

# Los balances tróficos y los desequilibrios económicos: aproximación a los lagos amazónicos colombianos\*

## The trophic balance and the economic imbalances: Approach to the amazonian colombian lakes

Camilo Torres Sanabria\*\*

---

AGRADECIMIENTOS: Se reconoce la participación y apoyo de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, representada por la Dirección de Investigaciones, y el Laboratorio de Limnología liderado por Guillermo Rueda. El importante apoyo de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia, en especial al grupo de investigaciones liderado por Santiago R. Duque. De manera especial se reconoce el apoyo de la Fundación TROPENBOS representada en Colombia por Carlos Rodríguez.

\* Este artículo hace parte del proyecto de investigación: Análisis Integrado del Flujo de Bienes y Servicios Ambientales de los Lagos Inundables Amazónicos (Leticia, Amazonía Colombiana), desarrollado por la Dirección de investigaciones de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.

\*\* Ecólogo, Magíster en Economía Ambiental y Recursos Naturales, candidato a Doctor en Economía Ecológica. Docente asociado e investigador, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Ciencias Económico-Administrativas. Laboratorio de Limnología.  
Correo electrónico: camilo.torres@utadeo.edu.co.

## Resumen

Los lagos de inundación de la cuenca alta del Río Amazonas cercanos a la ciudad de Leticia, Colombia, conocidos como los lagos de Yahuaraca, generan beneficios económicos a las comunidades indígenas que se ubican en la cercanía. Estas comunidades practican diversas técnicas de extracción pesquera de varias especies de peces, tanto para el autoconsumo como para el intercambio de bienes y servicios, en el puerto de Leticia. Las técnicas de arrastre generan un mayor nivel de beneficios económicos que las artes de gramaloteo, ya que ésta última permite capturar peces de tallas pequeñas, las cuales son comercializadas a un menor precio, además, sus beneficios están condicionados por los altos costos en las jornadas de extracción. Las especies de peces analizadas en el presente documento (*Hypophtalmus edentatus*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Prochilodous nigricans* y *Mylossoma aureum*) son relevantes en la comercialización y en el consumo de las poblaciones locales y éstas, al ser extraídas, modifican significativamente la estructura trófica del ecosistema acuático, cambiando la composición de biomasa, la producción y la respiración de los componentes tróficos. Por medio de la Matriz de Leontief que se aplicó en el análisis, se identificaron los impactos generados en los componentes tróficos del sistema, al considerar un aumento porcentual en las unidades de extracción de las artes de pesca.

**Palabras clave autor:** niveles tróficos, Lagos de Yahuaraca, biomasa, Ecopath, matriz Leontief, función de beneficios.

**Palabras clave descriptores:** Amazonía colombiana, pesca local indígena, economía de recursos naturales.

## Abstract

The flood lakes in the high basin of the Amazon River named Yahuaraca lakes near to the Leticia city – Colombia, generate economic profits to the indigenous communities that are located near to this water complex. These human communities develop some fishing techniques for extract a diverse fish species, for self-consumption and for the exchange of some goods and services in the Leticia port. Drag techniques generate a higher level of economic benefits than the gramaloteo arts; because the last one catches small size of fishes which are sold at lower price, further this benefits generated by the gramaloteo technique are restricted by the high costs in the extraction season. The fish species studied in this paper (*Hypophtalmus edentatus*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Prochilodous nigricans* y *Mylossoma aureum*) are relevant for the local market and consumption. When these species are caught, the trophic structure is modified for the aquatic ecosystem, and changes the biomass composition, the production and the respiration of each trophic component. The Leontief matrix was identified impacts generated in the trophic components of the system, to consider a percentage increase in the extraction units for each fishing art.

**Key words author:** Trophic levels, Yahuaraca Lakes, biomass, Ecopath, Leontief matrix, profits function.

**Key words plus:** Colombian Amazon, indigenous local fishing, natural resources economics.

## Introducción

Los niveles de organización de los lagos de inundación tropical amazónicos son dinámicos y complejos de estructurar en los diferentes componentes ecológicos que constituyen estos ecosistemas (Junk, 1997), donde el concepto de ecosistema, en este caso, considera aspectos referentes a la población, a la comunidad, al flujo de componentes, a la transformación de la energía, a la dinámica de los ciclos, a la depredación, al consumo, a la respiración, a la eficiencia, entre otros muchos más parámetros (Cherret, 1989). Los niveles tróficos en este tipo de ecosistemas, se caracterizan por presentar distintos componentes jerárquicos, donde los peces consumidores se posicionan en los más altos niveles de la cadena trófica, a lo largo de los cuerpos de agua que componen el complejo amazónico (Batista, Inhamus, Freitas & Freire, 1998). Este componente trófico representado en las poblaciones de peces, tiene relevancia en el aporte de proteínas a la dieta de las poblaciones humanas, y genera participación en las economías locales que dependen de la dinámica hidrológica de los lagos inundables, como es el caso de Yahuaraca (lagos ubicados en las cercanías de la ciudad de Leticia, capital del departamento colombiano del Amazonas).

Para el presente documento, se aproxima a la composición trófica, mediante diversas implicaciones económicas y ecológicas, de cuatro especies de peces que tienen un mercado local definido en el puerto de Leticia y que son de alta importancia en las economías locales (*Hypophthalmus edentatus*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Prochilodus nigricans* y *Mylossoma aureum*). Se aplica la modelación de los flujos tróficos con el *software* Ecopath, considerando los impactos en la biomasa resultado de las interacciones tróficas, por medio de la matriz de impacto de Leontief, en dos escenarios hipotéticos de extracción del recurso pesquero (gramaloteo y arrastre), y un escenario donde no se registra la actividad pesquera. Esta es una matriz que permite conocer los efectos directos e indirectos de los grupos o componentes tróficos, a partir de la simulación en un aumento porcentual en la biomasa de un único grupo. Ésta puede ser resumida en una matriz que muestra -además de presentar efectos o no- información de los impactos negativos o positivos para cada grupo o componente trófico. Esta rutina se fundamentó en Hannon (1973) y Hannon y Joiris (1989) y permite el análisis de sensibilidad del modelo; las apreciaciones económicas fueron modificadas a partir de las aplicaciones de Angelini y Gomes (2008), considerando la inferencia al ecosistema del caso analizado.

De igual forma, se proponen herramientas económicas, mediante la formulación de la función de beneficios y la maximización de la misma, considerando la actividad pesquera local a pequeña escala de las especies de peces analizadas (modelos adaptados de Maldonado, 2008). La metodología propuesta permite

combinar los niveles tróficos del ecosistema con el impacto de dos técnicas de pesca muy nocivas para la dinámica ecológica, teniendo en cuenta que el impacto trófico de estas técnicas depende de los costos de extracción relacionados.

## Los lagos de Yahuaraca

La actividad pesquera asociada a los lagos de inundación de Yahuaraca, es realizada por las comunidades indígenas que se ubican en cercanía de estos cuerpos de agua. Se evidencia una pesca de autoconsumo de especies con escamas y de peces de piel, en etapas tempranas de crecimiento. Algunas cantidades extraídas por las comunidades indígenas, son parte de los excedentes que no son consumidos. Estos excedentes se comercializan en el puerto de la ciudad de Leticia en cantidades que son difíciles de monitorear, por la ambigüedad de los volúmenes extraídos, dificultando el seguimiento temporal. Dentro de la actividad de comercialización en el puerto, se articulan otros actores conocidos como los *rematistas*, quienes compran a las comunidades indígenas los excedentes de consumo a un precio inferior al que comercializan posteriormente en la plaza de mercado de Leticia, generando un fenómeno de distorsión económica en el mercado pesquero local, de acuerdo a la teoría económica moderna (Mankiw, 2003).

Los procesos de transacción comercial se realizan en unidades indefinidas de peso o volumen, constituidas en unidades transables expresadas en *zartas* que están compuestas por los diversos peces que son extraídos por cada faena, que pueden ser de 4 a 6, dependiendo del tiempo de duración de la jornada de pesca, la satisfacción del autoconsumo, y las necesidades o requerimientos en las adquisición de bienes de consumo por parte de estas comunidades indígenas en los mercados locales transables. El precio de una zarta de peces, transado directamente por las comunidades indígenas, se encuentra entre los COP \$5.000 y \$7.000<sup>1</sup>, dependiendo de la época del año, la cantidad de peces y las características de éstos (registros evidenciados por el autor en las jornadas de acompañamiento de las comunidades extractoras del recurso, en marzo de 2009). Los costos de extracción asociados a cada una de las diferentes artes expuestas, contemplan tanto los costos fijos como los costos variables de cada faena de pesca. Los costos fijos son todos aquellos que no varían con las cantidades extraídas y se realizan una sola vez en el corto plazo (se pueden definir como las inversiones iniciales que sufren un proceso de depreciación por el

---

1 Un dólar estadounidense equivale aproximadamente a COP \$2.000 según la tasa de cambio para los años 2009 y 2010.

uso). Los costos variables son todos los gastos incurridos en cada jornada o faena de extracción e incluyen los costos operacionales y demás insumos usados en cada faena. Entre menores sean los costos de extracción de cada arte o técnica de pesca, mayores serán su aplicación e impacto en la dinámica del ecosistema. La actividad desarrollada en estos lagos es opuesta a la extracción pesquera de grandes bagres de río, la cual implica connotaciones comerciales nacionales y que se desarrolla en la frontera peruana y brasilera, donde se registran rendimientos de extracción entre 88 y 480 kg/por persona/mes (Alonso, Núñez, Agudelo, Ricaurte & Sánchez, 2006).

La estructura de extracción de recursos pesqueros en los lagos, se desarrolla por medio de diferentes técnicas o artes de pesca, donde el conocimiento tradicional determina la decisión en la aplicación de cada una de éstas (Duque, 2009). Las artes de pesca expuestas en el presente análisis, son el *gramaloteo* y el *arrastre* de mallas. El primero se desarrolla en las orillas de los lagos, particularmente en sitios donde el pescador puede estar de pie, para lo cual pasan, por debajo de los pastos flotantes o gramalotes, una red que puede tener 15 o más metros de largo y aproximadamente 10 de alto. Una vez envuelto el gramalote en la red, cortan la base de los pastos y los arrastran hasta la orilla, llevando todo lo que puede contemplar el volumen de la red, a un sitio seco. Este arte de pesca captura muchas especies de consumo de tallas pequeñas y medias que se desarrollan en este hábitat. El gramalote lo componen pastos y vegetación flotante con predominio total del género *Paspalum* de tallos gruesos enraizados a la orilla del lago, conjuntamente con parches insertos de *Polygonium* y *Oriza*, y en menor medida plantas flotantes de los géneros *Pistia*, *Eichornia*, y helechos del género *Ceratopteris* (Galvis et al., 2006). Las artes de arrastre son todas aquellas actividades que contemplan la instalación de una red, por un periodo de tiempo, en sitios estratégicos de circulación de peces, la cual es recogida según consideración temporal del pescador. Estas dos técnicas son consideradas de alto impacto para las especies de peces, ya que afecta las tallas de menor tamaño. La entidad que debería organizar la actividad pesquera en la región, es el Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER); hasta el momento, no ha desarrollado ningún tipo de regulación local para estas técnicas, ni mucho menos, el control de las especies que se trabajan en este documento. Las organizaciones locales indígenas no tienen aún acuerdos de co-manejo y uso sostenible de este recurso, y la dinámica pesquera la determinan los mercados locales. Las primeras iniciativas las está liderando la Universidad Nacional de Colombia con su Grupo de Investigación Social en Limnología.

Los lagos de inundación amazónicos son lagunas laterales anegadas hidrológicamente por el río Amazonas en su cuenca alta, drenados por el río, y sus

niveles dependen del flujo freático a lo largo de la planicie de inundación. Son regulados por los arroyos selváticos de aguas negras (altos niveles de ácidos húmicos, alta cantidad de materia orgánica, bajos niveles de conductividad y temperatura promedio de 25 °C, aproximadamente) a los cuales se les aportan cantidades significativas de agua provenientes de estos planos inundables. En el caso de los lagos de Yahuaraca, se evidencian dos periodos diferenciados de inundación: uno de aguas bajas, registrado en los meses de septiembre y noviembre, y uno de aguas altas, o mayor nivel de inundación, en los meses de marzo y abril. Según Galvis et al. (2006), al comparar las capturas de peces en las lagunas, durante los periodos de aguas altas y bajas, resulta mayor el número de órdenes y familias capturadas en aguas bajas, 7 y 65 respectivamente, que las colectadas en aguas altas, 5 y 54 respectivamente. Esto refleja que el alto nivel de agua permite que los peces puedan tener una mayor dispersión, como por ejemplo desarrollar hábitat en el gramalote flotante. De igual forma, los peces pueden alcanzar profundidades hasta de 20 m, aumentando la dispersión vertical en el cuerpo de agua, lo que no impide la extracción permanente. Por otro lado, no se tienen estadísticas económicas que hagan referencia la importancia comercial, desde la perspectiva del valor de la extracción para cada pescador local, ni los ingresos generados per cápita.

Los registros de diversidad ictiológica en los lagos de Yahuaraca, señalan que en un área de 40 km<sup>2</sup> se registran más de 400 especies de peces, donde en un recorrido de 22 km se pueden cuantificar más de 137 especies diferentes (Mojica et al., 2005), lo que propondría redes tróficas complejas y de múltiples niveles. Así mismo, es necesario focalizar la dinámica trófica de las especies que componen las economías locales. Es así como se describen las siguientes especies que están relacionadas con estas características y que estructuran una aproximación trófica modelada y propuesta en el presente documento.

La especie *Hypophthalmus edentatus* y su sinónimo *Hypophthalmus marginatus*, conocidos comúnmente como mapará, son peces con el dorso de color gris claro y el vientre blanco, con puntos oscuros en la cabeza. Sus barbicelos son cortos, aplanados y de color gris. Crece hasta los 50 cm de longitud. Es una especie filtradora que se alimenta principalmente de zooplancton, pero también registra consumo de vegetación terrestre que se incorpora al cuerpo de agua (Galvis et al., 2006). Es una especie de alto consumo en la región y de alta comercialización en el puerto de Leticia, por parte de las comunidades indígenas aledañas a los lagos, donde el precio de comercialización no supera los COP \$7.000/zarta.

El pintadillo, *Pseudoplatystoma fasciatum*, es un pez de gran tamaño que crece hasta un metro de longitud, alargado y de cabeza deprimida. Cuerpo de color blanco y dorso oscuro con una serie de bandas verticales negras inter-

caladas, presenta ojos ubicados en la parte superior de la cabeza y barbillas maxilares cortas. Es de características depredadoras, en especial de juveniles, de diferentes peces más pequeños. Los adultos se encuentran en el río, pero ocasionalmente entran a las lagunas de inundación (Galvis et al., 2006). Es de mucha importancia comercial, no solo en los mercados locales sino también en los mercados nacionales.

*Prochilodous nigricans* es una especie conocida comúnmente como el bocachico, el cual alcanza una longitud máxima de 35 cm, cuya coloración es plateada con bandas negras longitudinales oscuras que corresponden a las hileras de escamas con bordes negros. Los registros de la especie se han hecho en las lagunas de inundación, como Yahuaraca, y se infiere que parte de la población pertenece a los planos de inundación durante los periodos correspondientes. Posee dientes diminutos, lo cual lo hace un alto consumidor de detritus y perifiton, en donde se han encontrado registros estomacales de algas de las clases *Chrysophyta*, *Euglenophyta*, *Cholorophyta*, *Dinophyta* y *Cyanophyta*. La reproducción ocurre en el río con las primeras crecientes (Galvis et al., 2006). Es una de las especies más importantes en las pesquerías locales de Leticia, siendo parte esencial en la dieta proteínica de las comunidades indígenas.

*Mylossoma aereum* es un pez con forma discoidal, de cuerpo comprimido y de color plateado, la altura corresponde al 78% de la longitud estándar y alcanza una longitud máxima de 20 cm. El nombre común en Leticia es la palometa blanca. Presenta mayores abundancias en la época de aguas descendentes. Los contenidos estomacales están constituidos por semillas, material vegetal proveniente de los ecosistemas terrestres que son inundados (Galvis et al., 2006). Es una especie de alta importancia en el consumo local de las poblaciones indígenas de los lagos de Yahuaraca.

Esta aproximación trófica combina aspectos relacionados con la complejidad del ambiente que depende de los periodos de inundación, donde los pulsos determinan las influencias de los organismos en los procesos ecológicos (Junk, 1997). Por otro lado, se considera que el alimento de los peces amazónicos proviene de fuentes endógenas (diversos organismos y materiales acuáticos) y de fuentes exógenas (incorporación de material proveniente de la vegetación riparia), lo cual hace que, en estos ecosistemas, sea complejo establecer los límites de los aportes tróficos o importaciones de materia y energía al sistema. Según Galvis et al. (2006), al analizar el caso del detrito como principal ruta metabólica de los ecosistemas acuáticos amazónicos, se puede afirmar que éste tiene su origen en la descomposición de la vegetación tanto acuática como terrestre, así predomine la primera. La actividad de exportación de materia al sistema

acuático, proveniente de los ecosistemas terrestres riparios, se evidencia en la época de aguas altas.

## Metodología

La estructura trófica propuesta en este documento se desarrolla bajo los componentes propios de este tipo de ecosistemas, y se expresa por medio del análisis de cuatro especies de peces (*H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*) registradas en los lagos de Yahuaraca, las cuales tienen participación y relevancia en los mercados locales. La composición trófica propuesta se desarrolla mediante la herramienta computacional del *software* Ecopath, bajo el siguiente planteamiento teórico, buscando las condiciones de equilibrio del sistema descritas inicialmente por Christensen y Pauly (1992):

$$B_i \cdot PB_i \cdot EE_i - \sum_j j l (B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji}) - EX_i = 0$$

$$B_i \cdot PB_i \cdot EE_i - \sum_j j l (B_j \cdot QB_j \cdot DC_{ji}) - EX_i = 0$$

Donde:  $B_i B_i$ : Biomasa de la presa  $i$ .

$PB_i PB_i$ : Producción / Biomasa de  $i$ .

$EE_i EE_i$ : Eficiencia ecotrófica de  $i$ .

$B_j B_j$ : Biomasa del depredador  $j$ .

$QB_j QB_j$ : Consumo / biomasa del depredador  $j$ .

$DC_{ji} DC_{ji}$ : Fracción de la presa  $i$  consumida por el depredador  $j$ .

$EX_i EX_i$ : Exportación de biomasa de  $i$  por fuera del sistema.

Así, para un sistema con  $n$  grupos o componentes tróficos, el sistema requerirá  $n$  ecuaciones lineales que son resueltas usando el método generalizado de inversas (Mackay, 1977).

La elaboración del modelo no requiere la incorporación de todos los parámetros de entrada de algunos de los grupos o componentes tróficos, ya que Ecopath relaciona la producción de un grupo con los demás que estén enlazados de manera trófica, donde esos lazos pueden estimar los parámetros que faltan de los demás grupos relacionados. Esto se basa en el supuesto que la producción de un grupo finaliza en algún lugar del sistema.

Como análisis de impacto causal se usó la matriz de Leontief, que es un método desarrollado para medir las interacciones directas o indirectas en la transferencia de biomasa de un componente trófico a otro en unidades porcentuales, donde es posible incorporar a las actividades pesqueras en el análisis como un componente más del sistema y el efecto de éstas en los demás com-



ponentes tróficos. Este análisis del Impacto Trófico Mixto (*MIT*) se construye mediante una matriz de dimensiones  $n$  por  $n$ , donde  $i$  y  $j$  representan los elementos que interactúan entre el grupo impactante  $i$  y el grupo impactado  $j$ . Se representa mediante la siguiente ecuación:

$$MIT_{i,j} = DC_{i,j} - FC_{i,j} \quad MIT_{i,j} = DC_{i,j} - FC_{i,j}$$

Donde  $DC_{i,j}$  es la composición de la dieta expresada en términos porcentuales, considerando cuanto contribuye  $j$  en la dieta de  $i$ . De igual forma,  $FC_{i,j}$  es el patrón de composición en términos de la proporción de la depredación sobre  $j$  dado que  $i$  es el predador. Cuando calculamos el patrón de composición de las artes de pesca, éstas son incluidas como predadores. El resultado se expresa en un histograma de columnas que se direccionan hacia arriba de la gráfica, para representar un efecto positivo en la biomasa de los grupos impactados por el aumento en una unidad porcentual en la biomasa del componente ubicado en el eje vertical. De igual forma se expresan columnas direccionadas hacia abajo de la gráfica, para representar un efecto negativo en la biomasa de los grupos impactados por el aumento en una unidad porcentual en la biomasa del componente ubicado en el eje vertical.

Por otro lado, la presente propuesta metodológica pretende incorporar elementos de la teoría económica en la estructura trófica que se analiza, por medio de dos artes de extracción pesquera, caracterizados en los lagos de inundación tropical amazónicos de Yahuaraca, donde se debe considerar el aporte económico a las poblaciones locales por la extracción de las cuatro especies de peces (*H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*) expresado en una función económica de beneficios (Mankiw, 2003).

La función básica de beneficios (*Ben*) se expresa mediante una expresión matemática que depende de los Ingresos Totales (*IT*) concebidos por las actividades de extracción pesquera, y los Costos Totales (*CT*) generados por dichas actividades extractivas. La función se expresa teóricamente de la siguiente forma:

$$f(Ben) = f(IT, CT) \quad f(Ben) = f(IT, CT)$$

Donde la forma funcional propuesta es:

$$Ben = IT - CT \quad Ben = IT - CT$$

$IT = p \cdot Q$ ; sea:  $p$  el precio del kilogramo de la especie de pez comercializado en el mercado local y  $Q$  las cantidades en kilogramos comercializadas en cada faena de extracción.

$CT = CF + CVCT = CF + CV$ ; sea:  $CF$  los costos fijos generados por las actividades de extracción que no dependen de las cantidades extraídas ( $Q$ ) y se incurren una sola vez al corto plazo y  $CV$  que representan los costos variables o costos que dependen directamente de las cantidades que sean extraídas ( $Q$ ) y que son generados en cada faena de extracción.

Entonces:

$Ben = (p \cdot Q) - (CF + CV)$  donde los beneficios son representados en unidades monetarias establecidas, en un periodo de tiempo y en cada arte de pesca desarrollado.

De acuerdo al anterior planteamiento económico, se desarrolla el método de Lagrange para la solución de problemas restringidos (Maldonado, 2008), en donde se pretende maximizar una función objetivo, que en este caso es la función de beneficios, con sus respectivas variables de decisión que deben estar en algún conjunto de restricciones que, para el ejercicio actual, es la función de costos. En otras palabras, maximizar los beneficios bajo la restricción de los costos de producción en los diferentes artes de pesca. El proceso de optimización de los multiplicadores de Lagrange está definido bajo el siguiente planteamiento matemático teórico:

$$\text{Max } f(Ben), \text{ Sujeto a: } f(CT): f(CT)$$

Desarrollando el planteamiento del presente análisis tenemos:

$$L = f(Ben) - \lambda[f(CT)]$$

$$L = [(p \cdot Q) - (CF + CV)] - \lambda[CF + CV]$$

$$L = [(p \cdot Q) - (CF + CV)] - \lambda[CF + CV]$$

Donde  $L$  es el Lagrangiano y  $\lambda$  es el multiplicador de Lagrange. Desarrollando el modelo de optimización propuesto, por medio de la identificación de las condiciones de primer orden necesarias para resolver el problema de maximización, tenemos que:

$$\frac{\delta L}{\delta CF} = -1 - \lambda \frac{\delta L}{\delta CF} = -1 - \lambda$$

Se encuentra el cambio marginal en los costos de extracción del recurso pesquero, de acuerdo a los dos artes propuestos, a medida que cambia en una unidad el costo que no está relacionado con las unidades extraídas o costo fijo.

$$\frac{\delta L}{\delta CV} = -1 - \lambda \frac{\delta L}{\delta CV} = -1 - \lambda$$

Lo anterior muestra el cambio marginal en los costos de extracción del recurso pesquero, de acuerdo a los dos artes propuestos, a medida que cambia en una unidad el costo relacionado con las unidades extraídas o costo variable.

Si se igualan las expresiones:

$$\frac{\delta L}{\delta CF} = -1 - \lambda \frac{\delta L}{\delta CF} = -1 - \lambda \text{ con } \frac{\delta L}{\delta CV} = -1 - \lambda \frac{\delta L}{\delta CV} = -1 - \lambda,$$

Tenemos que:

$\frac{\delta L}{\delta CF} = \frac{\delta L}{\delta CF} \frac{\delta L}{\delta CF} = \frac{\delta L}{\delta CF}$  donde los cambios marginales de los costos que dependen de las cantidades extraídas son iguales a los costos marginales de los costos que no dependen de las unidades que son extraídas mediante las diferentes artes de pesca.

Si los costos marginales de un arte de pesca (por ejemplo el gramaloteo) sobrepasan los costos marginales de la actividad sustituta (para el ejemplo el arrastre), el agente económico decide optar por la última actividad.

Por otro lado, se puede estimar una tercera condición de primer orden mediante la siguiente expresión:

$$\frac{\delta L}{\delta \lambda} = -(CF + CV) \frac{\delta L}{\delta \lambda} = -(CF + CV)$$

Al desarrollar la anterior expresión, se calcula la magnitud en la variación de los costos de extracción de cada arte de pesca, al variar en una unidad el costo de disponer o no, esa unidad extraída. También puede ser interpretada como el precio sombra o como el costo marginal que se asume por no disponer de esa unidad extraída (el análisis inverso es interpretado como el beneficio marginal que se asume por disponer de esa unidad que no se extraja).

Los registros de la estructura del ecosistema que se usaron para la formulación del modelo propuesto, provienen de trabajos realizados en los lagos de inundación de la cuenca media y alta del río Amazonas, los cuales han sido expuestos en el trabajo de Angelini y Petrere (1996), donde muestran la composición trófica de los lagos de inundación tropical amazónicos. Estos primeros registros se han venido complementado y ajustando en posteriores documentos

desarrollados por Angelini, Frabe y da Silva (2006). De acuerdo a las estructuras en la composición de la producción primaria de los lagos amazónicos, se han desarrollado trabajos desde la década de los ochenta con Junk y otros autores (Junk, Bayle & Sparks, 1989; Junk, 1997). Los estudios en la composición de plantas macrófitas en los lagos amazónicos es sustentado en el estudio de Junk y Piedade (1997). La composición en la estructura ecológica del perifíton es consolidada a partir del estudio doctoral de Doyle (1991). De igual forma, es necesario contemplar la acción de la hojarasca del bosque de inundación que se incorpora al cuerpo de agua, haciendo parte de las estructuras tróficas del sistema mediante procesos de descomposición y consumo (Rueda, Wantzen & Beltrán, 2006).

Con respecto a la composición trófica de las poblaciones de peces analizados en el presente documento, se obtuvo la información alimentaria, biomasa y mortalidad, en estudios de Cutrim y Batista (2005) para la especie *Hypophtalmus edentatus*; para las poblaciones de *Pseudoplatystoma fasciatum*, se retomaron estudios de Angelini y Angostinho (2005), composición de dietas de bagres (Ávila, 1999; Fabre, Donato & Alonso, 2000) y la estructura de la biomasa de los mismos (Fabre et al., 2000). Para *Prochilodus nigricans*, la información fue obtenida en Isaac y Moura (1998) complementada con el trabajo de Vieira (2003). La información recopilada para la especie *Mylossoma aureum* fue tomada del trabajo de Angelini (2002) complementado con la revisión de Angelini y Angostino (2005), ratificado con el reciente trabajo de Peña, Alonso y Agudelo (2009), realizado para los lagos de Yahuaraca y comparado con el estudio realizado en Yahuaraca por Peña (2008) para la especie de palometa conocida como *Mylossoma duriventre*. Las descripciones de las especies de peces analizadas en el presente documento, fueron corroboradas por el estudio de Mojica et al. (2005), Galvis et al. (2006) y por el estudio correspondiente al conocimiento tradicional de las comunidades indígenas locales en el uso y extracción de estas especies del lago Yahuaraca (Duque, 2009). Los precios de las especies comercializadas en el puerto de Leticia se evidenciaron y registraron en marzo de 2009 (Torres & Morales, 2009) y se confrontaron con los registro tomados por la Corporación Colombia Internacional (2009) donde también se registran los costos de extracción de algunas de las técnicas o artes de pesca desarrolladas en los lagos de Yahuaraca. La evidencia empírica en la zona muestra que no hay ningún tipo de discriminación o selección de estas cuatro especies capturadas.

## Resultados

La herramienta analítica señala que las cuatro especies de peces analizadas pertenecen a los niveles tróficos superiores o consumidores. La Tabla 1 muestra los parámetros que fueron incorporados al modelo, para así calcular la eficiencia ecotrófica de cada componente en ausencia de actividades extractivas. La mayor biomasa por unidad de área de un componente consumidor es de la especie de *P. nigricans*, y consume altas cantidades de pastos aportados por el bosque ripario. El modelo calculado muestra que esta especie registra los valores más altos de producción por unidad de biomasa (Tabla 1).

**Tabla 1**  
Estimaciones realizadas por medio del software Ecopath de los componentes tróficos analizados en los lagos de Yahuaraca en un escenario sin pesca de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*.

Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (t/km <sup>2</sup> )	Biomass (t/km <sup>2</sup> )	Prod./biom. (year)	Cons./biom. (year)	Ecotrophic efficiency	Production/ consumption	Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (t/km <sup>2</sup> )	Biomass (t/km <sup>2</sup> )	Prod./biom. (year)	Cons./biom. (year)	Ecotrophic efficiency	Production/ consumption
<i>H.edentatus/H.marginatus</i>	2.56	1	4.123	4.123	3.4	7.6	0.488	0.447	<i>H.edentatus/H.marginatus</i>	2.56	1	4.123	4.123	3.4	7.6	0.488	0.447
<i>P.fasciatum</i>	3.27	1	1.9	1.9	4	12	0	0.333	<i>P.fasciatum</i>	3.27	1	1.9	1.9	4	12	0	0.333
<i>P.nigricans</i>	2.06	1	5.125	5.125	4.57	10	0.292	0.457	<i>P.nigricans</i>	2.06	1	5.125	5.125	4.57	10	0.292	0.457
<i>M.aureum</i>	2.22	1	4.644	4.644	2.23	8.3	0.881	0.269	<i>M.aureum</i>	2.22	1	4.644	4.644	2.23	8.3	0.881	0.269
<i>Macrobrachium</i>	2	1	3.2	3.2	8	80	0	0.1	<i>Macrobrachium</i>	2	1	3.2	3.2	8	80	0	0.1
Zooplankton	2.11	1	24.2	24.2	54.7	273.5	0.52	0.2	Zooplankton	2.11	1	24.2	24.2	54.7	273.5	0.52	0.2
Macrophytes	1	1	17.1	17.1	4	-	0.9	-	Macrophytes	1	1	17.1	17.1	4	-	0.9	-
Periphyton	1	1	38	38	8.8	-	0.2	-	Periphyton	1	1	38	38	8.8	-	0.2	-
Flooded Forest/Gramalote	1	1	39060	39060	0.1	-	0.02	-	Flooded Forest/Gramalote	1	1	39060	39060	0.1	-	0.02	-
Phytoplankton	1	1	17.1	17.1	205	-	0.4	-	Phytoplankton	1	1	17.1	17.1	205	-	0.4	-
Detritus	1	1	-	-	-	-	0.512	-	Detritus	1	1	-	-	-	-	0.512	-

Fuente: Autor.

La eficiencia ecotrófica calculada para la especie *P. fasciatum* es igual a cero, donde el modelo no incorpora datos de depredación natural para esta especie. De igual forma, presenta el nivel trófico mayor, considerando los altos niveles de depredación de otros peces de menor talla. Además ésta es la especie que tiene mayores niveles de consumo por cada unidad de biomasa (Tabla 1).

Al incorporar al modelo, las cantidades que son extraídas por medio de las dos artes de pescas analizadas (gramaloteo y arrastre), se evidencia el cambio de los valores en la eficiencia ecotrófica de las cuatro especies de peces donde las artes de pesca reestructuran el flujo de consumo de la red modelada. En la Tabla 2, se puede ver la reasignación de valores y el balance trófico al considerar el efecto de las cantidades extraídas por la pesca, en especial con la especie *P.*

*fasciatum*, la cual no presenta depredadores naturales en sus etapas adultas en los lagos, pero sí tiene una demanda alimenticia por las poblaciones humanas. Esta es la razón por la cual aumentan los valores de la eficiencia ecotrófica al pasar de un escenario sin pesca frente a otro con pesca.

Tabla 2

Estimaciones realizadas por medio del software Ecopath de los componentes tróficos analizados en los lagos de Yahuaraca en un escenario con pesca (gramaloteo y arrastre) de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*.

Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (t/km <sup>2</sup> )	Prod./biom. (/year)	Cons./biom. (/year)	Ecotrophic efficiency	Production/ consumption	Group name	Trophic level	Habitat area	Biomass in habitat area (t/km <sup>2</sup> )	Prod./biom. (/year)	Cons./biom. (/year)	Ecotrophic efficiency	Production/ consumption		
<i>Hedentatus/Hmarginatus</i>	2.56	1	4.123	4.123	3.4	7.6	0.502	0.447	<i>Hedentatus/Hmarginatus</i>	2.56	1	4.123	4.123	3.4	7.6	0.502	0.447
<i>P.fasciatum</i>	3.27	1	1.9	1.9	4	12	0.034	0.333	<i>P.fasciatum</i>	3.27	1	1.9	1.9	4	12	0.034	0.333
<i>P.nigricans</i>	2.06	1	5.125	5.125	4.57	10	0.308	0.457	<i>P.nigricans</i>	2.06	1	5.125	5.125	4.57	10	0.308	0.457
<i>M.aureum</i>	2.22	1	4.644	4.644	2.23	8.3	0.897	0.269	<i>M.aureum</i>	2.22	1	4.644	4.644	2.23	8.3	0.897	0.269
Macrobranchium	2	1	3.2	3.2	8	80	0	0.1	Macrobranchium	2	1	3.2	3.2	8	80	0	0.1
Zooplankton	2.11	1	24.2	24.2	54.7	273.5	0.52	0.2	Zooplankton	2.11	1	24.2	24.2	54.7	273.5	0.52	0.2
Macrophytes	1	1	17.1	17.1	4	-	0.9	-	Macrophytes	1	1	17.1	17.1	4	-	0.9	-
Periphyton	1	1	38	38	8.8	-	0.2	-	Periphyton	1	1	38	38	8.8	-	0.2	-
Flooded Forest/Gramalote	1	1	39060	39060	0.1	-	0.02	-	Flooded Forest/Gramalote	1	1	39060	39060	0.1	-	0.02	-
Phytoplankton	1	1	17.1	17.1	205	-	0.4	-	Phytoplankton	1	1	17.1	17.1	205	-	0.4	-
Detritus	1	1	-	-	-	-	0.512	-	Detritus	1	1	-	-	-	-	0.512	-

Fuente: Autor.

La red trófica se representa en la Figura 1, donde la parte *a*) muestra los conectores tróficos de los diferentes niveles, allí se evidencia que la especie *P. fasciatum* está en el nivel trófico más alto del modelo. La Figura 2 en la parte *b*), refleja que la red trófica y sus conectores no presentan dependencia entre los niveles tróficos y la relación entre la biomasa y la producción (Longevidad), calculado por medio del método estadístico de mínimos cuadrados ordinarios, con una significancia estadística superior al 99% de los parámetros estimados y una relevancia general del modelo. Muestra que el intercepto tiene una pendiente mayor a cero, de lo cual se infiere que hay una relación positiva entre los niveles tróficos y la relación existente entre la biomasa y la producción de cada componente trófico.

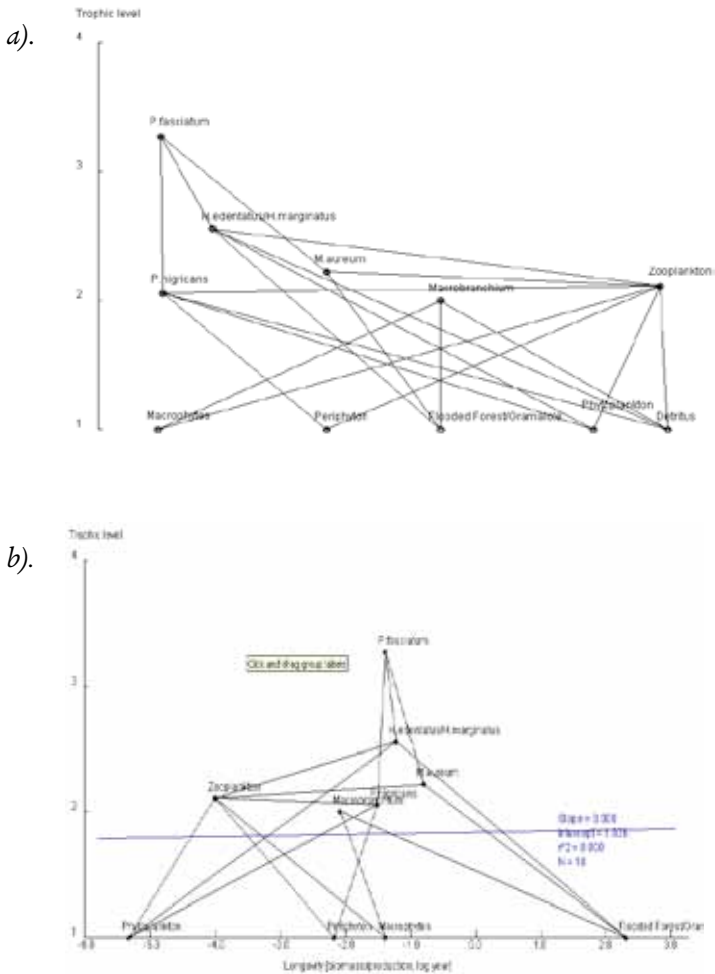


Figura 1. Estructura de la red trófica para las cuatro especies de peces analizadas en los lagos de Yahuaraca. a). Niveles tróficos registrados en la aproximación trófica. b). Relación de los niveles tróficos y la relación entre biomasa y producción mediante un análisis de regresión lineal por el método de mínimos cuadrados ordinarios.

Fuente: Autor.

Los flujos tróficos evidencian una alta tasa de respiración o aporte de materia orgánica por procesos de descomposición (ton/km<sup>2</sup>/año), de acuerdo a los componentes tróficos representados en el diagrama de flujo de la Figura 2. De las especies de peces que aportan las mayores cantidades de biomasa al sistema mediante procesos de descomposición es la M. aereum, la cual aporta al sistema 20.5 ton/km<sup>2</sup>/año.

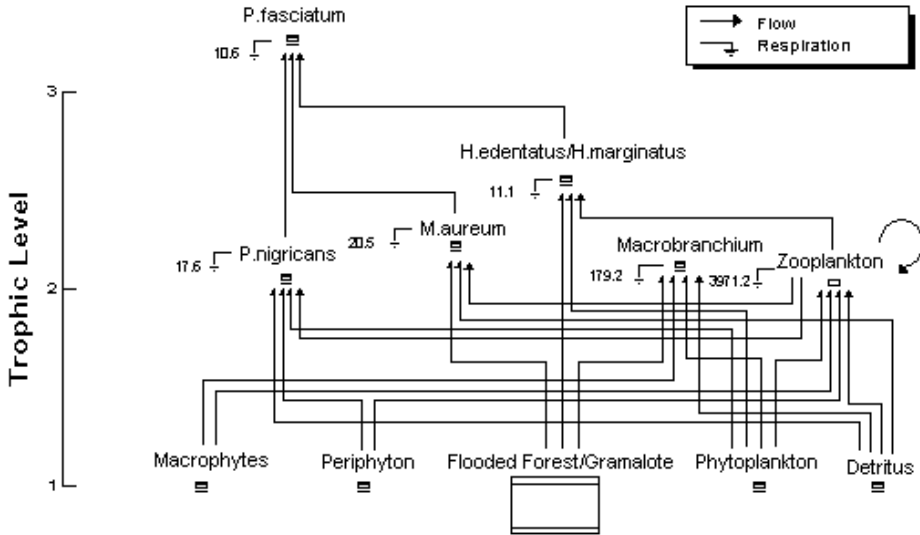


Figura 2. Red trófica para las cuatro especies de peces analizadas en los lagos de Yahuaraca. Diagrama de flujos y cantidades expresadas de la respiración (ton/km<sup>2</sup>/año) de los componentes tróficos consumidores, calculado el software Ecopath.

Fuente: Autor.

La matriz de Leontief es una herramienta que posibilita conocer los efectos directos e indirectos en la biomasa de los grupos o componentes tróficos, a partir de la simulación en un aumento en una unidad porcentual en la biomasa de un único grupo o componente que impacta a los demás (Angelini & Gomes, 2008). Las Figuras 3 y 4 evidencian los impactos positivos o negativos de cada grupo resultado del incremento en un 1% de cada componente que impacta a los demás, bajo un escenario sin pesca y otro con pesca, respectivamente.

La Figura 3 muestra que en un escenario sin extracción pesquera, la especie *P. fasciatum* tiene un impacto positivo en su biomasa, cuando aumenta en un 1% los niveles de biomasa de la especie *H. edentatus*. La especie de pintadillo o *P. fasciatum* impacta de manera negativa a las demás especies de peces, cuando aumenta en una unidad porcentual su biomasa, de acuerdo a su comportamiento trófico de consumidor. El comportamiento trófico de la especie *M. aureum* y su aumento en una unidad porcentual en la biomasa, afecta de manera negativa a las especies *H. edentatus* y *P. nigricans*, y de manera positiva al depredador *P. fasciatum* (Figura 3).



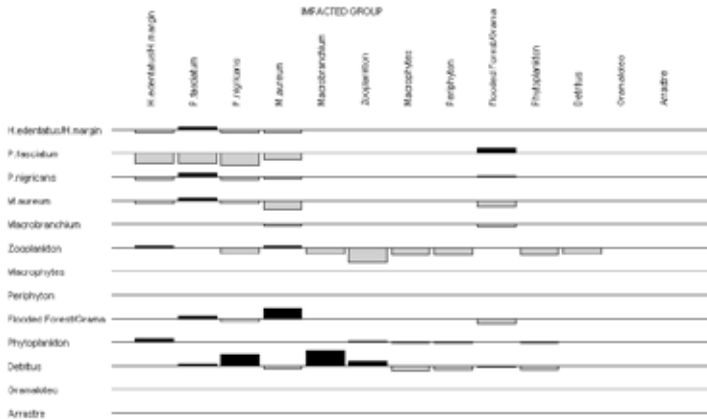


Figura 3. Matriz de impacto trófico de Leontief bajo la estructura de un escenario sin extracción pesquera de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*. Fuente: Autor.

La siguiente matriz de impacto, considerando el desarrollo de las actividades extractivas de pesca, muestra que el aumento en una unidad porcentual en la biomasa de la especie *P. fasciatum* genera disminución de la biomasa de las especies de peces analizadas. Al considerar en el modelo a las artes de pesca (gramaloteo y arrastre) como un componente trófico adicional, se puede decir que al aumentar en una unidad porcentual las unidades de extracción, se impacta de manera negativa a la biomasa de la especie *P. fasciatum*, lo que impactaría causalmente, de manera positiva, a las demás especies de peces (Figura 4).

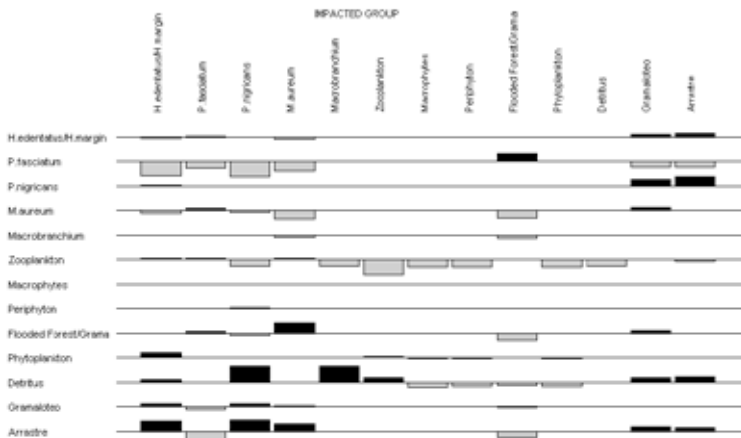


Figura 4. Matriz de impacto trófico de Leontief bajo la estructura de un escenario con extracción pesquera (gramaloteo y arrastre) de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*. Fuente: Autor.

Al hacer la comparación entre las diferencias del resultado de la Matriz de Leontief de un escenario sin pesca, frente a un escenario donde se incorporan las técnicas nocivas del gramaloteo y el arrastre, como grandes depredadores, se puede inferir que el tamaño y capacidad del impacto negativo de estas dos técnicas nocivas está influenciado directamente por los costos de extracción asociadas a las mismas. Es decir, entre menores sean los costos de extracción de un arte de pesca, es mayor el efecto negativo que tiene esta técnica en la biomasa disponible de los componentes tróficos superiores, y paralelamente acciona un efecto positivo en los niveles tróficos inferiores o componentes que son consumidores o productores primarios.

La extracción del recurso pesquero en los lagos de Yahuaraca, se realiza por parte de las comunidades indígenas que se localizan junto a este cuerpo de agua. La especie que registra los mayores niveles de extracción es conocida comúnmente como bocachico (*P. nigricans*), que se considera como una especie de alto consumo y buena comercialización local. El arte de pesca más apropiado para la captura de esta especie son las artes de arrastre (Barthem & Goulding, 2007). De igual forma, una de las especies de más alto consumo local es la palometa o *M. aureum* (Peña, 2008). La Corporación Colombia Internacional-CCI (2009) ha registrado estos niveles de extracción de acuerdo a los seguimientos en el puerto de Leticia, y en el presente documento se ha generado la diferenciación por arte de pesca expresado en la Tabla 3.

Tabla 3  
Cantidades aproximadas en la extracción anual por pescador, de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*, en los lagos de Yahuaraca (gramaloteo y arrastre).

Group \ catch (ton/km2/year)	Gramaloteo	Arrastre	Total catch
<i>H.edentatus/H.marginatus</i>	0.05	0.15	0.2
<i>P.fasciatum</i>	0.06	0.2	0.26
<i>P.nigricans</i>	0.08	0.3	0.38
<i>M.aureum</i>	0.075	0.09	0.17
Total catch	0.265	0.74	1.005
Trophic level	2.47	2.51	2.5

Fuente: Modificación de los registros del puerto de Leticia (CCI, 2009) mediante narraciones y seguimientos locales.

La maximización de la función de beneficios muestra que el arte pesquero del arrastre presenta los mayores beneficios, frente al gramaloteo, considerando

las condiciones de restricción en los costos generados. La especie que involucra los mayores beneficios de acuerdo a los costos de extracción es la especie *P. fasciatum* y la especie que involucra los menores beneficios de acuerdo a los costos de extracción es la Palometa o *M. aureum*, en la técnica de arrastre (Tabla 4).

**Tabla 4**  
Maximización económica de los beneficios generados por individuo de acuerdo a la extracción anual de las especies *H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*, en los lagos de Yahuaraca (gramaloteo y arrastre).

Group \ value profits (USD/2009)	Fish Arts			Total value
	Gramaloteo	Arrastre	Catch value	
H.edentatus/H.marginatus	148.67	446	594.66	594.66
P.fasciatum	252.43	841.58	1094.02	1094.02
P.nigricans	217.3	814.88	1032.18	1032.18
M.aureum	148.52	178.22	326.73	326.73
Total value	766.91	2280.68	3047.59	3047.59
Total cost	613.53	1710.51	2324.04 -	
Total profit	153.38	570.17	723.55 -	

Fuente: Cálculos del Autor.

Los beneficios económicos generados por cada individuo a partir de las técnicas de arrastre, son mayores a los beneficios económicos obtenidos por el gramaloteo en 417 unidades monetarias para el año 2009 (Tabla 4). Estos cálculos son considerados por individuo o pescador.

## Discusión

Las cuatro especies de peces descritas en el modelo trófico (*H. edentatus*, *P. fasciatum*, *P. nigricans* y *M. aureum*), hacen parte de los niveles superiores ya que son consumidores de organismos consumidores que son primarios, en especial la especie *P. fasciatum* o Pintadillo la cual consume peces de menor talla y de todo tipo (Duque, 2009; Mojica et al., 2005). La especie *P. nigricans* o Bocachico consume altas cantidades de detritus y gramalote aportado a los costados de los lagos (Duque, 2009), lo cual se registra en el presente análisis por medio de los altos niveles de biomasa para esta especie que, igualmente, es de las más extraídas por las comunidades locales, por la evidente tendencia al autoconsumo. En las entrevistas, los pescadores de esta especie exponen que, por razones culturales y propias de su cosmovisión del entorno, la preferencia de consumo es por peces con escamas, dejando para el intercambio comercial a las especies de piel como el Pintadillo o *P. fasciatum*.

Al considerar la eficiencia ecotrófica en un escenario donde no se realizan actividades de pesca, se evidencia que especies como *P. fasciatum* no tienen depredadores naturales, también corroborado por Mojica et al. (2005), Galvis et al. (2006) y Duque (2009). Al incorporar las artes de arrastre y gramaloteo dentro del análisis del modelo trófico, se evidencia una distribución de la eficiencia ecotrófica estimada de las cuatro especies de peces (véanse Tablas 1 y 2). Por otro lado, los niveles tróficos del modelo propuesto se relacionan entre sí por medio de los flujos de interacción (Angelini & Angostinho, 2005; Angelini et al., 2006), pero en el modelo propuesto no se encontró relación entre la longevidad (relación biomasa/producción) y los niveles tróficos superiores como lo proponen Christensen y Pauly (1992); en otras palabras, no se puede concluir que al tener un mayor nivel trófico se tiene mayor longevidad (Figura 1, b). Paralelamente se debe considerar que las especies de peces que aportan las mayores cantidades de materia orgánica al sistema en forma de detritus por procesos metabólicos de alimentación y respiración, son las especies que dependen alimenticiamente, en gran parte, del aporte de materia orgánica proveniente del bosque ripario. Este caso se evidencia con la especie *M. aereum*, la cual aporta al sistema más de 20 ton/km<sup>2</sup>/año de materia orgánica., y según Mojica et al. (2005), Galvis et al. (2006), Peña (2008) y Duque (2009), se alimenta de frutas y flores provenientes del bosque (Figura 2).

La especie *P. fasciatum* genera un impacto negativo en la biomasa de las demás especies de peces analizadas en el modelo propuesto, cuando aumenta en una unidad porcentual su biomasa. Esto es por el comportamiento alimenticio de consumidor de este pez, el cual consume peces de menores tallas como bocahico (*P. nigricans*), palometa (*M. aureum*) y Mapará (*H. edentatus*), sustentado por los estudios de Fabre, Barthem, Carvalho y Angelini (2005), Mojica et al. (2005), Angelini et al. (2006), Galvis et al. (2006) y Duque (2009). Por otro lado, se puede evidenciar que al incorporar al modelo las unidades de captura por medio de las artes de pesca de arrastre y gramaloteo, la especie que se ve impactada de manera negativa en mayor grado es *P. fasciatum*, lo que provoca de manera causal el aumento de las biomásas de las otras tres especies. El arrastre es el arte de pesca que más impacta de forma negativamente a *P. fasciatum*, con respecto al gramaloteo, ya que esta especie es más impactada en las etapas juveniles, que son prolongadas con respecto a las demás especies (Galvis et al., 2006) y el arrastre de redes muy pequeñas afecta de manera significativa este tipo de depredadores. El otro factor que impacta de manera negativa a esta especie es que los costos de extracción del arrastre son menores que los costos del gramaloteo.

Al identificar a *P. nigricans* como una de las especies que tienen mayores niveles de extracción para el autoconsumo y comercialización local, por parte de las poblaciones indígenas, se pueden inferir los beneficios económicos que esta actividad genera. Esta especie registra una extracción por individuo o pescador de 80 kg/km<sup>2</sup>/año por medio de la técnica del gramaloteo, y más de 300 kg/km<sup>2</sup>/año por medio del arrastre. Lo anterior se evidencia a través de los seguimientos locales y los registros en el puerto de Leticia realizados por la CCI (2009). Los beneficios generados en la extracción de las especies de peces analizadas, son mayores cuando se realizan por medio de las artes de arrastre, debido a los costos de extracción en que se incurren, que son menores que los costos de extracción por jornada de gramaloteo. En los resultados expuestos en la Tabla 4, se muestra que los beneficios económicos totales por individuo son de COP \$724 para el 2009, considerando de manera conjunta la extracción pesquera por medio de las técnicas de gramaloteo y arrastre. Al evidenciar las faenas de pesca en la zona de estudio, se observa que se requiere de mayor tiempo por jornada en el gramaloteo, obteniendo peces de menor talla.

## Referencias

- Alonso, J. C., Núñez, M., Agudelo, E., Ricaurte, L. F. & Sánchez, C. L. (2006). Ecosistemas acuáticos de la amazonia colombiana: Avances y prospectivas. *Revista Colombia Amazónica*, 6 (1), 10-28.
- Agudelo, E., Alonso, J. C., Sánchez, C. L., Núñez, M. & Ricaurte, L. F. (2006). Amazonia: el fileteo como alternativa para la generación de empleo y renta en la región colombiana. *Infopesca Internacional*, 25 (1), 19-27.
- Angelini, R. (2002). Avaliacao da capacidade-suporte da represa do Broa para a colocacao de tanques-rede. *Revista Saude e Ambiente*, 3 (2), 42-48.
- Angelini, R. & Angostinho, A. A. (2005). Parameter estimates for fishes of the upper Paraná river and Itaipu reservoir (Brazil). *Naga-WorldFish Center Newsletter*, 28 (1), 53-57.
- Angelini, R., Fabre, N. N. & da Silva, U. (2006). Tropic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish. *African journal of Agricultural Research*, 1 (5), 151-158.
- Angelini, R. & Gomes, L. C. (2008). *O artesao de ecossistemas: construindo modelos com dados*. Maringá: Editora da Universidade Estadual de Maringá.
- Angelini, R. & Petrere, M. (1996). The ecosystem of the Broa Reservoir (Brasil), modeled using the Ecopath II. *Naga - The ICLARM Quartely*, 19 (2), 36-41.
- Ávila, M. I. (1999). *Aspectos de la biología y ecología de los peces de consumo en la región de Araracuara, con énfasis en las familias Pimelodidae, hypophthalmidae, Anostomidae, Serrasalmididae, Chichlidae y Scianidae*. Trabajo de grado, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Barthem, R. & Goulding, M. (2007). *Un ecosistema inesperado: la Amazonia revelada por la pesca*. Lima: Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica.
- Batista, V. S., Inhamus, A. J., Freitas, C. E. & Freire, D. (1998). Characterization of the fishery in river communities in the low/high Amazon region. *Fisheries Management and Ecology*, 5 (1), 419-435.
- Christensen, V. & Pauly, D. (1992). Ecopath II - A software for balancing steady-state ecosystems models and calculating network characteristics. *Ecological modeling*, 61, 169-185.
- Cherret, J. M. (1989). *Ecological concepts*. London: Blackwell Scientific Publications..
- Corporación Colombia Internacional. (2009). Servicio de información pesquero y acuícola. Sistema de información de precios agropecuarios. Extraído en Junio, 2009, de [http://www.cci.org.co/cci/cci\\_x/scripts/home.php?men=101&con=192&idHm=2&opc=199](http://www.cci.org.co/cci/cci_x/scripts/home.php?men=101&con=192&idHm=2&opc=199)
- Cutrim, L. & Batista, V. S. (2005). Determinacao de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus edentatus*) na Amazonia Central. *Acta Amazonica*, 35 (1), 85-92.
- Doyle, R. D. (1991). *Primary production and nitrogen cycling within the periphyton community associated with emergent aquatic macrophytes in an Amazon floodplain lake*. Ph.D. Thesis, University of Maryland at College Park, USA.
- Duque, S. R. (2009). *Conocimiento local indígena sobre los peces de la Amazonia: Lagos de Yahuaraca*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. Bogotá: Editora Guadalupe.
- Fabre, N. N., Barthem, R., Carvalho, A.R. & Angelini, R. (2005). *Sistema integrado para o manejo dos grandes bagres migradores*. Amazonas, Brasil: Editorial do IBAMA, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis.

- Fabre, N. N., Donato, J. C. & Alonso, J. C. (2000). *Bagres de la Amazonia colombiana: un recurso sin fronteras*. Serie: Estudios regionales de la Amazonia colombiana. Bogotá: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI.
- Galvis, G., Mojica, J. I., Duque, S. R., Castellanos, C., Sánchez, D., Arce, M. et al. (2006). *Peces del medio Amazonas. Región de Leticia* (Serie guías tropicales de campo N° 5, Conservación Internacional). Bogotá: Editorial Panamericana, Formas e Impresos.
- Hannon, B. (1973). The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 41 (3), 535-546.
- Hannon, B. & Joiris, C. A. (1989). Seasonal analysis of the Southern North Sea ecosystem. *Ecology*, 70 (6), 1961-1934.
- Isaac, V. J. & Moura, U. S. (1998). Taxa de consumo alimentar de tres populacoes de peixes do estuario do rio Caete, Braganca, no litoral Norte do Brasil. *Boletim Serie Zoologia*, 14 (1), 57-75.
- Junk, W. J. (1997). The central Amazon floodplain: Ecology of a pulsing system. *Ecological studies*, 126 (1), 147-185.
- Junk, W. J., Bayle, P. B. & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain system. *Fish aquatically sciences*, 106, 113-127.
- Junk, W. J. & Piedade, M. T. (1997). Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. *Ecological Studies*, 126 (1), 147-185.
- Maldonado, J. H. (2008). *Economía de recursos naturales: aplicaciones de economía computacional en la solución de problemas dinámicos*. Universidad de Los Andes, Facultad de Economía. Bogotá: Ediciones Uniandes.
- Mackay, A. L. (1977). The generalized inverse and inverse structure. *Acta Crystallographica Section A*, 33 (1), 212-215.
- Mankiw, G. (2003). *Principles of economics* (2<sup>nd</sup> ed.). New York: Harcourt Brace and Company.
- Mojica, J. I., Galvis, G., Arbeláez, F., Santos, M., Vejarano, S., Prieto, E. et al. (2005). Peces de la cuenca del río Amazonas en Colombia: Región de Leticia. *Biota Colombiana*, 6 (2), 191-210.
- Peña, L. C. (2008). *Pesca de la Palometa (Mylossoma duriventre) en el sector de frontera Brasil-Colombia-Perú del Río Amazonas: consumo, biología reproductiva y dinámica poblacional*. Tesis de Maestría no publicada, Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, Leticia.
- Peña, L. C., Alonso, J. C. & Agudelo, E. (2009). *Biología reproductiva de la Palometa (Mylossoma duriventre, Cuvier 1818) en el sector de frontera Brasil-Colombia-Perú*. Tesis de Maestría no publicada, Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, Leticia.
- Rueda, G., Wantzen, K. M. & Beltrán, T. M. (2006). Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: Effects of seasonal hydrological changes. *Journal of North American Benthological Society*, 25 (1), 231-247.
- Torres, C. & Morales, L. F. (2009). *Estructura del mercado pesquero asociado al sistema de lagos de inundación amazónicos: Leticia, Amazonía colombiana* (working paper). Bogotá: Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Facultad de Administración de Empresas Agropecuaria.
- Vieira, E. F. (2003). *Estudo da dinamica sazonal e interanual da estrutura populacional e do impacto da exploracao pesqueira dos jaraquis nos subsistemas hidrográficos da Amazonia central*. Tese de Doctorado, IMPA, Manaus, Brasil.