



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 17 del mes Noviembre del año 2004, el (la) que suscribe PABLO DEL MONTE LUNA alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B001208 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. DANIEL LLUCH BELDA y cede los derechos del trabajo titulado: "CARACTERIZACIÓN DEL CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA DEL GOLFO DE ULLOA, B.C.S., BAJO UN ENFOQUE DE MODELACIÓN ECOLÓGICA" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: pdelmontel@ipn.mx

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

PABLO DEL MONTE LUNA

nombre y firma



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 15 del mes de Noviembre del 2004 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**"CARACTERIZACIÓN DEL CENTRO DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA DEL GOLFO DE ULLOA, B.C.S.,
BAJO UN ENFOQUE DE MODELACIÓN ECOLÓGICA"**

Presentada por el alumno:

DEL MONTE

Apellido paterno

LUNA

materno

PABLO

nombre(s)

Con registro:

B	0	0	1	2	0	8
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. DANIEL LLUCH BELDA

PRESIDENTE

DR. ERNESTO AARON CHAVEZ ORTIZ

SEGUNDO VOCAL

DR. FRANCISCO ARREGUIN SANCHEZ

SECRETARIO

DR. CASIMIRO QUIÑONEZ VELÁZQUEZ

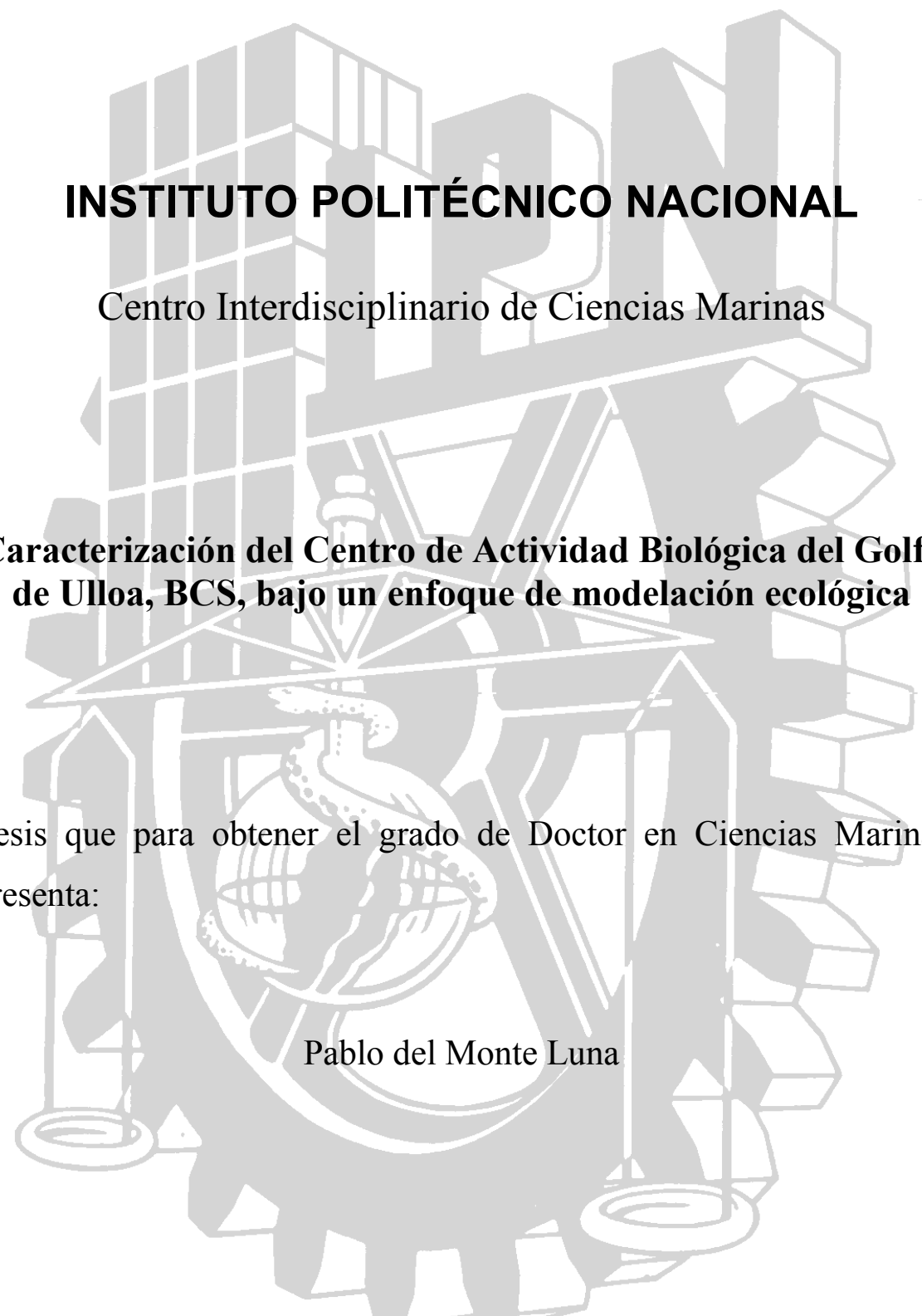
TERCER VOCAL

DR. SERGIO HERNANDEZ VAZQUEZ

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE





INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

Caracterización del Centro de Actividad Biológica del Golfo de Ulloa, BCS, bajo un enfoque de modelación ecológica

Tesis que para obtener el grado de Doctor en Ciencias Marinas
presenta:

Pablo del Monte Luna

La Paz, BCS, diciembre 2004



IPN-CICIMAR

Dedicatoria

*A mi madre, Oliva, a la memoria de
mi padre, Saúl, y a mis hermanos,
María del Carmen y Saúl (y familia).*

Agradecimientos

Agradezco al Instituto Politécnico Nacional por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado y por el apoyo económico a través de su Programa de Formación de Investigadores. De igual manera, agradezco la ayuda que el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, mediante su programa de becas de doctorado, me otorgó durante cuatro años consecutivos.

Agradezco la formación incondicional que me ofreció mi Director de Tesis, el Dr. Daniel Lluch Belda, y mis asesores: Dr. Francisco Arreguín-Sánchez, Dr. Ernesto A. Chávez Ortiz, Dr. Casimiro Quiñónez Velásquez, el Dr. Sergio Hernández Vázquez y el Dr. Jon Elorduy-Garay. Reconozco especialmente al Dr. Sergio Hernández por haberme brindado desinteresadamente, a lo largo de cuatro años, la logística necesaria para desarrollar mi trabajo doctoral y al Dr. Inocencio Higuera Ciapara por rescatarme oportunamente. De igual manera, le agradezco a Martín Hernández Rivas por todo el tiempo y esfuerzo que me regaló, y a los doctores Sergio A. Guzmán del Proó y Ángel Jiménez Illescas por salvarme a última hora de algunas trampas de la ignorancia.

Agradezco a todos mis amigos y compañeros, dentro y fuera de la escuela, que me informaron, me formaron y me inspiraron a seguir. Por ejemplo (sin ningún orden particular) a Jesús, Pedro, Tere, Salvador, Víctor, Liliana, Manuel, Oscar, Daniel, Renato, César, René, Carlos, el Maestro Francisco de La Chica, Enrique, Paty (PJCP), Roberto Carlos, Toño, Carlos E., etc.

Resumen

El reciente colapso de varias pesquerías a nivel mundial, ha despertado el interés por adoptar enfoques basados en ecosistemas. En este sentido, el modelo ECOPATH (EcE) satisface muchos de los lineamientos que se han propuesto a nivel internacional para transitar hacia un manejo integral de las pesquerías. Por otra parte, el concepto de Centros de Actividad Biológica (BAC) puede representar un paradigma en la definición de unidades ecológicas de manejo. Los BAC son áreas costeras relativamente pequeñas con una permanentemente elevada productividad con respecto a las áreas circundantes, donde se concentran importantes cantidades de biomasa de recursos pesqueros. En el presente trabajo se caracteriza al BAC del Golfo de Ulloa (GU) BCS, mediante un modelo de balance de masas (EcE) y se representa la dinámica temporal y espacial de los grupos pesqueros y ecológicos más importantes del sistema. El cálculo de la exportación se basó en un modelo heurístico de cajas a partir de datos de biomasa de fitoplancton y zooplancton. La magnitud promedio estimada de la exportación del GU hacia áreas adyacentes es de 1,307 ton/año, dividida en 415 en la componente este-oeste y 892 en la componente norte-sur. Mediante el modelo ECOPATH se pudo caracterizar el GU como un BAC por que posee altas tasas absolutas e instantáneas de productividad, a pesar de que comparte otros atributos ecológicos con zonas típicas de surgencia. La simulación dinámica se hizo mediante ECOSIM, considerando escenarios que representaran una condición “de abajo hacia arriba” en el sistema, esto es, procesos forzados desde debajo de la trama trófica. Asimismo, se introdujeron patrones observados de mortalidad por pesca y variables ambientales (factores forzantes). Para el abulón, se logró un buen ajuste integrando el valor inverso del las anomalías en el nivel medio del mar como factor forzante. Esta relación puede deberse a que en años fríos, se han observado incrementos importantes en los mantos de macroalgas, componentes dominantes en la dieta del abulón. El ajuste a la serie de abundancia de sardina fue comparativamente de menor calidad, a pesar que se incorporaron variables (temperatura superficial del mar e índice de surgencias) cuyo efecto se ha considerado como muy importante en la regulación de estas poblaciones. Es posible que la poca sensibilidad del ECOSIM ante el drástico aumento de la abundancia de sardina a finales de 1990 se deba a que el modelo asume que la temperatura del mar y las surgencias guardan una relación lineal con la abundancia del grupo, cuando se ha documentado que la población tiene rangos preferenciales (relaciones no lineales), y que los cambios en ésta a través del tiempo se deben a la dinámica de los flujos tróficos. Con el módulo ECOSPACE se logró representar razonablemente bien los patrones de distribución del fitoplancton y zooplancton en el GU, tomando como criterio de asignación de hábitat para estos grupos la existencia de una franja “teórica” en la costa a partir de la cual comienzan las surgencias; como datos de entrada, se incorporaron datos de baja precisión de corrientes superficiales y bajas tasas de dispersión en hábitat desfavorable. Si bien la utilización de modelos de ecosistemas como EcE no significa lo mismo que un manejo pesquero basado en ecosistemas, puede considerarse como una herramienta valiosa y útil para el análisis de los principales atributos de los sistemas ecológicos.

Abstract

Recent worldwide collapse of several fish stocks has awakened an increasing interest to adopt an ecosystem-based fisheries management. In this sense, ECOPATH model (EcE) satisfies many of the International guidelines that have been proposed in order to transit to a holistic fisheries management. Additionally, the concept of Biological Action Center (BAC) may represent a raw model when defining ecological management units. The BAC are small highly productive coastal areas whose productivity is almost constant throughout the year when compared to adjacent zones, thus these areas may sustain large amounts of exploitable biomass. In the present contribution, the BAC of the Gulf of Ulloa BCS is characterized using an ecosystem bass balance model. Spatio-temporal dynamics of the main fisheries resources and key ecological groups in the area are simulated (abalone and sardine). The exported biomass from the GU to adjacent areas was estimated by means of a heuristic box model using phytoplankton and zooplankton biomass data. The magnitude of the exportation was 1,307 ton/year, divided in 752 corresponding to the East-West component and 1,911 to the North-South component. By using ECOPATH it was possible to define the GU as a BAC since it has very high absolute and instantaneous productivity rates, despite it shares certain ecological attributes with typical upwelling zones. Different time dynamic simulations scenarios were made considering bottom-up ecosystem conditions. Fishing mortality and environmental historical time series were also used (forcing factors). For the blue abalone CPUE time series, the best fitting resulted from the addition of annual sea level anomalies. This relationship may be explained to the enhancement of kelp forests during cold La-Niña conditions (anomalously low sea level) which indirectly, via trophic web, may affect positively abalone stocks. Dynamic simulation of biomass time series of the Pacific sardine, showed a relatively poor fit, even after introducing forcing factors (sea surface temperature and upwelling index) whose influence on this stock is well-documented. The low sensitivity of ECOSIM biomass estimates, particularly to the drastic increase of the sardine abundance index during the late 1990, was possibly due to the model underlying assumption of a linear relationship within the forcing factors and between the forcing factors and the sardine stocks. It seems that the Pacific sardine spawning success occurs over preferential upwelling and temperature ranges, thus abundance changes may not be entirely explained by trophic flows, as the model also assumes. Simulations of geographical distribution patterns of phytoplankton and zooplankton using ECOSPACE model (the spatially dynamic extension of EcE) were very similar to those estimated with alternative methods. Low precision sea surface current data and low rates of dispersal in unfavorable habitats were used as input data. Habitat definition criterion for these two groups was based on the existence of a “theoretical belt” along the coast from which the upwelling process begins. Though using ecosystem models like EcE does not mean an ecosystem based fisheries management, it can be regarded as a valuable tool, useful to analyze key functional, organizational and structural aspects of ecological systems.

Índice

1. Introducción	Página
<i>1.1. El hombre y la pesca</i>	1
<i>1.2. Algunos enfoques para estudiar los recursos pesqueros: el manejo monoespecífico</i>	2
<i>1.3. El manejo multiespecífico y de ecosistemas</i>	4
<i>1.4. El concepto ECOPATH</i>	4
<i>1.5. El enfoque de ecosistemas: definición de unidades de manejo</i>	6
<i>1.6. Los Centros de Actividad Biológica</i>	7
<i>1.7. El BAC del Golfo de Ulloa</i>	8
<i>1.8. Los Centros de Actividad Biológica como unidades de manejo</i>	12
<i>1.9. ECOPATH aplicado a los BAC</i>	14
<i>1.10. Planteamiento del problema</i>	15
2. Hipótesis	17
3. Objetivos	17
4. Material y métodos	18
<i>4.1. Parte I. La exportación</i>	19
<i>4.1.1. Diseño del muestreo</i>	19
<i>4.1.2. Datos biológicos</i>	20
<i>4.1.3. Datos ambientales</i>	23
<i>4.1.4. Magnitud y tasa de exportación</i>	23
<i>4.2. Parte II. El modelo ECOPATH</i>	25
<i>4.2.1. Datos de entrada</i>	26
<i>4.2.2. Balanceo del modelo</i>	28
<i>4.2.3. Caracterización del ecosistema</i>	29
<i>4.3. Parte III. El módulo ECOSIM</i>	30
<i>4.3.1. Factores forzantes</i>	31
<i>4.3.2. Desempeño del modelo</i>	33
<i>4.4. Parte IV. El módulo ECOSPACE</i>	34
<i>4.4.1. Definición de hábitat</i>	35

5. Resultados	38
5.1. <i>Parte I. La exportación</i>	38
5.2. <i>Parte II. El modelo ECOPATH</i>	39
5.3. <i>Parte III. El módulo ECOSIM</i>	43
5.4. <i>Parte IV. El módulo ECOSPACE</i>	45
6. Discusión	45
6.1. <i>Parte I. La exportación.</i>	45
6.2. <i>Parte II. El modelo ECOPATH</i>	49
6.2.1. <i>Datos de entrada</i>	50
6.2.2. <i>Datos de salida</i>	52
6.2.3. <i>Caracterización del ecosistema</i>	53
6.3. <i>Parte III. El módulo ECOSIM</i>	58
6.3.1. <i>Desempeño del modelo</i>	58
6.3.2. <i>Factores forzantes. Abulón</i>	59
6.3.3. <i>Factores forzantes. Sardina</i>	61
6.4. <i>Parte IV. El módulo ECOSPACE</i>	62
6.4.1. <i>Definición de hábitat y datos de entrada</i>	63
6.5. <i>Comentarios finales</i>	65
7. Conclusiones	67
8. Recomendaciones	68
9. Referencias bibliográficas	70
10. Lista de figuras	82
11. Lista de tablas y cuadros	83
Anexos	

1. Introducción

1.1. El hombre y la pesca

Se estima que el humano apareció hace aproximadamente 35,000 años. Avanzando unos cuantos kilómetros por generación, se movilizó gradualmente desde algún lugar de África o Asia, al resto de la tierra. Durante su migración, concurren eventos importantes como la extinción de los Neandertales en Europa y la desaparición de varios representantes de la megafauna americana del Pleistoceno, tiempo después de que entrara caminando al Nuevo Mundo por el estrecho de Bering, hace por lo menos 15,000 años.

A través de un proceso iterativo de aprendizaje el hombre ha utilizado y modificado su ambiente; transformó sus hábitos de caza y colecta en prácticas de agricultura y acumulación. A la par de sus habilidades como colector, desarrolló el hábito de pescar. Al parecer, un factor que contribuyó a que el *Homo sapiens* respondiera efectivamente a la tremenda presión selectiva a favor del incremento en el volumen cerebral (Mayr, 2001) fue una dieta basada en organismos acuáticos, ricos en componentes esenciales para la formación de tejido encefálico (Gibbons, 2002).

El éxodo del *H. sapiens* seguramente implicó varios grupos que viajaron bordeando los litorales y fueron asentándose en distintos lugares de América; desde los esquimales en Alaska hasta los ancestros directos de las culturas que habitaron lo que ahora se conoce como la Península de Yucatán, centro y Sudamérica. Las comunidades se establecían valiéndose de su conocimiento histórico acumulado y la distribución de labores colocaba a la pesca como una forma común de sustento. Algunas civilizaciones, inclusive, experimentaron cambios culturales y tecnológicos promovidos por periodos de bonanza de algunos recursos acuáticos, como el salmón (Finney *et al.*, 2002) y otras ejercieron tal presión de pesca que aparentemente diezmaron las poblaciones de nutria marina en el Pacífico Norte y exterminaron por completo a la vaca marina de Steller a fines del siglo XVIII (Jackson *et al.*, 2001).

Paulatinamente el aprovechamiento de los recursos costeros para obtener alimento y materia prima por parte de las comunidades y pueblos fue creciendo y adquiriendo mayor complejidad hasta que fueron explotados a escala masiva por ciudades e imperios. Actualmente, la pesca provee directamente de empleo a más de 200 millones de personas y constituye el 20% del consumo humano total de proteína de origen animal. En el ámbito económico, las 116 millones de toneladas que produjo la actividad pesquera en 1995, representaron más de 70 mil millones de dólares y en países en vías de desarrollo, las ganancias por exportación ascendieron a 13 mil millones de dólares (Botsford *et al.*, 1997); en 2002 se registraron 132 millones de toneladas. Hoy, al igual que hace 35,000 años, la pesca sigue siendo una empresa humana fundamental.

1.2. Algunos enfoques para estudiar los recursos pesqueros: el manejo monoespecífico

Es posible que los cambios cualitativos de mayor trascendencia en la pesca fueran promovidos por fenómenos socioeconómicos como la revolución industrial y las guerras mundiales. Por un lado, la transferencia tecnológica de otros sectores productivos hacia la pesca resultó en un aumento sin precedentes de la autonomía, seguridad y eficiencia de las embarcaciones y, por consiguiente, de la propia actividad pesquera. Por otro, la recuperación de algunas poblaciones explotadas tras la disminución del esfuerzo de pesca durante la Segunda Guerra Mundial, sirvió como evidencia a favor del desarrollo de las teorías que se tenían acerca del rendimiento pesquero (la captura óptima de Hjort, por ejemplo; Smith, 1988).

Con estos antecedentes, la idea de Thomas Huxley (1884) acerca del carácter infinito de los recursos marinos fue eventualmente desacreditada y sustituida por análisis que abordaban el tema bajo una perspectiva menos optimista, basados en la relación entre el nivel de explotación y la sustentabilidad de las poblaciones (Hjort *et al.*, 1933; Ricker, 1954; Beverton y Holt, 1957; Schaefer, 1957; Gulland, 1965, por mencionar algunos) y que constituyen lo que ahora se conoce como “evaluación de recursos”. Con más o menos artificios matemáticos y técnicos, esta visión dominó la forma en la que se manejaban las pesquerías hasta la década de 1980 (Sharp, 1995).

En la actualidad, se estima que 25% de las principales poblaciones marinas se encuentran en niveles bajos de explotación o moderadamente explotadas, lo que implica una importante fuente para la potencial expansión de la captura mundial. Cerca del 47% de las pesquerías se encuentran sobre, o muy cerca de, sus niveles máximos sostenibles de aprovechamiento; o sea que casi la mitad de las poblaciones marinas explotadas no ofrecen expectativas razonables para posteriores expansiones. El 18% de los recursos pesqueros están reportados como sobrexplotados. Un potencial incremento en la producción por parte de estos stocks sería insignificante, y si acaso se presentara, aumentaría la probabilidad de que continúen decreciendo, a menos que se tomen medidas correctivas de manejo para reducir las condiciones de sobrepesca. El 10% restante, lo conforman las poblaciones colapsadas o en recuperación, que están lejos de ser tan productivas como lo eran antes de sufrir el colapso (SOFIA, 2002).

Estas cifras son sintomáticas de que algo se está haciendo mal. Durante los últimos años se ha llegado al consenso de que una parte del problema de la sobrepesca radica en la visión limitada de los enfoques de manejo basados en poblaciones individuales (Botsford *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2000; Pauly *et al.*, 2003) que incluso han llegado a ser contraproducentes (MAFAC, 2003). Claramente, la pesca tiene un impacto que va más allá de las especies objetivo: cuando se extrae biomasa a partir de un complejo de especies que se alimentan unas de otras, es esperable que también se afecte la trama alimenticia. Una respuesta pertinente ante esta situación entraña la adopción de esquemas de manejo holísticos, al nivel de ecosistema. En el ámbito mundial, esta preocupación ha sido expresada en la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Ambiente y el Desarrollo. De hecho, alrededor de 30 países costeros, México incluido, han establecido ya compromisos para aplicar prácticas de evaluación y manejo a nivel de ecosistema (FAO, 2001). Entre los retos que ésto supone está definir y describir las “unidades de manejo”, reconocer explícitamente los procesos ecológicos y variables ambientales más relevantes que regulan tanto a las poblaciones explotadas como al resto de los componentes vivos (Link, 2002) y determinar los cambios (pérdidas y ganancias) colaterales que provoca la pesca en los ecosistemas que los albergan.

1.3. *El manejo multiespecífico y de ecosistemas*

El enfoque de ecosistemas es un tema relativamente nuevo, pero no se desarrolló en el vacío. Los primeros estudios que consideraron las relaciones tróficas y el funcionamiento de los ecosistemas se realizaron durante la primera mitad del siglo pasado (Volterra, 1928; Wright y Thompson, 1935; Lindeman, 1942). La evolución de estos modelos con respecto a las evaluaciones de poblaciones individuales se dio de manera marginal y a un ritmo mucho más lento. La incorporación de varias especies en los métodos multiespecíficos, potenciaba su complejidad e incertidumbre y los volvía virtualmente inmanejables. A pesar de que los adelantos tecnológicos en las herramientas de cálculo han facilitado los análisis de manera importante, la cantidad de coeficientes que tienen que estimarse sigue restringiendo la utilidad de estos modelos (Pope, 1979; Walter, 1975; Walter y Arreguín-Sánchez, 1987; Arreguín-Sánchez, 1989; Latour *et al.*, 2003).

El desarrollo de otros enfoques que consideran relaciones básicas entre especies explotadas y el resto de los componentes del ecosistema comenzó a tomar forma a principios de la década de 1980. Primero se formularon modelos acoplados para representar las vías de flujo de biomasa en el ecosistema y describir los procesos que dominaban la abundancia de las especies objetivo (Sklar *et al.*, 1981). Otros métodos consideraban las relaciones tróficas con especies directamente relacionadas a un solo recurso (Browder, 1982). No obstante, ninguno de los modelos ofrecía resultados que pudieran ser colocados en un contexto común que facilitara su interpretación; su aplicación dependía de la experiencia de unos cuantos especialistas y se restringía a casos y zonas muy puntuales (secciones de un ecosistema); y la gran cantidad de datos para alimentarlos tenía que ser generada *ex profeso*.

1.4. *El concepto ECOPATH*

Polovina (1980) en un intento por caracterizar de manera cuantitativa un arrecife coralino a partir de fragmentos aislados de información biológica e incluyendo aquella derivada de métodos monoespecíficos, formuló un modelo basado en un sistema de ecuaciones lineales

simultáneas que representaban el balance entre la producción y pérdidas de biomasa dentro del ecosistema. El concepto es relativamente simple:

Bajo un supuesto de balance de masas, la producción biológica de un grupo i (una especie o un grupo de especies, también llamado grupo funcional) equivale a la suma de la pérdida de biomasa de i debida a depredación, la pérdida de i debida a otras causas y la exportación de i , para todos los grupos presentes en el ecosistema.

Polovina (1984) llamó al modelo ECOPATH, que posteriormente se transformó en una herramienta de fácil acceso para la construcción y parametrización de modelos de ecosistemas. Otra cualidad de ECOPATH es que incorpora muchas de las ideas de Ulanowicz (1980, 1986) acerca del análisis de flujos y teoría de la información, de las que se desprenden varios indicadores que engloban los atributos del desarrollo de ecosistemas propuestos por Odum (1969). Desde su primera versión, el modelo ECOPATH ha evolucionado constantemente (Christensen y Pauly, 1992); se han agregado a su estructura nuevas variables y dimensiones, como la temporal en el modelo ECOSIM (Walters *et al.*, 1997, 2000) y la espacial en el modelo ECOSPACE (Walters *et al.*, 1999), dando lugar al complejo denominado actualmente “Ecopath con Ecosim” (EcE). Ahora se tiene un modelo trofo-dinámico de balance de masas, puesto en una interfase amigable para los usuarios, que permite (entre otras cosas): 1) describir en un lenguaje uniforme y comparable las propiedades más relevantes en cuanto a estructura, funcionamiento y organización de un ecosistema y sus componentes; 2) modelar dichos atributos en tiempo y espacio ante distintos escenarios ambientales y de manejo; y 3) incorporar la incertidumbre asociada a la información de entrada en los resultados derivados del modelo.

Desde su creación, EcE ha sido bien aceptado y ampliamente utilizado para la modelación de ecosistemas acuáticos, e incluso terrestres (Krebs *et al.*, 2003). En el 2003, se tenían registrados 2,400 usuarios del paquete, pertenecientes a 120 países y ha servido como base de por lo menos 150 publicaciones arbitradas. A pesar de que hasta ahora no existen medidas de manejo directamente derivados de los resultados del modelo (Pauly *et al.*, 2000), EcE ha demostrado ser una plataforma metodológica de gran utilidad en la

evaluación recursos pesqueros y exploración de políticas de manejo (Pauly *et al.*, 1998) en un contexto más integral e informativo que el que brindan los esquemas sustentados en el estudio de una o unas pocas poblaciones sujetas a explotación. México, de hecho, es considerado como uno de los países que más esfuerzo de investigación ha dirigido al respecto (Arreguín-Sánchez, 2001) particularmente en situaciones de colapso de pesquerías (Arreguín-Sánchez, 2001; Zetina-Rejón, 2002) conflictos entre explotación y conservación (Arreguín-Sánchez, 2004) y búsqueda de estrategias alternativas de manejo para la flota artesanal (Arreguín-Sánchez, 2004).

1.5. El enfoque de ecosistemas: definición de unidades de manejo

Una vez definidos el enfoque y la herramienta de análisis, la cuestión es cuáles ecosistemas estudiar. Es importante mencionar que toda elección tendrá un sentido estrictamente antropocéntrico (LeDrew, 2002) y por lo tanto estará sesgada por diversos intereses ajenos al “valor real” de los ecosistemas (asumiendo que pueda asignárseles uno) y nunca dejará de ser utilitaria ni parcial (Yaffee, 1998). De entrada, puede dársele prioridad a aquellos ecosistemas más impactados por el hombre o que se consideren “en crisis” o bien, aquellos que supongan un alto grado de bienestar en función de los bienes y servicios que proveen (Costanza *et al.*, 1997). Sobre esta base, los autores encuentran que los ecosistemas costeros son los mejor cotizados, tanto porque satisfacen una de las necesidades humanas básicas (producción de alimento) como por su importancia en términos ecológicos (cantidad, disponibilidad y reciclamiento de nutrientes, control biológico de poblaciones, refugios naturales, etc.). Dentro de las áreas costeras, sin embargo, existe una gran variedad de ecosistemas de distinto valor, que van desde los esteros y marismas hasta los arrecifes coralinos y la propia plataforma continental, lo que implica la necesidad de definir de manera más precisa dónde dirigir los esfuerzos de investigación.

Se reconoce que dentro de la franja costera mundial existen unas zonas más productivas que otras, por lo menos en términos de biomasa explotable o potencialmente disponible, particularmente aquellas localizadas en los bordes orientales de los principales giros oceánicos (California, Perú, Las Canarias y el suroeste de África) en las que el

enriquecimiento proviene en parte del aporte de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes. Gracias a la elevada productividad asociada a los procesos de surgencia, en ellas se distribuyen mayormente los recursos pesqueros masivos, como la sardina y anchoveta (Wooster, 1999). Aún así, no todas estas áreas son igualmente productivas. Si el punto es discernir unidades naturales de manejo más específicas para analizarlas mediante el enfoque de ecosistemas, entonces es posible tener un grado de resolución todavía mayor. En este sentido, el concepto de Centros de Actividad Biológica ofrece una alternativa promisoría.

1.6. Los Centros de Actividad Biológica

En 1998, un grupo de especialistas nacionales e internacionales en oceanografía y ecología pesquera, se reunió en la Ciudad de La Paz, BCS, para discutir sobre la relación entre las variaciones de la abundancia y distribución de los pelágicos menores y su ambiente físico. Uno de los conceptos surgidos de la reunión fue el de *Centros de Actividad Biológica* o BAC, por sus siglas en inglés (Lluch-Belda, 1999).

Los BAC son áreas costeras pequeñas de dimensiones más o menos constantes, que presentan permanentemente una alta productividad en comparación con las áreas aledañas (Figura 1) la cual favorece la concentración de considerables cantidades de biomasa de organismos marinos, muchos de ellos de importancia comercial. Estas concentraciones de biomasa posiblemente trascienden dentro y hacia ecosistemas aledaños a través de la trama trófica, generando con ello regiones marinas ricas en recursos pesqueros (Arreguín-Sánchez, 1999).

Ideas similares han sido descritas con anterioridad de manera conceptual, como las celdas de surgencia (Lutjerharms, 1987), los centros de producción (Cushing, 1995) y las zonas de concentración de larvas de peces (Iles y Sinclair, 1982), pero no habían sido sugeridas formalmente como un enfoque metodológico para el estudio de ecosistemas marinos.

La existencia de los BAC ha sido relacionada a la combinación de ciertos procesos oceanográficos descritos por Bakun (1996) como “la triada”. Dentro de los mecanismos físicos que implican dichos procesos se encuentran, por ejemplo, las surgencias, que enriquecen el agua en la superficie con el transporte vertical de nutrientes desde aguas subsuperficiales; los frentes oceánicos, que concentran el agua enriquecida; y la formación de remolinos de mesoescala (eddies), que la confinan y retienen.

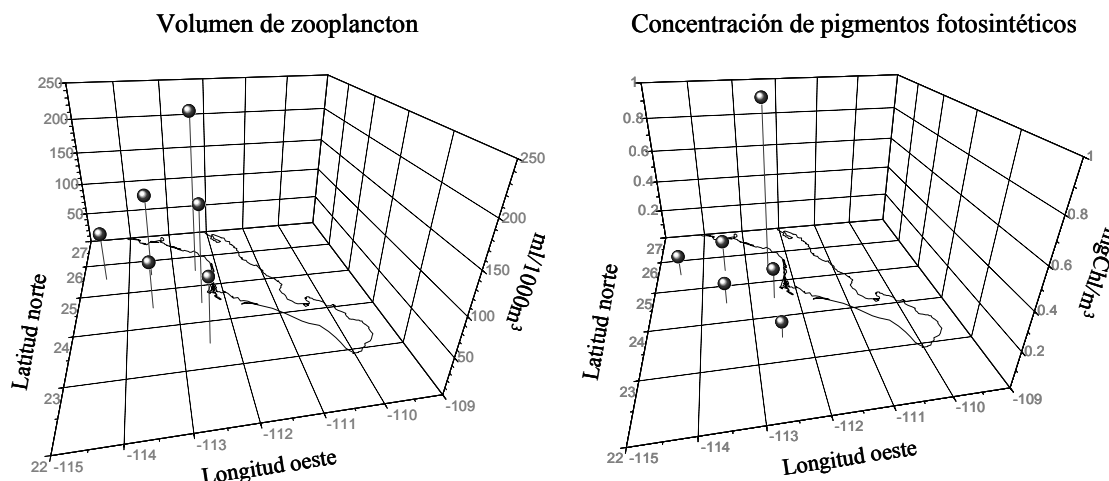


Figura 1. Abundancia promedio anual de zooplancton (1951-1998) y concentración pigmentaria promedio anual (1978-1986) en el Centro de Actividad Biológica (BAC) del Golfo de Ulloa (GU), en comparación con zonas aledañas. El BAC del GU corresponde a la zona con los valores más altos de cada variable.

Sin duda, todos los tipos anteriores (y posiblemente otros más) deben encontrarse en uno u otro punto a lo largo de las costas de todos los océanos. Hasta el momento, sin embargo, solamente se han identificado 11 BACs en la costa oeste de América en el hemisferio norte, de los cuales cuatro están en la península de Baja California, uno de ellos en la porción central del Golfo de California y los otros tres en la costa occidental (Figura 2), que corresponden a Punta Baja (PB), Bahía de Sebastián Vizcaíno (SV) y el Golfo de Ulloa (GU), objeto de estudio del presente trabajo.

1.7. El BAC del Golfo de Ulloa

El Golfo de Ulloa (25°N-26°N/112°W-113°W, ~10,000km²) está comunicado con Bahía Magdalena (BM) en su margen oriental; un sistema lagunar (~1500km²) altamente

productivo que depende del abastecimiento de nutrientes de las aguas oceánicas circundantes. No obstante, durante el refluo aporta elevadas concentraciones de material orgánico (Aguíñiga, 2000) y fitoplancton hacia el océano adyacente, cuya influencia en la dinámica y productividad biológica total del BAC puede ser importante pero aun no ha sido cuantificada.

La alta productividad en BM favorece la presencia de distintos recursos pesqueros (camarón, almeja, escama, pelágicos menores) en cantidades tales, que han mantenido la industria pesquera más importante de la entidad y aportan alrededor del 25% de toda la pesca artesanal en el Estado (Lluch-Belda *et al.*, 2000). El suelo marino en BM está compuesto básicamente por sedimentos arenosos y limosos (Maeda *et al.*, 1993).

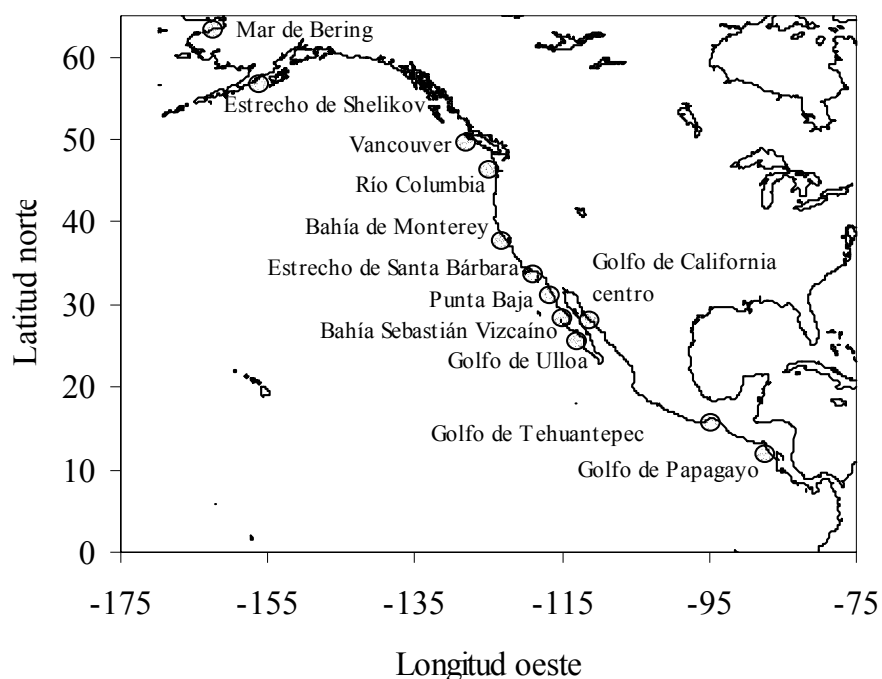


Figura 2. Localización de los Centro de los Centros de Actividad Biológica identificados hasta el momento.

Ya que la información biológico-pesquera en la región es incompleta, en el presente trabajo se consideraron dos recursos de los que se cuenta con series de abundancia lo suficientemente largas como para identificar tendencias históricas de mediano y largo plazo; se encuentran bajo la influencia de los procesos físico-biológicos que caracterizan al

sistema; revisten una importancia ecológica clave y son de interés comercial. Estos recursos son sardina y abulón.

Hacia el oeste, el GU se encuentra en el borde austral del Sistema de la Corriente de California (SCC; Figura 3) el cual, comparativamente, ejerce mayor influencia en la dinámica del lugar. El SCC abarca unos 20° de latitud e incluye la propia Corriente de California (CC), que transporta agua subártica del Pacífico hacia el ecuador, desde alrededor de los 48°N hasta los 25°N aproximadamente, con mezcla de agua del centro del Pacífico norte que penetra desde el oeste. Una contracorriente profunda penetra por su límite austral acarreando agua del Pacífico ecuatorial hacia el norte.

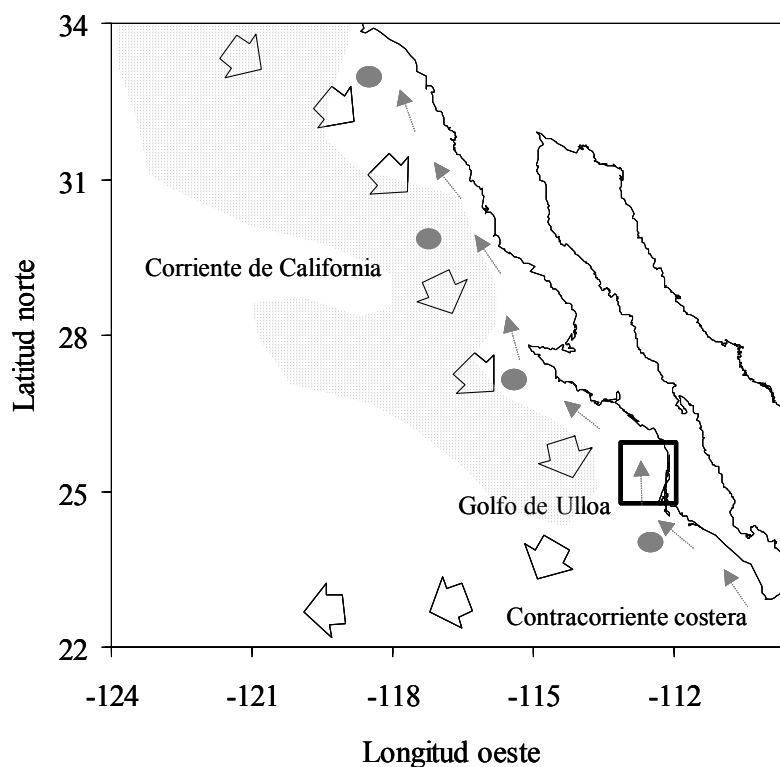


Figura 3. Mapa general del área de estudio (recuadro interior) mostrando la Corriente de California -CC- (flechas grandes), la contracorriente costera (flechas punteadas), área de influencia de la advección de la CC (Lluch-Belda, 1999; zona sombreada) y las posiciones estándar para el cálculo del Índice de Surgencias de Bakun (1973; puntos sólidos).

Estacionalmente, las surgencias por viento incorporan a la superficie aguas subsuperficiales, frías, ricas en nutrientes, que posteriormente expelen hacia mar abierto a

lo largo de la costa (Huyer, 1983). En el borde oriental de la corriente, pegada al litoral, fluye una estrecha contracorriente durante el otoño e invierno hacia el norte; durante el verano/otoño, la CC se debilita notablemente, mientras que la contracorriente se intensifica y acarrea agua de origen tropical hacia el norte, calentando considerablemente toda el área (Lynn & Simpson, 1987).

A lo largo del año, el SCC está sujeto a una considerable variabilidad. En el dominio costero, por ejemplo, la isoterma de 18°C se desplaza desde el GU (24°N) durante mayo hasta la Cuenca de Santa Bárbara, cerca de 34°N durante agosto-septiembre. En el GU, las surgencias por viento –aunque permanentes– son más fuertes hacia mediados de año, durante abril-mayo.

En la parte sur del sistema se presentan los procesos de surgencia y advección de la CC. Las dos fuentes principales de enriquecimiento superficial ocurren durante la primavera, al mismo tiempo que se presentan los mínimos promedio de nivel medio del mar, que corresponden con la intensidad máxima de la CC. Evidentemente, son los meses más fríos en la zona al combinarse vientos, surgencias y advección del norte; en la zona occidental de Baja California, sin embargo, la contribución relativa de la advección es escasa (Lluch-Belda, 1999) y la productividad primaria y secundaria están estrechamente relacionadas los con procesos costeros locales de surgencia (Figura 4).

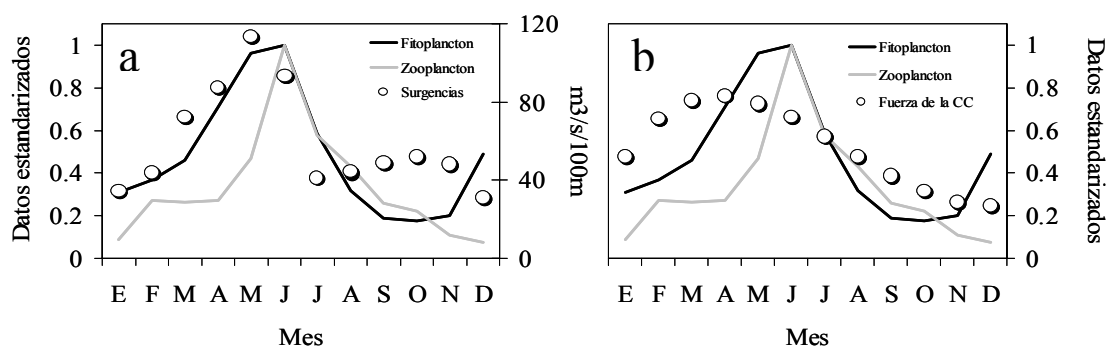


Figura 4. Relación entre el patrón estacional de abundancia de fitoplancton y zooplancton y los procesos de surgencia (a) y advección (b) en el Golfo de Ulloa. Periodo base para el cálculo del patrón estacional de abundancia de fitoplancton: 1978-1986; zooplancton: 1951-1996; surgencias: 1949-2003. Los datos fueron estandarizados a la unidad para facilitar la comparación; Los datos de la CC son derivados del patrón estacional de corrientes geostróficas de Lynn & Simpson (1987).

A diferencia de otros BAC, el GU muestra diferencias muy significativas entre las temporadas de surgencia y de calmas; por ejemplo, los valores de concentración pigmentaria durante la temporada de alta concentración son alrededor del doble que en los BAC de PB y SV. El área de influencia de alta concentración biológica también presenta diferencias notables: durante los meses de calma, las concentraciones puramente costeras (dentro de los 20km a partir de la costa) son considerablemente elevadas en el GU, pero no se extienden más allá de los 20km antes de que la concentración sea similar a la promedio de toda la zona costera. Aún durante los meses de surgencias, la influencia de la alta concentración biológica del GU (que equivalen al doble de PB y SV) se extiende por más de 80km, pero persiste únicamente durante tres meses y está claramente relacionada con la intensificación de las surgencias.

En el GU, las altas abundancias de macrozooplancton se presentan en las propias áreas de alta concentración pigmentaria, lo que permite suponer una transferencia trófica cuasi inmediata. Por otra parte, las áreas de alta abundancia de larvas de peces aparecen relativamente cercanas a los núcleos de alta concentración pigmentaria, lo que podría ser resultado de procesos de retención y concentración. Si se tiene en cuenta la temporalidad del proceso de enriquecimiento en GU, esta potencial retención podría ocurrir únicamente durante una parte del año.

El tamaño de la plataforma continental en el GU varía considerablemente. En el extremo más norteño mide en promedio 30km, pero va extendiéndose paulatinamente hasta alcanzar los 80km en su parte media. La región con la plataforma más angosta presenta un fondo predominantemente rocoso con áreas estrechas de sedimentos arenosos, típico de sistemas de alta energía y baja tasa de sedimentación. Por el contrario, en el área donde la plataforma continental es más ancha, existe un fondo de tipo arenoso con algunos parches rocosos pegados a la costa, resultado de una sedimentación más intensa (Maeda *et al.*, 1993).

1.8. Los Centros de Actividad Biológica como unidades de manejo

Indudablemente, los BAC son estructuras oceánicas importantes. En un contexto ecológico, estas áreas presentan relevantes cuestiones científicas que debieran ser confirmadas o

corregidas y que tienen implicaciones mayores acerca de nuestros conceptos tradicionales. Por ejemplo, el efecto de los cambios climáticos y oceánicos a diferentes escalas sobre la productividad de la zona costera. Ya que el tamaño de los BAC es comparativamente pequeño, es posible estudiarlos con mucho mayor detalle espacial y temporal que el que puede lograrse en la extensión total. Los instrumentos e infraestructura que se requieren son considerablemente más accesibles que los indispensables para trabajar en áreas profundas fuera de la costa.

Otras ventajas operativas pueden apreciarse al comparar la concentración biológica en el BAC con la zona costera y la zona oceánica que lo circundan. Alrededor del 1% del área que rodea las zonas de alta concentración pigmentaria presenta una abundancia que es de 6 a 13 veces mayor que en la zona total. Incluso referido a la zona puramente costera, menos del 5% del área de la misma presenta abundancias relativas que son 4-10 veces mayores (Lluch-Belda, 1999), por lo tanto debiera ser comparativamente más accesible estudiar con detalle la dinámica oceánica que resulta en enriquecimiento superficial. Más aún, si la alta concentración de productores primarios y consumidores de primer y segundo orden disminuye rápidamente hacia fuera del BAC, entonces podría pensarse que buena parte de los flujos tróficos del área total están sucediendo dentro de éste, lo cual se acomoda bastante bien a la definición de ecosistema propuesta por Christensen *et al.* (1998).

No hay que perder de vista que las áreas de alta concentración biológica son, por su naturaleza, zonas de primera importancia pesquera. El conocimiento adecuado de las mismas puede ser crucial para administrar eficientemente recursos que hasta ahora han demostrado ser difíciles de manejar con los procedimientos y técnicas tradicionales (Lluch-Belda, 1999).

Finalmente, tomando en cuenta que el grado de resolución, características ecológicas y potencial de explotación que implican estas áreas concuerdan con los principios fundamentales sobre el estudio de ecosistemas propuestos por diversas organizaciones y autores (FAO, NOAA, LMR-GOOS, Latour, 2003) los BAC pueden resultar buenos candidatos para considerarlos como unidades naturales de manejo.

1.9. ECOPATH aplicado a los BAC

Al revés de lo que sucede con los BAC de la costa de California y Canadá, que han sido intensamente estudiados, la información acerca de éstos en la Península de Baja California es escasa e incompleta, y se han hecho pocos esfuerzos por canalizarla e integrarla mediante modelos de sistemas ecológicos. En este sentido, EcE ha demostrado ser una herramienta útil para caracterizar y explorar la dinámica de áreas similares. Por ejemplo, Duarte y García (2004) analizaron las principales vías de flujo de biomasa en el Golfo de Salamanca en Venezuela y encontraron que, a diferencia de otros sistemas productivos en los que los productores primarios son el grupo clave, éste puede ser definido como un ecosistema de surgencias tipo “cintura de avispa” (o wasp-waist, Cury *et al.*, 2001) es decir, el control de la energía está regido por unas cuantas especies que representan gran parte de los niveles tróficos intermedios (pelágicos menores).

En lo que respecta a los sistemas de surgencia de los grandes giros oceánicos, Jarre-Teichman y Pauly (1993) determinaron que en el sistema de la Corriente de Humboldt, la magnitud de la biomasa que circula a lo largo de la trama trófica está determinada por la estacionalidad de los procesos de surgencia. Por otra parte, el uso del modelo ECOSIM ha permitido describir la alternancia entre estados estables del sistema de Benguela, en función de la cantidad de fitoplancton y zooplancton disponible para las especies dominantes (Shannon *et al.*, 2004). Jarre-Teichman y Christensen (1998) aplicaron EcE para comparar algunos atributos ecológicos de 4 regiones oceánicas mundiales de alta productividad (SCC, Perú, Benguela y Canarias) durante distintos regímenes ambientales.

Hasta el momento, los trabajos en los que se analizan los BAC mediante modelos de ecosistemas se concentran sobre todo en Canadá y Estados Unidos (incluyendo la costa del Pacífico en Alaska), precisamente donde hay mayor cantidad de información. El trabajo de Olivieri *et al.* (1993) en la Bahía de Monterey es un buen ejemplo de aplicación directa. De acuerdo a los autores es posible encontrar rasgos comparables con los resultados obtenidos en sistemas similares. Sobre la base de los indicadores ecológicos derivados de los estudios

de Odum (1969) y Ulanowicz (1986), las características comunes más distintivas de los BAC, en comparación con zonas “normales” de surgencia, parecen ser su relativamente alto grado de estabilidad y madurez, la transmisión de la energía a través de la trama trófica es eficiente, y la proporción de la producción primaria requerida (PPR) para sostener las pesquerías regionales es comparativamente alta (Pauly y Christensen, 1995).

En México, la aplicación de modelos tipo ECOPATH en los BAC es limitada. Por ejemplo, Arreguín-Sánchez *et al.* (2002) analizaron la pesquería de camarón en el sistema bentónico que bordea la porción central del Golfo de California, pero no caracterizaron propiamente el BAC. Es claro que se requieren más esfuerzos de investigación encaminados a la descripción y modelación de estos ecosistemas. Actualmente, existen varias iniciativas para estudiar los BAC de la Península de Baja California bajo enfoques holísticos, pero aún se encuentran en etapa de desarrollo (Jesús Bautista-Romero CIBNOR en el BAC de SV; Francisco Arreguín-Sánchez CICIMAR-IPN en el BAC del Golfo de Tehuantepec y la porción central del Golfo de California, datos no publicados). Mediante el uso de EcE, en el presente estudio se dará una descripción de las principales características ecológicas del BAC del GU, incorporando los procesos ambientales de mayor influencia en la dinámica del sistema.

1.10. Planteamiento del problema

Uno de los grandes retos que pone el estudio de los recursos pesqueros cuando se analizan con enfoques integrales es conocer los aspectos básicos sobre la estructura y funcionamiento de los sistemas a los que pertenecen. A medida que se avance en esta dirección podrán tomarse acciones que tiendan, por una parte, a reducir la incertidumbre sobre la forma en la que dichos recursos se utilizan y, por otra, a incrementar la eficiencia en el manejo (asesoría científica más certera) con el consecuente beneficio económico, en su sentido más amplio.

El primer proceso a desarrollar en la modelación de ecosistemas, y tal vez el más relevante, es saber con toda certeza para qué se utilizará el modelo a generar. Los BAC, como se

mencionó anteriormente, son regiones altamente productivas desde el punto de vista biológico, lo que es un reflejo directo de altas tasas de producción de biomasa. Para que esta biomasa sea útil para el hombre debe ser accesible a través de algunos de los componentes del ecosistema; la acumulación de ésta es el resultado de la dinámica del ecosistema que invariablemente tiene su origen en la producción primaria, y de ahí se propaga al ecosistema a través de la red trófica. La cantidad de biomasa que se acumula en un cierto grupo biológico será el resultado neto de procesos poblacionales que inducen una ganancia y/o pérdida; cuando estos grupos son de interés para el hombre, se les denomina recursos pesqueros (Arreguín-Sánchez, 1999).

En este sentido, si se consideran las diferentes fuentes de variación que afectan la biomasa de las especies en un ecosistema, los eventos clave a representar en un modelo serán la estructura del mismo (grupos biológicos que lo constituyen), la dinámica trófica, su organización, la influencia de la variabilidad ambiental (agentes forzantes) y el funcionamiento del sistema como unidad ecológica natural. Si bien estos elementos son comunes a la modelación de los ecosistemas explotados en general, en el caso particular del BAC del GU es indispensable incorporar en especial aquellos elementos que le confieren las características de alta productividad biológica; que esencialmente son los procesos de surgencia y advección.

Al generarse incrementos en la biomasa fitoplanctónica se promueve el incremento del zooplancton como siguiente nivel trófico y propagándose el efecto en la red alimenticia. El gran contraste en las tasas de producción fitoplanctónica en las zonas determinadas como BAC, en combinación con la continuidad del desplazamiento de las masas de agua por efecto de las surgencias y la advección, provocan altas tasas de producción aún en ecosistemas alejados de los BAC; esto es, esencialmente se presenta el esquema de un ecosistema exportador de energía/biomasa.

En términos prácticos, sobre todo en el caso de la pesca, un BAC originado por surgencia estará produciendo biomasa dentro del ecosistema y exportándola a ecosistemas adyacentes; la materia exportada promoverá el desarrollo de pesquerías en regiones más o

menos amplias e irá decreciendo conforme la distancia aumenta desde el centro del BAC. Los eventos de orden físico que originan las condiciones para que esta biomasa sea transportada deberán ser explícitamente representados en los modelos de ecosistemas, de tal suerte que el proceso en sí mismo pueda ser asociado directamente a la estructura trófica para representar los flujos de biomasa y su propagación.

2. Hipótesis

1. Un BAC es un sistema exportador de energía/biomasa y contribuye a la producción biológica de las áreas adyacentes. Esta exportación se propaga a través de la trama trófica a partir de la producción primaria.
2. Las particularidades del sistema dependen de los procesos físicos que gobiernan el BAC y su influencia en áreas adyacentes y, en consecuencia, las características y variaciones del ambiente se verán reflejadas en la abundancia de los recursos pesqueros y en la dinámica del ecosistema.

3. Objetivos

1. Estimar la magnitud y tasa de la exportación de fitoplancton y zooplancton en el GU.
2. Utilizar un modelo de balance de masas (EcE) para el GU, BCS, incorporando la biomasa exportada, para describir los principales atributos ecológicos del sistema.
3. Incorporar al modelo del ecosistema la dinámica temporal de dos de los recursos pesqueros más importantes en la región (sardina y abulón) mediante el modelo ECOSIM, considerando el efecto de la presión de pesca y la variabilidad ambiental.

4. Reproducir el patrón promedio de distribución de los productores y consumidores primarios en el GU a través del modelo ECOSPACE, integrando las principales características oceanográficas de la región.

4. Material y métodos

La metodología se dividió en 4 partes:

- I. *La exportación*. En esta parte se define el diseño del muestreo y los procedimientos de estandarización de los datos. Se calcula la magnitud y tasa de la exportación longitudinal, latitudinal y total de biomasa de plancton del GU, en función de la intensidad de las surgencias y del flujo de la CC.
- II. *El modelo ECOPATH*. Se detalla la construcción del modelo para el GU, mencionando las fuentes de información y procedimientos empleados en la parametrización, balance del modelo y caracterización del sistema (consistencia del modelo).
- III. *El modelo ECOSIM*. Una vez que el modelo fue apropiadamente balanceado, se ajustaron las series de tiempo de los índices de abundancia de dos de los recursos más importantes de la región (sardina y abulón), incorporando el efecto de la pesca y variables ambientales consistentes con los patrones de abundancia de dichos recursos (calibración temporal).
- IV. *El modelo ECOSPACE*. Se utilizó información de las condiciones oceanográficas que determinan la dinámica local para reproducir el patrón de distribución espacial promedio de los productores primarios y consumidores de primer orden en el ecosistema y estimar la influencia del GU en sistemas adyacentes.

4.1. Parte I. La exportación

Para establecer las fronteras del GU se consideró la definición de ecosistema propuesta por Christensen y Pauly (1998) quienes mencionan que éste puede delimitarse de manera apropiada si la mayor parte de los flujos tróficos ocurre dentro del área en cuestión, y si estos flujos exceden aquellos que se dan hacia áreas aledañas. Dado que en el GU los núcleos de biomasa de fitoplancton y zooplancton están prácticamente sobrepuestos y se distribuyen en un gradiente muy marcado que desaparece rápidamente hacia fuera de la costa (seguramente por el efecto expelente de las surgencias, Figura 5) se asumió que el grueso de los flujos tróficos se concentran en el cuadrante 1 (Figura 6).

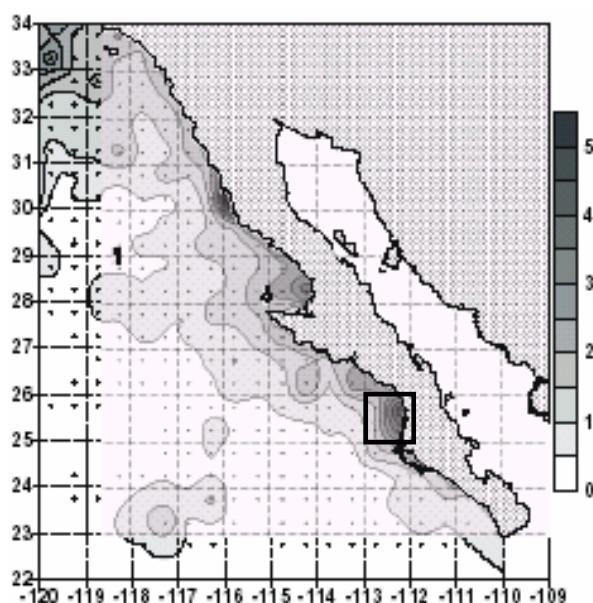


Figura 5. Isolíneas de abundancia promedio estandarizada y combinada de pigmentos fotosintéticos, abundancia relativa de macrozooplancton y larvas de peces neríticos (tomado de Lluch-Belda, 1999). El marco interior representa lo que en el presente trabajo se asumió como el ecosistema del Golfo de Ulloa.

4.1.1. Diseño del muestreo

El cálculo de la exportación se basó en datos de abundancia de fitoplancton y zooplancton. Partiendo de la suposición de que la biomasa de ambos grupos que se genera dentro del GU es exportada hacia el oeste, por efecto de las surgencias y hacia el sur, por la advección de la CC, se diseñó una red de muestreo de 5 cuadrantes de 1° por lado; el GU y dos más al

oeste y al sur. Considerando que mientras más alejado esté el cuadrante del área de estudio menor es el valor de la abundancia, se promedió la biomasa de fitoplancton y zooplancton de los cuadrantes 3, 4, 5 y 6 representados en el cuadrante 3, y de los cuadrantes 9 y 8, representados en el cuadrante 8 (Figura 6).

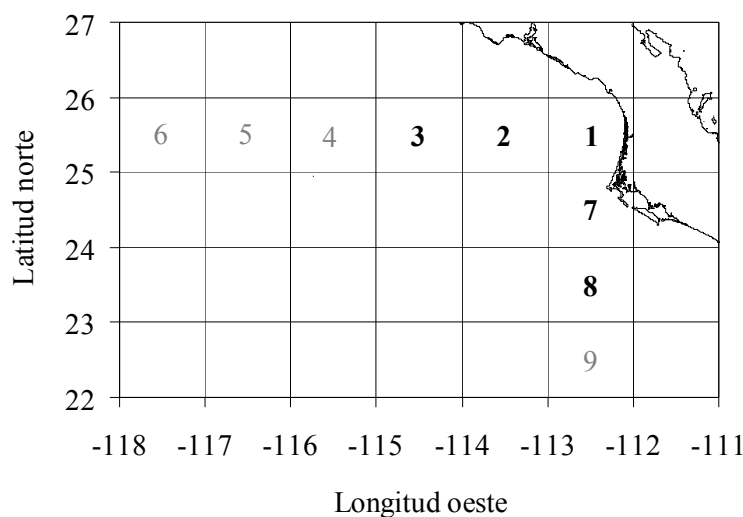


Figura 6. Diseño del muestreo para el presente trabajo. Los cuadrantes numerados representan las áreas de donde se tomaron los datos de abundancia de fitoplancton y zooplancton. Los números resaltados son las áreas consideradas para el cálculo de la exportación. El cuadrante 3 representa el promedio de los valores de biomasa de los cuadrantes 3, 4, 5 y 6; y el cuadrante 8 es el promedio de los cuadrantes 9 y 8. El cuadrante 1 es el Golfo de Ulloa.

4.1.2. Datos biológicos

Los datos mensuales de productividad primaria fueron derivados del Modelo de Producción Verticalmente Generalizado de Behrenfeld y Falkowski (1997); cubren el periodo 1997-2001 y están expresados en $\text{gC}/\text{m}^2/\text{año}$ (Mati Kahru, Instituto de Oceanografía de SCRIPPS, datos no publicados). Ya que los datos de entrada en el modelo ECOPATH deben ser estandarizados, en este caso a $\text{ton}\cdot\text{km}^{-2}$, hubo que transformar las unidades originales de abundancia. Para el fitoplancton, ésto se hizo de acuerdo a los factores de conversión $1\text{gC} = 10\text{kcal}$; $1\text{kcal} = 1\text{g}$ de peso fresco. Posteriormente se calculó el patrón (ciclo) estacional promedio para cada área, esto es, la media aritmética de cada mes del año para todo el periodo de muestreo.

Los datos mensuales de volumen de zooplancton fueron obtenidos de la base California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI; Anónimo, 1988) y de las siguientes campañas oceanográficas llevadas a cabo por el CICIMAR-IPN: 8204, 8207, 8208, 8212, 8302, 8305, 8401, 8405, 8508, 8605, 8611, 8707, 8710, 8807, 8808 y 9608 (Martín Hernández-Rivas, Laboratorio de Plancton CICIMAR-IPN, datos no publicados). El periodo que comprende la base CalCOFI para el GU y zonas aledañas es de 1951 a 1984, y el de las campañas del CICIMAR-IPN se indica en la clave de los cruceros, por ejemplo 8204 es el mes de abril de 1982. La información de ambas fuentes se reunió en una base guía.

La base guía contiene 5 variables: 1) profundidad a la que se hizo el arrastre (PA); 2) volumen total de agua filtrado durante el arrastre (VF); 3) factor estándar de arrastre (FEA, Figura 7), el cual integra en una unidad de área (comúnmente 1m^2) el zooplancton colectado, y está definido como $\text{FEA} = \text{PA}/\text{VF}$; 4) volumen de agua que desplaza la muestra de zooplancton obtenida del copo de una red de arrastre de 500 micras (VRed); y 5) volumen de zooplancton (VZ), que son los organismos que por sí solos desplazan < 5 ml. El dato es normalizado a 1000m^{-3} y expresado en $\text{ml}\cdot 1000\text{m}^{-3}$. La conversión a $\text{ton}\cdot\text{km}^{-2}$ se hizo de acuerdo al siguiente procedimiento:

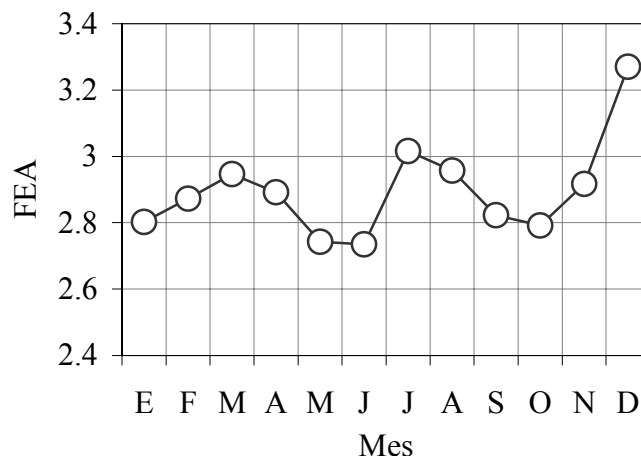


Figura 7. Patrón estacional del factor estándar de arrastre (FEA) para el área del Golfo de Ulloa, obtenido de la base CalCOFI-CICIMAR. Periodo base: 1951-1996.

1. Para obtener el VRed se hace la equivalencia de la muestra original de VZ a $\text{ml}\cdot\text{m}^{-3}$, y se transforma a unidades de peso considerando que 1ml de muestra $\approx 1\text{g}$ (Haury y Shulenberg, 1982).
2. El resultado se introduce en la fórmula ($\text{VRed}\cdot\text{VF}$) y se deriva el peso en gramos de la muestra original.
3. El valor del peso de la muestra se multiplica por el FEA, que está referido a unidades de área. El producto estará dado en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, o bien, $\text{ton}\cdot\text{km}^{-2}$.

Una vez hecha la conversión de los datos de la base guía, se calculó el patrón estacional para cada área. Ya que la profundidad de arrastre no es constante, el FEA es variable y por lo tanto los datos transformados no guardan las mismas tendencias ni proporciones que los originales. Con el propósito de expresar los patrones originales en función de los transformados, se identificaron los dos ciclos estacionales más parecidos (correspondientes a la zona 3) entre ambos grupos de datos y se vincularon por medio de una regresión lineal, cuya ecuación sirvió para normalizar los valores transformados (Figura 8).

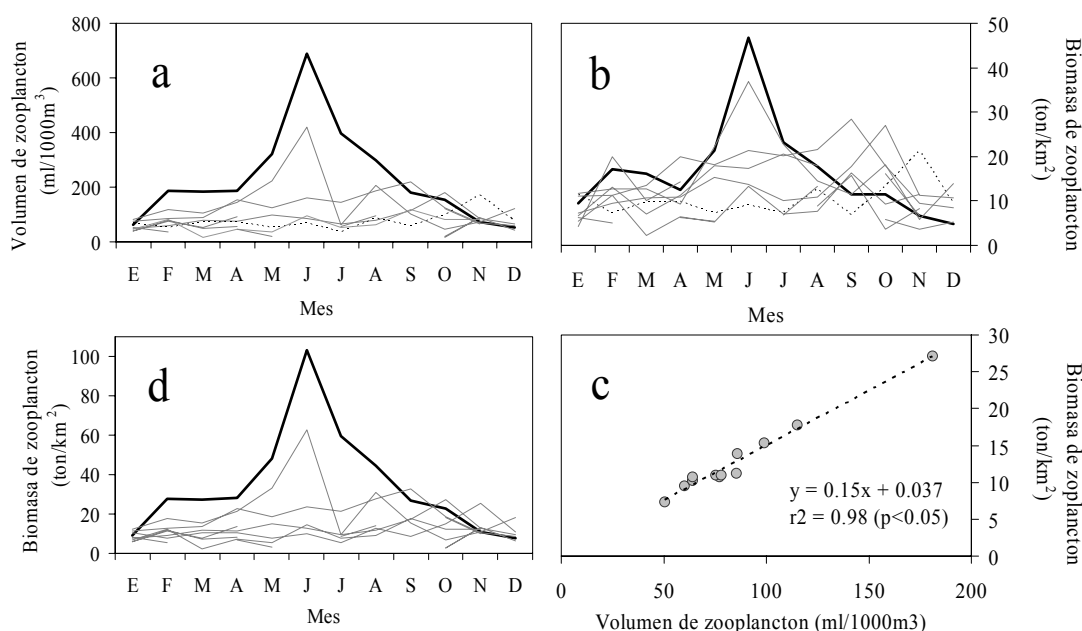


Figura 8. Patrones estacionales de zooplancton en las áreas consideradas en el diseño del muestreo (líneas delgadas), incluyendo el Golfo de Ulloa (línea gruesa) -ver Figura 5. Los datos originales de la base CalCOFI-CICIMAR (a) fueron transformados a unidades de biomasa por área (b). Se utilizó una función lineal (c) para corregir los datos transformados, dando como resultado los patrones originales expresados en unidades de biomasa por área (d). Las series que se usaron para la correlación se señalan con líneas punteadas en a y b.

Estos procedimientos sirvieron para obtener un patrón estacional de biomasa de fitoplancton y zooplancton, ambos expresados en las mismas unidades, para cada área del arreglo final del muestreo (Figura 5, áreas 1, 2, 3, 7 y 8).

4.1.3. Datos ambientales

Las variables oceanográficas empleadas para el cálculo de la exportación fueron el índice de surgencias (IS) de Bakun (1973), correspondiente a la posición 24°N–113°W, y la intensidad de la CC (ICC). El IS representa la fuerza con la que el agua se desplaza horizontalmente hacia fuera de la costa por efecto del viento y la rotación de la tierra. Los datos de IS para la costa oeste de Norteamérica están disponibles en Internet (<http://www.pfeg.noaa.gov>) y comprenden desde 1946 hasta el 2004. Se calculó el patrón estacional promedio y los valores máximos y mínimos de cada mes para el periodo mencionado; los tres fueron estandarizados a la unidad.

Los datos de ICC fueron calculados a partir de mediciones de corrientes geostróficas de Lynn y Simpson (1987) en el GU; los autores presentan 4 datos, uno para cada estación del año. Las observaciones fueron ajustadas con una ecuación polinomial de grado 4 con el fin de calcular, por interpolación, el valor de los meses faltantes. La ecuación que se utilizó fue $y = -0.003x^4 + 0.2x^3 - 3x^2 + 166x - 5.1$, donde $[x] = \{\text{enero...diciembre}\}$. Tomando como criterio las bandas de confianza del ajuste al 95% para establecer los límites, se obtuvo un resultado parecido al del IS, pero en términos de “fuerte”, “promedio” y “débil”. Considerando que el flujo geostrófico y la intensidad de la corriente superficial son inversamente proporcionales, se modificaron los patrones obtenidos multiplicándolos por menos uno (-1) y se estandarizaron a la unidad (Figura 9).

4.1.4. Magnitud y tasa de exportación

La fuerza con la que la producción biológica es transportada del GU hacia las áreas adyacentes depende de la intensidad de los procesos que generan dicho movimiento (básicamente ICC y surgencias). Si, por ejemplo, las surgencias son muy intensas, gran

parte de la biomasa será exportada del área. En cambio, si no existe un desplazamiento significativo de las masas de agua, la biomasa producida quedará retenida.

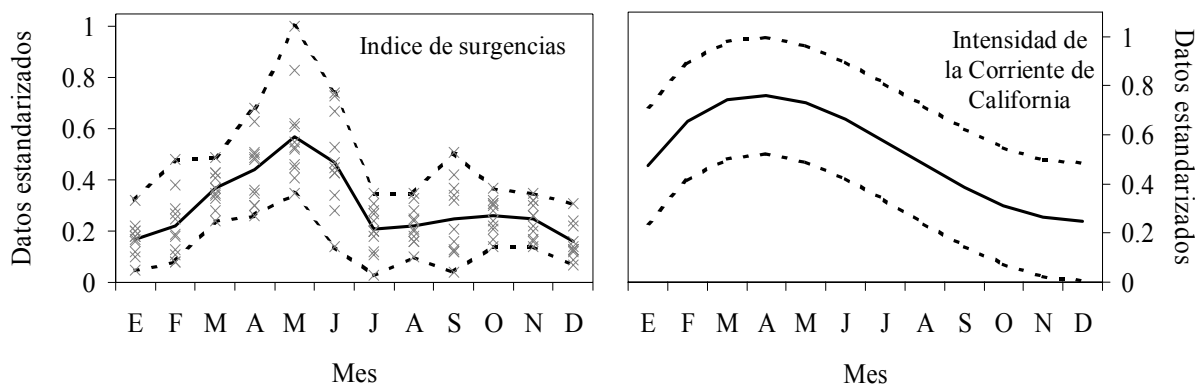


Figura 9. Panel izquierdo. Ciclo estacional promedio (línea sólida), máximo y mínimo (líneas punteadas) del Índice de surgencias de Bakun (1973) para el Golfo de Ulloa (GU). Las cruces son las observaciones que sirvieron de base para calcular los patrones (1946-2004). Panel derecho. Patrón estacional promedio de la intensidad de la Corriente de California en el GU (línea sólida) obtenido y modificado de datos de corrientes geostróficas (Lynn y Simpson, 1987). Las líneas punteadas representan intensidades “fuerte” y “débil” con respecto al promedio.

La magnitud ponderada de la biomasa de las áreas 1, 2 y 3 se estimó multiplicando el valor de biomasa de fitoplancton y zooplancton de un mes determinado (del patrón estacional promedio) por el valor respectivo del IS estandarizado a la unidad. En el caso de las áreas 7 y 8, el producto se hace con el valor estandarizado de la ICC. Se siguió el mismo procedimiento para los patrones estacionales máximo, mínimo, “fuerte” y “débil”. El resultado es un ciclo estacional ponderado de biomasa de fitoplancton y de zooplancton para cada dirección, área e intensidad (Figura 10).

La exportación en dirección este-oeste se calculó restando la biomasa (obtenida de los patrones ponderados) del área 2 menos la del área 3, y la norte-sur como la diferencia entre las áreas 7 y 8 (Figura 6). El proceso se repitió para cada intensidad. La exportación longitudinal y latitudinal se determinó sumando la biomasa de ambos grupos, y la total sumando la de ambas direcciones (Figura 9). Puesto que el gradiente de biomasa disminuye de manera exponencial hacia el mar abierto, la tasa de exportación se evaluó mediante un

ajuste del tipo $y = a \cdot \exp^{-bx}$, donde b es la tasa de exportación dada en $\text{ton} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$, estimada mediante mínimos cuadrados. El ajuste se repitió para cada intensidad, dirección y para la exportación total.

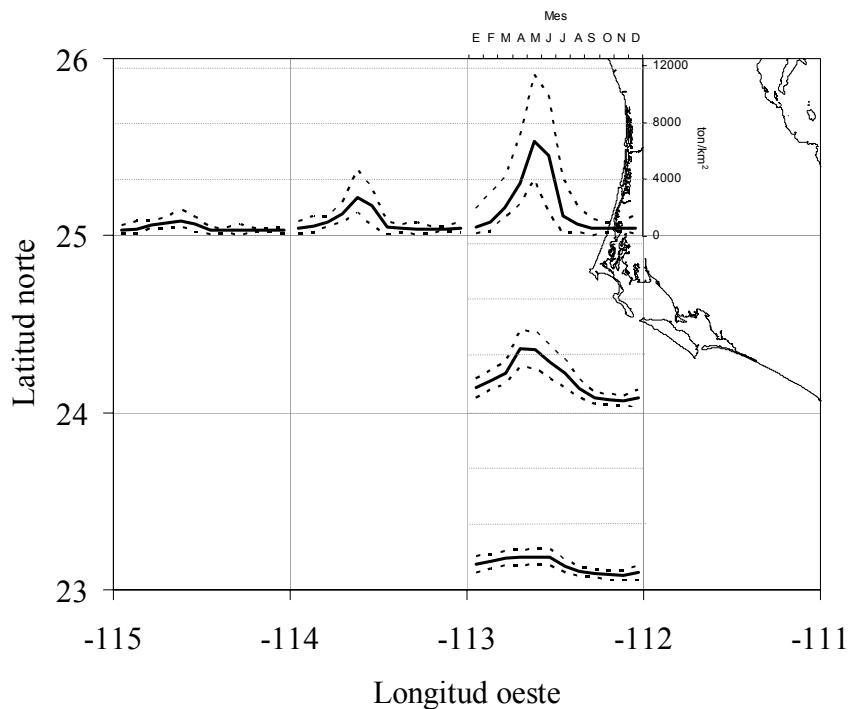


Figura 10. Patrones estacionales ponderados de biomasa de fitoplancton y zooplancton en el Golfo de Ulloa y áreas aledañas. Se muestran los valores máximos, mínimos (líneas punteadas) y promedio (línea continua). Los patrones estacionales en dirección este-oeste se calcularon en función del índice de surgencias, y en dirección norte-sur en función de la intensidad de la Corriente de California. La producción biológica está dada en $\text{ton} \cdot \text{km}^{-2}$. La escala de las gráficas de línea se indica en la correspondiente al Golfo de Ulloa.

4.2. Parte II. El modelo ECOPATH

Las características del ecosistema en términos de interacciones tróficas y flujo de energía, fueron exploradas mediante el modelo EcE (Christensen y Pauly, 1992) cuya premisa básica es que, en un lapso determinado (el periodo que se contempla en el presente trabajo es 1980-1990), el ecosistema esté en balance, es decir, lo que se produce es igual a lo que se consume, como se expresa en la siguiente ecuación:

$$\text{Ec.1} \quad P_i - B_i M2_i - P_i(1 - EE_i) - EX_i = 0$$

donde i es un grupo funcional determinado (una especie o un grupo de especies); P_i es la producción de ese grupo; B_i es la biomasa; $M2_i$ es la mortalidad por depredación; EE es la eficiencia ecotrófica; y EX_i es la exportación. La eficiencia ecotrófica se define como la proporción de organismos que mueren por depredación, exportación y pesca. En la Ec. 1 queda representada la producción, las pérdidas por depredación y exportación y las pérdidas debidas a otras causas distintas a las anteriores. La ecuación es igual a 0 puesto que está en balance. Ahora, considerando la transferencia de biomasa entre grupos a través de relaciones tróficas, la Ec. 1 puede replantearse como:

$$\text{Ec.2} \quad B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i \cdot EE_i - \sum_{j=1}^n B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j \cdot DC_{ji} - B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i \cdot (1 - EE) - EX_i = 0$$

donde el subíndice j representa los depredadores; P/B es el cociente producción-biomasa (tasa anual), equivalente a la mortalidad total (Z) en condiciones de equilibrio (Allen, 1971); $(Q/B)_j$ es el consumo por unidad de biomasa de un grupo j (tasa anual), es decir, la cantidad de alimento que un grupo consume durante un determinado tiempo, comparado con su propia biomasa; y DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta del depredador j , expresado como proporción. En resumen, la ecuación describe el balance del flujo de biomasa entre pérdidas y ganancias para cada grupo.

La Ec.2 representa un grupo determinado en el ecosistema, por lo tanto habrá tantas ecuaciones como grupos en el modelo; y éstos se relacionan entre sí a través de una matriz de dietas. Se establece entonces un sistema de ecuaciones lineales, en el cual por lo menos tres de los cuatro parámetros (B , P/B , Q/B y EE) de cada grupo es un dato de entrada, y el faltante es estimado con el modelo. Las especies que componen los grupos funcionales comparten roles tróficos similares, ocupan un hábitat parecido y/o son vulnerables a los mismos artes de pesca.

4.2.1. Datos de entrada

En el presente modelo se consideraron dos grupos de productores primarios (fitoplancton y macrofitas), un grupo de consumidores primarios (zooplancton), seis grupos de

invertebrados, 12 grupos de peces, uno de aves y tres grupos de mamíferos marinos, dando un total de 26 grupos funcionales; cinco de ellos se consideraron de interés comercial: abulón azul (*Haliotis fulgens*), camarón café (*Penaeus californiensis*), langosta roja (*Panulirus interruptus*), almeja catarina (*Argopecten circularis*) y sardina del Pacífico (*Sardinops caeruleus*). Las unidades de biomasa (incluyendo las capturas) se estandarizaron a $\text{ton}\cdot\text{km}^{-2}$.

En la medida de lo posible, la información de los distintos grupos se tomó de la misma fuente de información o de modelos aplicados a sistemas similares; por ejemplo, los datos de P/B y Q/B de la generalidad de los grupos de peces provienen de zonas de surgencia, contenidos en la base de datos FishBase para la CC (Froese y Pauly, 2001), y en especial de un modelo (ECOPATH) piloto para Bahía Magdalena (Francisco Arreguín-Sánchez, CICIMAR-IPN, datos no publicados) del cual también se extrajeron otros parámetros, como la biomasa de las aves. Para los grupos de peces que no se consideran comercialmente importantes, la razón P/B corresponde a la tasa instantánea de mortalidad natural (M), misma que se estimó con la información de FishBase, usando la ecuación empírica de Pauly (1980). Los valores de Q/B para peces provienen de la relación propuesta por Jarre *et al.*, (1990), que incorpora temperatura ambiental, peso, talla y morfología de la aleta caudal (que denota grado de actividad). Este algoritmo también está disponible FishBase. El cociente Q/B en los grupos de invertebrados y amniotas marinos se tomó de la literatura; las dietas de estos últimos se obtuvieron de Pauly *et al.* (1998). Las ecuaciones empleadas se muestran en la Tabla 1.

Debido a la escasez de datos de abundancia, sobre todo en peces, se dejó que el modelo estimara la biomasa de la mayor parte de estos grupos. La EE fue tomada de valores reportados en la literatura para especies similares. El valor de exportación para fitoplancton y zooplancton, calculado en la sección anterior, se introdujo en el término de emigración de su grupo correspondiente. La matriz depredador-presa se creó con datos de contenido estomacal de los diferentes grupos funcionales, derivados en su mayoría de estudios locales.

Tabla 1. Fuentes de información de los datos de entrada al modelo ECOPATH para el Golfo de Ulloa.

Grupo	Biomasa	P/B (Z)	Q/B	EE	Captura	Dieta	Exportación
Fitoplancton	1	*	-	**	-	-	2
Fitobentos	**	3	-	*	-	-	-
Zooplancton	4	5	6	**	-	7	2
Zoobentos	**	8	6	*	-	7	-
Langosta	**	9	9	*	10	9	-
Langostilla	11	**	12	*	-	11	-
Abulón	**	13	14	*	15	13	-
Camarón	**	3	3	*	16	9	-
Almeja	**	17	17	*	18	12	-
Ariidae	**	20	21	*	-	20	-
Carangidae	**	22	22	*	-	19	-
Gerreidae	**	23	23	*	-	19	-
Haemulidae	**	23	23	*	-	20	-
Lenguados	**	24	24	*	-	20	-
Sciaenidae	**	23	23	*	-	19	-
Serranidae	**	23	5	*	-	19	-
Elasmobranchios	**	23	23	*	-	19	-
Triglidae	**	23	23	*	-	23	-
Merluccidae	**	25	23	*	-	11	-
Clupeidae	26	**	23	*	26	7	-
Otros peces	**	23	23	*	-	20	-
Aves	19	8	6	**	-	7	-
Delfines	27	6	6	**	-	24	-
Ballenas	27	6	6	**	-	24	-
Lobo marino	29	25	*	**	-	19	-

1: Behrenfeld y Falkowski (1997); 2: Derivado del presente trabajo; 3: Morales-Zárate et al. (2004); 4: Hernández-Rivas (datos no publicados); 5: Alvarez-Hernández (2003); 6: Aydin et al. (2003); 7: Olivieri et al. (1993); 8: Shannon et al., (2003); 9: Arreguín-Sánchez et al. (1993); 10: Vega-Velázquez *et al.* (1996); 11: Aurióles-Gamboa y Balart (1995); 12: Jarre-Teichmann y Pauly (1993); 13: Guzmán del Proo (1994); 14: Machena et al. (1993); 15: León-Carballo y Muciño-Díaz (1996); 16: Sepúlveda-Medina (1999); 17: Trites et al. (1999); 18: Massó-Rojas (1996); 19: Arreguín-Sánchez (datos no publicados); 20: Cruz-Escalona (1999); 21: Zetina-Rejón et al. (2004); 22: Arreguín-Sánchez et al. (2002); 23: Froese y Pauly (2001); 24: Bundy et al. (2000); 25: Steven et al. (2002); 26: Félix-Uraga (datos no publicados); 27: Mangels y Gerrodette (1992); 28: Pauly et al. (1995); 29: Le Boeuf *et al.* (1983); *: aproximado; **: valor calculado con ECOPATH. Las ecuaciones para calcular PB (=M; mortalidad natural para grupos que no se pescan) y QB son: $\log_{10} M = -0.0066 - 0.28 \log_{10} L + 0.654 \log_{10} K + 0.463 \log_{10} T$; $\ln(QB) = -0.178 - 0.202 \ln W + 0.612 \ln T + 0.516 \ln A + 1.26 F$; el valor de las constantes se obtuvo de la referencia 23.

4.2.2. Balanceo del modelo

Una vez completado el modelo, el sistema de ecuaciones debe cumplir la igualdad entre ganancias y pérdidas, es decir, un balance de masas en todos los grupos. Para ello, se utilizó

como criterio que $0 < EE \leq 1$ ($EE > 1$ implica que las pérdidas exceden la producción). El proceso consistió en ajustar la matriz de dietas de los grupos que presentaran EE más alejadas del criterio (>1), haciendo pequeñas modificaciones en los valores iniciales hasta que todos cumplieran dicha condición. Se seleccionó este procedimiento porque las dietas son la fuente de mayor incertidumbre en el modelo; no obstante, los cambios realizados en la proporción de los elementos en la dieta no modifican los patrones de alimentación de los grupos funcionales (Morales *et al.*, 2004). Por ejemplo, el valor inicial de la dieta del grupo de las aves marinas, que se alimentan preferentemente de peces, fue modificado de 0.3 (correspondiente a los carángidos) a 0.063 sin alterar los patrones de alimentación, ya que se redistribuyen las proporciones de las dietas de los grupos relacionados. La consistencia del modelo fue verificada básicamente comparando las tendencias del cociente respiración biomasa (R/B) el cual, en general, debe mostrar valores más altos en especies activas que en grupos sedentarios.

Una vez que se obtuvo un modelo consistente y balanceado, se minimizaron los residuales mediante la rutina *Ecoranger* (Pauly y Christensen, 1995). Este procedimiento permite introducir un rango de valores promedio/modales de los parámetros originales (biomasa, tasas de consumo y producción, eficiencias ecotróficas y todos los elementos de la composición de dietas). La rutina genera una serie de variables aleatorias con una distribución de frecuencia definida por el usuario; en este caso se eligió una distribución normal con un coeficiente de variación del 20% para todos los parámetros. En aquellos parámetros que presentaron una distribución posterior uniforme, como las EE, se tomó el promedio y en el resto, la moda. Cada modelo que resultaba de este proceso, fue evaluado a través de criterios termodinámicos y de restricciones a la Ec.1 (Christensen *et al.*, 2004). El proceso se repitió 10 mil veces mediante simulaciones de tipo Monte-Carlo, hasta obtener 85% de salidas positivas.

4.2.3. Caracterización del ecosistema

EcE también se empleó para evaluar algunos índices y propiedades holísticas del ecosistema, derivadas fundamentalmente de la teoría de flujos de Ulanowicz (1986). En el

presente trabajo se consideraron los siguientes atributos: índice de reciclaje de Finn (1976), representa el porcentaje del total de flujos en el ecosistema que son reciclados; eficiencia de transferencia de flujos de un nivel trófico a otro (Christensen y Walters, 2004); PPR para sostener las pesquerías regionales; la ascendencia que denota el grado de desarrollo de un ecosistema (Ulanowicz, 1986), el overhead (de aquí en adelante llamado superávit), que indica el grado de estabilidad, y la cantidad de flujos totales (Ulanowicz y Norden, 1990). Adicionalmente se examinaron otros indicadores globales contenidos en las estadísticas básicas derivadas del propio EcE (P/R, P/B, eficiencia bruta -Gross Efficiency, etc). Con el propósito de caracterizar el GU, se realizó una comparación entre estos atributos con los reportados para otros ecosistemas.

Para definir de manera más precisa el tipo de distribución de probabilidad de los parámetros de entrada al modelo (incluyendo la matriz de dietas) y hacer más transparente la incorporación explícita de la incertidumbre, se calculó un índice que asigna intervalos de confianza, determinados por el usuario, a cada dato de entrada en función de su origen; este índice de “pedigri” [IP] = {0...1} ofrece una idea general de la calidad y confiabilidad del modelo (Christensen y Walters, 2004).

4.3. Parte III. El modelo ECOSIM

Ya que ECOPATH brinda la imagen instantánea del estado de un ecosistema, el siguiente paso natural fue hacerlo dinámico en el tiempo. Walters et al. (1997) introdujo el modelo ECOSIM para explorar las implicaciones que pudieran tener ciertas políticas de manejo (mortalidad por pesca) en la estructura trófica del ecosistema (Pauly *et al.*, 2000), indicando la posible dirección de los cambios en la biomasa de sus componentes a través del tiempo. La dinámica de los grupos en el ecosistema se expresa mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Ec.3} \quad \frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_0 B_i - F_i B_i - \sum_{j=1}^n c_{ij} (B_i, B_j)$$

donde dB_i/dt el cambio en la biomasa del componente i (B_i) por unidad de tiempo (t); para los productores primarios $f(B) = r_i B_i / (1 + B_i h_i)$, donde r es el máximo P/B que i puede adquirir cuando B_i presenta valores bajos; r_i/h_i es la máxima producción primaria neta de i

cuando la biomasa no limita la producción (B_i alta). En el caso de los consumidores la función es $f(B) = g_i \sum_{j=1}^n c_{ij} \cdot (B_i, B_j)$, donde g_i representa la eficiencia del crecimiento; $c_{ij}(B_i, B_j)$ predice el consumo del componente j por el componente i a partir de sus biomasa respectivas, es decir, la probabilidad de encuentro entre depredador y presa; M_o es la mortalidad que no se debe a depredación ni pesca (v.g. migración); y F_i es la mortalidad por pesca del grupo i . En ECOSIM, la biomasa del componente i que es susceptible a la depredación por el componente j (V_{ij}) es función de una tasa de vulnerabilidad (v):

$$\text{Ec.4} \quad \frac{dV_{ij}}{dt} = v(B_i - V_{ij}) - vV_{ij} - a_{ij}V_{ij}B_j$$

donde a_{ij} es la tasa efectiva de búsqueda de la presa i por el depredador j . La biomasa vulnerable aumenta como resultado del intercambio con una biomasa no vulnerable, $v(B_i - V_{ij})$, y disminuye cuando las presas regresan a la condición no vulnerable ($-vV_{ij}$) o por depredación ($-a_{ij}V_{ij}B_j$). Cuando v es pequeña, los flujos entre depredadores y presas son controlados principalmente por variaciones en la biomasa de las presas, es decir, el control es por procesos forzados desde abajo de la trama trófica. Cuando v es grande, estos flujos son controlados por variaciones en la biomasa de los depredadores, es decir, el control es por procesos forzados desde arriba. El primer tipo de control da como resultado cambios muy ligeros y a veces poco razonables en la abundancia calculada, que normalmente no se propagan a través de la trama trófica, mientras que el segundo produce variaciones rápidas en la biomasa de la presa y el depredador (Zetina-Rejón *et al.*, 2001). Adicionalmente a los cambios en la vulnerabilidad, es posible aumentar la eficiencia del modelo ECOSIM considerando elementos complementarios, como la variabilidad ambiental.

4.3.1. Factores forzantes

Cuando se aplican modelos holísticos a zonas de surgencia, no puede pasar desapercibido el efecto que la variabilidad ambiental ejerce sobre estos ecosistemas, y en consecuencia en el rendimiento de las pesquerías. En este sentido, la integración de indicadores climáticos o “factores forzantes” a los esquemas de manejo ha sido considerada como indispensable y

ya se ha puesto en práctica por parte de organismos internacionales como FAO y UNESCO (Medley, 2002; Barange, 2003). Una de las ventajas de EcE es que permite incluir variables de este tipo, en especial aquellas que se correlacionan con la abundancia de los grupos funcionales del ecosistema (normalmente recursos pesqueros o productores y consumidores primarios). Los factores forzantes afectan directamente el término de biomasa (Ec.3) de los componentes elegidos y el efecto se transmite al resto a través de los flujos tróficos. En el presente trabajo, se consideraron las siguientes series de tiempo (Figura 11): capturas locales de sardina (empleadas como indicador de abundancia, Schwartzolse *et al.*, 1999),

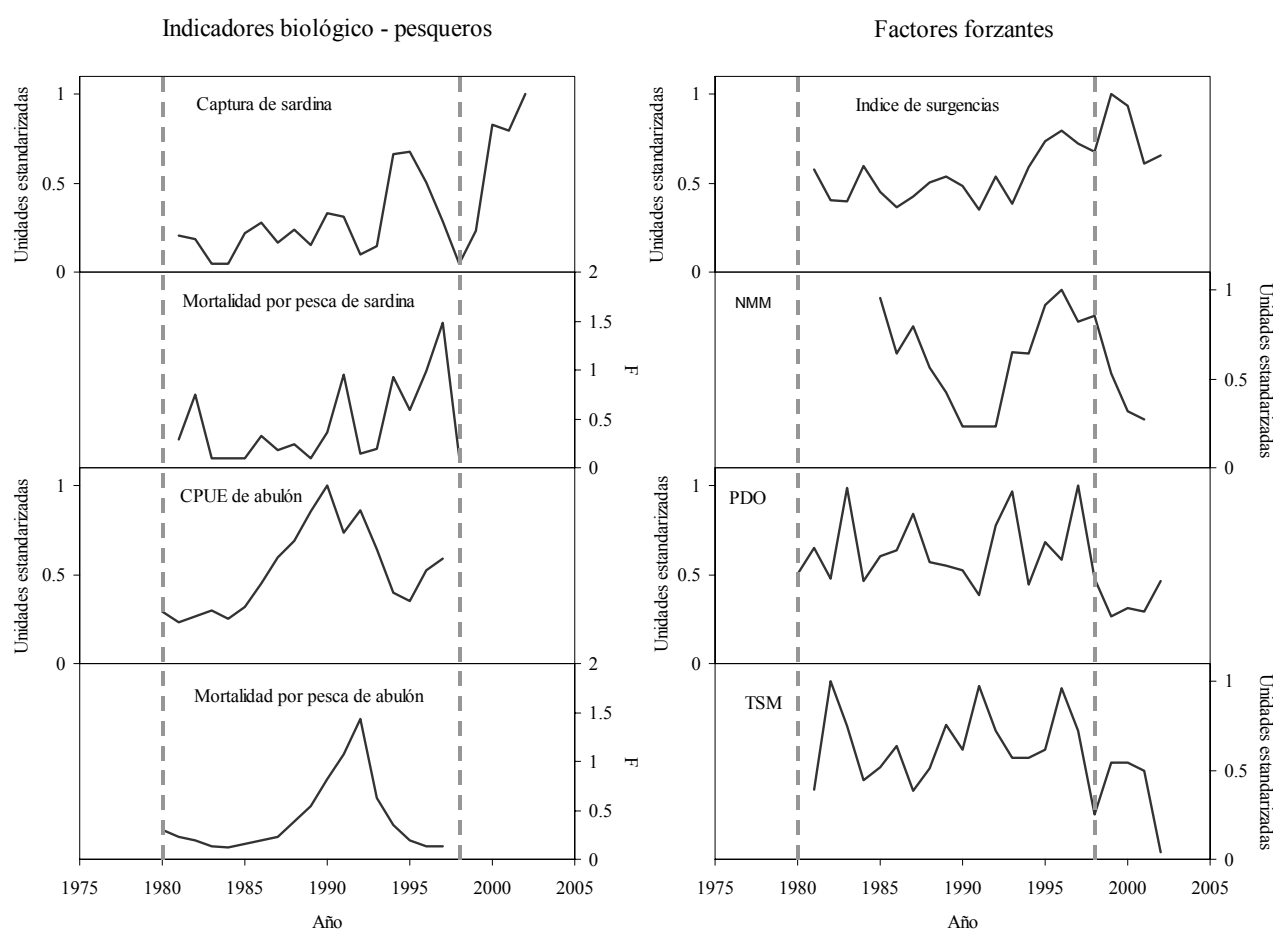


Figura 11. Series de tiempo de abundancia y mortalidad por pesca de sardina y abulón en el Golfo de Ulloa (GU). Se muestran también algunas variables climáticas que influyen en la dinámica ecológica del GU (paneles derechos). NMM: anomalías en el nivel medio del mar en Cabo San Lucas; PDO: Índice de Oscilación Decadal del Pacífico y; TSM; temperatura superficial del mar en el GU. Las líneas punteadas representan el periodo considerado para la modelación con ECOSIM (1980-1997).

serie de mortalidad por pesca (Morales-Bojórquez, datos no publicados); series de captura por unidad de esfuerzo y mortalidad por pesca de abulón en Bahía Asunción (Ponce-Díaz, 2004). Como factores forzantes se utilizaron el Índice de Oscilación Decadal del Pacífico (PDO; Mantua, 2000), anomalías del nivel medio del mar en Cabo San Lucas (NMM, UHSLC, 2004), Índice de Surgencias de Bakun (1973) y anomalías en la temperatura superficial del mar (TSM; Lluch *et al.*, 2000) para el cuadrante del GU (ver Figura 5).

4.3.2. Desempeño del modelo

Las simulaciones en ECOSIM son muy sensibles a los cambios en la productividad primaria (Steven *et al.*, 2002) por lo que se han agregado una serie de herramientas que permiten comparar las salidas del modelo con series históricas de datos, como se describe a continuación.

Tomando como referencia series de tiempo de biomasa, mortalidad por pesca y/o abundancia relativa de varios grupos, ECOSIM estima en cada corrida la bondad de los ajustes con respecto a las series observadas. Esta medida de error es expresada como la suma del cuadrado de las desviaciones (SC) del logaritmo de las biomاسas observadas y calculadas. Cuando se trata de índices de abundancia (p.e. CPUE = y), éstos son transformados calculando un factor de proporcionalidad (q) respecto a la biomasa total (B) por el método de máxima verosimilitud, resolviendo la ecuación $y = q \cdot B$.

Se partió de un periodo base de 18 años (1980-1997), fijado de acuerdo a la longitud de la información histórica, durante el cual se modelaron las series locales de abundancia de sardina y regionales de abulón incorporando datos históricos de mortalidad por pesca y factores forzantes. Los ajustes se evaluaron de forma iterativa, introduciendo (en ese orden) el patrón de mortalidad por pesca, los factores forzantes (uno cada vez) y posteriormente permitiendo variaciones en la vulnerabilidad a depredación (tanto individual como de campo); se registró la magnitud de la SC en cada corrida hasta y se repitió el procedimiento hasta encontrar el mejor ajuste. En total se construyeron 23 escenarios para abulón y 26 para sardina (Anexo 2). Las búsquedas incluyen un proceso de minimización de SC basado

en un algoritmo no lineal tipo Marquardt. En esencia, el cambio de la vulnerabilidad en ECOSIM es análogo al ajuste con “error de observación” que se utiliza en modelos poblacionales, y tiene un efecto similar a modificaciones en el parámetro “ q ” (coeficiente de capturabilidad).

4.4. Parte IV. El modelo ECOSPACE

En la realidad, los ecosistemas son mucho más complicados que un simple balance de flujos de biomasa tal y como lo plantea ECOPATH, por más grupos funcionales que se incluyan en el modelo, y la variación temporal de estos componentes también es más complicada que lo que puede representarse en ECOSIM (Christensen *et al.*, 2004). Cuando se evalúa el realismo de modelos de simulación el punto a considerar, sin embargo, no es señalar cuán complicados son los planteamientos o procesos implícitos, sino qué diseño permitiría representar las características más fundamentales de un ecosistema dada una cantidad limitada de información. Bajo este criterio, fue obvio que una de las mayores deficiencias de los enfoques ECOPATH y ECOSIM era la suposición de un comportamiento espacial homogéneo. La respuesta a este problema fue el desarrollo de ECOSPACE. Hasta el momento, este modelo ha sido aplicado mayormente al estudio de Áreas Marinas Protegidas (Walters *et al.*, 1999) y poco se ha explorado acerca de sus capacidades para modelar patrones de distribución de grupos cuya productividad depende de las condiciones oceanográficas, como los productores y consumidores primarios (Martell, *et al.*, en prensa).

ECOSPACE es una versión dinámica, espacial de ECOPATH que incorpora los elementos clave presentes en ECOSIM (Ec. 3 y 4). En este modelo se representa la dinámica de la biomasa de los grupos funcionales en un espacio bidimensional tomando en cuenta el riesgo trófico (el organismo se mueve entre celdas de acuerdo a la proporción que tiene de consumir / ser consumido en las celdas circundantes), es decir, simular la biomasa en la Ec. 3 en un plano x,y (o u,v) al mismo tiempo que se describe su trayectoria en el tiempo. También puede incluirse la distribución del esfuerzo pesquero y procesos físicos que implican el desplazamiento de masas de agua, elementos clave en la modelación de

ecosistemas cuya dinámica es determinada de manera importante por las condiciones ambientales, como los de surgencia. La enorme carga computacional que esto significa se ha simplificado considerando el movimiento de los grupos funcionales como si fuesen “flujos” de organismos entre ciertos puntos de referencia o celdas en un espacio, sin retener información acerca de la historia (origen y características anteriores) de los organismos presentes en cualquier punto y tiempo. Otros métodos de solución requieren de lapsos muy pequeños para integrar los cambios, más aún en situaciones en las que las tasas de movimiento entre celdas pueden ser comparables con las biomásas.

ECOSPACE permite definir una malla rectangular de celdas en el espacio, y resolver para cada celda y tiempo un sistema de ecuaciones diferenciales. En el caso de las interacciones tróficas, inclusión de los efectos de la pesca y cálculo de movimientos, la densidad de las biomásas se asume homogénea dentro de cada celda (mezcla activa). Las celdas se definen para delimitar línea de costa y tierra firme, y el movimiento de biomasa sucede sólo a través de las caras de las celdas adyacentes (no existen movimientos hacia tierra o en sentido diagonal). Dada su preponderancia en el GU, en el presente trabajo se consideró la modelación de los grupos de fitoplancton y zooplancton. En la Figura 12 se muestra la representación del GU en el modelo ECOSPACE.

4.4.1. Definición de hábitat

En ECOSPACE se asigna a cada celda un tipo específico de hábitat. En el modelo, un hábitat es un conjunto de celdas (las que corresponden a la porción de agua) que comparten ciertas características que afectan el movimiento, tasas de alimentación y supervivencia de los componentes funcionales utilizados en ECOPATH. Los atributos que se usan comúnmente para definir los hábitat son la distancia con respecto a la línea de costa (profundidad) y/o el tipo de fondo (arenoso, lodoso, rocoso, etc.) e, idealmente, la existencia de “sub-redes” (tróficas) que correspondan a un grupo de productores primarios, herbívoros y consumidores que ocurren sólo en esa “sub-red” dentro del área total definida (Christensen *et al.*, 2004). Un criterio adicional pudiera basarse en la dinámica ambiental que define el patrón de distribución de los grupos que intenta reproducirse. En el GU el

agua enriquecida que aflora a la superficie es transportada, junto con los organismos que están a la deriva, hacia mar abierto, formándose un gradiente de concentración este-oeste. Sobre esta base se propone la existencia de una franja “teórica” en la costa a partir de la cual, en un instante dado, el agua comienza a desplazarse lejos de ésta y que además representa la única frontera real de dicho gradiente. Con esta consideración en mente, se asignó esta franja como hábitat específico para los grupos de fitoplancton y zooplancton (Figura 12). Se asumió que el resto de los componentes se distribuyen tanto en ese hábitat como en el resto del área, dependiendo de las interdependencias tróficas.



Figura 12. Panel izquierdo. Mapa del Golfo de Ulloa (GU- 25°N/113°W-26°N/112°W) mostrando la línea de costa extraída del “coastline extractor” (<http://rimmer.ngdc.noaa.gov>). Panel derecho. GU representado en el modelo ECOSPACE, mostrando (sólo como referencia) la zona de la plataforma continental (área gris claro), el único hábitat definido en el modelo (área gris pegada a la costa), el interior del área de canales de Bahía Magdalena (gris oscuro) y el macizo continental (área negra).

Como ya se mencionó, los procesos de advección son críticos para la productividad primaria en la mayoría de los océanos. Las corrientes desplazan la producción biológica de un área a otra a velocidades mucho mayores que las que podrían predecirse sobre la base de procesos de mezcla turbulenta. ECOSPACE provee una interfase para representar patrones generales de corrientes o vientos (generados por fuerzas geostróficas) en la superficie del agua (Christensen & Walters, 2000). De acuerdo con estos patrones, se calculan flujos horizontales de equilibrio y campos de velocidad de surgencias (y convergencias) que mantienen el balance de las masas de agua, incorporando el efecto de Coriolis. Esto es, los campos de advección son calculados de las ecuaciones de campos de presión y velocidad $dh/dt = 0$, $dV_w/dt = 0$, $dV_v/dt = 0$, a través de cada lado de cada celda (cuadrante) de que se compone la malla (u,v), donde h es la anomalía del nivel del mar, las V 's son los

componentes de velocidad zonal y meridional (dirección u , v); las ecuaciones de las tasas que satisfacen cada lado de una celda son:

$$\begin{aligned}\frac{dh}{dt} &= \frac{V_{uh}}{u} + \frac{V_{vh}}{v} - D_h \\ \frac{dV_u}{dt} &= kW_u - kv_u - fv_v - \frac{gh}{u} \\ \frac{dV_v}{dt} &= kW_v - kv_v - fv_u - \frac{gh}{v}\end{aligned}$$

donde las W 's representan el patrón de forzamiento definido externamente (o el campo de circulación general), h = anomalía del nivel del mar, k = fuerza de fricción del fondo, f = coeficiente de Coriolis, D = tasa de advección-convergencia, y g la aceleración de la gravedad.

Los datos de entrada al modelo ECOSPACE se resumen en la Tabla 2. Posiblemente el trabajo de Martell *et al.*, (en prensa) desarrollado en el Pacífico central, sea de los pocos donde se muestra explícitamente, para 30 grupos funcionales, el valor de las tasas de dispersión que se requieren en el modelo. A partir de este estudio se obtuvieron los datos correspondientes al fitoplancton y zooplancton.

Tabla 2. Datos de entrada al modelo ECOSPACE (incluyendo los datos utilizados en el modelo de advección) aplicado al Golfo de Ulloa.

Grupo	TRDHD	TAHD
Fitoplancton	1.1*	0.01*
Zooplancton	1.1*	0.01*
Datos de entrada al modelo de advección		
CNSCS	CEOCS	PC
347**	155**	0.5***

TRDHD: tasa relativa de dispersión en hábitat desfavorable; TAHD: tasa de alimentación en hábitat desfavorable; CNSCS: componente (velocidad en $\text{km}\cdot\text{año}^{-1}$) norte-sur de la corriente superficial; CEOCS: componente este-oeste de la corriente superficial; y PC: parámetro de Coriolis para los 25.5°N . *datos tomados de Martell *et al.*, (en prensa); ** Bakun y Nelson (1976); y ***Bakun (1997).

Para hacer funcionar el campo de advección en ECOSPACE es recomendable contar con mediciones de corrientes superficiales, divididas en su componente meridional y zonal, además del valor del parámetro de Coriolis específico por latitud. El valor corrientes superficiales de las componentes “x,y” se obtuvo de Bakun y Nelson (1976) a partir de observaciones de boyas de deriva, y el valor del parámetro de Coriolis (Bakun, 1997), estandarizado a las unidades que se estipulan en ECOSPACE (–1 a 1). Los grupos de fitoplancton y zooplancton fueron los únicos considerados como sujetos a advección.

5. Resultados

5.1. Parte I. La exportación

En los patrones de producción biológica por área e intensidad de transporte (Figura 13) se observa la preponderancia del GU en relación con las áreas aledañas, que también se refleja en el valor de las tasas de exportación. La magnitud de la biomasa del componente norte-sur representa, en promedio, 62% de la producción total mientras que el componente este-oeste comprende cerca del 37%.

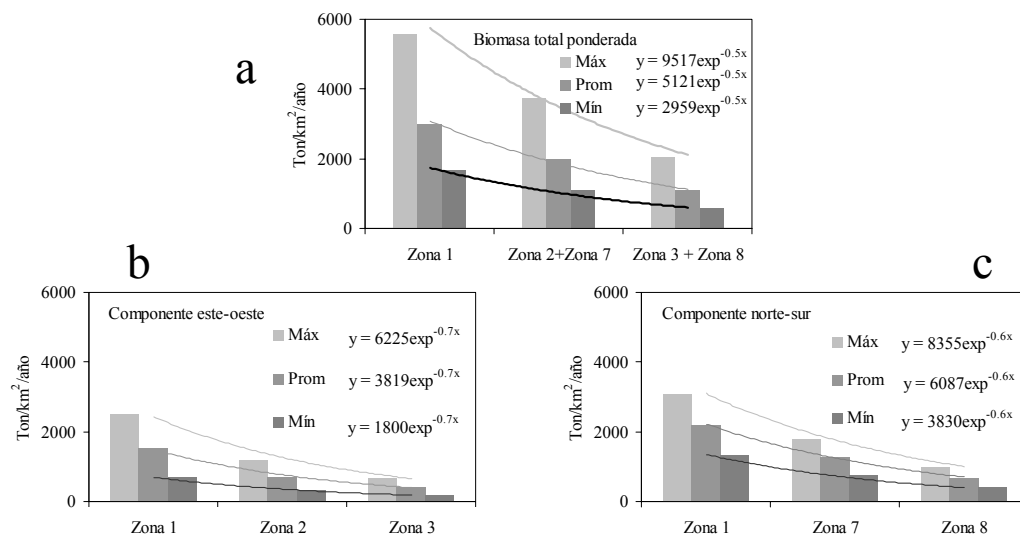


Figura 13. Producción biológica total (a) del Golfo de Ulloa y áreas aledañas (ver Figura 5) ponderada con el índice de surgencias y la intensidad de la Corriente de California, y su división en los componentes este-oeste (b) y norte-sur (c). Dentro de cada gráfica se muestran las ecuaciones que representan las tasas de exportación.

La exportación promedio de biomasa de fitoplancton y zooplancton del GU hacia áreas aledañas se estimó en $1307 \text{ ton}\cdot\text{año}^{-1}$ (25% del total), de las cuales 31% corresponden al transporte este-oeste y 68% al transporte norte-sur. Estos porcentajes, sin embargo, no se mantienen en lo que respecta al estimado de exportación máxima y mínima (Tabla 3); de hecho cuando es mínima se observa la mayor diferencia entre las componentes de la exportación con respecto a su total.

Tabla 3. Estimación de la exportación ($\text{ton}\cdot\text{año}^{-1}$) mínima, promedio y máxima de biomasa de fitoplancton y zooplancton (sumadas) del Golfo de Ulloa hacia áreas adyacentes, dividida en sus componentes este-oeste y norte sur. Se muestra también la tasa promedio anual de exportación.

Exportación	Mínimo (débil)	Promedio	Máximo (fuerte)	Tasa de exportación
Este-oeste	194	415	686	$3,819\cdot\text{exp}^{-0.7}$
Norte-sur	558	892	1,226	$6,087\cdot\text{exp}^{-0.6}$
Total	752	1,307	1,911	$5,121\cdot\text{exp}^{-0.5}$

La denominación “débil” y “fuerte” corresponde a la intensidad de exportación en dirección norte-sur y es análoga a “mínimo” y “máximo”. La tasa de exportación está dada en $\text{ton km}^2/\text{año}$.

5.2. Parte II. El modelo ECOPATH

Los valores de entrada al modelo y los calculados con ECOPATH, después de haber aplicado la rutina ECORANGER, se muestran en la Tabla 4 y las dietas en la Tabla 5; se muestran también los valores del cociente R/B por grupo y la mortalidad por pesca estimada de aquellos considerados como de interés comercial. En el Anexo 1 se presenta la matriz de dietas ajustada antes del balanceo del modelo.

En la primera columna de la Tabla 4 se indica el nivel trófico (NT) por grupo. Se obtuvieron cuatro niveles discretos, y el nivel de la mayoría de los grupos es muy similar a lo reportado en la literatura (por ejemplo, las especies contenidas en la sección de la Corriente de California de FishBase; Froese y Pauly, 2001). De acuerdo al modelo, los depredadores tope del sistema son los delfines, lobo marino, elasmobranquios y aves.

Tabla 4. Datos de entrada del modelo ECOPATH para el Golfo de Ulloa. Los valores entre paréntesis fueron calculados por el modelo.

Grupo	NT	B (ton/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE	Captura (ton/km ² /año)	F	EX	R/B (año ⁻¹)
Fitoplancton	1.0	4000	17	-	(0.09)	-	-	1300	
Fitobentos	1.0	(48.76)	1.83	-	0.95	-	-	-	
Zooplancton	2.0	12	55.2	225.08	(0.27)	-	-	7	(124.8)
Zoobentos	2.1	(0.35)	5.08	21.52	0.95	-	-	-	(12.14)
Langosta	2.3	(0.068)	0.99	8.20	0.95	0.62	(0.91)	-	(5.57)
Langostilla	2.3	24.02	(0.06)	9.67	0.96	-	-	-	(7.68)
Abulón	2.2	(1.12)	0.62	2.00	0.95	0.04	(0.37)	-	(0.98)
Camarón	2.4	(0.07)	4.03	10.20	0.95	0.10	(1.43)	-	(4.13)
Almeja	2.1	(0.33)	1.32	5.00	0.95	0.23	(0.7)	-	(2.68)
Ariidae	3.2	(0.003)	0.67	3.46	0.95	-	-	-	(2.10)
Carangidae	3.1	(0.007)	0.80	3.65	0.95	-	-	-	(2.12)
Gerreidae	3.0	(0.06)	2.31	9.06	0.95	-	-	-	(4.94)
Haemulidae	3.1	(0.04)	2.85	14.40	0.95	-	-	-	(8.67)
Lenguados	2.9	(0.36)	0.40	2.40	0.95	-	-	-	(1.52)
Sciaenidae	3.0	(0.0002)	2.95	12.00	0.95	-	-	-	(6.65)
Serranidae	3.4	(0.22)	0.79	3.60	0.95	-	-	-	(2.09)
Elasmobranquios	3.5	(0.005)	0.52	5.71	0.75	-	-	-	(4.05)
Triglidae	3.1	(0.004)	0.43	2.40	0.95	-	-	-	(1.48)
Merluccidae	3.3	(0.23)	0.36	2.00	0.95	-	-	-	(1.24)
Clupeidae	2.2	55	(2.21)	15.00	0.95	9.17	(0.33)	-	(9.79)
Otros peces	3.1	(0.05)	0.80	5.00	0.95	-	-	-	(3.20)
Aves	3.3	0.001	0.95	77.76	(0.08)	-	-	-	(61.26)
Delfines	4.0	0.004	0.16	11.48	(0.00)	-	-	-	(9.02)
Ballenas	3.2	1.57	0.02	3.83	(0.00)	-	-	-	(3.05)
Lobo marino	3.6	0.012	0.06	13.53	(0.03)	-	-	-	(10.76)
Detritus	1.0	100	-	-	(0.01)	-	-	-	-

NT: nivel trófico; B: biomasa; P/B: cociente producción- biomasa; Q/B: cociente consumo – biomasa; F: mortalidad por pesca; EE: eficiencia ecotrófica; EX: exportación; y R/B: cociente respiración – biomasa.

En términos generales, las menores EE corresponden a los depredadores tope y a los grupos de fitoplancton, zooplancton y detritus. El cociente respiración-biomasa (R/B) presenta una tendencia negativa con respecto al nivel trófico lo que es consistente con el grado de actividad de los grupos (por ejemplo zooplancton y clupeidos versus abulón y lenguados).

En la Tabla 6 se resumen los principales atributos del ecosistema. La producción total es de 128,628 ton/km² por año, de la cual el 3% es consumido dentro del sistema, 50% es

Tabla 5. Matriz depredador-presa utilizada en el modelo ECOPATH (balanceado) para el Golfo de Ulloa.

Grupo	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1 Fitoplancton	0.84	0.05				0.15	0.05											0.84					
2 Fitobentos	0.03	0.16	0.03		0.8		0.15			0.05							0.01		0.03				
3 Zooplancton	0.01	0.11		0.34					0.53	0.08		0.16	0.07				0.07	0.12	0.01	0.13			
4 Zoobentos			0.32		0.2	0.35	0.1	0.69	0.13	0.87	1	0.33	0.23	0.56	0.15	1			0.78			0.62	
5 Langosta														0.02	0								0.01
6 Langostilla			0.13									0.07			0.02		0.22	0.01				0.38	0.11
7 Abulón			0.03												0.09								0.06
8 Camarón								0.2	0.04			0.16	0.2	0.12	0.25								0.09
9 Almeja			0.09												0.25		0.22						0.17
10 Ariidae														0.01	0.02						0.02		
11 Carangidae															0.01					0.06	0		0.01
12 Gerreidae								0.03						0.03							0.21		
13 Haemulidae														0.08	0.06						0.04		
14 Lenguados			0.06											0.08			0.19				0.11		
15 Sciaenidae															0.02						0		
16 Serranidae			0.02					0.01													0.07		0.02
17 Elasmobranquios																							0.01
18 Triglidae									0.01					0.01	0.01						0.01		
19 Merluccidae			0.06											0.01							0.07		0.23
20 Clupeidae	0.01							0.07	0.29				0.4	0.05	0.09		0.3	0.04	0.19	0.67	0.18		0.21
21 Otros peces														0.01	0.02					0.13	0.3		0.1
22 Aves															0.01								
23 Delfines																							
24 Ballenas																							
25 Lobo marino															0.01								
26 Detritus	0.11	0.68	0.26	0.66		0.5	0.7					0.27	0.1										

exportada (incluyendo pesca), 2% se utiliza en la respiración y el resto fluye hacia detritus. Los cocientes producción primaria-respiración (PP/R) y producción primaria-biomasa (PP/B) son indicativos de la gran productividad del sistema. La proporción de los flujos existentes con respecto a todos los que pudiesen haber, representada por el índice de conectancia, es de 0.2; el porcentaje de la producción total que es reciclado en el sistema, o índice de Finn, es de 0.16%, y la eficiencia promedio de transferencia entre niveles tróficos discretos sucesivos es del 3.5%. Por otro lado, el sostenimiento de las capturas para el periodo 1980-1990, ocupa menos del 2% de la PP del sistema.

Tabla 6. Principales atributos ecológicos del Golfo de Ulloa, derivados del modelo ECOPATH.

Atributo	Valor	Unidades
Producción total del sistema (throughput)	128,628	ton/km ² /año
Producción primaria total (PP)	65,089	ton/km ² /año
Producción primaria/respiración	33	
Producción primaria/biomasa total	46	
Nivel trófico promedio de las capturas	2.2	
Índice de conectancia	0.2	
Índice de omnivoría	0.15	
Índice de Finn	0.16	% (de flujos totales)
Eficiencia promedio de transferencia	4	%
Producción Primaria Requerida/PP	0.6	
Ascendencia	65 (129,235)	% (flowbits)
Superávit (overhead)	35 (84,002)	% (flowbits)
Pedigree	0.5	

La ascendencia ($A = 129,235$ flowbits) representa el 65% de la capacidad total del sistema (C) y el superávit ($S = C - A$, 49,849 flowbits) el 25.3%. La ascendencia es una medida de la información que contiene el ecosistema y se deriva de la teoría de la información (Ulanowicz y Norden, 1990). Se considera “simétrica” ya que tendrá el mismo valor ya sea si se calcula a través de las entradas o las salidas. El límite superior de la ascendencia corresponde a la capacidad de desarrollo del sistema (196,783 flowbits) y el superávit

representa el potencial que tiene el ecosistema para soportar perturbaciones (Ulanowicz, 1986).

5.3. Parte III. El modelo ECOSIM

El ajuste de las series de tiempo, en especial la serie histórica de CPUE de abulón, fue razonablemente bueno (Figura 14). En el caso de la sardina, las curvas calculadas con ECOSIM fueron muy sensibles a los cambios interanuales inducidos por los factores forzantes, excepto en el periodo 1994-1996 durante el cual el indicador de abundancia aumentó casi un orden de magnitud con respecto a los años anteriores.

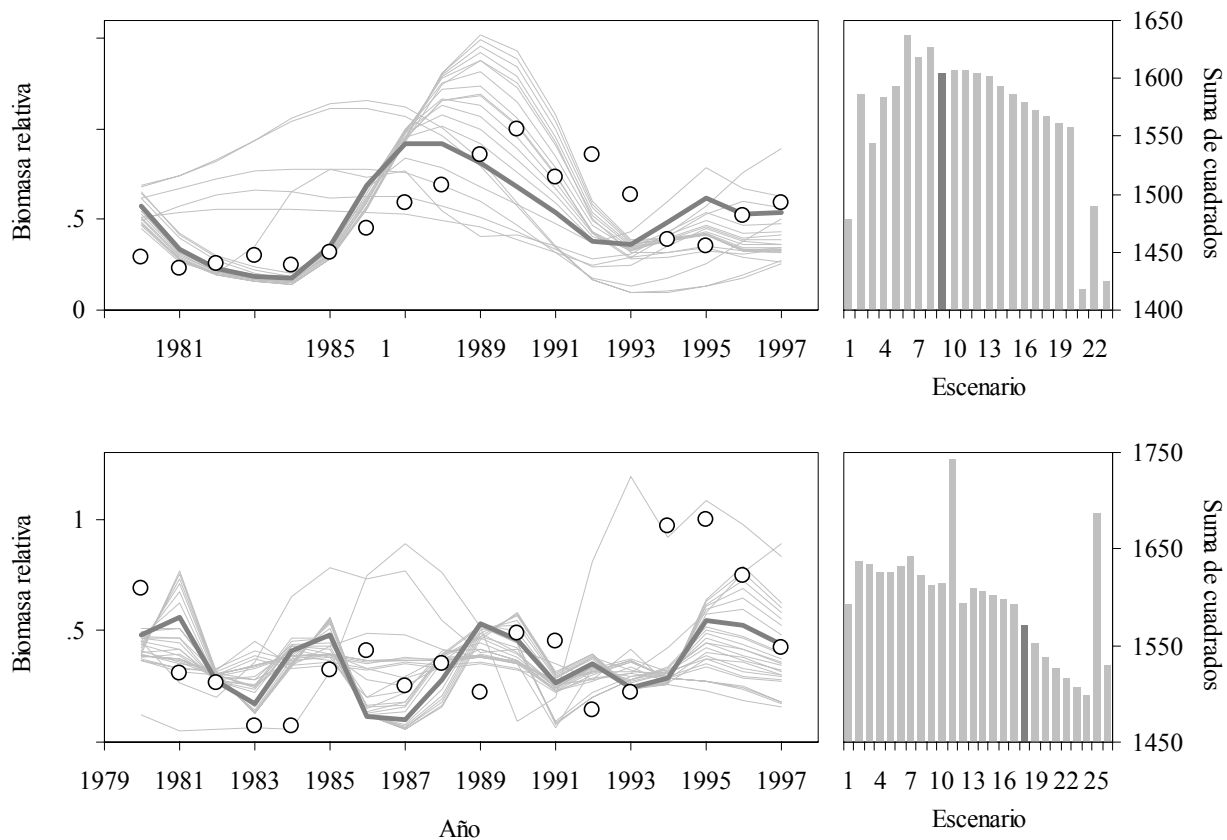


Figura 14. Índice de abundancia observado (puntos blancos) y calculado (líneas grises) mediante ECOSIM para abulón y sardina en el Golfo de Ulloa, y suma de cuadrados de cada ajuste (gráficas de barras). Cada línea representa la biomasa calculada usando un escenario (24 escenarios para abulón, 27 para sardina -Anexo 2). Las líneas gruesas indican el ajuste considerado como más adecuado (barra del mismo color).

En la Figura 14 se presenta el ajuste correspondiente a todos los escenarios propuestos tanto para el abulón como para la sardina (Anexo 2), y en la Tabla 7 se muestran las entradas y salidas de algunos de estos escenarios, incluyendo aquellos que resultaron en los mejores ajustes. En general, la suma de cuadrados que resulta del cálculo de cada serie de tiempo disminuye a medida que se incrementa la vulnerabilidad (individual y como campo).

Tabla 7. Algunos escenarios utilizados para ajustar las series de indicadores relativos de abundancia de abulón en Bahía Asunción y sardina en Bahía Magdalena y la suma de cuadrados resultante de cada ajuste. Los escenarios que están en las casillas sombreadas son los que se consideraron como más adecuados.

Abulón			Sardina		
Escenario		Suma de cuadrados (*10 ²)	Escenario		Suma de cuadrados (*10 ²)
F	CV = 1	148	F + IS	CV = 1	163
F + NMM	CV = 2	164	F + IS + TSM	CV = 1	161
F + N	VI = 1.2	160	F + IS + TSM	CVO	174
F + NMM	VI = 5.5	156	F + IS + T	VI = 3	157
F + TSM	VI = 1.2	149	F + IS + TSM	VI = 9	150
F + IS	VI = 1.2	141	F + PDO	VI = 3	152
F + PDO	VI = 1.2	142	F + NMM	VI = 3	168

F: mortalidad por pesca; NMM: nivel medio del mar; CV: campo de vulnerabilidad; CVO: campo de vulnerabilidad óptimo; VI: vulnerabilidad individual; IS: índice de surgencias; y TSM: temperatura superficial del mar. Se resaltan en gris los escenarios que generaron los mejores ajustes.

Para el abulón, la estimación de abundancia que se consideró como más adecuada se obtuvo incorporando el valor inverso del NMM como factor forzante, un campo de vulnerabilidad de uno (1) y una vulnerabilidad individual de 1.2. El mejor ajuste para los datos de abundancia relativa de sardina resultó de la combinación de dos factores forzantes, el IS y la TSM, un campo de vulnerabilidad de uno y una vulnerabilidad individual de 3.

La inclusión de factores forzantes distintos a los utilizados para los ajustes elegidos, si bien redujo la suma de cuadrados, no mejoró la calidad de los mismos. Debe mencionarse que los ajustes más adecuados no coinciden con aquellos que presentaron menor suma de cuadrados. En el caso del abulón, por ejemplo, la suma de cuadrados que se obtiene al

incorporar el NMM es mayor que aquella que se obtiene al utilizar el IS, la TSM o el PDO (Tabla 7).

5.4. Parte IV. El modelo ECOSPACE

En la Figura 15 se muestra la salida del modelo ECOSPACE para el grupo de fitoplancton y zooplancton en el GU. La distribución de la abundancia relativa de ambos grupos, resultado del efecto de las corrientes superficiales y la fuerza de Coriolis, presenta dos gradientes; uno bien marcado en dirección este-oeste y otro comparativamente menos pronunciado en dirección norte-sur.

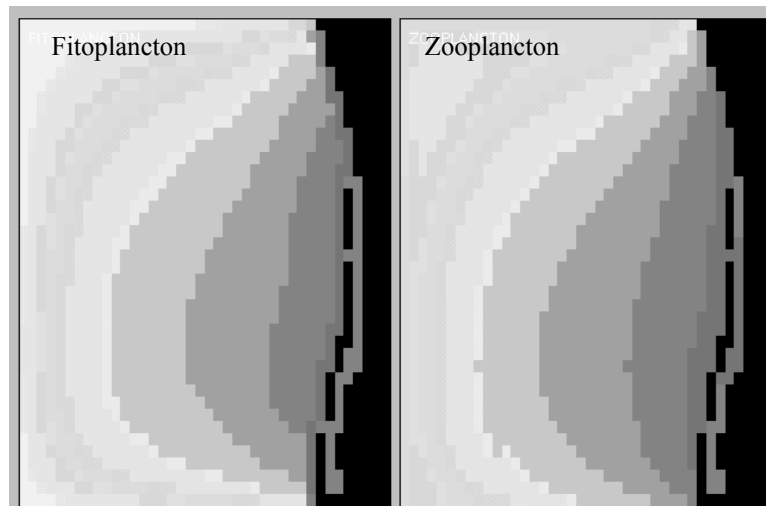


Figura 15. Mapas de distribución geográfica de biomasa relativa de fitoplancton y zooplancton en el Golfo de Ulloa, obtenidos mediante el modelo ECOSPACE. El área geográfica que comprenden los recuadros es 25°N/113°W-26°N/112°W. La porción coloreada en negro constituye el macizo continental. Las mayores abundancias relativas se representan con colores oscuros y las menores con colores claros.

6. Discusión

6.1. Parte I. La exportación

La magnitud de los primeros niveles tróficos puede dar una buena idea de la capacidad de un ecosistema para producir biomasa, sobre todo biomasa explotable, y si ésta es

transportada hacia otras regiones es posible entonces estimar el potencial de explotación fuera de los límites del ecosistema de origen. En este sentido, han surgido varias propuestas para intentar medir la exportación de productores y consumidores primarios de ecosistemas de surgencia hacia áreas aledañas por efecto del transporte de Ekman (Olivieri y Chavez, 2000; Tilstone *et al.*, 2000; Alvarez-Salgado, *et al.*, 2001).

El diseño experimental de “cajas” adoptado en el presente trabajo es básicamente el mismo que el de estos trabajos, la diferencia radica en el grado de resolución que brindan las herramientas de análisis. Por ejemplo, Tilstone *et al.* (2000) rastrean la composición específica de carbono de ciertas asociaciones de fitoplancton a lo largo de varias zonas contiguas al núcleo de surgencias de la Ría de Vigo, España; y Olivieri y Chavez (2000) utilizan un modelo analítico en el BAC de Bahía Monterey para medir la velocidad vertical de las surgencias, la infusión de nutrientes y la consecuente difusión de la productividad primaria en superficie. El resultado de algunos de estos modelos apunta a que la producción biológica que se transporta perpendicularmente fuera de la costa por efecto de las surgencias es de aproximadamente 20% con respecto a la total (Álvarez-Salgado *et al.*, 2001) cifra comparable al 25% estimado para el GU.

La magnitud de las componentes discretas de la exportación total sugiere un mayor transporte hacia el sur que hacia mar abierto. Aparentemente, ésto coincide con lo que mencionan varios autores acerca del mayor peso relativo que tiene la advección de la CC sobre la exportación de la producción biológica costera, en comparación con el transporte de Ekman derivado de las surgencias (Bernal, 1981; Chelton, 1981; MacGowan *et al.*, 1996). Es necesario mencionar que si bien el flujo natural de la CC puede tener mayor influencia sobre el proceso físico de exportación, su contribución relativa en la dinámica de los ciclos de producción en el GU es escasa; por el contrario, la productividad primaria y secundaria parecen estar más estrechamente relacionadas con los procesos costeros locales de surgencia (Lluch-Belda, 1999). En otras palabras, la CC tiene un efecto mayor sobre el transporte que sobre la magnitud de la producción biológica; en cambio, el transporte de Ekman (surgencias) tiene mayor efecto en la producción.

La forma en la que se incorporaron las surgencias y la advección refleja la situación arriba descrita (multiplicación de los patrones estacionales de biomasa y los índices estandarizados a la unidad) y ofrece un acercamiento más completo al cálculo de la exportación; pero también induce una señal estacional que impide discernir el peso relativo entre ambos procesos y, por consiguiente, entre la magnitud de cada componente de la exportación. En la Figura 16 se muestra la relación entre los patrones estacionales de fitoplancton y zooplancton usando los datos crudos (sin incorporar el efecto de surgencias y advección) en el GU y áreas aledañas.

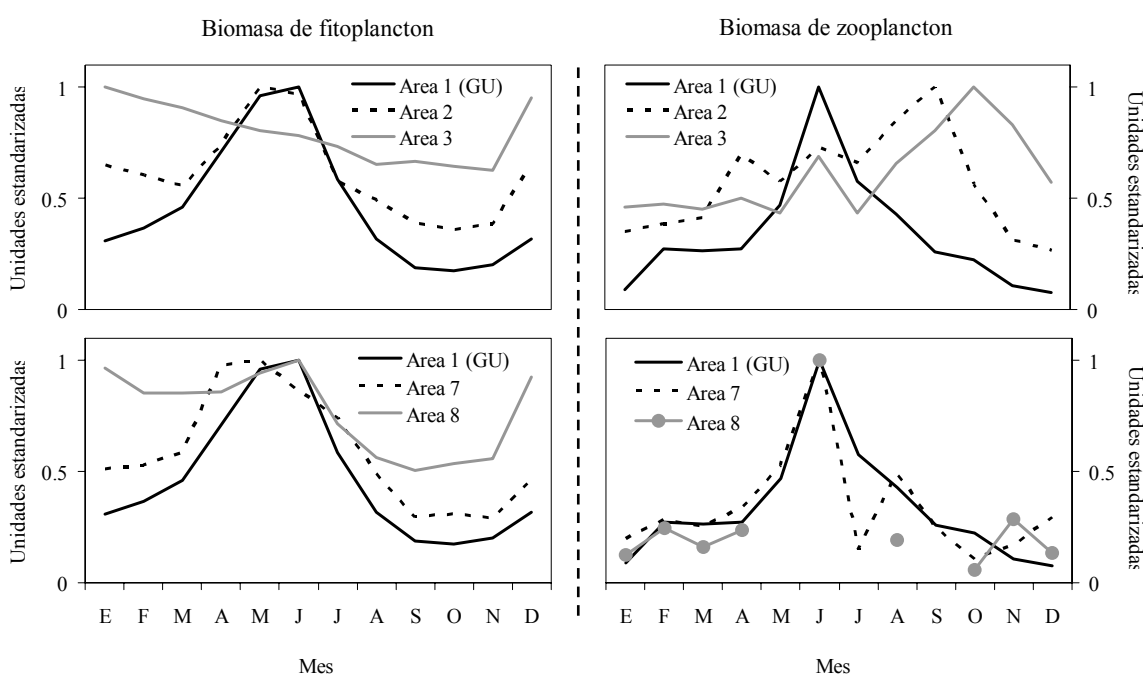


Figura 16. Patrones estacionales de producción biológica (en unidades estándar) en el Golfo de Ulla (GU) y áreas aledañas (ver Figura 5). Los patrones estacionales fueron calculados a partir de datos crudos sin incorporar el efecto de las surgencias ni advección.

Hacia el oeste, la señal costera de fitoplancton que sucede en el GU durante la primavera es claramente identificable en la zona inmediata al GU (área 2, ~200km a partir de la costa, ver Figura 6), lo que es coherente con el alcance geográfico de las aguas expelidas por las surgencias (Huyer, 1983); en la zona más oceánica (área 3), sin embargo, dicha señal no es evidente. La abundancia de zooplancton en el GU también presenta un pulso importante durante la primavera, pero no se conserva en el ciclo anual de las áreas más oceánicas,

donde más bien sucede en el otoño. Un comportamiento similar ha sido encontrado en el patrón estacional de larvas de peces en algunas zonas de la CC (Bautista Romero, 1999). Este repunte en la abundancia del zooplancton, aunque despreciable en comparación con la biomasa dentro del GU para la misma temporada, pudiera estar relacionado a otra fuente de incorporación de nutrientes, i.e. surgencias oceánicas -hasta 400km mar adentro (Chelton, 1982).

Hacia el sur, la señal costera en el ciclo anual de fitoplancton y zooplancton nunca se pierde del todo. Esto puede ser resultado de la proximidad de las áreas 7 y 8 a la línea de costa. El área 7 se encuentra todavía bajo la influencia directa de la boca de entrada de BM, donde sucede un intercambio importante entre el interior de la bahía y el océano inmediato (Maeda *et al.*, 1993). Por otra parte, el área 8 se encuentra más cercana a la entrada sur de la bahía (~50km) que lo que está cualquiera de las áreas al oeste del GU del punto más cercano a tierra (<100km).

Lo anterior pudiera indicar, por un lado, que existe cierta independencia entre los factores que condicionan el ciclo estacional de la producción biológica entre la franja costera y la zona puramente oceánica; esto es, si el ciclo de producción en el cuadrante 3 (~300km fuera de la costa) tiene un comportamiento distinto al del GU, podría entonces pensarse que los factores que lo condicionan no son los mismos que operan en el BAC (i.e. surgencias). Por otro lado, en el caso del transporte en dirección norte-sur, se pone de manifiesto el efecto preponderante de la CC sobre la magnitud de la biomasa exportada, en comparación con el transporte que resulta de las surgencias. Sin embargo, la metodología y análisis aquí propuestos no permiten separar de manera precisa la señal estacional de producción primaria y secundaria que es debida a la influencia de las surgencias costeras de aquella inducida por el flujo natural de la CC. La imposibilidad de discernir el efecto entre ambos procesos seguramente se traduce en una sobreestimación de la biomasa exportada.

Uno de los principales inconvenientes del diseño experimental de “cajas” que se usó en los cálculos de la exportación fue asumir que, de no existir el BAC, el nivel de biomasa en las áreas 2 y 3 (7 y 8) sería idéntico, es decir, que no existe producción inherente en las zonas

aledañas al GU. En el caso de la exportación de fitoplancton en dirección este-oeste, esta suposición tal vez no sea tan arriesgada ya que la señal de las surgencias hacia mar abierto se mantiene intacta hasta 200km fuera de la costa. Es factible entonces que la producción en esta área dependa en gran medida de la biomasa transportada desde el GU, como ocurre en otras zonas de la CC (Punta Baja). En todo caso, para determinar un nivel “basal” de biomasa en cada caja, se necesitaría analizar los grupos taxonómicos en el GU y determinar la biomasa y tasa de desaparición de estos grupos a lo largo de un transepto hacia el oeste y otro hacia el sur, por lo menos hasta el área 2 y 7, respectivamente. Pasar por alto esta situación puede también resultar en una sobreestimación de la biomasa exportada.

A pesar del efecto combinado que algunos procesos oceanográficos ejercen sobre los primeros niveles tróficos en el GU y su transporte hacia áreas aledañas, y del supuesto de que no existe producción nueva fuera de éste, el hecho de que la biomasa de fitoplancton sea, por mucho, más grande que la del zooplancton, hace que la magnitud y tasa de la exportación calculados mediante un modelo netamente heurístico puedan considerarse como estimaciones confiables y suficientes para los fines descriptivos que se persiguen en el presente trabajo.

6.2. Parte II. El modelo ECOPATH

De acuerdo con un análisis acerca del pedigrí de los modelos ECOPATH disponibles, se ha observado que el índice varía entre 0.35 y 0.75 (Lyne Morrisette, Departamento de Zoología, Universidad de British Columbia, datos no publicados). Dado que en el presente estudio buena parte de la información de entrada se deriva de otros ecosistemas, como lo refleja en el IP (0.51), y que las características del ambiente (incluyendo el biológico) en el GU durante el periodo base del modelo (1980-1990) distan mucho de ser constantes o cercanas a un promedio de largo plazo, las conclusiones que aquí se generen tendrán una confiabilidad modesta.

6.2.1. Datos de entrada

De entre todos los datos de entrada del ECOPATH para el GU, resulta especialmente notorio el enorme valor de biomasa de productores primarios, derivado del modelo Beherenfeld y Falkowski (1997). Los autores reconocen que el Modelo de Producción Verticalmente Generalizado, genera estimaciones de productividad que pueden oscilar dentro en un rango más o menos amplio. El valor promedio de biomasa de fitoplancton que arroja dicho modelo es de 5,200 ton/km² el cual, de hecho, fue reducido mediante un ajuste recíproco en función del cociente P/B con la finalidad de cumplir la condición $EE < 1$.

Uno de los problemas que implica la condición de balance en la ecuación maestra de ECOPATH, es que una biomasa considerablemente alta no puede ir acompañada de un P/B igualmente elevado si la EE del grupo se fija, por ejemplo, en 0.95 (como comúnmente se hace); esta suposición es particularmente cuestionable cuando se trata de grupos que no sólo son muy abundantes sino que además poseen rápidas tasas de recambio poblacional, como sucede con el fitoplancton en zonas de surgencia (Arreguín-Sánchez, 1999). Una vez balanceado el modelo, la biomasa de este grupo quedó sentada en 4,000 toneladas con un P/B de 17.5.

Después de comparar la biomasa fitoplanctónica considerada en el modelo para el GU, con aquellas reportadas para otros sistemas de surgencia (~50 ton/km², P/B ~ 150, Olivieri y Chavez, 2000; Shannon *et al.*, 2003) el valor de 4,000 toneladas seguía pareciendo incierto. Para validarlo, se contrastó con valores de biomasa de productores primarios estimada a partir de dos métodos independientes. El primero fue el de Smith y Eppley (1982) quienes calculan la relación entre la producción primaria y la abundancia de zooplancton mediante la ecuación $z = a \cdot \exp(b \cdot P)$, donde z es la concentración promedio anual de zooplancton en g/m² y P es la producción primaria en gC/m²/año. Para la cuenca del sur de California, utilizando la red CalCOFI, los autores reportan el valor de las constantes como $a = 1.97$ y $b = 0.014$. En el caso del GU, utilizando estos valores y los datos de zooplancton correspondientes, se obtiene una producción primaria de 2,900 ton/km².

El segundo método se deriva de una base de datos productividad a nivel mundial disponible en Internet a través del propio modelo ECOSPACE (Figura 17). Las estimaciones que ofrece esta interfase provienen de un modelo descrito por Platt y Sathyendranath (1988) en el cual se estima la productividad integrada en la columna de agua tomando como base la concentración pigmentaria (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/SEAWIFS.html>) y la radiación solar. El valor de productividad promedio para el GU calculado a partir de este método es de 3,400 ton/km²/año – nótese que en algunos cuadrantes hay valores de hasta 5,900 ton/km²/año (~600 gC/m²/año).

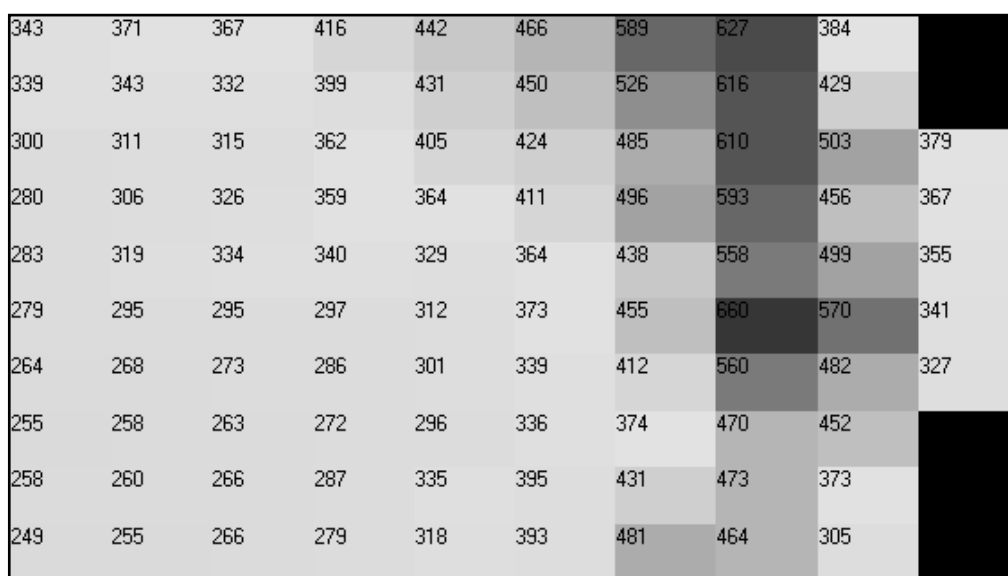


Figura 17. Mapa de productividad primaria (gC/m²) del Golfo de Ulloa (25°N/113°W-26°N/112°W) derivado de la interfase ECOSPACE-SeaWiFS (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/SEAWIFS.html>). La dimensión de cada cuadrante es de aproximadamente 6km². Las áreas negras a la derecha del mapa representan tierra firme (zona de canales de Bahía Magdalena).

Aun considerando todas las fuentes de error inherentes a los métodos citados anteriormente para estimar la productividad primaria en el GU (la especificidad geográfica de las constantes de la ecuación de Smith y Eppley, por ejemplo) bien puede admitirse que la biomasa del primer nivel trófico del ecosistema se encuentra en el orden de miles de toneladas.

6.2.2. Datos de salida

La magnitud desproporcionada de la producción primaria en relación con el resto de los grupos y con la estimada para otros sistemas tuvo una repercusión substancial en los resultados del modelo, sobre todo en la caracterización del ecosistema. Primeramente, la eficiencia ecotrófica del fitoplancton es considerablemente baja (0.09) como también se ha observado en el BAC de Bahía de Monterey (EE entre 0.6 y 0.1, dependiendo del tipo de fitoplancton y la estación del año; Olivieri *et al.*, 1993). Esto significa que sólo una fracción muy pequeña de la biomasa del grupo es consumida dentro o exportada del ecosistema. El apelativo “pequeño”, sin embargo, resulta puramente relativo; tan solo la fracción de fitoplancton que es consumida en el BAC del GU (2,700 toneladas) constituye el 85% de toda la producción primaria existente (3,200 toneladas) en un ecosistema costero ocho veces más grande (Mendoza, 1993).

En el caso del zooplancton, es muy posible que suceda algo similar pero a una escala menor. La biomasa del fitoplancton es dos órdenes de magnitud menor que la del zooplancton, pero la razón P/B de éste es más de tres veces mayor que la de aquel. Si la producción del grupo es de alrededor de 650 toneladas y el consumo por depredación es de apenas 90 toneladas, más otras 7 que se exportan, la eficiencia ecotrófica resultante es baja (0.27).

La eficiencia ecotrófica correspondiente a los delfines y ballenas en el sistema, es cero (0). La contribución relativa de la biomasa de los consumidores tope es baja en comparación a la de los otros grupos y la depredación sobre ellos seguramente existe (Figueroa-Carranza y Gallo-Reynoso, 2001) pero es mínima (Tabla 2) y escasamente documentada localmente. Valores similares han sido obtenidos en Benguela (Shannon *et al.*, 2003), el Pacífico Tropical (Olson y Watters, 2003) y Bahía de Monterey (Olivieri *et al.*, 1993).

En lo tocante a los estadísticos que brinda ECOPATH, se sabe que el valor de los índices de conectancia y omnivoría puede estar determinado por la manera en la que se construyen los grupos funcionales (Christensen *et al.*, 2004). En especial el grupo funcional del zoobentos

y los elasmobranquios están conformados por muy diversos taxa (macroinvertebrados bentónicos, fauna intersticial, tiburones y rayas) y la resolución taxonómica que se utiliza en las fuentes originales es baja. Por ello ambos índices, en este caso, no representan un criterio suficientemente contrastante con respecto al valor reportado para otros sistemas como para emplearlo con fines comparativos. Los indicadores relativos al grado de desarrollo del ecosistema serán analizados más adelante.

En cuanto a las pesquerías, se encontró una buena relación entre la mortalidad por pesca (F) ajustada con ECOPATH y la calculada con métodos independientes (Tabla 8) lo cual otorga una fuerte consistencia al modelo. Por otra parte, el valor estimado del nivel trófico promedio de la captura es de 2.2, el cual es consistente con lo encontrado para otras zonas de surgencia (Jarre-Teichman y Christensen, 1998; Duarte y García, 2004). Esto puede ser reflejo de que en sistemas muy productivos, unas pocas especies de los niveles tróficos bajos (pelágicos menores, por ejemplo) suelen ser dominantes (del Monte-Luna *et al.*, 2004, en prensa) y objeto de explotación.

Tabla 8. Comparación entre la mortalidad por pesca (F) de algunos recursos marinos en el Golfo de Ulloa calculada mediante ECOPATH y la calculada por otros autores usando técnicas independientes.

Recurso / fuente	Autor	Modelo	F	F (EcE)
Camarón	Sepúlveda-Medina (1999)	Producción excedente	1.15	1.43
Sardina	Morales-Bojórquez (2004)	Captura por edades	0.20	0.33
Abulón	Ponce-Díaz (2004)	Biomasa dinámica	0.30	0.37

F (EcE): mortalidad por pesca estimada mediante el modelo ECOPATH en el presente trabajo. Los valores de mortalidad de los autores citados representan el promedio de la mortalidad por pesca durante el periodo 1980-1990.

6.2.3. Caracterización del ecosistema

En este apartado se retoman muchas de las ideas propuestas por Odum (1969) y Christensen (1995) acerca de la evolución de comunidades. En el Cuadro 1 se expone brevemente el marco teórico de la sucesión ecológica, sobre el que se basan algunos de los conceptos que serán tratados a continuación.

Cuadro 1. Descripción de algunos aspectos relevantes de la teoría de la sucesión

Las primeras etapas de la sucesión se distinguen por presentar especies de crecimiento rápido y ciclos de vida cortos, cuyas tasas de producción son tan altas que exceden la tasa de respiración del sistema; existe poca competencia interespecífica y la capacidad de los organismos para retener los nutrientes es limitada. Asimismo, se incrementa el transporte horizontal (pérdidas de biomasa) y el reciclamiento de nutrientes es bajo. A medida que avanza el proceso, las especies originales son sustituidas por otras de mayor longevidad con ciclos de vida y estructuras más complejas, capaces de hacer un uso más eficiente de la energía. Eventualmente se alcanza un estado estable en el que toda la producción es capitalizada en el mantenimiento de la comunidad, esto es, cuando la respiración y la producción entran en equilibrio. En otras palabras, al principio de la sucesión la productividad (biomasa) es alta (baja) y disminuye (aumenta) progresivamente a medida que se alcanza la capacidad de carga del ecosistema. El grado absoluto y tasas relativas de cambio de la sucesión, el grado de estabilidad y el tiempo que se requiere para alcanzarlo son características que dependen del estrés impuesto por el ambiente. De hecho, las propias condiciones del medio pueden interrumpir e incluso revertir el proceso. A los extremos de esta progresión de “estados” durante el desarrollo de un ecosistema (i.e. etapas iniciales y finales de la sucesión) se les ha asignado los términos “inmaduro” y “maduro”, respectivamente, que sin duda tienen un carácter estrictamente comparativo.

En términos generales, las estadísticas que se derivan del modelo ECOPATH indican que el GU es un sistema inmaduro, excepcionalmente productivo, incluso si se le compara con otras zonas de surgencia; presenta cadenas tróficas cortas y es ineficiente en la transmisión de energía entre niveles tróficos; condiciones congruentes de un ecosistema que se encuentra en un estado de no-equilibrio, como la CC (Bernal, 1981). En la Tabla 8 se comparan los principales atributos ecológicos entre el GU, Bahía de Monterey, la costa norte de Benguela, a la laguna costera de Celestún y un BAC “tipo” (BAC_I).

Teóricamente, en un BAC_I las condiciones del medio físico son tales que permiten la confluencia y generación de una elevada productividad con respecto a las zonas que lo circundan (bajo PP/B), misma que queda confinada dentro de un área de dimensiones fijas

y se mantiene aproximadamente sin cambios a lo largo del tiempo. Gracias a esta situación, la biomasa de consumidores (incluyendo recursos pesqueros) que puede soportar el sistema también es considerable (bajo PP/R); y éstos, a su vez, aprovechan constantemente la productividad dentro de los propios límites del BAC (alta PPR). Por ello, es lógico pensar que la transferencia energética y el reciclaje (índice de Finn alto) sean eficientes. Muchas de estas condiciones se ven reflejadas en los atributos del BAC de Bahía de Monterey. En resumen el BAC_t podría ser catalogado como un ecosistema relativamente maduro (Tabla 9).

Tabla 9. Comparación de los principales atributos ecológicos derivados del modelo ECOPATH entre distintos tipos de ecosistemas marinos.

Atributo / ecosistema	GU	Benguela	Monterey	Celestun	BAC _t
Producción total del sistema (*10 ⁻³)	129	24	34	9	Alta
Producción primaria total (PP*10 ⁻³)	65	6	11	2	Alta
Producción primaria instantánea	Muy alta	Alta	Alta	Baja	Alta
Producción primaria/respiración	33	1.4	2.0	1.1	Baja
Producción primaria/biomasa	46	14	52	4	Baja
Índice de Finn	0.16	15	7.1	10	Alto
Eficiencia de transferencia	4	30	23	12	Alta
Producción Primaria Requerida/PP	0.6	28	10	8	Alta
Superávit (Estabilidad)	35	64	72	70	Alta

GU: Golfo de Ulloa; BAC_t: Centro de Actividad Biológica “tipo”. La PP total es un promedio anual, mientras que la PP instantánea representaría la condición durante el máximo del ciclo estacional. La designación alto y bajo hace referencia al valor hipotético que cada atributo tendría en un BAC_t. Las unidades de producción están dadas en ton/km². El superávit se considera como una medida de estabilidad Christensen (1995). Fuentes: Benguela (www.ecopath.org), Bahía de Monterey (Olivieri *et al.*, 1993) y Celestun (Chávez *et al.*, 1993).

De manera similar, ecosistemas netamente tropicales como la laguna costera de Celestún están sujetos a condiciones ambientales que no representan variaciones tan importantes como para que el proceso de sucesión se vea reiteradamente interrumpido o revertido, lo que da como resultado una relativa baja productividad per cápita. La diferencia

fundamental es que en un BAC la inyección de nutrientes es intensa, permanente y queda retenida en el sistema, mientras que en una laguna este aporte (de existir) es comparativamente menor, con una estacionalidad moderada y se consume rápidamente o se precipita al detritus (Chávez *et al.*, 1993).

En contraste, la producción biológica en zonas de surgencia, como Benguela, está supeditada al aporte intermitente de nutrientes, cuyo efecto y fuerza podrán variar dentro un amplio rango definido por la frecuencia de los cambios ambientales (estacional, interanual, decadal, etc.). Los atributos relativos al grado de desarrollo serán más parecidos a los de un ecosistema inmaduro mientras más fuerte y efímera sea la infusión de materia inorgánica disponible para el primer nivel trófico, como lo indica el cociente PP/B y el grado de superávit (estabilidad). La producción primaria instantánea es alta durante la época de surgencias, pero relativamente menor si se integra a lo largo del año (PP baja). En dicha zona, sin embargo, existen ciertos atributos (PP/R y eficiencia de transferencia) que no cumplen con la descripción de un sistema netamente inmaduro. El problema en este punto es desconocer si la costa norte de Benguela es o no un BAC; empero, la respuesta a tal interrogante se escapa del alcance del presente análisis.

El GU posee características tanto de sistemas de surgencias como de un BAC. Tiene una estacionalidad marcada en los ciclos de producción, existe poco reciclaje de material, es ineficiente en cuanto a transferencia energética entre niveles tróficos y los valores altos de PP/R y PP/B sugieren un estado inmaduro; pero al mismo tiempo la producción total del sistema es alta, al igual que la productividad promedio e instantánea, sobre todo ésta última. Así, empatar las propiedades ecológicas del GU para clasificarlo en una u otra categoría, sería como tratar de describir un sistema de surgencias “normal” en las escalas de productividad de un BAC.

¿El GU puede entonces catalogarse como BAC? Lluch-Belda (1999) sugiere el concepto de BAC como una estrategia metodológica para el estudio de ecosistemas marinos altamente productivos, basándose en una serie de características oceanográficas y biológicas que coinciden en diferentes puntos a lo largo de la costa oriental del Pacífico norte-central. Este

elenco de condiciones, desde luego, no es único (Lluch-Belda, 1998) sino que debe quedar abierto a la incorporación u omisión de criterios que ayuden a discernir mejor entre zonas que pudiesen ser consideradas BAC, como el GU, pero que no cumplen del todo los criterios actuales, de aquellas que son típicamente de surgencias.

Considerando que: 1) la productividad primaria promedio en el GU es comparable a la de un BAC, pero mayor que la de otras zonas de surgencias; 2) la productividad instantánea durante la época de surgencias es mayor que la de un BAC y que la de otras zonas de surgencias; y 3) los cocientes PP/B y PP/R (el índice de Finn y la eficiencia de transferencia) son más altos (bajos) que los correspondientes a los otros sistemas; entonces puede concluirse que el GU sí es un BAC. Algunas de estas relaciones se esquematizan en la Figura 18.

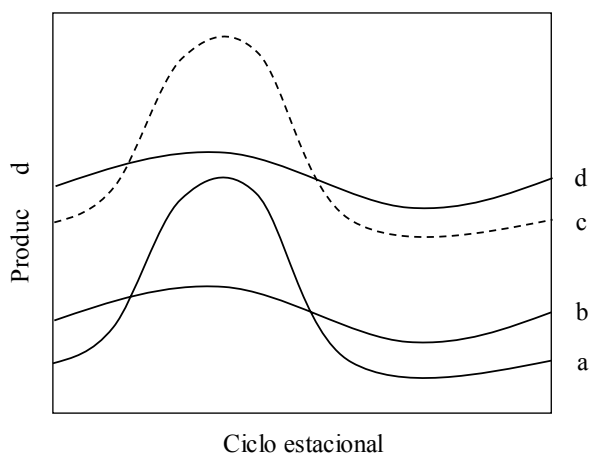


Figura 18. Representación esquemática del patrón anual de producción biológica en a) un ecosistema de surgencias (no Centro de Actividad Biológica -BAC); b) un ecosistema marino tropical; c) el Golfo de Ulloa (línea punteada); y d) un BAC.

De esta forma, las relaciones entre los atributos arriba mencionados, derivadas de modelos holísticos como EcE, bien pudieran sumarse a los criterios de clasificación propuestos por Lluch-Belda (1999). Por supuesto, la lista debe seguir enriqueciéndose en la medida que se hagan más comparaciones y análisis de éste y otros ecosistemas, con éste y otros enfoques metodológicos.

6.3. Parte III. El modelo ECOSIM

Uno de los problemas que han enfrentado recurrentemente las ciencias pesqueras es la limitada capacidad de explicar satisfactoriamente, mediante técnicas tradicionales de modelación, cambios abruptos e inesperados en la abundancia de algunas poblaciones explotadas, la cual parece estar más relacionada a la calidad del medio físico que a las modificaciones en el esfuerzo de pesca (Clark y Marr, 1955). Si bien ECOSIM fue creado para explorar el efecto potencial de distintas políticas de manejo sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, se han probado herramientas adicionales del modelo que permiten la incorporación de variables ambientales para representar dichos cambios y la alternancia entre estados estables de un ecosistema (Steven *et al.*, 2002; Shannon *et al.*, 2004). En un esfuerzo por avanzar en esta dirección, en el presente trabajo se hizo una simulación dinámica de series de abundancia relativa de dos de los recursos pesqueros más importantes en el GU (sardina y abulón) que han mostrado responder a variaciones climáticas de distinta frecuencia.

6.3.1. Desempeño del modelo

En ECOSIM, los escenarios que arrojaron los mejores ajustes fueron precisamente aquellos en los que se introdujeron las variables ambientales como factores forzantes y características de un ecosistema en el que los flujos de biomasa son controlados por procesos forzados desde abajo de la trama trófica (bottom-up) como muy probablemente sucede en el GU. El mejor escenario para el ajuste de la serie de CPUE de abulón, resultó de la incorporación del valor inverso del nivel medio del mar, y en el caso de la sardina, la temperatura superficial del mar y el índice de surgencias. El campo de vulnerabilidad que se usó en ambos casos fue de uno (1) para todos los grupos, y vulnerabilidades individuales (v_i) de 1.2 y 3.0, respectivamente.

Es necesario aclarar que un “mejor ajuste” no significa la reproducción precisa, ni confianza en términos probabilísticos, de cada uno de los datos observados. Lo que se busca en ECOSIM, en cambio, es representar razonablemente las tendencias de las series

de abundancia relativa sobre la base de supuestos coherentes con las características del recurso y el ecosistema. En el caso del abulón, el aumento progresivo en v_i daba como resultado curvas que reducían la variación (menor suma de cuadrados) con respecto a los datos más bajos en la serie observada, a costa de magnificar la de los más altos (Figura 7). En la sardina, el ajuste con la menor suma de cuadrados correspondió a una v_i de 9.0, lo cual implicaría que la dinámica del grupo es controlada básicamente por depredadores; condición poco probable en un sistema en el que las relaciones interespecíficas parecen tener un papel secundario en el control de la abundancia de las poblaciones, debido al efecto disruptivo de las condiciones ambientales (Bernal, 1981). Se consideró más adecuado usar escenarios que contemplaran la importancia de los productores primarios en el ecosistema aunque la bondad del ajuste fuera menor, sin sacrificar de manera significativa la representatividad de la tendencia observada de la abundancia por la biomasa simulada.

6.3.2. Factores forzantes. Abulón

La relación entre la abundancia de abulón y los cambios en las condiciones oceanográficas, en especial los de escala interanual, ha sido documentada tanto para el norte y centro de California (Millar y Lawrenz-Miller, 1993; Richards y Davis, 1993) como para la península de BC (Guzmán del Proo, 1994). Lluch-Belda *et al.* (2003) sugieren que a escala decadal, los cambios se pueden distinguir como dos estados alternativos. En el primero se observa un calentamiento de la CC y el nivel medio del mar tiende a ser anómalamente alto; la Corriente de Alaska adquiere mayor fuerza mientras que la CC se debilita. Tales condiciones muy posiblemente sean determinadas por la intensificación de la zona de baja presión de Las Aleutianas. En el segundo sucede básicamente lo contrario: un enfriamiento de la CC, nivel medio del mar y temperaturas bajas, correspondientes a una CC intensificada, y una relajación tanto de la corriente de Alaska como de la baja de las Aleutianas.

Comparando las series de tiempo que se muestran en la Figura 7, se puede observar que los valores más altos en la serie de CPUE de abulón coinciden con los más bajos de NMM. Si

se considera que esta variable guarda una estrecha relación con las condiciones que caracterizan los estados antes mencionados, es probable entonces que los máximos rendimientos del abulón (CPUE) en el periodo que cubre la serie, hayan concurrido con un episodio de enfriamiento hacia finales de la década de 1990, considerado por algunos autores como muy fuerte (Lluch-Cota *et al.*, 2003).

El efecto que estos cambios tienen sobre las poblaciones de abulón, probablemente se da a través de los productores primarios bentónicos, componentes dominantes en su dieta (Serviere-Zaragoza *et al.*, 1998, Tabla 2). Los cambios en la posición e intensidad de los centros de presión sobre el Pacífico norte-central durante episodios fríos, pueden generar vientos propicios para los procesos de surgencia, y por efecto de remoción de sedimentos y un aumento en la depositación de materia desde la superficie (Nidzgorski, 2000), es probable que aumente la cantidad de nutrientes disponibles para los organismos del fondo. De hecho, se han observado incrementos importantes en la densidad y número de mantos de macroalgas a lo largo de las costas de California y Baja California durante años anómalamente fríos (Tegner *et al.*, 1996; Hernández-Guerrero, *et al.*, 1999). A su vez, un aumento en la abundancia de productores bentónicos puede tener, vía trama trófica, efectos favorables en las poblaciones de abulón. Relaciones similares han sido propuestas por otros autores (Tegner *et al.*, 1996; California Department of Fish and Game, 2004).

Es necesario mencionar que los diferentes mecanismos de manejo que se han venido adoptando desde 1973 para controlar la pesca de abulón en la Península de Baja California (cuotas de captura, porcentaje de biomasa explotable, etc.) pueden limitar la suposición de la CPUE como indicador relativo de abundancia (Ramade-Villanueva *et al.*, 1998) y, por consiguiente, la interpretación de estos resultados. Si bien el efecto de estas medidas se puede apreciar en los periodos inmediatos a su implementación, las variaciones interanuales más evidentes en la serie se apegan bastante bien a señales climáticas de frecuencia semejante.

6.3.3. Factores forzantes. Sardina

La relación entre la abundancia de pelágicos menores y la variabilidad ambiental se ha documentado ampliamente (Lluch-Belda, 1989 y posteriores; Schwatzlose, *et al.*, 1999; Chávez *et al.*, 2003). En la península de Baja California, las fluctuaciones en la biomasa de sardina han sido asociadas al tránsito de individuos entre Ensenada, durante el verano y otoño, y el GU (Bahía Magdalena) durante el invierno y primavera. Si bien este intercambio se da de manera estacional, su intensidad parece depender de las variaciones interanuales en la TSM (Félix-Uraga *et al.*, 1996) de tal suerte que se tienen intrusiones considerables al GU de individuos provenientes del norte, justo después de los eventos El Niño de 1982 y 1993. El espectacular incremento de la sardina de California tras el episodio de 1993 (la captura en Bahía Magdalena se incrementó de 5,000 ton en 1992 a casi 34,000 ton en 1994) fue virtualmente imposible de representar durante el ejercicio de simulación, ni siquiera asignando una v_i de 9.0. Cabe mencionar que se probaron v_i 's de hasta 15.0 sin que se registrara un aumento sensible en la suma de cuadrados ni en la calidad del ajuste (no incluidos en el Anexo 2).

Aparentemente, las variaciones en la abundancia de esta población no pueden ser explicadas en su totalidad por el efecto de la temperatura superficial del mar, sino que debe existir otro(s) factor(es) que, junto con ésta, brinden una imagen más completa. Lluch-Belda *et al.* (1991) proponen que el éxito del desove de la sardina depende mayormente de ciertas combinaciones de temperatura y surgencias. Esta relación es llevada un paso más adelante por Lluch-Cota *et al.* (1999) quienes definen una función no lineal de tipo “domo” para establecer cómo el efecto combinado entre la TSM y el IS (vientos) puede determinar la probabilidad de éxito en el desove de la sardina en el Golfo de California. Usando únicamente estas dos variables, dicho modelo predice el repunte de las capturas durante las temporadas 1993-1997 (de ~10,000 ton a casi 200,000 ton). Por otra parte, existen trabajos en los que, por medio de ECOSIM, se ha logrado capturar algunas señales interanuales extremas en la población de sardina del Golfo de California (Arreguín-Sánchez y Martínez Aguilar, 2004), donde precisamente estas variables constituyen los factores forzantes predominantes en la variabilidad, junto con la vulnerabilidad a depredación.

En el presente estudio, la imposibilidad para lograr representar aceptablemente las señales extremas de la serie de abundancia de sardina mediante ECOSIM, incluso introduciendo simultáneamente la TSM y el IS, tal vez se deba a dos situaciones concomitantes. Primero, los factores forzantes afectan de manera lineal el término de biomasa en la Ec.3, sin hacer ninguna distinción de rangos preferenciales. Segundo, el modelo ignora el efecto combinado de estos factores, asumiendo que los cambios en la biomasa a lo largo del tiempo se deben exclusivamente a la dinámica de los flujos tróficos dentro del ecosistema.

La incorporación explícita de la variabilidad ambiental a modelos como EcE es una aportación de por sí valiosa, especialmente cuando se tienen relaciones más o menos directas entre los indicadores climáticos y la abundancia de los grupos funcionales, porque pueden obtenerse tendencias que resultarían difíciles de explicar como un mero efecto de la pesca, como en el caso del abulón en el presente trabajo o del arenque y el salmón en el norte de Canadá (Steven *et al.*, 2002). En la medida en que se atiendan ciertas deficiencias en el modelo, formulando, por ejemplo, relaciones no lineales entre distintos factores forzantes, y entre factores forzantes y grupos funcionales (y no sólo entre grupos), ECOSIM podrá ir más allá que indicar posibles direcciones de cambio en la biomasa de las poblaciones bajo escenarios de incrementos monótonos en la mortalidad por pesca, que es para lo que en un principio fue creado (Walters *et al.*, 1997).

6.4. Parte IV. El modelo ECOSPACE

La aplicación de ECOSPACE se ha centrado principalmente en determinar el efecto que puede tener la implementación de Áreas Marinas Protegidas en la dinámica trófica de los ecosistemas y la recuperación de poblaciones diezmadas por la pesca (Walters *et al.*, 1997). Aparte de este tipo de aplicaciones, ECOSPACE se ha utilizado para detectar cómo los efectos del derrame de petróleo del Exxon Valdez pueden propagarse en tiempo y espacio en el ecosistema de la sonda de Prince Williams, en Alaska. Asimismo, ha servido para describir patrones de migración de los grandes depredadores pelágicos del Pacífico central en relación a la características oceanográficas de sus áreas de distribución (Martell *et al.*, en

prensa). Una de las ventajas de este modelo es que permite incorporar explícitamente procesos determinantes para la productividad de los ecosistemas costeros, como las surgencias en el GU, partiendo de una cantidad limitada de información (básicamente la misma que se usa en ECOPATH); aunque ésto implica que las salidas del modelo tendrán un alcance y resolución también limitados.

6.4.1. Definición de hábitat y datos de entrada

La propuesta de la existencia de una franja “teórica” de surgencias (Figura 11) como criterio empírico para asignar un hábitat preferencial en los grupos de fitoplancton, puede justificarse tomando en cuenta las siguientes premisas: 1) si existe una zona costera suficientemente amplia, el sistema de vientos del lugar ejercerá una fricción sobre la superficie del agua que propicie su desplazamiento; 2) el agua que se desplaza hacia el mar abierto por la acción del viento y la rotación de la tierra, deja un “vacío” que es ocupado por agua subsuperficial; 3) tanto el agua desplazada como la que compensa su movimiento deben provenir de alguna zona cercana a la costa que posea una profundidad suficiente como para que el proceso de surgencias se lleve a cabo; y 4) de acuerdo con algunos modelos hidrodinámicos, el umbral mínimo para que el estrés del viento sobre el agua desencadene el proceso de surgencias es de 50 m (Oke y Middleton, 2000). Muy probablemente, la extensión costera del GU sea tal que las premisas 1, 2 y 3 se cumplan adecuadamente. Por otra parte, la premisa 4 también puede ser satisfecha toda vez que la extensión de la franja “teórica de surgencias” en el mapa base del GU corresponde a casi 3km hacia mar abierto, donde la profundidad es de entre 100m y 150m.

Las tasas de movimiento (movimiento promedio anual) entre celdas se asumieron iguales para todos los grupos. En el caso del fitoplancton y zooplancton estas tasas dependen esencialmente del desplazamiento de las masas de agua, que bien puede llegar a ser del orden de 300 km/año (valor de origen en el paquete EcE) lo cual es comparable al campo de corrientes utilizado en la simulación (Tabla 3). Contrariamente, se asignaron bajas tasas de dispersión en un hábitat desfavorable (0.01) ya que la capacidad de desplazamiento horizontal de los organismos planctónicos es despreciable en comparación con la velocidad

de las corrientes (Martell *et al.*, en prensa). En la Figura 18 se presenta una comparación entre tres patrones de distribución de biomasa relativa de fitoplancton; uno derivado de la interfase ECOSPACE-SeaWiFS (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/SEAWIFS.html>), otro extraído de Lluch-Belda (1999) y el obtenido mediante ECOSPACE en el presente trabajo.

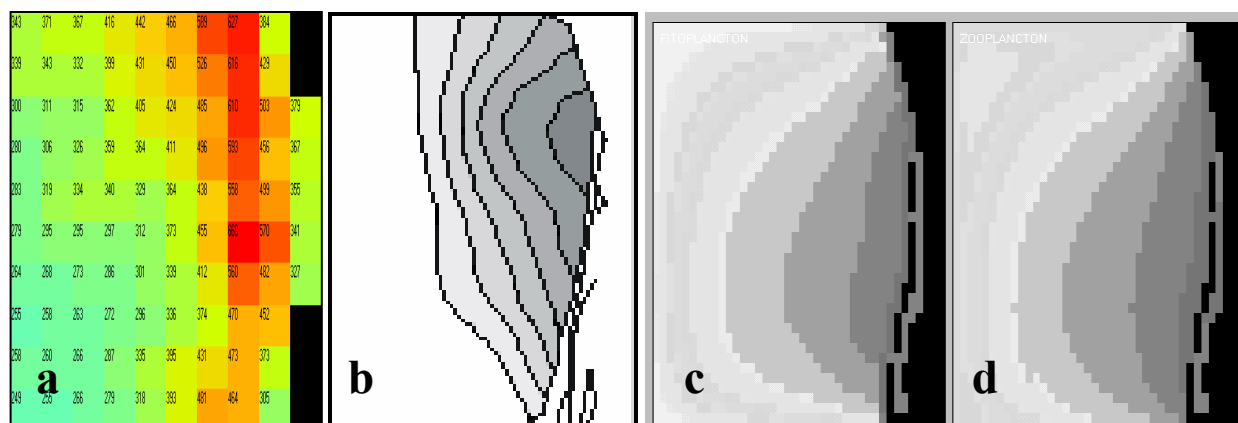


Figura 19. Comparación entre patrones de distribución de fitoplancton en el GU (25°N/113°W-26°N/112°W) obtenidos de distintas fuentes; a: mapa de productividad derivado de la interfase ECOSPACE-SeaWiFS (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/SEAWIFS.html>). La dimensión de cada cuadrante es de $\sim 6\text{km}^2$ y las unidades están dadas en $\text{gC}/\text{m}^2/\text{año}$; b: mapa de concentración pigmentaria promedio anual extraído de Lluch-Belda (1999). El color más oscuro corresponde a $\sim 2.0 \text{ mgChla}/\text{m}^3$ y los intervalos son cada 0.2 unidades; c y (d): mapa de distribución de biomasa relativa de fitoplancton (zooplankton) calculado mediante ECOSPACE. La resolución de las celdas en c y d es de $\sim 3\text{km}^2$. Las mayores abundancias están representadas con colores oscuros y las menores con colores claros.

Como se puede apreciar en la Figura 18, existe un traslapamiento de los gradientes de concentración de zooplankton y fitoplancton, lo cual sugiere una rápida respuesta ecológica a la abundancia de alimento y una transferencia trófica muy inmediata. La coincidencia entre los patrones de distribución de productores y consumidores primarios es coherente con lo encontrado por otros autores (MacGowan *et al.*, 1996; Lluch-Belda, 1999).

Por otra parte, el patrón de distribución de fitoplancton calculado con ECOSPACE, reproduce bien el gradiente observado de abundancia (Figura 18). Sin embargo, el núcleo de mayor concentración pigmentaria en el recuadro b de la Figura 18, se encuentra desplazado hacia la parte norte del GU y se difunde directamente hacia oeste, mientras que en los mapas generados con ECOSPACE, el núcleo se distribuye a lo largo de la porción

central, propagándose hacia mar abierto en dirección oeste-suroeste. Esta diferencia puede deberse a que la magnitud del componente norte-sur de velocidad de corrientes que se introdujo en los campos de advección es más del doble que la del componente este-oeste.

Este resultado parece apoyar el argumento de que en el GU, el flujo natural de la CC tiene mayor importancia relativa en el mecanismo de exportación de la productividad del GU hacia zonas aledañas, en comparación con la advección por surgencias. No obstante, se debe considerar que la velocidad de las corrientes superficiales no son un indicador directo de la intensidad de las surgencias, sino el transporte de Ekman, y que la resolución que se utilizó para el cálculo de los campos vectoriales de velocidad (Bakun y Nelson, 1976) es el doble (cuadrantes de 2° por lado) que la del área que representa el GU, lo que no permitiría definir con precisión condiciones que suceden en a escala local.

La creación de ECOSPACE representa un avance significativo en el estudio de la dinámica trófica de los ecosistemas bajo el contexto de EcE, no sólo porque alivia de una forma relativamente simple y con pocos datos una de las fallas más importantes de ECOPATH y ECOSIM, que es la suposición de un comportamiento espacial homogéneo, sino también porque, hasta ahora, sus resultados han demostrado ser aproximaciones aceptables para los casos en los que se ha aplicado (Walters *et al.*, 1999) incluyendo el presente trabajo.

6.5. Comentarios finales

Ciertamente, ECOSPACE, ECOSIM y ECOPATH son herramientas útiles para describir aspectos fundamentales acerca de la estructura, funcionamiento, organización y dinámica de los ecosistemas, en un lenguaje uniforme, comparable y comprensible, partiendo de una cantidad limitada de información; descripciones que difícilmente podrían obtenerse con métodos basados en el estudio de una o unas pocas especies sujetas a explotación. De hecho, no hubiera sido posible apoyar la propuesta de considerar el GU como un BAC, ni de caracterizarlo con respecto a otros ecosistemas sobre la base de un modelo poblacional, o del acoplamiento de varios modelos.

La adopción de modelos de ecosistemas, sin embargo, no implica el reemplazo de unos modelos por otros, sino un intercambio recíproco de información que permitirá, entre otras cosas: 1) complementar el resultado de los métodos tradicionales de evaluación, brindando un mejor marco de referencia para medir las consecuencias a nivel de ecosistema de las medidas que se sugieran (cuotas de captura, proporción de biomasa explotable, etc.); 2) mejorar el desempeño de los modelos holísticos y la calidad de sus productos, reconociendo explícitamente dentro de la estructura del modelo, por ejemplo, relaciones no lineales entre variables ambientales y grupos funcionales; y 3) reducir la enorme incertidumbre asociada a las salidas de estos modelos mediante la incorporación de evaluaciones poblacionales cada vez más completas y robustas.

La adopción de modelos de ecosistemas como EcE, por más difundidos que sean y más completos que parezcan, tampoco implica que se esté haciendo un manejo pesquero bajo el enfoque de ecosistemas (*sensu* FAO, 2004). El propio concepto de los BAC (que también son un modelo) por ejemplo, puede ser parte de este enfoque, siempre y cuando los resultados se complementen con otro tipo de información. La modelación, pues, es sólo una herramienta técnica dentro de un complejo sistema de partes interdependientes que incluye al ambiente (biótico y abiótico) y los sectores económico y social, que puede servir para facilitar el tránsito hacia un manejo pesquero integral, basado en ecosistemas.

Tal vez parezca desalentador ver que después de casi un siglo de trabajo de campo y desarrollos teóricos orientados a saber cómo funcionan los sistemas ecológicos, se haya avanzado muy poco (Hilborn y Ludwig, 1993), máxime si se hace una comparación con el progreso logrado en otras ciencias como la física, la química y la biomedicina. Sin embargo, gracias a la visión de ecosistemas, hemos adquirido una perspectiva que nos ha permitido encontrar respuestas y formular hipótesis que de ninguna otra forma se hubieran podido plantear como, por ejemplo, que la transformación tecnológica y cultural que experimentaron los primeros pobladores de América pudo ser ocasionada por variaciones naturales en la abundancia de sus recursos; que la extinción del hombre de Neandertal fue posiblemente parte de un proceso de exclusión competitiva; o, más significativo aún, que gracias a una pequeñísima rama de primates en las sabanas africanas que casualmente

desarrolló una postura erguida, el humano pudo hacer su aparición hace aproximadamente 35,000 años.

7. Conclusiones

1. La magnitud de exportación promedio de biomasa de fitoplancton y zooplancton del GU hacia áreas aledañas se estimó en 1,307 toneladas (mínima de 752 y máxima de 1,911) a una tasa de $5,521 \cdot \exp^{-0.5}$ ton/año, respectivamente. De la magnitud promedio, 415 toneladas corresponden a la componente este-oeste y 892 toneladas a la componente norte-sur.
2. A partir de datos biológico-pesqueros provenientes del propio GU y de sistemas similares, se construyó un modelo de balance de masa que representa la condición promedio del sistema durante el periodo 1980-1990; el modelo incluye 26 grupos funcionales, agregados en un continuo de 4 niveles tróficos. El valor calculado de la exportación (1,307 toneladas) se integró al modelo como “emigración”, separándolo en las magnitudes correspondientes a los grupos de fitoplancton y zooplancton.
3. Sobre la base de los resultados del modelo de balance de masas, se caracterizó al GU como un BAC por presentar una tasa promedio anual y una tasa instantánea de productividad comparables a las de áreas similares; a pesar de compartir atributos ecológicos parecidos a los de zonas de surgencia tipo no-BAC (i.e. inmaduro).
4. En la parte de la modelación dinámica, se logró un ajuste relativamente bueno de la serie de CPUE de abulón (1980-1997), incorporando el nivel medio del mar como factor forzante y campos de vulnerabilidad representativos de procesos tipo “bottom-up”. La calidad del ajuste puede deberse a que esta variable afecta directamente a las principales presas del recurso (macroalgas). En el caso de la sardina, a pesar de haber incorporado variables ambientales (temperatura del mar e índice de surgencias) cuyo efecto sobre el recurso está bien documentado, sólo se lograron reproducir algunas señales de la serie de abundancia relativa. Los valores extremos observados no pudieron ser captados posiblemente porque el

modelo ignora la relación no lineal entre las variables y los rangos preferenciales de la población.

5. Se asignó un hábitat preferencial para los grupos de fitoplancton y zooplancton, tomando como criterio una franja “teórica” en la costa a partir de la cual se producen las surgencias. Se calcularon patrones de distribución congruentes con los que obtenidos en la literatura disponible, donde se utilizan datos y análisis independientes. Para la simulación se utilizaron datos de baja precisión de corrientes superficiales y se asumieron bajos valores en las tasas de dispersión en un hábitat desfavorable para los grupos mencionados.

6. Sobre la base de los resultados obtenidos en la parte de exportación y modelación espacial, y para el periodo que cubren los datos disponibles, se puede concluir que en el GU, el flujo natural de la CC (i.e. advección del norte) ejerce mayor influencia sobre el proceso físico de la exportación con respecto a la advección por surgencias; sin embargo, son éstas últimas las que determinan la dinámica de los ciclos de producción biológica.

8. Recomendaciones

Parte I. La exportación. La metodología propuesta en el presente trabajo, ofrece poca precisión en las estimaciones de la exportación. Las señal costera que afecta a las áreas aledañas al GU, particularmente las que se encuentran hacia el sur (Figura 6) induce un sesgo importante en la magnitud de la biomasa transportada. Adicionalmente, este método supone que de no existir el BAC, la producción primaria inherente en las áreas que rodean al GU sería similar. El cálculo de la tasa de desaparición de asociaciones de microalgas y de su biomasa correspondiente, a lo largo de dos transectos perpendiculares con intersección en el GU, podría brindar una idea mucho más clara de la exportación, sin necesidad de asumir un nivel de biomasa “basal” fuera del GU. Esta metodología también pudiera ayudar a discernir el papel que juega la advección por surgencias en relación a la advección de la CC en el GU.

Parte II. El modelo ECOPATH. Una fuente importante de error en el modelo para el GU fue la agregación de los grupos funcionales, sobre todo los grupos de zoobentos y elasmobranquios. Este tipo de agregación repercutió directamente en el grado de carnivoría y en el valor de algunos estadísticos del ecosistema, como los índices de conectancia y omnivoría, limitando su utilidad para fines comparativos. Se recomienda separar estos grupos en unidades más pequeñas, como por ejemplo infauna y epifauna, en el caso del zoobentos, y rayas y tiburones para los elasmobranquios.

Parte III. El modelo ECOSIM. Es muy posible que los ajustes que se obtuvieron de la serie de abundancia relativa de sardina, puedan ser mejorados si se integran series de tiempo de otros recursos presentes en el área. Asimismo, es recomendable incorporar a la estructura del modelo relaciones no lineales entre (por lo menos) pares de variables climáticas y entre variables climáticas y grupos funcionales, con el fin de representar rangos preferenciales para el desove, por ejemplo, que eventualmente repercutirán en aumentos o disminuciones de la biomasa calculada. Estas recomendaciones permitirían explicar con mayor detalle qué parte de los cambios en la biomasa tienen su origen en los flujos tróficos y qué parte en la variación ambiental.

Parte IV. El modelo ECOSPACE. Una característica importante de este modelo es la posibilidad de usar campos de advección local calculados a partir de modelos hidrodinámicos. Actualmente se están elaborando simulaciones de este tipo en el GU. Al incorporar al modelo estos datos, es muy posible que se obtengan patrones de distribución de organismos planctónicos más precisos que los que se obtuvieron en la presente contribución.

9. Referencias bibliográficas

- Aguíñiga S (2000) Aspectos de la geoquímica del material orgánico en el BAC del Golfo de Ulloa, BCS. p. 111-124. En: Lluch-Belda D, Elorduy-Garay JF, Lluch-Cota Se y Ponce-Díaz G (eds) BAC's: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. CIBNOR-CONACyT. 357 pp.
- Allen RR (1971) Relation between production and biomass. J Fish Res Board Can, 28: 1573-1581.
- Alvarez-Hernández JH (2003) Trophic Model of a Fringing Coral Reef in the Southern Mexican Caribbean. Fisheries Centre Res Rep. 11: 227-235.
- Álvarez-Salgado XA, Gago J, Miguez BM and Pérez FF (2001) Net Ecosystem Production of Dissolved Organic Carbon in a Coastal Upwelling System: The Ría de Vigo, Iberian Margin of the North Atlantic. Limnol Oceanog 46, 135–147.
- Anónimo (1988) CalCOFI on-line data system. CalCOFI Rep, Spec. Pub, 25pp.
- Arreguín-Sánchez F (1999) Modelos de flujos de biomasa en Centros de Actividad Biológica, p. 13-28. En: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S. E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz (eds) BAC's: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. CIBNOR-CONACyT. 357 pp.
- Arreguín-Sánchez F y Martínez-Aguilar S (2004) Manejo adaptativo de la pesquería de sardina, *Sardinops caeruleus* del Golfo de California. p 1-16 En Quiñónez-Velázquez C y Elorduy-Garay JF. Ambiente y Pesquería de Pelágicos Menores en el Noroeste de México. CICIMAR-IPN, La Paz, México. 176 pp.
- Arreguín-Sánchez F, Arcos E and Chávez EA (2002) Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. Ecological Modelling 156: 167-183.
- Arreguín-Sánchez F, Seijo JC and Valero-Pacheco E (1993) An application of ECOPATH II to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, México p. 269-278. In: Christensen V and Pauly D (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 pp.
- Aurioles-Gamboa D y Balart FE (1995) La langostilla: biología, ecología y aprovechamiento. CIBNOR 233 pp.

- Aydin KY, McFarlane GA, King JR and Megrey BA (comp y eds) (2003) PICES-GLOBEC International Program on Climate Change and Carrying Capacity The BASS/MODEL Report on Trophic Models of the Subarctic Pacific Basin Ecosystems. PICES Scientific Report No. 25. 97pp. URL: http://www.pices.int/publications/scientific_reports/Report25.
- Bakun A (1973) Coastal upwelling índices, west coast of North America, 1946-71. NOAA Tech Rep NMFS, SSRF: 103 pp.
- Bakun A (1996) Paterns in the ocean. Ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant/CIB. 323 pp.
- Bakun A and Nelson CS (1976) Climatology of upwelling related process off Baja California. CalCOFI Rep. 19: 107-127.
- Barange M (2003): Ecosystem sciende and the sustainable management of marine resources: from Rio to Johannesburg.. *Frontiers Ecol Environ*, 1: 190-196.
- Bautista-Romero JJ (1999) Distribución de larvas de peces en la Corriente de California, en los dominios temporal, espacial y térmico. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. La Paz, B.C.S. México. 75pp.
- Behrenfeld MJ and Falkowski PG (1997). Photosynthetic Rates Derived from Satellite-based Chlorophyll Concentration. *Limnol. Oceanogr.*, 42(1), 1-20.
- Bernal P (1981) A review of the low frequency response of the pelagic ecosystem in The California Current. CalCOFI Rep, 22: 49-62.
- Beverton RJH and Holt SJ (1957) On the dynamics of exploited fish populations. *Fish Invest Ser II*, 19: 533 pp.
- Botsford LW, JC Castilla, and CH Peterson (1997) The Management of Fisheries and Marine Ecosystems. *Science* 197 277: 509-515.
- Browder, JA (1983) A simulation model of a near-shore marine ecosystem of the North-Central Gulf of Mexico.p 179-221. En Turgeon KW. *Marine Ecosystem Modelling. Proceedings from a Workshop held April 6-8, 1982, Washington DC*, 221 pp.
- Bundy A, Lilly GR y Shelton A (2000) A mass balance model of the Newfoundland-Labrador Shelf. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci*, 2310:xiv + 157 p.
- California Department of Fish and Game (2004) Abalone Recovery and Management Plan. Draft. URL: <http://www.dfg.ca.gov/mrd/armp>. Fecha de acceso: septiembre 2004.

- Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE and Niquen M (2003) From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science*, 299: 17-221.
- Chavez, E.A., M. Garduno and F. Arreguin-Sanchez. Trophic dynamic structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico, p. 186-192. V. Christensen and D. Pauly, (Eds). 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Chelton DB (1981) Interannual variability of the California Current-Physical factors. *CalCOFI Rep*, 22: 34-48.
- Chelton DB (1982) large-scale response of the California Current to forcing by the wind stress curl. *CalCOFI Rep*, 23: 130-148.
- Christensen V (1995) Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Mod*, 77: 3-32.
- Christensen V and Pauly D (1992) Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Mod*, 61: 169-185.
- Christensen V and Pauly D (1993). Flow characteristics of aquatic ecosystems. In: *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. pp. 338-352, Ed. by V. Christensen and D. Pauly, ICLARM Conference Proceedings 26, Manila
- Christensen V and Pauly D (1998) Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecol App*, 8 (supl): s104-s109.
- Christensen V and Walters CJ (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*, 172: 109-139.
- Clark FN and Marr JC (1955) Population dynamics of the Pacific sardine. *Calif Mar Res Com*, Prog Rep, 1 July 1953 to 31 March 1955.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill R, Paruelo J, Raskin R, Sutton P and van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Cruz-Escalona V (1998) Análisis trófico de la ictiofauna de Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. CICIMAR-IPN. México. Tesis de Maestría. 128 pp.
- Cury P, Shannon L and Shin Y (2001) The Functioning of Marine Ecosystems. The Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in The Marine Ecosystem, October 1 - 4, 2001, Reykjavik, Iceland.

- Cushing DH (1995) Population production and regulation in the sea: a fisheries perspective. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Duarte LO, García CB (2004) Trophic role of small pelagic fishes in a tropical upwelling ecosystem. *Ecol Modelling*, 172: 323-338.
- FAO (2004) Código de Conducta para la Pesca Responsable. URL: <http://www.fao.org/fi/agreem/codecond/codecons.asp> . Fecha de acceso: septiembre 2004.
- Félix-Uraga R, Alvarado-Castillo RM y Carmona-Piña R (1996) The sardine fishery along the western coast of Baja California, 1981 to 1994. *CalCOFI Rep*, 37: 188-192.
- Figueroa-Carranza AL y Gallo-Reynoso JP (2001) El tiburón sacabocados, *Isotius brasiliensis*, depredador de mamíferos marinos de la costa oeste de Baja California, México. 26° Reunión Internacional par el estudio de Mamíferos Marinos. Ensenada BC, México. 70 pp.
- Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor Biol*, 56: 363-380.
- Finney BP, Gregory-Eaves I, Douglas MSV and Smol JP (2002) Fisheries Productivity in the Northeastern Pacific Ocean over the Past 2,200 Years. *Nature*, 416 :729-733.
- Froese R and Pauly D. Editors (2001) FishBase. World Wide Web electronic publication. URL: www.fishbase.org, Fecha de acceso: septiembre 2001.
- Gibbons A (2002) Becoming Human: In Search of the First Hominids. *Science*, 295: 1214-1219.
- Gulland JA (1965) Estimation of mortality rates. Annex to Arctic fisheries working group report ICES C.M./1965/D:3. (mimeo). Reprinted as p. 231-241. In P.H. Cushing (ed). Key papers on fish populations. Oxford. IRL Press. 1983.
- Guzmán del Proo S (1994) Biología, ecología y dinámica de la población del abulón (*Haliotis* spp.) de Baja California, México. ENCB-IPN, México. Tesis doctoral. 173 pp.
- Haury L and Shulenberger E (1982) California Current Phosphorus Transport *CalCOFI Rep*, 23: 149-159.

- Hernández-Guerrero C, Casas-Valdez M y Ortega-García S (1999) Cosecha comercial del alga roja *Gelidium robustum* en Baja California Sur, México. Rev Biol. Mar Oceanogr, 34: 91-97.
- Hjort J, Jahn G and Ottestad P (1933) The Optimum Catch. Hvalrådets Skrifter, 7: 92-127.
- Hilborn R and Ludwig G (1993) The limits of applied ecological research. Ecol App, 3: 550-552.
- Huyer A (1983) Coastal Upwelling in the California Current System. Prog Oceanog, 12: 259-284.
- Iles TD and Sinclair M (1982) Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science 215: 627-633.
- Jackson JB, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, Peterson CH, Steneck RS, Tegner MJ, Warner RR (2001) Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. Science, 293: 629-638.
- Jarre-Teichmann A and Christensen V (1998) Comparative modeling of trophic flows in four large upwelling ecosystems: global versus local effects. p. 423-443. En: Durand M, Cury P, Mendelssohn R, Roy C, Bakun A and Pauly D (eds.) Global versus local changes in upwelling systems, Orstom, Paris, 594 pp.
- Jarre-Teichmann A, Muck P and Pauly D (1991) Two approaches for modelling fish stock interactions in the Peruvian upwelling ecosystem. ICES Mar Sci Symp, 193: 178-184.
- Jarre-Teichmann, A. and D. Pauly. Seasonal changes in the Peruvian Upwelling ecosystem, p. 307-314. V. Christensen and D. Pauly, (Eds). 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p
- Krebs CJ, Danell K, Angerbjorn A, Agrell J, Berteaux D, Brathen K A, Danell O, Erlinge S, Fedorov V, Fredga K, Hjalten J, Hogstedt G, Jonsdottir IS, Kenney A J, Kjellen N, Nordin T, Roininen H, Svensson M, Tannerfeldt M, Wiklund C (2003) Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. Can J Zool, 81: 827-843.
- Latour RJ, Brush MJ and Bonzek CF (2003) Toward ecosystem-based fisheries management: strategies for multispecies modeling and associated data requirements. Fisheries 28:10-22.

- Le Boeuf BJ, Aurioles DA, Condit R, Fox C, Gisiner R, Romero R and Sinsal F (1983) Size and distribution of the California sea lion population in Mexico. *Proc Calif Acad Sci*, 43: 77-85.
- León-Carballo G y Muciño-Díaz M (1996) Pesquería de abulón, p. 15-41. En: Casas-Valdez, M y. Ponce-Díaz G (eds.) Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. CIBNOR, México. 350 pp.
- Lindeman RL (1942) The tropho-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4): 157-175.
- Link, J.S. 2002. Ecological Considerations in Fisheries Management: When Does It Matter? *Fisheries* 27: 10-17.
- Lluch-Belda D (1998) A proposal for IAI phase II research: Biological Actions Centers. Informe técnico. CIBNOR/CICIMAR/IAI. 35 pp.
- Lluch-Belda D, Hernández-Rivas M, Saldierna-Martínez R y Guerrero-Caballero R (2000) Variabilidad de la temperatura superficial del mar en Bahía Magdalena, BCS. *Océanides*, 15: 1-23.
- Lluch-Belda D (1999) Centros de Actividad Biológica en la costa de Baja California. p. 49-64. En: Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S. E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz (eds) BAC's: Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. CIBNOR-CONACyT.
- Lluch-Belda D, Crawford RJ, Kawasaki T, MacCall AD, Parrish RH, Schwartzlose RA and Smith PE (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. *South Afr J Mar Sci*, 8:195-205.
- Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB and Lluch-Cota SE (2003) Scales of Interannual Variability in the California Current System: associated physical mechanisms and ecological impacts. *CalCOFI Rep*, 44: 76-85.
- Lluch-Belda D, Crawford RJ, Kawasaki T, MacCall AD, Parrish RH, Schwartzlose RA and Smith PE (1989) World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: The regime problem. *S Afr J Mar Sci*, 8: 195-205.
- Lluch-Belda D, Laurs MM, Lluch-Cota DB and Lluch-Cota SE. (2001) Long term trends of interannual variability in the California Current System. *CalCOFI Rep*, 42: 129-144.

- Lluch-Belda D, Lluch-Cota, D.B. & S.E. Lluch-Cota (2003) Scales of interannual variability in the California Current System: Associated physical mechanisms and likely ecological impacts. CalCOFI Reports, 44, 76-85.
- Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB, Hernández-Vázquez S, Salinas-Zavala CA and Schwarzklose RA (1991) Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California Current System. CalCOFI Rep 32: 105-111.
- Lluch-Cota DB, Wooster WS and Hare SR (2001) Sea surface temperature variability in coastal areas of the Northeastern pacific related to El Nino-Southern Oscillation and Pacific Decadal Oscillation. Geophys Res Let, 28: 2029-2032.
- Lluch-Cota DB, Wooster WS, Hare SR, Lluch-Belda D and Pares-Sierra A (2003) Principal modes and related Frequency of Sea Surface Temperature Variability in the Pacific Coast of North America. J Oceanogr, 59: 477-488.
- Lluch-Cota SE, Lluch-Cota DB, Lluch-Belda D, Nevárez-Martínez MO, Paréas-Sierra A and Hernández-Vázquez S (1999) Variability of sardine catch as related to enrichment, concentration, and retention processes in the central Gulf of California. CalCOFI Rep, 40: 184-190.
- Lutjeharms JRE and Meeuwisa JM (1987) The extent and variability of south-east Atlantic upwelling. S Afr J Mar Sci 5: 51-62.
- Lynn JR and Simpson JJ (1987) The California Current System: The Seasonal Variability of its Physical Characteristics. J Geophys Res, 92(C12): 947-966.
- Machena C, Kolding J and Sanyanga RA (1993) A preliminary assessment of the trophic structure of Lake Kariba, Africa, p. 130-137. Christensen V and Pauly D (eds). Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Maeda-Martínez A, Reynoso-Granados T, Solís-Marín F, Leija-Tristán A, Aurióles-Gamboa D, Salinas-Zavala CA, Lluch-Cota DB and Castro-Ormart P (1993) A modelo to explain the formation of catarina scallop, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835) beds, in Magdalena Bay, México. Aquaculture Fish Managem, 24: 323-339.
- Mangels KF y Gerrodette T (1994) Report on cetacean sightings during a marine mammals survey in the Eastern Pacific Ocean and the Gulf of California aboard the NOAA ships MacArthur and David Starr Jordan, July 28 – November 2, 1992. Technical memorandum NOAA-TM-SWFC-200. NOAA, 52 pp.

- Mantua NJ (2000) Pacific Decadal Oscillation Index. URL: <http://jisao.washington.edu/pdo/>. Fecha de acceso: abril 2004.
- Martell SJD, Essington, T, Lessard B, Kitchell JF, Walters CJ and Boggs CH (2004) Interactions of productivity, predation risk, and fishing effort in the efficacy of marine protected areas for the central Pacific. *Can J Fish Aquat Sci*, DOI 10.1139/17807 (en prensa).
- Massó-Rojas JA (1996) Pesquería de almeja catarina, p 71-85. En: Casas-Valdez M y Ponce-Díaz G (eds). Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. CIBNOR, México. 350 pp.
- Mayr E (1997) What evolution is. Basic Books, NY. 336 pp.
- McGowan JA, Chelton DB and Conversi A (1996) Plankton patterns, climate and change in the California Current. *CalCOFI Rep*, 37: 45-68.
- Medley PK (2002) Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: the possibility of forecasting. *FAO Fish. Tech Pap*, No 410.
- Mendoza JJ (1993) A preliminary biomass budget for the Northeastern Venezuela shelf ecosystem, p. 285-297 p. In: Christensen V and Pauly D (eds) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- MFAC (2003) Technical Guidance for Implementing an Ecosystem-based Approach to Fisheries management. Final Draft. NOAA. URL: www.nmfs.noaa.gov/mafac/Documents/mafac_rev_5th_7Final%20wref.pdf.
- Miller AC, Lawrenz-Miller SE (1993) Long-term trends in black abalone, *Haliotis cracherodii* Leach, 1814, populations along the Palos Verdes Peninsula, California. *J Shellfish Res*, 12: 195-200.
- Morales-Zárate MV, Arreguín-Sánchez F, López-Martínez J and Lluch-Cota SE (2004) Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecol Mod*, 174: 331-345.
- Nidzgorski DA (2000) Carbon export from surface waters of Monterey Bay. PhD Thesis. Stanford University, MABARI. URL: www.mbari.org/education/internship/00interns/00internpapers/dan.pdf. Fecha de acceso: agosto 2004.
- Odum EP (1969) The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164: 262-270.

- Oke PR and Middleton JH (2000) Topographically induced upwelling off Eastern Australia. *J Phys Oceanogr*, 30: 512-531.
- Olivieri RA, Cohen A and Chavez FP (1993) An ecosystem model of Monterey Bay, California, p. 315-322. In: Christensen V and Pauly E (eds) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Olivieri RO and Chavez FP (2000) A model of plankton dynamics for the coastal upwelling system of Monterey Bay, California. *Deep-Sea Res II*, 47: 1077-1105.
- Olson RJ and Watters GM (2003) A model of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission* 22 (3).
- Pauly D and Christensen V (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374: 255-257.
- Pauly D, Alder J, Bennett E, Christensen V, Tyedmers P and Watson R (2003) The future for fisheries. *Science*, 301: 1359-1361.
- Pauly D, Trites AW, Capuli E and Christensen V (1998) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J Mar Sci*, 55:467-481
- Pauly D (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J Cons Int Explor Mer*, 39: 175-192.
- Pauly D, Christensen V and Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES J Mar Sci*, 57: 697-706.
- Pauly D, Pitcher T and Preikshot D (eds) (1998) *Back to the future: Reconstructing the Strait of Georgia ecosystem*. Fisheries Centre Research Reports, 6, 103 pp.
- Platt T and Sathyendranath S (1988) Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, 241:1613-1620.
- Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystems I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3: 1-11.
- Ramade-Villanueva M., Lluch-Cota DB, Lluch-Cota SE, Hernández-Vázquez S, Espinoza-Montes A and Vega Velázquez A (1998) An evaluation of the annual quota mechanism as a management tool in the Mexican abalone fishery *J Shellfish Res*, 17: 847-851.

- Richards DV and Davis GE (1993) Early warnings of modern population collapse of black abalone *Haliotis cracherodii* (Leach 1814) on the California Channel Islands. J Shellfish Res, 12: 189-194.
- Ricker WE (1954) Stock and recruitment. J Fish Res Bd Canada, 11: 539 – 623.
- Schaefer MB (1957) A study of the dynamics of the fishery for yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-Am. Trop Tuna Comm, Bull 2: 247-268.
- Sepúlveda-Medina A (1999) Dinámica poblacional de los peneidos comerciales en el alto, centro Golfo de California, Topolobampo y costa occidental de la Baja California en el litoral del Pacífico mexicano. ICML-UNAM, México. Tesis doctoral. 147 p.
- Serviere-Zaragoza E, Gomez-Lopez D y Ponce-Diaz G (1998) The natural diet of the green abalone (*Haliotis fulgens* Philippi) in the southern part of its range, Baja California Sur, Mexico, assessed by an analysis of gut contents. J. Shellfish Res, 17: 777-782.
- Shannon JL, Field JG and Moloney CL (2004) Simulating anchovy-sardine regime shifts in the southern Benguela ecosystem. Ecological Mod, 172: 269-281.
- Shannon LJ, Moloney CL, Jarre-Teichmann A and Field JG (2003) Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s J Mar Syst, 39: 83-116.
- Sharp G (1995) It's about time: a new beginnings and old good ideas in fisheries science. Fish Oceanogr, 4: 324-341.
- Sklar FH, Costanza R, Day JW and Conner WH (1981) Dynamic simulation of aquatic material flows in an impounded swamp habitat in the Barataria Basin, LA. P 741-749. En: Laurenroth WK, Skogerboe GV and Flug M (eds) Analysis of Ecological Systems: State of the Art in Ecological Modelling. 992 pp.
- Smith PE and Eppley RW (1982) Primary production and the anchovy population in the Southern California Bight: comparison of time series. Limn Oceanog, 27: 1–17.
- Smith TD (1988) Stock Assessment methods: the first fifty years. In: J.A. Gulland (ed.), Fish Population Dynamics. Implications for Management, 1-33. John Wiley & Sons. Great Britain. 421pp.
- SOFIA (2002) The State of World Fisheries and Aquaculture. FAO. URL: <http://www.fao.org/docrep/005/y7300e/y7300e00.htm>.

- Steven J, Martell D, Beattie AI, Walters CJ, Nayar T and Briese R (2002) Simulating Fisheries Management Strategies in the Strait of Georgia Ecosystem using Ecopath and Ecosim. Fisheries Centre Research Reports. 10, 2: 155pp.
- Tegner MJ, Dayton PK, Edwards PB and Riser KL (1996) Is there evidence for long-term climatic change in southern California kelp forests? CalCOFI Rep, 37: 111-126.
- Tilstone GH, Míguez BM, Figueiras FG and Fermín EG (2000) Diatom dynamics in a coastal ecosystem affected by upwelling: coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes. Mar Ecol Prog Ser, 205: 23-41.
- Trites AW, Livingston PA, Mackinson S, Vasconcellos MC, Springer AM y Pauly D (1999) Ecosystem Change and the Decline of Marine Mammals in the Eastern Bering Sea: Testing the Ecosystem Shift and Commercial Whaling Hypotheses. The Fisheries Centre Research Reports, 7, 1: 106pp.
- Ulanowicz RE (1980) An hypothesis on the development of natural communities. J Theor Biol, 85: 223-245.
- Ulanowicz RE (1986) Growth and Development: Ecosystem Phenomenology. Springer Verlag (reprinted by iUniverse, 2000), New York. 203 pp.
- Ulanowicz RE and Norden JS (1990) Symmetrical overhead in flow and networks. Int J Systems Sci, 21: 429-437.
- Vega-Cendejas ME, Arreguín-Sánchez F y Hernández M (1993) Trophic fluxes of the campeche bank, México, p. 206-213. In: Christensen V and Pauly D (eds) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26, 390 p.
- Vega-Velázquez A, Espinoza-Castro G y Gómez Rojo C (1996) Pesquería de langosta *Panulirus* spp. p 227-262. En: Casas-Valdez M y Ponce-Díaz G (eds). Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. CIBNOR, México. 350 pp.
- Volterra V (1928) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Journal du Conseil, Vol. III, pp. 1-51. (Conseil Permanent International pour L'Exploration de la Mer).
- Walters C, Christensen V and Pauly D (1997) Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 7: 139-172.

- Walters C, Pauly D and Christensen V (1999) Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2: 539-554.
- Walters CJ, Kitchell JF, Christensen V and Pauly D (2000) Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3: 70-83.
- Walters C, Pauly D and Christensen V (1999) Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2: 539-554.
- Wooster WS (1999) Prólogo del libro: BAC. Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. Lluch-belda D, Elorduy-Garay JF, Lluch-Cpta SE and Ponce-Díaz G (eds). CIBNOR-CONACyT. 357 pp.
- Wright GH and Thompson BH (1935) Fauna of the National Parks of the United States. Fauna Series No. 2. Washington, DC: U.S. National Park Service. 142 pp.
- YaffeeL (1999) Three Faces of Ecosystem Management. *Conservation Biology*, 13: 713-725.
- Zetina-Rejón MJ, Arreguín-Sánchez F and Chávez EA (2001) Using an ecosystem modeling approach to asses the management of a Mexican coastal lagoon system. *CalCOFI Rep*, 42: 88-96.
- Zetina-Rejón MJ, Arreguín-Sánchez F and Chávez E (2004) Exploration of harvesting strategies for the management of a Mexican coastal lagoon fishery. *Ecological Mod* 172: 361-372.
- LeDrew EF (2002) A Uniquely Canadian Dimension to Climate Change: The Role of the Cryosphere in the Everyday Lives of Canadians. University of Waterloo. Faculty of Environmental Studies Research, Department of Geography, Waterloo. 64 pp.
- UHSLC (2004) University of Hawaii Sea Level Center. URL: <http://uhslc.soest.hawaii.edu/>. Fecha de acceso: mayo 2004.

10. Lista de figuras

Figura 1. Abundancia promedio de zooplancton y concentración pigmentaria promedio en el Centro de Actividad Biológica (BAC) del Golfo de Ulloa (GU), en comparación con zonas aledañas (página 8).

Figura 2. Localización de los Centro de los Centros de Actividad Biológica en la costa Pacífica de América, identificados hasta el momento (página 9).

Figura 3. Mapa general del área de estudio (página 10).

Figura 4. Relación entre el patrón estacional de abundancia de fitoplancton y zooplancton y los procesos de surgencia y advección en el Golfo de Ulloa (página 11).

Figura 5. Isolíneas de abundancia combinada de fitoplancton y zooplancton en la costa occidental de Baja California, incluyendo el GU (página 19)

Figura 6. Diseño del muestreo para el presente trabajo (página 20).

Figura 7. Patrón estacional del factor estándar de arrastre (FEA) en el área del Golfo de Ulloa (página 21).

Figura 8. Proceso de transformación de unidades de los patrones estacionales de zooplancton en el GU y áreas aledañas (página 22).

Figura 9. Ciclo estacional promedio, máximo y mínimo del Índice de surgencias y de la intensidad de la Corriente de California en el GU para el Golfo de Ulloa (página 24).

Figura 10. Patrones estacionales ponderados de biomasa de fitoplancton y zooplancton en el Golfo de Ulloa y áreas aledañas (página 25).

Figura 11. Series de tiempo de abundancia y mortalidad por pesca de sardina y abulón en el Golfo de Ulloa (GU); anomalías en el nivel medio del mar en Cabo San Lucas, índice de Oscilación Decadal del Pacífico y temperatura superficial del mar en el GU (página 32).

Figura 12. Comparación entre la línea de costa del GU extraída del “coastline extractor” y la trazada en ECOSPACE (página 36).

Figura 13. Producción biológica total del Golfo de Ulloa y áreas aledañas ponderada con el índice de surgencias y la intensidad de la Corriente de California (página 38).

Figura 14. Índice de abundancia observado y calculados mediante ECOSIM para abulón y sardina en el Golfo de Ulloa, y suma de cuadrados de cada ajuste, usando 24 escenarios para abulón y 27 para sardina (página 43).

Figura 15. Mapas de distribución geográfica de biomasa relativa de fitoplancton y zooplancton en el Golfo de Ulloa, obtenidos mediante el modelo ECOSPACE (página 45).

Figura 16. Patrones estacionales de producción biológica (en unidades estándar) en el Golfo de Ulla (GU) y áreas aledañas (página 47).

Figura 17. Mapa de productividad primaria del Golfo de Ulloa derivado de la interfase ECOSPACE-SeaWiFS (página 51).

Figura 18. Representación esquemática del patrón anual de producción biológica un ecosistema de surgencias, un ecosistema marino tropical, en el Golfo de Ulloa y en un BAC (página 57).

Figura 19. Comparación entre patrones de abundancia y distribución de fitoplancton en el GU obtenidos de distintas fuentes (página 64).

11. Lista de tablas y cuadros

Cuadro 1. Descripción de algunos aspectos relevantes de la teoría de la sucesión (página 53).

Tabla 1. Fuentes de información de los datos de entrada al modelo ECOPATH para el Golfo de Ulloa (página 28).

Tabla 2. Datos de entrada al modelo ECOSPACE aplicado al Golfo de Ulloa (página 37).

Tabla 3. Estimación de la exportación y tasa de exportación mínima, promedio y máxima de fitoplancton y zooplancton del Golfo de Ulloa hacia áreas adyacentes (página 39).

Tabla 4. Datos de entrada del modelo ECOPATH para el Golfo de Ulloa (página 40).

Tabla 5. Matriz de dietas del modelo ECOPATH para el Golfo de Ulloa (página 41).

Tabla 6. Principales atributos ecológicos del Golfo de Ulloa, derivados del modelo ECOPATH (página 42).

Tabla 7. Algunos escenarios utilizados para ajustar las series de indicadores relativos de abundancia de abulón en Bahía Asunción y sardina en Bahía Magdalena y la suma de cuadrados resultante de cada ajuste (página 44).

Tabla 8. Comparación entre la mortalidad por pesca observada y calculada mediante ECOPATH (página 53).

Tabla 9. Comparación de los principales atributos ecológicos derivados del modelo ECOPATH entre distintos tipos de ecosistemas marinos. Mapas de distribución geográfica de biomasa relativa de fitoplancton y zooplancton en el Golfo de Ulloa, obtenidos mediante el modelo ECOSPACE (página 55).

Anexo 1. Matriz depredador-presa utilizada en el modelo ECOPATH (no balanceado) para el Golfo de Ulloa.

Presa/depredador	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1 Fitoplancton	0.88	0.25				0.09	0.09											0.96					
2 Fitobentos	0.04	0.28	0.00				0.08			0.01							0.00		0.00				
3 Zooplancton	0.00	0.00		0.03					0.10	0.01		0.10	0.07				0.01	0.04	0.00	0.02			
4 Zoobentos		0.15	0.70	0.21	1.00	0.62	0.10	0.83	0.82	0.98	1.00	0.70	0.64	0.68	0.41	1.00			1.00			0.76	
5 Langosta														0.01	0.00								0.00
6 Langostilla			0.07									0.04			0.00		0.56	0.00				0.24	0.12
7 Abulón			0.02												0.07								0.08
8 Camarón								0.10	0.05			0.06	0.10	0.06	0.09								0.08
9 Almeja			0.08												0.25		0.18						0.43
10 Ariidae														0.01	0.01						0.02		
11 Carangidae															0.00				0.00	0.00			0.00
12 Gerreidae								0.04						0.07							0.00		
13 Haemulidae														0.03	0.07						0.02		
14 Lenguados			0.03											0.10			0.25				0.12		
15 Sciaenidae															0.06						0.00		
16 Serranidae			0.00					0.04													0.06		0.00
17 Elasmobranquios																							0.01
18 Triglidae									0.03					0.01	0.01					0.00			
19 Merluccidae			0.02											0.01							0.10		0.10
20 Clupeidae	0.00							0.00	0.00				0.09	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	0.12	0.02		0.05
21 Otros peces														0.01	0.02					0.86	0.66		0.10
22 Aves															0.00								0.04
23 Delfines															0.00								
24 Ballenas															0.00								
25 Lobo marino															0.01								
26 Detritus	0.08	0.32	0.09	0.76		0.30	0.73					0.10	0.10										

Anexo 2. Escenarios de simulación utilizados en ECOSIM para el ajuste de las series de tiempo de abundancia relativa de abulón y sardina en el GU.

Abulón				Sardina		
	Escenario		Suma de cuadrados (*10 ²)	Escenario		Suma de cuadrados (*10 ²)
1	F	CV = 1	148	F	CV = 1	159
2	F	CV = 2	159	F	CV = 2	164
3	F	CVO	154	F	CVO	163
4	F	CV = $f(NT)$	158	F	CV = $f(NT)$	163
5	F + NMM	CV = 1	159	F + IS	CV = 1	163
6	F + NMM	CV = 2	164	F + IS	CV = 2	163
7	F + NMM	CVO	162	F + IS	CVO	164
8	F + NMM	CV = $f(NT)$	163	F + IS	CV = $f(NT)$	162
9	F + NMM	CVI = 1.2	160	F + IS + TSM	CV = 1	161
10	F + NMM	CVI = 1.4	161	F + IS + TSM	CV = 2	161
11	F + NMM	CVI = 1.6	161	F + IS + TSM	CVO	174
12	F + NMM	CVI = 1.8	160	F + IS + TSM	CV = $f(NT)$	159
13	F + NMM	CVI = 2	160	F + IS + TSM	CVI = 1.2	161
14	F + NMM	CVI = 2.5	159	F + IS + TSM	CVI = 1.4	161
15	F + NMM	CVI = 3	159	F + IS + TSM	CVI = 1.6	160
16	F + NMM	CVI = 3.5	158	F + IS + TSM	CVI = 1.8	160
17	F + NMM	CVI = 4	157	F + IS + TSM	CVI = 2	159
18	F + NMM	CVI = 4.5	157	F + IS + TSM	CVI = 3	157
19	F + NMM	CVI = 5	156	F + IS + TSM	CVI = 4	155
20	F + NMM	CVI = 5.5	156	F + IS + TSM	CVI = 5	154
21	F + IS	CVI = 1.2	142	F + IS + TSM	CVI = 6	153
22	F + TSM	CVI = 1.2	149	F + IS + TSM	CVI = 7	152
23	F + PDO	CVI = 1.2	142	F + IS + TSM	CVI = 8	151
24				F + IS + TSM	CVI = 9	150
25				F + NMM	CVI = 1.2	169
26				F + PDO	CVI = 1.2	153

F: mortalidad por pesca; NMM: nivel medio del mar; PDO; Oscilación Decadal del Pacífico; IS: índice de surgencias; TSM: temperatura superficial del mar; CVI: campo de vulnerabilidad individual; CVO: campo de vulnerabilidad óptimo; CV: campo de vulnerabilidad general; NT: nivel trófico.