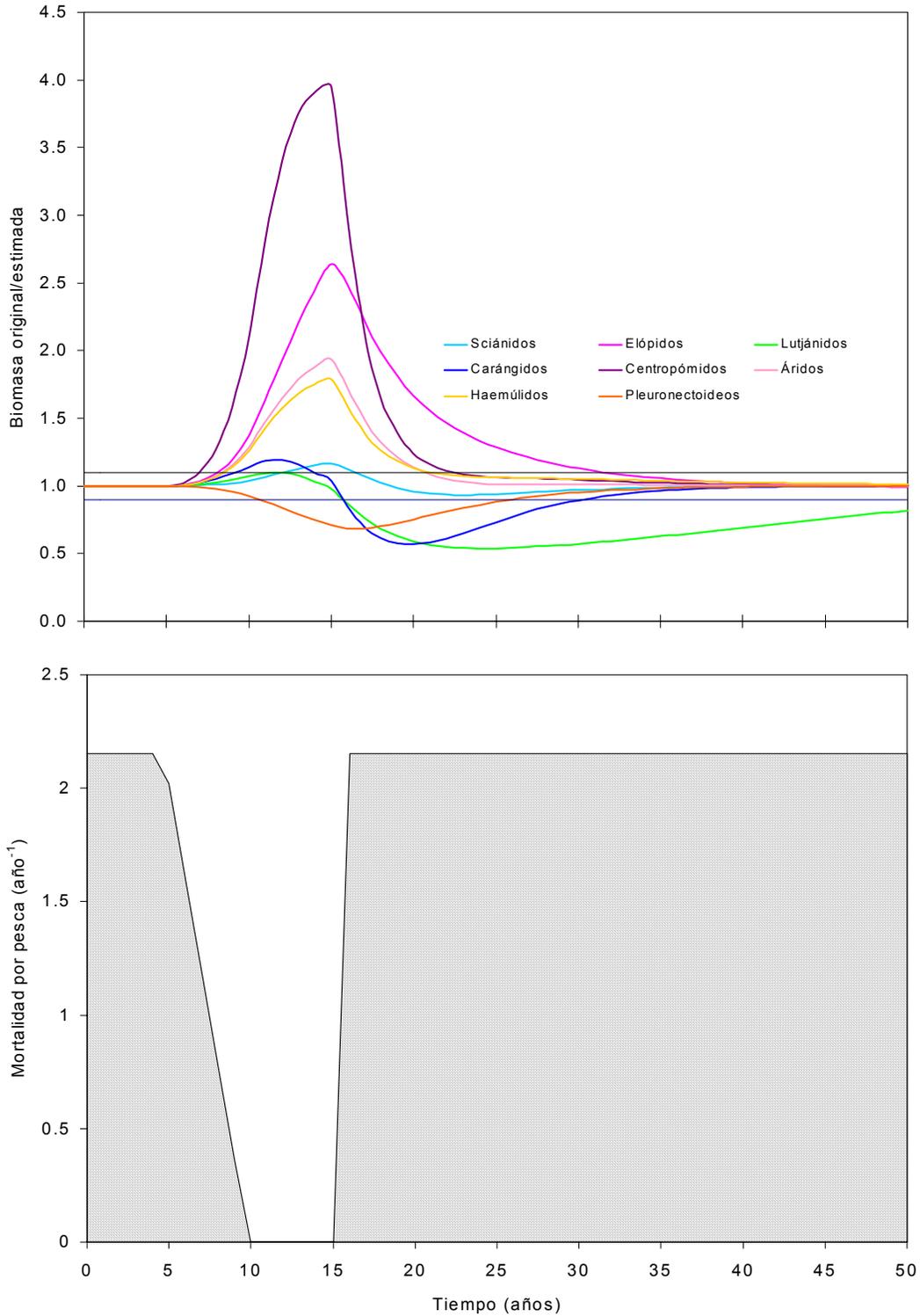


Figura 12.- Respuesta de la biomasa simulada de los grupos funcionales de los niveles tróficos >3 ante la disminución de la mortalidad por pesca del camarón en el sistema lagunar Huizache-Caimanero (Escenario 2).

En la Tabla 15 se presentan los valores de los índices de estabilidad asociados a los cambios de biomasa calculados para cada grupo, también en este caso el grupo Camarón responde rápidamente a los cambios simulados en su mortalidad por pesca, presentando el valor más bajo de persistencia y el valor más alto de resiliencia.

Los tiempos de recuperación tienden a ser más largos en los grupos de los niveles tróficos más altos, y de manera general también son mayores si la magnitud de cambio es relativamente alta. En el caso del camarón la biomasa aumentó en un orden de magnitud de más de 5 veces la biomasa original en el sistema, al reducir su intensidad de pesca. Algunos depredadores del sistema experimentan los cambios más notorios en biomasa, con incrementos de más de 160% y 300% aproximadamente en los grupos Elópidos y Centropómidos. Los grupos del nivel trófico anterior también experimentan cambios bruscos respecto al escenario 1, pero en general menores que los depredadores del sistema, con excepción del camarón y el grupo Poecílidos.

En este escenario, es evidente un patrón inverso al del escenario 1, aquí los grupos que compiten con el camarón, se ven perjudicados por el aumento de biomasa de este último ante la disminución de la pesca.

Tabla 15.- Cambios de biomasa y tiempo de respuesta calculados de los grupos funcionales en el sistema lagunar Huizache-Caimanero después de la perturbación simulada en el Escenario 2: Disminución de la mortalidad por pesca del camarón.

	Persistencia (años)	Tiempo de Recuperación (años)	Magnitud de cambio (%)	Resiliencia de cambio (año ⁻¹)
Sciánidos	7.1	4.4	16.5	3.7
Elópidos	3.2	23.6	165.3	7.0
Lutjánidos	10.8	*	46.2	*
Carángidos	4.3	21.1	62.6	3.0
Centropómidos	2.0	15.3	295.3	19.3
Áridos	3.4	12.3	93.2	7.6
Haemúlidos	3.7	12.4	78.5	6.3
Pleuronectoideos	5.7	15.3	31.9	2.1
Jaibas	-	-	-	-
Belonoideos	5.3	13.3	51.3	3.9
Clupeoideos	5.3	11.2	33.7	3.0
Gérridos	4.4	11.4	50.6	4.4
Poecílicos	2.5	17.7	110.5	6.3
Gobioideos	5.3	10.5	30.9	2.9
Mugílidos	5.3	8.3	10.2	1.2
Palaemónidos	4.3	14.3	48.8	3.4
Camarón	0.5	11.6	542.5	46.8
Bivalvos	-	-	-	-
Microcrustáceos	5.6	4.5	10.9	2.4
Zooplancton	-	-	-	-
Chánidos	4.5	16.0	62.5	3.9
Poliquetos	3.8	7.0	16.3	2.3
Gastrópodos	7.8	8.5	31.2	3.7
Fitoplancton	-	-	-	-
Macrófitas	-	-	-	-
Detritus	-	-	-	-

- No sufrió impacto significativo.

* No se recuperó en el periodo simulado.

Los resultados del análisis de correlación mostraron que en este escenario la persistencia se correlacionó negativamente con todos los atributos. Dicha correlación fue significativa en todos. También se encontró una correlación positiva significativa entre la magnitud de cambio y la resiliencia, al igual que en el escenario 1.

Tabla 16.- Resultados del análisis de correlación para los índices de estabilidad interna obtenidos en el escenario 2 de simulación.

	Persistencia	Tiempo de Recuperación	Magnitud de cambio	Resiliencia
Persistencia	1			
Tiempo de Recuperación	-0.456*	1		
Magnitud de cambio	-0.785**	0.253	1	
Resiliencia	-0.707**	0.073	0.976**	1

* $p \leq 0.05$

** $p \leq 0.005$

6.3 Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación espacial)

Los dos escenarios planteados en la simulación temporal se repitieron en la simulación espacial. Sin embargo, debido a que el área de pesca está restringida a pequeñas zonas dentro de la laguna, no se presentaron diferencias aparentes en la distribución espacial de la biomasa de los grupos en la laguna. Los dos escenarios tuvieron resultados idénticos.

Los patrones de distribución de la biomasa de los grupos biológicos incluidos en el modelo se muestran en la figura 13. La respuesta de la distribución sigue patrones de acuerdo a los hábitats de preferencia de cada grupo. La biomasa de camarón es mayor en la zona de manglar y se ve disminuida por los efectos de la pesca en la zona de los tapos (Figura 14). Aunque según la predicción del modelo, la biomasa de camarón también es relativamente alta aún en hábitats no preferibles (Cuenca central y zona de ríos).

En todos los grupos se presenta menos biomasa en la zona influenciada por las mareas. Se pueden distinguir dos patrones general de distribución. El primero caracterizado por biomazas altas en la zona de manglar, que incluye a los grupos Sciánidos, Elópidos, Lutjánidos, Jaibas, Belonoideos, Góbidos y Palaemónidos. El segundo grupo presenta zonas de alta biomasa que abarcan la zona de manglar, la cuenca central y en algunos grupos la zona de descarga de ríos. Pertenecen a

este grupo: Carángidos, Centropómidos, Áridos, Haemúlidos, Pleuronectoideos, Clupeioides, Gérridos y los Microcrustáceos.

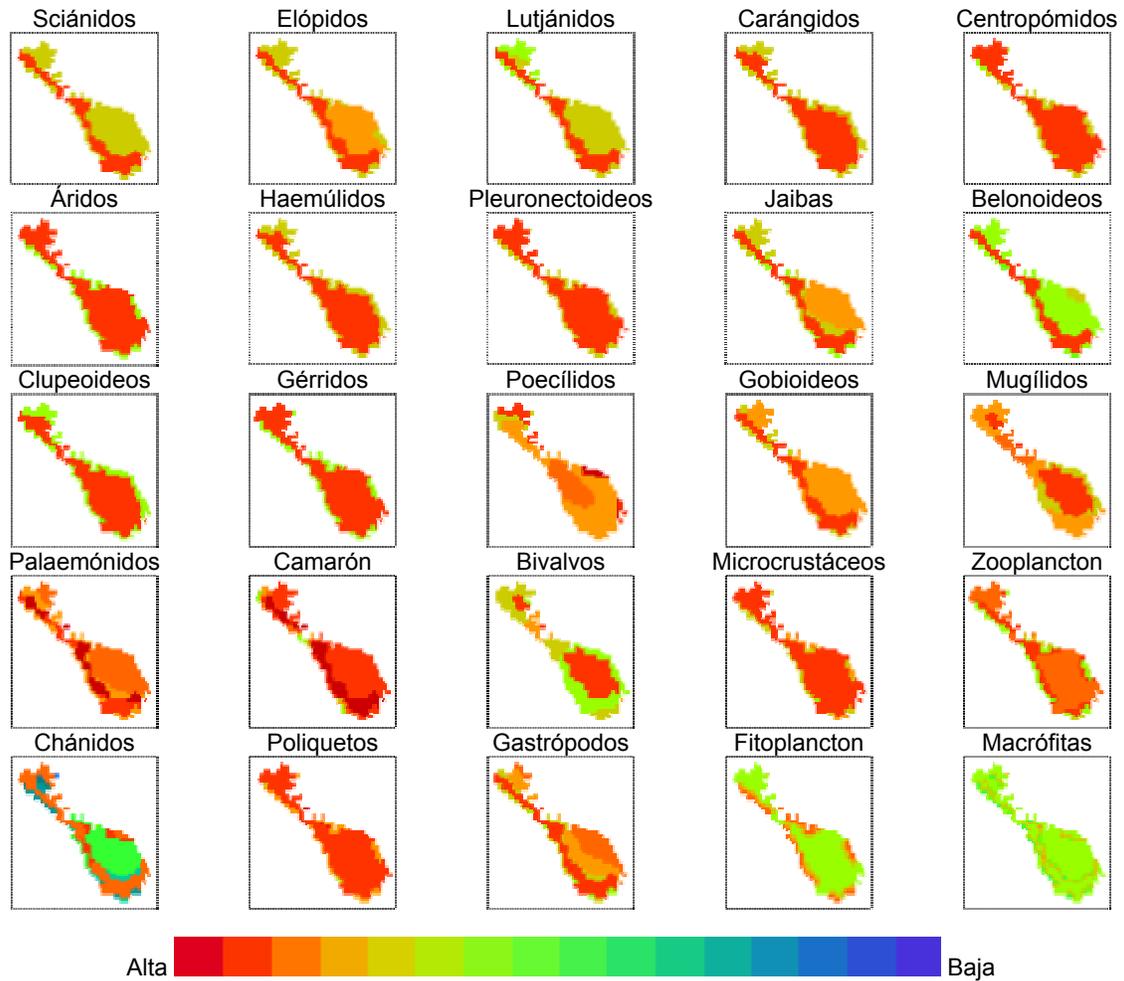


Figura 13. Distribución de la biomasa, simulada por Ecospace, de cada grupo, en el sistema lagunar Huizache-Caimanero. La escala de colores indica una biomasa alta en rojo y una biomasa baja en azul

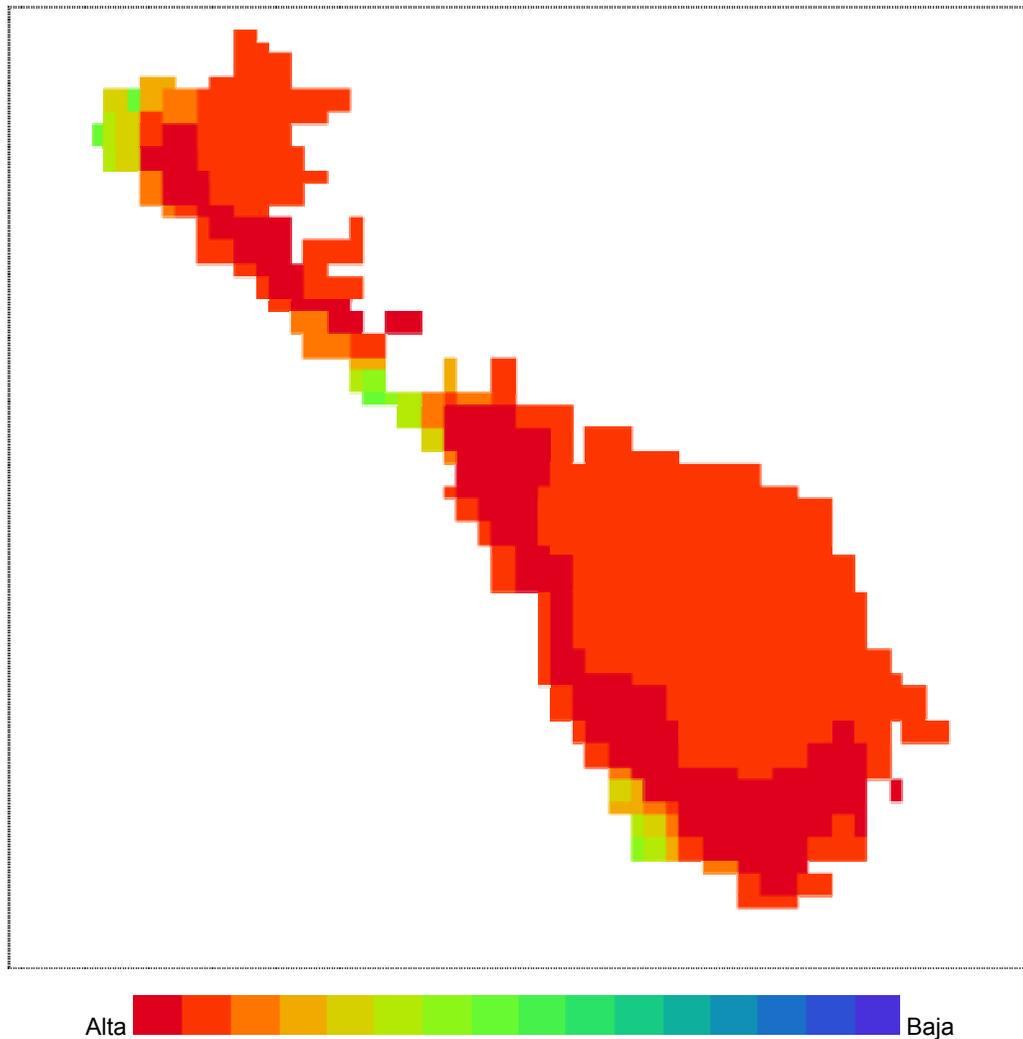


Figura 14. Distribución de la biomasa de camarón, simulada por Ecospace, en el sistema lagunar Huizache-Caimanero. La escala de colores indica una biomasa alta en rojo y una biomasa baja en azul

7 DISCUSIÓN

Uno de los puntos más importantes en la construcción del modelo fue que los datos de entrada de la biomasa provenían de estudios realizados en la misma época. Esto es especialmente importante cuando se construyen modelos tróficos cuya característica es el balance energético de los flujos de biomasa ya que se pueden presentar cambios importantes en la estructura del ecosistema en el tiempo (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993). Así, el modelo construido representa la

situación en la que se encontraba el sistema lagunar Huizache-Caimanero durante la década de los años 70. El modelo fue construido sin considerar los intercambios de biomasa de las poblaciones con aquellas que se encuentran en la zona costera adyacente, suponiendo que anualmente se mantiene el balance del intercambio de dicha biomasa. Por esta misma razón, se utilizaron los promedios de biomasa existente en el sistema para cada grupo, sin tomar en cuenta las variaciones mensuales considerando que constituyen una buena representación de la estructura general del ecosistema. Además, de esta forma se facilita la comprensión sobre cómo la pesca puede alterar esta estructura general.

7.1 Caracterización trófica del ecosistema

Los valores más altos de P/B y Q/B lo presentaron los grupos Zooplancton, Microcrustáceos y Poliquetos. Estos grupos constituyen el enlace entre los productores primarios y los consumidores de los niveles tróficos superiores. Así mismo, las eficiencias ecotróficas calculadas son mayores en los niveles tróficos inferiores ya que estos soportan la estructura trófica general (Christensen y Pauly, 1996). El grupo camarón también presentó valores altos de P/B y Q/B. El P/B o mortalidad total del Camarón fue estimada en 3.16 año^{-1} , valor que se encuentra cercano a la estimación promedio hecha por Sepúlveda (1976) para las temporadas de pesca de 1974 y 1975. De esta mortalidad, el 68% se debe a las capturas pesqueras. Así mismo, el valor de Q/B indica un consumo promedio de $27.4 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Edwards (1978) estima el consumo promedio del camarón en esta laguna en $13.6 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, lo cual, usando factores de conversión convencionales, se determinó el consumo anual equivalente a $29.8 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$, valor muy cercano al estimado por Ecopath. El mismo autor señala que este consumo solo representa el 2.3% de la producción del microbentos.

La eficiencia ecotrófica del detritus es relativamente baja, lo que indica que entran más flujos a este grupo de lo que es consumido, existiendo una acumulación de biomasa. Este detritus, puede ser depositado en el fondo o exportado del sistema. Este proceso contribuye a que exista una elevada biomasa de este grupo, que es

característico en este tipo de sistemas costeros (Day *et al.*, 1989). Biomosas elevadas de este grupo, también se han relacionado con una alta producción pesquera (Day *et al.*, 1989).

Una de las principales fuentes de detritus han sido reconocidas en la descomposición de las plantas vasculares (Odum, 1972) lo cual coincide con los resultados de la Tabla 9, donde las Macrófitas es el grupo que mayor aporte hace al detritus. Lo anterior se debe a que este un grupo poco consumido que se refleja en un valor bajo de su eficiencia ecotrófica.

Uno de los atributos ecológicos calculados para cada grupo es la eficiencia de conversión alimenticia (Producción/Consumo), el cual por lo general estuvo entre el 10 y el 30% (Tabla 9). Esta eficiencia fue menor en los grupos de los niveles tróficos superiores, lo que coincide con lo esperado (Christensen y Pauly, 1996). Esto aunado a que los procesos de respiración también son mayores en los grupos de los niveles tróficos inferiores, indica que las estimaciones hechas por el modelo son consistentes con lo que ha sido sugerido en la teoría ecológica asociada a los ecosistemas. Sin embargo, en algunos casos el cociente respiración/biomasa, aunque por lo general fue mayor en los niveles tróficos inferiores, presenta valores relativamente altos para depredadores. Esto puede ser debido a que algunos depredadores suelen ser más activos, lo que ocasiona que tengan mayor gasto energético (respiración).

El ecosistema Huizache-Caimanero refleja en sus características la estructura típica de los ecosistemas lagunares-estuarinos. Los niveles tróficos que se encontraron para los consumidores son bajos (2.0-3.6), esto sugiere que la mayoría de los grupos de peces están constituidos por individuos juveniles, que utilizan el sistema como zona de alimentación y crianza. Además, la mayoría de los consumidores presentan niveles tróficos ≤ 3 , lo que destaca la dominancia de los grupos herbívoros-detritívoros. Es típico que estos sistemas sean utilizados como zonas de crianza y protección por individuos juveniles de muchas especies

(Yañez-Arancibia, 1986), debido a que proporcionan recursos alimenticios abundantes, lo que se refleja en que la mayor parte de la biomasa y los flujos se encuentre en el segundo nivel trófico.

Edwards (1978) encontró que la mayoría de las especies de peces en Huizache-Caimanero estaban representadas por individuos juveniles. Solo para algunas se encontraron individuos adultos, como en el caso de especies representativas de los grupos Áridos y Elópodos. Algunas otras especies también presentan individuos adultos, pero estos grupos ocupan niveles tróficos secundarios, como Poecílidos, Góbidos y Mugílidos. Sin embargo, el porcentaje de transferencia de un nivel trófico a otro en este sistema tiende a disminuir en la parte superior de la trama trófica. Esto puede deberse a que la producción en la base de la cadena alimenticia excede a los requerimientos de los consumidores secundarios. También se ha sugerido que esto puede deberse a que los ecosistemas acuáticos con vegetación de manglar constituyen hábitats de protección, debido a sus características geomorfológicas, que disminuyen la vulnerabilidad de la presa a los depredadores (Vega-Cendejas, 1998). Patrones similares en la transferencia de energía de un nivel a otro han sido reportados por Baird y Ulanowicz (1993) en cuatro sistemas costeros de diferentes latitudes.

Entre los grupos que tienen los mayor aportes de biomasa en la trama trófica, se encuentran el zooplancton y la epifauna constituida por los Microcrustáceos, Camarones y Palaemónidos. Esto se refleja en sus altas eficiencias ecotróficas (Tabla 7). En estos niveles tróficos se encuentran una gran variedad de interrelaciones tróficas, debido al elevado índice de omnivoría que presentan estos grupos (Tabla 9). Christian y Luczkovich (1997) encuentran un patrón diferente en el índice de omnivoría en una comunidad de pastos marinos; sugieren que existe una tendencia a aumentar con un nivel trófico más alto. Esto, más que al tipo de ecosistema tratado, puede deberse a que el número de grupos de los niveles tróficos inferiores, incluidos en su modelo es relativamente mayor. Esta diversidad de grupos en los niveles tróficos inferiores reduce la densidad de enlaces tróficos

entre ellos, y por el contrario, los depredadores se alimentan de un mayor número de grupos.

El índice de omnivoría del sistema fue $IO=0.254$ valor que relativamente bajo, si consideramos que los ecosistemas maduros las relaciones tróficas no son lineales *sensu* Odum (1969); sin embargo Christensen y Pauly (1993) encuentran que este atributo no se encuentra relacionado con el estado de madurez de los ecosistemas.

Los resultados del análisis de superposición de nicho trófico permiten aclarar cómo las interacciones o procesos de competencia tienden a aumentar dentro de cada nivel trófico (Figura 3). Esto es un indicador de la competencia interespecífica que existe entre los grupos del ecosistema, además de que ofrece un panorama de la complejidad de la trama trófica y de los numerosos enlaces que existen entre grupos.

En cuanto a los atributos básicos del sistema, según el criterio de Odum (1969), el cociente producción primaria total/respiración total debe de ser cercano a la unidad en ecosistemas maduros, dado que lo que se produce es fijado mediante procesos respiratorios para mantener el sistema. En este caso se obtuvo un valor de 3.4. Christensen y Pauly (1993) encuentran que la mayoría de los modelos Ecopath tienden a sobrestimar esta relación cuando no se incluyen en el modelo grupos cuya función es la descomposición de la materia orgánica (p.e. bacterias y hongos).

Vega-Cendejas (1998) obtuvo un valor de 64.0 año^{-1} para el cociente producción primaria total/biomasa total en un sistema de manglar al norte de Yucatán; en este estudio se obtuvo en 7.8 año^{-1} , valor que resulta relativamente bajo. Odum (1969) y Christensen (1995), han sugerido que este cociente debe ser menor en cuanto el ecosistema se acerca a un estado de madurez, ya que se espera que exista una acumulación de biomasa en el sistema.

El porcentaje de conectancia existente en el sistema (30%) fue muy similar al encontrado en otras áreas de características similares (Tabla 10). Vega-Cendejas (1998) obtiene un valor del 30% en la Laguna de Celestún, Yucatán; Manickhand-Heileman *et al.* (1998) lo determina en 40% para la Laguna de Términos en Campeche. Se ha demostrado que esta característica depende del número de componentes biológicos incluidos en el modelo (Christensen y Pauly, 1993), y Pimm (1982) menciona que este índice decrece conforme el número de grupos en un sistema aumenta. El presente modelo incluye un número de grupos funcionales relativamente elevado. Por otra parte, se ha sugerido también que un bajo porcentaje de conectancia, origina estabilidad (Martens, 1987).

En cuanto al índice de reciclaje de Finn, el cual expresa el porcentaje de los flujos totales que es reciclado, este tuvo un valor del 10%, pero no es claro como es que este índice puede ser utilizado para caracterizar la madurez de un ecosistema. Wulff y Ulanowicz (1989) y Baird *et al.* (1991) concluyen que más que un indicador de la madurez del ecosistema, este índice se puede considerar como una medida del estrés, ya que cuando un sistema está “estresado” el porcentaje de reciclaje tiende a aumentar. Al comparar el valor obtenido con los resultados de los mismos autores, se puede decir que este es un valor bajo, ya que para la Bahía de Chesapeake y el mar Báltico, encontraron valores de 29.7% y 22.8% respectivamente. En el sistema de manglar de Yucatán y en la Laguna de Términos en Campeche, Vega-Cendejas (1998) y Manickhand-Heileman *et al.* (1998) encuentran valores de este índice de 13.4 y 7.0% respectivamente. Con esto se puede sugerir que en los ambientes costeros tropicales, el porcentaje de reciclaje es menor, probablemente debido a la alta disponibilidad de fuentes de energía primaria (detritus).

Christensen y Pauly (1993) sugieren que el índice de reciclaje de Finn puede estar relacionado de alguna manera con la madurez y ésta con la estabilidad de los ecosistemas. Encuentran una relación de tipo parabólica entre este índice y la

estabilidad del sistema. En ecosistemas con bajos índices de reciclaje la energía fluye rápidamente a través de la red trófica, lo que los hace más inestables y vulnerables a los cambios en la entrada de energía; y en el caso opuesto, valores altos del índice de reciclaje también son característicos de ecosistemas inestables porque debe preservarse el complejo patrón interno de flujos (Kay *et al.*, 1989). Valores intermedios pueden reflejar una buena estabilidad. Christensen y Pauly (1993) analizan 41 ecosistemas acuáticos, al comparar sus resultados con el valor obtenido para Huizache-Caimanero resulta notorio que la mayoría de los ecosistemas analizados por ellos presentan valores del índice de reciclaje de Finn alrededor del 10%, similares al obtenido en este trabajo. Lo anterior daría la pauta para pensar que Huizache-Caimanero es un sistema una estabilidad interna considerable, ésta lo haría resistente a perturbaciones externas(Kay *et al.*, 1989).

Los resultados discutidos anteriormente, hacen pensar que el grado de madurez del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, *sensu* Odum, aparentemente es avanzado en relación con otros sistemas costeros semejantes. Aunque muestra características propias de los ecosistemas inmaduros (tales como la relación entre producción/respiración mayor que 1) éstas son menores que la encontradas en otros sistemas similares. Sin embargo, aún no alcanza la capacidad total de desarrollo ya que el “overhead” para Huizache-Caimanero fue de 70.6% y la ascendencia de 29.4%, lo cual nos indica que cerca del 30% de la capacidad total del sistema para la organización de los flujos está siendo utilizado. Estos resultados concuerdan con los encontrados por Vega-Cendejas (1998), quien obtiene el 24.7% de la ascendencia y el 75.3% del “overhead” en la Laguna de Celestún, Yucatán. Valores similares son reportados por Arias-González (1998) en tres arrecifes de Quintana Roo, y por Baird *et al.* (en prensa) en praderas de pastos marinos en Florida. Esto sugiere que los resultados obtenidos con el modelo de este ecosistema, son consistentes con los obtenidos en otros ecosistemas lagunares-estuarinos, y comparte características comunes con otros sistemas costeros.

7.2 Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema

Una de las limitaciones del estudio es que a pesar de que el modelo Ecosim puede representar los cambios en biomasa ante diferentes disponibilidad de presas no considera la posibilidad de que un depredador incluya nuevas presas en su dieta, ante la escasez de las habituales. Sin embargo, los resultados obtenidos son útiles para entender los principales cambios que pueden presentarse en la estructura del ecosistema ante diferentes estrategias del manejo del recurso.

A pesar de las diferencias encontradas en la respuesta de los diferentes grupos tróficos en los dos escenarios planteados, el sistema presentó una tendencia a recuperar su configuración inicial. Las biomásas de los grupos tienden a regresar a su estado inicial después de haber terminado la perturbación simulada. Walters *et al.* (1997) sugieren que cuando se supone un control de flujos en el que la vulnerabilidad de las presas ante los depredadores es moderada, el sistema tiende a regresar a su estado inicial después de sufrir alguna perturbación.

Se puede sugerir que las especies con un alto potencial biótico presentan una alta tasa de recuperación, debido a su elevada producción. En este caso el potencial biótico del camarón ha sido reconocido (Edwards, 1976); su alta tasa de fecundidad y su ciclo de vida corto contribuyen a esto. A pesar de las elevadas magnitudes de cambio de biomasa inducidas por su pesca, su tiempo de recuperación fue bastante corto en ambos escenarios. Esto ocasiona que la disponibilidad del recurso en el sistema sea poco afectada tiempo después del final de la perturbación.

Por otra parte, se mencionó que la magnitud de cambio fue menor en aquellos grupos que ocupaban los niveles secundarios. Esto puede deberse a que la base de la cadena alimenticia la constituye principalmente el detritus. Es decir, la gran abundancia de materia orgánica en forma de detritus disponible para los productores secundarios disminuye la competencia entre ellos. Esto permite que los consumidores primarios (herbívoros y/o detritívoros) no sean afectados de

manera importante ante la disminución o el aumento de biomasa de camarón ocasionado por los cambios en la intensidad de su pesca. Pérez-España y Arreguín-Sánchez (1999b) han sugerido que la habilidad de un ecosistema para reciclar el detritus está relacionada a su estabilidad interna, debido a que le da independencia de los agentes externos. Esta idea podría extenderse a la importancia (uso) del detritus como grupo amortiguador en los sistemas costeros.

Los pequeños cambios que ocurren en los niveles tróficos inferiores, incrementan su magnitud en los niveles superiores. Hunter y Price (1992) mencionan que los cambios que se presenten en el ecosistema dependen del nivel trófico que sea perturbado y de cómo se suponga que se desarrolla el control de flujos; ya sea que la estructura dependa directa o indirectamente de los cambios que ocurran en los niveles tróficos superiores ("top-down"), o que dependa directa o indirectamente de los factores que alteren la disponibilidad de recursos ("bottom-up"). Walters *et al* (1997) mencionan que cuando el control de flujos es del tipo "top down", Ecosim simula disturbios en los patrones de cambio de biomasa en el sistema y su estructura alcanza otra configuración diferente a la inicial. En cambio, al suponer control de flujos del tipo "bottom-up", las simulaciones hechas por Ecosim presentan cambios relativamente pequeños y el sistema retorna a su estructura inicial. Diversos autores han concluido que en la naturaleza ambos fenómenos de control de flujos deben existir simultáneamente (Hunter y Price, 1992; y Power, 1992). En el caso del sistema Huizache-Caimanero, al no existir evidencia de alguna forma de control, se supuso un control de flujos mixto.

Arreguín-Sánchez y Manickhand-Heileman (1998) han utilizado el mismo modelo para simular cambios en la biomasa de un grupo de depredadores (Lutjanidae) en dos ecosistemas de plataforma continental en el Golfo de México. Encuentran que la respuesta fue diferente en ambos ecosistemas, aún cuando se simula una perturbación en el mismo grupo (nivel trófico similar). En uno de los sistemas los efectos más notorios ocurren en los niveles tróficos superiores respecto al otro.

El hecho de que los depredadores presenten mayores magnitudes de cambio de biomasa coincide con los resultados que se obtuvieron del análisis de impactos tróficos en la caracterización del ecosistema con Ecopath (Figura 4). De los grupos que reciben impactos por Camarón, los depredadores presentan los impactos mayores. Sin embargo, la comprensión de estos fenómenos no es simple. Según la matriz de impactos, los depredadores se ven influenciados positivamente con la presencia del camarón con excepción de los Pleuronectoideos, con quienes compite moderadamente, ya que ambos grupos consumen detritus de manera importante. En cambio, en ambos escenarios no todos los depredadores experimentan el mismo patrón de cambio; o sea, algunos sufren la disminución de su biomasa ante la perturbación y otros presentan un aumento. Esto puede deberse a la gran diversidad de flujos que existen en el sistema, que hace que su complejidad aumente. Al existir este fenómeno, las relaciones tróficas indirectas que suceden en la cadena alimenticia son numerosas, lo que ocasiona que su interpretación sea compleja, por lo que el modelo Ecosim es una herramienta útil para identificar los grupos que sufren los mayores impactos, a través de la predicción de los cambios en biomasa que existen en el ecosistema y que alteran o modifican de su estructura ecológica general.

7.2.1 Escenario 1.- Aumento de la mortalidad por pesca del camarón

En el escenario 1, con el aumento de la mortalidad por pesca del camarón se presenta una disminución drástica en su biomasa. Es posible entender la alta recuperación del grupo debido a su alto potencial biótico discutido anteriormente.

En lo referente a los niveles tróficos de los consumidores primarios se ha mencionado que la magnitud de cambio que presentan es relativamente menor que la del nivel trófico superior inmediato. En los consumidores primarios se presenta un ligero incremento de biomasa ocasionado por la ausencia de camarón durante la perturbación. Esto ocasiona que exista una mayor disponibilidad de detritus para estos grupos, pues disminuye la competencia interespecífica.

Los depredadores presentan patrones de cambio de biomasa diferentes entre sí, algunos grupos con aumentos de biomasa y otros con una disminución. Esta diferencia en patrones se debe a la importancia o contribución del grupo Camarón en la dieta de los depredadores. Esto se comprueba al comparar el consumo alimenticio de camarón. En el grupo de depredadores que experimentan un incremento en su biomasa en este escenario, el consumo de camarón es mínimo. Incluso el grupo de los Pleuronectoideos no lo incluye en su dieta. El consumo de camarón de este grupo es de 0 a $0.03 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Así, los depredadores que consumen camarón de manera importante se ven perjudicados ante el incremento de su pesca, ya que ésta limita la disponibilidad de este recurso como alimento. Este grupo de depredadores tienen un consumo de 0.01 a $0.313 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$. A pesar de que los grupos Sciánidos y las Jaibas tienen un consumo elevado de Camarón, éste se ve compensado con el alto consumo de microcrustáceos, por lo que no sufren cambios notorios (Ver Anexo 2).

El hecho de que las magnitudes de cambio sean mayores en los depredadores puede deberse a que por lo general en la estructura ecológica de los sistemas, las especies que ocupan los niveles tróficos superiores tienen tasas de crecimiento y producción menores; por lo mismo cualquier impacto en sus recursos alimenticios (presas) se propaga en las tramas tróficas incrementando su efecto al aumentar el nivel trófico. Arreguín-Sánchez (en prensa) ha encontrado un mecanismo similar en el ecosistema de la plataforma continental de Yucatán.

La rapidez con la que un grupo responde ante una perturbación determina en gran medida la dimensión del impacto. Se puede decir que los grupos cuya respuesta en cambios de biomasa sea rápida presentarán una magnitud de cambio mayor, respecto a aquellos grupos con respuestas retardadas. Además, si la magnitud de cambio es mayor, el tiempo necesario para regresar a su estado inicial será mayor también. Una gran magnitud de cambio y un tiempo de recuperación largo indican una alta resiliencia. La resiliencia se debe entender como la biomasa por unidad

de tiempo que es recuperada en el proceso de retorno a una condición inicial, previa a cualquier perturbación. Pérez-España y Arreguín-Sánchez (1999a), en un análisis de la estabilidad de los ecosistemas realizado con simulaciones de perturbaciones, encuentran correlaciones negativas entre la persistencia y la resiliencia, y correlaciones positiva entre la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación.

De lo anterior también se puede decir que la dirección y magnitud de cambio de biomasa que presente un grupo dependerá de la intensidad de la relación trófica que exista con el grupo funcional perturbado, en este caso el camarón.

7.2.2 Escenario 2.- Disminución de la mortalidad por pesca del camarón

Es evidente que la reducción de pesca de camarón ocasiona cambios de mayor magnitud en la estructura del ecosistema, tanto positivos como negativos. Además, el número de grupos que sufren impactos es mayor. Esto puede deberse a que con la ausencia de pesca, el modelo simula un aumento drástico en la biomasa del camarón con un factor de cinco. Es poco probable que tal cambio se presente en la naturaleza de manera instantánea. Sin embargo, Ecosim predice tal valor al anular la pesca, debido a que en la simulación no se incorporan otros aspectos importantes que pueden limitar la productividad del camarón, como son los factores abióticos y la propia capacidad de carga del sistema. Aún así, Ecosim ha demostrado ser herramienta útil cuando se quieren explorar las direcciones de los cambios de biomasa de los diferentes grupos tróficos de un ecosistema (Walters *et al.*, 1997; Christensen, 1998; Arreguín-Sánchez, en prensa). Desde el punto de vista de la ecología de sistemas, también es útil para examinar la respuesta y estabilidad de los ecosistemas ante perturbaciones simuladas (Arreguín-Sánchez y Manickhand-Heileman, 1998; Pérez-España y Arreguín-Sánchez, 1999a).

Considerando lo anterior, la disminución de la pesca de camarón afecta la estructura del sistema con patrones similares respecto al escenario 1, pero de modo inverso. Se puede sugerir que el proceso por el cual la estructura es modificada es similar al escenario anterior. En este caso, el aumento de biomasa de camarón ocasiona que los depredadores que lo incluyen en su dieta de manera importante aumenten su biomasa. Esto ocasiona que se presenten primeramente procesos de control de flujos en el ecosistema del tipo “bottom up”. Posteriormente, cuando la abundancia de los depredadores es alta, se presenta un control del tipo “top down” disminuyendo entonces la biomasa de los niveles tróficos inferiores. Es decir, los depredadores responden más rápidamente al incremento de la biomasa del camarón, principalmente los que lo incluyen en su dieta de manera considerable.

La elevada abundancia del grupo de depredadores que se manifiesta ante la perturbación modifica también la biomasa de los demás grupos, disminuyendo aquellos sobre los que depredan activamente y este efecto se propaga a través de la estructura trófica del sistema, fenómeno al que se ha denominado “cascadas tróficas” (Carpenter y Kitchell, 1993). En este escenario se presentaron los mismos patrones de correlación en los tiempos de respuesta y la magnitud de cambio.

De lo anterior también se señala que la dirección y magnitud de cambio de biomasa que presente un grupo dependerá de la intensidad de las relaciones tróficas que existan con el grupo funcional perturbado, en este caso con el camarón. Entre los grupos que son más afectados en ambos escenarios, se encuentran: Elópidos, Carángidos, Centropómidos, Áridos, Lutjánidos y Haemúlidos.

Ecopath y Ecosim permiten tener una idea la dinámica de la estructura del ecosistema, al tomar en cuenta atributos esenciales de las poblaciones, como son sus tasas de producción, mortalidad y consumo alimenticio proveniente de cada presa.

7.3 Influencia de la pesca de camarón en el ecosistema (Simulación espacial)

A pesar de que en las simulaciones temporales se presentaron resultados evidentes en la estructura del sistema, la simulación espacial no mostró cambios respecto a los patrones de distribución de los grupos en el sistema. Estos resultados se deben a que las áreas de pesca de camarón son únicamente limitadas al área donde se localiza el tapo. Por ello la influencia de la pesca en la distribución de la biomasa en la laguna no es de manera directa.

Se debe tener cuidado en la interpretación de los resultados de Ecospace. Los mapas de distribución de biomasa de los grupos, que resultan del modelo, indican que sólo en el área de pesca la biomasa del camarón se ve sensiblemente disminuida y que en el resto del ecosistema permanece sin cambio aparente.

La escala de colores, usada en los mapas de distribución, es relativa. Los cambios de biomasa simulados con Ecospace deben de ser proporcionales a los simulados con Ecosim para obtener los valores reales.

La organización de la distribución de la biomasa simulada de los grupos presenta patrones que se deben principalmente a la preferencia de hábitats. Aunque Ecospace no predice cambios en la distribución espacial de los grupos por los efectos de la pesca, éstos pueden ser de otro tipo que el modelo no está considerando. Por ejemplo, los tapos al encontrarse en las salidas naturales del sistema, limitan los procesos naturales de migración hacia y fuera de la laguna.

De lo anterior, se puede señalar que la pesca de camarón con el arte de pesca considerado en este estudio afecta poco la distribución espacial de los organismos dentro de la laguna, ya que su influencia en el sistema está restringida a ciertas áreas en particular.

Los modelos usados no consideran los efectos migratorios del camarón. Además, no hay que olvidar que el modelo está construido sobre la base de promedios anuales en un instante del tiempo cuando el camarón se encuentra dentro de la laguna. De esta manera la biomasa que es representada aquí es un promedio anual, el cual se supone similar interanualmente, ya que año con año la captura del camarón y la emigración que ocurre en función de su talla, es compensada por la entrada de postlarvas. Este proceso ocasiona que la disponibilidad del recurso para los depredadores naturales sea renovada anualmente en ausencia de perturbaciones.

8 CONCLUSIONES

El modelo Ecopath permitió integrar la información existente del sistema lagunar Huizache-Caimanero obteniéndose un modelo trófico de flujos de biomasa útil para conocer la estructura y funcionamiento del sistema, así como la respuesta a algunas perturbaciones simuladas.

En el ecosistema Huizache-Caimanero predominan niveles tróficos bajos, ya que muchas de las especies se encuentran como poblaciones de juveniles.

El análisis de los flujos de biomasa en el ecosistema reveló que éste se puede ubicar en una etapa de desarrollo relativamente mayor que otros sistemas costeros.

Dentro del sistema, el detritus actúa como grupo regulador, modulando los impactos tróficos a través de su alta disponibilidad como fuente de energía primaria. Organismos de la epifauna se encargan de convertir este detritus en recursos disponibles para los consumidores secundarios. El detritus contribuye fuertemente a mantener la estabilidad del ecosistema. Además, el alto potencial biótico del camarón minimiza los impactos que sufre la estructura ante las perturbaciones simuladas sobre la pesca de camarón. Esto se manifiesta claramente a través de los indicadores de estabilidad.

En el sistema se presentan procesos en los que se manifiesta la diferencia entre los niveles tróficos, tal como la existencia de claros patrones de superposición de nicho trófico que se dan entre miembros del mismo nivel trófico. Esto ocasiona que la respuesta ante el cambio en la biomasa de camarón actúe de manera diferente en cada nivel trófico de la estructura del ecosistema lagunar.

La dinámica que presenta el ecosistema ante los impactos simulados relacionados con los cambios de biomasa, las elevadas tasas de recuperación, el papel del

detritus y el potencial biótico del camarón, ocasionan una recuperación relativamente rápida del sistema después de las perturbaciones simuladas.

Estos resultados deben ser considerados con precaución, ya que aunque el sistema recupera rápidamente su estado inicial al terminar la perturbación, durante el impacto se presentan cambios importantes en su estructura. Entre los cambios más aparentes se encuentra la reducción de biomasa de algunos de sus depredadores ante el aumento de la pesca, depredadores que también constituyen recursos pesqueros en el área.

El sistema de tapos parece no afectar la distribución espacial de los organismos, debido a la reducida área de pesca que se presenta en el sistema.

9 RECOMENDACIONES

Los resultados que se han obtenido en los experimentos de simulación de este trabajo proporcionarán información acerca del funcionamiento del ecosistema ante las estrategias de manejo del recurso camarón que pudieran implementarse. Sin embargo, la orientación del estudio no tuvo como propósito sugerir estrategias de manejo.

Por tanto, se sugiere como primer paso actualizar la información de entrada del modelo, principalmente en lo que se refiere a las biomásas de los grupos y las capturas actuales de camarón, incluyendo la captura obtenida por medio de los tapos y por otros medios. Así mismo, es deseable actualizar la captura de la pesca de escama. Con una situación más actual, sería factible realizar experimentos de manejo utilizando como base el modelo resultante de este estudio.

Las estrategias de manejo deben considerar a todo el ecosistema en su conjunto. Las medidas que sean tomadas en la explotación de un recurso, pueden ser analizadas mediante este tipo de estudios, analizando el impacto en otros

recursos comerciales de interés y de manera general en la estructura del ecosistema.

10 BIBLIOGRAFÍA

- Allen, K. R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28:1573-1581.
- Amezcuca-Linares, F. 1977. Generalidades ictiológicas del sistema lagunar costero de Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 4(1):1-26.
- Andersen, K. P. y E. Ursin. 1977. A multispecies extension to the Beverton and Holt theory of fishing, with accounts of phosphorus circulation and primary production. *Medd. Dan. Fisk. Havunders. N. S.* 7:319-435.
- Arenas, V. 1970. Hidrología y productividad en el área de Escuinapa-Yavaros. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos.* Informe final de los trabajos contratados en los planes piloto Escuinapa-Yavaros.
- Arias-González, J. 1984. Fonctionnement trophique d'un ecosystème récifal: secteur de Tiahura. Ile de Moorea, Polynesie Francaise. Tesis de Doctorado. Centre de Biologie et D'Ecologie Tropicale et Mediterranéenne.
- Arias-González, J. E. 1998. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the South of the Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology.* 53(Supplement A):236-255.
- Arreguín-Sánchez, F. (en prensa). Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. *Ecological Modelling.*
- Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco y E. A. Chávez. 1993. A trophic box model of the coastal fish communities of the Southwestern Gulf of Mexico. 197-205 pp. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* ICLARM Conf. Proc. 26.
- Arreguín-Sánchez, F. y S. Manickhand-Heileman. 1998. The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology.* 53(Supplement A):143-153.
- Ayala-Castañares, A. y S. Gómez-Aguirre. 1968. Informe del reconocimiento de las áreas de los planes piloto Yavaros y Escuinapa por personal de la Universidad Nacional Autónoma de México. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos.* 1er. Informe del contrato de estudios EI-68-115.
- Ayala-Castañares, A., M. Gutiérrez y V. M. Maplica. 1970. Informe final de los

estudios de geología marina en las regiones de Yavaros, Son. y Huizache-Caimanero, Sin. y Agiabampo, Sin. durante la primera etapa de los planes piloto de Escuinapa y Yavaros. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*.

Báez, M. a. L. Alvarez-Lajonchere. 1983. Edad, crecimiento y reproducción de la mojarra *Gerres cinereus* (Walbaum, 1972) en Tunas de Zaza, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 4(3):41-76.

Bagarinao, T. U. 1991. *Biology of milkfish (Chanos chanos Forsskål)*. SEAFDEC Aquaculture Department, Tigbauan, Iloilo, Philippines, 94 p.

Bagarinao, T. 1994. Systematics, distribution, genetics and life history of milkfish, *Chanos chanos*. *Environ. Biol. Fish.* 39:23-41.

Baird, D., J. M. McGlade y R. E. Ulanowicz. 1991. The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 333:15-29.

Baird, D. y R. E. Ulanowicz. 1993. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology Progress Series.* 99:221-237.

Baird, D., J. Luczkovich y R. R. Christian. en prensa. Assesment of spatial and temporal variability in ecosystems attributes of the St. Marks National Wildlife Refuge, Apalache Bay, Florida. *Estuarine, coastal and science*.

Banse, K. y S. Mosher. 1980. Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological monographs.* 50(3):335-379.

Bermudez-Alamada, B. R. y G. García-Lunas. 1985. Hábitos alimenticios de los peces de las zonas rocosas de la Bahía de La Paz, B. C. S. *Tesis de licenciatura.* UNAM-UABCS. 57 p.

Binohlan, C. y D. Pauly. 1997. The POPGROWTH Table. 101-105 pp. En: Froese, R. y D. Pauly (Eds.). *Fishbase 97: concepts, designs and data sources*. ICLARM, Manila, Philippines.

Blake, B. F. y A. Menz. 1980. Mortality estimates for *Penaeus vannamei* Boone in a mexican coastal lagoon. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 45:15-24.

Bohnsack, J. A. y D. E. Harper. 1988. Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean. *NOAA Tech. Mem. NMFS-SEFC*, 215. 31 p.

Botsford, L. W., J. C. Castilla y C. H. Peterson. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science.* 277:509-515.

Cabrera, J. 1970. Informe sobre los programas de biología del camarón en los

planes piloto Yavaros y Escuinapa. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. Informe final de los trabajos contratados en los planes piloto Escuinapa-Yavaros.

Carpenter, S. R. y J. F. Kitchell (Eds.). 1993. *The trophic cascades in Lakes*. Cambridge University Press, New York, 385 p.

Carranza, J. 1969. Informe preliminar sobre la alimentación y hábitos alimenticios de las principales especies de peces de las zonas de los planes piloto Yavaros y Escuinapa. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. 3er, Informe del contrato de estudios EI-69-51.

Carranza, J. 1970. Estudios de la fauna ictiológica y depredadores del camarón en las lagunas y esteros de los planes piloto Escuinapa, Sin. y Yavaros, Son. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. Informe final sobre la primera etapa del estudio.

Chapa, S. H. y R. L. Soto. 1969. Relación de algunos factores ecológicos con la producción camaronera de las lagunas litorales del sur de Sinaloa, México. 653-662 pp. En: Ayala-Castañares, A. y F. B. Phegler (Eds.). *Coastal lagoons: a symposium*. UNAM-UNESCO. Universidad Nacional Autónoma de México.

Chávez, E. A., M. Garduño y F. Arreguín-Sánchez. 1993. Trophic dynamic structure of Celestún Lagoon, Southern Gulf of Mexico. 186-192 pp. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.

Christensen, V. y D. Pauly. 1992. ECOPATH II - a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61:169-185.

Christensen, V. y D. Pauly. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems. 186-192 pp. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.

Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecol. Modelling*. 77:3-32.

Christensen, V. 1996. Managing fisheries involving predator and prey species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 6:417-442.

Christensen, V. y D. Pauly. 1996. *Ecopath for Windows-A Users Guide*. ICLARM, Manila,

Christensen, V. 1998. Fishery-induced changes in a marine ecosystem: insight from model of the Gulf of Thailand. *Journal of Fish Biology*. 53(Supplement A):128-142.

Christian, R. R. y J. J. Luczkovich. 1997. Food web structure of a seagrass community of St. Marks National Wildlife Refuge in winter through network analysis. Final Report. *Biology Department, East Carolina University*.

Claro, R. y J. P. García-Arteaga. 1994. Crecimiento. 321-402 pp. En: Claro, R. (Ed.) *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba. and Cen. Invest. Quintana Roo (CIQRO) México.

Contreras, F. 1988. *Las lagunas costeras mexicanas*. 2ª. Edición. Centro de Ecodesarrollo- Secretaría de Pesca, 263 p.

Curray, J. R., R. J. Emmel y P. J. S. Crampton. 1969. Holocene history of a strand plain lagoonal coast, Nayarit, Mexico. 63-100. pp. En: Ayala-Castañares, A. y F. B. Phleger (Eds.). *Coastal lagoons. A symposium*. UNAM-UNESCO, México, D. F.

Davis, B. M. y J. W. Foltz. 1991. Food of blueback herring and threadfin shad in Jocassee Reservoir, South Carolina. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120:605-613.

Day Jr., J. W., C. Hall, W. M. Kemp y A. Yañez-Arancibia. 1989. *Estuarine ecology*. 1a. Edición. John Wiley & Sons, 558 p.

de la Lanza E., G. y J. L. García-Calderón. 1991. Sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sin. Un estudio socio ambiental, pesquero y acuícola. *Hidrobiológica*. 1(1):1-27.

Díaz González, G. y L. A. Soto. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 15(1):97-124.

Edwards, R. R. C. y A. B. Bowers. 1974. Shrimp research in Mexico. *Fishing News Intern.* 13:14-15.

Edwards, R. R. C. 1976. Field experiments on growth and mortality of *Penaeus vannamei* in a Mexican coastal lagoon complex. *Estuarine and coastal marine science*. 5:107-121.

Edwards, R. R. C. 1978a. The fishery and fisheries biology of penaeid shrimp on the Pacific coast of Mexico. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 16:145-180.

Edwards, R. R. C. 1978b. Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 6:75-92.

Finn, J. T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.* 56:363-380.

Fischer, W., F. Krupp, W. Scheidner, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem. 1995. *Guía FAO para identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-orinetal. Volúmen II y III. Vertebrados Parte 1 y 2* 647-1200 y 1201-1823 pp.

FishBase. 1997. *FishBase 97 CD-ROM*. ICLARM, Manila.

Fonds, M., B. Drinkwaard, J. W. Resink, G. Eysink y W. Toet. 1987. Measurements of metabolism, feeding and growth of *Solea solea* (L.) fed with mussel meat and with dry food. (No publ.)

García-Cubas, A. 1970. Informe de las actividades desarrolladas para el estudio ecológico de los micro y macromolúscos de los planes piloto Yavaros y Escuinapa. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. 7° y 8° Informe del contrato de estudios EI-68-115.

Gómez-Aguirre, S., C. Flores, S. Licea, H. Santoyo y A. Martínez. 1970. Informe final de la segunda etapa de los estudios de plancton en los planes piloto Yavaros y Escuinapa. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. Informe final de los trabajos contratados en los planes piloto Escuinapa-Yavaros.

Gómez-Aguirre, S., S. Licea-Durán y C. Flores-Coto. 1974. Ciclo anual del plancton en el sistema Huizache-Caimanero, México (1969-1970). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. 1(1):83-98.

Hannon, B. 1973. The structure of ecosystems. *J. Theor. Biol.* 41:535-546.

Hannon, B. y C. Joiris. 1989. A seasonal analysis of the southern North Sea ecosystem. *Ecology*. 70(6):1916-1934.

Hunter, M. D. y P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*. 73(3):724-732.

I. G. F. A. 1991. World record game fishes. *International Game Fish Association* Florida, USA.

Ivlea, I. V. 1980. The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat temporative. *International Reveu der Gesamten Hydrobiologie*. 65:1-47.

Jarre, A., M. L. Palomares, M. L. Soriano, V. C. Sambilay Jr. y D. Pauly. 1991. Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. *ICES mar. Sci. Symp.* 193:99-108.

Jennings, S. y M. J. Kaiser. 1980. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*. 34:201-352.

Kay, J. J., L. A. Graham y R. E. Ulanowicz. 1989. A detailed guide to network analysis. 15-49 pp. En: Wulff, F., J. G. Field y K. H. Mann (Eds.). *Network analysis in marine ecology - Methods and applications*. Springer-Verlag, Coastal and

estuarine studies, New York, NY.

Kucas, S. T. 1986. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific southwest) - northern anchovy. *U.S. Army Corps of Engineers U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 82(11.50), TR EL-82-4. 11 p.

Leontief, W. W. 1951. *The structure of the American economy*. 2nd ed. Oxford University Press, New York, 264 p.

Lindeman, R. L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology*. 23:399-418.

Macías-Regalado, E. 1973. Estudio sobre la identificación y patrones de crecimiento de postlarvas de *Penaeus* bajo diferentes condiciones controladas de laboratorio. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. Informe final del contrato de estudios EI-71-85.

Manickhand-Heileman, S., F. Arreguín-Sánchez, A. L. Lara-Domínguez y L. A. Soto. 1998. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*. 53(Supplement A):179-197.

Martens, B. 1987. Conectance in linear and Volterra systems. *Ecological Modelling*. 35:157-167.

McNiel, S. y J. H. Lawton. 1970. Annual production and respiration in animal populations. *Nature (London)*. 225:472-474.

Menz, A. y A. B. Bowers. 1980. Bionomics of *Penaeus vannamei* Boone and *Penaeus stylirostris* Stimpson in a Lagoon on the Mexican Pacific Coast. *Estuarine and coastal marine science*. 10:685-697.

Menz, A. y B. F. Blake. 1980. Field and laboratory observations of growth in *Penaeus vannamei* Boone from a Mexican coastal lagoon system. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 48:99-111.

Meyer, M. y M. J. Smale. 1991. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 2. Benthic and epibenthic predators. *S. Afr. J. mar. Sci.* 11:409-442.

Munro, J. L. y D. M. Williams. 1985. *Assessment and management of coral reef fisheries: biological, environmental and socio-economic aspects*. Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress. Tahiti, 27 May-1 June 1985. Vol. 4. Antenne Museum-EPHE, Moonea, French Polynesia. 543-578 pp.

Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 104:262-270.

- Odum, E. P. 1972. *Ecología*. 3a. Edición. Interamericana, México, D.F. 639p.
- Ortega, G. M. 1970. Informe del avance del estudio de la vegetación sumergida en los planes piloto Yavaros y Escuinapa. *Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología y Secretaría de Recursos Hidráulicos*. Informe final de los trabajos contratados en los planes piloto Escuinapa-Yavaros,
- Palomares, M. L. D., K. Horton y J. Moreau. 1993. An Ecopath II model of the Lake Chad System. 153-158 pp. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Paul G., R. K. 1981. Natural diet, feeding and predatory activity of the crabs *Callinectes arcuatus* and *C. toxotes* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series*. 6(1):91-99.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperatures in its fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 39(3):175-192.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO Doc. Tec. Pesq.* 234, 49 p.
- Pauly, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate marine fishes: some generalizations. *J. Fish Biol.* 35(Supplement A):11-20.
- Pauly, D., M. Soriano-Bartz y M. L. Palomares. 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. 1-13 pp. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Peters, H. P. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge studies in ecology, 329 p.
- Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999a. Complexity related to behavior of stability in modeled coastal zone ecosystems. *Aquatic Ecosystem Health and Management*. 2:129-135.
- Pérez-España, H. y F. Arreguín-Sánchez. 1999b. A measure of the ecosystem stability. *Ecological modelling*. 119:79-85.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:53-74.
- Pimm, S. L. 1982. *Food webs*. Chapman & Hall, London, 219 p.
- Polovina, J. y M.D. Ow. 1983. Ecopath user's manual and program listings. *NMFS/NOAA Honolulu Admin. Rep. H-83-23* 46.

- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*. 3(1):1-11.
- Power, M. E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology*. 73(3):733-746.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Ocean. Miami*. 5:665-847.
- Ricciardi, A. y E. Bourget. 1998. Weight-to-weight conversion factors for marine benthic macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series*. 163:245-251.
- Sánchez S., N. y G. de la Lanza E. 1994. Aspectos climáticos en una laguna costera (Ejemplo de caso: Laguna de Huizache y Caimanero). 525 p. En: de la Lanza E., G. y C. Cáceres M. (Eds.). *Lagunas costeras y el litoral mexicano*. U.A.B.C.S.
- Sepúlveda, A. 1976. *Crecimiento y mortalidad de camarón blanco (Penaeus vannamei Boone) en el sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sin., durante la temporada 1974-1975*. Memorias sobre el simposio sobre biología y dinámica poblacional del camarón. Guaymas, Son., México. 1-12 pp.
- Sepúlveda, A. 1981. Estimación de la mortalidad natural y por pesca del camarón blanco *Penaeus vannamei* en el sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sin. Durante la temporada 76-77. *Ciencia Pesquera* 1(1):71-90.
- Soto, R. 1969. Mecanismo hidrológico del sistema de lagunas litorales Huizache-Caimanero y su influencia sobre la producción camaronera. *Tesis de licenciatura*. Univ. Auton. de Baja California. 79 p.
- Sparre, P. 1991. Introduction to multispecies virtual population analysis. *ICES Mar. Sci. Symp.* 193:12-21.
- Tampi, P. 1960. Utilization of saline mud flat for fish culture: an experiment in marine fish farming. *Indian J. Fish.* 7(1):137-146.
- Thayer, G. W., W. E. Schaff, J. W. Angelovic y M. W. LaCroix. 1973. Caloric measurements of some estuarine organisms. *Fish. Bull.* 71(1):289-296.
- Ulanowicz, R. E. 1986. *Growth and development: ecosystem phenomenology*. Springer Verlag, New York, 203 p.
- Ulanowicz, R. E. y C. J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. *Coenoses*. 5:7-16.
- Ulanowicz, R. E. 1995. The part-whole relation in ecosystems. 549-560 pp. En: Patten, B. C. y S. E. Jørgensen (Eds.). *Complex ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

- Valiela, I. 1995. *Marine ecological processes*. 2a. edición. Springer, 686p.
- Vega-Cendejas, M. E. 1998. Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema de manglar en el litoral norte de Yucatán. *Tesis de Doctorado en Ciencias*. UNAM.
- Vinogradov, A. P. 1973. *The elementary chemical composition of marine organisms*. Sears Foundation for Marine Research, New Haven
- Walters, C., V. Christensen y D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 7:139-172.
- Walters, C., D. Pauly y V. Christensen. (En prensa). Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*
- Warburton, K. 1978. Community structure, abundance and diversity of the fish of a Mexican coastal lagoon. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 7:497-519.
- Warburton, K. 1979. Growth and production of some important species of fishes in a Mexican coastal lagoon system. *Journal of Fish Biology*. 14:449-464.
- Wulff, F. y R. E. Ulanowicz. 1989. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems. 232-256 pp. En: Wulff, F., J. G. Field y K. H. Mann (Eds.). *Network analysis in marine ecology - methods and applications*. Springer-Verlag, New York.
- Yáñez-Arancibia, A. 1986. *Ecología de la zona costera, análisis de siete tópicos*. 1a. Edición. A.G.T. Editor, México, D. F., 189p.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. *Centro Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, Publ. Esp.* 2:1-306.
- Zotin, A. I. y V. A. Konoplev. 1978. Direction of the evolutionary progress of organisms. 341-347 pp. En: Lamprecht, I. y A. I. Zotin (Eds.). *Thermodynamics of Biological Processes*. Berlin: de Gruyter.

11 ANEXOS

Anexo 1.- Familias, especies y/o grupos incluidas en cada grupo funcional del modelo.

Nombre del Grupo funcional	Familia	Especies
Elópidos	Elopidae	<i>Elops affinis</i>
Clupeoideos	Engraulidae	<i>Anchoa mundeola</i>
		<i>Anchoa panamensis</i>
	Pristigasteridae	<i>Anchoa macrolepidota</i>
		<i>Opisthopterus lutipinnis</i>
Chánidos	Clupeidae	<i>Dorosoma smithi</i>
		<i>Lile stolifera</i>
		<i>Chanos chanos</i>
Áridos	Ariidae	<i>"Arius" guatemalensis</i>
Mugílidos	Mugilidae	<i>Mugil curema</i>
		<i>Mugil cephalus</i>
		<i>Mugil hospes</i>
Belonoideos	Hemirhamphidae	<i>Hemirhamphus saltator</i>
		<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>
Poecílidos	Belonidae	<i>Strongylura exilis</i>
	Poeciliidae	<i>Poecilia sphenops</i>
		<i>Poeciliopsis gracilis</i>
		<i>Poeciliopsis latidens</i>
		<i>Poeciliopsis lucida</i>
Centropómidos	Centropomidae	<i>Centropomus nigrescens</i>
		<i>Centropomus medius</i>
		<i>Centropomus robalito</i>
Carángidos	Carangidae	<i>Caranx (Caranx) caninus</i>
		<i>Caranx (Caranx) sexfasciatus</i>
		<i>Oligoplites altus</i>
		<i>Oligoplites saurus</i>
		<i>Selene brevoortii</i>
		<i>Selene oerstedii</i>
		<i>Trachinotus rhodopus</i>
		<i>Trachinotus paitensis</i>
		<i>Trachinotus kennedyi</i>
Lutjánidos	Lutjanidae	<i>Lutjanus argentiventris</i>
Gérridos	Gerreidae	<i>Lutjanus novemfasciatus</i>
		<i>Diapterus peruvianus</i>
		<i>Eucinostomus currani</i>
		<i>Eugerres axillaris</i>
		<i>Eugerres lineatus</i>
Haemúlidos	Haemulidae	<i>Gerres cinereus</i>
		<i>Haemulopsis leuciscus</i>
		<i>Pomadasys branickii</i>

Nombre del Grupo funcional	Familia	Especies	
Sciánidos		<i>Pomadasys macracanthus</i>	
		<i>Bairdiella incistia</i>	
		<i>Atractoscion nobilis</i>	
		<i>Cynoscion xanthulus</i>	
		<i>Larimus acclivis</i>	
		<i>Menticirrhus elongatus</i>	
Gobioideos	Eleotridae	<i>Micropogonias ectenes</i>	
		<i>Dormitator latrifons</i>	
		<i>Gobiomorus maculatus</i>	
	Gobiidae	<i>Eleotris pictus</i>	
		<i>Gobionellus microdon</i>	
		<i>Gobionellus sagittula</i>	
Pleuronectoideos	Paralichthyidae	<i>Microgobius miraflorensis</i>	
	Achiridae	<i>Citarichthys gilberti</i>	
		<i>Achirus mazatlanus</i>	
		<i>Achirus panamensis</i>	
Jaibas	Cynoglossidae	<i>Symphurus atricaudus</i>	
	Portunidae	<i>Callinectes arcuatus</i>	
		<i>Callinectes toxotes</i>	
Palaemónidos Camarón	Palaemonidae	<i>Macrobrachium tenellum</i>	
	Penaeidae	<i>Penaeus (Litopenaeus) stylirostris</i>	
Microcrustáceos		<i>Penaeus (Litopenaeus) vannamei</i>	
		Amphipoda	
		Cumacea	
		Isopoda	
		Mysidacea	
Gastrópodos	Cerithidae	<i>Cerithidea mazatlanica</i>	
Bivalvos	Solecurtidae	<i>Tagelus affinis</i>	
Poliquetos	Spionidae	<i>Prionospio spp.</i>	
Zooplancton		Copepoda	
		Huevos de peces	
		Larvas de peces	
		Ostracodos	
	Fitoplancton		Diatomeas
			<i>Cladophora sp.</i>
Macrófitas		<i>Enteromorpha sp.</i>	
		<i>Ruppia maritima</i>	
		<i>Salicornia sp.</i>	

