

**INCIDENCIA DE LA PESCA ARTESANAL EN ESTADO DE LA RED TRÓFICA DE LA
CIÉNAGA GRANDE DE SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO**

LAURA VICTORIA RAMÍREZ NIETO

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA
SANTA MARTA D.T.C.H.**

2020

**INCIDENCIA DE LA PESCA ARTESANAL EN EL ESTADO DE LA RED TRÓFICA DE
LA CIÉNAGA GRANDE DE SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO**

LAURA VICTORIA RAMÍREZ NIETO

**Anteproyecto del Trabajo de Formación para la Investigación para optar al título de
Bióloga Marina**

Director

FABIÁN ESCOBAR TOLEDO

Dr. en Ciencias Marinas

Codirector

CARLOS JULIO POLO SILVA

Dr. en Ciencias del Mar y Limnología

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA

PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA

SANTA MARTA D.T.C.H.

2020

Nota de aceptación

Firma del presidente del jurado

Firma del jurado

Firma del jurado

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	4
2. JUSTIFICACIÓN	5
3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE	6
3.1 Marco Teórico	6
3.1.1 La pesca y su efecto en la dinámica de la CGSM	6
3.1.2 Funcionamiento de una red trófica.....	8
3.1.3 <i>Ecopath with Ecosim</i> : modelo de balance de masas.....	9
3.2 Estado del Arte.....	10
4. DELIMITACIÓN DEL PROBLEMA. OBJETIVOS.....	13
4.1 PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....	13
4.2 OBJETIVOS	14
4.2.1 Objetivo general.....	14
4.2.2 Objetivos específicos	14
5. HIPÓTESIS.	14
6. METODOLOGÍA.....	15
6.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	15
6.2 DISEÑO EXPERIMENTAL	16
6.2.1 <i>Ecopath with Ecosim</i>	16
6.2.2 Obtención de la información	18
6.2.3 Construcción del modelo.....	20
6.2.4 Parámetros de entrada del modelo	21
6.2.5 Balanceo y calidad del modelo.....	26
6.2.6 Atributos del ecosistema	26

6.2.7	indicadores de crecimiento y desarrollo	28
6.2.8	Índices de Centralidad	29
7.	RESULTADOS.....	31
7.1	Modelación	31
7.2	Atributos del ecosistema	35
7.2.1	Estadísticas Básicas.....	35
7.2.2	Agregación trófica.....	36
7.2.3	Eficiencia de transferencia.....	41
7.2.4	Impactos tróficos combinados	41
7.2.5	Indicadores de crecimiento y desarrollo	45
7.2.6	Índices de centralidad	46
8.	DISCUSIÓN.....	48
9.	CONCLUSIONES.....	56
10.	RECOMENDACIONES.....	56
11.	BIBLIOGRAFÍA.....	57

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Desembarcos de las cuatro principales artes de pesca que se utilizan en CGSM (t/año), para ambos periodos evaluados.	19
Tabla 2 Listado de especies incluidas en cada grupo funcional, indicando cual es la especie representativa.	20
Tabla 3: Parámetros de entrada 2001-2005.....	23
Tabla 4: Parámetros de entrada 2015-2019.....	24
Tabla 5: Origen de los datos para la elaboración de la matriz de dieta de los grupos funcionales del modelo en Ecopath.	25
Tabla 6: Matriz depredador/presa usada para evaluar el periodo 2001-2005.....	32
Tabla 7: Matriz depredador/presa usada para evaluar el periodo 2001-2005.....	33
Tabla 8: Datos de entrada completos para los dos períodos evaluados en CGSM, Caribe colombiano. Los datos en negrita fueron estimados por el programa Ecopath. H: proporción del área ocupado por el grupo funcional; NT: Nivel trófico	34
Tabla 9: Estadísticas básicas del ecosistema de la CGSM para los dos períodos evaluados.	35
Tabla 10: Indicadores funcionales del ecosistema de CGSM para ambos periodos evaluados en flowbits y entre paréntesis los porcentajes correspondientes.	45
Tabla 11: Estadísticas básicas de la CGSM comparadas con otros ecosistemas similares. Donde GdS: Golfo de Salamanca; GdM: Golfo de Morrosquillo.	49

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación del área de estudio	15
Figura 2. Proporciones de los flujos de energía del ecosistema de CGSM, en los dos periodos del monitoreo. FT: Flujos totales, DC: Flujos de consumo, SE: Suma de las exportaciones, FR: Flujos respiratorios, FD: Flujos a detritus y BT: Biomasa total.....	36
Figura 3. Diagrama de flujos de la biomasa de la CGSM (2001-2005), B: biomasa (t/km ²). El tamaño de la circunferencia equivale a la proporción de la biomasa del componente en el ecosistema. Los flujos se representan de dos formas, si están debajo son flujos entrantes y si están en la mitad superior son flujos salientes.	39
Figura 4. Diagrama de flujos de la biomasa de la CGSM (2001-2005), B: biomasa (t/km ²). El tamaño de la circunferencia equivale a la proporción de la biomasa del componente en el ecosistema. Los flujos se representan de dos formas, si están debajo son flujos entrantes y si están en la mitad superior son flujos salientes.	40
Figura 5. Eficiencia de transferencia (%) de los flujos de energía del ecosistema de CGSM, Caribe colombiano en 2001-2005 y 2015-2019.....	41
Figura 6. Impactos tróficos entre los diferentes grupos funcionales y artes de pesca del ecosistema de CGSM durante 2001-2005.	43
Figura 7. Impactos tróficos entre los diferentes grupos funcionales y artes de pesca del ecosistema de CGSM durante 2015-2019.	44
Figura 8. Proporciones de la organización y desarrollo del ecosistema (A/C), resiliencia (O/A) y potencial de crecimiento (O/C) para la CGSM durante los dos periodos evaluados.	45
Figura 9. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Grado directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.	46
Figura 10. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Cercanía directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.....	47
Figura 11. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Status directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.	47

Figura 12. Cocientes de los parámetros ascendencia (A), overhead (O) y capacidad de desarrollo (C) para los ecosistemas que se comparan con este modelo..... 53

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a Fabián Escobar y Carlos Polo, mis guías en la realización de esta investigación, sin quienes no habría podido construir este modelo, a pesar de toda la situación atípica que estamos viviendo en este momento siempre estuvieron pendientes de mí.

De igual forma, quiero agradecer a todos los profesores que me ayudaron a lo largo de mi carrera y que contribuyeron en mi formación como futura bióloga marina. En especial a la profesora Adriana Plazas, directora del programa de tutores de lecto-escritura, quién me ayudó mucho a mantener viva mi pasión por la escritura y combinarla con mi nueva profesión.

También, quiero agradecer a mi familia y amigos, que estuvieron allí para apoyarme cuando más lo necesité, en esta segunda aventura, dándome la inspiración necesaria para continuar y finalmente, compartir este logro.

RESUMEN

La estructura trófica de un ecosistema puede afectarse por perturbaciones humanas, como la pesquería, lo que usualmente conlleva a un cambio en los grupos funcionales de la red trófica. En este estudio, se construyó un modelo de 26 grupos funcionales usando el software ECOPATH (EwE), para evaluar la incidencia de la pesca artesanal en el estado de la red trófica de la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM). Cada grupo está compuesto por una especie representativa cuya información de dieta se obtuvo del análisis extensivo de fuentes ya publicadas para la zona. Se utilizó información colectada por el INVEMAR a partir de 2000 comparando un período inicial (2001-2005) con un período más reciente (2015-2019) del programa de rehabilitación de CGSM. Los resultados no mostraron evidencia suficiente para establecer una diferencia entre los dos períodos, atribuyendo esta condición a la alta resiliencia que mostró el ecosistema. La ascendencia (A), la capacidad de Desarrollo (C) y el overhead (O), indicaron que la CGSM es un ecosistema en desarrollo con capacidad positiva de respuesta a las perturbaciones. El cociente entre la producción primaria y la respiración total y el índice de reciclaje de Finn, también mostraron un ecosistema con madurez baja. Se encontró que las diferentes artes de pesca no inciden negativamente en el estado de la red trófica, sino que cumplen el rol de un depredador más. Esto se debe a compleja estructura que presenta la CGSM que le permite responder mejor a los cambios. Los índices de centralidad reafirmaron la importancia de productores y consumidores primarios en las lagunas costeras, ya que los segundos se encargan de ser intermediarios en la transferencia de energía producida por los productores primarios a los demás grupos funcionales. Aunque la pesca como tal no mostró un efecto sobre el estado de la red trófica, en comparación con otros ecosistemas la capacidad de respuesta (resiliencia) es menor, lo que indica, que la CGSM podría aumentar su resiliencia si mejoran sus condiciones, o por el contrario, sufrir cambios irreversibles como un aumento en la biomasa extraída.

Palabras clave: Ciénaga Grande de Santa Marta, Red trófica, Ecopath con Ecosim, Modelo trófico, Pesca artesanal, Flujos de energía, Análisis de Redes.

ABSTRACT

The trophic structure of an ecosystem can be affected by human mediated disturbances, such as fisheries, usually leading to a change in food webs functional groups. In this study, a trophic model of 32 functional groups was created using the software ECOPATH (EwE), in order to evaluate the incidence of artisanal fisheries on the state of the Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM)'s food web. Each group has a representative species whose diet information was obtained from an extensive analysis of published sources for the zone. Information collected by INVEMAR since 2000 comparing an initial period (2001-2005) with a recent period (2015-2019) of the CGSM rehabilitation program. The results did not show enough evidence to establish a difference between the two periods, attributing this condition to the high resilience shown by the ecosystem. The ascendancy (A), the Capacity (C) and the overhead (O), indicated that the CGSM is a developing ecosystem with a positive capacity to respond to disturbances. The quotient between primary production and total respiration and Finn's cycling index also showed an ecosystem with low maturity. It was found that the different fishing gears do not negatively influence the food web's state, but rather played the role of another predator. This is due to the complex structure of the CGSM that allows it to better respond to changes. The centrality indices reaffirmed the importance of primary producers and consumers in coastal lagoons, since the second ones are in charge of being intermediaries in the transfer of energy produced by the primary producers to the other functional groups. Although, the food web's state is not greatly affected by fisheries, compared to other ecosystems the response capacity (resilience) is lower, which indicates that the CGSM could increase its resilience if its conditions improve, or on the contrary, it might suffer irreversible changes such as an augmentation on the extracted biomass.

Key words: Ciénaga Grande de Santa Marta, Trophic network, Ecopath with Ecosim, Trophic model, Artisanal fisheries, Energy flows, Network Analysis.

1. INTRODUCCIÓN

La Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) es el sistema lagunar costero más grande de Colombia, con un área aproximada de 3.812 km² que incluye dos parques naturales nacionales, el Vía Parque Isla de Salamanca y el Santuario de Fauna y Flora de la CGSM (Camacho-Aponte, 2018), y de los cuales 752 km² componen el espejo de agua (Aguilera-Díaz, 2011). Esta área posee una gran importancia ecológica dado que sus condiciones ofrecen alta disponibilidad de nutrientes producto de la mezcla de agua dulce y salada, por lo que posee una gran diversidad de animales y vegetales (Mármol-Rada *et al.*, 2010). En la Ciénaga se encuentran aproximadamente 144 especies de peces tanto de hábitos marinos como estuarinos o fluviales (Aguilera-Díaz, 2011) que son la base de la subsistencia de los pueblos que habitan la CGSM (Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013). Así mismo, esta área posee una importancia económica debido a que es tanto fuente de alimentos como de empleos para las comunidades que allí están asentadas (Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013).

Sin embargo, las afectaciones que ha sufrido la CGSM debido a diferentes factores antropogénicos han incidido en el flujo hidrológico del sistema lagunar y por consiguiente, tienen un efecto en la pesquería del sector y en la red trófica del ecosistema (Camacho-Aponte, 2018). Esto se debe a que un cambio en un nivel trófico en una red, sea cual sea la causa, va a desencadenar un efecto en toda la trama dado que las especies son dinámicas y están interconectadas (Urry *et al.*, 2017). El grado de esta afectación dependerá del nivel trófico y la magnitud.

Recientemente, se ha resaltado la importancia de aplicar regulaciones que permitan desarrollar una pesquería viable cuya afectación al ecosistema sea mínima a largo plazo (Marasco *et al.*, 2007). Se conoce que la pesca puede tener un impacto negativo en las diferentes especies que componen una comunidad en un ecosistema marino (Pauly *et al.*, 1993). Estos impactos afectan la funcionalidad del ecosistema, las posibles interacciones entre las especies y la identificación de los grupos funcionales que actúan allí (Escobar-Toledo *et al.*, 2013).

Las evaluaciones a nivel ecosistémico mediante modelos numéricos permiten predecir el comportamiento de éstos como respuesta a diferentes situaciones que puedan afectarlos,

como es el caso de la actividad pesquera. Los modelos ecotróficos creados con el software *Ecopath with Ecosim (EwE)* (Pauly *et al.*, 1993) son de gran utilidad para medir el impacto que tiene la pesquería en los ecosistemas marinos, ya que ha sido desarrollado por ecólogos que trabajan en la industria pesquera y han sabido adaptarlo bien a los ecosistemas marinos y acuáticos (Garvey y Whiles, 2017). Esta herramienta EwE se basa en la representación de un ecosistema en un periodo determinado empleando dos ecuaciones que involucran la producción y el balance energético entre los componentes bióticos del sistema evaluado (Christensen y Walters, 2004).

Los modelos de este tipo son de gran utilidad para implementar un manejo pesquero basado en la información científica recolectada de un ecosistema (Heymans *et al.*, 2016). La creación de un modelo con EwE para la CGSM contribuirá a conocer mejor las interacciones entre las diferentes especies de la red trófica y también evaluar la influencia que tiene la pesca artesanal en cada uno de los diferentes niveles tróficos.

2. JUSTIFICACIÓN

Un ecosistema de gran importancia como es la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM), posee una red trófica de gran complejidad (Aguilera-Díaz, 2011). Las interacciones que se dan entre cada nivel trófico, modelan el flujo de materia y energía a través de todos ellos, dado que los ecosistemas son dinámicos y cambian en tiempo y espacio (Urry *et al.*, 2017). El hecho de comprender como se dan estas interacciones es fundamental para poder proseguir con cualquier estudio. Un cambio en el ecosistema por cualquier causa, como la pesca, puede tener un efecto en uno o más de los niveles tróficos, lo que puede traducirse en un desbalance en la red trófica (Begon *et al.*, 2006). Por esto, existen especies claves en cada ecosistema indicadoras del estado actual que a su vez son objeto de medidas de manejo que contribuyan a su preservación. En los ecosistemas marinos, se han evaluado impactos que pueden tener las pesquerías en las redes tróficas marinas, y se ha encontrado que se puede dar un detrimento en el nivel trófico por causa de la extracción de especies tope que desencadena un desbalance en cadena (Gascuel *et al.*, 2011). No obstante, si especies de niveles intermedios se ven afectadas las variaciones en la composición de la red serían diferentes. Además, la presión por pesca sobre una especie en particular puede ocasionar la pérdida de recursos pesqueros de gran valor ya que están conectadas (Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013). En el Caribe colombiano, se ha evidenciado

que la pesca ha perturbado la estructura del ecosistema y también la función de algunos de los elementos que lo componen afectando negativamente su sostenibilidad. Por esta razón, es de vital importancia que se desarrollen actividades de manejo y regulación que contribuyan a la disminución de los efectos negativos en el ecosistema por parte de la pesquería (Duarte *et al.*, 2010).

Con este fin, la construcción de modelos ecotróficos contribuye a la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas y como se dan las diferentes interacciones entre los niveles tróficos (Garvey y Whiles, 2017). Estos modelos incluyen información de cada nivel trófico y permiten elucidar la variación en el flujo de materia si se da un cambio, externo o interno, en el ambiente. Si bien son modelos descriptivos en cierta medida puede contribuir a realizar predicciones del comportamiento del ecosistema en diferentes escenarios (Gascuel *et al.*, 2011).

El presente trabajo contribuirá a evaluar el estado de la red trófica del ecosistema de la CGSM que están incidida por una pesquería artesanal y que afecta los diferentes niveles de la red trófica que habita el ecosistema, con el fin de proveer información pertinente para su manejo y conservación.

3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

3.1 Marco Teórico

3.1.1 La pesca y su efecto en la dinámica de la CGSM

La CGSM, es un complejo lagunar que alberga un gran número de especies que dependen de un delicado equilibrio entre el agua dulce y el agua salada. Las principales fuentes de agua dulce son el río Magdalena y los ríos provenientes de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), éstas se mezclan con el agua salada del mar Caribe generando condiciones óptimas para la subsistencia de especies tanto locales como migratorias (Espinosa *et al.*, 2005). La incorporación periódica de nutrientes en este tipo de ecosistemas es producto de este intercambio hidrológico y favorece la disponibilidad de alimento para todos los niveles tróficos (Marín-Avendaño, 2012; Martínez, 2005). Para la CGSM, se han identificado 276 especies de plantas terrestres, 12 de plantas acuáticas, 3 de mangle, 300 tipos diferentes

de algas fitoplanctónicas, 144 especies de peces, 102 de moluscos, 26 de reptiles, 19 de mamíferos y 199 de aves, incluyendo 35 especies de aves migratorias (Aguilera-Díaz, 2011)

Esta zona al tener condiciones favorables para una diversidad abundante es propicia tanto para el desarrollo de especies marinas como dulceacuícolas, dando lugar a la actividad pesquera y en consecuencia a asentamientos humanos (Aguilera-Díaz, 2011). Los primeros grupos que se establecieron eran campamentos temporales de pescadores que a medida que pasaba el tiempo fueron construyendo viviendas sobre estacas clavadas en el fondo de la ciénaga. Actualmente se encuentran tres pueblos palafitos, Nueva Venecia, el más antiguo, Buenavista y el casi extinto Bocas de Aracataca (Angulo, 1978).

Estas comunidades dependen principalmente de la pesquería artesanal para subsistir, siendo su fuente económica y de alimento. (Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013). Las principales artes de pesca que se emplean en la zona son la atarraya, el chinchorro, la red de enmalle (llamado trasmallo) y las nasas (Puentes *et al*, 2014; Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013). La atarraya es una red cónica de longitud variable que dependiendo del tamaño de malla recibe nombres diferentes: Camaronera (tamaño de malla entre $\frac{1}{2}$ " y $\frac{3}{4}$ "), Paquitera (tamaño de malla de menos de $1\frac{3}{4}$ "), Lisera (tamaño de malla $1\frac{3}{4}$ " y $2\frac{1}{2}$ "), Mojarrera (tamaño de malla entre $2\frac{3}{4}$ " y $3\frac{1}{2}$ ") o Robalera (entre 4" y 5"); la red de enmalle o trasmallo que por lo general son dos o más paños de diferente tamaño de malla (entre 2 $\frac{1}{8}$ " hasta 4", siendo la más común la de $2\frac{3}{4}$ ") ; el chinchorro que consta normalmente de un paño de red monofilamento con dos relingas formando una pared con /flotadores o boyas en la parte superior y plomos en la parte inferior y finalmente las nasas que son trampas para la captura de crustáceos principalmente (Puentes *et al.*, 2014).

Sin embargo, esta actividad se ha visto afectada por los desequilibrios ambientales que ha sufrido la CGSM debido a las acciones antropogénicas que cambian el flujo de las fuentes de agua, tanto dulce como marina, lo que hace que la variación en la salinidad afecte a las poblaciones de peces dulceacuícolas de interés pesquero (Zamora-Bornachera y Meza-García, 2013).

Las variaciones en el ecosistema a su vez generan que los efectos de la presión pesquera se aseveren, puesto que la pesca impacta principalmente a los peces de niveles tróficos más altos (Zetina-Rejón *et al.*, 2003), teniendo un efecto de cascada en la red trófica en la que se inscriben (Begon *et al.*, 2006). La presión que ejercen las diferentes artes de pesca en las comunidades de CGSM está dada por diferentes factores como el aprovechamiento

excesivo de especies de interés comerciales y la “incidentalidad” (dado que en una pesquería artesanal este término es complicado de definir) de la pesca las artes empleadas (Grijalba-Bendeck *et al.*, 2012).

No obstante, estudios recientes han demostrado que algunas poblaciones de peces han mantenido su abundancia a pesar de las condiciones adversas que podrían afectar su ecología, incluida la actividad pesquera, lo que indicaría la importancia de la dinámica de las especies entre sí que hacen parte de un complejo sistema (Flores-Verdugo *et al.*, 2007; INVEMAR, 2019).

3.1.2 Funcionamiento de una red trófica

Una red trófica es una representación sistemática de las diferentes interacciones entre las especies que componen una comunidad ecológica. Estas relaciones pueden ser predador-presa o consumidor-recurso dependiendo de la función o funciones que ocupe cada especie (Urry *et al.*, 2017).

Dado que las poblaciones son dinámicas, dichas interacciones pueden variar a través del tiempo, generando efectos sobre las otras especies sea de manera directa o indirecta debido a la interconectividad que existe. Por consiguiente, un cambio abrupto en la red podría tener consecuencias muy grandes, e incluso modificar los órdenes establecidos (Begon *et al.*, 2006).

En las redes tróficas pueden ocurrir eventos que funcionan como controles para mantener la estructura de la comunidad. Éstos pueden ser *top-down* donde la abundancia, la biomasa, o la diversidad en los niveles tróficos inferiores depende de los efectos de los consumidores como en una cascada trófica o *bottom-up* donde la estructura de una comunidad depende de factores que actúan en los niveles inferiores como la disponibilidad de nutrientes o la disponibilidad de la presa. Estos controles pueden ser de origen interno o externo, y en algunos ecosistemas es posible identificar especies clave, que si se afectan pueden incidir en la composición del ecosistema o en más de un nivel trófico debido a la interconectividad de la misma (Begon *et al.*, 2006). De igual forma, especialmente en ecosistemas marinos, se ha destacado un tercer tipo de control donde un nivel trófico intermedio influye en los niveles superiores e inferiores y la estabilidad de la red depende de su desarrollo a este control se le determina *Wasp-Waist* o cintura de avispa (Fauchald *et al.*, 2011).

Las diferentes especies que interactúan en una red trófica son representadas en función del grupo funcional que representa cada especie, productores, consumidores primarios secundarios o terciarios. Éstas pueden construirse a partir de las abundancias de las especies, flujo de energía o biomasa que se transmiten o que son susceptibles de tramitarse al siguiente eslabón (Urry *et al.*, 2017).

La cantidad de biomasa disponible en cada nivel trófico, guarda una relación con las tasas de respiración y producción de cada nivel, y puede permitir establecer la dinámica para una población completa en un ecosistema (Garvey y Whiles, 2017).

3.1.3 *Ecopath with Ecosim*: modelo de balance de masas

La dinámica interespecífica descrita anteriormente, puede modelarse teniendo en cuenta que cada nivel trófico tiene una proporción de producción a biomasa. Mediante el uso del software, se permite describir las interacciones entre especies mediante ecuaciones lineales e incluso realizar predicciones respecto a posibles cambios en el ambiente (Garvey y Whiles, 2017). El primer modelo en realizarse con el propósito de construir una representación de los bancos en Hawái fue realizado por Polovina en 1984, quién poseía poca información al respecto. Este modelo, se conoce como *Ecopath* y está basado en ecuaciones lineales simultáneas que describen el ecosistema y de esta forma conoció la dinámica del sistema de una manera simple pero realista (Polovina, 1993)

Este software y las técnicas de comparación que lo acompañan, fueron mejoradas para incluir métodos que permitieran comparar ecosistemas usando análisis de redes ecológicas (Christensen y Pauly, 1992). En 1997 Walters *et al* adaptaron el sistema para poder evaluar los cambios dinámicos mediante la herramienta *Ecosim*, y dos años más tarde incluyeron *Ecospace* para incluir cambios espaciales en el modelo. *Ecopath with Ecosim* (EwE) es la versión más utilizada para modelar los ecosistemas marinos y acuáticos en todo el mundo (Heymans *et al.*, 2016). Este software emplea estimaciones de estados (abundancia, biomasa) y tasas (crecimiento, mortalidad) para cada especie de un ecosistema, con el fin de describirlo de manera cuantitativa durante un periodo de tiempo determinado (Mensah *et al.*, 2019). Para generar el modelo o evaluar el efecto de la pesca es necesario tener información principalmente sobre la composición de la dieta y la mortalidad por pesca de las especies de interés (Heymans *et al.*, 2016).

Este software, se utiliza principalmente para evaluar el impacto que tienen las pesquerías en los ecosistemas (Heymans *et al.*, 2016), ya que en este tipo de condiciones establecer las proporciones de biomasa de cada nivel es más fácil de estimar, la biomasa que se pierde por causa de la pesca se incorpora en el modelo como la pérdida de biomasa disponible para el nivel trófico del consumidor. Si esto no sucede, causaría que el predador tope muera de inanición, sea removido del sistema y por consiguiente la biomasa de los niveles tróficos inferiores aumentará ya que la energía no se consume mostrando una ineficiencia en la transferencia de la misma a los niveles más altos (Garvey y Whiles, 2017).

3.2 Estado del Arte

Para la CGSM no se cuenta con modelos tróficos que ayuden a visionar el impacto de la pesquería artesanal sobre el ecosistema. Para conocer el estado de la información sobre la biología y las pesquerías en el Caribe colombiano, Ticora-Alturo (2008) hizo una revisión de las investigaciones que se han realizado en la región, concerniente a los estudios sobre el impacto y estado actual de esta actividad de gran potencial económico en toda la costa Caribe incluida la CGSM. Este análisis demostró que, hasta 2008, eran muy pocos los estudios reservados a la modelación trófica y no existían muchas investigaciones respecto a la evaluación del estado de las poblaciones de peces y otros organismos en la CGSM.

Sin embargo, existe un modelo matemático hecho por Tuchkovenko y Calero (2003) para la CGSM que tenía por objetivo describir la estructura químico-biológica de la CGSM en un ecosistema somero durante veinte años. Para esto, el modelo incluía los diferentes iniciales componentes de la red trófica como fitoplancton, bacterioplancton, materia orgánica y los principales nutrientes en específico. Los resultados mostraron que las concentraciones más bajas de los elementos que se rastrearon en la red se evidenciaron durante la época seca cuando aguas relativamente más limpias ingresan a la CGSM. Cuando hay lluvias el agua proveniente de escorrentía contamina las ciénagas adyacentes y los ríos que alimentan a la región aumentando las concentraciones de dichos elementos. Este modelo permite evaluar la calidad del agua de la zona con fines de conservación de ecosistema ya que contribuye a evaluar su estado. No obstante, los niveles tróficos más altos de la red no se incluyeron lo que impediría asociarlo con el efecto directo de la pesca.

En relación con los impactos de la pesca en el ecosistema de CGSM, en 2010 se estudió el efecto que ésta tenía en la reproducción de la Lisa, *Mugil ingilis* (Pisces: Mugilidae), una

de las especies más importantes como recurso pesquero en la región. Este estudio utilizó las estadísticas de pesca de 1994-1996 y 2000-2007 junto con los aspectos biológicos de la lisa, para determinar qué tanto se ve afectada la tasa de reproducción de la especie por la presión ejercida por la pesca. Se demostró que la captura y las tallas desembarcadas han ido disminuyendo con el tiempo (Mármol-Rada *et al.*, 2010).

En 2012, en el departamento del Magdalena, Grijalba-Bendeck *et al.* (2012) realizaron un estudio con el fin de dar a conocer la dinámica de la pesca artesanal costera y los componentes del ecosistema. Para ello, evaluaron los componentes oceanometeorológico, pesquero-bioeconómico, biológico y conservación. Los resultados obtenidos mostraron que la mayor parte de los desembarcos estaban compuestos por especies pelágicas depredadoras. Además, señalaron la existencia de problemáticas relacionadas con la institucionalidad, fallas en la delimitación de zonas o un trabajo desarticulado de la academia con la comunidad. En 2013, Zamora-Bornachera y Meza-García en un estudio sobre los rendimientos económicos de la pesquería artesanal de la Ciénaga Grande de Santa Marta y el Complejo de Pajarales, mediante Unidades Económicas de Pesca (UEP), demostró que se generaron cambios en los ingresos obtenidos con ciertos métodos de pesca debido a las variaciones que ha sufrido el complejo lagunar a lo largo de la época de muestreo.

Las modelaciones que se han hecho respecto a la influencia de la pesca en la red trófica han sido en zonas aledañas a la CGSM o en la costa Caribe. En 2000, iniciaron a realizarse estos modelos con el trabajo preliminar propuesto por Duarte y García (2000), para un sistema costero tropical en el golfo de Salamanca (gdS), se estableció uno de los primeros modelos de balance de masas hecho con la herramienta Ecopath II, con datos colectados en febrero, julio y noviembre de 1997, teniendo en cuenta los diferentes componentes biológicos como el fitoplancton, el zooplancton, el bentos y los peces demersales. El modelo estaba constituido por 16 compartimientos. Se determinó que el bentos compuesto principalmente por cangrejos y camarones cumplía un rol elemental en la red trófica.

Posteriormente, se fueron desarrollando modelos que buscaban evaluar el impacto de la pesca en los ecosistemas, como fue el modelo de Duarte y García (2002) para el golfo de Salamanca (gdS), que buscaba simular respuestas del ecosistema a diferentes escenarios por un periodo de 20 años dependiendo de cuál era el objetivo principal de la pesca en el ecosistema. Para la realización de estas simulaciones, se consideraron los tipos de pesca

usados en la región, pues cada uno de estos tiene un impacto diferente. En tres de los cuatro escenarios evaluados en el modelo, el trasmallo mostró una tasa de pesca predictiva más alta que las otras artes, siendo la que más afecta al ecosistema. Los resultados mostraron que el ecosistema se vio principalmente afectado por el cambio que este tipo de intervenciones en general ocasionan en la estructura trófica y de esta forma disminuye en nivel trófico medio, en todos los escenarios evaluados se pudo observar este comportamiento, aunque el escenario que tenía un objetivo social fue el que mayor afectación mostró. No obstante, la cantidad de biomasa promedio por año no varió mucho aun cuando se maximizaron los valores de vulnerabilidad.

En 2004, Duarte y García (2004) crearon un modelo para analizar los niveles tróficos de peces de importancia comercial en el Caribe colombiano. Con este fin realizaron simulaciones cambiando la vulnerabilidad del grupo y de las presas que consumían además de cambiar la tasa de captura. Los resultados mostraron que los peces pelágicos más pequeños tienen un nivel trófico de 2.6, lo que significa que su función principal es la conexión de los niveles bajos con los altos de la red. Así mismo, se observó que los niveles superiores se veían afectados negativamente si la mortalidad por pesca de los peces pequeños era elevada, caso opuesto ocurrió con los niveles inferiores que no se vieron afectados por dicha mortalidad.

También, para la Península de La Guajira (Criales-Hernández *et al.*, 2006), se construyó un modelo trófico constituido por 27 grupos funcionales de este ecosistema, evaluando en que grupo había mayor presión por parte de la pesca artesanal. Este modelo se comparó con otros datos en situaciones similares de ecosistemas de surgencia.

En el año 2012, Bustos-Montes (2012) estableció un modelo de 22 grupos funcionales para golfo de Morrosquillo que mostró que se trata de un ecosistema inmaduro en proceso de desarrollo. Además, se pudo comprobar que la pesca de arrastre tiene una afectación negativa en la estructura del ecosistema. El mayor flujo de energía que se determinó fue entre el nivel II y el nivel III siendo de un 51.8%.

Un modelo trófico que podría ser comparable al que se establece en este trabajo, es el creado para el Sistema de Cenagoso de Ayapel (SCA), en Córdoba (Marín-Avendaño, 2012), cuyo objetivo principal era identificar las relaciones entre las interacciones tróficas y la productividad asociada a la ictiofauna, a partir de información colectada entre enero 2008 y noviembre 2009. En la primera etapa se analizó la incidencia del pulso de inundación de

la región en el ensamblaje de peces, obteniendo resultados que demostraron que la composición íctica cambiaba en riqueza, biomasa, diversidad y dominancia con la fluctuación del nivel del agua. En la segunda parte, se construyó el modelo trófico con 50 grupos funcionales incluyendo 45 especies de peces. Se infirió a partir de los resultados de la modelación, que el SCA es un ecosistema en crecimiento con cierto nivel de estabilidad que reduce los impactos negativos causados por las perturbaciones en las ramas tróficas. También se pudo observar que el control que se ejerce en la red trófica es tipo *bottom-up* por parte del detrito o por otros depredadores.

Finalmente, en el 2017 se realizó el modelo trófico más reciente para el gdS (Ortiz-Oyola, 2017), éste estaba conformado por 19 componentes determinados a partir de desembarcos registrados por la AUNAP basándose en un modelo previamente creado en 1997. Se actualizaron las dietas de cada grupo con la ayuda de la literatura disponible con el objetivo de evaluar cambios en la estructura y en las diferentes funciones de la red trófica en gdS, determinaron que la pesca artesanal que se desarrolla en la región ejerce un mayor impacto en los niveles superiores de la red trófica, especialmente la de arrastre.

4. DELIMITACIÓN DEL PROBLEMA. OBJETIVOS

4.1 PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

Durante la década de los noventa la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) mostró síntomas de un grave deterioro ambiental, causado principalmente por los efectos acumulados de la construcción de la carretera Ciénaga-Barranquilla en los años 50 (INVEMAR, 2019). Además, la pesca ha ejercido presión en algunas especies de peces e invertebrados de este ecosistema. Si bien existen investigaciones que se centran en el impacto que esta la actividad tiene en el ecosistema (Mármol-Rada *et al.*, 2010; Grijalba-Bendeck *et al.*, 2012) y también hay aproximaciones matemáticas intentando representar el ecosistema (Tuchkovenko y Calero, 2003) no hay aproximaciones que construyan el modelo ecotrófico que permita analizar el impacto de la pesca en todos los niveles tróficos de la CGSM.

De esta manera, es necesario investigar respecto al estado de la red trófica de la CGSM

- ¿Existen cambios en los niveles tróficos de la CGSM durante los últimos veinte años?
- ¿Cómo se ha visto afectada la estructura trófica del ecosistema por la actividad pesquera?
- ¿Habrá alguna especie en particular que muestre una afectación mayor?

A partir de la información colectada de la pesquería artesanal de la CGSM por el INVEMAR, durante veinte años (1999-2019), desde el momento en el cual se estableció el programa de recuperación de la CGSM, se construyó el modelo trófico con la herramienta *Ecopath with Ecosim* que describe las especies ícticas de este ecosistema y a su vez permitió responder a estos interrogantes analizando su comportamiento en relación con la presión pesquera.

4.2 OBJETIVOS

4.2.1 Objetivo general

Evaluar los cambios estructurales(estado) en la red trófica de la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) que han ocurrido en los últimos veinte años (1999-2019) debido a la incidencia de la pesquería artesanal existente en el área.

4.2.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la estructura trófica del ecosistema durante los años 1999-2019 mediante el estudio de los flujos de biomasa en la red trófica a través de una modelación con Ecopath.
- Analizar la incidencia de la pesquería en la CGSM, mediante la modelación trófica.
- Determinar los posibles cambios funcionales en el ecosistema de la red trófica

5 HIPÓTESIS.

El sistema de la CGSM presenta una gran diversidad de peces gracias a sus cambios periódicos en el nivel del agua. Por esta razón, se considera un ecosistema de gran importancia económica especialmente para las pesquerías. Se espera que a pesar de la pesca artesanal que se da en la zona la estructura de la red trófica no haya cambiado en los últimos 20 años (1999-2019). Sin embargo, debido a la presión pesquera se espera un impacto negativo en la biomasa de las poblaciones de la CGSM.

6 METODOLOGÍA

6.1 ÁREA DE ESTUDIO

La Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) se encuentra ubicada entre las ciudades de Santa Marta y Barranquilla, en la costa del departamento del Magdalena, sector delta nororiental del río Magdalena 10° 43'- 11° 00' N y 74° 16'- 74° 43' W (Figura 1) (Mármol-Rada *et al.*, 2010). Su área corresponde aproximadamente a 3812 km², de los cuales 752 km² son cuerpos de agua con una profundidad promedio de 1.5 m (Aguilera-Díaz, 2011).

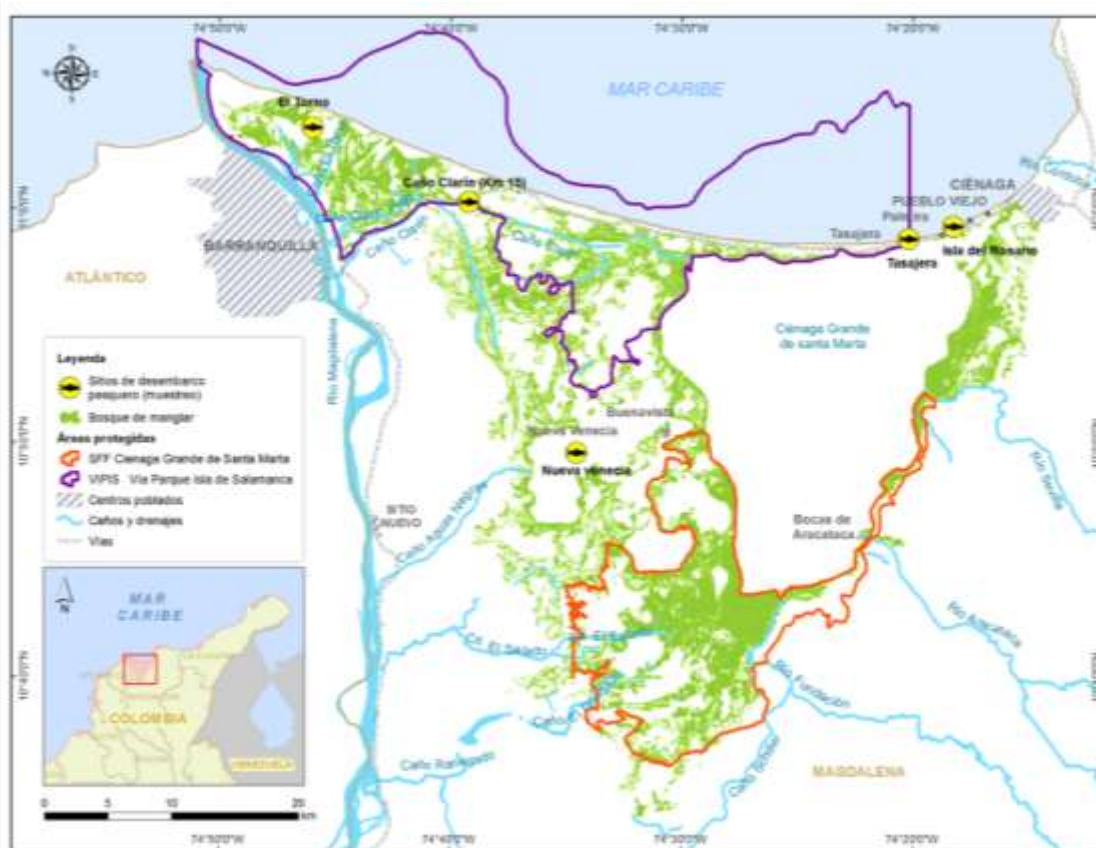


Figura 1. Ubicación del área de estudio, Ciénaga Grande de Santa Marta, Magdalena, Colombia. (INVEMAR, 2020).

El complejo lagunar está rodeado por ecosistemas de manglar constituidos principalmente por las especies *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans* (Wiedemann, 1973). Al estar ubicada en esta zona del Caribe colombiano se ve afectada por su régimen climático que consiste en dos períodos climáticos uno seco de diciembre hasta abril y uno lluviosos de abril hasta noviembre, (Blanco *et al.*, 2006). Estas condiciones generan que las tasas de precipitación anual oscilen entre los 401 y los 1321 mm (Blanco *et al.*, 2006).

La salinidad media de la CGSM está entre 2.3 y 2.5 (Blanco *et al.*, 2006) y varía dependiendo del régimen hídrico de la región que está dado por el intercambio de agua salada proveniente del mar Caribe con el agua dulce proveniente de la Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM) y el río Magdalena. La Ciénaga Grande de Santa Marta es uno de los ecosistemas más importantes del país, comprende dos parques naturales el Parque Natural Isla Salamanca y el Santuario de Flora y Fauna de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Camacho-Aponte, 2018).

6.2 DISEÑO EXPERIMENTAL

6.2.1 Ecopath with Ecosim

El presente trabajo se realizó mediante la construcción de un modelo computacional elaborado con el software *Ecopath with Ecosim* (EwE) (Christensen y Pauly, 1992; Christensen y Walters, 2004), evaluando las capturas promedio de los períodos 2001-2005 y 2015-2019. Este software permite la creación de un modelo de la red trófica mediante la asignación de grupos funcionales dependiendo de la composición de las dietas de las especies del ecosistema, cuantificando así los flujos de energía que se dan entre cada grupo funcional creando un modelo de cajas (Heymans *et al.*, 2016).

El EwE describe las interacciones entre grupos funcionales con un conjunto de ecuaciones. La biomasa que cada nivel gana debe estar balanceada con la producción de cada grupo funcional y con las pérdidas por depredación, pesca y otras exportaciones (extracciones) del ecosistema (Christensen y Walters, 2004).

Cada nivel trófico tiene una producción y una proporción de esta con la biomasa que se puede describir con la siguiente ecuación:

Ecuación 1

$$P_i = Y_i + B_i * M2_i + P_i(1 - EE_i)$$

Donde:

P_i es la producción en i

Y_i = es la captura en i

B_i = es la biomasa de i

$M2_i$ = es la mortalidad por depredación de i

EE_i = es la eficiencia ecotrófica de las presas, expresando la proporción de la producción que se utiliza en el ecosistema

Esta ecuación (1) es una de las principales ecuaciones de un modelo *Ecopath* cuya función es describir el término producción por grupo.

La anterior ecuación se puede representar matemáticamente de la siguiente manera:

Ecuación 2

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

Donde:

B_i = es la biomasa del grupo de presas i

B_j = representa la biomasa del grupo de depredadores j

P/B = es la proporción producción/biomasa

Q/B = es la proporción consumo/biomasa

Y_i = son las capturas pesqueras (si aplica)

DC_{ji} = representa la proporción de la presa i en la dieta del depredador j

EE_i = es la eficiencia ecotrófica de las presas, proporción de la producción que se utiliza en el ecosistema

Para la construcción del modelo se debe cumplir con el principio de conservación de la materia (Christensen y Walters, 2004) :

$$\text{Consumo} = \text{producción} + \text{respiración} + \text{alimento no asimilado}$$

Además, el modelo requiere tres parámetros de entrada. El primero que debe tenerse en cuenta es la biomasa (B) de cada grupo, ya que se busca realizar un modelo basándose en el balance de éstas, su unidad corresponde a $t \cdot km^{-2}$ debido a que se necesita en relación con el área que éste ocupa. Se obtiene mediante la captura (Y) que representa la biomasa extraída por la actividad pesquera. El segundo parámetro, como se mencionó antes, es la composición de la dieta de los depredadores (DC) representada por la fracción que cada una de las presas aporta en términos de volumen o por la pesca y depredación a la dieta del grupo depredador. El último parámetro para tener en cuenta es la eficiencia ecotrófica (EE), correspondiente a la proporción de la producción que se usa en verdad en el ecosistema estudiado (Christensen y Walters, 2004).

6.2.2 Obtención de la información

Para la obtención del valor más aproximado de biomasa real de especies en la CGSM, se promediaron los valores de capturas durante los veinte años, 1999-2019, y se obtuvo un dato para los parámetros iniciales a partir del modelo de Schaefer para estimar el rendimiento máximo sostenible y a partir de estos, la biomasa total disponible (Del Monte-Luna *et al.*, 2001). Los datos promediados se obtuvieron de los registros sobre especies de interés comercial capturados por la pesquería artesanal de la CGSM, y registrados en el Sistema de Información Pesquera del INVEMAR-SIPEIN, a partir de su sitio web: http://sipein.invemar.org.co/informes/captura_estimada/externos/.

A partir de esta base de datos, se extrajeron los valores de desembarcos como se ve en la Tabla 1, para las 4 principales artes de pesca que se dan en la zona (atarraya, nasa, red de enmalle bolicheo y red de enmalle fija). Todos los valores se registraron en kg y se convirtieron a las respectivas unidades para ser manipulados en el modelo.

Tabla 1: Desembarcos de las cuatro principales artes de pesca que se utilizan en CGSM (t/año), para ambos periodos evaluados.

	Grupo	Atarraya		Nasa		Red enmalle - Bolicheo		Red enmalle - fija	
		2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019
1	Mugilidae	1,040	1,522	3,457,E-06	-	0,486	1,311	0,374	0,290
2	Elopidae	0,065	0,015	2,979,E-05	-	0,181	0,184	0,247	0,257
3	Ariidae	0,842	0,138	0,005	1,567,E-04	0,039	0,329	0,065	0,134
4	Gerreidae	0,026	0,100	-	-	0,026	0,207	0,005	0,035
5	Cichlidae	0,126	0,031	2,660,E-07	-	0,009	0,014	0,175	0,086
6	Megalopidae	0,148	0,014	-	-	0,010	0,011	0,292	0,058
7	Sciaenidae	0,016	0,005	8,511,E-06	-	0,119	0,060	0,044	0,053
8	Clupeiformes	0,039	0,036	3,112,E-05	-	0,004	0,010	0,028	0,006
9	Erythrinidae	0,011	4,850,E-04	2,660,E-07	-	0,002	1,096,E-04	0,079	0,009
10	Carangidae	0,006	0,007	4,973,E-05	-	0,019	0,021	0,014	0,051
11	Centropomidae	0,009	0,009	-	-	0,018	0,003	0,043	0,054
12	Prochilodontidae	0,009	3,680,E-04	-	-	1,832,E-04	2,684,E-04	0,038	0,011
13	Anostomidae	0,006	0,002	1,064,E-06	9,043,E-05	2,918,E-04	0,008	0,010	0,011
14	Viejitas y Doradas	0,003	7,250,E-04	-	-	2,431,E-04	0,004	0,004	0,007
15	Siluriformes (otros)	0,007	0,009	-	1,862,E-06	4,710,E-04	0,010	0,008	0,006
16	Thrichiuridae	0,001	1,110,E-04	-	-	5,585,E-06	-	8,037,E-04	5,452,E-05
17	Serrasalminidae	3,920,E-04	5,000,E-05	-	-	1,223,E-05	-	6,902,E-04	5,745,E-05
18	Sternopygidae	2,819,E-05	6,000,E-06	-	-	2,660,E-06	1,223,E-05	1,705,E-04	5,851,E-05
19	Portunidae	2,261,E-05	2,700,E-05	0,824	1,005	2,660,E-06	-	1,896,E-04	7,367,E-05
20	Moluscos	-	-	-	-	-	-	-	-
21	Penaeidae	2,013,E-04	0,003	7,447,E-06	2,660,E-07	4,588,E-04	4,521,E-06	7,128,E-04	5,851,E-05
22	Invertebrados (otros)	-	-	-	-	-	-	-	-
23	Zooplankton	-	-	-	-	-	-	-	-
24	Macrófitas	-	-	-	-	-	-	-	-
25	Fitoplancton	-	-	-	-	-	-	-	-
26	Detritus	-	-	-	-	-	-	-	-
	Suma	2,357	1,893	0,829	1,005	0,914	2,173	1,428	1,068

6.2.3 Construcción del modelo

A partir de las especies que se pescaron desde 1999 hasta 2019 en la CGSM, se establecieron **26** grupos funcionales teniendo en cuenta principalmente a los de mayor abundancia en los desembarcos y por su recurrencia en el espejo de agua de la CGSM. Se descartaron algunas especies que generalmente se encuentran únicamente en la salida de la CGSM (boca de la barra) y aquellas poco representativas. Cada grupo funcional está compuesto por una especie representativa (la más abundante durante los muestreos) y en algunos casos se incluyeron otras especies relacionadas de importancia, agrupándose en primer lugar por familias o por similitud en los hábitos alimenticios como se muestra en la Tabla 2.

Tabla 2 Listado de especies incluidas en cada grupo funcional, indicando cual es la especie representativa.

Nombre del Grupo	Nombre común	Especie representativa	Otras especies que incluye
1 Mugilidae	Lisas	<i>Mugil incilis</i>	<i>Mugil liza</i> , <i>Mugil curema</i>
2 Elopidae	Macabí- tarpones	<i>Elops smithi</i>	<i>Elops smithi</i>
3 Ariidae	Chivos	<i>Cathorops mapale</i>	<i>Ariopsis canteri</i> , <i>Sciades proops</i>
4 Gerreidae	Mojarras	<i>Eugerres plumieri</i>	NA
5 Cichlidae	Ciclidos	<i>Oreochromis niloticus</i>	<i>Caquetaia krausi</i> , <i>Oreochromis</i> sp.
6 Megalopidae	Sábalos	<i>Megalops atlanticus</i>	NA
7 Sciaenidae	Scianidos Corvinas	<i>Micropogonias furnieri</i>	<i>Plagioscion magdalenae</i> , <i>Bairdiella ronchus</i> , <i>Stellifer venezuelae</i> , <i>Paralichthys brasiliensis</i> , <i>Umbrina coroides</i>
8 Clupeiformes	Anchoas anchovetas	<i>Cetengraulis edentulus</i>	<i>Larimus breviceps</i> , <i>Loricaria</i> spp
9 Erythrinidae	Mocholo	<i>Hoplias malabaricus</i>	<i>Engraulis</i> sp, <i>Opisthonema oglinum</i>
10 Carangidae	Jureles	<i>Oligoplites palometa</i>	NA
11 Centropomidae	Róbalos	<i>Centropomus undecimalis</i>	<i>Caranx hippos</i> , <i>Trachinotus falcatus</i> , <i>Trachinotus carolinus</i>
12 Prochilodontidae	Bocachicos	<i>Prochilodus magdalenae</i>	<i>Centropomus ensiferus</i> , <i>Centropomus pectinatus</i>
13 Anostomidae	Cuatro ojos	<i>Leporinus muyscorum</i>	NA
14 Viejitas y Doradas	Viejitas	<i>Cyphocharax magdalenae</i>	NA
15 Siluriformes (otros)	Bagres	<i>Pimelodus blochii</i>	<i>Curimata mivartii</i>
16 Trichiuridae	Sables	<i>Trichiurus lepturus</i>	<i>Sorubim cuspicaudus</i> , <i>Pseudoplatysto magdaleniatum</i> , <i>Trachelyopterus insignis</i> , <i>Rhamdia quelen</i>
17 Serrasalmidae	Cachamas	<i>Colossoma macropomum</i>	NA
18 Sternopygidae	Ratona/Mayupa	<i>Sternopygus macrurus</i>	NA
19 Portunidae	Jaibas	<i>Callinectes bocourti</i>	<i>Callinectes sapidus</i>
20 Moluscos	Moluscos		
21 Penaeidae	Camarones	<i>Litopenaeus schmitti</i>	<i>F. notialis</i> - <i>F. subtilis</i>
22 Invertebrados (otros)			
23 Zooplancton			
24 Macrófitas			
25 Fitoplancton			
26 Detritus			

La familia Penaeidae al incluir especies de alto interés comercial se estableció en un grupo funcional distinto al de las jaibas (Portunidae) también de interés comercial. Los demás crustáceos que se encontraban mencionados en las dietas de algunos peces se incluyen en el grupo de invertebrados.

El grupo de invertebrados, que incluye además poliquetos, equinodermos y otros pequeños que aparecen en las dietas de los diferentes peces, se redujeron a un solo grupo por su baja representatividad. De igual forma, los bivalvos y otros moluscos de alimento incidental se agruparon como moluscos.

En el grupo de macrófitas se estableció debido a que en las dietas de algunas especies no se diferencia que tipo de material vegetal se ingiere, y según el estudio Rodríguez-Graña *et al.* (2008) en los sistemas lagunares costeros, como es el caso de CGSM, el consumo es principalmente de restos vegetales suspendidos. De esta forma se utilizaron los valores de ingestión de macrófitas del modelo de Zetina-Rejón *et al.*, (2003) para un sistema lagunar similar.

6.2.4 Parámetros de entrada del modelo

6.2.4.1 Biomasa

Todos los valores de biomasa se transformaron a densidad ($t \cdot km^2$) unidades requeridas para ingresar los valores a Ecopath, teniendo en cuenta el área de 752 km^2 del espejo de agua de CGSM (Aguilera-Díaz, 2011). Además, se estableció la proporción del área para cada especie ya que no todas éstas habitan en toda el área de la CGSM. Para esto se tuvo en cuenta el origen de las capturas, de acuerdo con la división que realiza el INVEMAR que divide a la CGSM en 6 zonas de pesca para el monitoreo. Así, si una especie se registró en las 6 zonas la proporción que se asignó corresponde a 1, si se registró en 5 de 6 es de 0,8, y así sucesivamente. Dicha proporción se corroboró con investigadores y expertos que han trabajado en la zona y que conocen los hábitos de las diferentes especies como su preferencia o resistencia al agua dulce o salobre, que se evidencia en su distribución.

6.2.4.2 Producción/Biomasa (P/B)

Según Heymans *et al.*, 2016, el cociente entre producción y biomasa puede calcularse a partir de la tasa instantánea de mortalidad total (Z), ya que son valores equivalentes. Esta tasa se puede obtener de los valores de mortalidad natural (M) y mortalidad por pesca (F), Estos valores se calcularon a partir del registro de tallas que se encuentra en SIPEIN

utilizando el método de la estimación de mortalidad a través de la curva de captura (Pauly, 1983).

Ecuación 4

$$Z = \frac{K (L_{\infty} - \bar{L})}{L - T}$$

La mortalidad natural se calculó a partir de la ecuación empírica de Pauly (1980).

Ecuación 5

$$\log_{10} M = -0,006 - 0,279 \log_{10} L_{\infty} + 0,6543 \log_{10} K + 0,4634 \log_{10} T$$

donde L_{∞} (cm) se estimó partir de la longitud máxima de la especie (ecuación 6) de acuerdo con la propuesta de Pauly (1983), $K(\text{año}^{-1})$ es la tasa de crecimiento y T es la temperatura media anual del sistema ($^{\circ}\text{C}$).

Ecuación 6

$$L_{\infty} = \frac{L_{Max}}{0,95}$$

Los valores de los grupos no peces, se tomaron del trabajo de Zetina-Rejón *et al.* (2003).

6.2.4.3 Consumo/Biomasa (Q/B)

El cociente entre el consumo y la biomasa hace referencia a la cantidad de alimento que ingiere un grupo en relación con su propia biomasa para el período evaluado. Para los grupos de peces se obtuvo a través de la ecuación de Palomares & Pauly (1998) Ecuación 7 que se ha mostrado eficiente en este tipo de modelación pues se basa en los aspectos morfológicos y ambientales del pez (Heymans *et al.*, 2016)

Ecuación 7

$$\frac{Q}{B} = 10^{\left(\frac{7,964 - 0,204 \log W_{\infty} - 1965 \cdot 1000}{(T + 273,15) + 0,083 \cdot A + 05,32 \cdot h + 0,398 \cdot d} \right)}$$

donde W_{∞} es el peso asintótico del modelo de von Bertalanffy (g), T es la temperatura promedio del ecosistema ($^{\circ}\text{C}$), A es el aspecto de la aleta caudal (siendo $A = h^2/s$, donde h es la altura de la aleta caudal y s es la superficie de ésta) y d es una variable auxiliar que se define basándose en el tipo de alimento del organismo (donde $d=0$ cuando es carnívoro u omnívoro y $d=1$ cuando es detritívoro u herbívoro). Para la estimación de este parámetro

de las especies de peces se utilizó la herramienta “Life history tool” de la base de datos Fishbase (<http://www.fishbase.org>).

Al igual que el valor de P/B, en el caso de los grupos no peces los valores de Q/B se obtuvieron del trabajo de Zetina-Rejón *et al.* (2003),

Tabla 3: Parámetros de entrada 2001-2005

Período evaluado: 2001-2005						
	Grupo	H	B	P/B	Q/B	EE
1	Mugilidae	1	4,0667	2,3	28	
2	Elopidae	1	0,636	1,45	19,2	
3	Ariidae	1	1,623	2,05	23,2	
4	Gerreidae	1	1,090897	1,526	8,7	
5	Cichlidae	0,4	2,861	1,12	15,6	
6	Megalopidae	1	1,023	2,27	5,4	
7	Sciaenidae	0,5	0,548	1,46	6,8	
8	Clupeiformes	0,35	2,977254	4,9	73,9	
9	Erythrinidae	0,25	0,523	1,05	6,7	
10	Carangidae	0,6	0,133	1,31	8,7	
11	Centropomidae	1	0,1986654	1,17	5,8	
12	Prochilodontidae	0,4	0,173	2,01	14	
13	Anostomidae	0,25	0,13	1,25	13,2	
14	Viejitas y Doradas	0,25	0,075	1,15	24,6	
15	Siluriformes (otros)	0,5	0,052	1,2	29,2	
16	Thrichiuridae	0,1	0,065	1,14	8,5	
17	Serrasalminidae	0,25	0,01	1,35	18,2	
18	Sternopygidae	0,25	0,004	1,34	8,4	
19	Portunidae	1	4,786075	2,228	6,285	
20	Moluscos	0,75	7,67	2,641	10,68	
21	Penaeidae	1	7,533657	3,163	10,654	
22	Invertebrados (otros)	1		6,166	26,641	0,9
23	Zooplankton	1		18,624	84,963	0,7
24	Macrófitas	1		8,197		0,7
25	Fitoplancton	1		19,617		0,7
26	Detritus	1	84,71			0

Tabla 4: Parámetros de entrada 2015-2019

Período evaluado: 2015-2019						
	Grupo	H	B	P/B	Q/B	EE
1	Mugilidae	1	4,0667	2,3	28	
2	Elopidae	1	0,636	1,45	19,2	
3	Ariidae	1	1,623	2,05	23,2	
4	Gerreidae	1	1,090897	1,526	8,7	
5	Cichlidae	0,4	2,861	1,12	15,6	
6	Megalopidae	1	1,023	2,27	5,4	
7	Sciaenidae	0,5	0,548	1,46	6,8	
8	Clupeiformes	0,35	2,977254	4,9	73,9	
9	Erythrinidae	0,25	0,523	1,05	6,7	
10	Carangidae	0,6	0,133	1,31	8,7	
11	Centropomidae	1	0,1986654	1,17	5,8	
12	Prochilodontidae	0,4	0,173	2,01	14	
13	Anostomidae	0,25	0,13	1,59	13,2	
14	Viejitas y Doradas	0,25	0,075	1,15	24,6	
15	Siluriformes (otros)	0,5	0,052	1,4	29,2	
16	Thrichiuridae	0,1	0,065	1,14	8,5	
17	Serrasalimidae	0,25	0,01	1,35	18,2	
18	Sternopygidae	0,25	0,004	1,34	8,4	
19	Portunidae	1	4,786075	2,228	6,285	
20	Moluscos	0,75	7,67	2,641	10,68	
21	Penaeidae	1	7,533657	3,163	10,654	
22	Invertebrados (otros)	1		6,166	26,641	0,9
23	Zooplankton	1		18,624	84,963	0,7
24	Macrófitas	1		8,197		0,7
25	Fitoplancton	1		19,617		0,7
26	Detritus	1	84,71			0

6.2.4.4 Matriz depredador/presa (DC_{ji})

Las matrices de dieta se construyeron usando la información biológica los hábitos alimenticios de la especie representativa de cada grupo, mediante la revisión de literatura (artículos científicos, literatura gris, informes técnicos), que se dan en la misma área o áreas con regímenes hidrológicos similares. Dado que no existen muchos estudios de dietas de las especies de interés en esta zona, para aquellas que no se consiguieron, se tomaron los valores calculados en otros modelos en ecosistemas de lagunas costeras como se evidencia en la Tabla 5.

Tabla 5: Origen de los datos para la elaboración de la matriz de dieta de los grupos funcionales del modelo en *Ecopath*.

Grupo	Fuente
Mugilidae	Abascal-Monroy, 2014;
Elopidae	Zétina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Ariidae	Zétina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Gerreidae	Abascal-Monroy, 2014 ;
Cichlidae	Abascal-Monroy, 2014 ;
Megalopidae	Gómez-Canchong <i>et al.</i> , 2004; Cataño y Garzón-Ferreira 1994
Sciaenidae	Abascal-Monroy, 2014
Cupleiformes (Engraulidae y Clupeidae)	Abascal-Monroy, 2014
Erythrinidae	Banquette-Cano <i>et al.</i> , 2005; Da Silva <i>et al</i> , 2010
Carangidae	Zétina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Centropomidae	Abascal-Monroy, 2014
Prochilodontidae	Santamaría, 2014
Anostomidae	Casas <i>et al.</i> , 2007
Viejitas y doradas (Curimatidae y Bryconidae)	Gómez-Barrera <i>et al</i> , 2014
otros bagres Siluriformes (Pimelodidae-Auchenipteridae - Heptapteridae)	López-Casas y Jiménez-Segura, 2007
Thrichiuridae	Abascal-Monroy, 2014
Serrasalminidae	Goulding, 1980
Sternopygidae	Olaya-Nieto <i>et al.</i> , 2009
Portunidae	Zétina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Moluscos	Abascal-Monroy, 2014
Penaeidae	Abascal-Monroy, 2014
Invertebrados	Zétina-Rejón <i>et al.</i> , 2003
Zooplankton	Abascal-Monroy, 2014

6.2.5 Balanceo y calidad del modelo

6.2.5.1 Balanceo final del modelo

Cuando las eficiencias ecotróficas (EE) calculadas por Ecopath a partir de los valores de entrada iniciales calculados para P/B y Q/B, y de la biomasa y dietas de cada grupo, eran mayores a 1, se realizaron ajustes, ya que los valores deben oscilar siempre entre 0 y 1 como las reglas de la termodinámica suponen (Christensen *et al.*, 2000). En primer lugar, los valores de P/B se fueron ajustando gradualmente sin sobrepasar los límites de confianza calculados. En segundo lugar, se modificaron los porcentajes de dieta de cada grupo ya que éstas pueden presentar una incertidumbre mayor y a su vez inciden en el cálculo de la EE (Christensen *et al.*, 2005).

6.2.5.2 Calidad del modelo

Para evaluar la calidad del modelo, se utilizó la herramienta Pedigree de Ecopath que tiene en cuenta el origen de los datos de entrada para determinar qué tan fiables son (Christensen *et al.*, 2000; Heymans *et al.*, 2016). A cada parámetro de entrada de cada grupo funcional se le asignó un valor del índice de Pedigree (Pe) según las categorías estipuladas por este software. Ecopath calcula un Pe individual para cada parámetro y uno ponderado para todo el modelo, entre más se acerque este valor a 1, indica que el modelo está altamente basado en datos locales y representa acertadamente al ecosistema (Christensen y Walters, 2004).

6.2.6 Atributos del ecosistema

Con el fin de determinar si existen variaciones durante los dos períodos evaluados en la CGSM, se calcularon los siguientes atributos del ecosistema:

6.2.6.1 Estadísticas básicas

Se estimaron todos los flujos totales del ecosistema puesto que son una representación del tamaño de la CGSM de acuerdo con la cantidad de energía que fluye a través de ésta (Ulanowicz, 1986). Los flujos totales del sistema se calculan a partir de la suma de consumo total, exportación total, respiración y el flujo total hacia el detritus en el sistema. Este parámetro permite realizar una comparación entre los flujos de diferentes redes (Christensen *et al.*, 2005).

6.2.6.2 Producción primaria total/respiración

El cociente entre la producción primaria total y la respiración es un indicador importante de la madurez del ecosistema como lo plantea Odum (1971), en ecosistemas en desarrollo la producción es mayor a la respiración por lo que esta proporción toma un valor mayor a 1. Por el contrario, si el sistema ya ha sido contaminado por materia orgánica el valor es menor a 1. Cuando el valor se aproxima a 1, se estima que el ecosistema presenta una mayor madurez debido a que existe un balance entre la energía fijada y la energía perdida (Christensen *et al.*, 2005).

6.2.6.3 Índice de reciclaje de Finn

Para evaluar la madurez (Christensen, 1995) del sistema también se puede calcular el índice de reciclaje (Finn, 1976), éste se determina con la fracción de los flujos totales del sistema que se recicla por los demás componentes y se espera que el reciclaje aumente sea proporcional a la madurez (Christensen *et al.*, 2005).

6.2.6.4 Índice de Omnivoría

Este índice representa la varianza de los niveles tróficos de las presas del consumidor y se calcula con la siguiente ecuación (Pauly *et al.*, 1993):

Ecuación 8

$$IO_i = \sum_{j=1}^n \left(TL_j - (TL_i - 1) \right)^2 \cdot DC_{ij}$$

Donde: TL_j es el nivel trófico de la presa j , TL_i es el nivel trófico del depredador i y DC_{ij} es la proporción de la presa j que hace parte de la dieta del depredador i .

También se obtiene el índice de omnivoría de todo el sistema haciendo un promedio del valor de este índice de todos los consumidores ponderado por el logaritmo de la proporción entre el consumo y la biomasa del consumidor (Christensen *et al.*, 2005). Este índice consiste en una escala de 0 a 1, donde 0 significa que se trata de un depredador especializado, alimentándose de un único nivel, y los valores más cercanos a 1 indican que el depredador se alimenta de más de un nivel trófico, es decir hay mayor grado de omnivoría

(Pauly *et al.*, 1993). Esta medida permite caracterizar las interacciones alimentarias entre los niveles tróficos y la complejidad del ecosistema (Cruz-Escalona *et al.*, 2013).

6.2.6.5 Impactos tróficos combinados

Para determinar el impacto directo e indirecto que ejerce cada grupo sobre los demás y también las artes de pesca en ellos, se utilizó un algoritmo que se encuentra en *Ecopath* (Ulanowicz, 1986). El resultado se presenta en una matriz de impactos tróficos donde aparecen las interacciones entre los grupos impactantes (*i*) y los grupos impactados (*j*). La matriz se compone de valores que van de -1 a 1 y representan los cambios en proporción si se da un incremento del grupo que impacta.

Ecuación 9

$$MTT_{ij} = DC_{ij} - FC_{ij}$$

Cada valor se calcula mediante la ecuación anterior donde MTT_{ij} es el impacto trófico combinado, DC_{ij} es la matriz de dieta (cantidad con la que aporta *j* a la dieta de *i*) y FC_{ij} es la proporción de las pérdidas debido a la depredación sobre *j* a causa de *i*.

6.2.7 indicadores de crecimiento y desarrollo

Para evaluar estos parámetros en la CGSM, se utilizaron tres indicadores propuestos por Ulanowicz (1986), la Ascendencia (A), el Overhead (O) y la Capacidad de Desarrollo (C).

El primero de ellos, la Ascendencia, es un indicador que mide el crecimiento y la actividad en cuanto a la cantidad total de flujos existentes y el desarrollo lo mide en relación con el contenido de la información en el sistema. Se calcula a partir de la ecuación 9:

Ecuación 10

$$A = \sum_{ij} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij}T}{T_i T_j} \right)$$

Donde T_{ij} es el flujo de energía del grupo funcional *i* (presa) hacia otro grupo funcional *j* (depredador). T representa los flujos totales de energía del sistema y se calcula mediante la sumatoria de todos los flujos T_{ij} como a continuación:

Ecuación 11

$$T = \sum_{ij} T_{ij}$$

Debido a la relación de la Ascendencia con el desarrollo del ecosistema, hay un límite para ésta, ya que los ecosistemas no crecen indefinidamente. Este límite teórico, se conoce como Capacidad de desarrollo (Ulanowicz, 1986), y se determina de la siguiente forma:

Ecuación 12

$$C = \sum_{ij} T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij}}{T}\right)$$

Sin embargo, los ecosistemas no alcanzan su Capacidad de Desarrollo y se puede determinar una diferencia positiva entre la Capacidad de Desarrollo y la Ascendencia, conocida como “Overhead” (Ulanowicz, 1986). Este tercer indicador cuantifica el potencial de adaptación a posibles cambios y/o nuevas circunstancias de la red trófica. Por ende, un ecosistema con una Ascendencia alta pero un Overhead insuficiente no puede hacer frente de manera adecuada a dichas perturbaciones (Ulanowicz, 1986). La ecuación 12 permite calcular el Overhead:

Ecuación 13

$$O = - \sum_{ij} T_{ij} \log\left(\frac{T_{ij}^2}{T_i T_j}\right)$$

Donde T_{ij} se calcula de la misma forma que en los indicadores anteriores. T_i es el flujo total de energía del grupo i , y T_j es el flujo total de energía del grupo j .

De igual forma, los cocientes entre estos tres parámetros facilitan comparar ecosistemas o períodos evitando posibles sesgos debido a la magnitud de los flujos tróficos. El cociente A/C se considera como un indicador de organización del sistema, y corresponde a un índice que va de 0 a 1 (Ulanowicz, 1986), el de O/A es un indicador de la resiliencia del sistema y finalmente el de O/C es un indicador del potencial de crecimiento (Kay *et al.*, 1989).

6.2.8 Índices de Centralidad

La centralidad es uno de los principales parámetros que se incluyen en el estudio de redes pues permiten evaluar la importancia de un nodo (en este caso de un grupo funcional) en la red (Golbeck, 2013). En este estudio, se calcularon tres índices de este tipo, basados en el análisis de redes, con el fin de determinar la importancia de un grupo funcional dependiendo de su posición en la red trófica y de la cantidad de energía que circula a través de éste. Teniendo en cuenta los valores calculados de los flujos de consumo de cada grupo funcional en los dos períodos evaluados (Molina *et al.*, 2006).

El primero que se calculó fue el índice de grado (D), uno de los más fáciles de calcular, que se constituye por el número total de flujos (número de conexiones) de los que un grupo funcional de la red hace parte (Golbeck, 2013), en todas direcciones, tanto en función de depredador como de presa, este valor se calcula con la siguiente ecuación:

Ecuación 14

$$D_i = D_{in\ i} + D_{out\ i}$$

donde $D_{in\ i}$ son los flujos tróficos de entrada del grupo i y $D_{out\ i}$ corresponde a los flujos tróficos de salida del grupo i .

El segundo índice que se determinó fue el de cercanía (C_c), que designa la capacidad de un grupo funcional para alcanzar los demás grupos de la red, de esta manera, los que se consideran más centrales son aquellos cuyas distancias con los demás son menores (Golbeck, 2013). La ecuación que se emplea es la que se planteó a continuación:

Ecuación 15

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

donde N indica el número de grupos funcionales en la red, $\sum_{j=1}^N d_{ij}$ corresponde a la suma de las distancias cortas entre el grupo funcional i (presa) y j (depredador).

El tercero y último índice fue el del Status propuesto por Katz (1953), cuya función es establecer la influencia relativa de un grupo dentro de la red. Éste no solo incluye las

interacciones con los grupos vecinos más cercanos sino también los flujos hacia otros grupos funcionales con los que interactúa indirectamente. Debido a esta relación indirecta los valores correspondientes se atenúan con un factor α para disminuir la influencia de dicho valor en la longitud calculada. La ecuación que se empleó es la que se presenta abajo:

Ecuación 16

$$C_{katz(i)} = \sum_{k=1}^{\infty} \sum_{j=1}^n \alpha^k (M^k)_{ji}$$

donde n es el número total de grupos funcionales, M^k es el producto de k veces de la matriz de adyacencia, α es el factor de atenuación (entre 0 y 1) (Katz, 1953).

Todos los índices de centralidad previamente descritos se calcularon usando el software VISIONE 2.18 (Baur *et al.*, 2002).

7 RESULTADOS

7.1 Modelación

El modelo creado para la CGSM empleó la biomasa para cada grupo funcional que puede ser aprovechable en el ecosistema y se calculó a partir de los datos colectados en los 20 años durante los cuales se ha llevado a cabo el monitoreo. Dicha biomasa, se empleó para ambos períodos evaluados: el inicial en 201-2005 y el más reciente 2015-2019.

De acuerdo con lo estipulado anteriormente, cada período se evaluó con una matriz depredador/presa con pequeñas variaciones para corregir los desbalances de las eficiencias ecotróficas (Tabla 6 y Tabla 7).

A partir de los parámetros iniciales (Tabla 3 y 4), Ecopath determinó las eficiencias ecotróficas para cada período después de los ajustes antes mencionados, así como también los niveles tróficos para cada grupo, éstos están consignados en la Tabla 8.

Tabla 6: Matriz depredador/presa usada para evaluar el periodo 2001-2005

Presa \ Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 Mugilidae	0	0,269	0,006	0	0	0,52	0	0	0	0,093	0,001	0	0	0	0	0	0	0	0,011	0	0	0	0
2 Elopidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Ariidae	0	0	0,008	0	0	0,12	0,009	0	0	0	0,005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 Gerreidae	0	0	0,033	0	0	0	0,002	0	0,086	0,263	0	0	0	0	0	0	0	0	0,004	0	0	0	0
5 Cichlidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,411	0	0,283	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 Megalopidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 Sciaenidae	0	0	0	0	0	0	0,007	0	0	0	0,128	0	0	0	0	0,676	0	0	0	0	0	0	0
8 Clupeiformes	0	0	0,08	0	0,011	0,12	0,002	0,001	0	0,111	0,005	0	0	0	0	0,035	0	0,053	0,031	0	0	0	0
9 Erythrinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Carangidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11 Centropomidae	0	0	0,003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 Prochilodontidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 Anostomidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,023	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 Viejitas y Doradas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,789	0	0	0	0	0
15 Siluriformes (otros)	0	0	0	0	0	0	0	0	0,012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 Thrichiuridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,095	0	0	0	0	0	0	0
17 Serrasalminae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 Sternopygidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,084	0	0	0	0	0
19 Portunidae	0	0	0,123	0	0,018	0	0,007	0,007	0	0,06	0,101	0	0	0	0	0,011	0	0,033	0,133	0	0	0	0
20 Moluscos	0,013	0	0,03	0	0,158	0	0	0,01	0	0,09	0,071	0	0	0	0,04	0	0	0	0,171	0	0	0	0
21 Penaeidae	0,033	0,198	0,074	0	0	0,03	0,26	0	0,275	0,063	0,241	0	0	0	0	0,182	0	0	0,07	0	0,064	0	0
22 Invertebrados (otros)	0,279	0,533	0,381	0,51	0,34	0,01	0,376	0,344	0,01	0,038	0,164	0,02	0,05	0	0,3	0	0	0	0,19	0,162	0,593	0,183	0
23 Zooplancton	0,248	0	0	0,16	0	0	0	0,171	0,163	0	0	0	0	0,006	0,66	0	0	0	0	0,222	0,044	0,065	0,039
24 Macrófitas	0,427	0	0,262	0,33	0,474	0,2	0,337	0,242	0	0,282	0	0	0,95	0	0	0	0,96	0,04	0,389	0,445	0,3	0,589	0
25 Fitoplancton	0	0	0	0	0	0	0	0,225	0	0	0	0,5	0	0,113	0	0	0	0	0	0,171	0	0,163	0,961
26 Detritus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,48	0	0,881	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabla 7: Matriz depredador/presa usada para evaluar el periodo 2015-2019

Presa \ Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 Mugilidae	0	0,269	0,005	0	0	0,48	0	0	0	0,093	0,001	0	0	0	0	0	0	0	0,001	0	0	0	0
2 Elopidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3 Ariidae	0	0	0,009	0	0	0,16	0,008	0	0	0	0,005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 Gerreidae	0	0	0,023	0	0	0	0,002	0	0,076	0,163	0	0	0	0	0	0	0	0	0,004	0	0	0	0
5 Cichlidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,421	0	0,283	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6 Megalopidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7 Sciaenidae	0	0	0	0	0	0	0,008	0	0	0	0,128	0	0	0	0	0,676	0	0	0	0	0	0	0
8 Clupeiformes	0	0	0,08	0	0,011	0,12	0,002	0,001	0	0,211	0,005	0	0	0	0	0,035	0	0,053	0,031	0	0	0	0
9 Erythrinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10 Carangidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11 Centropomidae	0	0	0,003	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12 Prochilodontidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13 Anostomidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0,023	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14 Viejitas y Doradas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,789	0	0	0	0	0
15 Siluriformes (otros)	0	0	0	0	0	0	0	0	0,012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16 Thrichiuridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,095	0	0	0	0	0	0	0
17 Serrasalminidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18 Sternopygidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,084	0	0	0	0	0
19 Portunidae	0	0	0,123	0	0,018	0	0,007	0,007	0	0,06	0,101	0	0	0	0	0,011	0	0,033	0,133	0	0	0	0
20 Moluscos	0,013	0	0,03	0	0,158	0	0	0,01	0	0,09	0,071	0	0	0	0,04	0	0	0	0,171	0	0	0	0
21 Penaeidae	0,033	0,198	0,074	0	0	0,03	0,26	0	0,275	0,063	0,241	0	0	0	0	0,182	0	0	0,07	0	0,064	0	0
22 Invertebrados (otros)	0,279	0,533	0,391	0,51	0,34	0,01	0,376	0,344	0,01	0,038	0,164	0,02	0,05	0	0,3	0	0	0	0,19	0,162	0,593	0,183	0
23 Zooplankton	0,248	0	0	0,16	0	0	0	0,171	0,163	0	0	0	0	0,006	0,66	0	0	0	0	0,222	0,044	0,065	0,039
24 Macrófitas	0,427	0	0,262	0,33	0,474	0,2	0,337	0,242	0	0,282	0	0	0,95	0	0	0	0,96	0,04	0,399	0,445	0,3	0,589	0
25 Fitoplancton	0	0	0	0	0	0	0	0,225	0	0	0	0,5	0	0,113	0	0	0	0	0	0,171	0	0,163	0,961
26 Detritus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,48	0	0,881	0	0	0,04	0	0	0	0	0	0
Suma	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabla 8: Datos de entrada completos para los dos períodos evaluados (2001-2005; 2015-2019) en CGSM, Caribe colombiano. Los datos en negrita fueron estimados por el programa *Ecopath*. H: proporción del área ocupada por el grupo funcional; NT: Nivel trófico; B: Biomasa; P/B: Proporción producción y biomasa, Q/B: Proporción consumo y biomasa; EE: Eficiencia ecotrófica

	Grupo	H	NT		B (t/km ²)		P/B		Q/B		EE	
			2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019	2001-2005	2015-2019
1	Mugilidae	1,000	2,706	2,706	4,067	4,067	2,300	2,300	28,000	28,000	0,927	0,998
2	Elopidae	1,000	3,540	3,540	0,636	0,636	1,450	1,450	19,200	19,200	0,535	0,495
3	Ariidae	1,000	3,157	3,150	1,623	1,623	2,050	2,050	23,200	23,200	0,583	0,555
4	Gerreidae	1,000	2,833	2,833	1,091	1,091	1,526	1,526	8,700	8,700	0,996	0,895
5	Cichlidae	0,400	2,725	2,725	1,144	1,144	1,120	1,120	15,600	15,600	0,778	0,645
6	Megalopidae	1,000	3,416	3,433	1,023	1,023	2,270	2,270	5,400	5,400	0,194	0,036
7	Sciaenidae	0,500	3,051	3,051	0,274	0,274	1,460	1,460	6,800	6,800	0,941	0,795
8	Clupeiformes	0,350	2,657	2,657	1,042	1,042	4,900	4,900	73,900	73,900	0,989	0,999
9	Erythrinidae	0,250	3,689	3,687	0,131	0,131	1,050	1,050	6,700	6,700	0,804	0,196
10	Carangidae	0,600	3,245	3,226	0,080	0,080	1,310	1,310	8,700	8,700	0,365	0,753
11	Centropomidae	1,000	3,758	3,756	0,199	0,199	1,170	1,170	5,800	5,800	0,864	0,850
12	Prochilodontidae	0,400	2,026	2,026	0,069	0,069	2,010	2,010	14,000	14,000	0,343	0,086
13	Anostomidae	0,250	2,065	2,065	0,033	0,033	1,250	1,590	13,200	13,200	0,894	0,805
14	Viejitas y Doradas	0,250	2,006	2,006	0,019	0,019	1,150	1,150	24,600	24,600	0,666	0,829
15	Siluriformes (otros)	0,500	3,137	3,137	0,026	0,026	1,200	1,400	29,200	29,200	0,841	0,984
16	Thrichiuridae	0,100	4,119	4,118	0,007	0,007	1,140	1,140	8,500	8,500	0,984	0,801
17	Serrasalminidae	0,250	2,000	2,000	0,003	0,003	1,350	1,350	18,200	18,200	0,324	0,032
18	Sternopygidae	0,250	3,126	3,125	0,001	0,001	1,340	1,340	8,400	8,400	0,674	0,581
19	Portunidae	1,000	2,972	2,953	4,786	4,786	2,228	2,228	6,285	6,285	0,983	1,000
20	Moluscos	0,750	2,443	2,443	5,753	5,753	2,641	2,641	10,680	10,680	0,757	0,757
21	Penaeidae	1,000	2,943	2,943	7,534	7,534	3,163	3,163	10,654	10,654	0,731	0,731
22	Invertebrados	1,000	2,307	2,307	229,220	229,779	6,166	6,166	26,641	26,641	0,900	0,900
23	Zooplankton	1,000	2,041	2,041	47,260	47,360	18,624	18,624	84,963	84,963	0,700	0,700
24	Macrófitas	1,000	1,000	1,000	654,123	655,703	8,197	8,197			0,700	0,700
25	Fitoplancton	1,000	1,000	1,000	355,261	356,031	19,617	19,617			0,700	0,700
26	Detritus	1,000	1,000	1,000	84,710	84,710					1,E-04	1,E-04

7.2 Atributos del ecosistema

7.2.1 Estadísticas Básicas

La comparación de los flujos totales para la CGSM en ambos períodos evaluados muestra que los valores exhibidos al inicio del monitoreo y los más recientes son similares, si bien este segundo período fue ligeramente mayor (tabla 9). En cuanto a los flujos del ecosistema, se pudo observar que el 36,3 % (2001-2005) y 36,4 % (2015-2019) de éstos se dirige a consumo, después los flujos de exportaciones están entre 21,4 % (2001-2005) y 21,5 % (2015-2019) y flujo a detritus es idéntico para ambos ubicándose en 21,4 %. Por último, los flujos respiratorios son los más bajos con un 20,9% (ambos períodos). En cuando al índice de reciclaje de Finn, este valor también fue muy similar para los dos períodos e indica que aproximadamente el 4,41% de los flujos del ecosistema se reciclan, lo que supone una madurez baja (Christensen, 1995). El índice de omnivoría del sistema, al igual que los anteriores valores, es muy similar en ambos momentos, siendo de 0,31 correspondiente a una dieta especialista por la mayor parte de los grupos (Pauly *et al.*, 1993). El índice de Pedigree que se calculó para el modelo es de 0,698 para ambos períodos analizados. Este valor se encuentra dentro de los más altos registrados e indica que la calidad del modelo es alta, pues los datos se basan en información colectada localmente (Christensen y Walters, 2004).

Tabla 9: Estadísticas básicas del ecosistema de la CGSM para los dos períodos evaluados.

Parámetro	2001-2005	2015-2019	Unidades
Total de flujos del sistema	29140,61	29206,1	t/km ² /año
Suma de flujos de consumo	10574,73	10598,09	t/km ² /año
Suma de las exportaciones	6239,54	6254,224	t/km ² /año
Suma de los flujos respiratorios	6091,456	6104,826	t/km ² /año
Suma de los flujos a detritus	6234,884	6248,956	t/km ² /año
Suma total de la producción	14699,32	14732,7	t/km ² /año
Biomasa total/flujos totales	0,04513983	0,04514162	t/km ² /año
Producción primaria total/ Respiración	2,02431	2,024472	
Índice de Omnivoría del sistema	0,3114688	0,3109562	
Índice de reciclaje de Finn	4,41174	4,4125	% flujos totales del sistema
Índice de Pedigree	0,6982759	0,6982759	

Al calcular las proporciones entre los diferentes flujos (Figura 2.) se reitera que no hay grandes cambios entre los valores de 2001-2005 y los de 2015-2019. La proporción entre los flujos de consumo respecto a los flujos totales es la más alta (0,36) lo que significa que hubo una demanda alta de energía. La proporción de los flujos respiratorios con los flujos totales, reflejan que el costo metabólico también fue similar en ambos periodos. Finalmente, la proporción entre BT/FT es un valor relativamente bajo respecto al valor que se registra para un ecosistema maduro, lo que significaría que se trata de un ecosistema en desarrollo.

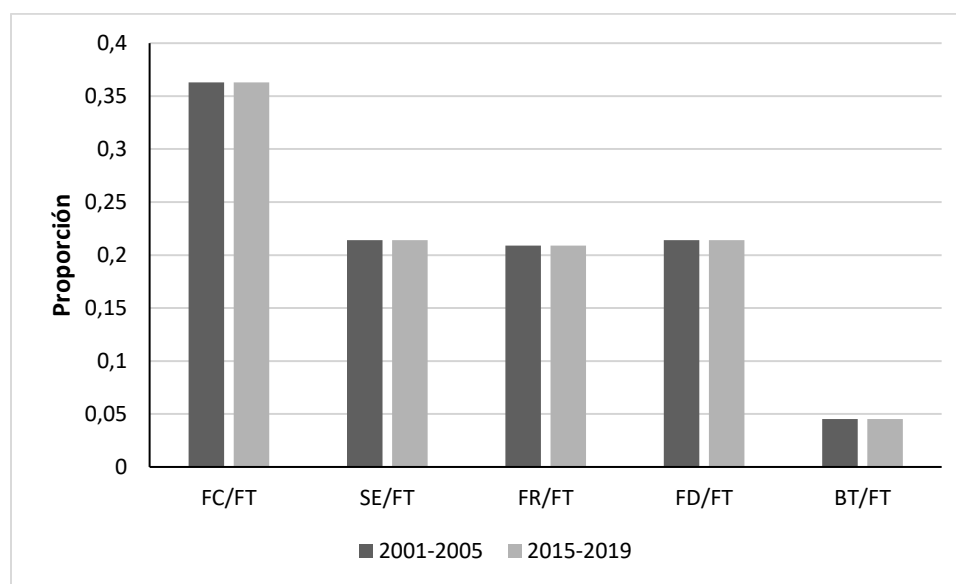
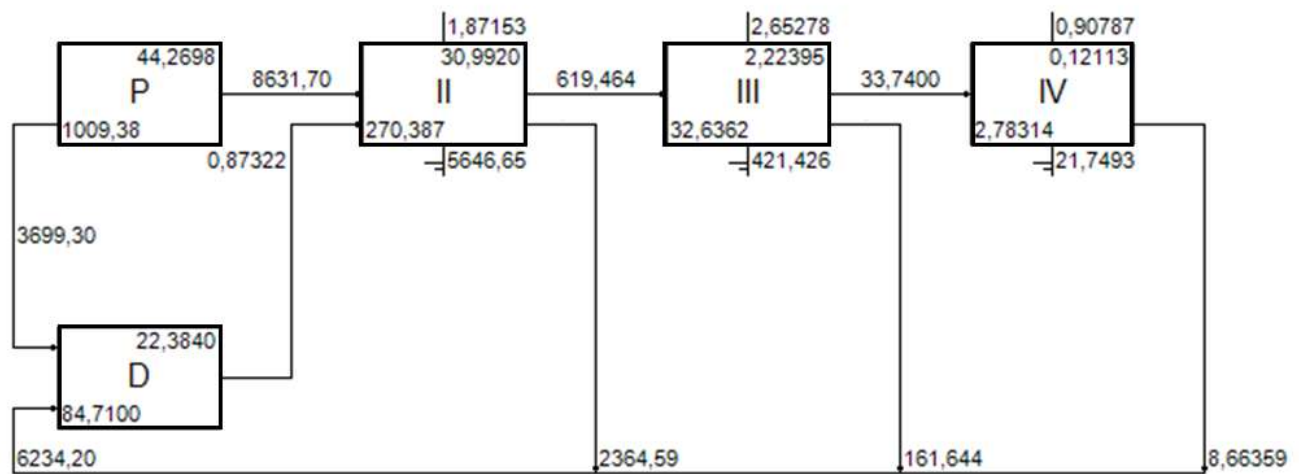


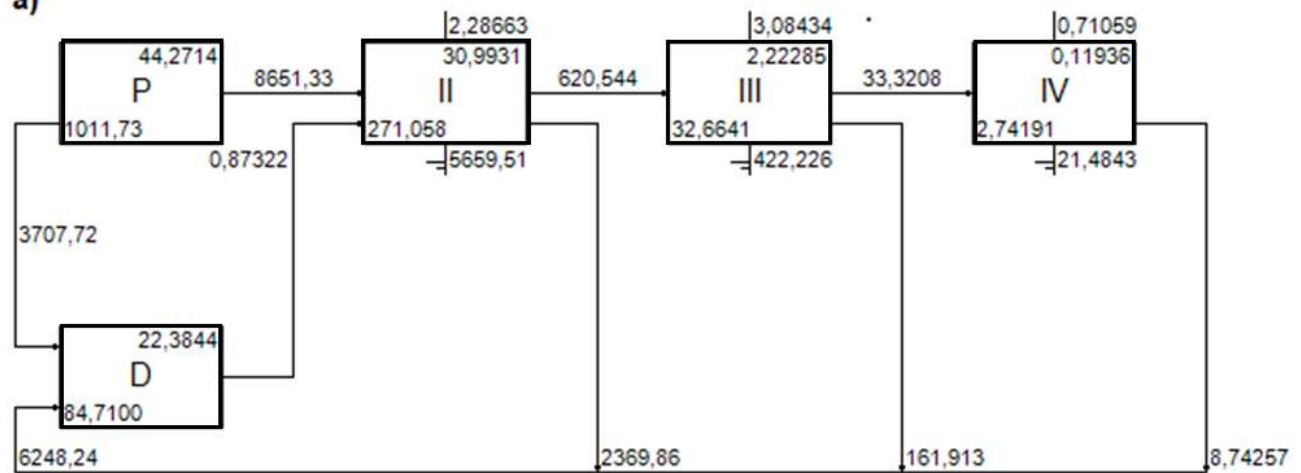
Figura 2. Proporciones de los flujos de energía del ecosistema de CGSM, en los dos periodos del monitoreo. FT: Flujos totales, DC: Flujos de consumo, SE: Suma de las exportaciones, FR: Flujos respiratorios, FD: Flujos a detritus y BT: Biomasa total.

7.2.2 Agregación trófica

Durante los dos periodos evaluados en este estudio, se obtuvo una distribución similar de la biomasa a través de los niveles tróficos. El mayor porcentaje de biomasa se encontró en el nivel trófico I (productores primarios), seguido por el nivel II (consumidores primarios), el nivel III (consumidores secundarios) y, por último, el nivel IV (consumidores terciarios). El porcentaje del flujo que se dirige a la respiración es mayor en el nivel trófico II, el porcentaje de capturas o de exportaciones es mayor en el nivel trófico III. Una pequeña diferencia en la magnitud de los valores se puede observar en la Figura 3, pero el comportamiento de los flujos es el mismo.



a)



b)

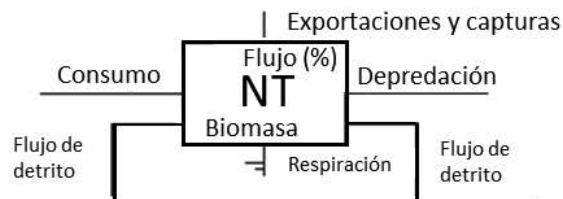


Figura 3. Modelo trófico agregado por nivel trófico para la CGSM. Están representados los diferentes tipos de flujo en cada nivel ($t \cdot km^2 \cdot año^{-1}$) a) 2001-2005, b) 2015-2019.

En cuanto a la distribución de los grupos, en el nivel trófico I está compuesto por los productores primarios, el fitoplancton (B:355,261) y las macrófitas (B:654,123). Si bien en ecosistemas marinos el principal productor primario es el fitoplancton, para la CGSM las macrófitas lo superaron en biomasa.

En el nivel II, se encuentran los grupos de invertebrados y zooplancton, que se alimentan de fitoplancton principalmente. También, se encuentran los grupos Serrasalminidae, Anostomidae Viejitas y Doradas y Prochilodontidae que se trata de especies principalmente herbívoras.

Los demás grupos al presentar dietas variadas tienen niveles tróficos entre el 2,5 y el 3,7, siendo el grupo Trichiuridae el único que pertenece al Nivel trófico IV, en donde también se encuentran las artes de pesca debido a la presión que ejercen en todos los niveles de la red trófica. Estas distribuciones fueron iguales en ambos períodos como se ve en la Figura 3 y en la Figura 4.

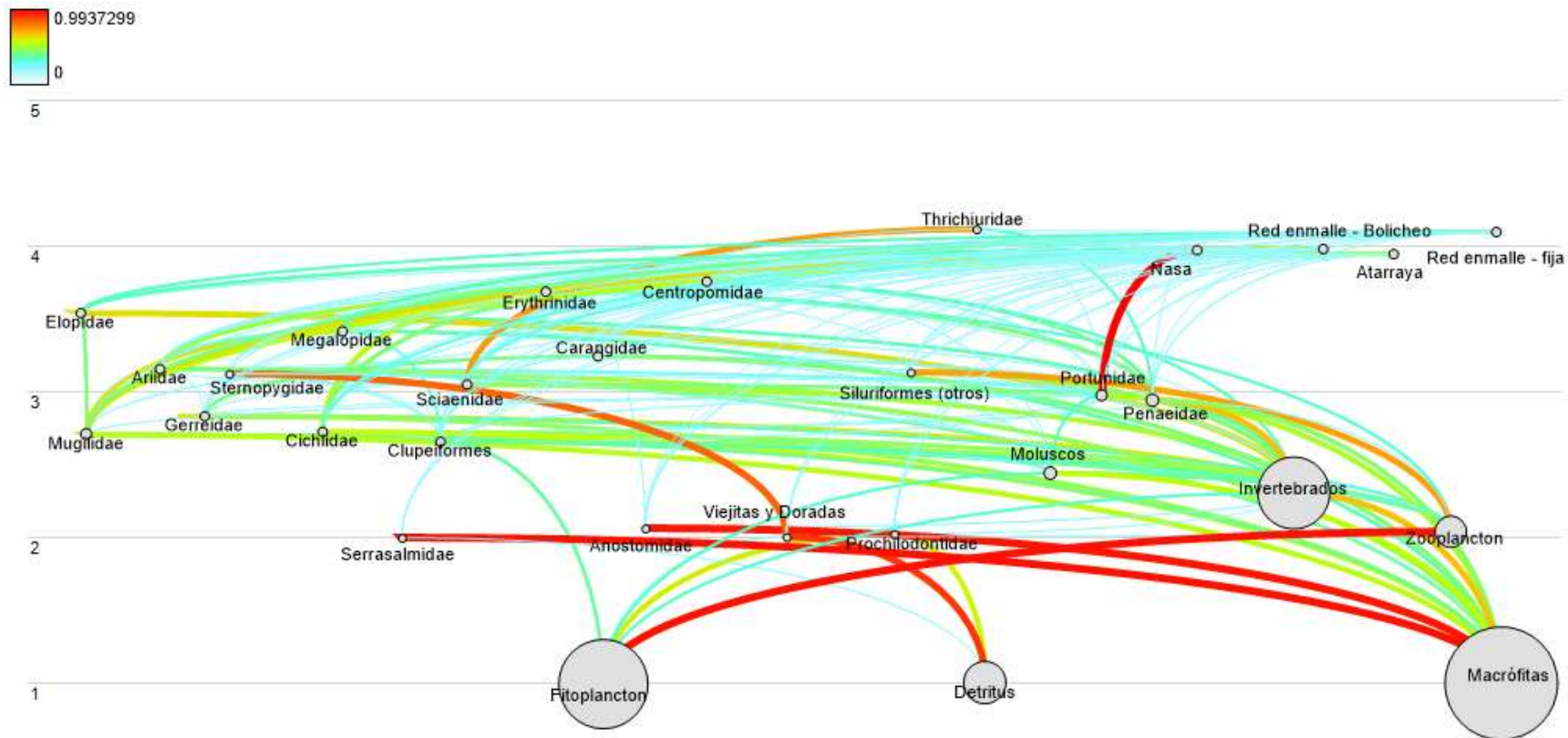


Figura 3. Diagrama de flujos de la biomasa de la CGSM (2001-2005), B: biomasa (t/km^2). El tamaño de la circunferencia equivale a la proporción de la biomasa del componente en el ecosistema. Los flujos se representan de dos formas, si están debajo son flujos entrantes y si están en la mitad superior son flujos salientes.

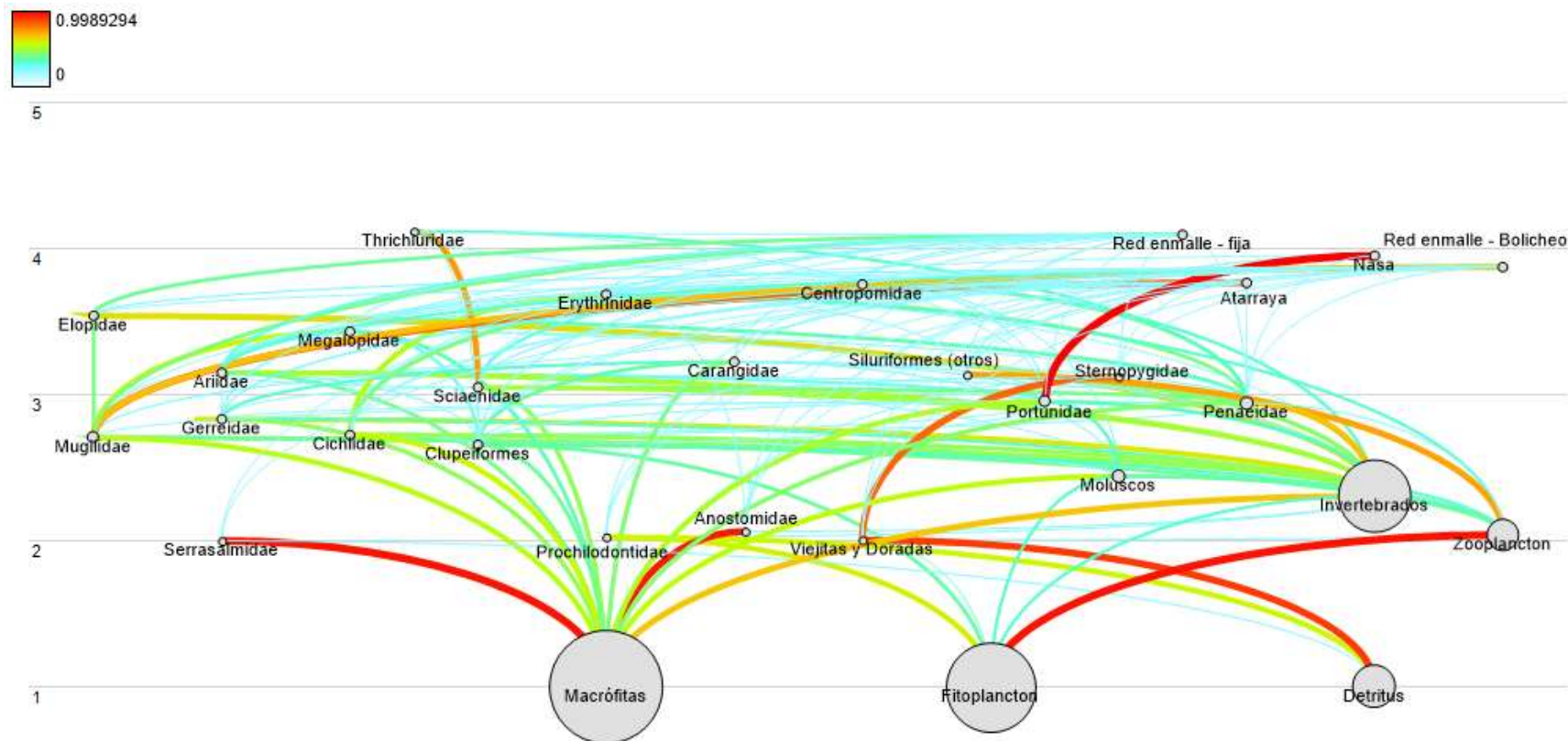


Figura 4. Diagrama de flujos de la biomasa de la CGSM (2015-2019), B: biomasa (t/km^2). El tamaño de la circunferencia equivale a la proporción de la biomasa del componente en el ecosistema. Los flujos se representan de dos formas, si están debajo son flujos entrantes y si están en la mitad superior son flujos salientes.

7.2.3 Eficiencia de transferencia

Se determinó si existía una variación en la eficiencia de transferencia promedio entre los niveles tróficos. El patrón de ambos periodos es muy similar siendo ligeramente mayor el de 2001-2005, en ambos casos el nivel trófico IV es el que muestra un mayor porcentaje de transferencia (Figura 5).

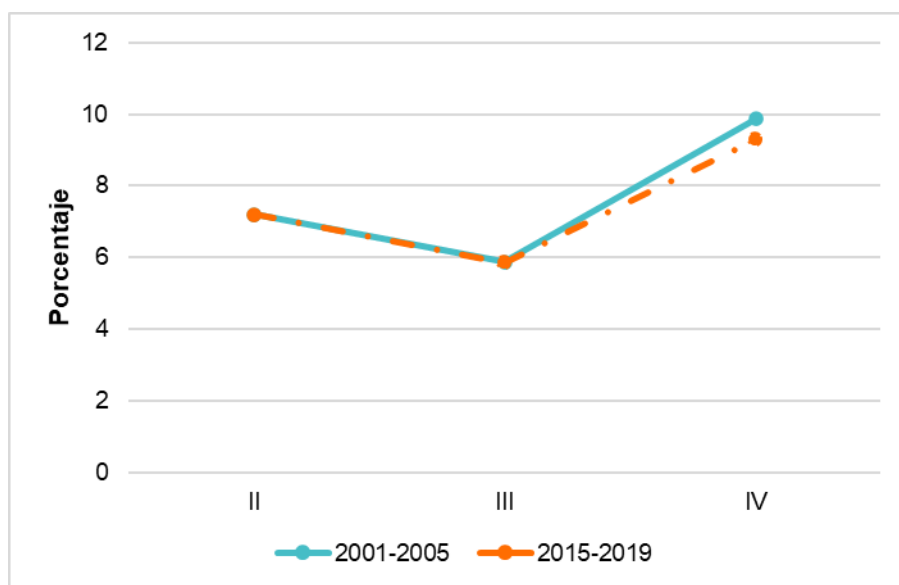


Figura 5. Eficiencia de transferencia (%) de los flujos de energía del ecosistema de CGSM, Caribe colombiano en 2001-2005 y 2015-2019.

7.2.4 Impactos tróficos combinados

En la Figura 6 se representan los datos para el periodo inicial (2001-2005) y en la Figura 7 para el periodo reciente (2015-2019). Estos diagramas muestran los efectos que se producen por depredación y por competencia entre los diferentes grupos funcionales de la CGSM. Se presentaron efectos similares en cuanto al efecto entre niveles tróficos, los pertenecientes al nivel trófico I (productores primarios) tuvieron efectos positivos en los niveles superiores pues son el alimento de estos o de sus presas, el mayor impacto positivo lo ejerce el grupo de macrófitas. De igual forma, los depredadores tienen un efecto negativo en sus presas y dependiendo de su especialidad se manifiesta la magnitud de éste, el grupo Ariidae fue el que mayor impacto negativo ejerció en los demás.

También, se incluyen los efectos de las cuatro principales artes de pesca de la zona. Se puede observar que las artes de pesca obtienen un efecto positivo indirecto de las especies que son objetivo de éstas, como se ve claramente en el caso de la nasa que se emplea principalmente en la captura de crustáceos como los pertenecientes a la familia Portunidae. El grupo Mugilidae, tuvo un efecto positivo en la atarraya y en la red de enmalle bolicheo, en ambos períodos. Como se esperaba, las artes de pesca ejercen un efecto negativo en las especies, siendo en este caso la red de enmalle fija la que causó un mayor efecto negativo en diferentes grupos funcionales durante los dos periodos (Figura 6 y Figura 7) afectando siempre en mayor magnitud al grupo Prochilodontidae. En 2001-2005 tuvo un efecto negativo considerable en el grupo Erythruridae que se redujo en el segundo periodo (2015-2019), durante el cual aumentó el efecto negativo de este arte en el grupo Carangidae. En segundo lugar, como el arte con mayor efecto negativo está la red de enmalle- bolicheo que en 2001-2005 afectó en gran medida al grupo Carangidae más este efecto se disminuyó considerablemente en 2015-2019. En tercer lugar, se encuentra la Atarraya, cuyo efecto negativo en el grupo Serrasalminidae se incrementó de 2001-2005 a 2015-2019.

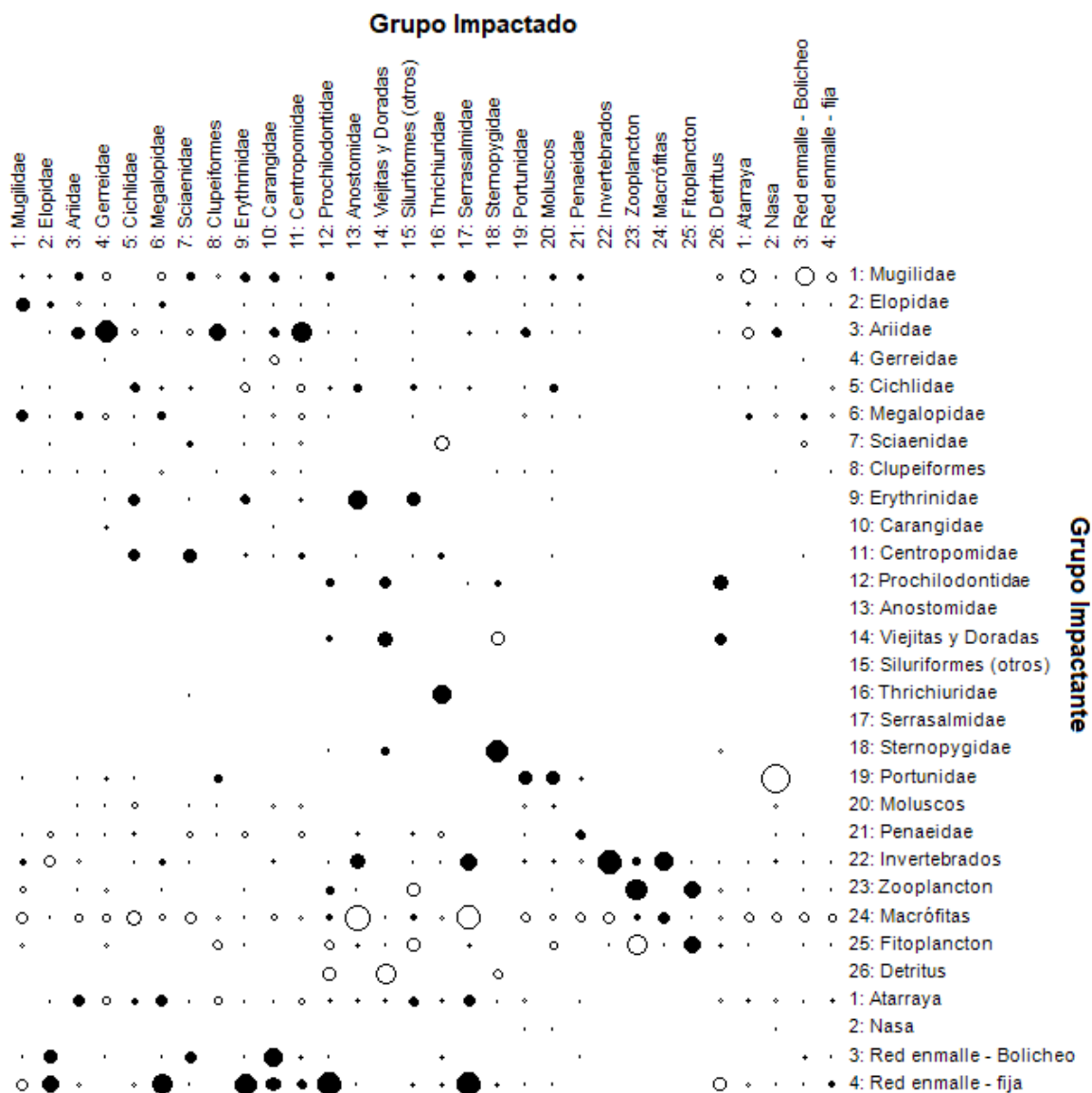


Figura 6. Impactos tróficos entre los diferentes grupos funcionales y artes de pesca del ecosistema de CGSM durante 2001-2005.

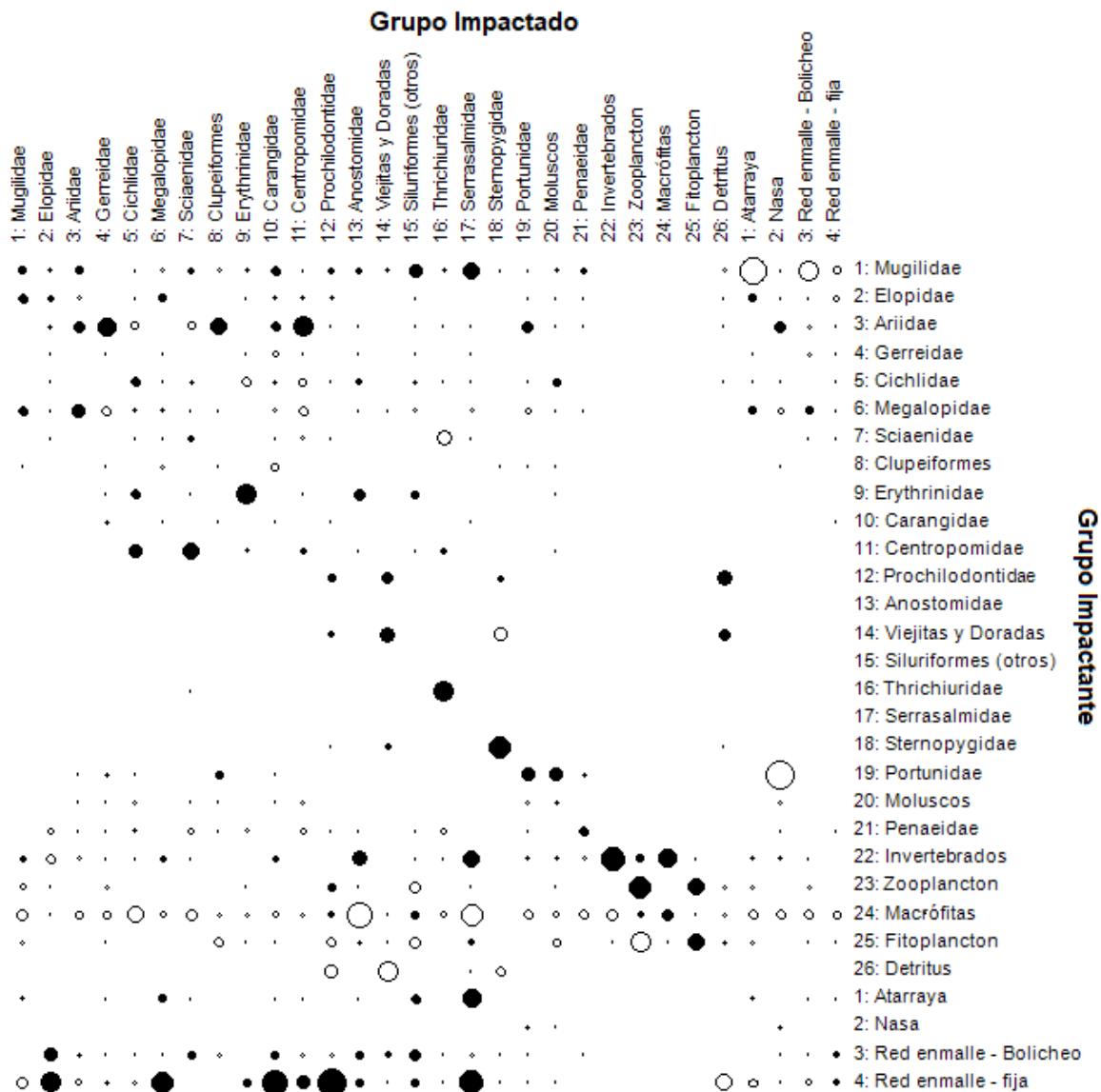


Figura 7. Impactos tróficos entre los diferentes grupos funcionales y artes de pesca del ecosistema de CGSM durante 2015-2019.

7.2.5 Indicadores de crecimiento y desarrollo

Respecto a los indicadores de crecimiento y desarrollo, éstos tampoco variaron mucho entre períodos. Siendo la Ascendencia (A) un poco mayor en 2001-2005, al ser un indicativo de actividad del sistema que se calcula desde su topología y su circulación de flujos (Scharler, 2009). Se pudo observar que la CGSM tiene una actividad de 36,6%. El Overhead (O) fue ligeramente mayor en 2015-2019, lo que se traduce a una energía de reserva mayor que permite responder frente a cambios ambientales (Ulanowicz, 1986; Costanza y Mageau, 1999; Boesch y Paul, 2001) durante este periodo (Tabla 10).

Tabla 10: Indicadores funcionales del ecosistema de CGSM para ambos periodos evaluados en flowbits y entre paréntesis los porcentajes correspondientes.

Parámetro	2001-2005	2015-2019
Ascendencia (A)	37898,4 (36,6%)	37978 (36,6%)
Overhead (O)	65697,9 (63,4%)	65842,6 (63,4%)
Capacidad (C)	103596(100%)	103821(100%)

Al calcular los coeficientes entre estos tres indicadores, se pudieron calcular tres características adicionales de la CGSM. El cociente entre A/C muestra que se trata de un ecosistema con un nivel bajo de orden, es decir se trata de un nivel de desarrollo y una organización bajos. Por consiguiente, el ecosistema tiene un mayor con potencial de crecimiento (O/C) y además con una alta resiliencia (O/A) (Figura 8).

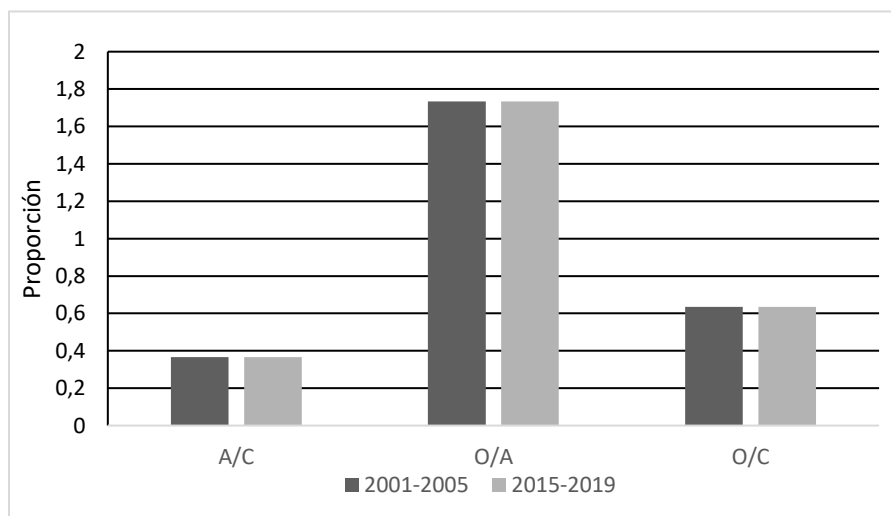


Figura 8. Proporciones de la organización y desarrollo del ecosistema (A/C), resiliencia (O/A) y potencial de crecimiento (O/C) para la CGSM durante los dos periodos evaluados.

7.2.6 Índices de centralidad

La representación de la red trófica es la misma para ambos períodos pues la matriz de dietas binaria que se usó es la misma.

El primer índice, el índice de grado (D), se presenta en la Figura 9. Se encontró que el grupo de invertebrados fue el mayor grado (9,3%) seguido de los Clupeiformes (7,5%) y Portunidae (7,1%). Los grupos de menor índice de grado fueron Elopidae (1,3%), Prochilodontidae (1,3%), Anostomidae (1,3%), Detritus (1,3%) y Serrasalmidae (0,9%).

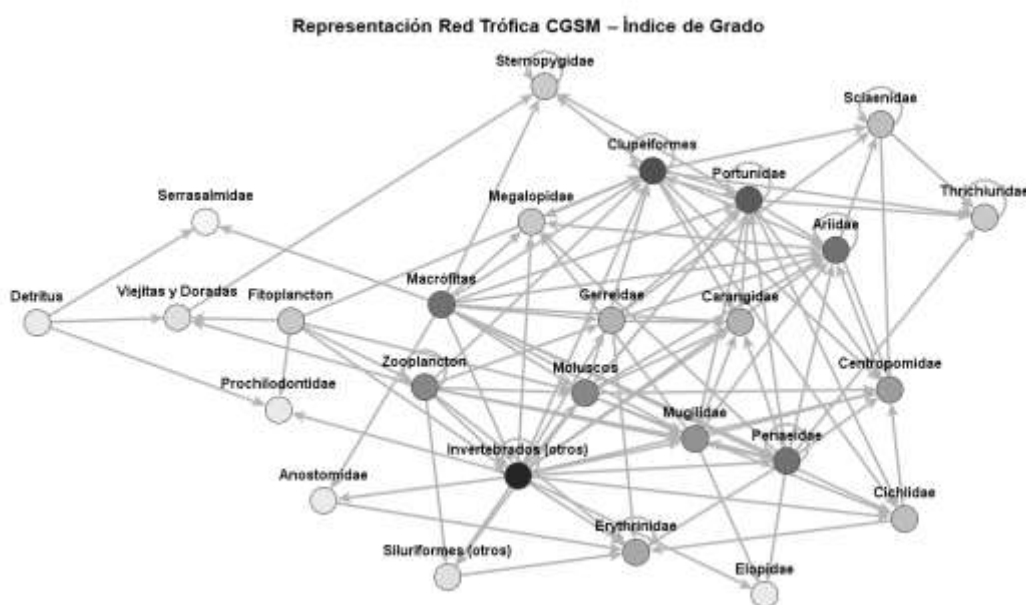


Figura 9. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Grado directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.

En la Figura 10 se representa el Índice de Cercanía (Cc), siendo el grupo invertebrados el de mayor valor (13%), seguido por las Macrófitas (12,5%), el Zooplancton (10,6%) y el Fitoplancton (10,1%). Los grupos Anostomidae, Viejitas y Doradas y Otros Siluriformes son los que obtuvieron el valor más bajo (0,8%), sin contar los grupos, Elopidae. Megalopidae, Erythrinidae, Carangidae, Prochilodontidae, Trichiuridae, Serransalmidae y Sternopydae cuyos valores para este índice fue de 0%.

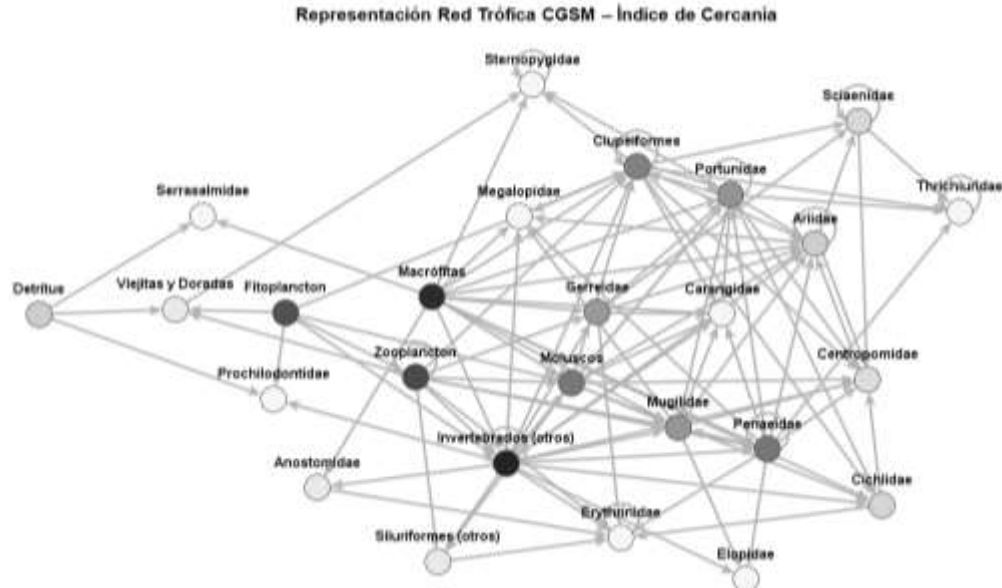


Figura 10. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Cercanía directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.

Finalmente, para el Índice de Status, se determinó que los dos grupos con mayor índice son Ariidae (10,3%) y Centropomidae (9,3%), seguido por Portunidae, Caranidae y Erythrinida (7%). El grupo que menor valor registró fue Serrasalmidae (1,15%), igualmente sin tener en cuenta a Macrofitas, Fitoplancton y Detritus cuyos valores para este índice es de 0% (Figura 11).

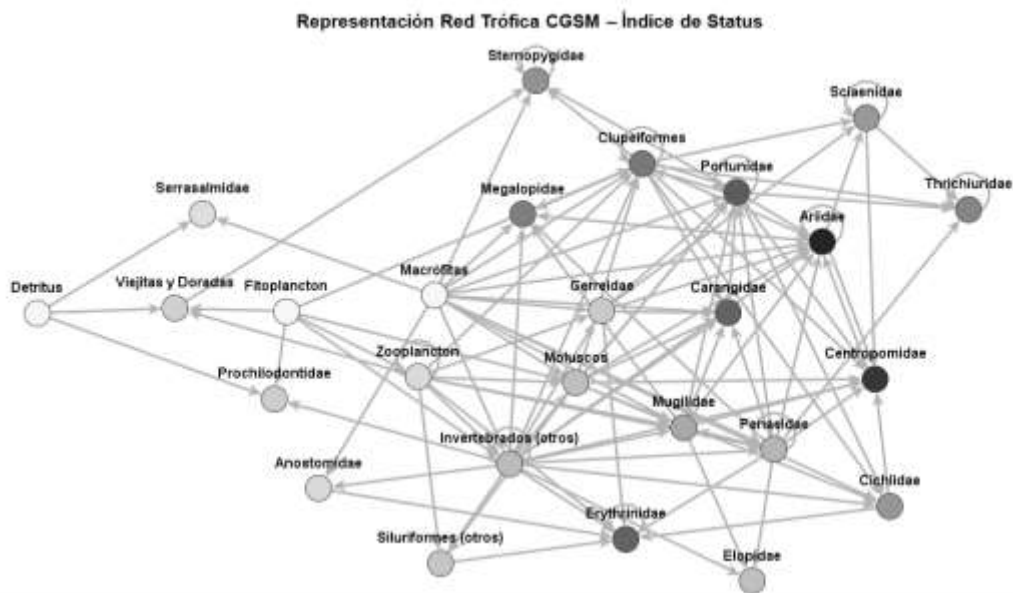


Figura 11. Red trófica de la CGSM, los grupos funcionales están representando el Índice de Status directamente proporcional a la saturación del color, el color más oscuro indica el valor más alto del índice.

8 DISCUSIÓN

La construcción de modelos tróficos basados en el balance de flujos de biomasa permite evaluar los cambios en un ecosistema a través de análisis en diferentes periodos en una misma área (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993). En este modelo construido para analizar la incidencia de la pesca en el estado de la red trófica en los últimos 20 años en la CGSM, a pesar de no evidenciar fuertes diferencias entre los dos periodos evaluados, demostró ser una buena representación del ecosistema teniendo en cuenta que el valor de Pedigree de 0,69 y se encuentra dentro de los más altos calculados (Bayle-Sempere *et al.*, 2013). Esto indica que las estimaciones hechas mediante el programa *Ecopath*, están estrechamente basadas en información obtenida localmente (Christensen y Walter, 2004). Un modelo se vuelve más relevante y menos refutable si se constituye de datos de calidad (Walters *et al.*, 1997). Este valor podría incrementarse, si los algunos de los datos que se ingresaron a partir de otros modelos fueran calculados desde datos colectados en la CGSM, como es el caso de las dietas de cada especie que en su mayoría no se encuentran disponibles para la zona estudiada. Sin embargo, dichos valores podrían no influir en la calidad el modelo, ya que como se mencionó éstas presentan un valor alto de incertidumbre debido a la variabilidad que existe entre individuos (Christensen *et al.*, 2000), sino que podría contribuir a tener una mejor representación de las relaciones de depredación, creando una red trófica más compleja e interconectada (Perryman *et al.*, 2020).

Los flujos totales, incluida su relación con la biomasa (BT/FT) es un valor relativamente bajo respecto al valor que se registra para un ecosistema maduro, lo que significaría que se trata de un ecosistema en desarrollo (Cabrera-Neri, 2005). Esto se puede comprobar con los valores dados para el índice de reciclaje de Finn.

Tabla 11: Estadísticas básicas de la CGSM comparadas con otros ecosistemas similares. Donde GdS: Golfo de Salamanca; GdM: Golfo de Morrosquillo.

Parámetro	CGSM	GdS ^a	GdM ^b	La Guajira ^c	Huizache-Caimanero ^d	Celestún ^e	Tamiahua ^f	Terminos ^g	Tamar ^h	Eden ^h	Unidades
Año	Colombia 2015-2019	Colombia 2013	Colombia 2012	Colombia 2006	México 1984	México 1992	México 1989	México 2010	Reino Unido 2005	Reino Unido 2015	
Total de flujos del sistema	29206,1	2.872,34	1.067,10	3.275,00	6668,56	4581	822,404	2080	23464	17957	t/km ² /año
Suma de flujos de consumo	10598,09	1171,3	550,1736	1166341	2051,84	1931	380,422	332,34	12254	9386	t/km ² /año
Suma de las exportaciones	6254,224	305,9	68,85159	760,527	7,39	565	11,449	671,51			t/km ² /año
Suma de los flujos respiratorios	6104,826	730,3	291,4135	487,984	1138,16	1040	244,945	191,03	7373	5648	t/km ² /año
Suma de los flujos a detritus	6248,956	664,8575	156,6656	860,257	3471,17	1609	185,587	885,92	2982	2121	t/km ² /año
Suma total de la producción	14732,7	1241,9	508,7254	1693	4319,743	1,537	315,788	929	7156	3860	t/km ² /año
Biomasa total/flujos totales	0,04514162	0,0128	0,023	0,021	0,073	0,05	0,026	0,07			t/km ² /año
Producción primaria total/ Respiración	2,024472	1,418	1,2354	2,559	3,35	1,54	1,047		0,641	0,35	
Índice de Omnivoría del sistema	0,3109562	0,3154	0,3414	0,314	0,25	0,18	0,137	0,22			
Índice de reciclaje de Finn	4,4125	8,87	3,58	7,47	9,9	13,4	15,57	3,65	40,54	40,37	% flujos totales del sistema
Índice de Pedigree	0,6982759	0,3373	0,645		0,3	0,73	0,62	0,47			

^a Ortiz-Oyola (2017)
^b Bustos-Montes (2012)
^c Criales-Hernández *et al.* (2006)
^d Zetina-Rejón *et al.* (2003)
^e Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez (2001)
^f Abarca-Arenas y Valero-Pacheco (1993)
^g Abascal-Monroy (2014)
^h Watson *et al.* (2019)

El porcentaje del flujo de energía que se recicla, que se estimó mediante el índice de Finn, muestra que la CGSM efectivamente se comporta como un ecosistema en desarrollo ya que como se muestra en la Tabla 11 el 4,41% de la biomasa se recicla. Según Odum (1971), el aporte de nutrientes externos reduce la cantidad de materia que se recicla, en el caso de la CGSM es existen muchas fuentes externas de materia que influncian los flujos de ecosistema. Los demás ecosistemas en esta tabla, aunque algunos son lagunas costeras como Huizache-Caimanero (Zetina-Rejón *et al.*, 2003), Celestún (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001), Tamiahua (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001) y Términos (Abascal-Monroy, 2014), los valores varían mucho debido a que las características topográficas no son con exactitud las mismas, especialmente el régimen de intercambio hídrico como lo establece Ruiz-Barreiro (2012). Por esta razón los flujos de materia orgánica se ven influenciados por factores externos diferentes. Esto se resalta, en el caso de los ecosistemas estuarinos Tamar y Edén, en Reino Unido (Watson *et al.*, 2019), cuyos porcentajes de reciclaje son muchísimos más altos debido a que no se trata de cuerpos de agua cerrados como las lagunas antes mencionadas y su régimen hídrico se ve influenciado por otras características marinas.

El otro estimador de madurez de ecosistema que se calculó fue el cociente entre la producción primaria total y la respiración, de acuerdo con los preceptos estipulados por

Odum (1971) este valor debe ser cercano a 1, debido a que la energía fijada tiende al equilibrio en relación con el costo energético es decir a la respiración de la comunidad que compone al ecosistema. En el caso de la CGSM, el valor es de 2,02 lo que indica que hay mayor producción primaria y se asemeja a un ecosistema en desarrollo. Es el mismo caso para la mayoría de los modelos comparados en la Tabla 11, incluyendo los modelos de Ortiz-Oyola (2017), Bustos-Montes (2012) y Criales-Hernández *et al.* (2006) realizados en Colombia pero en ecosistemas diferentes y los de Zetina-Rejón *et al.* (2003), Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez (2001), Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, (1993), Abascal-Monroy (2014) realizados en lagunas costeras en México similares a la CGSM, donde este parámetro es superior a 1, es decir la producción primaria es mayor que la respiración. Caso contrario se da con los ecosistemas estuarinos evaluados por Watson *et al.* (2019) en Reino Unido, donde la madurez es baja, debido a que se ve reducida por la actividad pesquera (Hernández-Padilla, 2012), teniendo en cuenta que la madurez está determinada por el equilibrio, una actividad externa cambia las dinámicas de la red, pues remueve biomasa del ecosistema.

Ulanowicz (1986) afirma que los niveles tróficos 2,5 a 3,5 tienen un rol de mediadores, ya que transfieren la mayor parte de la energía a los demás niveles del ecosistema, esto está relacionado con una mayor omnivoría, factor que también aporta a la resiliencia del ecosistema. Este fue el caso de la CGSM, pues la mayoría de los grupos que se analizaron estaban ubicados en un rango similar de nivel trófico (2,5 – 3,7). Normalmente, se esperaría que grupos con niveles tróficos fueran altamente competitivos por recursos similares, no obstante, como se observó en las dietas de las especies analizadas si bien tienen niveles tróficos similares no consumen exactamente las mismas especies (Cabrera-Neri, 2005). Lo anterior favorece la respuesta frente a la presión pesquera, pues las artes de pesca, en este modelo, tienen un nivel trófico levemente superior a este rango y cumplen con el rol de un competidor más (Criales-Hernández *et al.*, 2006). En comparación con otras lagunas costeras, como el estudio de Abascal-Monroy (2014), que evaluó tres épocas diferentes en la Laguna de Términos en México su nivel trófico promedio (NT: 2,7) fue muy similar al obtenido en la CGSM (NT= 2,65).

El análisis de impactos tróficos combinados demostró que al igual que otros ecosistemas de mangle (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001), la mitad del detritus se produce de las hojas que caen de los mangles y son exportados a regiones cercanas (Jacobi y Schaffer-

Novelli, 1990). La otra mitad queda suspendida (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008) siendo fuente de alimento directo para los juveniles de muchos peces y alimento indirecto para aquellos que son detritívoros (Thayer *et al.*, 1987), como el grupo Mugilidae de gran importancia comercial (González-Sansón y Alvarez-Lajonchere, 1978). Ya que el principal medio de transferencia de energía a los demás niveles es la depredación, es la razón que el grupo de macrófitas y el de detritus tienen un efecto positivo en los demás grupos (Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001).

En cuanto a la eficiencia de transferencia, Pauly y Christensen (1995) reportaron que en general los ecosistemas acuáticos presentan un valor de 10% de transferencia, en el caso de la CGSM este valor está dentro de este rango como se muestra en la Figura 5. En mayor porcentaje de transferencia en este ecosistema se encontró en el nivel trófico IV, difiere con lo encontrado por Zetina-Rejón *et al.* (2003) para ecosistemas similares con manglar que proveen resguardo a las presas lo que se revela en una transferencia mayor en el nivel II, y se comporta más como lo que supone un ecosistema con surgencia como el estudiado por Shannon *et al.* (2003), donde los grupos funcionales superiores son más relevantes. No obstante, este parámetro depende de muchos factores que influyen a ecosistemas similares en diferentes medidas, en el caso de la CGSM, se debe a la gran cantidad de consumidores secundarios que hay en la red trófica, incluidas las artes de pesca que como se mencionó antes ejercen una presión equivalente a la de depredadores (Criales-Hernández *et al.*, 2006).

La depredación es la principal causa de los impactos tróficos negativos que se observaron en las Figuras 6 y 7, esto coincide con lo observado en las demás lagunas y ecosistemas que se comparan (Ortiz-Oyola, 2017; Bustos-Montes, 2012; Criales-Hernández *et al.*, 2006; Zetina-Rejón *et al.*, 2003; Vega-Cendejas y Arreguín-Sánchez, 2001; Abarca-Arenas y Valero-Pacheco, 1993; Abascal-Monroy, 2014; Watson *et al.*, 2019). Sin embargo, para el caso de la CGSM, en magnitud el efecto de la red de enmalle fija es equiparable, y afecta a muchos grupos de interés, debido a su naturaleza poco selectiva y su forma de uso fijo (Puentes *et al.*, 2014), como se ve en cómo afecta a la familia Mugilidae. Las artes como las redes de enmalle tanto fija como en bolicheo son las que más efecto negativo tienen en el ecosistema, ya que emplean redes más grandes con menor selectividad. Algunos pescadores argumentan que el método de bolicheo es el que más daño causa a las poblaciones de peces ya que se emplea de manera dirigida a cardúmenes (Rueda-

Hernández y Santos-Martínez, 1997; Puentes *et al.*, 2014). Pero, desde que se inició el proyecto de Rehabilitación de la CGSM en el inicio de los años 90 (PRO-CIÉNAGA) se estableció que cuando se realice esta práctica se debe realizar con redes con tamaño de malla más amplio para reducir el impacto de ésta en los juveniles de peces, de seguirse este parámetro se puede justificar que sea la red de enmalle fija la que afecta principalmente a las especies de este modelo. La atarraya al tratarse de una red también tiene una incidencia negativa en muchas especies, debido a la misma razón descrita, como el tamaño de malla puede variar dependiendo de la especie que se quiera capturar, hay una alta variabilidad en las empleadas y, por ende, esto influye en la selectividad siendo bastante limitada y capturando así distintas especies (Puentes *et al.*, 2014). Por consiguiente, la nasa tiene un menor impacto en el ecosistema, debido a que afecta a un grupo reducido de especies, como son los crustáceos miembros de la familia Portunidae.

En el experimento propuesto por Ruiz-Barreiro, 2012 se analizaron los cambios en ascendencia y en overhead de diferentes sistemas lagunares costeros y otros para determinar como el ecosistema reaccionaba tras una perturbación que en este caso era la hipotética extracción de biomasa. Los resultados mostraron que este tipo de perturbación al tratarse de un decremento de energía ocasionada, el ecosistema se reorganizara en un nuevo estado sin verse muy afectado y manteniendo su topología. Este cambio podría asociarse a la remoción de biomasa ocasionada por la pesca en el ecosistema, al cual la CGSM está respondiendo de manera adecuada gracias a su resiliencia.

La resiliencia en lagunas costeras se le atribuye en gran parte a las complejas redes tróficas que poseen y también a las adaptaciones eco-fisiológicas de las especies que allí habitan a las variaciones en las condiciones medioambientales (Quirós, 1998; Flores-Verdugo *et al.*, 2007). En el caso de la CGSM, a pesar de que se trata de un ecosistema que se ha visto afectado por la actividad humana, su red trófica sigue presentando una complejidad que le permite enfrentar estos cambios como se ha mostrado en su alta ascendencia y overhead. Por consiguiente, el ecosistema tiene un potencial de crecimiento (O/C) y además de una alta resiliencia (O/A) (Figura 8).

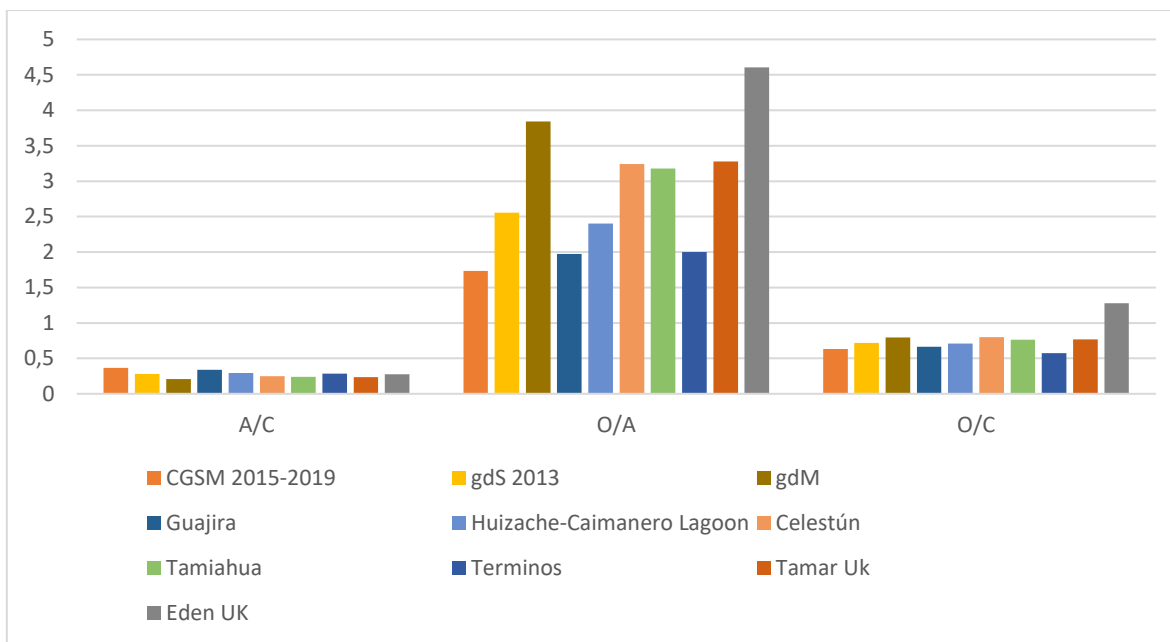


Figura 12. Cocientes de los parámetros ascendencia (A), overhead (O) y capacidad de desarrollo (C) para los ecosistemas que se comparan con este modelo.

Cuando un grupo determinado sufre una perturbación se generan cambios en la intensidad de los flujos, directa e indirecta, por ende, se afecta todo el sistema. Ruiz-Barreiro (2012) afirma que, si la ascendencia y el overhead se ven disminuidos por los cambios ambientales, difícilmente el ecosistema podría recuperarse debido a que la primera representa un indicador de organización y la segunda uno de resiliencia. En el caso de CGSM, podemos ver que este cociente (Figura 12) es elevado, lo que indica que se trata de un ecosistema que aún tiene la capacidad de recuperarse de cierta magnitud de daño.

No obstante, al comparar los valores con otros ecosistemas costeros, en la Figura 12 se puede observar que el estado de los otros es más prometedor en cuanto a su respuesta a perturbaciones. En los dos sistemas estuarinos en Reino Unido (Watson *et al.*, 2019) se debe en gran parte a la labor de restauración que se está llevando a cabo en el lugar para reducir la contaminación por exceso de nutrientes que llegan a los ecosistemas, lo que indicaría a su vez que en la CGSM aún hay mucho por hacer respecto a su proceso de rehabilitación para contrarrestar la actividad antrópica, incluida la pesca.

Las diferencias de estos parámetros también pueden ser explicados por las variaciones en la composición de cada red trófica. En cuanto a la estructura de la CGSM, los índices de centralidad permitieron establecer, que según el índice de grado los grupos más

importantes (Figura 9), que son aquellos con más conexiones entre sí, pertenecen a los niveles tróficos II y III. En el estudio de Abascal-Monroy (2014) en la Laguna de Términos, un ecosistema muy parecido a la CGSM se observó que las especies más importantes pertenecían a los niveles I y II, pues como se establece en una estructura trófica con un control de tipo *bottom-up* donde cobran importancia los grupos que conforman los niveles de productores y consumidores primarios (Vasas *et al.*, 2007). En ecosistemas de agua dulce y terrestres, como son en parte las lagunas costeras, se observa el mismo patrón (Menge, 2000). Sin embargo, la CGSM, no sigue este comportamiento, pues cada laguna tiene una influencia de agua salada y dulce diferencial (Cabrera-Neri, 2005), y el control de la red trófica puede ser una mezcla de varias fuerzas en niveles diferentes (Hunter y Price, 1992; Achá y Fortúrbel, 2003; Irigoyen-Arredondeo, 2013). Frau (2016) comprobó que un pulso hidrológico distinto afecta al fitoplancton y por consiguiente a la red trófica. Este autor comparó dos lagunas, una con conexión vertical y la otra con conexión horizontal al río Paraná, es decir que coincidían en muchos aspectos topológicos, salvo en el origen de agua dulce.

De igual forma Frau (2016), afirma que la vegetación litoral, las algas y el fitoplancton se benefician de forma distinta de los regímenes hidrológicos, ya que éstos suponen también niveles variados de nutrientes y los requerimientos de cada especie varían. En el caso de la CGSM, se destaca la relevancia del grupo de macrófitas, ya que incluye restos suspendidos de material vegetal que no se identifica en las dietas de los peces, como se mencionó antes debido a que en los sistemas lagunares costeros hay una alta disponibilidad de restos vegetales suspendidos (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008), en este caso provienen de diferentes fuentes, pero se destaca el origen en los manglares que son una fuente de alimento tanto directo como indirecto, pues al descomponerse hacen parte del detritus (Thayer *et al.*, 1987) .

Lo anterior se complementa con los resultados del índice de Cercanía (Figura 10), que resaltaron en segundo lugar la importancia de las macrófitas al ser un grupo con un gran número de interacciones directas con los demás grupos, sin intermediarios. Además, en este índice nuevamente se destaca la relevancia del grupo invertebrados, reiterando la importancia de los consumidores primarios como facilitadores de alimento a las demás especies de la red trófica, éstos y los peces pequeños se reconocen como grupos enlace en los ecosistemas (Mann, 1972; Odum y Heald, 1975). Los invertebrados son uno de los

principales grupos que consume este material vegetal, éstos son importantes para especies de interés comercial que también se alimentan de ellos como son los gérridos (González-Sansón y Rodríguez, 1983). Esta importancia de los productores y consumidores primarios se ratifica, con los demás resultados del índice de Cercanía, pues estos dos grupos están seguidos en porcentaje por el Zooplancton, intermediario importante en la red trófica y el fitoplancton el otro productor relevante en los ecosistemas acuáticos. Las otras conexiones se establecen de manera medianamente equitativa entre las especies de consumidores, estableciendo una red trófica compleja característica de las lagunas costeras (Flores-Verdugo *et al.*, 2007), con una influencia positiva en la resiliencia.

Por último, el índice de Status (Figura 11) se empleó con el fin de identificar los grupos que más influyen en los demás de la red. A diferencia del estudio de Abascal-Monroy (2014), que aplicó este concepto de redes sociales a redes tróficas, en el presente estudio los grupos que sobresalen en este índice difieren de los encontrados en los dos índices previos de centralidad. Se destaca la importancia de grupos como Ariidae, Centropomidae, Portunidae, Carangidae y Erythrinidae ($NT > 2,9$) y se dejan de lados los tres grupos de productores primarios cuyo valor obtenido fue de 0. Esto se debe a que este índice mide la influencia tanto directa como indirecta de los elementos en una red (Katz, 1953), en este caso, se trata de los grupos de consumidores, en su mayoría secundarios, es decir que están relacionados directamente con otras especies detritívoras y/o herbívoras que consumen e indirectamente con los productores primarios, resaltando la importancia de la CGSM como zona, no solo de crianza, sino también de alimentación (INVEMAR, 2019).

No obstante, aunque la complejidad de la red trófica de la CGSM no se vea en general negativamente influenciada por las artes de pesca evaluadas en este estudio, las acciones antropológicas que van en aumento están ocasionando que, al igual que en la mayoría de los ecosistemas costeros, tanto lagunas como estuarios, las dinámicas vayan cambiando de manera acelerada (Lara-Domínguez *et al.*, 2011). Actualmente, en la CGSM la pesca artesanal se aprovecha al 100% si presentar descartes, por esta razón, la pesca presenta una mayor influencia en cuanto a sus funciones, como depredador, y en la organización de la red trófica, pues la mayoría de las especies que se capturan son consumidores secundarios o terciarios, entonces se ve regulado su comportamiento y así mismo, la dinámica de flujos del ecosistema (Galván-Piña, 2005).

9 CONCLUSIONES

- Las estadísticas básicas calculadas por el modelo mostraron que no había una gran variación entre los dos periodos evaluados y que las interacciones de los grupos tróficos de la CGSM, no se vieron muy afectados por las cuatro artes de pesca evaluadas, debido a que cumplen con una función de depredación dentro de la red trófica del ecosistema.
- La resiliencia de la CGSM se debe a su vez de la composición compleja y variada de la red trófica, que reduce la competencia y por consiguiente el efecto negativo de la presión pesquera, ya que se trata de pesca artesanal, comportándose como un depredador más y de cierta forma contribuyendo al proceso de respuesta ante la perturbación. No obstante, el efecto negativo se vería potenciado si se aumenta la cantidad de biomasa extraída, afectando a todo el ecosistema debido a la complejidad de la red trófica de la CGSM.
- Al igual que algunas otras lagunas costeras, se destacó la importancia de los productores primarios y también de los consumidores primarios cuyo rol de intermediarios permite la distribución de la energía producida en el nivel trófico I. Sin embargo, su flujo de materia es diferente gracias a su sistema hidrológico que es diferencial para cada ecosistema.

10 RECOMENDACIONES

La realización de este modelo también permitió identificar que existen muchos vacíos respecto a las especies de interés en la CGSM (e.g. la composición de las dietas), si se realizan los estudios pertinentes se puede enriquecer el conocimiento sobre este ecosistema.

Igualmente, es necesario que se estudie más en profundidad la cantidad de biomasa de fitoplancton y de macrófitas, ya que son elementales en el correcto funcionamiento de la red trófica de CGSM como se evidenció en este estudio.

11 BIBLIOGRAFÍA.

- Abarca-Arenas, L.G. and E. Valero-Pacheco. 1993. Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico. 181-185. En: V. Christensen and D. Pauly, (Eds.), Trophic Models of Aquatic Ecosystems, International Center for Living Aquatic Resources Management. Conference Proceedings 26, Manila, Philippines, 390 p
- Abascal-Monroy, I.M. 2014. Comparación Temporal del Estado de la Red Trófica de la Laguna de Términos, Campeche, México Durante 1980, 1998 y 2011. Tesis de Maestría, Tesis M. C.M.R.M., CICIMAR-IPN, México. 125 p.
- Achá, D. y F. Fontúrbel. 2003. La diversidad de la comunidad, ¿Está controlada por Top-Down o Bottom-Up o una combinación de estos? Rev. biología. Org, 13: 1- 16.
- Aguilera-Díaz, M. M. 2011. Habitantes del agua: El complejo lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Documentos de Trabajo Sobre Economía Regional y Urbana ; No. 144. Recuperado de <http://repositorio.banrep.gov.co/handle/20.500.12134/3023>
- Angulo, C. 1978. Arqueología de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales, Bogotá, Banco de la República.
- Arreguín-Sánchez F., J. C. Seijo and E. Valero-Pacheco. 1993. An application of Ecopath II to the north continental shelf ecosystem of Yucatán, México, p.269-278. En: Christensen V. y D. Pauly (Eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Banquett-Cano C., G. Juris-Torregrosa, C. Olaya-Nieto, F. Segura-Guevara, S. Brú-Cordero y G. Tordecilla-Petro. 2005. Hábitos alimenticios del Moncholo *Hoplias malabaricus* Bloch (Pisces: Erythrinidae) en la Ciénaga Grande de Lorica, Sistema río Sinú, Colombia. Dahlia- Rev Asoc. Colomb. Ictiol. 8:79-88.
- Baur, M., M. Benkert, U. Brandes, S. Cornelsen, M. Gaertler, B. Köpf, J. Lerner and D. Wagner. 2002. Visone Software for visual social network analysis. 463-464. In Graph Drawing. Springer Berlin Heidelberg. 579 p.

Bayle-Sempere, J., F. Arreguín-Sánchez, P. Sancr  z-Jer  z, L. Salcido-Guevara, D. Fern  ndez-Jover and M. Zetina-Rej  n. 2013. Trophic structure and energy fluxes around a Mediterranean fish farm. *Ecol. Model.*, 428: 135-147.

Begon, M., C. Townsend, and J. Harper. 2006. *Ecology from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, UK. 754 p.

Blanco, J. A., E. A. Vilorio and J. C. Narv  ez B. 2006. ENSO and salinity changes in the C  naga Grande de Santa Marta coastal lagoon system, Colombian Caribbean. *Estuar. Coast Shelf S.*, 66(1–2):157–167. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.08.001>

Boesch D.F. and Paul, J.F. 2001. An overview of coastal environmental health indicators. *Hum. Ecol. Risk Assess.*, 7(5), 1409-1417.

Bustos-Montes, D. M. 2012. Modelaci  n tr  fica del golfo de Morrosquillo: aporte para un manejo pesquero. Tesis M.C., Universidad Nacional de Colombia, Santa Marta. 82 p.

Cabrera-Neri, E. 2005. Estructura Tr  fica y Flujos de Energ  a en el Ecosistema de la Plataforma Continental de Tabasco, M  xico. Tesis M. C. M., CICIMAR-IPN, M  xico. 109p.

Camacho-Aponte, P. 2018. An  lisis de los impactos negativos en la C  naga Grande de Santa Marta por el desbalance h  drico que genera el desv  o de cauces con fines agropecuarios. (September), 160–164.

Casas, J., Lozano-Largacha, Y., Rivas, T. 2007. Contribuci  n a la ecolog  a tr  fica del dent  n *Leporinus muyscorum* (Steindachner 1902) en la ci  naga La Grande, cuenca media del r  o Atrato, Colombia. *Revista Institucional Universidad Tecnol  gica del Choc   D.L.C.* (26): 4 – 8.

Cata  o, S. y J. Garz  n-Ferreira. 1994. Ecolog  a tr  fica del s  balo *Megalops atlanticus* (Pisces:Megalopidae) en el   rea de C  naga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.*, 42(3): 673-684.

Costanza, R. and M. Mageau. 1999. What is a healthy ecosystem? *Aquat. Ecol.*, 33(1), 105-115.

Christensen, V. 1995. Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecol. Model.*, 77(1): 3-32.

Christensen, V. and D. Pauly 1992. Trophic models of Aquatic Ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 390 p.

Christensen, V. and C. J. Walters. 2004. Ecopath with Ecosim: Methods, capabilities, and limitations. *Ecol. Model.*, 172(2–4): 109–139.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.003>

Christensen, V., C. J. Walters and D. Pauly. 2000. ECOPATH WITH ECOSIM : A USER ' S GUIDE by. Fisheries Bethesda, November 2(November), 154.
[https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)

Christensen, V., C. Walters, and D. Pauly. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. 154 p.

Criales-Hernández, M., C. García y M. Wolff. 2006. Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.* 54(4): 1257-1282. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i4.14399>

Cruz-Escalona, Víctor H, Morales-Zárate, María V, Navia, Andrés F, Rguez-Baron, Juan M, y del Monte-Luna, Pablo. 2013. Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 41(3): 519-544.
<https://dx.doi.org/103856/vol41-issue3-fulltext-15>

Da Silva, M., B. Figueiredo, R. Ramos and E. Medeiros, 2010. Food resources used by three species of fish in the semi-arid region of Brazil. *Neotrop. Ichthyol.*, 8(4):825-833.

Del Monte-Luna, P., G. Guzmán-Jiménez, R. Moncayo-Estrada, S. Sánchez-González y A. Ayala-Cortés. 2001. Máximo rendimiento sostenible y esfuerzo óptimo

de pesca del huachinango (*Lutjanus peru*) en la Cruz de Huanacastle, Nayarit, México. *Cienc. Pesq.*, (14): 159–164.

Duarte, L.O. y C. B. García. 2000. Modelo trófico preliminar de un sistema costero tropical. Golfo de Salamanca, Caribe colombiano. En: Resúmenes XX Congreso de Ciencias del Mar, Universidad Católica de la Santísima Concepción, 110 p.

Duarte, L.O. y C. B. García. 2002. Testing responses of a tropical shelf ecosystem to fisheries management strategies. A small - scale fishery from the Colombian Caribbean Sea. En: Pitcher, T., Cochrane, K. (eds.). *The use of Ecosystem Models to Investigate Multispecies Management Strategies for Capture Fisheries*. *Fish. Ctr. Res.*, 10 (2): 142 - 149.

Duarte, L. O. y C. B. García. 2004. Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecol. Model.*, 172(2–4): 323–338.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.09.014>

Duarte, L., L. Manjarrés y F. Escobar. 2010. Bottom Trawl Bycatch Assessment of the Shrimp Fishery in the Caribbean Sea off Colombia. *Gulf and Caribbean Fisheries Inst.*, 62: 114-119.

Escobar, F., M. Parrado-Cortes, L.O. Duarte y M. Zetina-Rejón. 2013. Incidencia de la Pesca Artesanal Sobre la Diversidad Taxonómica y Funcional de la Comunidad de Peces en el Mar Caribe de Colombia. *Proceedings Gulf Caribbean Fisheries Inst.*, 62: 346 – 351.

Espinosa, L. F., M. L. Gómez, B. C. Cadavid, J. A. Acosta, J. Vivas y J. A. Garay. 2005. Monitoreo de las condiciones ambientales y los cambios estructurales y funcionales de las comunidades vegetales y de los recursos pesqueros durante la rehabilitación de la Ciénaga Grande de Santa Marta: Informe. 725, 1–91. Recuperado de http://www.invemar.org.co/redcostera1/invemar/docs/monitoreoCGSM/Informe_CGSM_2005.pdf

Fauchald, P., Skov, H., Skern-Mauritzen, M., Johns, D., & Tveraa, T. (2011). Wasp-waist interactions in the North Sea ecosystem. *PloS one*, 6(7): e22729. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022729>

Flores-Verdugo, F., C. Agraz-Hernández y D. Benítez-Pardo. 2007. Ecosistemas acuáticos costeros: importancia, retos y prioridades para su conservación. 147-167. En: Sánchez O., M. Herzig, E. Peters, R. Márquez y L. Zambrano (Eds.) 2007. Perspectivas sobre Conservación de Ecosistemas Acuáticos en México. Editores S.A. de C.V. México. 297p.

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

Galván-Piña, V.H. 2005. Impacto de la pesca en la estructura, función y productividad del ecosistema de la Plataforma Continental de las costas de Jalisco y Colima, México. Tesis D. C. M. CICIMAR-IPN, México. 106 p.

Garvey, J., and M. Whiles. 2017. *Trophic Ecology*. CR Press, Boca Raton. 394p.

Gascuel, D., S. Guénette and D. Pauly. 2011. The trophic-level-based ecosystem modelling approach: Theoretical overview and practical uses. *ICES J. mar. Sci*, 68(7): 1403–1416. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr062>

Golbeck, J. 2013. *Network Structure and Measures. Analyzing the Social Web*. Elsevier-Morgan Kaufmann, San Francisco. 264p. doi:10.1016/b978-0-12-405531-5.00003-1.

Gómez-Barrera, D., E. Morón-Granados y J. Fuentes-Reines. 2014. Descripción del Hábito alimentario de Doce Especies de Peces Asociados a la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 43(1): 23-42.

Gómez-Canchong, P., L. Manjarrés M., L.O. Duarte y J. Altamar, 2004. Atlas pesquero del área norte del Mar Caribe de Colombia. Universidad del Magdalena, Santa Marta. 230 p.

González-Sansón, G. y L. Alvarez-Lajonchere, 1978. Alimentación natural de *Mugil liza*, *M. Curema*, *M. trichodon* y *M. hospes* (Pisces, Mugilidae) en las lagunas costeras de Tunas de Zaza, Cuba. Ciencias, Ser. 8, Invest. Mar. 41:40 p.

González-Sansón, G. y L. Rodríguez, 1983. Alimentación natural de *Eugerres brasiliensis* (Cuvier) y *Gerrescinereus* (Walbaum) (Pisces: Mugilidae) en las lagunas costeras de Tunas de Zaza, Cuba. Rev. Invest. Mar. 4(1):91–134.

Goulding, M., 1980. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. University of California Press, Berkeley. 280 p.

Grijalba-Bendeck, M., D. M. Bustos-Montes, C. Posada Pelaéz y A. Santafé-Muñoz (Eds). 2012. La pesca artesanal marítima del departamento del Magdalena (Colombia): una visión desde cuatro componentes. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Proyecto Transición de la Agricultura. Bogotá. 454 p.

Hernández-Padilla, J. C. 2012. Estructura trófica del ecosistema bentónico del sur de Sinaloa en dos épocas (1994/95 y 2006/07). Tesis M. M. R. M., CICIMAR-IPN, México. 129 p.

Heymans, J. J., M. Coll, J. S. Link, S. Mackinson, J. Steenbeek, C. Walters y V. Christensen. 2016. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management. Ecol. Model., 331:173–184. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.12.007>

Hunter, M.D. and P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology, 73: 724–732.

INVEMAR, 2019. Monitoreo de las Condiciones Ambientales y los Cambios Estructurales y Funcionales de las Comunidades Vegetales y de los Recursos Pesqueros durante la Rehabilitación de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe Técnico Final 2019, Volumen 18. Santa Marta. 214p.

Irigoyen-Arredondo, M. 2013. Estructura Comunitaria y Trófica de la Ictiofauna capturada con Redes Agalleras en Isla San José, B.C.S. México. Tesis M. C. M. R. M. CICIMAR-IPN, México. 120 p.

Jacobi, M.C., Schaeffer-Novelli, Y., 1990. Oil spills in man- groves: a conceptual model based on long-term field observations. *Ecol. Model.* 52: 53–59.

Katz, L. 1953. A new status index derived from sociometric analysis. *Psychometrika*, 18(1), 39-43.

Kay, J.J., L.A. Graham and R.E. Ulanowicz. 1989. A detailed guide to network analysis Chap. 2. 15-61. En: Wulff, F., J. Field and K. Mann (Eds.), *Network Analysis in Marine Ecology*. Coastal and Estuarine Studies, vol. 32. Springer-Verlag, Germany. 284p.

Lara-Domínguez, L., F. Contreras-Espinosa, O. Castañeda-López, E. Barba-Macías y M. Pérez-Hernández. 2011. Lagunas costeras y estuarios. En A. Cruz-Angón (CONABIO) Ed. *La Biodiversidad En Veracruz: un estudio de estado*. Edición 1ª. CONABIO <https://doi.org/10.5962/bhl.title.118336>

López-Casas, S y Jiménez-Segura, L. 2007. Reproducción y hábitos alimenticios del nicuro *Pimelodus blochii* (Valennciennes, 1840) (Pisces: Pimelodidae), en la ciénaga de Cachimbero, río Magdalena, Colombia. *Actual. Biol.*, 29 (87): 193-201.

Mann, K.H., 1972. Macrophyte Production and Detritus Food Chains in Coastal Waters. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 29 suppl.: 353–383.

Marasco, R., D. Goodman, C. Grimes, P. Lawson, A. Punt, and T. Quinn. 2007. Ecosystem-based fisheries management: some practical suggestions. *Canadian J. Fish. Aquat Sci.*, 64(6): 928–939.

Marín-Avendaño, C. M. 2012. Interacciones tróficas y productividad íctica en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba Colombia Carlos Mario Marín Avendaño Interacciones tróficas y productividad íctica en el sistema cenagoso de Ayapel, Córdoba Colombia. Tesis. D. I. Universidad de Antioquía.

http://bibliotecadigital.udea.edu.co/bitstream/10495/7404/1/MarinCarlos_2017_InteraccionesTrophicProductividad.pdf

Mármol-Rada, D. M., E.V. Vilorio-Maestre y J. B. Blanco-Racedo. 2010. Efectos de la pesca sobre la biología reproductiva de la lisa *Mugil incilis* (pisces: Mugilidae) en la ciénaga grande de Santa Marta, Caribe colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost., 39(2): 215–231. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2010.39.2.149>

Martínez, A. R. 2005. Ciénaga Grande de Santa Marta un modelo de gestión interinstitucional para su recuperación. Spaw-Palisting.Org, 11. Recuperado de <http://www.spaw-palisting.org/uploads/files/ad85a916243db9d56ad045bb90c493c32acc2823.pdf>

Menge, B. A. 2000. Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 250: 257-289. doi:10.1016/S0022-0981(00)00200-8

Mensah, E.T., H.R. Dankwa, T.L. Lauridsen, D. Trolle, R. Asmah, B.B. Champion, R. Edziyie and V. Christensen. 2019. Mass balance model of Lake Volta fisheries: The Use of Ecopath model. Lakes. Reserv. 24(3): 246-254

Molina, L.J., A. Quiroga & A. de Federico. 2006. Taller de autoformación con programas informáticos de análisis de redes sociales. España, 107 p.

Odum, E. 1971. Fundamentals of ecology. 3ra edición. W.B. Saunders, Philadelphia. 574 p.

Odum, W.E. y E.J. Heald, 1975. The Detritus-based Food Web of an Estuarine Mangrove Community. Est. Res., 1:265–286.

Olaya-Nieto, C., P. Soto-Fernández y J. Barrera-Chica. 2009. Hábitos Alimentarios de la Mayupa (*Sternopygus macrurus* Bloch & Scheneider, 1801) En El Río Sinú, Colombia. Rev. MVZ Córdoba, 14(3): 1787-1795.

Ortiz-Oyola, D. 2017. Estructura y Funcionamiento de la Red Trófica del Golfo de Salamanca, Caribe colombiano. Tesis P. B. M. Universidad Jorge Tadeo Lozano. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Pauly, D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J.Cons.CIEM*, 39(2):175–92

Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. *FAO. Doc.Tec.Pesca*, (234): 49 p.

Pauly, D., M. Soriano-Bartz and M. Palomares. 1993. Improved construction, parameterization and interpretation of steady-state ecoystem models. 1-13. En: Christensen, V. and D. Pauly. (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystem*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 390 p.

Perryman, H., J. Tarnecki, A. Grüss, E. Babcock, S. Sagarese, C. Ainsworth, and A. Gray DiLeone. 2020. A revised diet matrix to improve the parameterization of a West Florida Shelf Ecopath model for understanding harmful algal bloom impacts. *Ecol. Model.*, 416: 108-890. doi:10.1016/j.ecolmodel.2019.108890

Polovina, J. 1993. The first Ecopath. vii-viii. En: Christensen, V. y D. Pauly. (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystem*. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 390 p.

Puentes, V., C. J. Polo, A. M. Roldán y P.A. Zuluaga (Eds.). 2014. *Artes y Métodos de Pesca en Colombia*. Serie Recursos Pesqueros de Colombia – AUNAP 2014. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Conservación Internacional Colombia ©. 216 p

Quirós, R., 1998. Fish effects on trophic relationships in the pelagic zone of lakes. *Hydrobiologia* 361, 101–111.

Rodríguez-Graña, L., D. Calliari, D. Conde, J. Sellanes, and R. Urrutia, R., 2008. Food-web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 362: 69–83.

Rueda Hernández, M. E. y A. Santos-Martínez. 1997. Evaluación de la Eficiencia y Selectividad de la Red Bolichera en la Pesquería de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe Colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 26(1): 17-34. Recuperado en noviembre 21, 2020, de http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0122-97611997000100002&lng=en&tlng=es.

Ruiz-Barreiro, T. M. 2012. Procesos Dinámicos Subyacentes Al Concepto De Salud Del Ecosistema. Tesis M. C. M. R. M., CICIMAR-IPN, México. 106p.
<https://doi.org/10.13140/RG.2.2.36613.70884>

Santamaría, S. 2014. Nutrición y alimentación de peces nativos. Universidad Nacional Abierta y a Distancia. Monografía Zootecnia. 170 p.

Scharler, U.M. 2009. Ecological Network Analysis, Ascendency. 57-64. En: Jørgensen, S.E. (Ed.), *Ecosystems Ecology*, Elsevier B.V. Amsterdam. 521 p.

Shannon, L. J., C.L. Moloney, A. Jarre and J.G. Field. 2003. Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *J. Marine Syst.*, 39(1): 83-116.

Thayer, G.W., R.D. Colby and F.W. Hetter Jr. 1987. Utilization of the red mangrove prop root habitat by fishes in south Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 25–38.

Ticora-Alturo, A. E. 2008. Evaluación de la Información Biológica y Pesquera Generada en el Mar Caribe Colombiano: una análisis temático, espacial y temporal a partir del estado actual del conocimiento. Universidad Jorge Tadeo Lozano.
<https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2013.06.007>

Tuchkovenko, Y. S. y L. A. Calero. 2003. Modelo matemático del ecosistema de la ciénaga grande de Santa Marta *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 32: 145–167.
<https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2003.32.0.264>

Ulanowicz, R. E. 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York.

Urry, L., M. Cain, P. Minorsky, S. Wasserman, y J. B. Reece. 2017. Campbell Biology 11th Edition. Pearson, New York. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Vasas, V., C. Lancelot, V. Rousseau and F. Jordán. 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. Mar. Ecol. Prog. Ser., 336:1-14.

Vega-Cendejas, M. E., & Arreguín-Sánchez, F. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosystem from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. Ecol. Model, 137: 119-133. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00421-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00421-X)

Walters C., V. Christensen y D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Rev. Fish Biol. Fish., 7: 139-172.

Watson, S., N. Beaumont, S. Widdicombe, and D. Paterson. 2019. Comparing the network structure and resilience of two benthic estuarine systems following the implementation of nutrient mitigation actions. Estuar. Coast Shelf . S., (Article in press) doi:10.1016/j.ecss.2018.12.016

Wiedemann, H. U. 1973. Reconnaissance of the Ciénaga Grande De Santa Marta, Colombia: Physical Parameters and Geological History. Bol. Invest. Mar. Cost. 7. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1973.7.0.549>

Zamora-Bornachera, A. P. y A. G. Meza-García. 2013. Comportamiento de los rendimientos económicos de la pesquería artesanal de la ciénaga grande de santa marta y el complejo de pajarales, Caribe Colombiano. Bol. Invest. Mar. Cost. 42(1), 91–99. <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2013.42.1.61>

Zetina-Rejón, M., F. Arreguín-Sánchez and E.A. Chávez. 2003. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Sci., 57: 803–815.

