



**CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DEL
NOROESTE, S.C.**

Programa de Estudios de Posgrado

**MODELO ECOLÓGICO DE FLUJOS DE BIOMASA EN LA REGIÓN
NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

En Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales

(Orientación Biología Marina)

Presenta

MARÍA VERÓNICA MORALES ZÁRATE

La Paz, B.C.S., Septiembre del 2001.

ÍNDICE

Lista de Figuras

Lista de Tablas

Resumen

Abstract

Introducción

 Importancia del camarón azul en la zona de estudio

 Características generales

 El camarón como recurso pesquero

Antecedentes

Hipótesis y Objetivos

Área de estudio

Metodología

 Descripción del modelo computacional tipo Ecopath

 Implementación del modelo

 Matriz depredador-presa

 Balanceo, calibración y validación del modelo

 Caracterización trófica del sistema

 Simulación temporal

 Escenarios de pesca y Forzamiento ambiental

Resultados y Discusiones

 Caracterización trófica del sistema

 Atributos tróficos del ecosistema

 Simulación temporal

 Relación entre los factores forzantes ambiental y pesquero con los cambios de biomasa del camarón azul.

Conclusiones

Bibliografía

Lista de figuras

Figura 1.- Ubicación de la zona de estudio

Figura 2.- Gasto del río Colorado. Promedio anual 1904-1998.

Figura 3.- Diagrama de flujos de biomasa (en proceso)

Figura 4.- Superposición del nicho trófico entre grupos funcionales con respecto a la utilización de las presas.

Figura 5.- Impactos tróficos mezclados entre los grupos funcionales considerados en el modelo ecológico de la zona norte del Golfo de California. Las barras hacia arriba indican impactos positivos y viceversa.

Figura 6.- Simulación temporal obtenida utilizando la combinación de ambos agentes forzantes: Mortalidad por pesca y Gasto de río.

Figura 7.- Simulación temporal obtenida utilizando únicamente mortalidad por pesca como agente forzante.

Figura 8.- Isolíneas de Persistencia obtenidas en los diferentes escenarios de simulación.

Figura 9.- Isolíneas de Magnitud de cambio obtenidas en los diferentes escenarios de simulación.

Figura 10.- Isolíneas de Resiliencia obtenidas en los diferentes escenarios de simulación.

Figura 11.- Isolíneas de tiempo de recuperación.

Figuras 11 y 12.- Isolíneas de diferencias de biomasa.

Figura 13.- Serie de Gasto de río estandarizada por periodos correspondientes a la construcción de las presas (1935 y 1955).

Lista de tablas

Tabla 1.- Valores de entrada para el modelo de flujos de biomasa balanceada de la región norte del Golfo de California, México.

Tabla 2.- Fuentes de información de los valores utilizados como datos de entrada al modelo trófico del sistema del norte del Golfo de California, México.

Tabla 3.- Escenarios de pesca utilizados para la simulación temporal.

Tabla 4.- escenarios ambientales utilizados para la simulación temporal.

Tabla 5.- Atributos ecológicos calculados por Ecopath para los grupos incluidos en el modelo de flujos de biomasa de la región norte del Golfo de California, México.

Tabla 6.- Valores estimados para el modelo de flujos de biomasa balanceada en la región norte del Golfo de California.

Tabla 7.- Matriz depredador - presa para el sistema de la región norte del Golfo de California, México.

Tabla 8.- Superposición del nicho trófico entre grupos funcionales con respecto al consumo de las presas.

Tabla 9.- Principales atributos del ecosistema del Norte del Golfo de California.

Tabla 10.- Atributos ecológicos obtenidos para otros sistemas.

Tabla 11.- Índices de flujos totales para el ecosistema del Norte del Golfo de California.

Tabla 12.- Índices de estabilidad asociados a los cambios de biomasa calculados para camarón azul.

MODELO ECOLÓGICO DE FLUJOS DE BIOMASA EN LA REGIÓN NORTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA

Resumen

La zona norte del Golfo de California, presenta características particulares que la diferencian del resto. Hasta antes de 1935 que se construyó la presa Hoover, el alto Golfo de California contaba con el afluente del río Colorado, sin embargo, la descarga de agua así como la deposición de sedimentos disminuyó considerablemente a partir de la construcción de dicha presa y posteriormente por la construcción de una segunda presa en 1955, trayendo consigo cambios considerables en la estructura ecológica del sistema. La población humana en la región esta dedicada principalmente a la actividad pesquera, siendo de mayor importancia la del camarón cuyas capturas están compuestas principalmente por el camarón azul que representa hasta el 80% de la captura total. Sin embargo, a partir de la temporada de pesca 1989-90, se presentó un notable decremento de casi el 50 %, que se vio reflejado en la producción total de la región. A raíz de esta baja en el rendimiento, se propusieron nuevos planes de manejo, sin embargo, se siguen presentando fluctuaciones en las capturas, no siempre atribuibles al esfuerzo pesquero y en ocasiones aparentemente relacionadas con el efecto del ambiente. En el presente trabajo se implementó un modelo de la estructura trófica de la región norte del Golfo de California, con la finalidad de representar los principales flujos de biomasa en el sistema. Así mismo, se realizaron simulaciones de diferentes escenarios de pesca y de forzamiento ambiental que afectan la biomasa del camarón azul y se observaron las consecuencias en el sistema. Para ello, se compiló la información bibliográfica disponible con la que se implementó un modelo tipo Ecopath. A partir de este modelo, se utilizó el programa Ecosim para la simulación temporal mediante diferentes escenarios que consistieron en la combinación de dos agentes forzantes: Pesca y Gasto del río Colorado. Los resultados mostraron consistencia, obteniendo diferentes índices del estado del ecosistema permitiendo observar que la zona de estudio se encuentra cerca de ser un ecosistema maduro. Por su parte los cambios de biomasa del camarón azul en el plano temporal mostraron mayores impactos y magnitudes de cambio en los valores extremos de gasto río, los cuales a su vez se vieron relacionados con los fenómeno ENSO mas severos.

Palabras clave

Ecopath, Camarón azul, Alto golfo

ABSTRACT

The northern Gulf of California is different from the rest of the Gulf due to a series of characteristics. Until 1935, when the Hoover dam was built, the upper Gulf of California was under the influence of the Colorado river water flow. Afterwards, the discharge of water as well as the deposition of silts were severely reduced starting from the construction of this dam, and even more after a second dam was built in 1955, driving considerable changes in the ecological structure of the system. Human population in the region is mostly dependent on fishing, the shrimp fishery being the most important, and mainly composed of blue shrimp (80% of the total shrimp catch). From the 1989-90 fishing season, a remarkable decrement of almost 50% took place, affecting the total production of the region. After this yield decreasing, new management plans were proposed, however, catch fluctuations remained, not always easily related to the fishing effort, and some times apparently related to the environmental variations. In this work, a trophic structure model of the north region of the Gulf of California was implemented, with the purpose of representing the main biomass flows in the system. Furthermore, different fishing and environmental scenarios affecting biomass of blue shrimp were simulated, and their consequences on the system documented. At doing so, available bibliographical information was compiled and an Ecopath model was implemented. From the Ecopath, Ecosim routines were used for the temporal simulations under different scenarios combining two forcing agents: fishing effort and flow of the Colorado river. Results showed consistency, providing different indices of the state of the ecosystem and suggesting the study area is near being a mature ecosystem. On the other hand, temporal changes of blue shrimp biomass showed greater impacts at extreme values of river flow, apparently related to ENSO activity.

Key words

Ecopath, blue shrimp, Upper Gulf

INTRODUCCIÓN

La ciencia pesquera se originó a partir de las necesidades de manejo que resultaron de la explotación masiva de recursos vivos del mar, por la creciente demanda de alimento y el desarrollo industrial de las pesquerías. Desde sus inicios, la ciencia pesquera tendió a relacionar el comportamiento de las capturas de los recursos con la actividad extractiva. Consecuentemente, los colapsos pesqueros han sido atribuidos principalmente a fracasos en el manejo. Este tipo de resultados, han propiciado el desarrollo de medidas de regulación como establecimiento de vedas temporales, cuotas de captura y hasta el cierre total de la actividad en algunos casos, siempre con la finalidad de que las poblaciones se recuperarán por si mismas hasta niveles que le permitieran volver a ser rentables.

Sin embargo, a través del tiempo se ha observado que los cambios poblacionales están determinados en gran medida por el comportamiento interno de la misma población (relaciones intrínsecas) y por las interacciones con otras poblaciones de organismos dentro de la comunidad (relaciones extrínsecas) ([Boehlert, 1997](#)). En este contexto, en los últimos años se ha prestado mayor atención al estudio integral de la dinámica poblacional de las diferentes especies que se encuentran dentro de una comunidad ya que, si bien se sabe que los cambios de biomasa de una población son el resultado del balance que existe entre las pérdidas o salidas y entradas de organismos a la misma población (mortalidad total, y/o

migraciones, el reclutamiento de organismos nuevos, la suma del crecimiento individual de los miembros de la población preexistente, etc.), es necesario identificar los factores que generan estos cambios ([Lluch-Cota, 2000](#)).

Una alternativa para abordar el estudio de dichos factores es la implementación de modelos ecológicos que incluyan las principales interacciones entre los componentes bióticos y abióticos del ecosistema. Dado que existen evidencias suficientes de que las interdependencias tróficas permiten explicar ciertas variaciones en los rendimientos de algunos recursos pesqueros a través de los cambios en las biomásas tanto de las presas como de los depredadores naturales del recurso ([Christensen, 1996](#); [Botsford *et al.*, 1997](#)), una buena opción para representar las relaciones entre los componentes de un sistema es precisamente mediante sus relaciones tróficas, lo cual se puede lograr mediante modelos balanceados de flujos de biomasa.

Estos modelos representan, además, una herramienta que permite optimizar los beneficios que se pueden obtener del sistema desarrollando estrategias de manejo mediante la simulación de perturbaciones, tanto naturales como de origen antropogénico (por ejemplo sobre explotación). Sin embargo, dado que los modelos son representaciones abstractas de la naturaleza, se recomienda ser prudentes en la interpretación. ([Silvert, 1981](#)).

En el presente trabajo se implementó un modelo balanceado de flujos de biomasa tipo Ecopath para la zona norte del Golfo de California, con énfasis en el papel que juega el camarón azul (*Litopenaeus stylirostris*) dada su importancia en la zona de estudio.

Importancia del camarón azul en la zona de estudio

Características generales

El camarón azul se encuentra reportado desde punta Abreojos B. C., México, hasta Tumbes, Perú. A pesar de estar representado en toda la región intertropical de las costas americanas del Pacífico, su distribución no es uniforme a lo largo del litoral. Como el resto de los camarones peneidos, el camarón azul vive gran parte del tiempo en zonas influenciadas por deltas de río, estuarios o lagunas, y se asienta sobre fondos fango – arenosos generalmente ricos en materia orgánica ([García & Le Reste, 1987](#)).

Es la segunda especie de mayor abundancia en las porciones central y norte del Golfo de California, disminuyendo su frecuencia a partir de la zona sur. Respecto a la profundidad, se ha reportado que la especie se encuentra en los estuarios y en el mar, preferentemente hasta los 27 m de profundidad y rara vez se le encuentra a mayores profundidades ([Rodríguez de la Cruz, 1981](#)).

Al igual que otras especies, la dieta del camarón azul va cambiando de acuerdo al estadio de vida en el que se encuentre, y así mismo sirve como alimento a una gran variedad de organismos. Durante los estadios de larva y nauplio se alimenta exclusivamente de las reservas vitelinas, en los estadios de protozoa y mysis los organismos ingieren partículas fitoplanctónicas y zooplancton, durante estos estadios sus principales depredadores son organismos planctófagos como larvas de peces y crustáceos, los pelágicos menores, calamares, etc. La dieta de los juveniles y adultos en medio natural se considera omnívora (Rosales-Juarez, 1976; Wickins, 1976), compuesta en términos generales por poliquetos, algas, microcrustáceos y detritus; y a su vez, representa una fuente de alimento para diversos depredadores, incluidos macrocrustáceos como jaibas y esquilas, y una gran variedad de peces como la totoaba, las cabrillas, y las berrugas entre otros (Dall *et al.* 1990). Dada su naturaleza detritófaga, el camarón es un componente biótico de gran importancia ecológica, ya que se considera como un elemento clave que reincorpora materia orgánica a los niveles más altos de la trama trófica (López-Martínez, 2000)

El camarón como recurso pesquero

En el litoral del Pacífico oriental, el 90% de la captura total de peneidos está representada por cuatro especies: el camarón café *Farfantepenaeus californiensis*, camarón azul *Litopenaeus stylirostris*, camarón blanco *L. vannamei*, y camarón cristal *F. brevisrostris* (Rodríguez de la Cruz, 1981;

Rodríguez de la Cruz & Chávez-Ortíz, 1994). En el Pacífico mexicano, el 75% de la producción pesquera de camarón lo aporta la pesquería de Sonora y Sinaloa, compuesta principalmente por camarón café *F. californiensis* (aproximadamente 70-80% del total de las capturas) y azul *L. stylirostris*. Sin embargo, en la región norte del Golfo de California la situación es inversa, ya que es el camarón azul el que representa hasta el 80% de la captura total en la zona (Rosas-Cota *et al.*, 1996; Aragón-Noriega, 2000).

La pesca industrial en el la región norte del Golfo de California (figura 1), se inició en la década de los 1950s, siendo los principales puertos de desembarque Puerto Peñasco, Son. y San Felipe, B. C. En este último, los volúmenes de captura de camarón azul se mantuvieron alrededor de las 450 toneladas hasta antes de la temporada de pesca 1989-90, cuando se presentó un notable decremento de casi el 50 %, que se vio reflejado en los volúmenes totales capturados en la región, por ser el puerto de mayor desembarco (Rosas-Cota *et al.*, 1996; Aragón-Noriega, 2000). A raíz de esta baja en el rendimiento, se propusieron nuevos planes de manejo, que incluyen actualmente una veda temporal durante los meses de abril a septiembre, donde las fechas de inicio y fin se determinan año a año dependiendo del patrón de desove.

A pesar de la implementación de medidas de manejo pesquero, la población de camarón azul, y de otros muchos recursos, continúan mostrando fluctuaciones

en las capturas, no siempre atribuibles al esfuerzo pesquero y en ocasiones aparentemente relacionadas con el efecto del ambiente (Lluch-Belda, 1977; Del Valle-Lucero, 1987; García, 1988; Calderón & Burgueño, 1993)

ANTECEDENTES

Existen diversos estudios respecto al recurso camarón del Golfo de California, entre los que resaltan aquellos de distribución batimétrica y reclutamiento (Valverde, 1986), madurez gonádica (Méndez-Tenorio, 1986) y análisis económico y biológico pesqueros (Alonso-Alemán, 1989; García de Quevedo, 1990) de las especies bajo explotación comercial, y estudios de biología básica y evaluaciones de potencial de especies actualmente no explotadas, como el camarón de roca *Sicyonia penicillata* (López-Martínez *et al.*, 1997).

Un rasgo característico de la pesca de camarón, tanto del Golfo de California como de otras regiones, es una gran variabilidad interanual en las capturas no totalmente explicadas por el esfuerzo pesquero. En este sentido, existen algunos trabajos relacionando variables ambientales como la temperatura superficial del mar (Del Valle-Lucero, 1989; López-Martínez, 2000) y la precipitación (Lluch-Belda, 1977; Castro-Aguirre, 1978) con los niveles de producción pesquera, y con características biológicas de las especies, como el crecimiento y patrón de reclutamiento (Rábago-Quiróz, 2000).

Aragón-Noriega (2000), en un estudio sobre reclutamiento de larvas de camarón azul en el Alto Golfo de California, reporta un patrón migratorio para la población, según el cual las hembras maduras migran durante primavera-verano a las zonas adyacentes a Sonora, la crianza se desarrolla de junio a septiembre

en el delta del río Colorado y posteriormente los juveniles migran de las zonas someras a zonas más profundas. El mismo autor menciona que, aunque los aportes de agua dulce del río Colorado no son indispensables para la supervivencia de las larvas de camarón azul, si existe una respuesta positiva ante condiciones estuarinas del ambiente, lo que de hecho se refleja en las capturas comerciales de la temporada de pesca inmediata posterior. Cabe recordar aquí que se trata de organismos de ciclo de vida corto (hasta 2 años si no se pescan) que responden al ambiente de manera casi inmediata (López-Martínez, *et al.* 2001). De igual forma, el ambiente afecta algunos parámetros clave de las poblaciones, el crecimiento (López-Martínez, 2000), la mortalidad (García, 1996) y período reproductivo (Leal-Gaxiola, 1999; Leal-Gaxiola *et al.* En prensa), que se reflejan en las biomásas y por consiguiente en los niveles de captura (López-Martínez, 2000).

Debido a la complejidad que representa la medición integral de variables y la imposibilidad de realizar experimentos para reproducir la realidad de los sistemas naturales, la incorporación de las relaciones ambiente-recurso a los esquemas de manejo y pronóstico se debe realizar por métodos indirectos. Una posibilidad es la elaboración de modelos empíricos, donde se utilizan variables ambientales pronosticadoras, escogidas sobre la base de su correlación con la abundancia en años anteriores. En el caso de camarón, por ejemplo, el National Marine Fisheries Services, en Florida, USA ha implementado modelos que han

permitido emitir, hasta con un mes de anticipación, predicciones para la siguiente temporada de pesca con un margen de acierto del 75-80% (Sheridan, 1996 en: Rábago–Quiróz, 2000). Si bien este tipo de enfoques ha probado ciertas bondades, es claro que su éxito depende de que la forma observada de la relaciones entre ambiente y recurso se mantenga en el tiempo, lo que desafortunadamente parece poco factible.

Otra posibilidad es la implementación de modelos ecológicos, donde a pesar de la simplificación de la realidad que implica cualquier modelo, se abordan los mecanismos y las interacciones entre componentes del sistema. En México se han implementado alrededor de 40 modelos ecológicos basados en la estructura trófica de los ecosistemas, de los cuales la mayor parte corresponden a la zona oeste central del Atlántico (Península de Yucatán). En estos modelos, además de representar la estructura trófica y dinámica del ecosistema (Arreguín-Sánchez, *et al.*, 1993) se ha descrito la influencia de la pesca de algunos recursos de importancia, como el mero y el pulpo, sobre el sistema (Arreguín-Sánchez, 2000; Arreguín-Sánchez & Manickchand-Heileman, 1998).

En el Pacífico mexicano, Zetina-Rejón (1999) implementó un modelo de flujos de biomasa para el sistema lagunar Huizache–Caimanero y simuló distintos escenarios de pesca de camarón, con la finalidad de observar la influencia de estas perturbaciones sobre la estructura trófica del sistema (Pérez-España &

[Arreguin-Sanchez, 1999](#)), encontrando que la pesca influye de manera diferente en cada nivel trófico y que afecta a la mayoría de los grupos funcionales, mientras que el tiempo de recuperación para el camarón fue de los más cortos dado su potencial biótico. Finalmente señala que debido a su alta disponibilidad, el detritus juega un papel como modulador en los cambios que presentan los diferentes grupos del sistema. Por su parte, [Martínez-Tortolero \(1994\)](#), implementó un modelo para la comunidad epipelágica de la zona central del Golfo de California con el que, entre otras cosas, concluye que la captura comercial remueve biomasa de la comunidad, compitiendo por el recurso con los depredadores naturales, lo cual pudiera afectar la renovación de las poblaciones.

Actualmente se están realizando modelos integrales para la zona del Golfo de California que apoyen a la implementación de nuevos esquemas de manejo de los recursos. El presente trabajo pretende implementar un modelo de la estructura trófica de la región norte del Golfo de California, con la finalidad de representar los principales flujos de biomasa en el sistema. Así mismo, se pretende realizar simulaciones de diferentes escenarios de pesca y de forzamiento ambiental que afecten la biomasa del camarón azul y evaluar las consecuencias en el sistema.

HIPÓTESIS

Las fluctuaciones en la biomasa del camarón azul en el sistema del norte del Golfo de California están mejor explicadas por la combinación de procesos ecológicos y el esfuerzo pesquero aplicado, que exclusivamente por uno de ellos.

OBJETIVOS

General:

Evaluar los efectos de la intensidad de pesca del camarón azul y la variabilidad ambiental sobre la biomasa del camarón azul en la región norte del Golfo de California.

Particulares:

- Proponer un modelo ecológico para el ecosistema de la región norte del Golfo de California, basado en su estructura trófica.
- Evaluar la magnitud y los parámetros de los flujos de biomasa entre las poblaciones.
- Analizar los índices ecológicos de los principales grupos tróficos
- Evaluar el efecto del esfuerzo pesquero y la variabilidad ambiental en los cambios de biomasa del camarón azul.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California se caracteriza por ser un mar marginal largo y estrecho delimitado al oeste por la Península de Baja California y al este por la masa continental de los estados de Sonora y Sinaloa. Las características oceanográficas están determinadas por el efecto conjunto de diversos factores tales como masas de agua y sistemas de corrientes (Torres-Orozco, 1993), forzamiento atmosférico (Rodén, 1964), mezcla por mareas (Marinone & Lavín, 1997) e intercambios por evaporación (Lavín *et al.*, 1997a).

La circulación superficial está gobernada por los sistemas locales de vientos y por la influencia remota del Océano Pacífico (Lavín *et al.*, 1997b). Algunos estudios recientes han destacado un patrón general de circulación en el que se distinguen las condiciones de invierno por la presencia de un giro anticiclónico que revierte su dirección en verano (Paden *et al.*, 1991; Beier, 1997).

Para mejor comprensión de la dinámica oceanográfica, Rodén (1964) dividió al Golfo de California en las siguientes tres zonas:

- 1.- zona norte, comprendida entre la boca del río Colorado y la isla tiburón.
- 2.- zona centro, que corre de la isla tiburón a Topolobampo
- 3.- zona sur, que se encuentra entre Topolobampo y Mazatlán.

En el presente trabajo se siguió la división propuesta por Rodén (1964), por lo que a continuación se hace una breve descripción de la zona norte que

corresponde al área total de estudio y que tiene una superficie aproximada de 7,172.7 km² (Nelson, *et al*, 1980, fig. 1).

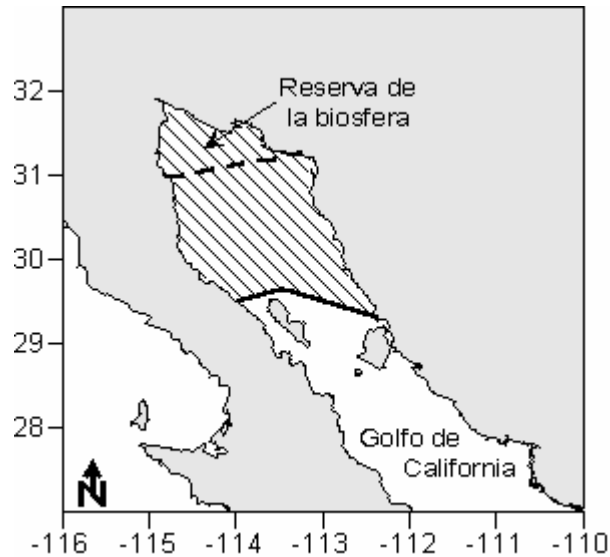


Figura 1.- Zona de estudio mostrando la reserva de la Biosfera del Alto Golfo.
▨ Región Norte del Golfo de California
- - Límite sur de la reserva de la Biosfera

La principal fuente de enriquecimiento en la zona norte del Golfo de California es la mezcla por corrientes de marea que ocurren principalmente en la región de las grandes islas.

Las corrientes se intensifican debido a la disminución batimétrica de la luz de flujo, trayendo como consecuencia corrientes intensas y alto bombeo de nutrientes hacia la superficie (Badán-Dangón *et al.*, 1985). Los mecanismos de enriquecimiento en conjunto con otros mecanismos físicos como los de retención, permiten alcanzar altos niveles de producción primaria comparables

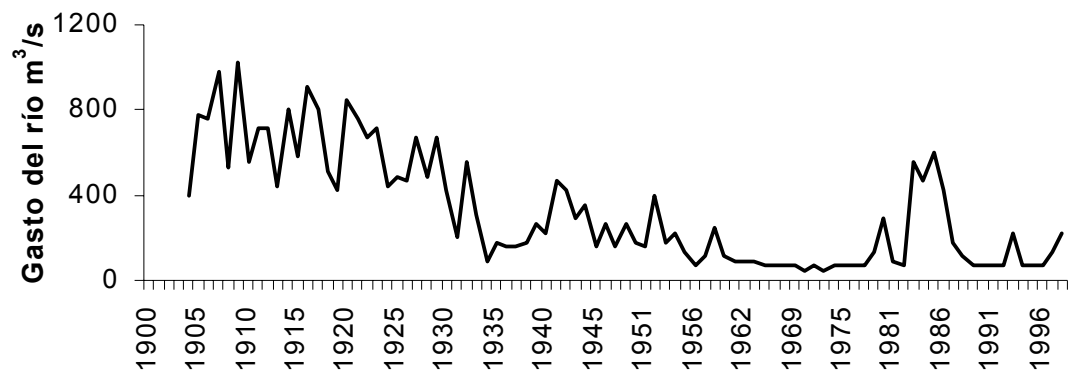
con las regiones neríticas típicamente productivas como son la Corriente de California, la corriente de las Canarias y la Corriente de Benguela entre otras (Zeitschel, 1969; Mann & Lazier 1996). Por su parte, Lluch-Cota & Arias-Arechiga (2000) reportan que estos niveles de alta productividad, perduran a lo largo del año debido a procesos de enriquecimiento independientes de la época del año como son las mareas, así mismo menciona que, en la región de las grandes islas hay un centro de alta productividad primaria que funge como unidad exportadora de materia orgánica lo cual, aunado a mecanismos físicos de dispersión y a algunos procesos biológicos, acelera el flujo de materia a través de los eslabones de la cadena trófica.

A excepción de una fosa de aproximadamente 1000 m de profundidad situada entre Baja California e isla Ángel de la Guarda, la zona norte del Golfo de California, se caracteriza por ser somera (200 m de profundidad en promedio).

A diferencia de la plataforma continental asociada al litoral sonoreense, la costa oriental de Baja California se asocia a una plataforma continental muy estrecha o casi nula, y que únicamente en la región norte se encuentra bien desarrollada debido al vasto aporte de sedimentos del río Colorado (Nelson *et al.*, 1980). Cabe destacar que desde el último periodo glacial el delta del río Colorado ha permitido la deposición de una gran cantidad de sedimento en la cuenca. Esta acumulación de sedimento es de gran importancia ya que se ha estimado un

cono de alrededor de 500 km² (Meckel, 1975), lo cual sin duda representa una gran fuente de nutrientes. Sin embargo, la descarga de agua así como la deposición de sedimentos disminuyó a partir de la construcción de las presas Hoover en 1935 y Glenn Canyon en 1955, por lo que la descarga del río se redujo en más de tres órdenes su magnitud hasta llegar a 0.1×10^6 ton/año (Fig. 2; Milliman & Meade, 1983), lo cual trajo consigo cambios considerables en la estructura ecológica del sistema (Álvarez-Borrego, 1983; Baba *et al.*, 1991).

Figura 2.- Promedio anual del flujo del río Colorado que desemboca en la Región



Norte del Golfo de California. Periodo de 1904 a 1998. (Buró de Reclamación de Yuma, Arizona, EUA. En: Aragón-Noriega, 2000).

Debido a la falta de mezcla y a la poca profundidad, los gradientes de temperatura son muy fuertes tanto en invierno como en verano (Nelson *et al.*, 1980). Dadas estas características, el norte del Golfo de California se ha considerado como un gran antiestuario (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975, Lavín *et al.*, 1998). Este tipo particular de condiciones, se debe principalmente al casi nulo aporte de agua dulce, que sólo en periodos de intensa lluvia (relacionadas

generalmente con periodos de El Niño) se incrementa debido al desbordamiento de las presas mencionadas anteriormente (Nieto-García 1998; Lavín & Sanchez, 1999, fig. 2).

La salinidad en el tipo de condiciones antiestuarinas es de 38 en la desembocadura, disminuyendo hasta 35.8 en la parte oceánica, mientras que en condiciones estuarinas va de 32 en el delta del río Colorado hasta 35.4 en la región oceánica (Nieto-García 1998; Lavín & Sanchez, 1999).

Finalmente, es necesario mencionar que dentro del área de estudio se encuentra la zona del Alto Golfo de California comprendida entre los $31^{\circ}00'$ - $32^{\circ}10'$ N y los $113^{\circ}30'$ - $115^{\circ}15'$ W (fig. 1) y que fue declarada reserva de la biósfera en Junio de 1993, destacando su valor biológico como hábitat de gran importancia para reproducción, desove y crianza de especies marinas en peligro de extinción como la totoaba (*Totoaba macdonaldi*), la vaquita (*Phocoena sinus*) y el pez pejerrey del delta (*Colpichthys hubbsi*) entre otras, y argumentando que las principales amenazas son el impacto humano a través de la captura incidental de organismos en redes de arrastre y agalleras, la degradación del hábitat y la contaminación por agroquímicos (Cideson. 2000).

METODOLOGÍA

Los modelos Ecopath ([Christensen & Pauly, 1993](#)) y Ecosim ([Walters *et al.*, 1997](#)) fueron creados para implementar, parametrizar y analizar modelos tróficos de biomasa de ecosistemas acuáticos y terrestres. Se basan principalmente en la estimación de biomasa y las interacciones tróficas de los diversos elementos, grupos o especies de un ecosistema. Actualmente el programa Ecosim ha sido optimizado para el uso directo en problemas de pesquerías así como modelación dinámica temporal.

Si bien es cierto que los ecosistemas reales son mucho más complicados que los modelos balanceados de flujos de biomasa obtenidos mediante el uso de Ecopath, existe la posibilidad de hacer los modelos con tantos grupos funcionales como se desee. Igualmente la dinámica es más compleja que la que se puede representar mediante Ecosim; Sin embargo, el punto importante a considerar cuando se está evaluando el realismo de un modelo, no es que tan complejo sea el mismo programa y/o los procesos representados en este, sino qué estructura permite una representación de los rasgos básicos de un ecosistema, dada una cantidad limitada de entradas. A pesar de estas limitaciones, actualmente el programa está distribuido en más de 2000 usuarios registrados en 120 países y hay más de 100 publicaciones en la literatura científica ([Christensen *et al.*, 2000](#)).

Descripción del modelo tipo Ecopath

Se implementó un modelo balanceado de flujos de biomasa tipo Ecopath, el cual es descrito por ecuaciones lineales simples (Polovina & Ow, 1983; Polovina, 1984, Christensen & Pauly, 1992) y definido básicamente por la siguiente

(1)

$$\text{ecuación: } B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \cdot \left(\frac{Q}{B}\right)_j \cdot DC_{ji} - B_i \cdot \left(\frac{P}{B}\right)_i \cdot (1 - EE_i) - EX_i = 0$$

Donde:

B_i = es la Biomasa del grupo funcional i en un periodo de tiempo dado, para $i=1 \dots n$ grupos funcionales.

P/B = es la proporción Producción/Biomasa, la cual es igual a la tasa instantánea de mortalidad total (Z), en condiciones de equilibrio (Allen, 1971).

EE_i = es la eficiencia ecotrófica que representa la fracción de producción consumida, pescada o exportada fuera del sistema (pesca).

B_j = es la biomasa del depredador j

$(Q/B)_j$ = es la proporción Consumo/Biomasa del grupo j

DC_{ji} = es la fracción del grupo i en la dieta del depredador j .

La ecuación representa un balance en las biomazas del grupo i , y en el ecosistema cada grupo es representado por una ecuación similar. El sistema de

ecuaciones lineales simultaneas puede ser resuelto usando álgebra matricial, tal como fue sugerido por [Walters \(1979\)](#).

Construcción del modelo

Como principales representantes del sistema, se definieron un total de 29 grupos funcionales. Los grupos funcionales son un conjunto de especies que presentan un papel trófico semejante dentro del ecosistema. De los 29 grupo funcionales elegidos, dos son productores primarios vivos, uno correspondiente al **detritus**¹, uno de zooplancton, ocho de invertebrados, once de peces, dos de escualiformes, y cuatro de mamíferos marinos. Si bien los grupos funcionales están integrados por una o varias especies con hábitos tróficos semejantes, se mantuvieron como grupos individuales aquellas especies de interés particular, ya sea por tratarse de recursos de gran importancia económica como las especies de camarón, o por ser especies en peligro de extinción como la totoaba y la vaquita.

Una vez definidos los grupos funcionales se realizó una búsqueda bibliográfica para compilar los datos de entrada al modelo, todos los datos fueron estandarizados a unidades comunes de biomasa, área y tiempo (toneladas de peso húmedo/ km^2 , año, **tabla 1**), tomando en cuenta para ello el área total de la zona de estudio.

1 Algunos autores consideran al detritus como productor primario debido a la actividad bacteriana que en él se desarrolla

De acuerdo a la ecuación 1, los datos de entrada al modelo son:

Biomasa (toneladas de peso húmedo/km²), la relación P/B , y la relación Q/B

ambas en base anual (Tabla 1).

Tabla 1.- Valores de entrada para el modelo de flujos de biomasa balanceada de la región norte del Golfo de California.

Grupo Funcional	Habitat (fracción del área total)	Biomasa en habitat (ton/km ²)	P/B base anual	Q/B base anual	EE base anual	P/Q base anual
1	Totoaba	0.15	0.066	0.450	3.50	
2	Vaquita	0.30	0.005		30.00	0.02
3	Tiburón	0.60	0.790	0.28	3.00	
4	Lobo marino	0.10	0.330	0.544	23.73	
5	Ballenas dentadas	0.60	0.230	0.236	26.449	
6	Merlucciidos	0.30	0.490	0.450	1.85	
7	Ballenas barbadas	0.50	0.380	0.200	2.92	
8	Sciaenidos	0.30	1.152	2.950	12.10	
9	Rhinobatidos	0.30	1.102	2.300	10.20	
10	Serranidos	0.25	1.176	0.790	3.60	
11	Stomatópodos	0.55	0.480	2.168	8.75	
12	Jaibas	0.55	0.053	2.650	6.28	
13	Mantarayas	0.30	1.878	3.450	18.40	
14	C. de roca	0.45	0.2	3.000	8.50	
15	Peces planos	0.45	3.343	4.950	10.20	
16	Otros peces	1.00	5.54	1.950	5.60	
17	Myctophidos	0.60		2.500	7.94	0.75
18	C. café	0.40	0.064	2.650	8.50	
19	C. azul	0.50	0.900	4.030	10.20	
20	Cefalópodos	0.40		3.163	11.68	0.75
21	Poliquetos	1.00		8.000	27.00	0.8
22	Haemulidos	0.40	9.070	2.850	14.40	
23	Mojarras	0.40	8.259	1.650	6.20	
24	Pelágicos	0.30	0.243	3.98	10.30	
25	M. Inv. Bent.	1.00	2.886	38.00	84.00	
26	Zooplancton	1.00		27.00	60.00	0.90
27	Fitoplancton	1.00		60.0		0.90
28	Macrofitas	0.70	2.300	60.0		
29	Detritus	1.00				

Biomasa

Los valores de biomasa utilizados en el presente trabajo se calcularon a partir de la información reportada en diferentes estudios, tratando de que éstas correspondieran al mismo periodo (tabla 2). Para los dos grupos de escuálidos y todos los grupos de peces a excepción de la merluza, los myctófidios y la totoaba, se obtuvieron a partir del trabajo realizado por Pérez-Mellado (1980), considerando únicamente los datos reportados para los muestreos realizados en Puerto Peñasco, Puerto Libertad y Bahía San Jorge. Dado que este trabajo reporta solo datos de arrastres la biomasa fue calculada mediante el método de área barrida utilizando para ello la siguiente fórmula:

(2)

$$A = D * r_s * x_2$$

Donde:

A = área barrida

r_s = relinga Superior

$D = v * t$

V = velocidad de desplazamiento

T = tiempo de duración del arrastre

X_2 = la parte de la relinga superior que equivale al ancho del valor barrido por la red, y que de acuerdo con Pauly (1980) = 0.5

Los valores fueron estimados en primera instancia para el área específica que fue barrida en el momento del arrastre y posteriormente se extrapolaron los valores a un área de 1 Km².

Para el caso del grupo de **macro invertebrados** bentónicos, se utilizaron los valores reportados en el trabajo de [Felix- Pico, \(1973\)](#). De este mismo estudio se obtuvieron los valores para camarón azul, camarón café y jaiba, cuyos valores están reportados en unidades de kg. de peso húmedo/ha, por lo que solamente se transformó a Toneladas por Km²

Relación P/B

De acuerdo con [Allen \(1971\)](#), la relación $(P/B)_i$, es equivalente a la tasa instantánea de mortalidad total (Z) en condiciones de equilibrio. En el caso de las especies o grupos que no se encuentran bajo explotación comercial, los valores de $(P/B)_i$ corresponden a la tasa instantánea de mortalidad natural (M). Para la especie más representativa de cada grupo de peces no explotado comercialmente se estimó (M) mediante la ecuación empírica de [Pauly \(1980\)](#). En algunos casos no se contó con las estimaciones de L_{∞} , por lo que se utilizó la siguiente relación propuesta también por [Pauly \(1983\)](#):

(3)

$$L_{\infty} = \frac{L_{\max}}{0.95}$$

Donde:

L_{max} = longitud máxima reportada para la especie la cual teóricamente debe de ser cercana a L_{∞} .

Para los grupos de peces que no se encuentran explotados comercialmente pero que si tienen incidencia en las artes de pesca, al valor estimado de M se le adicionó el valor de (M*0.5) es decir, se utilizó el valor de 1.5 M de acuerdo con (Pauly,1980).

Para los grupos de peces explotados y de invertebrados en general se utilizaron los valores de mortalidad reportados en la literatura (tabla 2).

Relación Q/B

La relación Q/B, se refiere a la cantidad de alimento ingerido por un grupo expresado con respecto a su propia biomasa en un periodo dado. Para peces se obtuvo utilizando la ecuación empírica propuesta por Jarre *et al.* (1990), que está basada en la temperatura del medio ambiente, tamaño y morfología de la aleta caudal del pez según la siguiente ecuación:

(4)

$$\log_{10} Q/B = 4.9 - 1309.1 \left(\frac{1}{T} \right) + 0.4 \log_{10} A + 0.3 \log_{10} D - 0.1 \log_{10} W_{\infty} - 0.5 \log_{10} p$$

Donde:

T = Temperatura media del hábitat del pez

A = Aspecto de la aleta caudal de acuerdo a la relación: $A=h^2/s$, donde h = altura y s = Superficie de la aleta caudal.

D = La razón de espesor del cuerpo del pez

W_{∞} = Peso asintótico de la ecuación de Von Bertalanffy

P = Altura relativa del pedúnculo caudal

Estos cálculos se realizaron considerando los datos de un pez promedio representante de cada grupo y utilizando el algoritmo disponible en Fishbase (Feoese & Pauly, 2001). En el caso de invertebrados, y escualiformes, los valores de P/B fueron tomados de la literatura disponible (tabla 2).

Para los grupos de mamíferos marinos Q/B , se calculó dividiendo el peso de la ingesta diaria durante un año entre el peso corporal de los individuos.

Dado que la ecuación 1 supone un balance entre sus términos, en general es posible la ausencia de un valor por cada grupo funcional, el cual será estimado por el modelo. Debido a ello se decidió en la mayoría de los casos dejar que el programa calculara los valores de la Eficiencia Ecotrófica (EE) en cada grupo. Sin embargo, en los casos en los que no se contó con algún otro dato de entrada,

se utilizó un valor de EE reportado para la misma especie en otros modelos o en su defecto se supuso, considerando la definición de EE en la ecuación 1.

Matriz depredador-presa

La matriz depredador – presa (tabla 8), se elaboró en base a reportes de estudios de contenido estomacal para los diferentes grupos funcionales, en los casos en los que no se contó con dicha información se utilizó información de especies o grupos semejantes, o bien la dieta ya reportada en modelos previos. En la tabla 2 se muestran las fuentes de información para la construcción de la matriz.

Organismos explotados comercialmente

Aunque en este trabajo sólo se evalúa el efecto de la pesca comercial del camarón, se consideraron en el modelo también las capturas (Y_i) de otros recursos que se explotan comercialmente en la región, por lo que además de la flota camaronera se incluyó el esfuerzo correspondiente a la pesca ribereña la cual incide sobre los siguientes grupos funcionales: sciaenidos, rhinobátidos, serránidos, mantarrayas, peces planos, otros peces, haemulidos, mojarras, y jaibas. Para estos grupos los valores de capturas fueron obtenidos de los registros de pesca de las oficinas de Pesca de San Felipe y Puerto Peñasco correspondientes al promedio de los años 1979- 1980.

Tabla 1. Fuentes de información

Group	Biomass	P/B	Q/B	EE	Diets
Shark	1	10	27	'	31
Vaquita	2	'	28	'	28
Sea lion	3	11	28	'	32
False whales	3	12	28	'	28
Whales	3	12	28	'	28
Totoaba	4	13	13	'	15
Other fish	1	14	14	'	supposed
Mojarres	1	14	14	'	33
Croakers	1	15	15	'	34
Groupers	1	16	16	'	34
Grunts	1	14	14	'	34
Guitarfish	1	17	17	'	34
Hakes	5	18	18	'	35
Flat fish	1	19	19	'	36
Small pelagics	1	20	20	'	37
Linter fish	'	21	21	supposed	38
Rays	1	22	22	'	39
Cephalopods	'	23	29	supposed	40
Squillas	6	23	23	'	41
Brown shrimp	7	24	30	'	42
Blue shrimp	7	24	30	'	42
Rocky shrimp	8	8	30	'	42
Crabs	7	25	30	'	30
Benthic macro invertebrates	7	'	supposed	'	30
Polychaetos	'	26	30	supposed	30
Zooplankton	'	supposed	-	supposed	supposed
Phytoplankton	'	supposed	-	supposed	-
Algae	9	supposed	-	'	-
Detritus	-	-	-	-	-

Los números en la Tabla 1 corresponden a las fuentes de información de la siguiente manera: 1) Pérez-Mellado, 1980; 2) Silber, 1990; 3) Randall et al., 1980; 4) Arvizu and Chávez, 1972; 5) Nelson et al., 1980; 6) FAO,1995; 7) Felix-Pico, 1973; 8) López-Martínez et al., 1997; 9) Littler and Littler, 1981; 10) Branstetter, S. 1987; 11) Lluch-

Belda, 1970; 12) Cetacea, 2001; 13) Pauly, 1978; 14) Eschmeyer, et al., 1983; 15) Chao, 1995; 16) Arreguín-Sánchez, et al., 1996; 17) McEachran, 1995a; 18) Cohen et al., 1990; 19) Hensley, 1995; 20) Whitehead, 1985; 21) Moser and Ahlstrom, 1996; 22) McEachran, 1995b; 23) Arreguín-Sánchez, 2002b; 24) López - Martínez, 2000; 25) Hernández-Moreno, 2000; 26) Theronx. and Wigley, 1998; 27) Compagno, 1984; 28) IMMA, 2001; 29) CephBase, 2001; 30) Zetina-Rejón, 1999; 31) Galván-Magaña and Niehnhuis, 1989; 32) Garcia-Rodriguez, 1999; 33) Fitch and Lavenberg, 1975; 34) Cruz-Escalona, 1998; 35) Balart and Castro-Aguirre, 1995; 36) Dou Shuozeng, 1992; 37) Molina and Manrique, 1997; 38) Collard, 1970; 39) Bocanegra-Castillo, 1998; 40) Boletzky and Hanlon, 1983; 41) Crustacean, 2001; 42) Dall, et al., 1990.

Balaneo, calibración y validación del modelo

Se procedió a balancear el modelo, para lo cual se tomaron como referencia los valores de EE , los cuales tienen que ser $EE < 1$, por lo que se realizó un ajuste en la matriz de dietas hasta obtener la condición deseada. La razón de modificar la matriz de dietas y no otros valores de entrada es porque la dieta es el factor sujeto a mayor incertidumbre y dado que los ajustes son en pequeñas magnitudes no se modifica el patrón de alimentación de las especies o grupos funcionales.

La consistencia del modelo fue verificada comparando la tendencia en la relación Respiración/Biomasa (que en general debe de ser mayor para organismos más activos), así como los valores de mortalidad por pesca

estimados por Ecopath con respecto a los reportados en la literatura por métodos independientes.

Una vez que se obtuvo el modelo balanceado y consistente se procedió a obtener el mejor modelo posible utilizando para ello la rutina de Ecoranger (Pauly & Christensen, 1996), la cual permite la obtención del mejor modelo posible bajo un criterio de restricción, utilizando en este caso particular la minimización residuales. Esta rutina utiliza un algoritmo semi Bayesiano basado en el método de Montecarlo, definiéndose un mínimo de 3000 corridas positivas como límite de aceptación.

Caracterización trófica del sistema

La caracterización trófica del sistema se realizó en base a los atributos tróficos más importantes de los grupos funcionales. Estos atributos fueron calculados por el programa, sin embargo se hace una pequeña descripción de los algoritmos empleados.

En primer lugar se calcularon los niveles tróficos para los grupos funcionales mediante la ecuación 4:

(5)

$$TL = 1 + \sum_{ji}^n DC_{ji} * TL_j$$

Donde:

DC_{ij} es la proporción de la presa j en la dieta del depredador i .

TL_j es el nivel trófico de la presa j .

Continuando con la descripción del comportamiento alimentario de los consumidores, se calculó el índice de omnivoría (OI) (Pauly *et al.*, 1993) el cual corresponde a la varianza de los niveles tróficos de las presas sobre las cuales depreda el consumidor y que describe de que manera están distribuidas las interacciones tróficas en los distintos niveles tróficos.

(6)

$$OI = \sum_{j=1}^n (TL_j - TL)^2 * DC_{ij}$$

Donde:

n es el número de grupos funcionales

TL_j es el nivel trófico de la presa j

TL es el nivel trófico promedio de las presas

DC_{ij} es igual que en la ecuación 5.

Un valor cerca de cero indica que los organismos son especialistas mientras que un valor elevado indica que son generalistas.

Las interacciones tróficas se analizaron mediante la superposición o traslape del nicho trófico, el cual es calculado mediante la fórmula propuesta por [Pianka \(1973\)](#) y modificada posteriormente por [Pauly & Christensen \(1996\)](#) y que esta expresada de la siguiente manera. (7)

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n (p_{ij} * p_{ki})}{\left[\sum_{j=1}^n (p_{ji}^2 + p_{ki}^2) / 2 \right]}$$

Donde:

p_{ji} y p_{ki} son las proporciones del recurso i depredadas por la especie j y k respectivamente. En este caso, la fracción de la presa i es en la dieta de ambos consumidores j y k .

Los valores se encuentran entre el intervalo de 0 a 1, indicando un traslape total si el valor es 1, o que las dietas de los consumidores son completamente diferentes si el valor es cero o muy cercano a este.

Otro método empleado para la descripción de las interacciones tróficas, es el análisis de los impactos tróficos combinados [Leontief \(1951\)](#), y modificado por [Ulanowicz & Puccia \(1990\)](#). Este método permite observar con mayor claridad el tipo de impacto (positivo o negativo) que cada grupo funcional tiene sobre los demás componentes del ecosistema.

Como características generales del ecosistema, se calcularon los flujos totales de biomasa, y de estos la proporción que es utilizada en respiración, en consumo, la proporción correspondiente a pesca y la destinada a detritus. Finalmente se calculó el índice de conectancia, el cual indica el número de uniones tróficas existentes con respecto al teórico total.

Se calcularon también una serie de índices de flujo del sistema propuestos por [Ulanowicz \(1986\)](#). Estos índices son: 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 del sistema. El límite superior de la ascendencia es la capacidad de desarrollo del sistema la cual mide el potencial de crecimiento por lo que se refiere a la cantidad de flujos máximos totales. La diferencia entre la ascendencia y la capacidad se denomina overhead lo cual es una medida del potencial de reserva cuando el sistema se enfrenta a perturbaciones ([Ulanowicz & Norden, 1990](#)).

Simulación temporal

En esta parte del proceso, lo que se pretendió evaluar fueron los efectos temporales ocasionados por las diferentes presiones de pesca de camarón y el forzamiento ambiental sobre el mismo recurso. Para ello, se utilizó el modelo Ecosim (Walters *et al.*, 1997) el cual utiliza una transformación de la ecuación 1 a una forma dinámica diferencial, de esta manera los cambios de biomasa en el tiempo, quedan representados de la siguiente manera:

(8)

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_0 B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$$

Donde:

$f(B)$ = la producción en función de la biomasa cuando i es un grupo productor primario, pero si i es un consumidor, entonces se representa la biomasa del grupo i en función de su tasa de crecimiento y su consumo alimenticio (g_i = eficiencia de conversión alimenticia, ($g_i = P/Q$) de la siguiente manera:

(9)

$$f(B) = g_i \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j)$$

$M_0 B_i$ = pérdidas por otras causas que no son pesca ni depredación

$F_i B_i$ = pérdidas por pesca

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

En Ecosim hay tres opciones para la obtención del consumo ($c_{ij}(B_i, B_j)$), las cuales dependen del control de flujos que se suponga en el sistema es modificada cuantitativamente. Los dos extremos son: cuando la estructura del sistema se ve mayormente influenciada y/o modificada por los niveles tróficos superiores es decir los depredadores ("top-down control") o bien, cuando la estructura del sistema se ve afectada principalmente por los niveles tróficos inferiores ("bottom-up"). Además de estas dos opciones, el algoritmo de Ecosim permite seleccionar un control de flujos mixto lo cual se supone es más cercano a la realidad y que fue el utilizado en el presente trabajo. La fórmula general para calcular el consumo es:

(10)

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

Donde:

a_{ij} es la tasa instantánea de mortalidad de la presa i ocasionada por cada unidad de depredador j , en otras palabras se refiere a la tasa de vulnerabilidad de la presa.

m_{ij} es el flujo máximo entre i y j .

Escenarios de pesca y forzamiento ambiental.

Dado que el valor de mortalidad por pesca correspondiente al estado en equilibrio del modelo Ecopath, correspondió a un valor de $F=0.84$, (equivalente a 50 barcos camaroneros), fue este el valor que se tomó como referencia para el planteamiento de los escenarios de pesca, obteniendo 7 escenarios diferentes como se muestra en la [tabla 3](#).

Se seleccionaron también dos variables ambientales, que fueron temperatura superficial del mar (SST) y gasto del río Colorado como indicador de escurrientías. Ambas variables se introdujeron en el programa Ecosim y se aplicaron como factor forzante sobre el camarón azul, para ver el efecto de éstos sobre la biomasa calculada. Se realizaron pruebas de correlación cruzada para Los valores de biomasa obtenidos mediante las simulaciones y las series de ambas variables, siendo altamente significativa para Gasto de río con desfase de cero y no significativa para Temperatura, por lo que fue descartada.

Para validar el efecto del gasto del río sobre los cambios de biomasa en camarón azul, se introdujeron la serie de gasto de río de 1980 a 1998 y la serie de esfuerzo pesquero (F) para el mismo periodo. Los valores de biomasa calculados se correlacionaron con los valores de Captura por Unidad de esfuerzo (CPUE) de camarón azul reportados en San Felipe B. C. para el mismo periodo obteniendo resultados satisfactorios.

Tabla 3.- Valores de F utilizados para los escenarios de simulación temporal y su equivalente en barcos..

	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7
Valor de F	0.85	1.07	1.27	1.69	0.64	0.42	0
Equivalente en barcos	50	63	75	100	38	25	0

En base a lo obtenido en el análisis anterior, se elaboraron siete escenarios ambientales cuyos valores se muestran en la [tabla 4](#).

Dado que las series de datos forzantes se insertan en el programa ecosim reescalados de 0 a 2, G1 (el valor de equilibrio) correspondió a 511 m³/s. El resto de los escenarios se plantearon tomando en cuenta el valor de G1 y el valor máximo del gasto de río registrado en la serie de tiempo, correspondiente a 1022 m³/s.

Tabla 4.- Valores del gasto de río utilizados para los escenarios de la simulación temporal y su equivalente en valor reescalado.

	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7
Valor de G (m ³ /s)	511	674	837	1000	348	185	22
Proporción con respecto a G ₁	1	1.33	1.67	2	0.667	0.33	0

Una vez establecidos los dos grupos de escenarios se realizaron todas las combinaciones posibles obteniendo un total de 49 escenarios ([Tabla 5](#)), en los cuales se combinan lo el esfuerzo pesquero y gasto de río.

Tabla 5.- Escenarios de simulación obtenidos mediante la combinación del esfuerzo pesquero (F) y el gasto del río (G) como forzante ambiental

Escenario	FG		Escenario	FG		Escenario	FG
1	F1G1		19	F3G5		37	F6G2
2	F1G2		20	F3G6		38	F6G3
3	F1G3		21	F3G7		39	F6G4
4	F1G4		22	F4G1		40	F6G5
5	F1G5		23	F4G2		41	F6G6
6	F1G6		24	F4G3		42	F6G7
7	F1G7		25	F4G4		43	F7G1
8	F2G1		26	F4G5		44	F7G2
9	F2G2		27	F4G6		45	F7G3
10	F2G3		28	F4G7		46	F7G4
11	F2G4		29	F5G1		47	F7G5
12	F2G5		30	F5G2		48	F7G6
13	F2G6		31	F5G3		49	F7G7
14	F2G7		32	F5G4			
15	F3G1		33	F5G5			
16	F3G2		34	F5G6			
17	F3G3		35	F5G7			
18	F3G4		36	F6G1			

Para realizar las simulaciones en Ecosim ambos agentes forzantes se aplicaron durante un periodo de cinco años para volver posteriormente al estado inicial. Se dejó correr el programa por 50 años para observar los cambios significativos en el recurso, asumiendo que este sería un tiempo suficiente para que el recurso se recuperara y volviera a su estado inicial.

Los efectos ocasionados por ambos agentes sobre el recurso, fueron analizados a través de los cambios de biomasa, identificando impactos significativos a aquellos cambios de biomasa mayores del 10% de la biomasa inicial, siendo positivos si el impacto causó un aumento, o negativos si el impacto causó un decremento con respecto a la biomasa inicial.

Los impactos significativos, fueron medidos utilizando los siguientes índices: persistencia (*P*), tiempo de recuperación (*TC*), magnitud de cambio (*MC*) y Resiliencia (*R*). Se utilizaron estos conceptos debido a que representan atributos asociados con la estabilidad en ecosistemas. (Pérez-España & Arreguín-Sánchez, 1999).

La persistencia se refiere al tiempo que pasa entre el inicio de una perturbación hasta la manifestación de un impacto significativo, y el tiempo que se requiere para volver al estado original una vez que ha sucedido el impacto significativo se conoce como tiempo de recuperación. La magnitud de cambio es la diferencia máxima de la biomasa, causada por el impacto y es expresada como una proporción: $MC=(B_{\max}-B_{\min})*(B_{\text{inicial}})^{-1}$.

La resiliencia del ecosistema es la rapidez con que un recurso o sistema recupera su estado inicial después de que se ha presentado un impacto significativo, y se calcula como el cociente de la magnitud de cambio y el tiempo de recuperación.

RESULTADOS Y DISCUSION

Caracterización trófica del sistema

En la [tabla 6](#) se muestran los atributos ecológicos del sistema calculados con EwE (Ecopath with Ecosim) y a partir de los cuales se analizó la consistencia del modelo. La eficiencia de conversión alimenticia (gi) presentó valores del intervalo de 0.009 a 0.488 siendo mayor para los niveles tróficos inferiores y menor para los niveles tróficos más altos, aunado a ello, los resultados de los niveles de R/B (Respiración/Biomasa) son consistentes al corresponder los valores más altos a los niveles tróficos inferiores y los más bajos a los niveles tróficos superiores, estos resultados concuerdan con lo reportado por [Pauly & Christensen \(1996\)](#) y lo obtenido en otros modelos ([Arreguín-Sánchez et al., 1993](#); [Jarre-Teichmann, A., 1992](#); [Olivieri et al., 1993](#); [Vega-Cendejas, 1998](#); [Zetina-Rejón, 1999](#)).

En la misma tabla se observa la razón *respiración/asimilación*, que no puede ser mayor que la unidad debido a que la respiración no puede exceder a la asimilación. Los valores de dicha relación estuvieron en el intervalo de 0.390 a 0.989 y los valores mayores correspondieron a los niveles tróficos más altos, lo cual se debe a que la mayoría de los depredadores tienen una producción relativamente baja.

Tabla 6.- Atributos ecológicos calculados por Ecopath para los grupos de biomasa de la región norte del Golfo de California, México. incluidos en el modelo de flujos

	Nivel trófico	gi anual	R/B ton/km ² /año	Asimilación ton/km ² /año	Resp/Asm ton/km ² /año	Producción ton/km ² /año	Flujo a detritus ton/km ² /año	Indice de omnivoría
Totoaba	4.20	0.080	0.55	0.040	0.900	0.004	0.011	0.117
Vaquita	4.10	0.020	7.00	0.036	0.975	0.001	0.009	0.150
Tiburón	4.10	0.093	1.27	1.138	0.883	0.133	0.316	0.078
Lobo marino	4.00	0.023	1.84	0.626	0.971	0.018	0.168	0.086
Ballenas dentadas	3.90	0.009	12.55	2.920	0.989	0.032	0.756	0.031
Merluciiidos	3.90	0.243	0.31	0.218	0.696	0.066	0.061	0.046
Ballenas barbada	3.60	0.068	1.07	0.444	0.914	0.038	0.142	0.044
Sciaenidos	3.50	0.244	2.02	3.345	0.695	1.019	1.017	0.495
Rhinobatidos	3.50	0.225	1.76	2.698	0.718	0.759	0.738	0.650
Serranidos	3.50	0.219	0.52	0.847	0.726	0.232	0.218	0.738
Stomatópodos	3.30	0.488	2.21	2.724	0.390	1.663	0.773	0.622
Jaibas	3.30	0.422	1.30	0.146	0.473	0.077	0.038	0.799
Mantarayas	3.20	0.188	3.38	8.293	0.766	1.943	2.182	0.587
C. de roca	3.10	0.353	1.71	0.612	0.559	0.270	0.174	0.552
Peces planos	3.10	0.485	1.44	12.276	0.393	7.446	6.798	0.691
Otros peces	3.00	0.348	2.53	24.819	0.565	10.806	7.673	0.678
Myctophidos	3.00	0.315	2.31	7.958	0.606	3.131	2.773	0.705
C. cafe	3.00	0.312	1.66	0.174	0.610	0.068	0.050	0.672
C. azul	3.00	0.395	2.06	3.670	0.506	1.812	1.164	0.606
Cefalópodos	2.90	0.295	2.36	29.773	0.631	10.986	10.191	0.574
Poliquetos	2.90	0.296	13.60	495.361	0.630	183.394	160.534	0.626
Haemulidos	2.80	0.198	3.47	41.795	0.753	10.349	11.011	0.766
Mojarras	2.80	0.266	1.32	16.386	0.667	5.446	4.600	0.776
Pelágicos	2.70	0.386	1.28	0.601	0.517	0.290	0.156	0.510
M. Inv. Bent.	2.50	0.452	29.20	193.939	0.435	109.637	51.267	0.534
Zooplacton	2.40	0.450	21.00	1893.857	0.438	1065.531	579.994	0.429
Fitoplancton	1.00	-	-	-	-	1868.880	203.691	-
Macrofitas	1.00	-	-	-	-	86.880	9.662	-
Detritus	1.00	-	-	-	-	-	-	-

El grupo que presentó el valor más bajo de omnivoría fue el de las ballenas dentadas, probablemente debido a su naturaleza ictiófaga y la poca diferenciación entre grupos de peces demersales y pelágicos considerados en el sistema. Los valores de omnivoría más altos correspondieron a las jaibas, mojarras y haemulidos. Estos valores sugieren que en los niveles tróficos

superiores, es decir los depredadores, tienen un espectro trófico relativamente estrecho comparado con el de los niveles tróficos inferiores.

De acuerdo a los resultados obtenidos en la [tabla 6](#), se puede mencionar que los grupos que ayudan principalmente a la reincorporación de materia orgánica a niveles más altos de la red trófica fueron: los [macro invertebrados bentónicos](#), las jaibas los tres grupos de camarón y los haemulidos.

En la [tabla 7](#) se aprecian los valores del modelo balanceado y los valores calculados por el programa. Como se puede observar, todos los valores de *EE* son <1 , y en términos generales se observa que disminuyen conforme aumenta el nivel trófico, lo cual indica que a medida que disminuye el nivel trófico el organismo tiene una tasa de depredación mayor y viceversa.

Para el grupo de detritus se obtuvo un valor de *EE* relativamente bajo, lo cual indica que hay un mayor aporte de detritus que el que es consumido, permitiendo una mayor acumulación de biomasa. Uno de los principales procesos para la deposición de detritus en el sistema es el aporte continental del río Colorado que como se mencionó anteriormente se calculó que el cono de sedimentos depositado es de alrededor de 500 km^2 ([Meckel,1975](#)). Debido a la gran cantidad de materia orgánica que posee este grupo generalmente, se relaciona con

sistemas altamente productivos como son las sistemas costeros los cuales a su vez se caracterizan por mantener importantes pesquerías (Day *et al.*, 1989).

Tabla 7.- Valores estimados para el modelo balanceado de flujos de biomasa en la región norte del Golfo de California.

Grupo Funcional	Nivel trófico	Habitat (fracción del área total)	Biomasa en hábitat (ton/km ²)	B en área pref. (ton/km ²)	P/B	Q/B	EE
Totoaba	4.20	0.15	0.066	0.010	0.400	5.00	0.847
Vaquita	4.10	0.30	0.005	0.002	0.600	30.00	0.563
Tiburón	4.10	0.60	0.790	0.474	0.280	3.00	0.764
Lobo marino	4.00	0.10	0.330	0.033	0.544	23.73	0.362
Ballenas dentadas	3.90	0.60	0.230	0.138	0.236	26.45	0.199
Merlucciidos	3.90	0.30	0.490	0.147	0.450	1.85	0.894
Ballenas barbadas	3.60	0.50	0.380	0.190	0.200	2.92	0.171
Sciaenidos	3.50	0.30	1.152	0.346	2.950	12.10	0.822
Rhinobatidos	3.50	0.30	1.102	0.331	2.300	10.20	0.916
Serranidos	3.50	0.25	1.176	0.294	0.790	3.60	0.972
Stomatópodos	3.30	0.55	0.480	0.264	6.300	12.90	0.945
Jaibas	3.30	0.55	0.053	0.029	2.650	6.28	0.982
Mantarayas	3.20	0.30	1.878	0.563	3.450	18.40	0.944
C. de roca	3.10	0.45	0.200	0.090	3.000	8.50	0.923
Peces planos	3.10	0.45	3.343	1.504	4.950	10.20	0.499
Otros peces	3.00	1.00	5.540	5.540	1.950	5.60	0.864
Myctophidos	3.00	0.60	2.089	1.253	2.500	7.94	0.750
C. café	3.00	0.40	0.064	0.026	2.650	8.50	0.907
C. azul	3.00	0.50	0.900	0.450	4.030	10.20	0.864
Cefalópodos	2.90	0.40	7.966	3.186	3.450	11.68	0.750
Poliquetos	2.90	1.00	22.933	22.933	8.000	27.00	0.800
Haemulidos	2.80	0.40	9.070	3.628	2.850	14.40	0.946
Mojarras	2.80	0.40	8.259	3.304	1.650	6.20	0.908
Pelágicos	2.70	0.30	0.243	0.073	3.980	10.30	0.981
M. Inv. Bent.	2.50	1.00	2.886	2.886	38.000	84.00	0.975
Zooplankton	2.40	1.00	39.455	39.455	27.00	60.00	0.900
Fitoplancton	1.00	1.00	33.949	33.949	60.00	-	0.900
Macrofitas	1.00	0.70	2.300	1.610	60.00	-	0.900
Detritus	1.00	1.00	-	-	-	-	0.252

Nota: Los valores en negritas son los valores calculados por el programa.

En esta misma tabla se muestran los valores de Biomasa en hábitat preferencial, basada en la abundancia y distribución de los organismos, de tal manera que en el hábitat preferencial la biomasa/km² es mayor que en el resto del área de distribución. Finalmente se muestran los valores de la relación Producción/Consumo (P/Q), que en general es inversa al nivel trófico, por lo que la relación P/C es menor en los organismos de más alto nivel trófico que en los organismos de nivel trófico bajo. En la **tabla 8** se muestra la matriz depredador-presa y la **figura 3** se presenta el diagrama de flujos de biomasa mostrando sólo aquellos flujos que fueron mayores al 10% del total, el tamaño de las cajas es proporcional a la biomasa de cada grupo. Están distribuidas a lo largo del eje- Y de acuerdo al nivel trófico correspondiente y arbitrariamente a lo largo del eje- X .

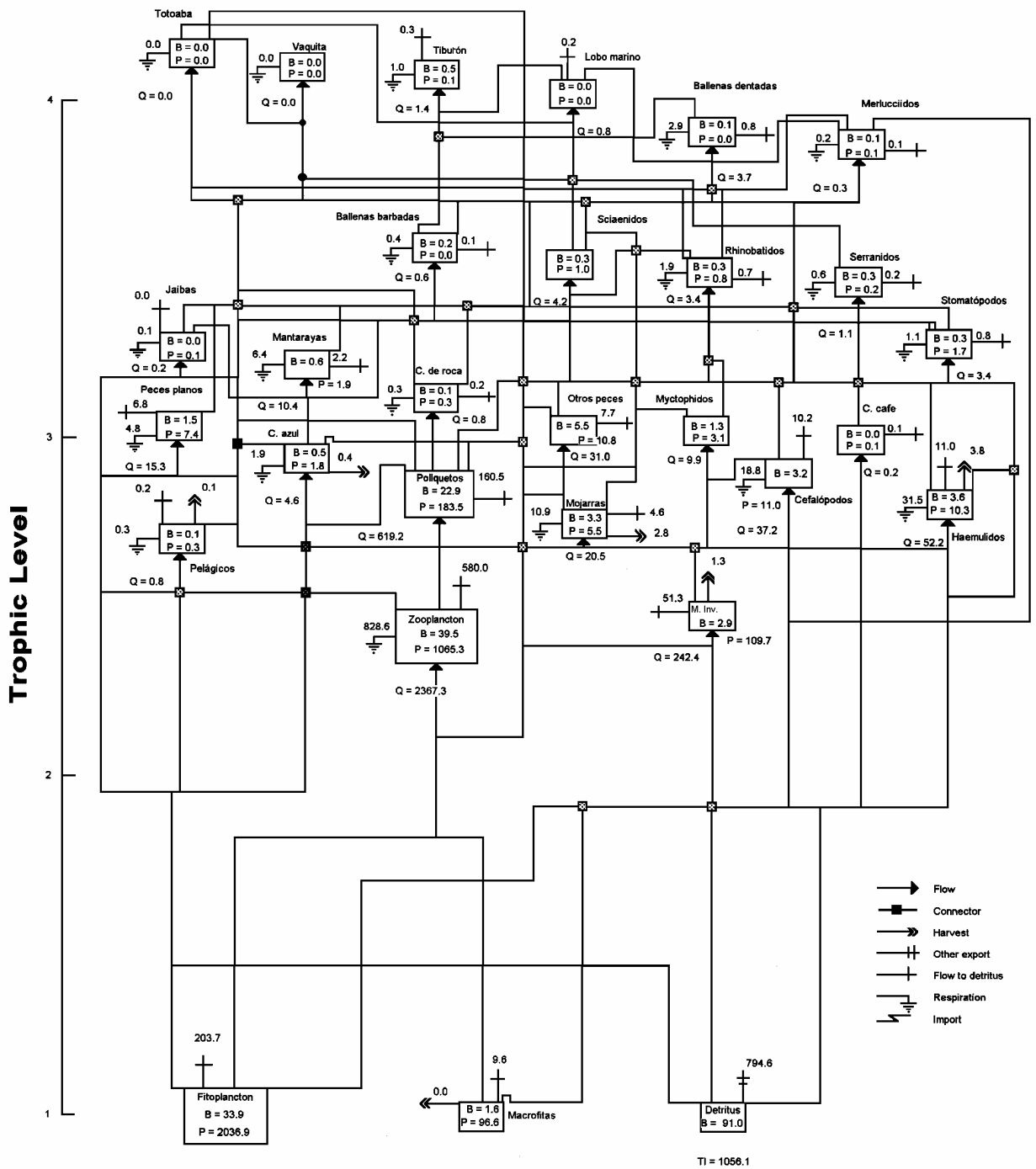


Figura 3.- Diagrama de flujos de biomasa del ecosistema de la región norte del Golfo d California. Solo se muestran los flujos > 10% del total.

Las interacciones tróficas por su parte, se analizaron mediante la superposición o traslape del nicho trófico de los depredadores.

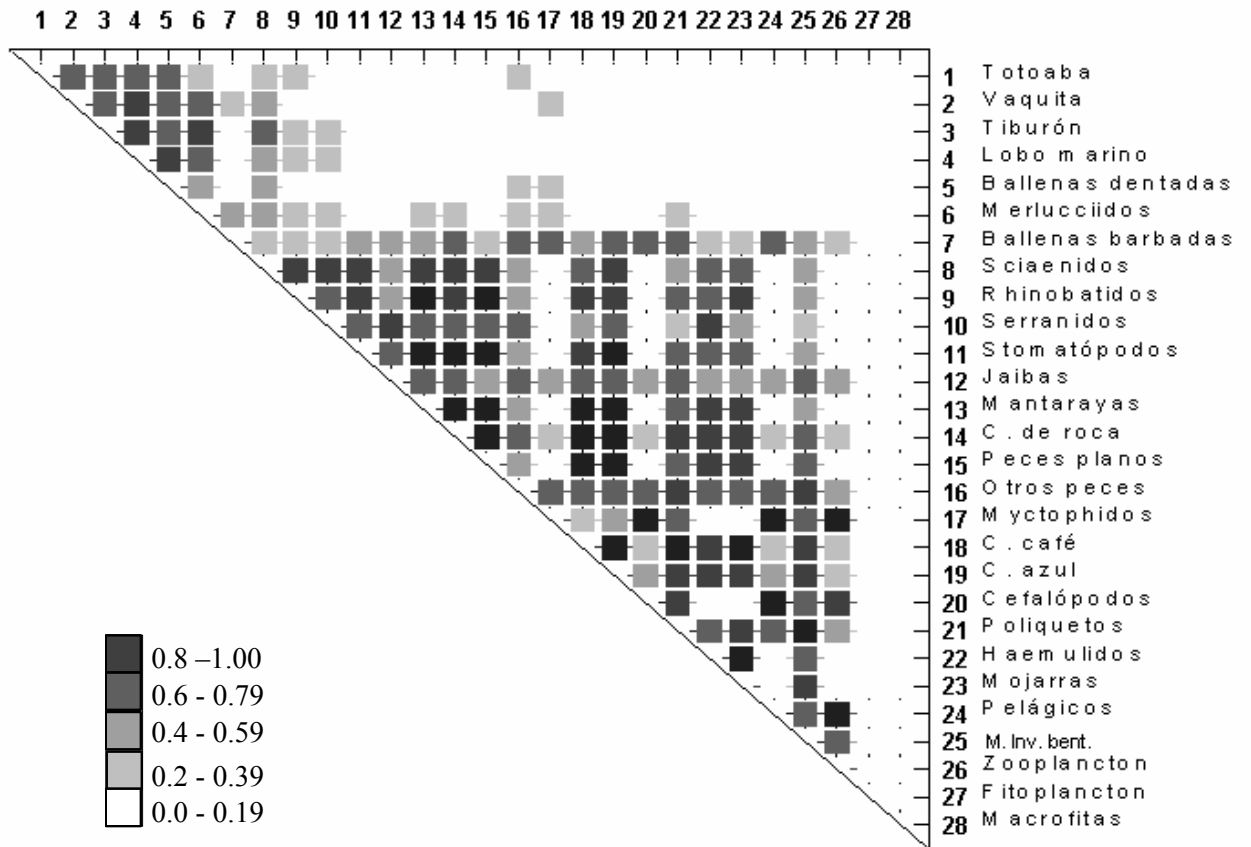


Figura 4.- Superposición de nicho trófico entre grupos funcionales con respecto a la utilización de los recursos (presas). La escala indica el grado de superposición.

En la **figura 4** se presentan los resultados obtenidos expresados en términos de proporción de 0 a 1, donde entre más cercano se encuentre un valor a 1 mayor es el traslape del nicho trófico y viceversa. Los mayores niveles de traslape se

encontraron en los organismos detritívoros, algunos grupos de peces de naturaleza planctófaga como los pelágicos menores y los myctóphidos, los cuales a su vez compiten con el zooplancton por el consumo de fitoplancton. En los grupos tróficos superiores se nota cierto grado de traslape debido a que la mayoría son organismos ictiófagos.

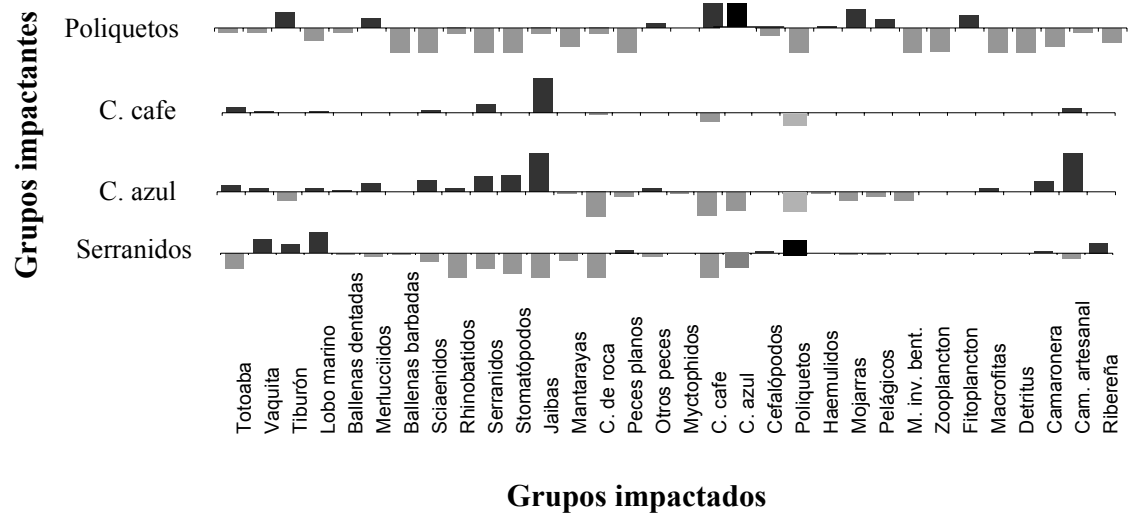


Figura 5.- Ejemplo de la representación de los impactos tróficos mezclados entre algunos de los grupos funcionales del ecosistema de la región Norte del Golfo de California.

Uno de los puntos importantes que hay que destacar cuando se estudia la estructura trófica de una comunidad, es que además de los efectos directos que existen entre las especies, hay efectos indirectos provocados como consecuencia de los primeros, y que tienen gran importancia en los ecosistemas (Yodzis,1988). Los impactos directos e indirectos que ocasionan los depredadores sobre las presas dentro del sistema se presentan en la **figura 5**, donde se aprecia también el fenómeno conocido como "cascadas tróficas" que reflejan impactos positivos o negativos indirectos. Por ejemplo, el grupo de los serránidos que en la figura representa al depredador tope, causa un efecto negativo sobre los grupos de camarón azul y café ya que depreda sobre estos, a su vez, el camarón azul cuya abundancia es mayor en la zona, impacta

negativamente al camarón café ya que compite con este grupo por espacio y alimento. Los dos grupos de camarón que ingieren poliquetos, impactan negativamente sobre este grupo, el cual a es afectado indirectamente por un impacto positivo por parte del grupo de los serránidos (fig. 5).

Atributos tróficos del ecosistema

En la [tabla 9](#) se muestran los atributos básicos del sistema calculados por el programa. De acuerdo con [Ulanowicz \(1986\)](#), la suma del total de flujos del sistema es una medida de su tamaño. En este caso fue igual a 6633 ton/km²/año y este valor se puede utilizar como una medida comparable entre ecosistemas ([tabla 11](#)).

Del total de flujos, el 51.7 % se emplea en consumo, el 20 % se emplea en respiración, el 16 % esta destinado a detritus y el 12.2 % es exportado fuera del sistema, en este caso las exportaciones representan la extracción por pesca comercial efectuada tanto por la flota camaronera como por la flota ribereña.

Tabla 9.- Principales atributos del ecosistema del Norte del Golfo de California.

Parámetro	Valor	Unidades
Suma de flujos de consumo	3430.9	t/km ² /año
Suma de las exportaciones	810.0	t/km ² /año
Suma de los flujos respiratorios	1329.7	t/km ² /año
Suma de los flujos a detritos	1062.3	t/km ² /año
Total de flujos del sistema	6633.0	t/km ² /año
Suma total de la producción	3547.0	t/km ² /año
Produccion primaria neta total (calculada)	2133.5	t/km ² /año
Produccion primaria total/respiracion total	1.61	
Producción neta del sistema	803.9	t/km ² /año
Produccion primaria total/biomasa total	17.4	año ⁻¹
Biomasa total / flujos totales	0.02	
Biomasa total (excluyendo detritus)	122.7	t/km ²
Capturas totales	15.4	t/km ² /año
Indice de Conectancia	0.32	
Indice de omnivoria del sistema	0.55	

De acuerdo con [Odum \(1969\)](#), el cociente de producción primaria total/respiración total (PPT/R) debe de tener un valor cercano a uno si es que el ecosistema es maduro, en este caso el valor obtenido fue de 1.61, lo cual indica que la PPT es aproximadamente 60% mayor que la respiración, aunque este valor indicaría un estado de inmadurez del sistema, el valor de producción primaria total/biomasa total fue de 17.38⁻¹ lo cual indica una cercanía a un estado madurez del sistema, ya que de acuerdo con [Odum \(1969\)](#) y [Christensen \(1995\)](#), este cociente debe de disminuir conforme el sistema se acerca más al estado de madurez, puesto que se esperaría una acumulación de biomasa en el sistema. Cabe considerar que el programa Ecopath sobreestima el valor de PPT/R cuando no se incluye en el modelo grupos funcionales que funjan como degradadores de materia orgánica (como las bacterias y los hongos [Christensen & Pauly, 1993](#)).

Por su parte, el índice de conectancia fue de 0.319 es decir que aproximadamente hay un 31.9 % de uniones tróficas entre grupos con respecto al teórico total. Si bien este valor depende en gran medida de la cantidad de grupos incluidos en el modelo (Cristensen & Pauly, 1993), el valor es cercano a los obtenidos en otros sistemas de fondos blandos como el sistema Huizache-Caimanero para el que se reporta un valor de conectancia de 30% (Zetina-Rejón, 1999).

Tabla 10.- Índices de flujos totales para el ecosistema del Norte del Golfo de California.

Origen	Ascendencia flowbits	Ascendencia %	Overhead flowbits	Overhead %	Capacidad flowbits	Capacidad %
Importación	0	0	0	0	0	0
Flujos internos	2822.9	10.9	15138.8	58.4	17961.6	69.3
Exportación	2072.1	8	540.8	2.1	2613.3	10.1
Respiración	1292.8	5	4057.6	15.7	5350.4	20.6
Total	6187.8	23.9	19737.1	76.1	25925.3	100

Como se puede apreciar en la **tabla 10** los índices de flujo del sistema muestran que la capacidad de desarrollo del sistema calculada fue de 25925.3 flowbits. (los flowbits son la combinación de las unidades de los flujos -en este caso Kg/km²- y los bits, unidades comúnmente utilizadas en informática) Mientras que la ascendencia tiene un valor total de 6187.8 flowbits, de éstos, el 10.9 % corresponde a flujos internos. Dado que la ascendencia es un índice de la cantidad de información que aporta el sistema podemos decir entonces que el estado actual del ecosistema equivale al 24 % de su capacidad total de desarrollo (ascendencia/ capacidad de desarrollo). Como se mencionó anteriormente el

valor del overhead refleja el potencial de reserva con el que cuenta el ecosistema cuando se enfrenta a perturbaciones en este caso se obtuvo un valor elevado comparado con otros ecosistemas (tabla 11)(Ulanowicz, 1986).

Tabla 11.- Tabla comparativa entre los atributos ecológicos obtenidos para otros sistemas y los obtenidos en el presente trabajo.

Área	Mar Céltico	Corriente de Benguela	Corriente de Perú	Huizache Caimanero	Este trabajo
Autor	Fasham <i>et al.</i> , 1985	Fasham <i>et al.</i> , 1985	Pauly, 1987	Zetina-Rejón, 1999	
Numero de grupos considerado	12	7-8	13	26	29
Flujos totales del sistema	4.55	8864	2485	6669	6633
Capacidad	15	24941	5279	23288.9	25925.3
Ascendencia (%)	58	67	61.4	29.4	24
Overhead (%)	12.9	8.1	17.6	70.6	76.1

Simulación temporal

En la figura 6 se muestra los resultados obtenidos para la calibración del modelo utilizando las series de gasto de río, de mortalidad por pesca (F) y de CPUE para camarón azul durante el periodo de 1980-1998. El valor de la suma de cuadrados fue de $SS=3.84$, mientras que al hacer el mismo ejercicio pero sin incluir al gasto de río como factor forzante se obtuvo un valor de $SS = 7.92$, reflejando con ello que la acción conjunta de ambas variables permite una mejor explicación de las fluctuaciones en la biomasa del camarón.

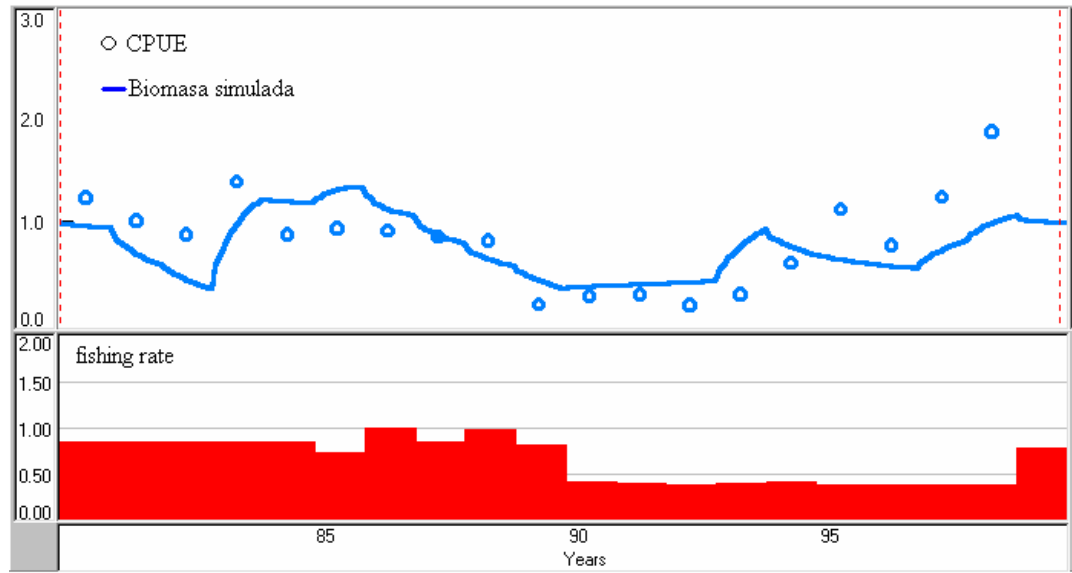


Figura 6.- Resultados obtenidos en la calibración del modelo utilizando la combinación del efecto causado por el esfuerzo pesquero y el causado por el gasto del río

En la [tabla 12](#), se enlistan los resultados obtenidos mediante el análisis de estabilidad para los 49 escenarios simulados ([Tabal 5](#)).

Como se puede apreciar, a excepción de 7 escenarios todos los demás presentaron impactos significativos en el recurso. Los valores promedio de los índices de estabilidad fueron de: 0.26 años para la persistencia, 16.30 años de tiempo de recuperación, el de magnitud de cambio de 113.4 % y el de resiliencia fue de 6.7 años^{-1}

En términos generales se observó que los mayores valores de persistencia ([fig. 8](#)) ocurrieron en los escenarios cercanos a las condiciones del escenario base.

Tabla 12.- Índices de estabilidad asociados a los cambios de biomasa calculados para camarón azul. (P= Persistencia; T. de R. Tiempo de recuperación; R=resiliencia)

escenario	P (años)	T. de R. (años)	M. de C. (%)	R (años - 1)	máx.	mín.	diferencia	Tipo
1	-	-	-	-	0.43	0.43	0	-
2	1.33	11.50	37.86	3.29	0.5	0.43	0.07	p
3	0.33	12.75	64.90	5.09	0.55	0.43	0.12	p
4	0.25	13.00	86.53	6.66	0.59	0.43	0.16	p
5	0.25	12.08	43.27	3.58	0.43	0.35	0.08	n
6	0.08	12.83	113.57	8.85	0.43	0.22	0.21	n
7	0.08	23.33	232.56	9.97	0.43	0	0.43	n
8	0.42	10.67	27.04	2.54	0.43	0.38	0.05	n
9	-	-	-	-	-	-	-	-
10	0.83	12.25	64.90	5.30	0.55	0.43	0.12	p
11	0.33	12.83	81.12	6.32	0.58	0.43	0.15	p
12	0.08	12.50	81.12	6.49	0.43	0.28	0.15	n
13	0.08	13.25	162.25	12.25	0.43	0.13	0.3	n
14	0.08	24.75	232.56	9.40	0.43	0	0.43	n
15	0.17	11.42	54.08	4.74	0.43	0.33	0.1	n
16	-	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-
18	0.67	12.50	86.53	6.92	0.59	0.43	0.16	p
19	0.08	12.75	118.98	9.33	0.43	0.21	0.22	n
20	0.08	13.92	205.52	14.77	0.43	0.05	0.38	n
21	0.08	26.17	232.56	8.89	0.43	0	0.43	n
22	0.08	12.25	118.98	9.71	0.43	0.21	0.22	n
23	0.08	12.58	64.90	5.16	0.48	0.31	0.17	n
24	0.33	12.67	21.63	1.71	0.54	0.39	0.15	n
25	-	-	-	-	-	-	-	-
26	0.08	13.67	200.11	14.64	0.43	0.06	0.37	n
27	0.08	16.00	232.56	14.53	0.43	0	0.43	n
28	0.08	28.92	232.56	8.04	0.43	0	0.43	n
29	1.00	10.67	27.04	2.54	0.48	0.43	0.05	p
30	0.25	12.67	59.49	4.70	0.54	0.43	0.11	p
31	0.17	13.00	81.12	6.24	0.58	0.43	0.15	p
32	0.08	13.17	102.76	7.80	0.62	0.43	0.19	p
33	-	-	-	-	-	-	-	-
34	0.25	12.50	91.94	7.36	0.43	0.26	0.17	n
35	0.08	22.00	232.56	10.57	0.43	0	0.43	n
36	0.25	11.67	54.08	4.64	0.53	0.43	0.1	p
37	0.17	12.75	81.12	6.36	0.58	0.43	0.15	p
38	0.08	13.08	102.76	7.85	0.62	0.43	0.19	p
39	0.08	13.17	118.98	9.04	0.65	0.43	0.22	p
40	-	-	-	-	-	-	-	-
41	2.00	10.67	75.72	7.10	0.43	0.29	0.14	n
42	0.08	20.50	232.56	11.34	0.43	0	0.43	n
43	0.08	11.92	102.76	8.62	0.62	0.43	0.19	p
44	0.08	12.92	124.39	9.63	0.66	0.43	0.23	p
45	0.08	13.17	140.62	10.68	0.69	0.43	0.26	p
46	0.08	13.33	156.84	11.76	0.72	0.43	0.29	p
47	0.17	11.75	81.12	6.90	0.58	0.39	0.19	p
48	0.50	11.92	124.39	10.44	0.56	0.33	0.23	a
49	0.25	17.42	232.56	13.35	0.43	0	0.43	n

La magnitud de cambio (fig. 9) por el contrario mostró valores más bajos en los casos más cercanos al escenario base, mientras que los valores mas altos correspondieron siempre a las condiciones mas adversas con respecto a la descarga del río. La resiliencia mostró valores que fluctuaron entre 3.19 y 14.77 (fig. 10).

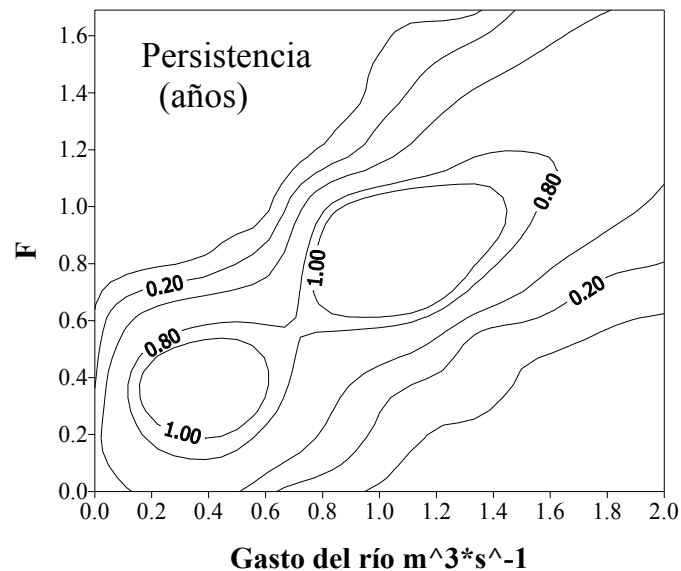


Figura 8.- Isolíneas de Persistencia asociadas a los cambios de biomasa obtenidos con los diferentes escenarios para el camarón azul.

Debido a que tasas más elevadas de nacimiento en las poblaciones permitirán teóricamente una recuperación más rápida de las mismas, la resiliencia depende en gran medida de las tasas de nacimiento y mortalidad de las poblaciones, así como de las relaciones con otras especies (Pimm, 1991), en este caso particular, el camarón tiene una estrategia de vida tipo *r* es decir, que son organismos con ciclo de vida corto que presentan tasas de natalidad y mortalidad natural muy

elevadas, lo cual ayuda a entender con mayor claridad el porque de su rápida recuperación ante los impactos simulados.

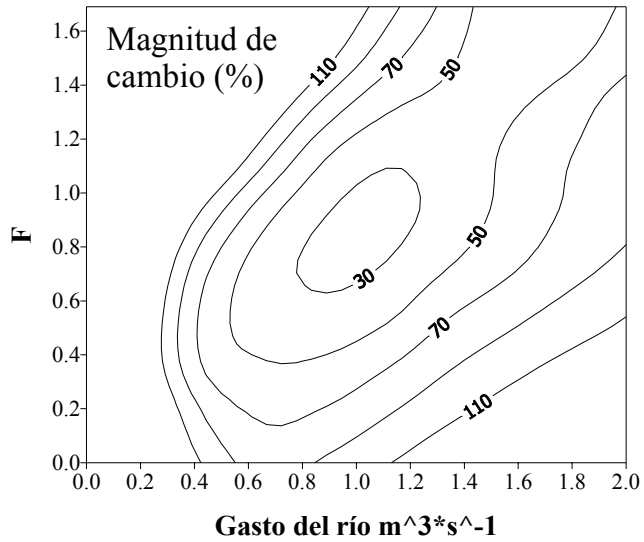


Figura 9.- Isolíneas de Magnitud de cambio asociadas a los cambios de biomasa obtenidos con los diferentes escenarios para el camarón azul.

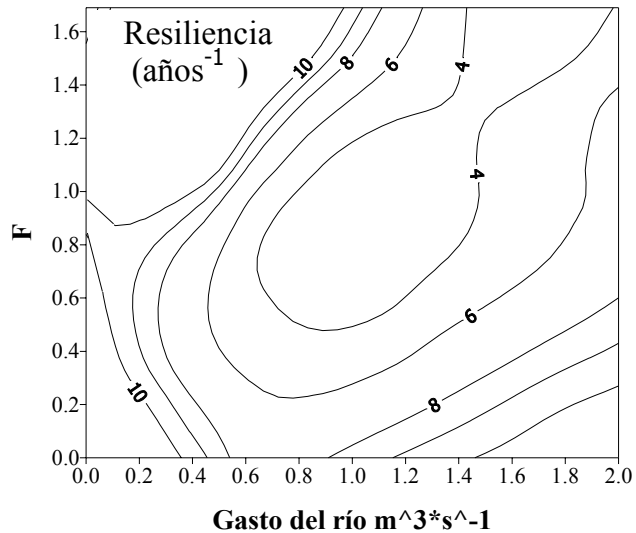


Figura 10.- Isolíneas de Resiliencia asociadas a los cambios de biomasa obtenidos con los diferentes escenarios para el camarón azul.

Por otra parte, en el tiempo de recuperación (fig 11), influyen además el número de conexiones y la posición que tenga el organismo en la trama trófica, ya que mientras mas numerosas sean las conexiones, más tardará el efecto en distribuirse y por tanto llevara más tiempo en recuperase. Otro punto que es importante destacar por la influencia que tiene en la resiliencia es la disponibilidad de energía, es decir la eficiencia de transferencia. En este caso debido a la naturaleza detritófaga del camarón la disponibilidad de nutrientes es muy elevada.

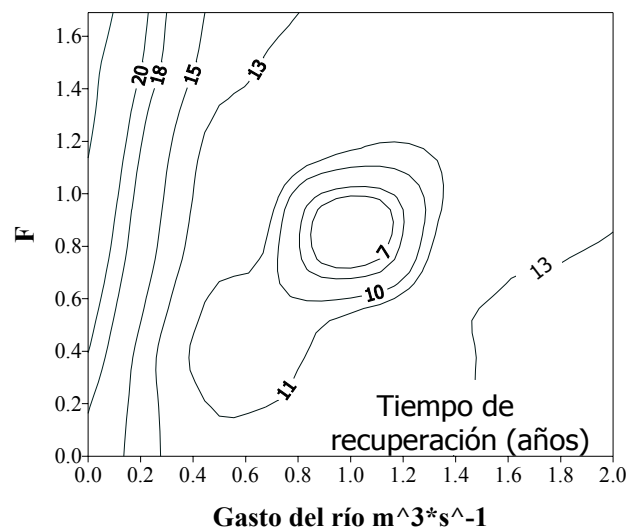


Figura 11.- Isolíneas de Tiempo de recuperación asociadas a los cambios de biomasa obtenidos con los diferentes escenarios para el camarón azul.

En la figura 11 se muestra que los tiempos de recuperación son mayores a medida que la magnitud de las perturbaciones aumenta ya sea debido a un impacto positivo o negativo. Sin embargo, se observó que en el caso de los impactos negativos los tiempos de recuperación fueron mayores prolongándose

hasta más de 20 años. Igualmente en la **figura 12** se muestran las diferencias de biomasa con respecto al estado base, observándose que los máximos incrementos en biomasa corresponden a los mayores niveles de gasto de río y menores valores de mortalidad por pesca, y como se esperaba los decrementos más severos corresponden a menores valores de gasto y mayores valores de F . En este caso se usaron como valores negativos todos aquellos cambios ocasionados por impactos negativos, pero en realidad corresponden a valores absolutos.

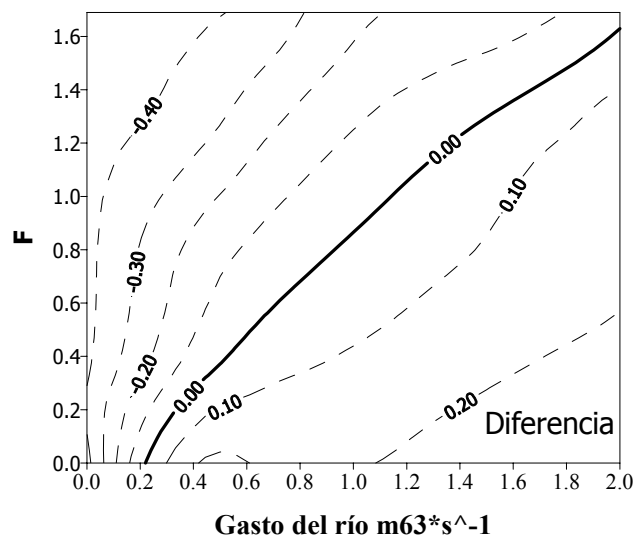


Figura 12.- Isolíneas de las diferencias de biomasa asociadas a los cambios de biomasa obtenidos con los diferentes escenarios para el camarón azul. La línea gruesa indica el estado base del ecosistema correspondiente al escenario 1.

Como se aprecia en las figuras anteriores, el impacto que causa el esfuerzo pesquero sobre el recurso es menor que el ocasionado por el gasto del río, observándose que en la mayoría de los casos en que hubo mayor aporte de agua aún habiendo incrementos significativos en F , los impactos ocasionados, se

vieron reducidos en magnitud contrariamente a lo que sucede cuando los aportes del río disminuyen.

El conjunto de las grandes magnitudes de cambio y los tiempos de recuperación mas largos obtenidos en los escenarios con condiciones mas adversas, corresponden a los valores mas elevados de resiliencia.

Así mismo se observó que en todos los casos los escenarios que presentaron valores mas altos de resiliencia, correspondieron a los que presentaron los valores mas bajos de persistencia, lo cual de acuerdo con [Pimm \(1991\)](#), se debe a que las especies resilientes presentan tasas de respuesta muy rápida ante los cambios ambientales ya sean adversos o benéficos.

Relación entre los factores forzantes ambiental y pesquero con los cambios de biomasa del camarón azul.

[Luckinbill & Fenton \(1978\)](#), sugieren que las especies resilientes de alguna manera "siguen" mejor los cambios climáticos. En este caso y como se mencionó anteriormente, debido a que el camarón es un organismo de ciclo de vida corto y el gasto del río se utilizó como un indicador de precipitación asociado con eventos ambientales de alta frecuencia (interanuales), la relación que se encuentra entre las fluctuaciones ambientales con las fluctuaciones en la biomasa del recurso tienen un alto valor de correlación.

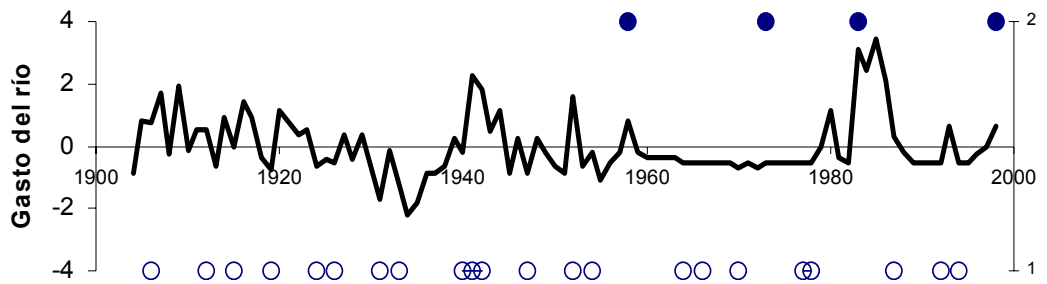


Figura 13.- Serie del gasto del río estandarizada por periodos correspondientes a la construcción de las presas (1935 y 1955). Los círculos indican los años en los que se presentó el fenómeno ENSO, los círculos oscuros indican los ENSO más severos.

En la [figura 13](#) se muestra una serie de gasto de río estandarizada por periodos correspondientes a la construcción de las presas. En esta figura se puede notar claramente que hasta antes de la segunda presa (1955), el gasto del río tuvo un comportamiento más irregular que muestra relación con el fenómeno del ENSO; Sin embargo, a partir de la construcción de la segunda presa, la relación entre el gasto del río y el fenómeno ENSO se ve disminuida, notándose solamente los periodos en los que dicho fenómeno se presentó con mayor severidad provocando con ello el desbordamiento de las presas. Durante el periodo 1955–1998 todos los fenómenos fuertes ENSO a excepción del ocurrido en el periodo 1972-1973, se encuentran representados en la serie. Es muy probable que debido a esta situación solo los fenómenos fuertes ENSO se vean reflejados en la abundancia del camarón azul en la región.

La combinación de variables tales como Gasto de río y esfuerzo pesquero ofrece mejores elementos para el manejo pesquero del recurso, ya que como se apreció en las **figuras 8-12**, a condiciones favorables de precipitación/escurrentías, el esfuerzo pesquero casi no se ve reflejado en la abundancia del recurso, sin embargo cuando las condiciones ambientales dejan de ser tan favorables, el esfuerzo pesquero cobra mayor importancia repercutiendo de manera directa en la abundancia del recurso.

Conclusiones

- La información existente de la zona norte se pudo integrar en un modelo ecológico de flujos de biomasa balanceado y consistente.
- De acuerdo a los resultados obtenidos, puede decirse que el ecosistema estudiado presenta un estado de madurez mayor a otros ecosistemas similares.
- Dada su abundancia y disponibilidad, el detritus se considera como un grupo regulador, permitiendo la modulación de los impactos tróficos.
- La descarga de agua dulce al sistema por parte del río Colorado trae consigo modificaciones al sistema que repercuten de manera directa e inmediata en la población de camarón azul.
- Los cambios en la biomasa de la población del camarón azul están mejor explicadas por la combinación de ambos agentes forzantes (descarga del río y el esfuerzo pesquero) que por uno solo.
- Dado lo anterior, la combinación de escenarios darán como resultado mayor cantidad y mejores elementos técnicos que permitan optimizar el manejo del recurso.
- Los fenómenos interanuales tipo ENSO tienen repercusiones directas sobre la abundancia del camarón azul en la zona de estudio, aunque en las condiciones actuales solo se manifiesta significativamente cuando el fenómeno se presenta de manera severa.

LITERATURA CITADA

- Allen, K. R.** 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Bd. Can. 28:1573-581 p.
- Alonso-Alemán, M. N.** 1989. Aplicación de un modelo bioeconómico al estudio de la pesquería de camarón azul en Puerto Peñasco, Sonora. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. México 52 p.
- Álvarez-Borrego, S.** 1983. Gulf of California En: Ketchum, B. H. (Ed.) Estuaries and enclosed seas: Ecosystem of the world. Elsevier Sci. Pub. Co. New York. 427-449 p.
- Álvarez-Borrego, S., B. P. Flores-Páez. & L. Galindo-Bect.** 1975. Hidrología del Alto Golfo de California II. Condiciones durante primavera, invierno y verano. Ciencias marinas 2(1):21-36 p.
- Aragón-Noriega, E. A.** 2000. Ecología del reclutamiento del camarón azul *Litopenaeus stylirostris* (Stimpson, 1871) en el Alto Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B. C. México. 117 p.
- Arreguín-Sánchez, F.** 2000. Octopus - red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. Ecological Modelling. 129:119-129
- Arreguín-Sánchez, F. & S. Manickchand-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.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco & E. A. Chávez.** 1993. A trophic box of the coastal fish communities of the southwestern Gulf of México. Journal of fish biology. 53. (Supplement A):143-153 p.
- Arreguín-Sánchez, F., M. Contreras, V. Moreno, R. Burgos & D. Valdés.** 1996. Population dynamics and stock assessment of the red grouper (*Epinephelus morio*) fishery on the Campeche Bank. p. 210-225. In: **Arreguín-Sánchez, F., J.L. Munro, M. Balgos and D. Pauly** (eds). Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. ICLARM Conf. Proc. 48, 449p.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Arcos, & E. A. Chávez.** 2001. Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN. México.
- Arvizu, J. & H. Chávez.** 1972. Sinopsis sobre la biología de la totoaba, *Cynoscion macdonaldi* (Gilbert 1890). FAO Fish. Synops. No. 108, 26 p.

Baba, J., C. D. Petersen & J. H. Schrader. 1991. Modern grained sediment in the Gulf of California during the last century, En: Dauphin, J. P. & B. R. T. Simoneit (Ed.), The Gulf and peninsular province of the California. AAPG Memoir 47 p.

Badán-Dangón, A., C. J. Koblinsky & T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta*. 8:13-22 p.

Balart, E. F. & J. L. Castro-Aguirre. 1995. Estimación del impacto de la depredación de la merluza sobre la langostilla. p 139-162. En: Aurióles-Gamboa D. & E. F. Balart (eds.) La langostilla: Ecología y aprovechamiento. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.

Beier, E. 1997. A numerical investigation of the annual variability in the Gulf of California. *Journal of Physical Oceanography*. 27(5):615-632 p.

Bocanegra-Castillo, N. 1998. Interacciones tróficas de la ictiofauna mas abundante en la laguna ojo de liebre, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 70 p.

Boehlert, G. W. 1997. Changing oceans and changing fisheries: An introduction to the workshop. En: Boehlert G. W. & J. D. Shuumacher (Eds.) Changing oceans and changing fisheries: environmental data for fisheries research and management. Proceedings of a workshop held 16-18 July 1996. Pacific grove, Cal. 1-6 p.

Boletzky, S. Y. & R. T. Hanlon 1983 A Review of the Laboratory Maintenance, Rearing and Culture of Cephalopod Mollusks *Memories of the National Museum of Victoria: Proceedings of the Workshop on the Biology and Resource Potential of Cephalopods*, Melbourne, Australia, 9-13 March, 1981 Roper, Clyde F.E., C.C. Lu & F.G. Hochberg 44:147-187 p.

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

Branstetter, S., 1987. Age, growth and reproductive biology of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, and the scalloped hammerhead, *Sphyrna lewini*, from the northwestern Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish.* 19(3):161-173 p.

Calderón-Aguilera, L. E. & J. C. Burgueño-Aburto. 1993. Análisis y evaluación de la situación actual de la pesquería de camarón (*Penaeus* ssp.) en el Golfo de California. Informe técnico. Comunicaciones académicas. Serie Ecología. Centro de Investigaciones Científicas y Estudios Superiores de Ensenada. CIECT9307. 21 p.

Castro-Aguirre J. L. 1978. estimación de algunos parámetros poblacionales de *Penaeus stylirostris* Stimpson 1871. En las lagunas del centro de Sinaloa, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. México, D. F. 36 p.

CephBase, 2001. CephBase team. Census of marine Life. <http://www.cephbase.dal.ca>

Cetacea, 2001. Supported by: Whale & Dolphin conservation society, Environmental investigation agency, Naturenet & Discovery Channel online. Cheshire, United Kingdom. <http://www.cetacea.org/>.

Chao, L. N. 1995. Sciaenidae. Corvinas, barbiches, bombaches, corvinatas, corvinetas, corvinillas, lambes, pescadillas, roncachos, verrugatos. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (eds.) Guia FAO para identificación de especies para los fines de la pesca.

Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity-towards quantification. Ecological modeling. 77:3-32 p.

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

Christensen, V., C. J. Walters, & D. Pauly. 2000. Ecopath with Ecosim Version 4, Help system. Univ. of British Columbia, Fisheries Centre, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia.

Christensen, V. & D. Pauly. 1992. Ecopath II, a system for balancing steady state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecological Modelling. 61:169-185 p.

Christensen, V. & D. Pauly. 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Prod. 26, 390 p.

Cideson, 2000. Instituto del Medio Ambiente y El Desarrollo Sustentable. Alto Golfo de California y Delta del río Colorado. IMADES. Hermosillo, Son. México. <http://www.cideson.mx/conserv/sanpes/golfo.html>.

Cohen, D. M., T. Inada, T. Iwamoto & N. Scialabba. 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fish. Synop. 125(10):442 p.

Collard, S. N. 1970. Forage of some eastern Pacific midwater fishes. Copeia 1970(2):348-354 p.

Compagno, L. J. V. 1984. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop. 125, Vol. 4, Part 2, 655 p.

Crustacean, 2001. Crustacean Society website. [Virginia Institute of Marine Science](http://www.vims.edu/tcs/). <http://www.vims.edu/tcs/>

Cruz-Escalona, V. H. 1998. Análisis trófico de la ictiofauna de la laguna de San Ignacio. B. C. S. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 128 p.

Dall, W., B. J. Hill., P. C. Rothlisberg, & D. J. Staples. 1990. The biology of the Peneidae. En: Blaxter, J. H. S., A. J. Southward (Eds.) 1990. Mar. Biol. Vol. 27. Academic Press, London. 489 p.

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

Del Valle-Lucero, I. 1989. Estrategia de producción y explotación en una laguna costera de México. Tesis de Doctorado. Universidad Politécnica de Cataluña, España. 265 p.

Dou Shuozeng, 1992. Feeding habit and seasonal variation of food constituents of left-eyed flounder, *Paralichthys olivaceus*, of the Bohai Sea. Mar. Sci. 4(4):277-281 p.

Eschmeyer, W. N., E. S. Herald & H. Hammann. 1983. A field guide to Pacific coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 336 p.

FAO, 1995. Catálogo para las especies susceptibles a la pesca de la región Pacífico Centro-Oriental. Vol I. Invertebrados. Roma, Italia. 365 p.

Fashman, J. J., J. G. Field, R. E. Ulanowicz & F. V. Wulff. 1985. Report of the SCORE WG 73 Flow Analysis Planning Meeting. Institute of Oceanographic Sciences, 4-8 November. Wormley, England, 3 p.

Felix-Pico, E. 1973. Agrupaciones de fauna (Macro invertebrados). Sección IV. Biología. En: Universidad Autónoma de Baja California. Unidad de Ciencias Marinas. Reporte final a la Dirección de Acuicultura de la Secretaría de Recursos Hidráulicos de la segunda etapa del Estudio químico sobre la contaminación por insecticidas en la desembocadura del río Colorado. Tomo II. Ensenada, B.C. 394 p.

Fischer, W, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. Niem (Eds.). 1995. Guía FAO para Identificación de especies para lo Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Fitch, J. E. & R. J. Lavenberg. 1975. Tidepool and nearshore fishes of California. California Natural History Guides:38. University of California Press, Berkeley & Los Angeles, California. 156 p.

Froese, R. & D. Pauly (Eds.). 2001. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. 13 September 2001.

Galván-Magaña, F. & H. J. Nienhuis. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower gulf of California, Mexico. *Calif. Fish and Game* 75(2):74-84 p.

García, S. 1988. Tropical Penaeid prawns. En: Gulland J. A. (Ed.). *Fish Population Dynamics* (Second edition). John Wiley & Sons, Ltd. 219-249. p.

García, S. 1996. Stock-recruitment and precautionary. Approach to management of tropical shrimp. *Fisheries Marine. Freshwater Res.* 47: 43-58 p.

García de Quevedo, R. 1990. Determinación de algunos parámetros poblacionales y producción máxima sostenible del camarón azul (*Penaeus stylirostris*, Stimpson, 1881) en el Alto Golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. México. 59 p.

García-Rodríguez, F. J. 1999. Cambios espaciales y estacionales en la estructura trófica y consumo del lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la región de las grandes islas, Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 73 p.

García, S. & Le Reste. 1987. Ciclos vitales, dinámica, explotación y ordenación de las poblaciones de los camarones peneidos costeros. FAO. Documento técnico de pesca No. 203.

Hensley, D. A. 1995. Paralichthyidae. Lenguados. p. 1349-1380. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter and V. Niem (eds.) *Guía FAO para la identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental.* 3 Vols. FAO, Rome

Hernández-Moreno, L. G. 2000. Aspectos sobre la ecología y biología de las jaibas *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus* (Crustacea: Portunidae) en la laguna costera Las Guásimas, Sonora, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. S.C. La Paz, B.C.S. México.

IMMA Inc.org. 2001. International Marine Mammal Association. Online Resources for Marine Mammal Conservation. <http://www.imma.org/index.html>.

Jarre, A., M. L. Palomares, M. L. Soriano, V. C. Sambilay Jr. & D. Pauly. 1990. MAXIMS: a computer program for estimating the food consumption of fishes from diet stomach contents data and population parameters. *ICLARM Software* 4, 27 p

Jarre-Teichmann, A. 1992. Steady-State modeling of the Peruvian upwelling Ecosystem. Tesis de Doctorado. University of Bremen, Bremerharven, Germany. 153 p.

Lavín, M. F. & S. Sanchez. 1999. On how the Colorado river affected the hydrography of the upper Gulf of California. *Continental Shelf research*. 19:1545-1560 p.

Lavín, M. F., E. Beier, & A. Badán. 1997a. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. En: Lavín M. F. (Ed). *Contribuciones a la oceanografía en México. Monografía No. 3. Unión Geofísica Mexicana*. 141-171 p.

Lavín, M. F., R. Durazo, E. Palacios, M. L. Argote & L. Carrillo. 1997b. Lagrangian observations of the circulation in the northern Gulf of California. *J. Physical Oceanogr.* 27(10):2298-2305 p.

Lavín, M. F., V. Godínez & L. Álvarez. 1998. Inverse estuarine features of the upper Gulf of California. *Estuarine coastal and shelf. Science.* 47:769-795 p.

Leal-Gaxiola, P. A. 1999. Análisis de la variabilidad interanual en el patrón reproductivo y talla de primera madurez sexual del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Sinaloa. Mazatlán, Sin. México. 55 p.

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

Littler, M. M. & D. S Littler. 1981. Intertidal macrophyte Communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California: relatively Constant vs. environmentally Fluctuating Systems. *Mar. Ecol. Prog. ser.* 4:145-158.

Lluch-Belda, D. 1970. Crecimiento y mortalidad del lobo marino de California. *Anuales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas.* Vol. 18.

Lluch-Belda, D. 1977. Diagnóstico, modelo y régimen óptimo de la pesquería del camarón de altamar del noroeste de México. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. 430 p.

Lluch-Cota, S. 2000. Propuesta de bases para un sistema de información ambiental para la pesquería de sardina del Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, B.C.S. México. 43 p.

Lluch-Cota, S. & J. P. Arias-Arechiga. 2000. Sobre la importancia de considerar Centros de Actividad Biológica para la regionalización del océano: El caso del Golfo de California. En: Lluch-Belda D., J. Elorduy-Garay. S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Diaz.(Eds.) 2000. *BAC, Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano.* CIB. CICIMAR. CONACyT. México. 367 p.

López-Martínez, J., 2000. Dinámica de la pesquería de camarón (*Penaeus californiensis*) en el litoral sonorenses, y su relación con algunos parámetros oceánico –

atmosféricos. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 174 p.

López-Martínez J., C. A. Salinas-Zavala, A. Muhlia-Melo, R. Morales-Azpeitia & E. Alcántara-Razo. 1997. Evaluación del potencial pesquero del camarón de roca, cacahuete o japonés *Sicyonia* spp en el litoral sonorenses. Informe Final presentado a la SEMARNAP. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. S.C. Guaymas, Son. México. 48 p.

López-Martínez, J. M. O. Nevárez-Martínez, A. Leyva-Contreras & O. Sánchez. 2000. Análisis de tres variables oceanográficas en la región de Guaymas, Sonora, México En: Lluch-Belda D., J. Elorduy-Garay. S.E. Lluch-Cota & G. Ponce-Diaz.(Eds.) 2000. BAC, Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano. CIBNOR. CICIMAR. CONACyT. México. 367 p.

López Martínez et al 2001.

Luckinbill, L. S. & M. Fenton. 1978. Regulation and environmental variability in experimental populations of protozoa. *Ecology* 59:1271-1276 p.

Mann, K. H. & J. R. N. Lazier. 1996. Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. 2^a. Ed. Blackwell Science, London & New York, 394 p.

Marinone, S. G. & M. F. Lavín. 1997. Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California. En: Lavín M. F. (Ed). Contribuciones a la oceanografía en México. Monografía No. 3. Unión Geofísica Mexicana. 113-139 p.

Martínez-Tortolero, H. 1994. Modelo ecológico de flujos de biomasa en la comunidad epipelágica de la región central del Golfo de California. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey. 83 p.

McEachran, J. D. 1995a. Rhinobatidae. Peces guitarra. p. 778-781. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. Niem (eds.) Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

McEachran, J. D. 1995b. Urolophidae. Rayas redondas. p. 786-792. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V. Niem (eds.) Guía FAO para Identificación de Especies para lo Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental. 3 Vols. FAO, Rome.

Meckel, L. D. 1975. Holocene sand bodies in the Colorado Delta area, northern Gulf of California. En: Delta models for exploration. Houston Geological Society. 239-266 p.

Méndez-Tenorio, F. J. 1986. Aspectos relativos a la madurez gonádica en camarón de altamar en las costas de Sonora y Baja California. En: Memorias del primer intercambio académico sobre investigaciones en el Mar de Cortés. Hermosillo Sonora, 340-345 p.

- Milliman, J. D. & R. H. Meade.** 1983. World-wide delivery of river sediment to the oceans. *J. of Geology*, 91(1):1-21 p.
- Molina, R. E. & F. A. Manrique.** 1997. Stomach contents of two planktivorous fishes of the Gulf of California during summer 1991. *Ciencias Marinas* 23(2):163-174 p.
- Moser, H. G. & E. H. Ahlstrom.** 1996. Myctophidae: lanternfishes. p. 387-475. En H.G. Moser (ed.) *The early stages of fishes in the California Current region*. CalCOFI Atlas No. 33. 1505 p.
- Nelson, E., E. M. Ramírez, P. Arenas F., A. Carranza B., P. Jacquemine P., P. Prado de S., & A. Solís N.** 1980. Evaluación de los recursos demersales accesibles a redes de arrastre de fondo en el Golfo de California (Mar de Cortés), México, durante 1979. Programa de Investigación y desarrollo pesquero integrado. México/PNUD/FAO. 124 p.
- Nieto-García, E.** 1998. Nutrientes en el Golfo de California durante condiciones estuarinas y antiestuarinas. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Científicas y Estudios Superiores de Ensenada. Ensenada B.C. México. 130 p.
- Odum, E. P.** 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*. 164:262-270 p.
- Olivieri, R. A., A. Cohen, & F. P. Chavez.** 1993. An Ecosystem Model of Monterrey Bay, California. En: Christensen, V. & D. Pauly (Eds.)1993. *Trophic Models of Aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390p.
- Paden C., M. R. Abbott & C. D. Winant.** 1991. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California 1. Sea surface temperature variability. *J. Geophys. Res.*, 96: 18337-18359 p.
- Pauly, D.** 1978. A preliminary compilation of fish length growth parameters. *Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel.* (55):1-200 p.
- Pauly, D.** 1980. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 39: 175-192 p.
- Pauly, D.** 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO Doc. Tec. Pesq.* 234, 49 p.
- Pauly, D.** 1987. Managing the Peruvian ecosystem: a synthesis. En: Pauly, D. & I. Tsukayama (Eds.) 1987. *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM Stud. Rev. 351 p.
- Pauly, D. & V. Christensen.** (Editors). 1996. Mass-balance models of north-eastern Pacific ecosystems. *Proceedings of a workshop held at the Fisheries Centre, University of British Columbia, 6-10 Nov. 1995, Vancouver.*

Pauly, D., M. L. Soriano-Bartz, & M. L. D. Palomares. 1993. Improved construction , parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. En: Trophic Models of Aquatic Ecosystem. Eds. Cristensen, V. & D. Pauly. ICLARM Conference proceedings 26:1-13 p.

Pérez-España, H. & F. Arreguín-Sánchez. 1999. A measure of ecosystem maturity. Ecological modelling. 2:129-135.

Pérez-Mellado, J. 1980. Análisis de la fauna de acompañamiento del camarón capturado en las costas de Sonora y Sinaloa , México.

Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:53-74 p.

Pimm, S. L. 1991. The balance of the nature?. University of Chicago Press. 434 p.

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 p.

Polovina, J. J. & M. D. Ow. 1983. Ecopath user's manual and program listings. NMFS/NOAA Honolulu Admin. Rep. H. 83-23 46 p.

Rábago-Quiróz, C. 2000. Crecimiento, patrón de reclutamiento y talla de primera madurez sexual del camarón azul (*Litopenaeus stylirostris* Stimpson, 1871) en el litoral sonorense. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de los Mochis. Los Mochis, Sin. México. 66 p.

Randall, S. W., B. G. Wursing & K. S. Norris. 1980. Un reconocimiento de los mamíferos marinos en el Alto Golfo de California, México. p. 1-41. En: Sexta reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos A. C. La Paz, B.C.S. México. Febrero, 1980. 162 p.

Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. J. Phys. Oceanogr. 227:597-614 p.

Rodríguez de la Cruz, M. C. 1981. Aspectos pesqueros del camarón de Alta mar del pacífico mexicano. Ciencia Pesquera I (2):1-19 p.

Rodríguez de la Cruz, M. C. & E. Chávez-Ortiz. 1994. La pesquería de camarón en alta mar. Pacífico de México. Documento editado como conmemoración del XXX aniversario del INP. Secretaría de Pesca. 11-37 p.

Rosales-Juárez, F. 1976. Alimento y alimentación de algunas especies del género Penaeus. Mem. Sim. Sobre biología y dinámica poblacional de camarones. Guaymas, Sonora 8 –13 de Agosto. 1976.

- Rosas-Cota, J. A., V. M. García-Tirado & J. R. González-Camacho.** 1996. Análisis de la pesquería de camarón en altamar en San Felipe B. C. durante la temporada de pesca 1995-1996. Ensenada INP-SEMARNAP. 2:23-30 p.
- Sheridan, P.** 1996. Forecasting the fishery for pink shrimp, *Penaeus duorarum*, on the Tortugas Grounds, Florida. Fish. Bull. 94:743-755 p.
- Silber, G. K.** 1990. Distributional relations of cetaceans in the northern Gulf of California, with special reference to the vaquita, *Phocoena sinus*. Tesis de Doctorado. University of California Santa Cruz. Dean of graduate Studies and Research. 113 p.
- Silvert, W. T.** 1981. Principles of ecosystem modelling. En: Longhurst, A. R. (Ed). Analysis of marine ecosystems. Academic Press Inc. LTD, London, 676p.
- Stewart, J. G. & J. N. Norris.** 1981. Gelidaceae (Rhodophyta) from the northern gulf of California, Mexico. Phycologia. 20(3):273-284 p.
- Torres-Orozco, E.** 1993. Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Científicas y Estudios Superiores de Ensenada. Ensenada B. C. México. 80 p.
- Ulanowicz, R. E.** 1986. Growth and Development: ecosystem phenomenology. Springer Verlag. New York. 203 p.
- Ulanowicz, R. E. & C. J. Puccia.** 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. Coenoses. 5:7-16 p.
- Ulanowicz, R. E. & J. Norden.** 1990. Symmetrical overhead in flow networks. International Journal of Systematic Sciences. 21(2):429-437 p.
- Valverde, P. F.** 1986. Distribución batimétrica de desove y reclutamiento del camarón azul (*Penaeus stylirostris*) y camarón café (*P. californiensis*) en el Golfo de California, durante la temporada 1985-86. En: Memorias del primer intercambio académico sobre investigaciones en el Mar de Cortes. Hermosillo Sonora, 340-345 p.
- Vega-Cendejas, E.** 1998. Trama trófica de la comunidad nectónica asociada al ecosistema del manglar en el litoral norte de Yucatán. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México. 170 p.
- Walter, G.G.** 1979. A compartmental model of marine ecosystem. Stat. Ecol. Ser. 10:29-42
- Walters, C., V. Christensen & D. Pauly.** 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7:139-172 p.
- Watt, K. E. F.** 1964. Comments on long term fluctuations of animal populations and measures of community stability. Canadian entomologist 96:1434-1442 p.

Whitehead, P. J. P. 1985. FAO species catalogue. Vol. 7. Clupeoid fishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolf-herrings. Part 1 Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. FAO Fish. Synop. (125) Vol. 7, Pt. 1:303 p.

Wickins, J. F. 1976. Praw biology and culture. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 14:435-507 p.

Yodzis, P. 1988. The indeterminacy of ecological interactions as perceived through perturbation experiments. Ecology 69:508-515 p.

Zeitschel, B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. Mar. Biol. 3:201-207 p.

Zetina Rejón, M. J. 1999. Influencia de la pesca de camarón en la estructura del ecosistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 93 p.