

El Colegio de la Frontera Sur

Un modelo trófico para la cuenca del río Hondo, México

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Lissie Edith Ruiz Cauich

A Dios por bendecirme cada instante

A mis padres Donato y Ángela por todo su amor y apoyo incondicional, por alentar mis sueños y cimentar mis metas, por ser, para mí, un gran ejemplo de tenacidad y superación y, por estar siempre a mi lado.

A mis hermanitos Miguel, Julio y Augusto por enseñarme a mirar más allá de lo visible con sus fantasías y por llenar mi vida de alegría con sus ocurrencias pero también, por tener que aguantar mi complicado carácter.

A Edgardo por su amor, apoyo, comprensión y por enseñarme la virtud de la paciencia. Por ser el amigo y compañero que me ha acompañado durante el camino hacia esta maravillosa meta.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue desarrollado como parte del proyecto 23674, "Un Índice de Integridad Biótica para la cuenca del río Hondo, Quintana Roo", financiado por el fondo sectorial SEMARNAT-CONACYT, México.

Se trabajó bajo el permiso de colecta No. DGOPA.04715.240810.2914.

Al CONACYT por otorgar la beca para estudiar la maestría, la cuál, dio como producto final la presente tesis.

A Roberto Herrera y Rodrigo Pacheco Díaz, por su apoyo con el trabajo de campo y por compartir su experiencia para mejorar las técnicas de colecta.

A Rodrigo Pacheco Díaz por proporcionar las capas de información geográfica y por su asesoría en la elaboración del mapa del área de estudio.

A la Quím. Adriana Zavala, por las facilidades brindadas para el acceso al equipo del Laboratorio de Usos Múltiples.

Al Dr. David González Solís, por proporcionar material y equipo de laboratorio.

Al Dr. Manuel Elías, por el préstamo de las redes de plancton.

Al Biol. José Oliva Rivera por facilitar los tamices para el estudio del bentos y los sedimentos.

Al Dr. Héctor Hernández, por el préstamo de los cuadrantes para la colecta de vegetación sumergida.

A René Calderón Mandujano, por proporcionar información importante sobre las tortugas del área de estudio.

A José Santos y Gabriela Zacarías, por su amabilidad, confianza y por facilitarme el acceso a la literatura necesaria para el desarrollo de la tesis.

A mi comité tutelar: Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto, Dr. David Gonzáles Solís y Dr. Everardo Barba Macias por sus acertados comentarios para mejorar este trabajo.

A mis amigos y compañeros de la maestría: Aura, Karla, Laura, Vianney, Sofía, Víctor, Rodrigo y Saúl por su apoyo y amistad, por los momentos divertidos y de preocupación que compartimos.

A todos mis amigos del alma que de alguna manera me brindaron su apoyo, levantaron mis ánimos y me motivaron para concluir este proyecto personal.

Resumeni
1. Introducción1
2. Objetivos
2.1. General
2.2. Específico
3. Hipótesis 6
4. Materiales y métodos7
4.1. Área de estudio7
4.2. El modelo Ecopath9
4.3. Sitios y épocas de muestreo10
4.4. Parametrización 13
4.5. Balanceo del modelo y análisis20
5. Resultados 25
5.1. Variaciones temporales 25
5.2. Grupos funcionales

TABLA DE CONTENIDO

5.3. Parámetros y composición de dieta 29
5.4. Análisis de trama trófica 42
5.4.1. Arroyo Cristóbal Colón, temporada de secas 42
5.4.2. Arroyo Cristóbal Colón, temporada de Iluvias 50
5.4.3. Juan Sarabia, temporada de secas 58
5.4.4. Juan Sarabia, temporada de Iluvias66
5.4.5. Arroyo Aguadulce, temporada de secas74
5.4.6. Arroyo Aguadulce, temporada de Iluvias
6. Discusión
6.1. Variaciones temporales de los parámetros90
6.2. Análisis de trama trófica94
7. Conclusión 102
8. Limitaciones del modelo y recomendaciones
9. Literatura citada104
10. Referencias electrónicas115
11. Publicación

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Biomasa (B), producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B) de
los peces en cada estrato ecológico de la cuenca del río Hondo 24
Tabla 2. Velocidad de flujo, volumen de agua y proporción de materia orgánica
exportada27
Tabla 3. Hábitos alimentarios de las especies de peces
Tabla 4. Matriz trófica de los grupos funcionales en el arroyo Cristóbal Colón 30
Tabla 5. Matriz trófica de los grupos funcionales en Juan Sarabia 31
Tabla 6. Matriz trófica de los grupos funcionales en el arroyo Aguadulce 32
Tabla 7. Parámetros utilizados para alimentar los modelos tróficos del arroyo
Cristóbal Colón 33
Tabla 8. Parámetros utilizados para alimentar los modelos de Juan Sarabia 34
Tabla 9. Parámetros utilizados para alimentar los modelos del arroyo
Aguadulce
Tabla 10. Nivel trófico, producción/biomasa, consumo/biomasa, eficiencia
ecotrófica y producción/consumo para los grupos funcionales del arroyo
Cristóbal Colón en la temporada de secas36

 Tabla 16. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón

 durante secas
 46

 Tabla 17. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y

 porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en Cristóbal Colón

 durante secas
 47

Tabla 18. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón
durante lluvias54
Tabla 19. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y
porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en Cristóbal Colón
durante Iluvias55
Tabla 20. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia
durante secas62
Tabla 21. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y
porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en Juan Sarabia
durante secas63
Tabla 22. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia
durante Iluvias70
Tabla 23. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y
porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en Juan Sarabia
durante lluvias71
Tabla 24. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos del arroyo
Aguadulce durante secas 78
Tabla 25. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y
porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en el arroyo Aguadulce
durante secas79

Tabla 26. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Aguadulce
durante Iluvias
Tabla 27. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y
porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía en el arroyo Aguadulce

durante Ilu	uvias	 	

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Sitios muestreados en la cuenca del río Hondo
Figura 2. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Cristóbal Colón durante
secas 44
Figura 3. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía
entre los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante secas 45
Figura 4. Flujos tróficos en arroyo Cristóbal Colón durante secas
Figura 5. Impacto trófico entre grupos funcionales de Cristóbal Colón durante
secas
Figura 6. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Cristóbal Colón durante
lluvias52
Figura 7. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía
entre los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante lluvias53
Figura 8. Flujos tróficos en Cristóbal Colón durante lluvias 56
Figura 9. Impacto trófico entre grupos funcionales del arroyo Cristóbal Colón
durante Iluvias
Figura 10. Diagrama de flujo trófico para Juan Sarabia durante secas 60

Figura 11. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía Figura 12. Flujos tróficos del río Hondo en Juan Sarabia durante secas....... 64 Figura 13. Impacto trófico entre grupos funcionales de Juan Sarabia durante Figura 15. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía Figura 16. Flujos tróficos del río Hondo en Juan Sarabia durante lluvias 72 Figura 17. Impacto trófico entre grupos funcionales de Juan Sarabia durante Iluvias73 Figura 18. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Aguadulce durante secas. 76 **Figura 19.** Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía Figura 21. Impacto trófico entre grupos funcionales del arroyo Aguadulce 81 Figura 22. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Aguadulce durante lluvias 84

Figura	25.	Impacto	trófico	entre	grupos	funcionales	del	arroyo	Aguadulce
durante	la é	poca de ll	uvias						89

RESUMEN

Los cuerpos de agua de la cuenca del río Hondo enfrentan diversas amenazas antropogénicas, por lo que el flujo de materia y energía pueden ser modificados. Un conocimiento de la dinámica de este flujo permitirá que con monitoreos posteriores se logre prever la consecuencia de los impactos al sistema. El objetivo de este estudio fue desarrollar un modelo trófico en tres estratos ecológicos de la cuenca del río Hondo (cuenca alta, baja y cauce principal del río) para cuantificar el flujo de energía, comparar los flujos en dos estaciones climáticas (secas y lluvias) y determinar el estado de madurez y salud del ecosistema. Se llevaron a cabo muestreos cuantitativos de fitoplancton, zooplancton, peces, moluscos, insectos, vegetación sumergida, sedimento, materia orgánica en suspensión, velocidad de flujo de agua, así como la estimación del perfil vertical del cauce de los arroyos. Las colectas de campo se complementaron con información de literatura para definir grupos funcionales, se obtuvo información sobre la dieta de los mismos y se calcularon los parámetros necesarios para la construcción del modelo trófico. El modelo fue construido con ayuda del software Ecopath with Ecosim versión 6.1. Los resultados mostraron que, en los tres estratos ecológicos, el flujo de energía es mayor durante secas que durante lluvias, más de la mitad de los flujos se originaron del detritus y por lo tanto tienen un control "bottom-up". Los valores bajos de la eficiencia de transferencia de energía, índice de conectividad, índice de omnivoría, índice de reciclaje de Finn, longitud de cadena y ascendencia indicaron que los cuerpos de agua de la cuenca del río Hondo se encuentran en un estado relativo de oligotrofía, pero no cuentan con un buen estado de salud, por lo cual tienen baja estabilidad y son susceptibles a las perturbaciones.

Palabras clave: Ecopath, flujo de materia y energía, ictiofauna, integridad biótica, península de Yucatán.

1. INTRODUCCIÓN

A escala mundial, la biota dulceacuícola se están homogeneizando y extinguiendo por la alteración del hábitat, introducción de especies exóticas, contaminación y pérdida de la diversidad genética, entre otras causas. Esta amenaza global para la vida acuática implica el deterioro de la integridad biológica ó biótica (Rodríguez-Olarte et al. 2007). La integridad biótica se define como la capacidad del ecosistema para soportar y mantener una comunidad de organismos equilibrada, integrada y adaptativa, con una composición específica, diversidad y organización funcional comparable a la de un hábitat no perturbado de la misma región (Angermeier y Karr 1994).

El concepto de integridad biótica ha jugado un papel muy importante en la valoración de la salud ambiental y el monitoreo de la degradación de sistemas acuáticos; su estimación se puede lograr con la aplicación de índices. El índice biótico de integridad (IBI), creado por Karr (1981), utiliza atributos o indicadores de la comunidad de peces. Algunos de esos atributos son de tipo funcional, es decir, relacionados con el uso del hábitat y las relaciones tróficas, en términos de gremios tróficos o grupos funcionales (Angermeier y Karr 1994, Lyons et al. 1995). Las comunidades de peces son buenos indicadores, ya que, entre otras características, tienen una amplia variedad de especies, las cuales representan una gran variedad de niveles tróficos (Fausch 1984).

La trama trófica se define como un modelo de flujo de energía y materia, resultante de interacciones entre organismos y factores abióticos, incluidos detritus y descomponedores (Cohen et al. 1993). Dicho flujo puede ser modificado por la

alteración en los elementos de la cadena alimentaria (Arias-González 2004); por lo tanto, es uno de los procesos que determinan la integridad biótica del ecosistema (Angermeier y Karr 1994). La estructura y función de la trama trófica es por lo tanto, un indicador del estado de salud de un ecosistema (Constanza y Mageau 1999).

Para entender e identificar los cambios tróficos, es necesario desarrollar modelos que sean lo suficientemente simples, pero que al mismo tiempo permitan estimar características reales de los patrones de flujo de energía (Christensen y Pauly 1993a, Patricio y Marques 2006). Esto es posible gracias a los modelos de balance de masa, tales como Ecopath, que proporcionan una descripción estática de los flujos tróficos en el ecosistema y cuya información puede ser utilizada para hacer comparaciones a través de una serie de tiempo, así como dentro de un contexto de manejo (Christensen y Pauly 1993a).

Los estudios sobre modelación de las cadenas o tramas tróficas tienen un gran número de ventajas potenciales, incluyendo la predicción de efectos negativos en cascada, causados por los impactos antropogénicos (Cohen et al. 1993). Además, Ecopath incorpora una serie de índices, útiles para cuantificar ciertos atributos asociados al grado de desarrollo (madurez) de los ecosistemas (Christensen 1995a). La ventaja en la utilización de los modelos, como Ecopath, radica en que, a diferencia de los modelos clásicos, éstos permiten una evaluación y manejo de los recursos bajo una visión completa de las interacciones a todos los niveles tróficos (Christensen 1995a, Medina et al. 2007).

En la cuenca del río Hondo, no se han realizado estudios sobre la estructura trófica; por lo tanto, no se conoce la dinámica del flujo de energía y materia en dicha

comunidad. Los cuerpos de agua de esta cuenca podrían estar en riesgo de alteración ecológica por acciones antropogénicas. En general, se trata de una zona agropecuaria, por lo que la utilización de fertilizantes y plaguicidas, así como la cercanía del ingenio azucarero, el cual vierte sus desechos directamente al río, y la presencia de asentamientos urbanos, como las ciudades de Chetumal y Corozal, representan fuentes de contaminación y alteración ambiental (Díaz-López et al. 2006). En este sentido, Serrano-Suáres (2009) registró un contenido considerable de amonio, nitratos y fosfatos en el río y, aunque los niveles son todavía permisibles, sugirió que la concentración puede elevarse debido a las actividades desarrolladas en la cercanía del río. Así pues, la construcción del modelo permitirá conocer y cuantificar las interacciones tróficas y flujos de energía en el ecosistema, sentando las bases para poder entender cómo la trama trófica es afectada por las alteraciones en el sistema.

Los principales estudios sobre esta temática, realizados en la región, dentro de esta temática, se limitan a zonas costeras y arrecifales. En Campeche, se encuentran los modelos tróficos descritos por Vega Cendejas et al. (1993) para una zona de importancia pesquera, y Rivera-Arriaga et al. (2003) para la laguna de Términos. En Yucatán, Arreguín-Sánchez et al. (1993) desarrollaron un modelo trófico para el norte de la plataforma continental; Chávez et al. (1993), Vega–Cendejas et al. (1993), Vega-Cendejas y Arreguín-Sanchez (2001) y Vega-Cendejas (2003) analizaron la dinámica trófica en el litoral norte de la península de Yucatán y la laguna Celestún. En Quintana Roo, Arias-González et al. (1994) construyeron modelos de la estructura trófica para los sistemas arrecifales de Boca Paila, Tampalam y Mahahual; Vidal y Basurto (2003) describieron la trama trófica en la bahía de la Ascensión, mientras que Castelblanco-Martínez et al. (aceptado) lo hicieron para la bahía de Chetumal.

Otros estudios se han limitado a los hábitos alimenticios de los peces. Caso-Chávez et al. (1986) analizaron la biología y ecología de *Cichlasoma urophthalmus* en la Laguna de Términos, Campeche. Martínez-Palacios y Ross (1988) describieron los hábitos alimenticios generales de esa misma especie. Navarro-Mendoza (1988) realizó un inventario y estudio ecológico preliminar de peces dulceacuícolas en la reserva de la Biósfera de Sian Ka'an y áreas circundantes, con detallados datos tróficos. Valtierra-Vega y Schmitter-Soto (2000) estudiaron la dieta de los cíclidos de la laguna Caobas, la cual pertenece a la cuenca del río Hondo. Schmitter-Soto et al. (2011) desarrollaron un Índice biótico de integridad (IBI) para la cuenca del río Hondo, en el cual se utilizan algunas variables tróficas como métricos (indicadores).

2. OBJETIVOS

2.1 General

Construir un modelo de la estructura trófica, del lado mexicano, de la cuenca del río Hondo, en tres estratos ecológicos someros: un tributario en la cuenca alta, en Campeche; uno en la cuenca baja; y uno en una zona somera de la ribera del cauce principal, los dos últimos en Quintana Roo.

2.2 Específicos

1) Describir las interacciones biológicas mediante la definición de grupos funcionales en cada estrato ecológico.

2) Estimar la biomasa (peso) de cada grupo funcional.

 Determinar los hábitos alimenticios de las especies de peces de manera cuantitativa (peso relativo y frecuencia).

4) Construir modelos tróficos estáticos mediante el software Ecopath with Ecosim 6.1, para cada estrato ecológico.

5) Comparar el flujo de materia y energía entre las temporadas de secas y lluvias en cada estrato ecológico.

6) Analizar la trama trófica de la cuenca y asociarla con el grado de madurez y salud del ecosistema.

3. HIPÓTESIS

- Se espera encontrar índices de omnivoría y conectividad bajos, dado que se considera que el sistema no está demasiado alterado y por ello habrá más grupos especialistas que generalistas, es decir, habrá poca interacción entre grupos de diferentes niveles tróficos.
- Debido a los bajos índices de conectividad y a que el sistema se puede considerar oligotrófico, la cadena trófica será sencilla, es decir, con pocos niveles.
- El sistema dependerá energéticamente de los niveles tróficos superiores ("top-down control"), ya que el detritus y fitoplancton son arrastrados río abajo y descargados en la bahía de Chetumal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

La cuenca del río Hondo se encuentra en el sur del Estado de Quintana Roo, sureste de Campeche, norte de Belice y extremo noreste de Guatemala, entre las coordenadas 1845´ y 1743´ latitud norte y 8835´ y 89°15´ longitud oeste. Limita al norte con la bahía de Chetumal, al sur con la cuenca del río Belice y al suroeste con la cuenca del Usumacinta (Magnon 1996).

El área está dominada por rocas calizas y el escurrimiento superficial es escaso, por lo que el único sistema fluvial está formado por el río Hondo, tributarios y muchas zonas pantanosas, que en conjunto conforman una extensión total de 13,598 km². La mayoría de las corrientes son intermitentes, pero en época de lluvias llegan a ser bastante caudalosas (Magnon 1996). Otros cuerpos de agua importantes en la zona son las lagunas y cenotes.

El río Hondo se ubica en una falla geológica originada en el Petén guatemalteco. Es el límite entre México y Belice; desemboca en la bahía de Chetumal y tiene una extensión aproximada de 160 km (Camarena-Luhrs y Salazar-Vallejo 1991).

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual oscila entre 24° y 28°C. La precipitación anual me dia se encuentra entre 1,000 y 1,200 mm en la cuenca alta, mientras que en la cuenca media, baja y cauce principal, se encuentra entre 1,200 y 1,500 mm. Se presentan tres estaciones climáticas: lluvias (junio-octubre), secas (febrero-mayo) y nortes (noviembre-enero). Sin embargo, la

duración precisa de cada época climática puede variar cada año (Bahena 1994, CONABIO 1997, INEGI 2009).

En general, todo el Estado de Quintana Roo está conformado por grandes capas de roca sedimentaria del terciario (INEGI 1987). En la ribera del río Hondo se localizan dos formaciones del mioceno: Bacalar y Estero Franco (Ceballos 1996). El tipo de suelo presente corresponde a rendzinas, vertisoles y gleysoles (INEGI 1985). Dentro de las actividades de uso de suelo, se encuentran la agricultura de temporal y de riego, el cultivo de pastizal y caña de azúcar, la actividad ganadera (ganado bovino) y la presencia de zonas urbanas (INEGI 1985).

El área de estudio presenta una variedad de asociaciones vegetales, siendo dominante la selva mediana subperennifolia, la cual se extiende hacia el centro, sur y, en menor medida, la ribera del río Hondo. Esta cobertura está caracterizada por asociaciones de, *Manilkara zapota* (chicozapote), *Brosimum alicastrum* (ramón) y *Bursera simaruba* (chacá). En el suroeste, hasta Campeche, se ubica la selva alta subperennifolia representada por especies como *Cedrela odorata* (cedro), *Swietenia macrophylla* (caoba), *Ceiba pentandra* (ceiba) y *Pimenta dioica* (pimienta). Cerca de las áreas urbanas, carreteras, caminos y zonas de cultivo hay vegetación secundaria. En la zona también existen remanentes de selva baja representada principalmente por *Haematoxylon campechianum* (palo de tinte), *Metopium brownei* (chechem), *Bucida buceras* (pucté) y *Cordia dodecandra* (siricote). En la ribera del río, la vegetación riparia está compuesta de manglar, el cual se encuentra asociado con *Byrsonina crassifolia* (nance), *Metopium brownei* (thechem), *Lysiloma bahamensis* (tzalam) y *Manilkara zapota* (chicozapote) (INEGI 1985, Magnon 1996).

4.2 El modelo Ecopath

El modelo de balance de masa, Ecopath, fue escrito por Polovina (1984) y desarrollado posteriormente por Christensen y Pauly (1992) y Walters et al. (1997). Es una herramienta muy útil para la construcción de modelos de tramas tróficas con balance de masa, ya que cuantifica las interacciones tróficas y flujos de energía entre los organismos y el ecosistema en un tiempo dado (Walters et al. 1997, Christensen y Pauly 1998, Christensen y Walters 2004). El primer paso en la construcción del modelo, es la definición de los grupos funcionales; posteriormente, el balance se genera a partir de la estimación de la biomasa; tasa de producción/biomasa (número de individuos vivos o muertos, de un grupo, que son agregados en un periodo de tiempo dado) o mortalidad total de los mismos; tasa de consumo/biomasa y eficiencia ecotrófica (fracción de la producción que es utilizada en el sistema, ya sea mediante la transferencia a través de la cadena alimenticia, acumulación de biomasa, migración o exportación). Ecopath puede estimar uno de los parámetros antes mencionados, por lo que, al menos tres de ellos deben incluirse en la parametrización (Medina et al. 2007).

Ecopath parametriza modelos basados en dos ecuaciones maestras: una para el balance energético de cada grupo (ecuación 1) y otra para la producción (ecuación 2) (Christensen et al. 2005).

1) Consumo= producción + respiración + alimentos no asimilados (Ec. 1)

2) Producción= captura + mortalidad por depredación + biomasa acumulada + migración neta + otra mortalidad (Ec. 2).

La ecuación 2 se expresa formalmente como sigue:

3)
$$P_i = Y_i + B_i M_{2i} + E_i + BA_i + P_i(1 - EE_i)$$
 (Ec. 3).

Donde: P_i es la tasa de producción total de (i), Y_i la tasa total de captura por pesquería de (i), M_{2i} la tasa total de depredación para el grupo (i), B_i la biomasa del grupo (i), E_i es la tasa neta de migración, BA_i es la tasa de biomasa acumulada para (i), $P_i(1 - EE_i)$ tasa de otra mortalidad para (i).

La ecuación 3 puede ser reexpresada y se convierte en la ecuación básica de Ecopath.

4)
$$B_i^*(P/B)_i^* EE_i = Y_i + \Sigma (B_i)^*(Q/B)_i^* Dc_{ii} (Ec. 4)$$

Donde: *i* es un grupo funcional dentro del ecosistema en un periodo de tiempo dado; B_i es la biomasa de *i* durante el período en cuestión; $(P/B)_i$ es la tasa de producción/biomasa de *i*, igual a la tasa de mortalidad (*z*), si se supone un equilibrio; EE_i es la eficiencia ecotrófica, es decir, la fracción de la producción total del grupo *i* que es utilizada en el sistema; Y_i es la captura de pesca o aprovechamiento por unidad de área y tiempo (en este trabajo se consideró igual a cero); B_j es la biomasa de *j*, DC_{ij} es la contribución de i a la dieta de *j*. La ecuación está balanceada, de tal manera que la producción neta de un grupo funcional *i* es igual a la mortalidad total (captura, consumo por depredadores) (Medina et al. 2007).

4.3 Sitios y épocas de muestreo

De manera estratificada y con base en la accesibilidad, se seleccionaron tres sitios de la cuenca del río Hondo para realizar el presente estudio: arroyo Cristóbal Colón, en la parte alta de la cuenca, municipio de Calakmul (Campeche); arroyo Aguadulce, en la cuenca baja; y el cauce principal del río Hondo en Juan Sarabia (ambos en el municipio de Othón P. Blanco, Quintana Roo) (Fig. 1). La colecta de la información para los tres estratos ecológicos se realizó entre el 17 y 18 de marzo para obtener datos correspondientes a la estación climática conocida como secas y del 7 al 8 de junio para la estación de lluvias. Durante esta última, las colectas se enfocaron en los grupos cuya biomasa puede presentar variaciones entre estaciones climáticas. Estos grupos fueron: fitoplancton, zooplancton, detritus, materia orgánica en suspensión, así como el perfil vertical del cauce y velocidad de flujo.



Figura 1. Sitios muestreados en la cuenca del río Hondo: CA, arroyo Cristóbal Colón en la parte alta de la cuenca; CB, arroyo Aguadulce en la cuenca baja; CP, cauce principal del río Hondo en Juan Sarabia.

4.4 Parametrización

Los parámetros básicos de entrada. tales como la biomasa (B), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B) y dietas, se obtuvieron de diversas fuentes (colectas de campo y literatura). La metodología para obtenerla y las fuentes consultadas, se describen abajo. La eficiencia ecotrófica fue estimada por Ecopath. Los parámetros P/B y Q/B (reportados para un periodo anual) fueron adaptados para ser representativos de cada estación climática (secas: marzo-mayo, lluvias: junio-octubre) para lo cual, se estimó la tasa mensual (dividiendo el valor original entre 12) y ésta fue multiplicada por el número de meses que dura cada estación climática.

Plancton

El fitoplancton fue obtenido de la toma directa de dos muestras de agua de 200 ml cada una. Estas muestras se fijaron con formol hasta obtener una dilución al 4%. La biomasa fue estimada por medio de la técnica del volumen celular (cel/ml), para lo cual se examinaron las muestras de agua bajo el microscopio compuesto para contar el número de células encontradas por mililitro de agua. Posteriormente, las células fueron medidas (largo, alto y ancho) para estimar el volumen que ocupa cada una; se estimó el volumen ocupado por todas las células en toda la muestra y este valor fue convertido de micrómetros cúbicos a gramos. Finalmente, se estimaron los gramos de fitoplancton por metro cúbico en cada sitio y el valor fue convertido en metros cuadrados (densidad), dividiendo entre la profundidad promedio de cada sitio: esta conversión fue tomada como la biomasa (expresada en ton-km⁻²). La P/B (95.35) fue tomada del valor reportado para un modelo trófico en el río Támesis en Inglaterra (Mathews 1993).

La biomasa del fitoplancton fue muy baja (muy cercana a cero) en los tres sitios en ambas épocas climáticas, por lo cual fue eliminado de todos los modelos.

En cada sitio, se realizaron dos arrastres de zooplancton utilizando una red plánctica cónica con apertura de malla de 50 µm. Las muestras fueron fijadas con alcohol hasta obtener una dilución del 70%. El volumen de agua filtrada se estimó multiplicando el área de la boca de la red por la distancia de arrastre. El zooplancton fue identificado en grupos taxonómicos superiores (copépodos, rotíferos, cladóceros) utilizando las guías taxonómicas de Barnes (1986) y Anderson (1998). Todos los organismos de un mismo taxón fueron pesados juntos en una balanza analítica con precisión de 0.0001 g para estimar los gramos por metro cúbico de agua filtrada. La biomasa fue convertida de volumen a densidad dividiendo entre la profundidad promedio de cada sitio. Se adaptó el valor de P/B (5) y Q/B (20) reportados para el zooplancton del río Garonne en Francia (Palomares et al. 1993). La información sobre la dieta y la proporción de la misma fue tomada de Mathews (1993).

Insectos

Las larvas de insectos, principalmente de moscos, fueron colectadas dentro de los arrastres realizados para el zooplancton. Los organismos fueron identificados usando la guía taxonómica de Borror et al. (1981) luego, fueron separados del zooplancton y pesados en una balanza analítica para la estimación de la biomasa (ton⁻km⁻²). Las tasas P/B (3.46), Q/B (23) y dieta fueron adaptadas de Poepperl (2003).

Autótrofos bénticos

En cada sitio, se estimó de manera visual, el porcentaje de cobertura vegetal sumergida; posteriormente, se distribuyeron de manera aleatoria tres cuadrantes PVC de 0.25 m² y la vegetación dentro de los cuadrantes se cortó de manualmente (sin raíces). El material colectado fue identificado hasta el taxón de género con ayuda de la guía taxonómica de Lot et al. (1999). Las plantas fueron pesadas con ayuda de una balanza analítica; finalmente, el peso húmedo promedio por unidad de área muestreada fue tomado como la biomasa (ton·km⁻²). Se adaptó el valor original de P/B (4.4) reportado por Mathews (1993).

Moluscos

En cada sitio, se colectaron tres muestras de sedimento con ayuda de un nucleador con 10 cm de diámetro y 10 cm de profundidad. Cada muestra se filtró utilizando tamices con apertura de malla de 1 y 5 mm. Los organismos retenidos en los tamices se colocaron en alcohol al 95%. Se utilizaron las guías taxonómicas de Barnes (1986) y Anderson (1998) para identificar a los organismos en taxones superiores (gasterópodos y bivalvos). Todos los organismos de un mismo grupo fueron pesados en una balanza analítica para obtener los gramos por unidad de área muestreada, lo cual se interpretó como biomasa (ton km⁻²). Poepperl (2003) publicó datos sobre P/B (4.85) y Q/B (10.32) para un modelo trófico con organismos bénticos, mismos que fueron adaptados para cada temporada y utilizados en la parametrización de los presentes modelos.

Peces

La captura de peces se realizó con ayuda de un equipo de electropesca de mochila marca Smith-Root. Los peces capturados fueron preservados de acuerdo con Cailliet et al. (1986): se inyectaron por la boca y ano con formol al 20% y posteriormente, fueron preservados en alcohol al 70%. Los organismos fueron identificados a nivel de especie, utilizando las claves taxonómicas de Schmitter-Soto (1998) y Miller et al. (2009). Se extrajo el tracto digestivo y se analizó el contenido estomacal separando las presas e idéntificándolas en grupos taxonómicos superiores (copépodos, cladóceros, material vegetal, gasterópodos, peces, etc.). Las presas se pesaron por grupo taxonómico con ayuda de una balanza analitica. Finalmente, para definir las preferencias alimenticias de cada especie se multiplicó el porcentaje en peso por la frecuencia de aparición de cada item alimenticio y este valor se expresó en términos de porcentaje.

Los grupos funcionales de peces se formaron congregando especies que presentaron hábitos alimentarios similares. Las consideraciones para realizar este proceso fueron las siguientes: herbívoro, si el 90% de la dieta es materia vegetal; piscívoro, si más del 60% son peces; insectívoro, si el 50% o más son insectos; detritívoro, si más del 90% de la alimentación es detritus; omnívoro, si el porcentaje es homogéneo entre las presas. Además, se definieron grupos funcionales omnívoros con preferencia por alguna presa (tendencia). La tendencia se definió ponderando los *ítems* alimenticios, por lo que aquella estuvo determinada por el alimento con mayor peso (entre 40% y 60%). La información sobre la dieta de nueve especies de peces que no fue posible colectar en campo en número suficiente se tomó de la literatura: Chávez-

Lomelí et al. (1988), Navarro-Mendoza (1988), Arthington (1989) y Valtierra-Vega y Schmitter-Soto (2000).

Schmitter-Soto et al. (2011) estimaron la biomasa de los peces en el área de estudio y esa información fue utilizada en el presente trabajo. Las tasas P/B y Q/B para la mayoría de las especies fueron estimadas con la herramienta "life-history" en Fishbase; para ello se utilizaron los parámetros poblacionales publicados en la misma página y la temperatura promedio registrada por Schmitter-Soto et al. (2011) para cada sitio. La P/B y Q/B de *Astyanax aeneus* fueron tomadas de Angelini et al. (2006), mientras que los valores de *Cichlasoma urophthalmus* y *Poecilia mexicana* se adaptaron de Rivera-Arriaga et al. (2003).

La tabla 1 muestra los parámetros por especie y por sitio. El valor de los parámetros fue promediado para la formación de los grupos funcionales.

Reptiles

A excepción del arroyo Cristóbal Colón, en la cuenca alta, en los otros dos sitios (cuenca baja y en el cauce principal) de río Hondo existen registros de la presencia del cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* (Cedeño-Vázquez 2002). Cedeño-Vázquez (2002) estimó la densidad de estos organismos en el río Hondo y zonas vecinas (61.1 ind⁻km⁻²), mientras que Gómez-Hernández (2004) reportó el peso promedio de dichos vertebrados en la reserva de la Biosfera de Sian K'aan (0.015 ton⁻¹). Utilizando los datos reportados (densidad y peso), se estimó la biomasa de estos organismos. Las tasas de P/B (0.25) y Q/B (0.80) fueron adaptadas de Villanueva et al. (2006). La información sobre la dieta fue tomada de Gómez-Hernández (2004).

En el área de estudio también existen varias especies de tortugas, las cuales son parte de la trama trófica de los cuerpos de agua. En este trabajo, se incluyó como parte del modelo a las especies cuya información en literatura estuvo disponible (*Dermatemys mawii, Trachemys venusta, Staurotypus triporcatus*). Calderón-Mandujano (com. pers) proporcionó estimaciones sobre la densidad de estos organismos en el río Hondo: *D. mawii* (120 ind⁺km⁻²), *T. venusta* (50 ind⁺km⁻²) y, *S. triporcatus* (30 ind⁺km⁻²). Adicionalmente, Zenteno et al. (2001) reportaron un peso promedio de 0.022 ton y 0.003 ton para *D. mawii* y *T. venusta*, respectivamente; Vogt (1997) estimó que el peso promedio de *S. triporcatus* fue de 0.010 ton. La biomasa de cada especie se estimó mediante el mismo proceso utilizado en los cocodrilos. La información de la dieta fue tomada de Vogt y Guzmán (1988) y Moll (1989).

Mamíferos

En la zona baja de la cuenca, se encuentra la nutria de río *Lontra longicaudis annectens* (Calmé y Sanvicente 2009). Orozco-Meyer (1998) reportó una densidad de 2.25 ind'km⁻² en Juan Sarabia y 8.85 ind'km⁻² en Aguadulce. De acuerdo con Ogada (2004), esta especie llega a alcanzar hasta 0.020 ton de peso. Con todos estos datos fue posible realizar una estimación de la biomasa mediante el mismo procedimiento ejecutado para cocodrilos y tortugas. No se encontraron registros en literatura sobre la tasa de P/B y Q/B, por lo que se asumió que estos valores son similares a los del delfín, el cual es un mamífero acuático piscívoro. Se adaptaron las tasas reportadas por Vidal y Basurto (2003) para Bahía de la Ascensión (0.1 y 25 para P/B y Q/B, respectivamente). La dieta fue adaptada de Casariego-Madorell et al. (2008).

Detritus

Para determinar el contenido de materia orgánica (detritus), en cada punto de muestreo, se colectó una muestra de sedimento con volumen de 785.4 cm³ con ayuda de un nucleador (10 cm diámetro, 10 cm profundidad). Las muestras se conservaron en hielo hasta su llegada al laboratorio, donde se dejaron secar al sol por dos días. La técnica utilizada para la determinación de materia orgánica fue la propuesta por Dean (1974): de cada colecta se tomaron tres submuestras de 20 g cada una y se colocaron en una estufa para secarlas a 100° C durante una ho ra. Las submuestras se dejaron enfriar, se pesaron en una balanza analítica, luego se incineraron en una mufla a 550° C durante una hora, y finalmente se pesaron de nuevo para obtener la diferencia en peso, misma que se interpretó como la biomasa. Para expresar la biomasa por unidad de área (ton·km⁻²) se dividió la biomasa, expresada en volumen, entre la profundidad del nucleador.

Perfil vertical y materia orgánica en suspensión

Con la finalidad de estimar la proporción de materia orgánica exportada de cada sistema, se estimó el volumen de agua transportada por unidad de tiempo, así como un muestreo de agua para la estimación de biomasa de materia orgánica en suspensión.

Para estimar el volumen de agua, se escogió el punto más estrecho de cada cauce, se midió la anchura del mismo y la profundidad cada medio metro (perfil vertical), y se midió la velocidad de flujo (m/s), cronometrando el tiempo de recorrido de una boya sobre una distancia conocida. Después, se estimó la profundidad promedio y

este valor se multiplicó por el ancho y por la velocidad de flujo: el dato final fue la cantidad de agua exportada cada segundo.

En cada sitio, se colectaron dos muestras de agua de 500 ml cada una, las cuales se dejaron sedimentar para recuperar detritus y procesarlo por medio de la técnica de Dean (1974). Sin embargo, no se logró la colecta de materia orgánica suspendida en ningún sitio, ni en ninguna de las dos estaciones climáticas, por lo que la exportación se estimó considerando únicamente la biomasa de fitoplancton y zooplancton. Para ello, se expresó el volumen de agua filtrada (m³) en términos de área (m²), dividiendo entre la profundidad promedio. Luego, se estimó la biomasa de fitoplancto y zooplancton y zooplancton que pasa en ésa área durante cada estación climática y esa cantidad fue expresada como la proporción de materia orgánica que se exporta de cada sistema. Las proporciones fueron colocadas en la caja de "detritus fate" en Ecopath.

4.5 Balanceo del modelo y análisis

Para poder introducir los parámetros de entrada en Ecopath, se construyeron dos matrices: la primera "grupo funcional/parámetros" y la segunda "presa/depredador", en las cuales se expresó la fracción con que cada taxón de presa contribuye a la dieta del depredador.

Los modelos pueden ser balanceados automáticamente en Ecopath; sin embargo, en el presente estudio, este procedimiento se realizó de manera manual para poder respetar los parámetros (biomasa) y dietas empíricos derivados para grupos funcionales muestreados en campo y, al mismo tiempo, cuidar la verosimilitud de los parámetros ajustados. Para balancear, se ajustaron los parámetros hasta que la
eficiencia ecotrófica fue menor a 1 y la eficiencia bruta de conversión de alimento (GE o P/Q) estuvo entre 0.05 y 0.3 en todos los grupos tróficos (excepto zooplancton con 0.05) (Christensen et al. 2005)

En los casos en donde la EE fue mayor a 1, la estrategia consistió, primero, en identificar a los depredadores que ejercen mayor presión sobre ese grupo mediante la consulta de la mortalidad por depredación en las estimaciones básicas de Ecopath. Luego, se incrementó P/B del grupo con EE mayor a 1 y se disminuyó Q/B de sus depredadores. Este procedimiento se realizó gradualmente para cada grupo funcional hasta obtener una EE adecuada. En el caso donde la EE del grupo funcional parecía mucho más baja que lo verosímil, la estrategia consistió en disminuir la P/B del grupo e incrementar la tasa de Q/B de sus depredadores, hasta lograr una EE ecotrófica apropiada.

Una vez que el modelo estuvo balanceado, se llevó a cabo el análisis de la trama trófica por medio de diversas rutinas incorporadas en Ecopath. Para el análisis, se tomaron en cuenta las siguientes características e índices de cada sistema:

- Posición trófica fraccionaria de cada grupo funcional, representada en un diagrama de flujo, el cual también muestra las biomasas y flujos de todo el sistema.
- 2) Flujo total en el sistema: suma de todos los flujos (consumo total, exportación total, respiración total y flujo total a detritus). En cada sistema, el flujo total fue estandarizado dividiendo el valor entre el número de meses que dura cada temporada climática (secas: tres meses, lluvias: cinco meses) y de esta manera,

21

se obtuvieron los flujos mensuales, los cuales fueron útiles para realizar las comparaciones entre temporadas.

- 3) En adición a la rutina para el cálculo de los niveles tróficos fraccionales, Ecopath ejecuta una rutina que permite a los elementos del sistema separarse en niveles tróficos discretos (agregación trófica) reduciendo la compleja trama trófica a una cadena lineal. La agregación trófica permitió analizar el esquema de Lindeman, el cual muestra, para cada nivel, la cantidad de flujos destinado a consumo, respiración, deposición a detritus y exportación (Baird et al. 1991).
- Rendimiento: cantidad media de flujo a través de cierto compartimento o grupo funcional. Esta medida define la importancia de los diferentes compartimentos en el sistema (Christensen et al. 2005, Castelblanco-Martínez et al. (aceptado)).
- 5) Eficiencia de transferencia de energía (TE) en los diferentes niveles tróficos discretos y el promedio geométrico para el sistema completo. La transferencia de energía, según Lindeman (1942), es la fracción de la energía de un nivel trófico transferida al nivel inmediato superior.
- Transferencia de energía y el rendimiento de los niveles tróficos permitieron visualizar el flujo trófico mediante el esquema de una pirámide tridimensional (Vega-Cendejas et al. 2003, Christensen et al. 2005).
- 7) Tasa de producción primaria total como proporción de la respiración total del sistema. Este índice es una medida útil para la descripción del estado de madurez de los ecosistemas (Christensen y Pauly 1993b).
- 8) Índice de conectividad (CI): este índice expresa la relación que existe entre el número de vínculos reales y el número de enlaces posibles. Es una característica

estructural del ecosistema. Sin embargo, se ha observado que este valor es proporcional al número de grupos que se incorporan, haciendo difícil la comparación con otros sistemas. Entonces, la alternativa para describir la complejidad estructural es el índice de omnivoría (Christensen 1995b, Christensen et al. 2005).

- 9) Índice de omnivoría del sistema (SOI), expresado como la varianza del nivel trófico de los grupos de presas de un consumidor (Christensen y Pauly 1993b).
- 10) Índice de reciclaje de Finn (FCI): este índice representa la fracción de los flujos totales que son reutilizados en el sistema (Finn 1976).
- 11) Longitud de cadena (Path): este índice mide el número promedio de grupos, a través de los cuales una unidad de flujo pasa desde que entra del sistema hasta que sale del mismo (Baird et al. 1991, Christensen 1995b).
- 12) Ascendencia del sistema: es un indicador de la capacidad del sistema para recuperarse ante las perturbaciones externas (Constanza y Mageau 1999).
- 13) Interacciones entre los diferentes grupos funcionales del sistema, las cuales se analizaron utilizando la rutina "matriz de impacto trófico" de Ecopath, la cual está basada en la matriz de Leontief. Esta rutina estimó los efectos cualitativos (positivos o negativos) que producen los cambios en la biomasa de un grupo sobre la biomasa de otro en el sistema (Christensen et al. 2005).

Tabla 1. Valores de biomasa (B), producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B) de los peces en cada estrato ecológico de la cuenca del río Hondo. La biomasa está expresada en ton•km⁻². Estos valores están expresados para representar un periodo de tiempo de un año; posteriormente fueron adaptados para cada estación climática.

Especie	Cris	tóbal Col	ón	Jua	an Sarabi	а	Α	guadulce	
	В	P/B	Q/B	В	P/B	Q/B	В	P/B	Q/B
Astyanax aeneus	0.036	2.40	10.9	0.375	2.40	10.9	0.719	2.40	10.9
Belonesox belizanus	NC	NC	NC	0.044	0.720	21.5	0.047	0.720	21.5
Cichlasoma salvini	0.153	0.730	18.8	0.106	0.950	33.2	0.200	0.880	28.4
Cichlasoma urophthalmus	0.013	0.339	2.37	0.013	0.339	2.37	0.013	0.339	2.37
Cryptoheros chetumalensis	0.011	2.02	30.7	0.059	2.61	54.4	0.177	2.43	46.4
Gambusia yucatana	0.063	1.58	43.3	0.063	2.04	76.5	0.063	1.19	65.3
Heterandria bimaculata	0.010	0.740	31.5	NC	NC	NC	NC	NC	NC
Parachromis friedrichsthalii	0.0005	0.920	13.5	0.0005	0.920	13.5	0.0005	0.920	13.5
Petenia splendida	0.005	0.620	9.50	0.005	0.620	9.50	0.005	0.620	9.50
Phallichthys fairweatheri	NC	NC	NC	0.022	2.56	81.9	NC	NC	NC
Poecilia mexicana	0.117	10.9	38.1	0.281	10.9	38.1	0.042	10.9	38.1
Rhamdia guatemalensis	0.180	0.430	8.90	NC	NC	NC	0.454	0.520	13.5
Rocio octofasciata	0.008	1.19	24.3	NC	NC	NC	0.035	1.43	36.6
Thorichthys meeki	0.014	1.45	22.7	0.044	1.87	40.1	0.096	1.74	34.2
Vieja synspila	0.016	0.650	18.2	NC	NC	NC	NC	NC	NC
Xiphophorus hellerii	0.020	0.710	40.2	NC	NC	NC	NC	NC	NC

NC: especie no colectada en el sitio de muestreo.

5. RESULTADOS

5.1 Variaciones temporales

El arroyo Cristóbal Colón no presentó un flujo de agua cuenca abajo durante secas, mientras que los otros dos sistemas presentaron flujo de agua hacia el río Hondo en ambas estaciones climáticas. La velocidad de flujo y la cantidad de agua exportada fue mayor durante lluvias. Aguadulce, en la cuenca baja, fue el sistema que mayor cantidad de agua exportó en ambas épocas climáticas (Tabla 2).

La fracción de materia orgánica exportada de los sistemas (suspendida en la columna de agua) es muy pequeña (< 1%) en todos los sitios. Aunque, en Juan Sarabia y Aguadulce, esta proporción fue mayor durante secas que durante lluvias (Tabla 2).

5.2 Grupos funcionales

En total, se definieron 19 grupos funcionales, incluyendo al detritus. Sin embargo, no todos los grupos funcionales fueron incluidos en todos los sitios muestreados debido a diversas circunstancias, que se describen a continuación.

En todos los sitios y, en ambas estaciones climáticas, se registró una biomasa extremadamente baja para el fitoplancton. Durante secas, el valor de la biomasa del fitoplancton fue de 2.53×10^{-10} ton km⁻², 2.3×10^{-11} ton km⁻² y 5×10^{-12} ton km⁻² para Cristóbal Colón, Juan Sarabia y Aguadulce, respectivamente. Durante lluvias, la biomasa fue de 7×10^{-11} ton km⁻², 1.58×10^{-11} ton km⁻² y 1.53×10^{-15} ton km⁻². Debido a estos resultados, en ningún sitio se incorporó al fitoplancton como grupo funcional. En el arroyo Aguadulce, no se encontró zooplancton en ninguna de las estaciones

climáticas; por lo tanto, en este sitio hubo sólo 17 grupos funcionales. En el arroyo Cristóbal Colón, los autótrofos bénticos del sistema fueron algas filamentosas, por lo que el grupo de tortugas herbívoras, las cuales se alimentan de plantas vasculares, no fue incluido. Además, no hay cocodrilos y nutrias, por lo que sólo se definieron 15 grupos funcionales para este sitio. Juan Sarabia, en el cauce principal del río Hondo, fue el único sitio en el que todos los grupos funcionales, excepto fitoplancton, estuvieron presentes.

El grupo de los autótrofos bénticos se conformó por cuatro especies: un alga filamentosa (no identificada), *Cabomba* sp., *Nymphaea* sp. y *Potamogeton* sp. El grupo funcional del zooplancton estuvo compuesto por cladóceros, copépodos y rotíferos. El grupo de los moluscos estuvo conformado por gasterópodos y bivalvos. Los insectos incluyeron principalmente larvas de dípteros, odonatos y algunos adultos de los órdenes Coleoptera, Hymenoptera y Orthoptera. *Dermatemys mawii y Trachemys venusta* formaron el grupo de las tortugas herbívoras, mientras que *Staurotypus triporcatus* el de las tortugas omnívoras.

Con dieciséis especies de peces se formaron nueve grupos funcionales: piscívoros grandes (*Petenia splendida y Parachromis friedrichsthalii*), piscívoros pequeños (*Astyanax aeneus*, *Belonesox belizanus y Vieja synpila*), herbívoros (*Cryptoheros chetumalensis y Xiphophorus hellerii*), insectívoros (*Cichlasoma salvini, Rhamdia guatemalensis y Heterandria bimaculata*), omnívoros (*Gambusia yucatana*), omnívoros con tendencia a piscívoros (*Cichlasoma urophthalmus*), omnívoros con tendencia a herbívoros (*Phallichthys fairweatheri y Rocio octofasciata*), omnívoros con tendencia a detritívoros (*Thorichthys meeki*) y, detritívoros (*Poecilia mexicana*). Durante

26

este estudio, se describió la alimentación de siete especies de peces, con un número suficiente de ejemplares colectados en campo (Tabla 3).

Tabla 2. Velocidad de flujo, volumen de agua y proporción de materia orgánica que se exporta de los sistemas de estudio durante las épocas de secas y lluvias.

Sitio	Velocidad de flujo (m/s)		Vol. de exportad	agua a (m³/s)	Proporción materia orgánica exportada		
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	
Cristóbal Colón		0.141		0.023		0.0001	
Juan Sarabia	0.015	0.044	0.046	0.250	0.004	0.0001	
Aguadulce	0.720	1.07	2.91	3.37	0.0001	0.00001	

Tabla 3. Hábitos alimentarios de las especies de peces incorporadas al modelo trófico de la cuenca del río Hondo.

Especie	Alimentación	Fuente
Astyanax aeneus	Piscívoro	Este estudio
Belonesox belizanus	Piscívoro	Navarro-Mendoza 1988
Cichlasoma salvini	Insectívoro	Este estudio
Cichlasoma urophthalmus	Omnívoro con tendencia a piscívoro	Chávez-Lomelí et al. 1988
Cryptoheros chetumalensis	Herbívoro	Este estudio
Gambusia yucatana	Omnívoro	Navarro-Mendoza 1988
Heterandria bimaculata	Insectívoro	Navarro-Mendoza 1988
Parachromis friedrichsthalii	Piscívoro	Navarro-Mendoza 1988
Petenia splendida	Piscívoro	Navarro-Mendoza 1988
Phallichthys fairweatheri	Omnívoro con tendencia a herbívoro	Rosen y Bailey 1959
Poecilia mexicana	Detritívoro	Este estudio
Rhamdia guatemalensis	Insectívoro	Este estudio
Rocio octofasciata	Omnívoro con tendencia a herbívoro	Valtierra-Vega 1997
Thorichthys meeki	Omnívoro con tendencia a detritívoro	Este estudio
Vieja synspila	Piscívoro	Este estudio
Xiphophorus hellerii	Herbívoro	Arthington 1989

5.3 Parámetros y composición de la dieta

La matriz trófica para los grupos funcionales de cada estrato ecológico se muestra en las tablas 4-6. Las tablas 7-9 muestran los parámetros básicos de entrada con los que se alimentaron los modelos, mientras que en las tablas 10-15, se observan los parámetros de salida (ajustados de manera manual).

El detritus, los autótrofos bénticos y los moluscos fueron los grupos funcionales que contribuyeron con la biomasa más grande en los tres sistemas, durante ambas estaciones climáticas. Sin embargo, en cada sitio, el grupo dominante fue diferente: detritus en el arroyo Cristóbal Colón (en ambas estaciones climáticas), autótrofos bénticos en Aguadulce (ambas estaciones climáticas), moluscos (secas) y detritus (Iluvias) en Juan Sarabia.

En todos los sistemas de estudio, la biomasa del zooplancton y fitoplancton fue mayor durante secas. Por su parte, los insectos y el detritus, resultaron ser más abundantes durante lluvias.

La eficiencia ecotrófica de insectos, zooplancton, detritus y autótrofos bénticos, en los tres estratos ecológicos, fue mayor durante secas que durante lluvias. Sin embargo, para los tres primeros, en ambas estaciones climáticas, este parámetro estuvo muy cercano a 1. En los tres sistemas, los autótrofos bénticos obtuvieron una EE entre 4 y 5, en los peces fluctúo entre 4 y 9, mientras que los moluscos obtuvieron valores muy bajos. En Juan Sarabia y Aguadulce, las tortugas herbívoras y omnívoras, cocodrilos y nutrias fueron grupos con EE igual a cero, mientras que en Cristóbal Colón, este valor correspondió a los peces piscívoros grandes y las tortugas omnívoras.

29

Tabla 4. Matriz trófica de los grupos funcionales en el arroyo Cristóbal Colón. Se muestra la proporción con la que cada presa contribuye a la dieta del depredador. En negritas se resaltan las proporciones mayores a 0.1

Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Peces piscívoros grandes													
2 Peces piscívoros pequeños	0.067			0.025		0.071							
3 Peces herbívoros	0.040	0.048		0.015		0.039	8x10 ⁻⁴	0.003		0.008			
4 Peces insectívoros	0.414	0.250				0.018	2x10 ⁻⁴	0.003		0.003			
5 Peces omnívoros	0.075	0.096		0.031		0.122	0.003	0.008		0.024			
6 P. omnívoros c/ tendencia a piscívoros	0.014												
7 P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros	0.010	0.012		0.004									
8 P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros	0.016	0.040		0.007									
9 Peces detritívoros	0.140	0.180		0.057		0.230	0.006	0.012		0.045			
10 Tortugas omnívoras													
11 Insectos	0.150	0.095	0.040	0.550	0.300	0.040	0.110	0.055		0.130			
12 Moluscos	0.050	0.112	0.028	0.092	0.263	0.040	0.110	0.344	0.002	0.110	0.140		
13 Zooplancton	0.024	0.001	0.006	0.011	0.041		0.020	0.055					
14 Autótrofos bénticos		0.097	0.925	0.013	0.396	0.280	0.630	0.020	0.001	0.680	0.380	0.330	
15 Detritus		0.069	0.001	0.195		0.160	0.120	0.500	0.997		0.480	0.680	1.00

Tabla 5. Matriz trófica de los grupos funcionales en Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo. Se muestra la proporción

con la que cada presa contribuye a	la dieta del depredador. E	in negritas se resaltan la	s proporciones mayores a 0.1
------------------------------------	----------------------------	----------------------------	------------------------------

Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Mamíferos carnívoros																
2 Peces piscívoros grandes	0.002						0.250				0.002					
3 Peces piscívoros pequeños	0.142	0.326									0.172		0.013			
4 Peces herbívoros	0.020	0.045	0.072								0.024					
5 Peces insectívoros	0.040	0.081	0.129								0.043					
6 Peces omnívoros	0.021	0.048	0.076		0.009		0.040	0.010	0.004		0.025	0.014	0.002			
7 P. omnivoros c/ tendencia a piscívoro	0.004	0.010									0.005					
8 P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros	0.007	0.017	0.027				0.010		0.001		0.010	0.005	0.001			
9 P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros	0.015	0.033	0.053								0.018					
10 Peces detritívoros	0.090	0.215	0.343				0.180		0.020		0.115	0.062	0.009			
11 Cocodrilos																
12Tortugas omnívoras																
13 Tortugas herbívoras																
14 Insectos	0.076	0.150	0.112	0.050	0.374	0.300	0.040	0.110	0.056			0.129				
15 Moluscos	0.583	0.050	0.005	0.025	0.263	0.263	0.040	0.110	0.344	0.002	0.486	0.111	0.025	0.140		
16 Zooplancton		0.025	1x10 ⁻⁴	0.013	0.009	0.041		0.020	0.055							
17 Autótrofos bénticos			0.134	0.912		0.396	0.280	0.630	0.020	0.001		0.679	0.950	0.380	0.325	
18 Detritus			0.0489		0.345		0.160	0.120	0.500	0.997				0.480	0.675	1.00
Importación											0.100					

Tabla 6. Matriz trófica de los grupos funcionales en el arroyo Aguadulce. Se muestra la proporción con la que cada presa contribuye a la dieta del depredador. En negritas se resaltan las proporciones mayores a 0.1

Presa/Depredador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Mamíferos carnívoros															
2 Peces piscívoros grandes	0.002										0.002				
3 Peces piscívoros pequeños	0.142	0.335			0.132		0.419				0.171	0.071	0.022		
4 Peces herbívoros	0.033	0.076	0.202		0.032						0.040				
5 Peces insectívoros	0.121	0.283	0.229								0.145				
6 Peces omnívoros	0.012	0.027	0.071		0.011		0.036	0.006	0.015		0.014	0.006	0.002		
7 P. omnivoros c/ tendencia a piscívoros	0.002	0.005									0.003				
8 P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros	0.006	0.015	0.040		0.006						0.008				
9 P. omnívoros c/ tendencia a detritivoros	0.018	0.041	0.110		0.018						0.021				
10 Peces detritívoros	0.008	0.018	0.048		0.008		0.025	0.004	0.010		0.010	0.004	0.001		
11 Cocodrilos															
12 Tortugas omnívoras															
13 Tortugas herbívoras															
14 Insectos	0.076	0.150	0.112	0.050	0.489	0.300	0.040	0.110	0.055			0.129			
15 Moluscos	0.580	0.050	0.005	0.030	0.132	0.303	0.040	0.110	0.344	0.002	0.486	0.111	0.025	0.140	
16 Autótrofos bénticos			0.133	0.920		0.397	0.280	0.650	0.020	0.001		0.679	0.950	0.380	0.325
17 Detritus			0.050		0.172		0.160	0.120	0.556	0.997				0.480	0.675
Importación											0.100				

Tabla 7. Parámetros utilizados para alimentar los modelos tróficos del arroyo Cristóbal Colón. La biomasa (B) está expresada en ton•km⁻²; la unidad de tiempo considerada para la producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B) fue de tres meses (marzo-mayo) para secas y cinco meses (junio-octubre) para lluvias.

Grupo funcional	;	Secas		L	luvias	
	В	P/B	Q/B	В	P/B	Q/B
Peces piscívoros grandes	0.006	0.19	2.90	0.006	0.32	4.82
Peces piscívoros pequeños	0.052	0.38	3.60	0.052	0.64	6.09
Peces herbívoros	0.031	0.34	8.90	0.031	0.57	14.9
Peces insectívoros	0.341	0.18	6.30	0.341	0.30	10.5
Peces omnívoros	0.063	0.40	10.9	0.063	0.66	18.2
P. omnívoros c/ tend. a piscívoros	0.013	0.08	0.59	0.013	0.14	0.990
P. omnívoros c/ tend. a herbívoros	0.008	0.30	6.12	0.008	0.49	10.2
P. omnívoros c/ tend. a detritívoros	0.014	0.36	5.72	0.014	0.61	9.50
Peces detritívoros	0.117	2.73	9.60	0.117	4.55	16.0
Tortugas omnívoras	0.300	0.22	0.88	0.300	0.37	1.46
Insectos	1.52	0.87	5.79	2.52	1.45	9.64
Moluscos	56.3	1.22	2.60	56.3	2.03	4.32
Zooplancton	0.031	1.26	5.04	0.007	2.09	8.38
Autótrofos bénticos	16.9	1.10		16.9	1.80	
Detritus	151			405		

Tabla 8. Parámetros utilizados para alimentar los modelos de Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo. La biomasa (B) está expresada en ton·km⁻²; la unidad de tiempo considerada para la producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B) fue de tres meses (marzo-mayo) para secas y cinco meses (junio-octubre) para lluvias.

Grupo funcional		Secas		L	luvias	
	В	P/B	Q/B	В	P/B	Q/B
Mamíferos carnívoros	0.045	0.025	10.4	0.045	0.04	10.5
Peces piscívoros grandes	0.006	0.190	2.90	0.006	0.32	4.82
Peces piscívoros pequeños	0.419	0.390	4.00	0.419	0.65	6.79
Peces herbívoros	0.059	0.650	13.7	0.059	1.10	22.8
Peces insectívoros	0.106	0.230	8.36	0.106	0.39	13.9
Peces omnívoros	0.063	0.510	19.3	0.063	0.85	32.1
P. omniv. c/ tend. a piscívoros	0.013	0.080	0.59	0.013	0.14	0.99
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	0.022	0.630	20.6	0.022	1.10	34.3
P. omnív. c/ tend. a detritívoros	0.044	0.470	10.1	0.044	0.78	16.8
Peces detritívoros	0.281	2.73	9.60	0.281	4.55	16.0
Cocodrilos	0.946	0.060	0.20	0.946	0.10	0.33
Tortugas omnívoras	0.300	0.220	0.88	0.300	0.37	1.47
Tortugas herbívoras	2.79	0.220	0.88	2.79	0.37	1.47
Insectos	0.350	0.870	5.79	0.570	1.45	9.64
Moluscos	210	1.22	2.60	210	2.00	4.32
Zooplancton	0.016	1.26	5.00	0.006	2.10	8.38
Autótrofos bénticos	31.7	1.10		31.7	1.84	
Detritus	127			356		

Tabla 9. Parámetros utilizados para alimentar los modelos del arroyo Aguadulce. La biomasa (B) está expresada en ton•km⁻²; la unidad de tiempo considerada para la producción/biomasa (P/B) y consumo/biomasa (Q/B) fue de tres meses (marzo-mayo) para secas y cinco meses (junio-octubre) para lluvias.

Grupo funcional		Secas		L	luvias	
	В	P/B	Q/B	В	P/B	Q/B
Mamíferos carnívoros	0.180	0.025	10.4	0.180	0.04	10.4
Peces piscívoros grandes	0.006	0.190	2.90	0.006	0.32	4.80
Peces piscívoros pequeños	0.532	0.390	4.08	0.532	0.65	6.70
Peces herbívoros	0.123	0.610	11.7	0.123	1.01	19.4
Peces insectívoros	0.453	0.170	5.30	0.453	0.29	8.78
Peces omnívoros	0.063	0.480	16.5	0.063	0.79	27.4
P. omniv. c/ tend. a piscívoros.	0.013	0.080	0.59	0.013	0.14	0.99
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	0.024	0.360	9.22	0.024	0.59	15.3
P. omnív. c/ tend. a detritívoros.	0.067	0.430	8.60	0.067	0.72	14.3
Peces detritívoros	0.029	2.73	9.60	0.029	4.55	16.0
Cocodrilos	0.946	0.060	0.20	0.946	0.10	0.33
Tortugas omnívoras	0.300	0.220	0.88	0.300	0.36	1.46
Tortugas herbívoras	2.79	0.220	0.88	2.79	0.36	1.46
Insectos	0.810	0.870	5.79	1.34	1.45	9.64
Moluscos	145	1.22	2.60	145	2.03	4.32
Autótrofos bénticos	339	1.10		339	1.84	
Detritus	101			139		

Tabla 10. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales del arroyo Cristóbal Colón en la temporada de secas.

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Peces piscívoros grandes	3.56	0.10	1.00	0.000	0.100
Peces piscívoros pequeños	3.17	2.50	10.0	0.400	0.250
Peces herbívoros	2.08	3.00	9.50	0.630	0.316
Peces insectívoros	2.92	0.60	6.00	0.650	0.100
Peces omnívoros	2.65	2.15	10.0	0.900	0.215
P. omnívoros c/ tend. a piscívoros	2.75	0.05	0.50	0.130	0.100
P. omnívoros c/ tend. a herbívoros	2.27	2.80	12.5	0.650	0.224
P. omnívoros c/ tend. a detritívoros	2.50	3.80	11.5	0.660	0.330
Peces detritívoros	2.00	2.73	9.60	0.710	0.284
Tortugas omnívoras	2.36	0.22	0.88	0.000	0.250
Insectos	2.14	1.00	5.79	0.940	0.173
Moluscos	2.00	0.35	3.80	0.090	0.092
Zooplancton	2.00	2.10	4.50	0.950	0.467
Autótrofos bénticos	1.00	9.50		0.460	
Detritus	1.00			0.998	

Tabla 11. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales de Cristóbal Colón en la temporada de lluvias

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Peces piscívoros grandes	3.56	0.75	4.82	0.000	0.156
Peces piscívoros pequeños	3.17	3.50	14.5	0.413	0.241
Peces herbívoros	2.08	4.50	14.9	0.614	0.303
Peces insectívoros	2.92	0.90	8.50	0.661	0.106
Peces omnívoros	2.65	3.20	16.6	0.887	0.193
P. omnívoros c/ tend. a piscívoros	2.75	0.14	0.99	0.222	0.141
P. omnívoros c/ tend. a herbívoros	2.27	4.00	13.5	0.654	0.296
P. omnívoros c/ tend. a detritívoros	2.50	6.00	17.5	0.606	0.343
Peces detritívoros	2.00	3.50	16.0	0.809	0.219
Tortugas omnívoras	2.36	0.37	1.46	0.000	0.253
Insectos	2.14	1.00	3.50	0.827	0.286
Moluscos	2.00	0.40	4.00	0.090	0.100
Zooplancton	2.00	15.00	30.0	0.901	0.500
Autótrofos bénticos	1.00	10.30		0.448	
Detritus	1.00			0.959	

Tabla 12. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales de Juan Sarabia en la temporada de secas.

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Mamíferos carnívoros	3.22	0.20	1.50	0.000	0.133
Peces piscívoros grandes	3.48	0.95	2.90	0.579	0.328
Peces piscívoros pequeños	3.02	0.27	1.00	0.848	0.270
Peces herbívoros	2.10	0.80	2.90	0.829	0.276
Peces insectívoros	2.71	0.85	3.50	0.781	0.243
Peces omnívoros	2.65	0.90	4.00	0.968	0.225
P. omniv. c/ tend. a piscívoros	2.96	0.25	0.80	0.573	0.313
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	2.27	1.00	3.50	0.861	0.286
P. omnív. c/ tend. a detritívoros.	2.49	0.85	3.20	0.773	0.266
Peces detritívoros	2.00	0.90	3.20	0.907	0.281
Cocodrilos	3.27	0.06	0.30	0.000	0.200
Tortugas omnívoras	2.35	0.22	0.88	0.000	0.250
Tortugas herbívoras	2.07	0.22	0.88	0.000	0.250
Insectos	2.14	1.00	5.70	0.938	0.175
Moluscos	2.00	0.50	2.60	0.007	0.192
Zooplancton	2.00	1.70	5.00	0.943	0.340
Autótrofos bénticos	1.00	10.9		0.523	
Detritus	1.00			0.973	

Tabla 13. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales de Juan Sarabia en la temporada de lluvias.

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Mamíferos carnívoros	3.22	0.40	3.50	0.000	0.114
Peces piscívoros grandes	3.48	1.80	4.80	0.568	0.375
Peces piscívoros pequeños	3.02	0.45	3.50	0.883	0.129
Peces herbívoros	2.10	2.30	11.0	0.895	0.209
Peces insectívoros	2.71	2.30	10.5	0.895	0.219
Peces omnívoros	2.65	2.70	13.0	0.933	0.208
P. omniv. c/ tend. a piscívoros	2.96	0.40	1.50	0.631	0.267
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	2.27	2.80	13.5	0.861	0.207
P. omnív. c/ tend. a detritívoros	2.49	2.50	14.5	0.814	0.172
Peces detritívoros	2.00	2.50	10.9	0.937	0.229
Cocodrilos	3.27	0.10	0.50	0.000	0.200
Tortugas omnívoras	2.35	0.37	1.47	0.000	0.252
Tortugas herbívoras	2.07	0.37	1.47	0.000	0.252
Insectos	2.14	2.00	9.64	0.878	0.207
Moluscos	2.00	0.60	3.50	0.016	0.171
Zooplancton	2.00	17.0	34.0	0.920	0.500
Autótrofos bénticos	1.00	15.5		0.500	
Detritus	1.00			0.962	

Tabla 14. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales de Aguadulce en la temporada de secas.

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Mamíferos carnívoros	3.34	0.10	1.50	0.000	0.067
Peces piscívoros grandes	3.78	0.30	1.00	0.510	0.300
Peces piscívoros pequeños	3.20	1.30	5.30	0.777	0.245
Peces herbívoros	2.09	7.00	19.0	0.791	0.368
Peces insectívoros	3.07	2.00	6.50	0.781	0.308
Peces omnívoros	2.65	4.30	16.5	0.994	0.261
P. omniv. c/ tend. a piscívoros	3.09	0.15	0.59	0.583	0.254
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	2.25	7.00	20.0	0.796	0.350
P. omnív. c/ tend. a detritívoros.	2.44	6.90	21.0	0.805	0.329
Peces detritívoros	2.00	6.70	19.5	0.941	0.344
Cocodrilos	3.44	0.06	0.20	0.000	0.300
Tortugas omnívoras	2.43	0.22	0.88	0.000	0.250
Tortugas herbívoras	2.08	0.22	0.88	0.000	0.250
Insectos	2.14	3.50	9.50	0.836	0.368
Moluscos	2.00	0.17	2.30	0.111	0.074
Autótrofos bénticos	1.00	0.80		0.433	
Detritus	1.00			0.929	

Tabla 15. Nivel trófico (NT), producción/biomasa (P/B), consumo/biomasa (Q/B), eficiencia ecotrófica (EE) y Producción/consumo (P/Q) para los grupos funcionales de Aguadulce en la temporada de lluvias.

Grupo funcional	NT	P/B	Q/B	EE	P/Q
Mamíferos carnívoros	3.34	0.50	4.50	0.000	0.111
Peces piscívoros grandes	3.78	0.70	3.00	0.534	0.233
Peces piscívoros pequeños	3.20	2.00	6.70	0.771	0.299
Peces herbívoros	2.09	8.50	26.0	0.848	0.327
Peces insectívoros	3.07	2.60	8.70	0.819	0.299
Peces omnívoros	2.65	5.90	27.0	0.950	0.219
P. omniv. c/ tend. a piscívoros	3.09	0.40	0.99	0.509	0.404
P. omnív. c/ tend. a herbívoros	2.25	9.00	26.5	0.805	0.340
P. omnív. c/ tend. a detritívoros	2.44	9.50	27.0	0.762	0.352
Peces detritívoros	2.00	8.50	25.0	0.971	0.340
Cocodrilos	3.44	0.10	0.33	0.000	0.303
Tortugas omnívoras	2.43	0.36	1.46	0.000	0.247
Tortugas herbívoras	2.08	0.36	1.46	0.000	0.247
Insectos	2.14	3.00	8.50	0.818	0.353
Moluscos	2.00	0.19	2.70	0.152	0.070
Autótrofos bénticos	1.00	0.98		0.423	
Detritus	1.00			0.901	

5.4 Análisis de la trama trófica

5.4.1 Arroyo Cristóbal Colón, temporada de secas

La figura 2 muestra el diagrama de flujo de la trama trófica del arroyo Cristóbal Colón durante la temporada de secas. La partición del sistema en niveles tróficos fraccionarios muestra que la cadena trófica estuvo compuesta por 3.5 niveles, estando los peces piscívoros grandes como los depredadores tope (NT= 3.55).

En este sistema, la producción primaria total/respiración total se estimó en 1.00. El flujo total de energía en el sistema (suma de consumo, respiración, exportación y flujos a detritus) en esta época, fue de 539 ton·km⁻², lo cuál equivale a 180 ton·km⁻ ²·mes⁻¹. El 42% de este flujo se destinó al consumo por depredadores, 29% para los procesos de respiración, 28% fueron a detritus y únicamente el 0.03% se exportó. Los niveles tróficos I (autótrofos bénticos) y II (principalmente moluscos) fueron los que más contribuyeron a incrementar la biomasa de detritus (Fig. 3 y Tabla 16).

Los grupos funcionales que aportaron mayor proporción de flujo (rendimiento energético) fueron los moluscos, seguidos de los autótrofos bénticos y detritus con 214 ton·km⁻², 160 ton·km⁻² y 151 ton·km⁻², respectivamente (Tabla 17). La figura 4 muestra el flujo trófico del sistema en forma de una pirámide tridimensional, en la cual quedó de manifiesto la importancia de los niveles tróficos inferior en el sistema (base ancha).

De la energía total que circuló en el sistema, el 56% se originó del detritus. La eficiencia de transferencia de energía (TE), calculada como el promedio geométrico para los niveles tróficos II-IV, fue de 5.5% y 5.3% para productores primarios y detritus, respectivamente. El promedio para todo el sistema se estimó en 5.4%. La transferencia

de energía entre niveles tróficos discretos, fue variable, siendo muy baja en el NT II; luego, se incrementó abruptamente para el NT III. Después, se mantuvo en valores intermedios para los siguientes niveles y, finalmente fue nula para el último nivel trófico (Tabla 17).

La estimación del índice de conectividad (CI) fue de 0.433, mientras que el índice de omnivoría (SOI) fue de 0.153. El porcentaje de ascendencia fue de 35%. El 19% de la energía es reutilizada en el sistema (FCI), mientras que la longitud de cadena promedio (Path) fue de 3.36.

Los efectos (negativos o positivos) que los cambios en la biomasa de un grupo funcional producen sobre la biomasa de otros grupos, fueron analizados mediante la matriz de impacto trófico (Fig. 5). El nivel trófico I (detritus y autótrofos bénticos) impactó positivamente a los organismos que se alimentaron de él, mientras que los peces insectívoros causaron efectos negativos sobre los insectos. Así mismo, los piscívoros pequeños mostraron impacto negativo sobre los peces insectívoros, lo cual benefició a los insectos. Finalmente, hubo impactos negativos indirectos causados por la competencia entre grupos funcionales (moluscos vs. zooplancton y peces detritívoros).



Figura 2. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Cristóbal Colón durante secas. La biomasa (B) está expresada en ton·km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.





Figura 3. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante secas. Los flujos y biomasa están expresados en ton·km⁻². Abreviaturas: Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D).

Tabla 16. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante la temporada de secas. Los flujos están expresados en ton•km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
IX				1 x10 ⁻⁸	1 x10 ⁻⁸
VIII	1x10 ⁻⁶		4 x10 ⁻⁶	9 x10 ⁻⁶	1 x10 ⁻⁵
VII	2x10 ⁻⁵		6 x10 ⁻⁵	1 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁴
VI	2x10 ⁻⁴		8 x10 ⁻⁴	0.002	0.003
V	0.003		0.010	0.020	0.034
IV	0.035		0.114	0.260	0.411
III	0.411		0.828	2.198	3.44
II	3.44		63.1	158	224
I	224	0.180	86.6		311
Suma	228	0.180	151	160	539
%	42.0	0.030	28	30	

Tabla 17. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía (TE) en Cristóbal Colón durante secas. Los flujos están dados en ton·km⁻².

Grupo funcional		п	ш	IV	v	VI	VII	VIII	IX	Eluio total
	•		0.002	0.002	4 ×10 ⁻⁴	4 v10 ⁻⁵	2 v10 ⁻⁶	2 v10 ⁻⁷	1 v10 ⁻⁸	
Peces piscivoros grandes			0.003	0.002	4 X 10	4 X 10	3 X 10	2 210	I XIU	0.005
Peces piscívoros pequeños		0.086	0.280	0.135	0.017	0.001	0.0001	6 x10⁵		0.519
Peces herbívoros		0.273	0.020	0.002						0.295
Peces insectívoros		0.426	1.371	0.232	0.016	0.002	0.0001	8 x10 ⁻⁶		2.05
Peces omnívoros		0.250	0.354	0.026						0.630
P. omnívoros c/ tendencia a piscívoros		0.003	0.003	8x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁵	1 x10 ⁻⁶	9 x10 ⁻⁸		0.007
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.075	0.023	0.002	2 x10 ⁻⁵					0.100
P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros		0.084	0.075	0.002	1 x10 ⁻⁴	4 x10 ⁻⁶	2 x10 ⁻⁷			0.161
Peces detritívoros		1.12	0.002							1.23
Tortugas omnívoras		0.180	0.075	0.009	4 x10 ⁻⁴	6 x10⁻ ⁶	3 x10 ⁻⁷			0.264
Insectos		7.57	1.23							8.80
Moluscos		214								214
Zooplancton		0.140								0.140
Autótrofos bénticos	161									160
Detritus	151									151
Total	311	224	3.438	0.411	0.034	0.003	2 x10 ⁻⁴	1 x10⁻⁵	1 x10 ⁻⁸	539
TE (%)		1.50	12.0	8.50	8.10	7.70	8.20	7.80		



Figura 4. Flujos tróficos en arroyo Cristóbal Colón (secas) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT V). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²), el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.

Grupo impactado		
Peces pisci voros grandes Peces pisci voros pequeños Peces her bi voros Peces insecti voros Peces omni voros c/ tend. a pisci voros Peces omni voros c/ tend. a detriti voros Peces detriti voros Peces detriti voros Insectos Moluscos Zooplancton Autótrofos bénticos Detritus	PositivoNegativo	
0	Peces piscívoros grandes	
$\bullet \ \bullet \ \cdot \ \bigcirc \bullet \ \bullet \$	Peces piscívoros pequeños	
	Peces herbívoros	
$\bullet \bigcirc \circ \bullet \circ \circ \circ \circ \cdot \circ \circ \bigcirc \bullet \circ \circ \circ$	Peces insectívoros	
• • • • • • • • • •	Peces omnívoros	
	Peces omnívoros c/ tend. a piscívoros	
	Peces omnívoros c/tend. a herbívoros	
	Peces omnívoros c/ tend. a detritívoros	ta
• • • • • • • • • •	Peces detritívoros	Dac
	Tortugas omnívoras	E.
• 0 • • • • • • • •	Insectos	lel
• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	Moluscos	Ъ
	Zooplancton	ıpc
🌒 🛛	Autótrofos bénticos	E
$\bullet \ \cdot \ \circ \ \bullet \ \cdot \ \circ \ \bullet \ \bullet$	Detritus	-

Figura 5. Impacto trófico entre grupos funcionales de Cristóbal Colón durante secas.

5.4.2 Arroyo Cristóbal Colón, temporada de lluvias

La figura 6 muestra el diagrama de flujo de la trama trófica del arroyo Cristóbal Colón durante la temporada de lluvias. Los niveles tróficos fraccionarios estimados por Ecopath fueron 3.5, siendo los peces piscívoros grandes los depredadores tope del sistema.

La producción primaria total/respiración total del sistema fue de 1.04. El flujo total de energía en esta época se estimó en 582 ton·km⁻² (116 ton·km⁻²·mes⁻¹). La partición del flujo en los diferentes procesos del sistema indicó que el 42% se produjo por el consumo de depredadores, 29% por respiración, 28% se depositó en el detritus y 1.0% fue exportado. La biomasa del detritus fue incrementada en mayor cantidad por los niveles tróficos I y II (Fig. 7 y Tabla 18).

La Tabla 19 permite visualizar que en esta temporada, al igual que en secas, los moluscos, autótrofos bénticos y el detritus fueron los grupos con mayor rendimiento energético (225 ton•km⁻², 174 ton•km⁻² y 166 ton•km⁻², respectivamente). Este resultado también se ilustra en la Fig. 8 mediante la representación de los flujos del sistema en una pirámide trófica.

El 56% de la energía se originó a partir del detritus. El promedio geométrico de la eficiencia de transferencia de energía (del nivel II-IV) fue de 6% para todo el sistema, 6.1% para productores primarios y 6.0% para detritus. El nivel trófico II transfirió menos eficientemente la energía; luego, la eficiencia aumentó en el NT III y volvió a descender en los siguientes niveles (Tabla 19).

50

La estimación del CI fue de 0.434, mientras que el SOI fue de 0.153. La ascendencia fue de 34%. El FCI fue de 19%. La Path fue de 3.35.

El impacto trófico entre grupos funcionales se muestra en la Figura 9. Los niveles tróficos inferiores influyeron positivamente sobre sus depredadores, mientras que los depredadores provocaron impactos negativos sobre sus presas. Debido a la competencia por el recurso (detritus), los moluscos impactaron negativamente a otros grupos funcionales. Los insectos fueron favorecidos de manera indirecta por los peces piscívoros pequeños mediante la depredación de los peces insectivoros.



Figura 6. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Cristóbal Colón durante lluvias. La biomasa (B) está expresada en ton·km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.



Figura 7. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante lluvias. Los flujos y biomasa están expresados en ton-km⁻². Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D)

.

Tabla 18. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Cristóbal Colón durante la temporada de lluvias. Los flujos están dados en ton•km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
IX			1 x10 ⁻⁸	2 x10 ⁻⁸	3 x10 ⁻⁸
VIII	2x10 ⁻⁶		6 x10 ⁻⁶	1 x10 ⁻⁵	2 x10 ⁻⁵
VII	3 x10 ⁻⁵		1 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁴	3 x10 ⁻⁴
VI	3 x10 ⁻⁴		0.001	0.003	0.004
V	0.004		0.015	0.032	0.051
IV	0.052		0.168	0.384	0.604
III	0.604		1.15	2.73	4.50
II	4.50		68.5	164	237
I	237	6.74	96.0		340
Suma	242	6.74	165	167	582
%	42.0	1.00	28.0	29.0	

Tabla 19. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de transferencia de energía (TE) en Cristóbal Colón durante lluvias. Los flujos están dados en ton•km⁻².

Grupo funcional / Nivel trófico	I	II	III	IV	v	VI	VII	VIII	IX	Flujo total
Peces piscívoros grandes			0.015	0.011	0.002	1.7 x10 ⁻⁴	1.5 x10⁻⁵	1 x10 ⁻⁶	3 x10⁻ ⁸	0.028
Peces piscívoros pequeños		0.125	0.406	0.196	0.025	0.002	1.6 x10 ⁻⁴	8.6 x10 ⁻⁶		0.754
Peces herbívoros		0.426	0.031	0.003						0.460
Peces insectívoros		0.603	1.94	0.328	0.023	0.002	1.5 x10⁻⁴	1.2 x10 ^{-₅}		3.00
Peces omnívoros		0.414	0.588	0.044						1.05
P. omnívoros c/ tendencia a piscívoros		0.006	0.005	0.002	3.3 x10 ⁻⁴	3.2 x10 ⁻⁵	2 x10⁻ ⁶	1.8 x10 ⁻⁷		0.013
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.081	0.025	0.002	1.6 x10⁻⁵					0.108
P. omnívoros c/ tendencia a							o (o ^{.7}			
detritivoros		0.127	0.114	0.003	1.6 x10 ⁻	5.5 x10 ⁻ ⁰	3 x10 ⁻			0.244
Peces detritívoros		1.86	0.004							2.00
Tortugas omnívoras		0.298	0.125	0.015	6.1 x10 ⁻⁴	9.9 x10⁻ ⁶	5.3 x10 ⁻⁷			0.439
Insectos		7.58	1.23							8.82
Moluscos		225								225
Zooplancton		0.210								0.210
Autótrofos bénticos	174									174
Detritus	166									166
Total	340	237	4.49	0.604	0.051	0.004	3.2 x10 ⁻⁴	2.2 x10 ⁻⁵	3 x10 ⁻⁸	582
TE (%)		1.90	13.5	8.60	8.10	7.80	8.10	7.80		



Figura 8. Flujos tróficos en Cristóbal Colón (durante lluvias) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT V). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²), el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.


Figura 9. Impacto trófico entre grupos funcionales del arroyo Cristóbal Colón durante Iluvias 5.4.3 Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo, temporada de secas

El flujo de energía en la sección del río Hondo en Juan Sarabia durante secas se representa en la figura 10 por medio de un diagrama de flujo. Se estimó un total de 3.4 niveles tróficos, ubicando a los peces piscívoros grandes (NT= 3.4), cocodrilos (NT= 3.2) y nutrias (NT= 3.2) como los depredadores tope.

La tasa de producción primaria total/respiración total fue de 1.03. El flujo total de energía se estimó en 1279 ton•km⁻² (equivalente a 426 ton•km⁻²•mes⁻¹), de los cuales, 43% fueron flujos por consumo, 30% se fue a detritus, 26% se utilizó en respiración y 1.0% se exportó. Los niveles tróficos I y II son los que contribuyeron más en el incremento de la biomasa del detritus (Fig.11, Tabla 20).

Los grupos funcionales con mayor rendimiento energético fueron moluscos, detritus y autótrofos bénticos, con 545 ton·km⁻², 381 ton·km⁻² y 346 ton·km⁻² respectivamente (Tabla 21). Los flujos tróficos se representan en una pirámide tridimensional (Fig.12) cuya base es amplia, lo cual refleja la importancia de los niveles tróficos inferiores en el sistema.

De toda la energía del sistema, el 59% se originó a partir del detritus. La transferencia de energía (promedio geométrico nivel II-IV) fue de 3.5% para todo el sistema, 3.6% para productores primarios y 3.5% para detritus. La transferencia de energía entre niveles tróficos discretos, fue muy variable y mostró oscilaciones a lo largo de la cadena trófica. El NT II es el que presentó menor eficiencia, mientras que el último nivel obtuvo el valor más alto (Tabla 21).

El CI fue de 0.343, el SOI se estimó en 0.135, el porcentaje de ascendencia en 36% y el FCI en 27.5%; finalmente, la Path fue igual a 3.7.

La matriz de impacto trófico (Fig.13) muestra que existió un impacto positivo de los niveles tróficos bajos sobre sus depredadores, mientras que los principales efectos negativos estuvieron a cargo de los piscívoros pequeños sobre otros grupos funcionales conformados por peces y, de los moluscos sobre sus competidores.



Figura 10. Diagrama de flujo trófico para Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo, durante secas. La biomasa (B) está expresada en ton-km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.





Figura 11. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia durante secas. Los flujos y biomasa están expresados en ton•km⁻². Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D).

Tabla 20. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia durante la temporada de secas. Los flujos están expresados en ton·km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
IX			1 x10 ⁻⁸	1 x10 ⁻⁸	2 x10 ⁻⁸
VIII	1.2x10 ⁻⁷		9.2 x10 ⁻⁷	1.4 x10 ⁻⁶	2.4 x10 ⁻⁶
VII	2.90		2 x10 ⁻⁵	3.1 x10⁻⁵	5.4 x10 ⁻⁵
VI	5.3 x10 ⁻⁶		6.5 x10 ⁻⁴	0.001	0.002
V	0.002		0.010	0.015	0.026
IV	0.025		0.067	0.117	0.209
III	0.204		0.421	0.841	1.466
II	1.44		215	334	551
1	551	10.4	165		726
Total	553	10.4	380	335	1279
%	43.0	1.00	30.0	26.0	

Tabla 21. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de

Grupo funcional/Nivel trófico	I	Ш	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Flujo total
Mamífaras asroívaras			0.055	0.010	0.002	1 5 × 10 ⁻⁴	E 7 v10 ⁻⁶	2 6 v10 ⁻⁷		0.067
			0.055	0.010	0.002	1.5 X IU	5.7 X IU	2.0×10^{-7}		0.067
Peces piscivoros grandes			0.010	0.006	0.001	8.5 x10 °	3.2 x10 °	1.7 x10 '		0.017
Peces piscívoros pequeños		0.077	0.265	0.072	0.005	2.9 x10⁵				0.419
Peces herbívoros		0.156	0.014	0.001						0.171
Peces insectívoros		0.128	0.222	0.021	14x10 ⁻⁴					0.371
Peces omnívoros		0.100	0.142	0.011						0.253
P. omnivoros c/ tendencia a piscívoros		0.005	0.003	0.002	8.7 x10 ⁻⁴	1.7 x10 ⁻⁴	1.3 x10⁻⁵	4.8 x10 ⁻⁷	2 x10⁻ ⁸	0.011
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.060	0.018	0.002	3.2 x10⁻⁵					0.080
P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros		0.073	0.066	0.001	2.7 x10⁻⁵					0.140
Peces detritívoros		0.897	0.002							0.899
Cocodrilos			0.220	0.052	0.011	8.4 x10 ⁻⁴	3.3 x10⁻⁵	1.5 x10⁻ ⁶		0.284
Tortugas omnívoras		0.179	0.077	0.007	1.8 x10 ⁻⁴	3.7 x10 ⁻⁷				0.263
Tortugas herbívoras		2.33	0.093	0.024	0.006	3.9 x10 ⁻⁴				2.45
Insectos		1.72	0.279							1.99
Moluscos		545								545
Zooplancton		0.080								0.080
Autótrofos bénticos	346									346
Detritus	380									380
Total	726	551	1.47	0.209	0.026	0.002	5.4 x10 ⁻⁵	2.4 x10 ⁻⁶	2 x10⁻ ⁸	1279
TE (%)		0.300	14.0	12.0	6.00	3.20	5.30	4.80	17.9	

transferencia de energía (TE) en Juan Sarabia durante secas. Los flujos están dados en ton•km⁻².



Figura 12. Flujos tróficos del río Hondo en Juan Sarabia (durante secas) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT V). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²), el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.

Grupo impactado	
Mamíferos carnívoros Peces piscívoros grandes Peces piscívoros pequeños Peces herbívoros Peces insectívoros Peces omnívoros con tendencia a herbívoros Peces omnívoros con tendencia a detritívoros Peces omnívoros con tendencia a detritívoros Peces detritívoros Cocodrilos Tortugas menívoras Tortugas herbívoras Moluscos Zooplancton Autórrofos bénticos Detritus	 Positivo Negativo
	Mamíferos carnívoros
• • •	Peces piscívoros grandes
· • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	Peces piscívoros pequeños
	Peces herbívoros
• • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	Peces insectivoros
· · · · • O	Peces omnívoros
O •	Peces omívoros con tendencia a piscívoros
•	Peces omnívoros con tendencia a herbívoros
• • • • • • • •	Peces omnívoros con tendencia a detritívoros
· • • • • • • • • • • • • • • • • • • •	Peces detritívoros
$\cdot \bullet \circ \bullet \bullet \cdot \circ \bullet $	Cocodrilos
	Tortugas omnívoras
$\cdot \cdot \circ \bullet \bullet \cdot \bullet \bullet \bullet \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot \cdot$	Tortugas herbívoras
• • • • • • • • • • • • • • • •	Insectos
$\bullet \bullet \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ \circ $	Moluscos
	Zooplancton
· · · • • • • • · · • • • • • • • • • •	Autótrofos bénticos
$\bullet \bullet \bullet \circ \circ \bullet \circ \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \circ \bullet \bullet \bullet \bullet$	Detritus

Figura 13. Impacto trófico entre grupos funcionales de Juan Sarabia durante secas

5.4.4 Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo, temporada de lluvias

La figura 14 muestra el diagrama de flujo en la sección del río Hondo en Juan Sarabia, durante la temporada de lluvias. La cadena trófica fue compuesta de 3.4 niveles, ubicando a los peces piscívoros grandes (NT= 3.4), cocodrilos (NT= 3.2) y nutrias (NT= 3.2) como los depredadores tope.

En el sistema, la producción primaria total/respiración total se estimó en 1.04. El flujo total de energía en esta época fue de 1766 ton·km⁻² (353 ton·km⁻²·mes⁻¹), de los cuales, el 43% se destinó al consumo por depredadores, 30% fluyó a detritus, 27% se utilizó en la respiración y 1.0% se exportó. Los niveles tróficos I (autótrofos bénticos) y II (principalmente moluscos) fueron los que más contribuyeron con el aumento en la biomasa de detritus (Fig.15 y Tabla 22).

Los moluscos, detritus y autótrofos bénticos fueron los grupos con mayor rendimiento energético (734 ton-km⁻², 522 ton-km⁻² y 492 ton-km⁻², respectivamente) (Tabla 23). La figura 16 muestra el flujo trófico del sistema en forma de una pirámide tridimensional; otra vez, se distinguió la importancia de los niveles tróficos inferiores en el sistema.

El 58% de la energía que circuló en el sistema, se originó del detritus. La transferencia de energía (TE), calculada como el promedio geométrico de los niveles tróficos II-IV, fue de 4.2% y 4.1% para productores primarios y detritus, respectivamente. El promedio para todo el sistema se estimó en 4.1%. La transferencia de energía entre niveles tróficos discretos fue variable, siendo muy baja en el NT II; luego, se incrementó abruptamente para el NT III. Después, se mantuvo en valores intermedios para, finalmente, aumentar en el último nivel trófico (Tabla 23).

La estimación del CI fue de 0.343, mientras que el SOI fue de 0.14. El porcentaje de ascendencia fue de 35%. El 25% de la energía es reutilizó en el sistema, mientras que la Path fue de 3.6.

La matriz de impacto trófico (Fig.17) muestra que el nivel trófico I (detritus y autótrofos bénticos) impactó positivamente a los organismos que se alimentaron de él, mientras que los peces piscívoros pequeños afectaron negativamente a otros grupos funcionales conformados por peces. Además, debido a la competencia por el recurso, se observa un impacto negativo de los moluscos hacia otros grupos funcionales.



Figura 14. Diagrama de flujo trófico para Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo, durante lluvias. La biomasa (B) está expresada en ton•km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.





Figura 15. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia durante lluvias. Los flujos y biomasa están expresados en ton•km⁻². Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D).

Tabla 22. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Juan Sarabia, cauce principal del río Hondo, durante la temporada de lluvias. Los flujos están expresados en ton•km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
IX	1x10 ⁻⁸		1 x10 ⁻⁸	2 x10 ⁻⁸	4 x10 ⁻⁸
VIII	2.1 x10 ⁻⁷		1.6 x10⁻ ⁶	2.6 x10 ⁻⁶	4.4 x10 ⁻⁶
VII	5.1 x10 ⁻⁶		3.5 x10⁻⁵	5.7 x10 ⁻⁵	9.7 x10⁻⁵
VI	9.6 x10⁻⁵		0.001	0.002	0.003
V	0.003		0.019	0.034	0.056
IV	0.053		0.150	0.340	0.543
III	0.535		1.041	2.47	4.05
II	4.013		275	469	748
1	748	19.6	246		1014
Total	753	19.6	522	472	1766
%	43.00	1.00	29.0	27.0	

Tabla 23. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de

Grupo funcional/Nivel trófico	I	II	III	IV	v	VI	VII	VIII	IX	Flujo Total
Mamíferos carnívoros			0.129	0.023	0.005	3.5 x10 ⁻⁴	1.3 x10 ⁻⁵	6.2 x10 ⁻⁷		0.157
Peces piscívoros grandes			0.017	0.009	0.002	1.4 x10 ⁻⁴	5.5 x10 ⁻⁶	2.9 x10 ⁻⁷		0.028
Peces piscívoros pequeños		0.268	0.927	0.254	0.018	1 x10 ⁻⁴				1.47
Peces herbívoros		0.592	0.053	0.005						0.65
Peces insectívoros		0.384	0.665	0.064	4.2x10 ⁻⁴					1.11
Peces omnívoros		0.324	0.460	0.034						0.818
P. omnivoros c/ tendencia a piscívoros		0.009	0.005	0.004	0.002	3.2 x10 ⁻⁴	2.5 x10⁻⁵	9 x10 ⁻⁷	3 x10⁻ ⁸	0.020
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.223	0.068	0.006	1.2					0.297
P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros		0.332	0.299	0.007	1.2 x10⁻⁴					0.638
Peces detritívoros		3.06	0.006							3.06
Cocodrilos			0.367	0.086	0.019	0.001	5.4 x10 ⁻⁵	2.6 x10 ⁻⁷		0.473
Tortugas omnívoras		0.299	0.129	0.012	3.1 x10⁻⁴	6.3 x10 ⁻⁷				0.440
Tortugas herbívoras		3.90	0.155	0.039	0.010	6.5 x10 ⁻⁴				4.100
Insectos		4.72	0.769							5.49
Moluscos		734								734
Zooplancton		0.204								0.204
Autótrofos bénticos	492									492
Detritus	522									522
Total	1014	748	4.05	0.543	0.056	0.003	9.7 x10 ⁻⁵	4.4 x10 ⁻⁶	3 x10 ⁻⁸	1766
_TE (%)		0.50	13.2	9.80	5.10	3.20	5.30	4.90	16.8	

transferencia de energía (TE) en Juan Sarabia durante lluvias. Los flujos están dados en ton•km⁻².



Figura 16. Flujos tróficos del río Hondo en Juan Sarabia (durante lluvias) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT V). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²); el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.

Grupo impactado	
Mamíferos carni voros Peces pisci voros grandes Peces pisci voros pequeños Peces herbí voros Peces insectí voros Peces omní voros con tendencia a piscí voros Peces omní voros con tendencia a herbí voros Peces omní voros con tendencia a detriti voros Peces omní voros con tendencia a berbí voros Peces omní voros con tendencia a detriti voros Peces omní voros con tendencia a berbí voros Peces omní voros con tendencia a berbí voros Peces omní voros con tendencia a piscí voros Peces omní voros con tendencia a berbí voros Peces omní voros con tendencia a detriti voros Peces omní voros Peces omní voros con tendencia a detriti voros Peces omní voros Peces omn	 Positivo Negativo
	Mamíferos carnívoros Peces piscívoros grandes Peces piscívoros pequeños Peces herbívoros Peces insectívoros Peces omnívoros
	Peces omívoros con tendencia a piscívoros Peces omnívoros con tendencia a herbívoros Peces omnívoros con tendencia a detritívoros Peces detritívoros Cocodrilos Tortugas omnívoras Tortugas herbívoras Insectos Moluscos Zooplancton Autótrofos bénticos
$\bullet \bullet \bullet \circ \circ \bullet \cdot \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \circ \bullet \bullet \bullet \bullet$	Detritus

Figura 17. Impacto trófico entre grupos funcionales de Juan Sarabia, cauce principal del

río Hondo, durante la época de lluvias.

5.4.5 Arroyo Aguadulce, temporada de secas

El flujo de energía en Aguadulce durante secas se representa en la figura 18 por medio de un diagrama de flujo. Se estimó un total de 3.7 niveles tróficos, con los peces piscívoros grandes (NT= 3.7), cocodrilos (NT= 3.4) y nutrias (NT= 3.3) como los depredadores tope.

La tasa de producción primaria total/respiración total fue de 1.07. El flujo total de energía se estimó en 877 ton•km⁻² (292 ton•km⁻²•mes⁻¹), de los cuales, 41% fueron flujos por consumo, 28% se fue a detritus, 29% se utilizó en respiración y 2.0% se exportó. Los niveles tróficos I y II son los que contribuyeron en el incremento de la biomasa del detritus (Fig.19 y Tabla 24).

Los grupos funcionales que aportaron mayor rendimiento energético fueron moluscos, autótrofos bénticos y detritus, con 334 ton·km², 271 ton·km² y 249 ton·km², respectivamente (Tabla 25).

Los flujos tróficos fueron representados como una pirámide tridimensional (Fig. 20), la cual, una vez más, permite visualizar la importancia de los niveles tróficos inferiores en el sistema.

De la energía total, el 55% se originó a partir del detritus. La transferencia de energía (promedio geométrico niveles II-IV) fue de 9.2% para todo el sistema, 9.9% para productores primarios y 8.9% para detritus. La transferencia de energía entre niveles tróficos discretos fue muy baja para el NT II, pero se incrementó abruptamente en el NT III y, finalmente, se mantuvo bastante homogénea en los siguientes niveles tróficos (Tabla 25).

El CI fue de 0.367; el SOI se estimó en 0.208. El porcentaje de ascendencia fue de 35%; el FCI fue 16.53%. Finalmente, la Path fue igual a 3.2.

Se observó un impacto positivo significativo de los autótrofos bénticos y detritus sobre sus consumidores. Contrario a lo anterior, hubo un impacto negativo importante de los piscívoros pequeños sobre sus presas. Por otro lado, los moluscos ejercieron efectos negativos indirectos sobre sus competidores (Fig. 21).



Figura 18. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Aguadulce durante secas. La biomasa (B) está expresada en ton•km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.

0.0000 0.0000	0.0000 0.0000	0.0000 0.0000	0.0000 0.0000	0.0000 0.0000
30.919 39.774 0.7123	0.1634 0.03170	0.005584 0.0009713	0.0001684 0.00002852	0.00000342 0.00000000
P 117.39 II 6.2349 III 1.4286 0.01787 III 0.2287	$\stackrel{6}{\longrightarrow}$ IV $\stackrel{0.2765}{0.1930}$ V $\stackrel{0.04}{0.1}$	4870 VI 0.008471 VII 0.001	1474 → VIII 0.0002561 IX 0.0	0004326 X 0.00000514 XI
338.98	0.5138 0.1485	0.02644 0.004759	0.0007977	0.00001758
231.46 - 249.53 - 3.1567		- 0.02651 - 0.004583		⊣0.00001657 ⊣0.0000001
153.79				
28.393				
101.34				
249.03 93.090 11.6/	6626 0.3889	0.08002 0.01400	0.002462 0.0004217	0.00007213 0.00000830 0.00000001
243.03 30.030 11.00	0020 1 0.3009	0.00002	0.002402	



Figura 19. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos del arroyo Aguadulce durante secas. Los flujos y biomasa están expresados en ton·km⁻². Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D).

Tabla 24. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos del arroyo Aguadulce durante la temporada de secas. Los flujos están expresados en ton•km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
XI			2 x10 ⁻⁸	1 x10 ⁻⁸	3 x10 ⁻⁸
Х	5.1x10 ⁻⁶		8.3 x10⁻ ⁶	1.7 x10⁻⁵	3 x10⁻⁵
IX	4.3 x10⁻⁵		7.2 x10⁻⁵	1.3 x10 ⁻⁴	2.5 x10⁻⁴
VIII	2.6 x10⁻⁴		4.2 x10 ⁻⁴	8 x10 ⁻⁴	0.001
VII	0.001		0.002	0.005	0.008
VI	0.008		0.014	0.027	0.050
V	0.049		0.080	0.149	0.278
IV	0.277		0.400	0.767	1.44
III	1.43		1.66	3.16	6.25
II	6.23		93.1	249	349
1	349	17.6	154		520
Total	357	17.6	249	254	877
%	41.0	2.00	28.0	29.0	

Tabla 25. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de

Grupo/Nivel trófico	I	II	ш	IV	v	VI	VII	VIII	IX	x	XI	flujo total
Mamíferos carnívoros			0.203	0.048	0.016	0.003	5 x10 ⁻⁴	9 x10 ⁻⁵	2 x10 ⁻⁵	2 x10 ⁻⁶		0.270
Peces piscívoros grandes			0.003	0.002	8x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁴	3 x10⁻⁵	5 x10⁻ ⁶	8 x10 ⁻⁷	1 x10 ⁻⁷	2 x10 ⁻⁸	0.006
Peces piscívoros pequeños		0.516	1.40	0.758	0.117	0.024	0.003	7 x10 ⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	2 x10⁻⁵		2.82
Peces herbívoros		2.15	0.171	0.016								2.34
Peces insectívoros		0.506	1.86	0.445	0.108	0.017	0.003	5 x10 ⁻⁴	9 x10⁻⁵	5 x10⁻ ⁶		2.94
Peces omnívoros		0.413	0.583	0.044								1.04
P. omnivoros c/ tendencia a piscívoros		0.003	0.001	0.002	9 x10 ⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	3 x10 ⁻⁵	4 x10 ⁻⁶	8 x10 ⁻⁷	1 x10 ⁻⁷	1 x10 ⁻⁸	0.007
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.369	0.101	0.009	1 x10 ⁻⁴							0.480
P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros		0.810	0.573	0.023	9 x10 ⁻⁴							1.41
Peces detritívoros		0.564	0.001									0.565
Cocodrilos			0.129	0.042	0.015	0.003	5 x10 ⁻⁴	8 x10⁻⁵	2 x10⁻⁵	2 x10 ⁻⁶		0.190
Tortugas omnívoras		0.179	0.064	0.015	0.005	8 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁵	5 x10 ⁻⁶			0.264
Tortugas herbívoras		2.33	0.076	0.030	0.015	0.002	5 x10 ⁻⁴	6 x10⁻⁵	1 x10⁻⁵			2.46
Insectos		6.62	1.08									7.69
Moluscos		334										334
Autótrofos bénticos	271											271
Detritus	249											249
Total	520	349	6.25	1.400	0.278	0.05	0.008	0.001	3 x10 ⁻⁴	3 x10⁻⁵	3 x10 ⁻⁸	887
TE (%)		1.80	22.9	19.30	17.5	17.3	17.3	17.3	17.3	17.1	15.1	

transferencia de energía (TE) en el arroyo Aguadulce durante la época de secas. Los flujos están dados en ton•km⁻².



Figura 20. Flujos tróficos del arroyo Aguadulce (durante secas) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT VI). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²); el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.

Grupo impactado	
Mamíferos carní voros Peces piscí voros grandes Peces piscí voros Peces herbí voros Peces insectí voros Peces insectí voros Peces omní voros con tendencia a piscí voros Peces omní voros con tendencia a detritivoros Peces omní voros con tendencia a detritivoros Peces omní voros Peces detriti voros Peces de	PositivoNegativo
	Mamíferos carnívoros Peces piscívoros grandes Peces piscívoros pequeños Peces herbívoros
$\cdot \bigcirc \bullet \bullet \cdot \circ \bullet \bullet \bullet \bullet \bullet \circ \bigcirc$	Peces insectívoros
• • • • • • • • • • • •	Peces omnívoros
	Peces omnívoros con tendencia a piscívoros
	Peces omnívoros con tendencia a herbívoros
	Peces omnívoros con tendencia a detritivoros
	Peces detritívoros
$\circ \cdot \cdot \circ \circ \cdot \circ$	Cocodrilos
•	Tortugas omnívoras
o · · · · · ·	Tortugas herbívoras
$\bullet \ \cdot \ \bullet \ $	Insectos
$\bullet \circ \circ \circ \cdot \circ $	Moluscos
• • • • • • • • • • • • • •	Autótrofos bénticos
• • • • • • • • • • • •	Detritus

Figura 21. Impacto trófico entre grupos funcionales del arroyo Aguadulce durante la

época de secas.

5.4.6 Arroyo Aguadulce, temporada de lluvias

La figura 22 muestra el diagrama de flujo de la trama trófica del arroyo Aguadulce durante la temporada de lluvias. Los niveles tróficos fraccionarios estimados por Ecopath fueron 3.7, siendo los peces piscívoros grandes (NT= 3.7), cocodrilos (NT= 3.4) y nutrias (NT= 3.3), los depredadores tope del sistema.

La producción primaria total/respiración total del sistema fue de 1.1. El flujo total de energía en esta época se estimó en 1060 ton•km⁻² (212 ton•km⁻²•mes⁻¹). La partición del flujo en los diferentes procesos del sistema indicó que el 40% fue para el consumo por depredadores, 28% para respiración, 29% se depositó en el detritus y 3% fue exportado. La biomasa del detritus fue incrementada en mayor cantidad por los niveles tróficos I y II (Fig. 23 y Tabla 26).

La Tabla 27 permite visualizar que en esta temporada, al igual que en secas, los moluscos, autótrofos bénticos y el detritus fueron los grupos funcionales con mayor rendimiento energético (392 ton-km⁻², 332 ton-km⁻² y 303 ton-km⁻², respectivamente). Este resultado también se ilustra en la figura 24 mediante una pirámide trófica.

El 55% de la energía se originó a partir del detritus. El promedio geométrico de la eficiencia de transferencia de energía (nivel II-IV) fue de 9.9% para todo el sistema, 10.5% para productores primarios y 9.5% para detritus. El nivel trófico II transfirió menos eficientemente la energía luego; la eficiencia aumentó en el NT III, manteniéndose bastante homogénea hasta el último nivel trófico (Tabla 27).

La estimación del CI fue de 0.367, mientras que el SOI fue de 0.205. El porcentaje de ascendencia fue de 34%. El 15% de la energía fue reutilizada en el sistema. La Path fue de 3.19.

La matriz de impacto trófico (Fig. 25) muestra que existió un efecto positivo de los niveles tróficos bajos sobre sus depredadores, mientras que éstos ejercieron impactos negativos sobre sus presas. Se observan efectos negativos de los moluscos (causados por la competencia por el recurso) sobre los grupos funcionales que se alimentan de detritus.



Figura 22. Diagrama de flujo trófico para el arroyo Aguadulce durante lluvias. La biomasa (B) está expresada en ton·km⁻². La amplitud de las líneas representa el flujo relativo entre cajas. El nivel trófico fraccionario para cada grupo funcional está indicado en el eje vertical.





Figura 23. Flujo trófico y porcentaje de eficiencia de transferencia de energía (TE) entre los niveles tróficos discretos del arroyo Aguadulce durante lluvias. Los flujos y biomasa están expresados en ton•km⁻². Nivel trófico (NT), energía total en el sistema (ETS), productores primarios (P) y detritus (D).

Tabla 26. Partición de flujos en los niveles tróficos discretos de Aguadulce durante la temporada de lluvias. Los flujos están expresados en ton•km⁻². Se muestra también el porcentaje con el que cada proceso contribuye al flujo total.

NT/Flujo	Consumo por depredadores	Exportación	Flujo a detritus	Respiración	Flujo total
XI	1x10 ⁻⁸		2 x10 ⁻⁸	4 x10 ⁻⁸	7 x10 ⁻⁸
Х	7.7 x10 ⁻⁶		1.3 x10⁻⁵	2.3 x10 ⁻⁵	4.3 x10 ⁻⁵
IX	6.3 x10⁻⁵		1.1 x10 ⁻⁴	1.9 x10⁻⁴	3.6 x10⁻⁴
VIII	3.7 x10 ⁻⁴		6.3 x10 ⁻⁵	0.001	0.002
VII	0.002		0.004	0.006	0.012
VI	0.012		0.021	0.037	0.070
V	0.070		0.120	0.212	0.402
IV	0.400		0.556	1.03	1.98
III	2.00		2.44	4.57	8.98
II	8.96		108	297	414
1	414	30	192		635
Total	425	30	303	302	1060
%	40.0	3.00	29	28.0	

Tabla 27. Flujo de energía entre grupos funcionales, niveles tróficos discretos y porcentaje de la eficiencia de

Grupo/Nivel trófico	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Х	XI	Flujo
/				0.4.40	0.040			0.40-4	5 40 ⁻⁵	0 40 ⁻⁶		
Mamíferos carnivoros			0.608	0.143	0.048	0.009	0.002	3 x10	5 x10°	6 x10 °		0.810
Peces piscívoros grandes			0.008	0.007	0.002	5 x10⁻⁴	8 x10⁻⁵	1 x10⁻⁵	2 x10⁵	4 x10 ⁻⁷	5 x10⁻⁵	0.017
Peces piscívoros pequeños		0.652	1.77	0.958	0.148	0.030	0.004	9 x10⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	3 x10⁻⁵		3.56
Peces herbívoros		2.94	0.234	0.022								3.20
Peces insectívoros		0.678	2.50	0.596	0.144	0.022	0.004	7 x10 ⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	7 x10 ⁻⁶		3.94
Peces omnívoros		0.675	0.954	0.071								1.70
P. omnivoros c/ tendencia a piscívoros		0.006	0.002	0.003	0.001 2x10 ⁻	2 x10 ⁻⁴	5 x10⁻⁵	7 x10 ⁻⁶	1 x10 ⁻⁶	2 x10 ⁻⁷	2 x10 ⁻⁸	0.012
P. omnívoros c/ tendencia a herbívoros		0.500	0.134	0.012	4							0.646
P. omnívoros c/ tendencia a detritívoros		1.04	0.737	0.029	0.001							1.81
Peces detritívoros		0.724	0.001									0.725
Cocodrilos			0.213	0.069	0.024	0.004	8 x10 ⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	2 x10⁻⁵	4 x10 ⁻⁶		0.311
Tortugas omnívoras		0.297	0.106	0.025	0.008	0.001	3 x10 ⁻⁴	4 x10 ⁻⁵	8 x10 ⁻⁶			0.437
Tortugas herbívoras		3.90	0.126	0.049	0.024	0.004	8 x10 ⁻⁴	1 x10 ⁻⁴	2 x10 ⁻⁵			4.10
Insectos		9.79	1.59									11.39
Moluscos		392										392
Autótrofos bénticos	332											332
Detritus	303											302
Total	635	414	8.98	1.98	0.40	0.070	0.012	0.002	3 x10 ⁻⁴	4 x10 ⁻⁵	7 x10 ⁻⁸	1060
_TE (%)		2.20	22.0	20.2	17.5	17.4	17.1	17.5	17.2	17.8	14.6	

transferencia de energía (TE) en el arroyo Aguadulce durante la época de lluvias. Los flujos están dados en ton•km⁻².



Figura 24. Flujos tróficos del arroyo Aguadulce (durante lluvias) representados como una pirámide de flujos, desde consumidores de primer orden (NT II) hasta depredadores tope (NT VI). El volumen de cada compartimento es proporcional al total de flujos de cada nivel (ton•km⁻²); el ángulo en el extremo distal es proporcional a la media geométrica de la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos.

	Grupo impactado	
Mamíferos carnívoros Peces piscívoros grandes Peces piscívoros pequeños Peces herbívoros Peces insectívoros Peces omnívoros Peces omnívoros con tendencia a piscívoros Peces omnívoros con tendencia a detritivoros Peces detritívoros Peces detritívoros Peces detritívoros	Tortugas omni voras Tortugas herbi voras Insectos Molus cos Autótrofos bénticos Detritus	 Positivo Negativo
· O · • · · O · · • ·		Mamíferos carnívoros
•		Peces piscívoros grandes
$\cdot \cdot \bigcirc \bigcirc \circ \circ \circ \bigcirc \bigcirc \circ \cdot$	• • • • •	Peces piscívoros pequeños
• • • • • • • • • • • • • •		Peces herbívoros
· O • • • • •	• • •	Peces insectívoros
		Peces omnivoros
		Peces omnivoros con tendencia a piscívoros
		Peces omnivoros con tendencia a herbivoros
• • • • • • •		Peces omnivoros con tendencia a detritivoros
00		
•		
		Malusaas 5
		NUULUSCUS Autótrofos bánticos
		Dotritus
		Deulus

Figura 25. Impacto trófico entre grupos funcionales del arroyo Aguadulce durante la

época de lluvias.

6. DISCUSIÓN

6.1 Variaciones temporales de los parámetros

De acuerdo con Dewson et al. (2007), la cantidad de materia orgánica suspendida (MOS) que se transporta por el agua se correlaciona positivamente con el aumento en la cantidad de líquido que fluye. Sin embargo, en nuestros subsistemas de estudio, se observó un patrón contrario al descrito, ya que, durante lluvias, la MOS arrastrada por el agua fue menor que en secas. Seguramente, este resultado se debe a la forma en la que fue medida esta variable, puesto que la medición se basó en la biomasa del plancton. La cantidad de MOS exportada estuvo más relacionada con la biomasa que con el flujo. Así, al disminuir la biomasa del plancton durante lluvias, la proporción del mismo que es conducida fuera del cuerpo de agua es menor. Aunado a lo anterior, la falta de sólidos suspendidos en las muestras de agua colectadas podría ser consecuencia de ciertas características de los cuerpos de agua estudiados. En el arroyo Cristóbal Colón, la presencia de un dique puede estar reteniendo la salida de la MOS; mientras que, en Aguadulce, el fondo rocoso seguramente funciona como un filtro natural.

En todos los subsistemas de estudio, los grupos que contribuyeron con mayor biomasa fueron detritus, autótrofos bénticos y moluscos. Sin embargo, en cada sitio el grupo dominante fue diferente: detritus en el arroyo Cristóbal Colón (en ambas estaciones climáticas); autótrofos bénticos en Aguadulce (ambas estaciones climáticas); moluscos (secas) y detritus (lluvias) en Juan Sarabia.

Las diferencias en los grupos con mayor biomasa entre sitios y entre estaciones climáticas (en el caso del río Hondo en Juan Sarabia), se justifican por las características particulares de cada sitio. En la ribera del arroyo Cristóbal Colón se desarrolla la ganadería, lo cual contribuye a incrementar la deposición de materia orgánica; además, la biomasa de los autótrofos bénticos fue la menor de todas, por ello, el detritus resultó ser el grupo dominante en ambas estaciones climáticas. Por su parte, el arroyo Aguadulce presentó una cobertura muy grande de vegetación sumergida y una porción considerable de su fondo es rocoso; por lo tanto, la cantidad de detritus fue menor que en los otros dos sitios, lo cual permitió que los autótrofos bénticos fueran los más abundantes (en biomasa). Finalmente, la sección muestreada en Juan Sarabia es una zona con poca vegetación sumergida; en donde se captan escurrimientos de la parte alta del mismo río, con la consecuente importación de detritus y, por ello, la biomasa de este grupo funcional dominó durante lluvias cuando incrementó el flujo de agua. Además, la escorrentía pluvial seguramente incrementó el aporte de detritus alóctono, de las riberas.

Un importante cambio observado entre épocas climáticas, en todos los sitios, fue el decremento en la biomasa del plancton durante la temporada lluviosa. Este resultado es concordante con los hallazgos de Dewson et al. (2007), quienes encontraron que el aumento del volumen de agua, en los arroyos, produce un efecto de dilución en los organismos.

La baja biomasa del fitoplancton en los subsistemas de estudio, es una característica de los ambientes lóticos y oligotróficos, en los cuales el fitoplancton es arrastrado, destruido por la abrasión física y depositado rápidamente en el sedimento

(Wetzel 2001, Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo 2008). En este sentido, la eliminación de este grupo funcional en los modelos, fue necesaria dado que las biomasas tan pequeñas provocaban que la eficiencia ecotrófica fuera demasiado grande (>1,000,000). La EE muy grande provocó, durante el balanceo del modelo, que la tasa de producción/biomasa fuera excesivamente grande y fuera de la realidad. Además, no consideramos adecuado tomar valores de otros modelos tróficos (tanto lóticos como lénticos) dado que los existentes están basados sobre ecosistemas eutróficos, los cuales son muy diferentes a los que se estudiaron en esta tesis.

En el área de estudio, la temporada lluviosa es también la más cálida. Estas condiciones climáticas son óptimas para la reproducción de los insectos, en especial, de los mosquitos (principales representantes del grupo en el modelo). Por ello, durante lluvias, se registró un incremento en la biomasa de los insectos. Las condiciones de temperatura, en la época lluviosa, son óptimas para desencadenar la transmisión de enfermedades virales y protozoarias por los moscos (Watts et al. 1987). Aunado a lo anterior, Gubler (1998) señala que la degradación acuática es uno de los factores que propicia una mayor incidencia de dichas enfermedades.

La degradación ambiental deriva en la declinación en la diversidad y abundancia de las especies presentes (Mercado-Silva et al. 2002). En este sentido, una adecuada estructura y función en los ecosistemas, permitirá la eficiencia en el rol ecológico de los depredadores naturales (peces insectívoros, en los sistemas de estudio). De esta manera, se garantiza el control biológico de los vectores y el mantenimiento de la salud pública de las comunidades adyacentes a nuestros sistemas de estudio.
El aumento de la abrasión física provocado por el incremento de las descargas de agua y la velocidad de flujo, junto con el aumento de la temperatura en la época lluviosa, son los factores que, de acuerdo con Dewson et al. (2007) contribuyen a acelerar la descomposición de material vegetal ribereño y del fondo. Este proceso, asociado con la importación de materia orgánica por escurrimiento pluvial ribereño, es la explicación del incremento en la biomasa del detritus durante la temporada de lluvias.

Las diferencias en la eficiencia ecotrofica (proporción de la producción neta de un grupo que es aprovechada) de los insectos, zooplancton y detritus, entre épocas climáticas, seguramente está relacionada con la fluctuación de la biomasa entre dichas épocas. De modo que, cuando el recurso fue menos abundante (secas), la presión del consumo por los depredadores fue mayor, haciendo que la eficiencia ecotrófica sea mayor. La elevada EE del detritus indica que este recurso es altamente consumido, contrario a lo reportado para los sistemas lóticos estudiados por Palomares et al. (1993) y Mathews (1993). Castelblanco-Martínez et al. (aceptado) reportaron EE muy bajas para el detritus de Bahía Chetumal. Sin embargo, los valores encontrados en este trabajo son comparables a lo reportado por Walline et al. (1993) en el Mar de Galilea, Israel.

La alta presión de consumo del zooplancton y los insectos se debe a que su biomasa fue muy baja; resultados similares se han reportado para dos lagos africanos y un asiático: Malawi (Degnbol 1993), Victoria (Moreau et al. 1993), Veli, (Aravindan 1993) y; para los ríos Támesis, Inglaterra y Garonne, Francia (Mathews 1993, Palomares et al. 1993). Por otro lado, en los presentes modelos, los autótrofos bénticos se aprovecharon medianamente, lo cual difiere de lo reportado para los ríos Támesis (Mathews 1993) y Garonne (Palomares et al. 1993) y diversos lagos dulceacuícolas (Aravindan et al. 1993; Machena et al. 1993; Reyes-Marchant et al. 1993), en donde la EE de este grupo es prácticamente nula. Así mismo, estos resultados también difieren de los valores registrados en la Bahía de Chetumal (Castelblanco-Martínez et al. aceptado) en donde la EE es cercana a 1. Estas diferencias se deben a que, en contraste con la cuenca del río Hondo, en los otros sistemas dulceacuícolas no hay consumidores para este grupo; mientras que, comparado con la bahía, la biomasa de autótrofos bénticos en nuestros cuerpos de agua es mucho mayor y no está sujeto a consumo por grandes mamíferos (el manatí, en la Bahía de Chetumal).

La alta biomasa de moluscos y autótrofos bénticos, aunado a que fueron grupos que se consumieron de manera ineficiente, resultó en una EE baja. Estas circunstancias condujeron a que estos grupos sean los que contribuyeron en mayor grado a la formación del detritus.

Las tortugas, cocodrilos y nutrias no tienen depredadores y, por ello, su eficiencia ecotrófica fue nula. Esta misma situación se aplica para los peces piscívoros grandes en el arroyo Cristóbal Colón, en donde los cocodrilos y nutrias (depredadores de peces) están ausentes.

6.2 Análisis de tramas tróficas

La principal diferencia encontrada entre estaciones climáticas, fue que durante la temporada lluviosa, en los tres sitios de estudio, se observó una disminución en el flujo mensual de energía. Este resultado seguramente se debió a que durante lluvias, la dilución en la biomasa de depredadores provocó un decremento en la EE de grupos

energéticamente importantes en el sistema (detritus y autótrofos bénticos). Así, la cantidad de energía incorporada a la trama trófica fue menor que en secas. Los índices no mostraron grandes diferencias entre secas y lluvias.

Entre subsistemas, se observaron diferencias en el flujo total de energía, la transferencia de energía, y en el índice de reciclaje de Finn. En ambas estaciones climáticas, el río Hondo en Juan Sarabia fue el sitio con mayor flujo de energía, mientras que el arroyo Cristóbal Colón obtuvo el menor valor. De acuerdo con Christensen et al. (2005), el flujo total de un sistema es una medida del tamaño del mismo (en término de sus flujos); además, está relacionado con el número de compartimentos en el modelo (Finn 1976). Por lo tanto, Juan Sarabia obtuvo el valor más alto porque fue el sitio con mayor número de grupos funcionales, y por ello la cantidad de energía que fluyó en la trama trófica fue mayor. En contraste, el arroyo Cristóbal Colón fue el sitio con menos grupos funcionales y por ello resultó ser el sistema energéticamente más pequeño.

El arroyo Aguadulce fue el sitio con mejor eficiencia de transferencia de energía (9.5% en promedio), muy cercano a lo descrito por Lindeman (1942), quién asumió que en una cadena trófica, aproximadamente el 10% de la energía de un nivel pasa al siguiente. Sin embargo, los otros dos sitios mostraron transferencias por debajo de este valor. Si se considera que la eficiencia de transferencia de energía es una tasa entre: exportación+depredación/ consumo total (Christensen y Pauly 1993b), esto significa que en Aguadulce la exportación de flujos y la depredación son más eficientes en todos los niveles tróficos, que en los otros dos sitios.

El índice de reciclaje es una función del grado de detritivoría, pero esta cualidad es muy difícil de medir. Los resultados sugieren que, en Juan Sarabia el grado de detritivoría es mayor (FCI mayor) que en los otros dos subsistemas. Contrario a lo anterior, en Aguadulce, la detritivoría se presenta en menor grado (Christensen y Pauly 1993b).

Más del 50% de la energía se originó del detritus. Además, el rendimiento energético y la biomasa estuvieron concentrados en los niveles tróficos inferiores. Estas condiciones dieron como resultado que la pirámide trófica tenga una base ancha. Entonces, los resultados sugieren que en los tres subsistemas, el detritus y los autótrofos bénticos son los principales reguladores de la energía; por lo tanto, son controlados energéticamente desde abajo (*bottom-up*). Estos resultados son consistentes con lo reportado para el río Támesis (Mathews 1993) y para la bahía de Chetumal (Castelblanco-Martínez et al. aceptado), en donde la energía suministrada por el detritus fue de 61% y 46%, respectivamente.

De acuerdo con Odum (1969), el estado de desarrollo de un ecosistema se puede cuantificar evaluando atributos como la dinámica energética, la complejidad estructural de la trama trófica y la circulación de nutrientes. Los índices, estimados por Ecopath, útiles para describir las características energéticas de un sistema son el flujo total de energía, la tasa de producción primaria total/respiración total (P/R) y la eficiencia de transferencia de energía (Christensen 1995b). De acuerdo con Constanza y Mageau (1999), el flujo total de energía tiende a ser mayor en los ecosistemas con mayor madurez. En los sitios de estudio, este valor fue menor que lo reportado para otros sistemas dulceacuícolas, cuyo flujo total oscila entre 11,000 - 28,000 ton·km²

(Aravindan 1993, Mathews 1993, Walline et al. 1993, Fetahi y Mengistou 2007). El valor de la tasa P/R en nuestros sistemas es comparable con el registrado por Walline et al. (1993) en el Mar de Galilea (P/R=1), pero no así con el lago Awassa, Etiopía (Fetahi y Mengistou 2007), en donde se obtuvo un valor de 5.834. Estos dos sistemas son clasificados como eutrófico y oligotrófico, respectivamente. Odum (1969) indica que el valor de P/R es mayor a 1 en los sistemas en vías de desarrollo; en los sistemas maduros es igual a la unidad, mientras que en sistemas contaminados el valor tiende a cero. Ante esta interpretación, pareciera que nuestros subsistemas fuesen eutróficos; sin embargo, este resultado no se debe necesariamente al desarrollo natural del ecosistema, sino a las actividades antropogénicas que provocan el enriquecimiento de los cuerpos de agua con nutrientes (materia orgánica). En este sentido, Serrano-Suares (2009) reportó la presencia de nutrientes causantes de eutrofización en el cauce principal del río Hondo, los cuales provienen, principalmente, de la agricultura.

Con excepción del arroyo Aguadulce, la eficiencia de transferencia de energía fue baja para las localidades (entre 3.5 y 6%). Este valor se encuentra dentro del rango reportado por Christensen y Pauly (1993b) para 17 sistemas dulceacuícolas con baja eficiencia (2-8%), valores por debajo de lo predicho por Lindeman (1942). La transferencia de energía fue muy baja en el nivel trófico II y, posteriormente, se incrementó para los siguientes niveles. Este resultado es consistente con los resultados de Ruddle y Christensen (1993), pero contrario a lo reportado para otros sistemas acuáticos, en los cuales la transferencia es alta en los NT bajos y disminuye en los niveles superiores (Christensen y Pauly 1993b). La baja transferencia de energía en el

nivel trófico II se debe a que los grupos funcionales de este nivel, principalmente los moluscos, son consumidos de manera ineficiente.

La complejidad estructural de la trama trófica fue evaluada usando el índice de conectividad y el índice de omnivoría (Christensen 1995b). El CI en los sitios de la cuenca del río Hondo osciló entre 0.34 y 0.43, mientras que el SOI estuvo entre 0.13 y 0.15. Estos resultados son muy cercanos a los valores de la bahía de Chetumal (CI=0.37, SOI=0.25) reportados por Castelblanco-Martínez et al. (aceptado), quienes concluyeron que dichos valores son bajos. La trama trófica pasa de ser una cadena sencilla y lineal en los ecosistemas jóvenes a una red compleja en los sistemas maduros, de tal manera que, en estos últimos, las interacciones entre los organismos son más diversas (Odum 1969). Los bajos índices de omnivoría y conectividad estimados para la cuenca, sugieren una trama trófica sencilla, con poca interacción entre niveles tróficos.

El índice de reciclaje de Finn y la longitud de cadena son los indicadores sugeridos por Christensen (1995b) para describir la circulación de nutrientes en el sistema. El FCI en la cuenca (entre 15 y 27%) fue muy alto comparado con el de la bahía de Chetumal (2.78%), pero mucho menor al reportado para el río Támesis (50%) (Mathews 1993; Castelblanco-Martínez et al. aceptado). La diferencia encontrada entre los sitios de estudio y la bahía de Chetumal, a pesar de ser cercanos, se debe a que la eficiencia ecotrófica del detritus, en los primeros, es mucho más alta que en la bahía. Además, este resultado no es extraño, ya que seguramente el detritus se resuspende más fácilmente en los arroyos por la poca profundidad y por lo tanto es de mayor disponibilidad para su reutilización, mientras que en la bahía éste tiende a depositarse

en el fondo. Sin embargo, comparado con el otro sistema dulceacuícola, el FCI resulta ser bajo. La longitud de cadena (3.2-3.7) fue menor a la de la bahía de Chetumal (6.3), interpretada como baja (Castelblanco-Martínez et al. (aceptado). Según Odum (1969), los ecosistemas con mayor grado de madurez tienden a cerrar sus ciclos de nutrientes, desarrollando así la capacidad de retenerlos para su reutilización; por lo tanto, el FCI es mayor en los sistemas maduros. La complejidad estructural de la trama trófica es mayor en los sistemas maduros, por lo tanto, la diversidad de flujos incrementa. Como consecuencia, la Path también tiende a ser mayor en los sistemas maduros (Christensen 1995b). Además, la Path está positivamente correlacionada con el FCI (Christensen y Pauly 1993b).

La ascendencia está relacionada con la madurez del ecosistema, de tal manera que tiende a aumentar con el desarrollo del mismo (Constanza y Mageau 1999). Este índice osciló entre 35% y 36% en los subsistemas de estudio, mientras que en la Bahía de Chetumal fue de 38.2% (Castelblanco-Martínez et al. aceptado).

A excepción de la tasa de P/R, la mayoría de los índices resultantes del análisis trófico indican que los cuerpos de agua de la cuenca se encuentran en etapas tempranas de desarrollo. No obstante, Christensen y Pauly (1993b) analizaron el grado de correlación existente entre los índices y la madurez de 41 modelos tróficos. Los hallazgos demostraron que el FCI y la Path fueron los únicos índices significativamente correlacionados con el estado de desarrollo del ecosistema. Baird et al. (1991) también encontraron una correlación significativa entre la ascendencia y la madurez de seis ecosistemas marinos. Estos índices fueron bajos para los subsistemas de la cuenca del río Hondo, por lo cual se asume que están en proceso de desarrollo (oligotrofía). Este

estado de madurez, sugiere que los sistemas estudiados son vulnerables a pequeñas perturbaciones (Fetahi 2005). Odum (1969) planteó que los ecosistemas maduros tienen mayor estabilidad, lo cual les confiere una alta capacidad para recuperarse ante las perturbaciones. La cuenca del río Hondo es, por lo tanto, inestable, lo cual se puede explicar por las fluctuaciones ambientales presentes en el área de estudio. En este sentido, Serrano-Suares (2009) encontró variaciones estacionales entre los parámetros fisicoquímicos del agua a lo largo de todo el cauce del río Hondo. Aunado a lo anterior, durante el presente estudio se comprobó la intermitencia de los flujos acuáticos entre estaciones climáticas.

Adicionalmente, Constanza y Mageau (1999) describieron que la salud de los ecosistemas se puede evaluar mediante el análisis de sus tres componentes: vigor, organización y resiliencia. El análisis de la trama trófica permite evaluar la organización de los ecosistemas mediante la diversidad de las vías de intercambio y, por medio de la especialización entre sus componentes. Según estos autores, un sistema saludable debe estar altamente organizado, es decir, debe estar compuesto por un mayor número de elementos especialistas y tener vías de intercambio especializado; sin embargo, enfatizan que analizar un solo componente no es suficiente. Para concluir acerca de la salud de los ecosistemas, es necesario tener medidas de los otros dos componentes, o bien utilizar indicadores que combinen diversas características de los ecosistemas, como los índices bióticos de integridad (IBI) o la ascendencia. La ascendencia es un indicador resultante de la combinación del vigor y la organización; se espera que los ecosistemas deban tener una buena ascendencia para ser saludables.

En este sentido, los bajos índices de omnívoría y conectividad, indican que la trama trófica está conformada, en mayor grado, por especies especialistas que generalistas, lo cual deriva en una buena organización. No obstante, la baja ascendencia sugiere que el sistema no tiene la capacidad suficiente para recuperarse de las perturbaciones (Constanza y Mageau 1999).

Finalmente, aunque haría falta evaluar la resiliencia (lo cual es muy difícil), el análisis general de la trama trófica en este trabajo indica que el ecosistema no es completamente saludable, pero tampoco se encuentra irremediablemente dañado. El resultado sobre la salud de los cuerpos de agua de la cuenca del río Hondo es consistente con el índice biótico de integridad desarrollado por Schmitter-Soto et al. (2011) para el área de estudio. Ellos encontraron que el arroyo Aguadulce es un sitio con integridad aceptable, pero con calidad de agua y hábitat subóptimo mientras que Juan Sarabia y el arroyo Cristóbal Colón son sitios impactados por canalización, con calidad de agua y hábitat subóptimo.

7. CONCLUSIONES

Los índices de omnivoría y conectividad demuestran que la organización de la trama trófica es buena, con más grupos funcionales especialistas que generalistas, lo cual sugiere que los sitios de estudio no están demasiado alterados. Esto confirma la hipótesis 1.

Los subsistemas son relativamente oligotróficos, con pocos niveles en su trama alimenticia, lo cual permite aceptar la hipótesis número 2.

El estado de desarrollo de los subsistemas los hace vulnerables ante las fluctuaciones ambientales estacionales, ya que poseen poca capacidad para recuperarse ante las perturbaciones.

Existe un control energético desde el detritus, tipo bottom-up y no top-down.

8. LIMITACIONES DEL MODELO Y RECOMENDACIONES

La cuenca del río Hondo está constituida por un gran número de tributarios tanto del lado mexicano como del beliceño (Magnon 1996). Por lo tanto, para obtener una representación más precisa del modelo trófico, sería prudente incluir un mayor número de cuerpos de agua en cada estrato ecológico y para ambos países. Incluso, sería interesante incluir las cabeceras extremas del río Azul en el Petén guatemalteco.

El modelo aquí descrito está limitado a sistemas dulceacuícolas someros. Por lo tanto, se excluyeron de él varias especies de peces con importancia pesquera de aguas más profundas, los cuales sería importante incluir en modelos futuros, apropiados para el cauce principal del río.

Se sugiere incluir, en futuros modelos, a los grupos fucionales conformados por aves, quienes forman parte importante de la trama trófica de los sistemas acuáticos.

La metodología utilizada para estimar la exportación de detritus no resultó muy eficiente; por lo tanto, éste no fue cuantificado en su totalidad. Es importante, entonces, para el desarrollo de futuros modelos, implementar una técnica diferente a la empleada en este estudio.

También es importante la estimación de las importaciones de detritus; así, con ambas estimaciones (importación y exportación) se logrará una definición más precisa de los ecosistemas, reduciendo entonces el problema de los sistemas abiertos (Christensen y Pauly 1998).

9. LITERATURA CITADA

Anderson DT. 1998. Invertebrate Zoology. Oxford University Press, Nueva York. 467 pp.

- Angelini R, Agostinho AA y Gomes LC. 2006. Modelling energy flow in a large Neotropical reservoir: a tool to evaluate fishing and stability. Neotropical lchthyology 4: 253-260.
- Angermeier PL y Karr JR. 1994. Biological integrity versus biological diversity as policy directives, protecting biotic resources. Bioscience 44 (10): 690-697.
- Aravindan CM. 1993. Preliminary trophic model of Veli Lake, Southern India. Pp. 87-89.En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Arias-González JE, Núñez-Lara E, González-Salas C y Galzin R. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. Ecological Modelling 172: 197-212.
- Arreguín-Sánchez F, Seijo JC, Valero-Pacheco E. 1993. An application of ECOPATH II to the north continental shelf ecosystem of Yucatan, Mexico. Pp. 269-278. En:
 Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.
 International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Arthington AH. 1989. Diet of Gambusia affinis holbrooki, Xiphophorus helleri, X. maculatus and Poecilia reticulata (Pisces: Poecillidae) in streams of Southeastern Queensland, Australia. Asian Fisheries Science 2: 193-212.

- Bahena H. 1994. Los reptiles de La Unión, sur del Estado de Quintana Roo y algunos aspectos de sus hábitos alimenticios. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 57 pp.
- Baird D, McGlade JM y Ulanowicz RE. The comparative ecology of six marine ecosystems. Philosophical Transactions: Biological Sciences 333: 15-29.
- Barnes R. 1986. Zoología de los invertebrados. 4ª edición, Nueva Editorial Interamericana, México. 1157 pp.
- Borror D, De Long D, Triplehorn C. 1981. An introduction to the study of insects. 5^a ed. Saunders , Filadelfia. 928 pp.
- Cailliet GM, Love MS y Ebeling AW. 1986. Fishes, a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Wadsworth, Belmont. 194 pp.
- Calme S y Sanvicente M. 2009. Distribución, uso de hábitat y amenazas para la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*): un enfoque etnozoologico. Pp. 124-130. En: Espinoza-Ávalos J, Islebe GA, Hernández-Arana HA. (eds). El sistema ecológico de la Bahía de Chetumal/Corozal: costa occidental del mar Caribe. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal. 263 pp.
- Camarena-Luhrs T y Salazar-Vallejo S.1991. Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. 231 pp.
- Casariego MA, List R y Ceballos G. 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens*) en la costa de Oaxaca, México. Acta Zoológica Mexicana 24: 179-199.

- Caso-Chávez M, Yáñez-Arancibia A y Lara-Domínguez AL. 1986. Biología, ecología y dinámica de poblaciones de *Cichlasoma urophthalmus* (Günther) en hábitat de *Thalassia testudinum* y *Rhizophora mangle*, Laguna de Términos, sur del Golfo de México. Biótica 11: 79-111.
- Castelblanco-Martínez DN, Barba-Macías E, Hernández-Arana HA, Schmitter-Soto JJ y Morales-Vela B. (aceptado). The trophic role of the endangered Caribbean manatee in an estuary with low abundanceof seagrasses. . Estuarine, Coastal, and Shelf Science.
- Ceballos MR. 1996. Estudio comparativo sobre el uso y manejo de sistemas agroforestales en la ribera del río Hondo y la zona maya en Quintana Roo. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal. 81 pp.
- Cedeño JR. 2002. Estado de conservación de *Crocodylus acutus* y *Crocodylus moreletii* en el río Hondo, bahía de Chetumal y áreas anexas, Quintana Roo, México. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal. 46 pp.
- Chávez E, Garduño M, Arreguín-Sánchez F. 1993. Trophic dynamic structure of Celestun Lagoon, Southern Gulf of Mexico. Pp. 186-192. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Chávez-Lomelí MO, Mattheeuws AE, Pérez-Vega MH.1988. Biología de los peces del río San Pedro en vista de determinar su potencial para la piscicultura. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos / Fundación Universitaria para la Cooperación Internacional al Desarrollo, Xalapa. 222 pp.

- Christensen V. 1995a. A model of trophic interactions in the North Sea in 1981, the Year of the Stomach. Dana 11: 1-19.
- Christensen V. 1995b. Ecosystem maturity—towards quantification. Ecological Modelling 77: 3-32.
- Christensen V y Pauly D. 1992. ECOPATH II a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. Ecological Modelling 61: 169-185.
- Christensen V y Pauly D. 1993a. Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila. 390 pp.
- Christensen V y Pauly D. 1993b. Flow characteristics of aquatic ecosystems. Pp. 338-352. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.
 International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Christensen V y Pauly D. 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. Ecological Applications 8: S104-S109.
- Christensen V y Walters CJ. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling 172: 109–139.
- Christensen V, Walters CJ y Pauly D. 2005. Ecopath with Ecosim: a user's guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. 154 pp.
- Cohen JE, Beaver RA, Cousins SH, DeAngelis DL, Goldwasser L, Heong KL, Holt RD,
 Kohn AJ, Lawton JH, Martinez N, O'Malley R, Page LM, Patten BC, Pimm SL,
 Polis GA, Rejmánek M, Schoener TW, Schoenly K, Sprules WG, Teal JM,
 Ulanowicz RE, Warren PH, Wilbur HM y Yodzis P. 1993. Improving food webs.
 Ecology 74: 252-258.

CONABIO. 1997. Carta de climas de Yucatán. Esc. 1: 1000000

CONABIO. 1997. Carta de precipitación total anual total de Yucatán. Esc. 1: 1000000

- Constanza R y Mageau M. 1999. What is a healthy ecosistem?. Aquatic Ecology 33: 105-115.
- Dean WE Jr. 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. Journal of Sedimentary Petrology 44: 242-248.
- Degnbol P. 1993. The Pelagic Zone of Central Lake Malawi- A trophic Box Model. Pp 110-115. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Dewson ZS, James ABW y Death RG. 2007. Stream ecosystem functioning under reduced flow conditions. Ecological Applications 17:1797-1808.
- Díaz-López C, Carrión-Jiménez JM y González-Bucio JL. 2006. Estudio de la contaminación por Hg, Pb, Cd y Zn en la bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. Revista de la Sociedad Química del Perú 72: 19-31.
- Fausch KD, Karr JR y Yant PR. 1984. Regional applications of an index of biotic integrity based on stream fish communities. Transactions of the American Fisheries Society 11: 39-55.
- Fetahi T. 2005. Trophic analysis of Lake Awassa using mass-balance Ecopath model. Tesis de maestria. School of Graduate Studies, Addis Abeba University, Addis Abeba. 101 pp.
- Fetahi T y Mengistou S. 2007. Trophic analysis of Lake Awassa (Ethiopia) using massbalance Ecopath model. Ecological Modelling 201: 398-408.

- Finn JT. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. Journal of Theoretical Biology 56: 363-380.
- Gómez-Hernández Y. 2004. Hábitos alimentarios del cocodrilo de ría (*Crocodylus acutus*) y del cocodrilo del pantano (*Crocodylus moreletii*) en la reserva de la biósfera de Sian Ka´an, Q.Roo, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana, México. 49 pp.
- Gubler DJ. 1998. Dengue and dengue hemorrhagic fever. Clinical Microbiology Reviews 11: 480-496.
- INEGI. 1985. Carta edafológica. Esc. 1:250, 000. E16-4-7.
- INEGI. 1985. Carta uso del suelo y vegetación. Esc. 1:250, 000. E16-4-7.
- INEGI. 1987. Carta geológica. Esc. 1: 250,000.
- INEGI. 2009. Anuario estadístico de Quintana Roo. 497 pp.
- Karr JR.1981.Assessment of biotic integrity using fish communities. Fisheries 6:21-27

Lindeman RL. 1942. The trophic-dynamic aspect of Ecology. Ecology 23: 399-417.

- Lot A, Novelo-Retana A, Olvera-García M, Ramírez-García P. 1999. Catálogo de angiospermas acuáticas de México hidrófitas estrictamente emergentes, sumergidas y flotantes. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 161 pp.
- Lyons J, Navarro-Pérez S, Cochran P, Santana E y Guzmán-Arroyo M. 1995. Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central México. Conservation Biology 9: 569–584.

- Machena C, Kolding J y Sanyanga RA. 1993. A preliminary assessment of the trophic structure of Lake Kariba, Africa. Pp. 130-137. En: Christensen V y Pauly D (eds.).
 Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Magnon C. 1996. Diagnóstico para el manejo y preservación de la cuenca hidrográfica del río Hondo. Tesis de maestría. Centro de Investigaciónes de Quintana Roo, Chetumal. 57 pp.
- Martínez-Palacios CA y Ross LG. 1988. The feeding ecology of the Central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* (Gunther). Journal of Fish Biology. 33: 665-670.
- Mathews CP. 1993. Productivity and energy flows at all trophic levels in the river Thames, England: mark 2. Pp. 161-171. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Medina M, Arancibia H, Neira S. 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). Inve stigaciones Marinas, Valparaíso 35: 25-38.
- Mercado-Silva N, Lyons JD, Salgado-Maldonado G y Medina-Nava M. 2002. Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12: 179-191.
- Miller RR, Minckley WL y Norris SM. 2009. Peces dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad . Sociedad Ictiológica

Mexicana, El Colegio de la Frontera Sur, Consejo de Peces del Desierto, México. 606 pp.

- Moll D. 1989. Food and feeding behavior of the turtle, *Dermatemys mawei*, in Belize. Journal of Herpetology 23: 445-447.
- Moreau J, Ligtvoet W y Palomares MLD. 1993. Trophic Relationship in the Fish Community of Lake Victoria, Kenya, with Emphasis on the Impact of Nile Perch (Lates niloticus). Pp 144-152. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Navarro-Mendoza M. 1988. An ichthic inventory and preliminary ecological studies of freshwater fishes of Sian Ka´an Biosphere reserve and surrounding areas. Informe técnico final. Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, U.S. Fish & Wildlife Service. Chetumal.

Odum EP.1969. The strategy of ecosystem development. Science 164: 262-270.

- Ogada MO. 2004. Scats and glue: a cheap and accurate method for mapping African clawless otter *Aonyx capensis* (Schinz, 1821) territories in riverine habitats. IUCN Otter Specialist Group Bulletin 21: 24-25.
- Orozco MA. 1998. Tendencia de la distribución y abundancia de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897), en la ribera del río Hondo, Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal. 36 pp.

- Palomares ML, Yulianto B, Puy L, Bengen D y Belaud A. 1993. A preliminary model of the Garonne River (Toulouse, France) ecosystem in spring. Pp. 172-179. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Patricio J y Marques JC. 2006. Mass balanced models of the food web in three areas along a gradient of eutrophication symptoms in the South arm of the Mondego estuary (Portugal). Ecological Modelling 197: 21-34.
- Poepperl R. 2003. A quantitative food web model for the macroinvertebrate community of a northern German lowland stream. International Review of Hydrobiology 88: 433-452.
- Polovina J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH Model and its application to French frigate shoals. Coral Reefs 3: 1-11.
- Reyes-Marchant P, Jamet JL, Lair N, Taleb H y Palomares ML. 1993. A preliminary ecosystem model of a eutrophic lake (Lake Aydat, France). Pp. 95-102. En:
 Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.
 International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Rivera-Arriaga E, Lara-Domínguez AL, Villalobos-Zapata G y Yáñez-Arancibia A. 2003. Trophodynamic ecology of two critical habitats (seagrasses and mangroves) in the Términos Lagoon, southern Gulf of Mexico. Fisheries Centre Research Reports 11: 245-254.
- Rodríguez-Olarte D, Coronel J, Taphorn D y Amaro A. 2007. Línea base de la integridad biológica de las comunidades de peces en el río Tocuyo: un hidrosistema

intervenido de la vertiente Caribe de Venezuela. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 165: 73-91.

- Roldán-Pérez G y Ramírez- Restrepo JJ. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. 2ª edición. Universidad de Antioquia, Colombia. 440 pp.
- Rosen DE y Bailey RM. 1959. Middle American poeciliid fishes of the genera *Carlhubbsia* and *Phallichthys*, with descriptions of two new species. Zoologica 44: 1-44.
- Ruddle K y Christensen V. 1993. An energy flow model of the Mulberry Dike carp pond farming sytem of the Zhujiang delta, Guangdong Province, China. Pp. 48-55. En:
 Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems.
 International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Schmitter-Soto JJ. 1998. Catálogo de peces continentales de Quintana Roo. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. 239 pp.
- Schmitter-Soto JJ, Ruiz-Cauich LE, Herrera RL y González-Solís D. 2011. An Index of Biotic Integrity for Shallow Streams of the Hondo River Basin, Yucatán Península. Science of the Total Environment. 409: 844-852.
- Serrano-Suares N. 2009. Estudio de las variaciones espaciales y temporales de nutrientes y parámetros fisicoquímicos del agua del río Hondo, Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal. 54 pp.
- Valtierra-Vega MT y Schmitter-Soto JJ. 2000. Hábitos alimentarios de las mojarras (Perciformes: Cichlidae) de la laguna Caobas, Quintana Roo, México. Revista de Biología Tropical 48(2-3): 503-508.

- Vega-Cendejas ME. 2003. Trophic dynamics of a mangrove ecosystem in Celestun Lagoon, Yucatan Peninsula, Mexico. Fisheries Centre Research Reports 11: 237-243.
- Vega-Cendejas ME y Arreguín-Sánchez F. 2001. Energy fluxes in a mangrove ecosistema from a coastal lagoon in Yucatan Peninsula, Mexico. Ecological Modelling 137: 119-133.
- Vega-Cendejas ME, Arreguín-Sánchez F y Hernández M. 1993. Trophic fluxes on the Campeche Bank, Mexico. Pp. 206-213. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Vidal L y Basurto M. 2003. A preliminary trophic model of Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, Mexico. Fisheries Centre Research Reports 11: 255-264.
- Villanueva MC, Ouedraogo M, Moreau J. 2006. Trophic relationships in the recently impounded Bagré reservoir in Burkina Faso. Ecological Modelling 191: 243-259.
- Vogt RC. 1997. Staurotypus triporcatus. Pp. 480-481. En: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds.). Historia natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecologia, México. 647 pp.
- Vogt RC y Guzmán S. 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. Copeia 1988: 37-47.
- Walline PD, Pisanty S, Gophen M y Berman T. 1993. The Ecosystem of Lake Kinneret, Israel. Pp. 103-109. En: Christensen V y Pauly D (eds.). Trophic models of

aquatic ecosystems. International center for living aquatic resources management, Manila.

- Walters C, Christensen V y Pauly D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7: 139–172.
- Watts DM, Burke DS, Harrison BA, Whitmire RE y Nisalak A. 1987. Effect of temperature on the vector efficiency of *Aedes aegypti* for dengue 2 virus. The American Society of Tropical Medicine and Hygiene 36: 143-152.
- Wetzel RG. 2001. Limnology lake and river ecosystems. 3^a edición. Academic Press. San Diego. 1006 pp.
- Zenteno-Ruiz CE, Sánchez-Alejandro M, Cruz-Reyes M, Torres-Reyes E. 2001. Historia natural de las tortugas dulceacuícolas del ejido Río Playa Comalcalco, Tabasco. Kuxulkab, Revista de Divulgación 6: 12-22.

10. REFERENCIAS ELECTRÓNICAS

http://www.fishbase.org/search.php

A trophic model for shallow streams in the Hondo River basin,

Mexico-Belize

Ruiz-Cauich Lissie E¹, Schmitter-Soto Juan Jacobo^{*1}, Barba-Macias Everardo², González-Solís David¹ ¹ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Av. Centenario km 5.5, Chetumal, Quintana Roo, 77000 Mexico.

² El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa. Carr. Villahermosa-Reforma km 15.5, Tabasco, 86280 Mexico.

*Corresponding author. E-mail: jschmitt @ ecosur.mx, fax number: +52 983 8350454

Abstract

The use of fertilizers and pesticides in the agricultural areas of the basin, the presence of a large sugar mill and some urban settlements represent sources of pollution and environmental deterioration of freshwater environments of the Hondo River basin (Mexico-Belize). Ecological disturbance can change the flow of matter and energy in food webs. Structure and function of food webs determine the biotic integrity of the ecosystem and are an indicator of health status. A mass-balanced trophic model was built in three ecological strata of the basin with the goals of 1) quantifying the energy flow and 2) describing the state of maturity and health of the ecosystem. We performed quantitative sampling of plankton, fish, mollusks, insects, benthic autotrophs, detritus and exported organic matter. Field collections were supplemented with information from the literature to define functional groups and their diets. The results showed that more than 50% of the energy flow originated fron detritus, which suggests that the systems are controlled bottom-up. The low values of transfer efficiencies, connectance index, system omnivory index, Finn's cycling index, Finn's mean path length, and ascendency suggest that the freshwater bodies in this basin are in a relative state of oligotrophy, but they are not in good health and therefore have low stability and are susceptible to ecological disturbance.

Key words

Matter and energy flow, Fishes, Ecopath with Ecosim, Biotic Integrity, Yucatan Peninsula.

Introduction

Freshwater environments in the Hondo River basin are at risk of ecological disturbance caused by anthropogenic activities. In general, the use of fertilizers and pesticides in the agricultural areas of the basin, the presence of a large sugar mill, and some urban settlements, mainly the City of Chetumal, Mexico, represent sources of pollution and environmental deterioration (Díaz-López et al., 2006). Ecological disturbance caused by pollution, but also by the introduction of exotic species, biodiversity loss and other causes can change the flow of matter and energy among organisms and abiotic factors, including detritus and decomposers (Arias-González et al., 2004; Rodríguez-Olarte et al., 2006). Therefore, structure and function of food webs determine the biotic integrity of the ecosystem and are an indicator of health status (Angermeier and Karr, 1994; Constanza and Mageau, 1999). Ecopath with Ecosim is a software mass-balance model that provides a static description of trophic flows in the ecosystem (Christensen and Pauly, 1993). The program incorporates a series of indices, useful for quantifying certain attributes associated with the degree of development and health of ecosystems (Christensen, 1995; Constanza and Mageau, 1999).

The food web of shallow lotic environments in the Hondo River basin was analyzed by means of a trophic model of the system, elaborated using Ecopath with Ecosim vers. 6.1. The objectives were: 1) to describe flows of energy and matter in three ecological strata and 2) To describe the state of maturity and health of the ecosystem inferred on the indices estimated by Ecopath.

Methodology

Study area

The study area was the Mexican part of the Hondo River basin. Sampling points were chosen to represent three ecological strata: Cristóbal Colón, a stream in the upper basin; Aguadulce at Sabidos, a stream in the lower basin; and a shallow part of the main channel of the Hondo River at Juan Sarabia (Fig. 1). Every site was visited in March and June 2010 to obtain data representative of the dry (February-May) and rainy

(June-October) seasons. The third climatic season, characterized by low temperature due to northerly winds (November-January), was not considered.

The Hondo River basin is located in the southern Mexican state of Quintana Roo, the extreme southeast of the state of Campeche, the northern half of Belize and Guatemala's northeast corner. The basin has an area of ca. 3,598 km² (Magnon, 1996). The Hondo River mainstem spans more than 160 km, from its sources in the Guatemalan Petén, forming the international border between Belize and Mexico, to the Bay of Chetumal (Camarena-Luhrs and Salazar-Vallejo, 1991).

The model

The Ecopath model was first developed by Polovina (1984) and then adapted by Christensen and Pauly (1992) and Walters et al. (1997). The program analyzes the energy flow in the ecosystem in a given time; the model assumes mass balance and is based on the definition of functional groups and food consumption relationships (Fetahi and Mengistou, 2007).

For each functional group, the parameters biomass (B), production/biomass (P/B), consumption/biomass (Q/B) and ecotrophic efficiency (EE) need to be determined to generate the balance (Christensen and Pauly, 1998; Christensen and Walters, 2004; Walters et al., 1997). However, Ecopath can estimate one parameter that was not entered, if the other parameters are given by the user. EE is the most difficult parameter to estimate, and is thus often the unknown parameter estimated by Ecopath. Diet composition of all consumers must be entered (Christensen and Pauly, 1992; Medina et al., 2007). Based on feeding habits, fifteen functional groups were defined in Cristóbal Colón stream; seventeen in

Aguadulce stream and eighteen in Hondo River at Juan Sarabia. Phytoplankton was not included, because its biomass was too low.

The basic input parameters B, P/B, Q/B, as well as diet composition were obtained from several sources (original data and literature); methods are described below. The original annual data were adapted for every season, for this purpose, we estimated the monthly rate (dividing the original value by 12) and this was multiplied by the number of months of each season. EE was estimated by Ecopath.

The data

At each site two samples of zooplankton were collected with a planktonic net, 50 µm mesh. The filtered water volume was estimated by multiplying the area of the mouth of the net by the trawled distance. Samples were fixed in 70% alcohol. The organisms were separated to higher taxa (copepods, cladocerans, rotiferans, and insect larvae) and weighed with an analytic balance to the nearest 0.0001 g. Biomass was converted from volume to density (by area) dividing it by the mean depth. Zooplankton P/B (5) and Q/B (20) were adapted from Palomares et al. (1993). Diet information for zooplankton was taken from Mathews (1993).

The larvae of insects, mainly flies, were collected in the same trawls as zooplankton. The organisms were separated from zooplankton and weighed with an analytic balance. Biomass was converted from volume to density (by area) dividing it by the mean depth. Insect's P/B (5), Q/B (20) and diet were adapted from Poepperl (2003).

At each site bottom vegetation cover was estimated using PVC quadrants, with an area of 0.25 m^2 . All plant material of quadrants was cropped; the samples were washed and weighed with an analytic balance. The biomass was estimated as the mean weight of plant material per unit area sampled. P/B (4.4) was adapted from Mathews (1993).

Fish were caught with a backpack electrofishing machine and the stomach was fixed in formaline at 20%. In the laboratory, the fish were identified using taxonomic keys from Schmitter-Soto (1998) and Miller (2009). Then, the stomach contents were studied to determine diet. To determine food preferences of each species we multiplied the weight percentage by frequency of occurrence of each item, diet was defined under the following considerations: herbivore if 90% of diet was vegetable matter; piscivorous if more than 60% were fishes; insectivorous if 50% or more were insects; detritivore if over 90% of food was detritus; omnivorous if the percentages of every prey type were homogeneous. Also, we defined omnivorous functional groups with a preference for some prey (trend); the trend was defined by the weight of food items (between 40% and 60%). Additionally, information on the diet of nine species was

taken from the literature (Table 1). Biomass was taken from Schmitter-Soto et al. (2011). Production (P/B), and consumption (Q/B) values were taken from the following sources: Angelini et al. (2006), Rivera-Arriaga et al. (2003) and Froese and Pauly (2010).

Biomass for crocodiles was estimated from data published by Cedeño-Vázquez (2002), who reported 61.1 individuals·km² in the Hondo River, and by Gómez-Hernández (2004), who estimated a mean weight of 0.015 t for each crocodile in Sian Ka'an biosphere reserve (just north of the Hondo River basin). The product of these data resulted in a biomass of 0.916 tkm⁻². Values of P/B (0.25) and Q/B (0.8) were adapted from Villanueva et al. (2006). Diet was taken from Gómez-Hernández (2004). Calderón-Mandujano (pers. comm.) estimated an abundance of 170 individuals km² for herbivorous turtles and 30 individuals km² for omnivorous turtles. Zenteno-Ruiz et al. (2001) and Vogt (1997) reported a mean weight of 0.016 t and 0.01 t for these turtle groups, respectively. Applying the same procedure as for crocodiles, the biomass was estimated as 2.8 t km⁻² and 0.3 t km⁻² for herbivorous turtles and omnivorous turtles, respectively. P/B (0.88) was adapted from natural mortality reported by Bodie and Semlitsch (2000), and we assume that Q/B (3.5) is the same as for sea turtles (Opitz, 1993). Diet was taken from Vogt and Guzmán (1988) and Moll (1989).

Orozco-Meyer (1998) reported 2.25 otters per km² for the Hondo River at Juan Sarabia and 8.85 otters per km² in the Aguadulce stream. Ogada (2004) recorded a mean weight of 0.020 t for this animal. Using these data, the estimated biomass was 0.045 t km⁻² and 0.180 t km⁻² for Juan Sarabia and Aguadulce, respectively. Because no information on P/B and Q/B was found, the values were assumed to be similar to those of the dolphin, another carnivorous aquatic mammal (Vidal and Basurto, 2003). Diet was taken from Casariego-Madorell et al. (2008).

In each site three samples of mollusks were collected with corers (78.54 cm² area and 10 cm depth). Samples were sieved and fixed with alcohol at 90%. The organisms were separated in higher taxonomic groups (gastropods and bivalves) and weighted with an analytic balance. Biomass was estimated as the mean weight of each group by unit area sampled. P/B (4.85), Q/B (10.32) and diet were adapted from Poepperl (2003).

At each site, one sample of sediment was collected with corers, as for mollusks. To determine organic matter content (detritus biomass) we took three subsamples of 20 g from each sample and these were processed by the technique of loss on ignition (Dean, 1974).

To estimate the export of organic matter, we calculated at each site the volume of water exported per second. For this purpose we multiplied the area of a vertical profile by the flow velocity; then this value was extrapolated to the duration of the each climatic season. Afterwards, we estimated plankton biomass contained in the exported water and the corresponding proportion was placed in the box "detritus fate" in Ecopath.

Model balance and analysis

Using the estimated parameters and the diet proportions, we elaborated for each site one matrix of functional groups *vs*. parameters and one trophic matrix.

The model was manually balanced to achieve a better likelihood of the derived parameters, respecting the empirical data and diet. If EE was greater than one, we modified P/B and Q/B until EE was less than one and P/Q was between 0.05 and 0.3 (except zooplankton, with 0.5) for every functional group (Christensen et al., 2005)

Once balanced, the model was used to analyze the fractional trophic level for every group, total system throughput, energy transfer efficiencies among levels, connectance index (CI), system omnivory index (SOI), Finn's cycling index (FCI), mean path length (Path) and ascendency (Asc). We also analyzed the interaction between the different components of the system, using the mixed trophic impact routine (Christensen et al., 2005)

Results

There was no substantial difference between seasons, so the following results refer to the dry season. Tables 2, 3 and 4 present the trophic matrices for Cristóbal Colón stream, Aguadulce stream and Hondo River at Juan Sarabia, respectively. Tables 5, 6 and 7 show the parameters as manually balanced for those three ecological strata, which are represented as a flow diagram in Figure 2.

Detritus, benthic autotrophs, and mollusks were the functional groups with the highest biomass and energy flow in the systems. The highest trophic level corresponded to large piscivorous fishes, which therefore are the apex predators in the system. Table 8 shows the summary of the general statistics of each system.

Mixed trophic impacts among functional groups of the model are shown in Figure 3. Detritus and benthic autotrophs have a significant and positive impact on most other functional groups. Mollusks have a negative impact on groups that feed on detritus. Piscivorous fishes have a negative impact on all other fish groups.

Discussion and conclusions

Total system throughput lies below the average for other freshwater models, whose throughput ranged between 11,000 tkm⁻² and 28,000 tkm⁻² (Aravindan, 1993; Mathews, 1993; Walline et al., 1993; Fetahi and Mengistou, 2007).

The flow and biomass were intensely concentrated in the inferior trophic levels, which suggests that the systems are regulated energetically from below (are bottom-up controlled).

Total primary production/total respiration ratio (P/R) suggests that our subsystems are eutrophic (Odum, 1969); however, this result is not necessarily due to the natural development or degree of maturity of the ecosystem, but responds to human activities that lead to enrichment of water bodies with nutrients. In this sense, Serrano-Suares (2009) found nutrients that cause eutrophication in the Hondo River.

With the exception of Aguadulce stream, the other two water bodies had low transfer efficiencies, below the values (10%) predicted by Lindeman (1942).

CI and SOI were similar to the low values (CI=0.37, SOI=0.25) reported for Chetumal Bay by Castelblanco-Martinez et al. (accepted, 2011). These values of CI and SOI suggest that the food webs are simple, with little interaction between trophic levels, and that they consist mainly of specialist groups (Odum, 1969; Constanza and Mageau, 1999).

According to the findings of Odum (1969), the inefficient transfer of energy, low levels of connectance, omnivory, nutrient recycling, and ascendency indicate that freshwater bodies in Hondo River basin are in early stages of successional development. This suggests that freshwater bodies in Hondo River basin have low stability and, therefore, little ability to recover from disturbance (Constanza and Mageau, 1999; Aoki, 2003).

On the other hand, the presence of a higher number of specialized functional groups indicates that food webs have a good organization, which is representative of healthy ecosystems. However, lower ascendency is characteristic of unhealthy systems (Constanza and Mageau, 1999). Therefore, we can say that the streams in the Hondo River basin are not pristine sites, but they are not catastrophically damaged either. This result is consistent with the index of biotic integrity (IBI) developed by Schmitter-Soto et al. (2011) for the study area. They found that Aguadulce stream is a site with acceptable integrity but suboptimal habitat and water quality, while Cristóbal Colón stream and Hondo River at Juan Sarabia are sites impacted due to partial channelization or due to suboptimal water quality.

Acknowledgements

The Mexican government issued collecting permit No. DGOPA.04715.240810.2914. Roberto Herrera and Rodrigo Pacheco helped in the field. René Calderón-Mandujano provided information on turtles. Pacheco also helped with mapping of the study area. CONACYT is thanked for giving a M.Sc. studies grant to the first author. This paper is part of a M.Sc. Thesis by the first author.

References

- Angelini, R., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., 2006. Modelling energy flow un a large Neotropical reservoir: a tool to evaluate fishing and stability. Neotropical Ichthyology 4, 253-260.
- Angermeier, P.L., Karr, J.R., 1994. Biological integrity versus biological diversity as policy directives, protecting biotic resources. Bioscience 44, 690-697.

- Aoki, I., 2003. Diversity-Productivity-Stability relationship in freshwater ecosystem: Whole-systemic view of all trophic levels. Ecological Research 18, 397-404.
- Aravindan, C.M., 1993. Preliminary trophic model of Veli Lake, Southern India. In: V. Christensen, D. Pauly (Eds.), Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 87-89. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Arias-González, J.E., Núñez-Lara, E., González-Salas, C., Galzin, R., 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. Ecological Modelling 172, 197-212.
- Arthington, A.H., 1989. Diet of Gambusia affinis holbrooki, Xiphophorus helleri, X. maculatus and Poecilia reticulata (Pisces: Poeciliidae) in streams of Southeastern Queensland, Australia. Asian Fisheries Science 2, 193-212.
- Bodie, J.R., Semlitsch, R.D., 2000. Size-specific mortality and natural selection in freshwater turtles. Copeia 2000, 732-739.
- Camarena-Luhrs, T., Salazar-Vallejo, S. (Eds), 1991. Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo. (Preliminary ecological studies of the Southern part of Quintana Roo. In Spanish). Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal, Mexico.
- Casariego-Madorell, M.A., List, R., Ceballos, G., 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens*) en la costa de Oaxaca, México. (Population size and feeding habits of river otter (*Lontra longicaudis annectens*) in the coast of Oaxaca, Mexico. In Spanish). Acta Zoológica Mexicana 24, 179-199.
- Castelblanco-Martínez, D.N., Barba-Macías, E., Hernández-Arana, H.A., Schmitter-Soto, J.J., Morales-Vela, B. (accepted, 2011). The trophic role of the endangered Caribbean manatee in an estuary with low seagrasses abundance. Estuarine, Coastal and Shelf Science.
- Cedeño, J.R., 2002. Estado de conservación de *Crocodylus acutus* y *Crocodylus moreletii* en el río Hondo, bahía de Chetumal, y áreas anexas, Quintana Roo, México. (Conservation status of *Crocodylus acutus* and *Crocodylus moreletii* in Hondo River, Bay of Chetumal, and surrounding

areas, Quintana Roo, Mexico. In Spanish). M.Sc. Thesis, El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal, Mexico.

- Chávez-Lomelí, M.O., Mattheeuws, A.E., Pérez-Vega, M.H., 1988. Biología de los peces del río San Pedro en vista de determinar su potencial para la piscicultura. (Biology of fishes of San Pedro River in order to determine their potential for pisciculture. In Spanish). Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos / Fundación Universitaria para la Cooperación Internacional al Desarrollo, Xalapa, Mexico.
- Christensen, V., 1995. Ecosystem maturity—towards quantification. Ecological Modelling 77, 3-32.
- Christensen, V., Pauly, D., 1992. ECOPATH II a software for balancing steady-state models and calculating network characteristics. Ecological Modelling 61, 169-185.
- Christensen, V., Pauly, D. (Eds.), 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Christensen, V., Pauly, D., 1998. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. Ecological Applications 8, S104-S109.
- Christensen, V., Walters, C.J., 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. Ecological Modelling 172, 109–139.
- Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D. (Eds), 2005. Ecopath with Ecosim: a User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver.
- Constanza, R., Mageau, M., 1999. What is a healthy ecosistem?. Aquatic Ecology 33, 105-115.
- Dean, WE., Jr., 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition: comparison with other methods. Journal of Sedimentary Petrology 44, 242-248.
- Díaz-López, C., Carrión-Jiménez, J.M., González-Bucio, J.L., 2006. Estudio de la contaminación por Hg, Pb, Cd y Zn en la bahía de Chetumal, Quintana Roo, México. (Study of pollution by Hg, Pb, Cd

and Zn in the Bay of Chetumal, Quintana Roo, Mexico. In Spanish). Revista de la Sociedad Química del Perú 72, 19-31.

Fetahi, T., Mengistou, S., 2007. Trophic analysis of Lake Awassa (Ethiopia) using mass-balance Ecopath Model. Ecological Modelling 201, 398-408.

Froese, R., Pauly, D., 2010. FishBase, www.fishbase.org, accessed July, 2010.

- Gómez-Hernández, Y., 2004. Hábitos alimentarios del cocodrilo de ría (*Crocodylus acutus*) y del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en la reserva de la biósfera de Sian Ka´an Q. Roo, México. (Feeding habits of river crocodile (*Crocodylus acutus*) and swamp crocodile (*Crocodylus moreletii*) in Sian Ka'an biosphere reserve Q. Roo, Mexico. In Spanish). B.Sc. Thesis. Universidad Autónoma Metropolitana, Mexico City.
- INEGI, 2009. Anuario estadístico de Quintana Roo (Statistical Yearbook for Quintana Roo. In Spanish). Mexico.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23, 399-417.
- Magnon, C., 1996. Diagnóstico para el manejo y preservación de la cuenca hidrográfica del Río Hondo.
 (Diagnosis for the management and preservation of the Hondo River basin. In Spanish). M.Sc.
 Thesis. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal, Mexico.
- Mathews, C.P., 1993. Productivity and energy flows at all trophic levels in the River Thames, England:Mark 2. In: V. Christensen, D. Pauly (Eds.), Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 161-171.International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Medina, M., Arancibia, H., Neira, S., 2007. Un modelo trófico preliminar del ecosistema pelágico del norte de Chile (18°20'S-24°00'S). (A preliminary trophic model of the pelagic ecosystem in northern Chile (18°20'S-24°00'S). In Spanish). Investigaciones Marinas 35, 25-38.
- Miller, R.R., Minckley, W.L., Norris, S.M., 2009. Peces dulceacuícolas de México. (Freshwater fishes of Mexico. In Spanish). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana, El Colegio de la Frontera Sur, Desert Fishes Council, Mexico.

- Moll, D., 1989. Food and feeding behavior of the turtle, *Dermatemys mawei*, in Belize. Journal of Herpetology 23, 445-447.
- Navarro-Mendoza, M., 1988. An ichthic inventory and preliminary ecological studies of freshwater fishes of Sian Ka´an Biosphere reserve and surrounding areas. Tech. Rept. Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, U.S. Fish and Wildlife Service, Chetumal, Mexico.

Odum, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. Science 164, 262-270.

- Ogada, M.O., 2004. Scats and glue: a cheap and accurate method for mapping African clawless otter *Aonyx capensis* (Schinz, 1821) territories in riverine habitats. IUCN Otter Specialist Group Bulletin 21, 24-25.
- Opitz, S., 1993. A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosistem. In:
 V. Christensen, D. Pauly (Eds.), Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 259-267.
 International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Orozco-Meyer, M.A., 1998. Tendencia de la distribución y abundancia de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897), en la ribera del río Hondo, Quintana Roo, México.
 (Tendency of the distribution and abundance of river otter (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897) along the Hondo River, Quintana Roo, Mexico. In Spanish). B.Sc. Thesis, Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, Mexico.
- Palomares, M.L., Yulianto, B., Puy, L., Bengen, D., Belaud, A., 1993. A preliminar model of the Garonne River (Toulouse, France) ecosystem in spring. In: V. Christensen, D. Pauly (Eds.), Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 172-179. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Poepperl, R., 2003. A quantitative food web model for the macroinvertebrate community of a northern German lowland stream. International Review of Hydrobiology 88, 433-452.
- Polovina, J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French frigate shoals. Coral Reefs 3, 1-11.
- Rivera-Arriaga, E., Lara-Domínguez, A.L., Villalobos-Zapata, G., Yáñez-Arancibia, A., 2003.
 Trophodynamic ecology of two critical habitats (seagrasses and mangroves) in the Términos
 Lagoon, southern Gulf of Mexico. Fisheries Centre Research Reports 11, 245-254.
- Rodríguez-Olarte, D., Coronel, J., Taphorn, D., Amaro, A., 2006. Línea base de la integridad biológica de las comunidades de peces en el río Tocuyo, vertiente del Caribe, Venezuela (Baseline data for the determination of biotic integrity of streams in the Tocuyo River Basin, Caribbean versant, Venezuela, using fish communities. In Spanish). Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 66, 63-82.
- Rosen, D.E., Bailey, R.M., 1959. Middle American poeciliid fishes of the genera *Carlhubbsia* and *Phallichthys*, with descriptions of two new species. Zoologica 44, 1-44.
- Schmitter-Soto, J.J., 1998. Catálogo de peces continentales de Quintana Roo. (Catalog of continental fishes of Quintana Roo. In Spanish). El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Mexico.
- Schmitter-Soto, J.J., Ruiz-Cauich, L.E., Herrera, R.L., González-Solís, D., 2011. An index of biotic integrity for shallow streams of the Hondo River basin, Yucatan Peninsula. Science of the Total Environment 409, 844-852.
- Serrano-Suares, N., 2009. Estudio de las variaciones espaciales y temporales de nutrientes y parámetros fisicoquímicos del agua del Río Hondo, Quintana Roo, México. (Study of spatial and temporal variations of nutrients and physicochemical parameters of water of Hondo River, Quintana Roo, Mexico. In Spanish) B.Sc. Thesis. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, México.
- Valtierra-Vega, M.T., Schmitter-Soto, J.J., 2000. Hábitos alimentarios de las mojarras (Perciformes:
 Cichlidae) de la laguna Caobas, quintana Roo, México. (Feeding habits of mojarras (Perciformes:
 Cichlidae) of Caobas lake, Quintana Roo, Mexico. In Spanish) Revista de Biología Tropical 2-3, 503-508.

- Vidal, L., Basurto, M., 2003. A preliminary trophic model of Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, Mexico. Fisheries Centre Research Reports 11, 255-264.
- Villanueva, M.C., Ouedraogo, M., Moreau, J., 2006. Trophic relationships in the recently impounded Bagré reservoir in Burkina Faso. Ecological Modelling 191, 243-259.
- Vogt, R.C., 1997. Staurotypus triporcatus. In: E. González, R. Dirzo, RC. Vogt (Eds.), Historia natural de los Tuxtlas. (Natural History of Tuxtlas. In Spanish), pp. 480-481. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Vogt, R.C., Guzmán, S., 1988. Food partitioning in a neotropical freshwater turtle community. Copeia 1988, 37-47.
- Walters, C., Christensen, V., Pauly, D., 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7, 139–172.
- Walline, P.D., Pisanty, S., Gophen, M., Berman, T., 1993. The ecosystem of Lake Kinneret, Israel. In: V.
 Christensen, D. Pauly (Eds.), Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 103-109. International
 Center for Living Aquatic Resources Management, Manila.
- Zenteno-Ruiz, C.E., Sánchez-Alejandro, M., Cruz-Reyes, M., Torres-Reyes, E., 2001. Historia natural de las tortugas dulceacuícolas del ejido Río Playa Comalcalco, Tabasco. (Natural History of freshwater turtles of Río Playa Comalcalco, Tabasco. In Spanish). Kuxulkab, Revista de Divulgación 6, 12-22.

Table 1. Feeding habits of the fish species incorporated in the trophic model for shallow lotic environments of the Hondo River basin.

Species	Feeding	Source
Astyanax aeneus	Piscivorous	This study
Belonesox belizanus	Piscivorous	Navarro-Mendoza 1988
Cichlasoma salvini	Insectivores	This study
Cichlasoma urophthalmus	Omnívorous with piscivorous tendency	Chávez-Lomelí et al. 1988
Cryptoheros chetumalensis	Herbivorous	This study
Gambusia yucatana	Omnivorous	Navarro-Mendoza 1988
Heterandria bimaculata	Insectivores	Navarro-Mendoza 1988
Parachromis friedrichsthalii	Piscivorous	Navarro-Mendoza 1988
Petenia splendida	Piscivorous	Navarro-Mendoza 1988
Phallichthys fairweatheri	Omnivorous with herbivorous tendency	Rosen and Bailey 1959
Poecilia mexicana	Detritivorous	This study
Rhamdia guatemalensis	Insectivores	This study
Rocio octofasciata	Omnivorous with herbivorous tendency	Valtierra-Vega 1997
Thorichthys meeki	Omnivorous with detritivorous tendency	This study
Vieja synspila	Piscivorous	This study
Xiphophorus hellerii	Herbivorous	Arthington, 1989

Prey/Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 Large piscivorous fishes													
2 Small piscivorous fishes	0.067			0.025		0.071							
3 herbivorous fishes	0.040	0.048		0.015		0.039	8x10 ⁻⁴	0.003		0.008			
4 Insectivores fishes	0.414	0.250				0.018	2x10 ⁻⁴	0.003		0.003			
5 Omnivorous fishes	0.075	0.096		0.031		0.122	0.003	0.008		0.024			
6 Fishes piscivorous tendency	0.014												
7 Fishes herbivorous tendency	0.010	0.012		0.004									
8 Fishes detritivorous tendency	0.016	0.040		0.007									
9 Detritivorous fishes	0.140	0.180		0.057		0.230	0.006	0.012		0.045			
10. Omnivorous turtles													
11 Insects	0.150	0.095	0.04	0.550	0.300	0.040	0.110	0.055		0.130			
12 Mollusks	0.050	0.112	0.028	0.092	0.263	0.040	0.110	0.344	0.002	0.110	0.140		
13 Zooplankton	0.024	0.001	0.006	0.011	0.041		0.020	0.055					
14 Benthic autotrophs		0.097	0.925	0.013	0.396	0.280	0.630	0.020	0.001	0.680	0.380	0.330	
15 Detritus		0.069	0.001	0.195		0.160	0.120	0.500	0.997		0.480	0.680	1.00

Table 2. Trophic matrix among functional groups in Cristóbal Colón stream.

Table 3.	Trophic	matrix	among	functional	group	os in	Aguadulce	e Stream.
			0		<i>u</i>		0	

Prey/Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1 Carnivorous mammals															
2 Large piscivorous fishes	0.002										0.002				
3 Small piscivorous fishes	0.142	0.335			0.132		0.419				0.171	0.071	0.022		
4 Herbivorous fishes	0.033	0.076	0.202		0.032						0.040				
5 Insectivores fishes	0.121	0.283	0.229								0.145				
6 Omnivorous fishes	0.012	0.027	0.071		0.011		0.036	0.006	0.015		0.014	0.006	0.002		
7 Fishes piscivorous tendency	0.002	0.005									0.003				
8 Fishes herbivorous tendency	0.006	0.015	0.04		0.006						0.008				
9 Fishes detritivorous tendency	0.018	0.041	0.11		0.018						0.021				
10 Detritivorous fishes	0.008	0.018	0.048		0.008		0.025	0.004	0.010		0.010	0.004	0.001		
11 Crocodiles															
12 Omnivorous turtles															
13 Herbivorous turtles															
14 Insects	0.076	0.150	0.112	0.050	0.489	0.300	0.040	0.110	0.055			0.129			
15 Mollusks	0.580	0.050	0.005	0.030	0.132	0.303	0.040	0.110	0.344	0.002	0.486	0.111	0.025	0.140	
16 Benthic autotrophs			0.133	0.920		0.397	0.280	0.650	0.020	0.001		0.679	0.950	0.380	0.325
17 Detritus			0.050		0.172		0.160	0.120	0.556	0.997				0.480	0.675
Import											0.100				

Table 4.	Trophic	matrix	among	functional	groups	in Hondo	River at	Juan	Sarabia.
	· F · ·				0				

Prey/Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 Carnivorous mammals																
2 Large piscivorous fishes	0.002						0.250				0.002					
3 Small piscivorous fishes	0.142	0.326									0.172		0.013			
4 Herbivorous fishes	0.020	0.045	0.072								0.024					
5 Insectivores fishes	0.040	0.081	0.129								0.043					
6 Omnivorous fishes	0.021	0.048	0.076		0.009		0.040	0.010	0.004		0.025	0.014	0.002			
7 Fishes piscivorous tendency	0.004	0.010									0.005					
8 Fishes herbivorous tendency	0.007	0.017	0.027				0.010		0.001		0.010	0.005	0.001			
9 Fishes detritivorous tendency	0.015	0.033	0.053								0.018					
10 Detritivorous fishes	0.090	0.215	0.343				0.180		0.020		0.115	0.062	0.009			
11 Crocodiles																
12 Omnivorous turtles																
13 Herbivorous turtles																
14 Insects	0.076	0.150	0.112	0.050	0.374	0.300	0.040	0.110	0.056			0.129				
15 Mollusks	0.583	0.050	0.005	0.025	0.263	0.263	0.040	0.110	0.344	0.002	0.486	0.111	0.025	0.140		
16 Zooplankton		0.025	1x10 ⁻⁴	0.013	0.009	0.041		0.020	0.055							
17 Benthic autotrophs			0.134	0.912		0.396	0.280	0.630	0.020	0.001		0.679	0.950	0.380	0.325	
18 Detritus			0.049		0.345		0.160	0.120	0.500	0.997				0.480	0.675	1.00
Import											0.100					

Table 5. Trophic level (TL), biomass (B), production/biomass (P/B), consumption/biomass (Q/B), ecotrophic efficiency (EE) and production/consumption (P/Q) for functional groups in Cristóbal Colón stream.

Functional Group	NT	В	P/B	Q/B	EE	P/Q
1.Large piscivorous fishes	3.55	0.006	0.100	1.00	0.000	0.100
2 Small piscivorous fishes	3.17	0.052	2.50	10.0	0.400	0.250
3 Herbivorous fishes	2.00	0.031	3.00	9.50	0.630	0.320
4 Insectivores fishes	2.92	0.341	0.600	6.00	0.650	0.100
5 Omnivorous fishes	2.65	0.063	2.15	10.0	0.900	0.220
6 Fishes piscivorous tendency	2.75	0.013	0.050	0.500	0.130	0.100
7 Fishes herbivorous tendency	2.27	0.008	2.80	13.0	0.650	0.220
8 Fishes detritivorous tendency	2.50	0.014	3.80	12.0	0.660	0.330
9 Detritivorous fishes	2.00	0.117	2.73	9.60	0.710	0.280
10 Omnivorous turtles	2.36	0.300	0.220	0.900	0.000	0.250
11 Insects	2.14	1.52	1.00	5.80	0.940	0.170
12 Mollusks	2.00	56.3	0.350	3.80	0.090	0.090
13 Zooplankton	2.00	0.031	2.10	4.50	0.950	0.470
14 Benthic autotrophs	1.00	16.9	9.50		0.460	
15 Detritus	1.00	151			0.998	

Functional Group	TL	В	P/B	Q/B	EE	P/Q
1 Carnivorous mammals	3.34	0.180	0.100	1.50	0.000	0.070
2 Large piscivorous fishes	3.78	0.006	0.300	1.00	0.510	0.300
3 Small piscivorous fishes	3.20	0.532	1.30	5.30	0.777	0.250
4 Herbivorous fishes	2.09	0.123	7.00	19.0	0.791	0.370
5 Insectivores fishes	3.07	0.453	2.00	6.50	0.781	0.310
6 Omnivorous fishes	2.65	0.063	4.30	17.0	0.994	0.260
7 Fishes piscivorous tendency	3.09	0.013	0.150	0.600	0.583	0.250
8 Fishes herbivorous tendency	2.25	0.024	7.00	20.0	0.796	0.350
9 Fishes detritivorous tendency	2.44	0.067	6.90	21.0	0.805	0.330
10 Detritivorous fishes	2.00	0.029	6.70	20.0	0.941	0.340
11 Crocodiles	3.43	0.916	0.060	0.200	0.000	0.300
12 Omnivorous turtles	2.43	0.300	0.220	0.900	0.000	0.250
13 Herbivorous turtles	2.08	2.79	0.220	0.900	0.000	0.250
14 Insects	2.14	0.81	3.50	9.50	0.836	0.370
15 Mollusks	2.00	145	0.170	2.30	0.111	0.070
16 Benthic autotrophs	1.00	339	0.800		0.433	
17 Detritus	1.00	101			0.929	

Table 6. Trophic level (TL), biomass (B), production/biomass (P/B), consumption/biomass (Q/B), ecotrophic efficiency (EE) and production/consumption (P/Q) for functional groups in Aguadulce stream.

Functional Group	NT	В	P/B	Q/B	EE	P/Q
1 Carnivorous mammals	3.21	0.045	0.200	1.500	0.000	0.130
2 Large piscivorous fishes	3.48	0.006	0.950	2.900	0.579	0.330
3 Small piscivorous fishes	3.01	0.419	0.270	1.000	0.848	0.270
4 Herbivorous fishes	2.09	0.059	0.800	2.900	0.829	0.280
5 Insectivores fishes	2.71	0.106	0.850	3.500	0.781	0.240
6 Omnivorous fishes	2.65	0.063	0.900	4.000	0.968	0.230
7 Fishes piscivorous tend.	2.96	0.013	0.250	0.800	0.573	0.310
8 Fishes herbivorous tend.	2.27	0.022	1.000	3.500	0.861	0.290
9 Fishes detritivorous tend.	2.49	0.044	0.850	3.200	0.773	0.270
10 Detritivorous fishes	2.00	0.281	0.900	3.200	0.907	0.280
11 Crocodiles	3.27	0.916	0.060	0.300	0.000	0.200
12 Omnivorous turtles	2.35	0.300	0.220	0.900	0.000	0.250
13 Herbivorous turtles	2.06	2.79	0.220	0.900	0.000	0.250
14 Insects	2.14	0.350	1.000	5.700	0.938	0.180
15 Mollusks	2.00	210	0.500	2.600	0.007	0.190
16 Zooplankton	2.00	0.016	1.700	5.000	0.943	0.340
17 Benthic autotrophs	1.00	31.7	10.900		0.523	
18 Detritus	1.00	127			0.973	

production/consumption (P/Q) for functional groups in Hondo River at Juan Sarabia.

	Cristóbal		Hondo	
	Colón	Aguadulce	River	Units
Sum of all consumption	228	357	553	t'km ⁻² .season ⁻¹
Sum of all exports	0.181	17.6	10.4	t'km ⁻² .season ⁻¹
Sum of all respiratory flows	160	254	335	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Sum of all flows into detritus	151	249	380	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Total system throughput	539	877	1279	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Sum of all production	183	303	452	t'km ⁻² .season ⁻¹
Calculated total net primary production	160	271	346	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Total primary production/Total respiration	1.00	1.07	1.03	
Net system production	0.181	17.5	10.4	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Total primary production/Total biomass	2.12	0.553	1.40	
Total biomass/Total throughput	0.140	0.559	0.192	
Total biomass (excluding detritus)	75.7	491	247	t ⁻ km ⁻² ·season ⁻¹
Connectance index	0.434	0.367	0.343	
System omnivory index	0.153	0.208	0.135	
Finn's cycling index (%)	19.0	16.5	27.5	
Finn's mean path length	3.36	3.20	3.70	
Ascendency (%)	35.0	35.1	36.2	
Energy transfer efficiencies (%)	5.40	9.20	3.50	
Flows originating from detritus (%)	56.0	55.0	59.0	

Table 8. Summary statistics for each ecological stratum in Hondo River basin models for both climatic seasons.

FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1. Sampling sites in Hondo River basin. CC: Cristóbal Colón stream, higher basin; AD: Aguadulce stream, lower basin; JS: Hondo River at Juan Sarabia.

FIGURE 2. Flow diagram of Hondo River at Juan Sarabia during the dry season. Biomass in tkm⁻². season⁻¹. Flows in streams Cristóbal Colón and Aguadulce are similar. Size of boxes is proportional to the biomass. Line width represents the relative flow between boxes.

FIGURE 3. Trophic impacts among functional groups in River Hondo at Juan Sarabia during the dry season. Interactions between groups in the Cristóbal Colón and Aguadulce streams are similar. Lowest-level trophic groups (detritus and benthic autotrophs) have a large positive impact on most functional groups.





Carnivorous mammals	Large piscivorous fishes	Small piscivorous fishes	Herbivorous fishes	Insectivores fishes	Omnivorous fishes	Fishes with piscivorous tendency	Fishes with herbivorous tendency	Fishes with detritivorous tendency	Detritivorous fishes	Crocodiles	Omnivorous turtles	Herbivorous turtles	Insects	Mollusks	Zooplankton	Benthic autotrophs	Detritus
	·	·	•			۰	·	•	•					•			
	۰	·	_			•		_									
•	•	0	Ο	0	0	۰	0	0	0				٠		•		
	•	•	•	•			٠	•							•		
	•		•	٥	0	•	•	•		•	•		0		٠		
			•	•	•		·	•					٥		0		
	0	•				•											
															•		
	_				•							•		•	0	•	•
•	•	•	0	0	•	$\dot{}$	•	0	•	•	•		•		•		
•	•	0	•	•	•	O	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•
					•		·		·				•		·		
•	·	0	•	•		·	•	•	•	·		·	•	·	·	·	•
	•	•	•	•	•	•	•	•	·	·	•	•	•	0	•	•	•
•	•	0	0			0	0		0	•	0	O	0	0	0	0	0
	۰	•		•	•	•	•		۰				•		0		
•	•	•	0	•			•	•	•	•	•	•	•	•		0	

Impacted group

PositiveNegative

Carnivorous mammals Large piscivorous fishes Small piscivorous fishes Herbivorous fishes Insectivores fishes Omnivorous fishes Fishes with piscivorous tendency Fishes with herbivorous tendency Fishes with detritivorous tendency Detritivorous fishes Crocodiles Omnivorous turtles Herbivorous turtles Insects Mollusks Zooplankton Benthic autotrophs Detritus

Impacting group

Instructions to Authors

Aquatic Ecosystem Health and Management Society

Submission of papers

All manuscripts relevant to the objectives of Aquatic Ecosystem Health and Management or Ecovision World Monograph Series will be considered for publication in the respective publications. Manuscripts must be original and not under considered for publication elsewhere. The author(s) will be asked to transfer the copyright of the manuscript to the Aquatic Ecosystem Health and Management Society (AEHMS). The manuscript can be submitted by email to: <u>mohi.munawar@dfo-mpo.gc.ca</u> or <u>jennifer.lorimer@dfo-mpo.gc.ca</u>.

Manuscripts will be subjected to the standard international peer review process. All papers submitted for publication are processed/reviewed quickly by the editorial office for rapid publication. It is therefore necessary that the deadlines given to authors to revise their manuscripts be respected. During revisions of the manuscript, a systematic response and/or rebuttal to the comments of the referees is essential in speeding the re-evaluation process. If the revisions to the manuscript are returned after the given deadline, the manuscript will be treated as a new submission for the review process.

Manuscript size guideline

The AEHM prefers to publish concise short papers. Manuscripts of fewer than 8 printed pages including tables and figures will be given priority in publication. Papers longer than 8 pages will only be accepted at the discretion of the Chief Editor. The size guideline may be different for special issues (invited/keynotes) of the journal, in which case the author should follow the size limits provided for the issue (usually in the conference Program book). Due to the size restrictions, appendices are not printed in the journal. If necessary appendices may be posted on the internet and cited in the text as follows (Appendix 1: available at website address). The AEHMS website (www.aehms.org) is available to post appendices, within reason.

Manuscript preparation

General

Manuscripts should be submitted in English. Authors whose native language is not English are strongly advised to have their manuscript checked by an English-speaking colleague prior to submission. The authority for spelling is the Concise Oxford Dictionary. Authors may use either English or American spelling, but only one form of spelling is to be used in any one paper.

The corresponding author should be identified with an asterisk. Fax number and an e-mail address of the corresponding author should be included, as well as a current address supplied if the author has recently moved. Full postal addresses must be given for all co-authors.

Manuscript font should be Times New Roman, 11 pt font size, 2.54 cm (1") margins,: letter size (21.6x28 cm or 8.5x11") paper. Section titles/headings should always be placed on a separate line without accompanying text. Every page should be numbered; however, there should be no reference in the text to page numbers. Authors may consult an issue of the journal for style and layout if possible. Do not use the

wordprocessing software's facility for automatic word breaks, double columns, or automatic paragraph number. The editors reserve the right to adjust the style to conform to the house style. Authors should keep a copy of their article since the journal cannot accept responsibility for damage or loss of papers. Original hardcopy manuscripts are discarded one month after publication unless the publisher is asked to return original material after use.

Abstract

A concise abstract (250–300 words) should synthesize the objectives, methods, major results, and conclusions. Acronyms should not be included in the abstract. Two to six keywords, not included in the title, should be supplied.

Tex

The following order is used: title, authors, addresses (affiliations), abstract, keywords, introduction, methodology, results, discussion/conclusions, acknowledgments, references. If footnotes are included in the text, they should be kept to a minimum and be identified with superscript numbers. Footnotes are not encouraged except those accompanying tables. Double quotation marks are used for quotations within the text. Use "and" instead of the ampersand (&).

Each of the following sections must begin on separate pages: figure legends; individual figures; table legends; individual tables including caption and footnotes. Figures should be included after the reference section or submitted in separate electronic files. Do not insert the figures into the body of the text.

Style

Write in past tense unless you are describing present or future situations. Keep sentences consice and short, not more than 30 words long. The title shoud not be all uppercase text.

Units and symbols

Use the SI system of unit symbols throughout the manuscript. The most commonly used unit symbols are: centimetre (cm); gram (g); hectare (ha); hour (h); joule (j); kilogram (kg); kilometre (km); knot (kn); langley (ly); litre (l); metre (m); microequivalent (μ eq); microgram (μ g); micrometre (μ m); micromole (μ mol); milligram (mg); millilitre (mL); millimetre (mm); minute (min); month (mo); nano (n); pico (p); second (s); tonne (t); week (wk); weight (wt); year (y); temperature (°C or K). Note that symbols are to be written in full when used outside of an expression, e.g., 1-litre bottle, 1 litre of water, but 0.45 mg l⁻¹. Use positive exponents for quantities (m³) and negative exponents for concentrations (mg l⁻¹) and rates (g m⁻³, h⁻¹). Periods are not used in these expressions.

Abbreviation

Where long names of chemicals, processes, and institutions are repeated throughout the text, shortened versions or initials should be included in parentheses after the full name first appears. Thereafter, only the shortened version is to be used. Binomials should always appear in italics and should be written in full for the first occurrence only. In succeeding occurrences, the genus name should be abbreviated to the first letter (e.g., *Escherichia coli* should appear as E. coli in following occurrences). However, where there are two or more generic names having the same initial letter, these generic names must be written in full

throughout the text. The author's name is not repeated. The author of a scientific name is not included in the title of the paper. Do not use italic text for Latin or other foreign phrases, for example, et al.

Reference

All publications cited in the text must be included in the list of references following the text of the manuscript. References that are not cited in the text are not to be included. Citations in the text should be in the following formats: single author, (Smith, 1979); two authors, (Smith and Jones, 1979); three or more authors, (Smith et al., 1979); two citations, (Smith, 1979; Dawson, 1986); one author and two or more publications, (Smith 1979, 1986); same author(s) with two publications in one year, (Smith, 1979a, 1979b); different authors with the same last name, (Smith, P., 1979; Smith, T., 1986). Names of institutions should be given in full with acronym in parantheses in the first instance and as the acronym in subsequent citations. For example (United States Environmental Protection Agency (US EPA), 1998) and later intances (US EPA, 1998).

The list of references should be arranged alphabetically by the authors surnames and if necessary, by year. The manuscript should be checked carefully to ensure that the spelling of authors' names and dates are the same in the text as in the reference list. All authors must be listed and use of 'et al.' within a reference is not allowed. References should be listed in the following formats:

[JOURNAL ARTICLE]

Vollenweider, R.A., Munawar, M., Stadelmann, P., 1974. A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes. J. Fish. Res. Board Can. 31(5), 739-762.

[BOOK]

Cairns, J., Jr., Niederlehner, B.R., Orvos, D.R. (Eds.), 1992. *Predicting Ecosystem Risk*. Princeton Scientific Publication Co., Inc., Princeton, NJ, USA.

[CHAPTER OR SECTION IN BOOK]

Dave, G., 1996. Harmonization of methods for determination of sediment and water quality in the Scandinavian countries. In: Munawar, M., Dave, G. (Eds.), *Development and Progress in Sediment Quality Assessment: Rationale, Challenges, Techniques and Strategies*, pp. 213-226. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Netherlands.

[REPORT]

Vollenweider, R.A., 1971. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Organization For Economic Cooperation and Development, Paris, France.

[ARTICLE IN FOREIGN LANGUAGE]

Hildebrand, H.H., Chávez, H., Compton, H., 1964. Aportación al conocimiento de los peces del arrecife Alacranes, Yucatán (México). (Contribution to the knowledge of Alacran reef fishes, Yucatan (Mexico). In Spanish). Ciencia 33(3), 106-135.

[CONFERENCE PRESENTATION / ABSTRACT FROM PROGRAM BOOK]

Mandrak, N.E., Munawar, M., 2006. The Rise of Introduced Fishes and Fall of Fish Species at Risk in Lake Ontario: A Review. Presented at: 49th Annual Conference on Great Lakes Research, Great Lakes in a Changing Environment, 22-26 May 2006, Windsor, Ontario, Canada. International Association for Great Lake Research.

[CONFERENCE PROCEEDINGS]

Adams, T. (Ed.), 1986. Proceedings of conference, 3–5 Nov 1985. Publisher, New York City, New York, USA.

[ARTICLE IN A CONFERENCE PROCEEDINGS]

Smith, T., Jones, G., 1986. Title of presentation. In: Adams, C. (Ed.), Title of Proceedings, pp. 216-225. Publisher, New York City, New York, USA.

Papers published in regularly published conference proceedings are given as articles in a journal. References for Ph.D and Masters thesis should include name of the university, city, provice and country. References that include websites should include the date the page was accessed. Citations in the text for personal communications or unpublished data are not included in the list of references. However, the full affiliation must be given within the text for the person(s) whose work is cited; for example, "(S. Lawrence, Freshwater Institute, Winnipeg, MB, Canada, pers. comm.)."

Tables

Tables should be numbered consecutively by their citation in the text. All tables must be refered to and cited in the text. Each table must be inserted on a separate sheet and given a suitable caption above. Footnotes should be given below the table and should be referred to by superscript letters. No vertical rules should be used. Tables should not duplicate results presented elsewhere in the manuscript.

Illustrations or figures

Photographs, charts and diagrams are all to be referred to as 'Figure(s)' and should be numbered consecutively in the order in which they are referred to in the text. Figures not cited in the text should be removed. Figure captions must be supplied as a seperate list, not as part of the figure. Figures should not be submitted in colour since they are printed in black & white/grayscale only. The file size should be no larger than 500 KB for each figure. The image must be of very good quality which is easy to read. Line drawings should include all relevant details. All lettering, graph lines and points on graphs should be sufficiently large and bold to permit reproduction when the diagram has been reduced to a size suitable for inclusion in the journal. Photocopies are not suitable for reproduction.

Proofs

Proofs will be sent to the author (first-named author if no corresponding author is identified in multiauthored papers) and should be returned to the publisher within 48 hours of receipt. Corrections should be restricted to typesetting errors; any other alterations may be charged to the author. New material can not be inserted. Any queries should be answered in full. Authors are urged to check proofs carefully before returning them since the inclusion of late corrections cannot be guaranteed.

Copyright

All authors must sign the "Transfer of Copyright" agreement before the article can be published. This transfer agreement enables the AEHMS and Taylor & Francis to protect the copyrighted material for the authors, but does not relinquish the author's proprietary rights. The copyright transfer covers the exclusive right to reproduce and distribute the article, including reprints, photographic reproductions, microfilm, or any other reproductions of similar nature and translations. Copyright transfer also includes the right to adapt the article for use in conjunction with computer systems and programs, including reproduction or

publication in machine-readable form and incorporation in retrieval systems. Authors who wish to include previously published figures in their papers are responsible for obtaining from the copyright holder permission to reproduce the figures for which copyright exists. This should be done in a timely fashion to avoid publication delays.