



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



PROCESOS DINÁMICOS SUBYACENTES AL CONCEPTO DE SALUD DEL ECOSISTEMA

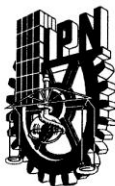
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

THELMA MÓNICA RUIZ BARREIRO

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2012



SIP-14

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 16 del mes de Noviembre del 2012 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"PROCESOS DINÁMICOS SUBYACENTES AL
CONCEPTO DE SALUD DEL ECOSISTEMA"**

Presentada por el alumno:

RUIZ
Apellido paterno

BARREIRO
materno

THELMA MÓNICA
nombre(s)

Con registro:

B	1	0	1	3	3	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

DR. DANIEL LLUCH BELDA

DR. MANUEL JESÚS ZETINA REJÓN

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

DR. JUAN GABRIEL DÍAZ URIBE

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 30 del mes Noviembre del año 2012
el (la) que suscribe ING. PESQ. THELMA MÓNICA RUIZ BARREIRO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro B101331 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"PROCESOS DINÁMICOS SUBYACENTES

AL CONCEPTO DE SALUD DEL ECOSISTEMA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

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

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

ING. PESQ. THELMA MÓNICA RUIZ BARREIRO

nombre y firma

Dedicada a:

A Dios - por su amor, por darme la vida y enseñarme a descubrir los talentos que puso en mí para compartirlos con los demás.

A mis padres: Rosalío Ruiz y Thelma Barreiro Q.

A mis hijos: Ithan y Erik

A mis hermanos, Reynaldo y Francisco

por ser esas personas que le dan sentido a mi vida, porque en cada detalle puedo ver su interés por mi bienestar y siempre están ahí incondicionalmente para mí...

Agradecimientos:

Agradezco de manera muy especial al Dr. Francisco Arreguín Sánchez por la dirección de esta tesis, por su calidez en el trato personal, por su amistad, su sencillez, sus consejos, su paciencia, por impulsarnos a salir al mundo, por compartir sus conocimientos y experiencias, por contagiarme su positivismo y porque siempre se puede contar con su apoyo, muchísimas gracias!

Al Dr. Manuel Zetina R. (y Gladis) por su amistad y su interés en apoyarnos en todo lo que está a su alcance, por sus consejos y eternas asesorías, por compartir sus experiencias y conocimientos, por siempre estar ahí cuando necesitamos ayuda y por ser tan directo para decir las cosas :/ muchas gracias a ambos!

Al M. en C. Gustavo de la Cruz A. por transmitirnos su pasión por la ecología, por siempre estar accesible (a pesar de sus múltiples pendientes) para ayudarme a entender la ecología detrás de las matemáticas, por ampliarme la visión en muchos aspectos de la ecología y por su amistad... mil gracias! =)

A la comisión revisora de esta tesis por los comentarios y sugerencias hechas:
Dr. Daniel Lluch Belda, Dr. Juan Gabriel Díaz Uribe, Dr. Pablo del Monte Luna,
Dr. Ernesto Chávez, muchas gracias.

A Arturo G.B. por su apoyo económico en este tiempo a pesar de la situación y dificultades... gracias.

A todos aquellos (as) con los que he compartido esta etapa en CICIMAR, por su amistad, su cariño y ayuda: Fabián y Margarita, Marcela, Andrés, Eduagdo, Lavy, Rocio, Jatziry, Joao, Iván (†), Arturo Tripp, Enrique Arcos, Paul, Jessica N., Flor, Juan Carlos, Michell., Sergio, Tatiana, Lizbeth, Becky y Luis Salcido.

Al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico otorgado.

A todo el personal que nos apoya de una u otra manera en nuestra estancia en CICIMAR-IPN: Humberto Ceseña, Cesar, Gaby, Indra, Susana Martínez y Roberto (computo) Tere Barriga, Laura, Martina, Juan, Magda, Isadora y Margarita, gracias!

Y de manera muy especialmente a Letty: por tu amistad, tus sabios consejos, tu ánimo, tu cariño y tu apoyo incondicional (por tus oraciones), por siempre estar ahí para mí, un millón de gracias!!

CONTENIDO

GLOSARIO	1
RESUMEN	4
ABSTRACT	5
1. INTRODUCCIÓN	6
1.1. ANTECEDENTES	15
1.2. JUSTIFICACIÓN	19
2. OBJETIVOS	22
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
3. MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.1. ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN:	22
3.2. ÁREA DE ESTUDIO.	23
3.3. DESCRIPCIÓN DEL MODELO <i>Ecopath with Ecosim</i>	24
3.4. DESCRIPCIÓN DE LOS MODELOS TRÓFICOS SELECCIONADOS PARA EL EXPERIMENTO DE SIMULACIÓN.	26
3.5. EXPERIMENTO DE SIMULACIÓN DE PERTURBACIÓN DEL ECOSISTEMA	39
3.6. PROCEDIMIENTO PARA EL ANÁLISIS DE RESULTADOS.	40
4. RESULTADOS	41
4.1. DINÁMICA DE FLUJOS: Ascendencia <i>versus</i> Overhead	41
4.2. TENDENCIA DE LA RESPUESTA DEL MODELO	43
4.3. PENDIENTE Y DIRECCIÓN DEL CAMBIO	44
4.4. MAGNITUD DE LA PENDIENTE DE LA RELACIÓN Ascendencia-Overhead	44
4.5. RESPUESTA DEL MODELO A LA PERTURBACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES	47
4.6. MR DEL MODELO COMO INDICADOR DE RESISTENCIA	51

5. DISCUSIÓN	54
6. CONCLUSIONES	61
7. RECOMENDACIONES	62
8. BIBLIOGRAFÍA	63
9. ANEXOS	70

RELACIÓN DE FIGURAS

- Figura 1.- Representación del concepto de salud del ecosistema (Ulanowicz, 1986; Costanza y Mageau, 1999). 14
- Figura 2.- Ejemplo de la representación del concepto de salud del ecosistema aplicado a estuarios, los estados Estuario B, F y los estados t_5 y el previo son considerados como no-saludables; los otros como estados saludables (Boesch y Paul, 2001). 15
- Figura 3.- Cambios en el estado de salud del ecosistema de Bahía Magdalena, Baja California Sur, como consecuencia de la reducción de la cobertura de manglar (Chávez-Rosales, 2006). Los números en la línea se refieren al porcentaje de pérdida de cobertura del manglar. 20
- Figura 4.- Localización de los ecosistemas representados mediante modelos tróficos. 27
- Figura 5.- Interpretación de la tasa de perturbación. Nótese que es análoga a la tasa de cosecha utilizada en estudio de pesquerías (ver Beverton y Holt (1993)) 39
- Figura 6.- Resultados de los experimentos de simulación de la plataforma continental de Yucatán 42
- Figura 7.- Resultados de la magnitud (m) y sentido de la pendiente de la trayectoria de respuesta según el NT de cada grupo funcional y tipo de ecosistema representado por el modelo EWE. 45
- Figura 8.- Tendencia global de las pendientes de las trayectorias de los modelos al ser perturbados grupos funcionales individuales. Panel superior cuando se perturban grupos funcionales dentro del rango de nivel trófico de 2 a 3; panel de en medio para el rango de nivel trófico de 3 a 4; y panel inferior, para el rango de nivel trófico 4 a 5. 46
- Figura 9.- Numeración de los cuadrantes del plano cartesiano. La ubicación de un grupo funcional en determinado cuadrante indica la variación (incremento o disminución) de la ascendencia y el overhead de la respuesta del modelo del ecosistema ante la perturbación. 47
- Figura 10.- Clasificación por cuadrantes de los resultados según la variación que presentan las respuestas del ecosistema al perturbar cada grupos funcionales. 49
- Figura 11.- Concentrado de estadísticos del sentido de las trayectorias de las respuestas del ecosistema al perturbar grupos funcionales específicos para diferentes ecosistemas. Los números del eje-X corresponden a los cuadrantes indicados en la fig. 9 (ver texto para más detalles). 50
- Figura 12.- Magnitud de repuesta del ecosistema (Ascendencia), expresado como $\log(MR)$, en función del nivel trófico del grupo funcional perturbado. 53
- Figura 13.- Cambio en $\log(MR)$ con el nivel trófico del grupo funcional perturbado, para los nueve ecosistemas del Golfo de México. 59
- Figura 14.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Mandinga. 83

Figura 15.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Celestún.	84
Figura 16.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Tamiahua.	85
Figura 17.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Tampamachoco	87
Figura 18.- Gráficas con los resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Términos	88
Figura 19.- Gráficas con los resultados de los experimentos de simulación de la Sonda De Campeche	90
Figura 20.- Resultados de los experimentos de simulación del arrecife coralino de Florida.	92
Figura 21.- Resultados de los experimentos de simulación de la plataforma continental del Golfo de México.	93

RELACIÓN DE TABLAS

Tabla 1.- Modelos tróficos seleccionado.	26
Tabla 2.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Mandinga.	28
Tabla 3.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Celestún.	29
Tabla 4: Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de La laguna Tamiahua.	30
Tabla 5: Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Tampamachoco.	31
Tabla 6.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Términos.	33
Tabla 7.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Sonda de Campeche.	34
Tabla 8.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la plataforma continental de Yucatán.	35
Tabla 9.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico del arrecife coralino de Florida	36
Tabla 10.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la plataforma continental del Golfo de México.	38
Tabla 11.- Pendientes resultantes de las relaciones entre el $\log(MR)$ y el nivel trófico para nueve ecosistemas del Golfo de México, por intervalos de nivel trófico, dentro de cada nivel de perturbación y entre tasas de perturbación.	58

GLOSARIO

Ascendencia (A): Es un indicador del grado de desarrollo de un ecosistema dado por su tamaño y grado de organización. Se calcula como el producto de los flujos totales y el contenido de información del ecosistema (Ulanowicz, 1986).

Cadena o red trófica.- (del griego *throphe*, alimentación) Se refiere a la dependencia alimenticia de unos organismos hacia otros en una serie que comienza con los productores primarios y/o detritus y termina con los carnívoros de mayor tamaño.

Capacidad de desarrollo (C): Es el límite superior que puede alcanzar la ascendencia de un ecosistema y mide el potencial de desarrollo del mismo (Ulanowicz, 1986).

Detritus.- Se refiere a toda la materia orgánica que se produce de la descomposición de organismos muertos.

Ecopath.- Modelo de flujos de biomasa balanceado, donde las entradas a un componente son iguales a las salidas. La producción de un grupo es igual a su consumo alimenticio menos sus pérdidas por respiración, depredación y exportación. El software permite calcular los flujos de biomasa balanceados entre grupos incluidos en un modelo, a partir de datos de entrada particulares (Christensen y Pauly, 1992).

Ecosim.- Forma dinámica del modelo Ecopath empleado para la simulación de los efectos en los cambios de la intensidad de pesca y vulnerabilidad por depredación sobre una población. El modelo permite considerar cambios en los regímenes ambientales que alteran la abundancia y/o capturas de los grupos funcionales de un ecosistema y por lo tanto los flujos de energía (Walters *et. al.*, 1997; Walters *et. al.*, 2000).

Ecosistema: se define como la unidad fundamental ecológica, constituida por la interrelación entre una biocenosis y un biotopo de un área particular (Odum *et. al.*, 2006).

Enfermedad- Alteración estructural o funcional que afecta negativamente al estado de bienestar del sistema.

Estabilidad.- la estabilidad de los ecosistemas se define como la propiedad de estos a resistir los disturbios, esto es, a no verse seriamente afectados ante la perturbación de algunos de sus componentes y la capacidad del ecosistema a regresar a su estado inicial, en caso de verse afectado todo el sistema (Pimm, 1992), un ecosistema estable es sostenible.

Grupo funcional.- Conjunto de especies que tienen un mismo papel trófico en el ecosistema. Con frecuencia presentan tallas, crecimiento, mortalidad y hábitos alimenticios similares y juegan el mismo papel en mantener y regular los procesos del ecosistema (Christensen *et. al.*, 1992; Walker, 1992).

Índice de Omnivoría.- Es la variancia en los niveles tróficos de las presas de un grupo dado. Cuando un grupo es un consumidor especialista este índice toma un valor de cero (Christensen *et. al.*, 1992).

Laguna costera.- Lankford (1977) la define como una depresión en la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas, que tiene una comunicación permanente o efímera con el mar, pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera.

Modelo.- Representación abstracta o simplificada del sistema ecológico que destaca sólo los atributos funcionales más importantes y los componentes estructurales más evidentes o aquellos relacionados con el tema de investigación (Odum *et. al.*, 2006).

Nivel trófico.- Clasificación funcional de los organismos de una comunidad conforme a sus relaciones alimenticias. Posición de los organismos en la cadena alimenticia (Lindeman, 1942).

Overhead.- Es la diferencia entre la capacidad de desarrollo y la ascendencia, indica el límite para el incremento de la ascendencia y refleja el potencial de reserva de un ecosistema. Está estrechamente relacionado con la resiliencia (Ulanowicz, 1986).

Persistencia.- Continuidad de las poblaciones a través del tiempo.(Grimm *et. al.*, 1992).

Perturbación.- son procesos que modifican patrones espaciales y temporales de composición de especies (presencia o ausencia, abundancia absoluta relativa, riqueza) y estructura (distribución espacial, tanto vertical como horizontal, de la biomasa y los organismos, diversidad y equitabilidad, redes tróficas, estructura de

edades y tamaños de las poblaciones), así como la dinámica y funcionamiento de los ecosistemas (tasas de flujo de energía y reciclaje de nutrientes, interacciones de las especies, sucesión) (Pickett y White, 1985).

Plasticidad fenotípica.- Es la capacidad fisiológica codificada por la información genética para resistir diversos intervalos de tolerancia a las variación ambiental. Una mayor plasticidad fenotípica significa mayores intervalos de tolerancia (Ghalambor *et. al.*, 2007).

Resiliencia.- Capacidad o rapidez con la que un sistema recupera su estado inicial después de haber sufrido una perturbación(DeAngelis, 1980; Grimm *et. al.*, 1992; Pimm, 1992; Seitz, 1994) .

Resistencia.- es la capacidad de un sistema a no presentar cambios a pesar de la presencia de una perturbación(Seitz, 1994).

Simulación.- El proceso de simulación consiste en generar diferentes estados de un sistema a través de un proceso de modelación dinámica. Mediante este procedimiento se pueden estudiar el comportamiento de un sistema (Shannon y Bernal, 1988).

Tiempo de recuperación- Periodo que se requiere para que el ecosistema recupere su estabilidad una vez que ha ocurrido una perturbación en el sistema (Vasconcellos *et. al.*, 1997)

RESUMEN

El diagnóstico del estado de salud de los ecosistemas es un tema de interés tratándose de sistemas explotados o sujetos a restauración. Aún cuando el concepto genérico es comprendido, no existen índices cuantitativos nos permitan su valoración, entendido este como el balance entre la organización del ecosistema (Ascendencia) respecto a su capacidad de respuesta ante perturbaciones (overhead, resiliencia). Con base en información empírica previa, se evaluó la hipótesis de que, en presencia de una perturbación que incrementa en intensidad de manera sostenida, se observa un punto de inflexión en la trayectoria de la relación Ascendencia (organización) *versus* Overhead (resiliencia) que se interpretaría como el límite de la capacidad de respuesta del ecosistema para contener ante las perturbaciones (overhead), por tanto, al continuar siendo perturbado el ecosistema, sufre un cambio en la estructura y funcionamiento sin la posibilidad de recuperarse. Dicho punto se consideraría como un indicador ecológico que permitiría delimitar el rango (en términos de ascendencia-overhead) dentro del cual el ecosistema se mantiene saludable. Se usaron nueve modelos tróficos reportados en literatura de diferentes tipos de ecosistemas pertenecientes al Golfo de México. Se seleccionaron grupos funcionales representativos de cada nivel trófico que conforma el ecosistema, los cuales fueron sometidos, mediante una simulación utilizando el software de *Ecopath with Ecosim*, a una perturbación reduciendo gradualmente su biomasa hasta un 98% en un periodo de 50 años. Los resultados obtenidos se presentan a través de gráficos entre la Ascendencia (organización) *versus* Overhead (resiliencia) con la finalidad de identificar patrones de tendencia en las respuestas del ecosistema. No se encontró similitud alguna en la respuesta entre modelos así como tampoco la existencia del punto de inflexión en los gráficos. Se estimó la magnitud de respuesta de las trayectorias resultantes, la magnitud y sentido de la pendiente de cada trayectoria y se exploró la existencia de patrones de semejanza en función de nivel trófico no encontrando patrón alguno. Las pendientes de las trayectorias en el diagrama se interpretan como una expresión de intensidad de flujos. Debido a la configuración propia con que se diseñó el software de *Ecopath with Ecosim* no es posible determinarlos rangos en la relación Ascendencia (organización) *versus* Overhead (resiliencia) que definan el área de estados saludables en el diagrama propuesto por Ulanowicz (1986) y Costanza y Mageau (1999).

ABSTRACT

The diagnosis of the health of ecosystems is a topic of interest in the case of systems exploited or subject to restoration. Even when the general concept is understood, there are no quantitative indices allow us to its valuation, understood as the balance between the organization of the ecosystem (ascendancy) regarding their ability to respond to disturbance (overhead, resilience). Based on previous empirical data, we evaluated the hypothesis that, in the presence of a disturbance that increases steadily in intensity, there is a turning point in the trajectory of the relationship Ascendancy (organization) *versus* Overhead (resilience) that be interpreted as the limit of the ecosystem capacity of response to contend against disturbances (overhead) thus being disturbed by continuing the ecosystem, undergoes a change in the structure and function without the possibility of recovery. This point is considered as an ecological indicator that would define the range (in terms of ancestry-overhead) within which the ecosystem remains healthy. Nine models were used trophic reported in literature of different ecosystem types belonging to the Gulf of Mexico. Representative functional groups are selected each trophic level forming the ecosystem, which were tested by using the simulation software *Ecosim with Ecopath*, a gradually reducing disturbance biomass from 0% to 98% over a period of 50 years. Functional groups were selected representing each trophic level that makes up the ecosystem, which were submitted by a simulation using the *Ecosim with Ecopath* software, a disturbance gradually reducing biomass up to 98% over a period of 50 years. The results obtained are presented through graphs between the Ascendancy (organization) *versus* Overhead (resilience) in order to identify trend patterns in ecosystem responses. There was no similarity in response between neither models nor the existence of the inflection point in graphics. Were estimated the magnitude response of the resulting paths, the magnitude and direction of the slope of each trajectory and explore the existence of patterns in terms of similarity finding no trophic level one pattern. The slopes of the trajectories in the diagram are interpreted as an expression of current flows. Due to its configuration with software that was designed *Ecosim with Ecopath* cannot determine these ranges in relation Ascendancy (organization) *versus* Overhead (resilience) defining the area of healthy states in the diagram proposed by Ulanowicz (1986) and Costanza y Mageau (1999).

1.INTRODUCCIÓN

A través de los años, la especie humana ha desarrollado tecnologías que le permiten apropiarse de una enorme cantidad de recursos naturales. Actualmente esto lo logra a un ritmo tal que la probabilidad de que exceda la capacidad de regeneración del sistema parece aumentar. Consecuencia de ello es el deterioro de algunos ambientes, mismo que ha rebasado las escalas locales y regionales alcanzando niveles globales; esto se debe en gran parte a que dicho desarrollo no va a la par con una gestión ambiental eficiente que lo encamine hacia un desarrollo sostenible (Maass, 2003).

Con el fin de mitigar el daño causado a la naturaleza y proponer alternativas de desarrollo socioeconómico sostenible, en la Primer Cumbre de la Tierra organizada por la ONU y celebrada en Río de Janeiro, Brasil en 1992, uno de los principales objetivos planteados en lo referente al Medio Ambiente y Desarrollo fue el Principio 7: *‘Los Estados deberán cooperar con espíritu de solidaridad mundial para conservar, proteger y restablecer la salud y la integridad del ecosistema de la Tierra. En vista de que han contribuido en distinta medida a la degradación del medio ambiente mundial, los Estados tienen responsabilidades comunes pero diferenciadas’*; de manera concreta, la propuesta es situar y conservar a los ecosistemas en un estado saludable.

En 1939 el ecologista Aldo Leopold propuso el concepto de salud de los ecosistemas como un medio para esclarecer el estado en que estos se encontraban (Hearnshaw et. al., 2005). Costanza (1992) manifiesta que este concepto es normativo ya que representa un punto final deseado de la gestión ambiental, pero el concepto ha sido difícil de llevar a la práctica debido a la naturaleza compleja y jerárquica de los ecosistemas.

La palabra ‘salud’ proviene del latín *salus*, -*ūtis* que significa ‘estar en condiciones de superar una dificultad’. El Diccionario de la Real Academia Española (D.R.A.E.)

define 'salud' como el estado en el que un organismo ejerce normalmente todas sus funciones (D.R.A.E., 2001). Costanza y Mageau (1999) argumentan que el estado de salud de un organismo no puede inferirse simplemente por la suma del estado de cada uno de los componentes individuales, dado que estos componentes son, en sí mismos, complejos y tienen diferentes funciones no conmensurables en el sistema global.

Análogamente, un ecosistema puede ser visto de manera integral, donde los órganos y sistemas internos de un organismo estarían representados por las poblaciones y comunidades que conforman el ecosistema. Muchos autores han planteado el símil entre la salud de los ecosistemas y la humana con la finalidad de concebir a los ecosistemas como un organismo vivo y de esta manera determinar los rangos del estado saludable de los ecosistemas; algo semejante a los rangos fisiológicos o inmunológicos de un ser humano lo cual permitiría estimar cuantitativamente la salud de los ecosistemas (Rapport *et. al.*, 1998; Boesch y Paul, 2001; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Jørgensen *et. al.*, 2010; Costanza, 2012)

Actualmente la 'salud de los ecosistemas' es considerado un concepto clave en lo referente a la evaluación del estado de la naturaleza, así como también una estrategia del manejo y conservación de los recursos naturales (Costanza, 1992; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Jørgensen, 2005). Numerosos intentos se han hecho para llevar la idea a la práctica; una y otra vez los gestores ambientales han hecho la pregunta: ¿Cuáles son los indicadores ecológicos cuantitativos que deben utilizarse para evaluar el estado de salud del ecosistema?. Es claro que no es fácil encontrar un indicador, o incluso unos pocos indicadores, que puedan ser utilizados de manera general como algunos pensaron cuando el concepto fue introducido. Por supuesto, hay indicadores ecológicos generales que se utilizan con frecuencia cuando se evalúa la salud del ecosistema, pero nunca son suficientes para presentar un diagnóstico completo. Los indicadores generales siempre tienen que complementarse con otros más específicos, de acuerdo al sistema que se trate (Jørgensen, 2005).

En 1941, Aldo Leopold contribuyó en la evaluación de 'la salud de la tierra' mediante la identificación de indicadores de la 'enfermedad de la tierra' (Bairdcallicott, 1992; Mageau *et. al.*, 1998). Rapport *et. al.* (1985) ampliaron los indicadores originales propuestos por Leopold llegando a lo que denominaron 'síndrome de agotamiento del ecosistema' (EDS por sus siglas en ingles), y posterior a ello surgieron una gran variedad de definiciones con la finalidad de analizar y entender el concepto de la 'salud del ecosistema' (Mageau *et. al.*, 1998), algunas de las cuales se sintetizan a continuación:

- Kerr y Dickie (1984) sugiere la evaluación de la salud del ecosistema mediante la distribución del tamaño de la biota.
- Odum (1985) y Ulanowicz (1986) sugieren que los ecosistemas estresados se caracterizan por una inhibición o incluso reversión de las tendencias asociadas con el desarrollo del ecosistema.
- Karr *et. al.* (1986) afirmó que un sistema biológico que puede ser considerado sano mantiene su potencial inherente; esto es, si su condición es estable su capacidad de auto reparación se conserva aun cuando es perturbado, requiriendo de un mínimo apoyo externo mediante la gestión.
- Schaeffer y Cox (1992) explican que la salud se obtiene cuando los umbrales funcionales de los ecosistemas no se exceden.
- Costanza (1992) define salud en términos de la homeostasis, como ausencia de enfermedad, como la diversidad o complejidad, como la estabilidad o la capacidad de resistencia, como el vigor y el alcance para el crecimiento y como el equilibrio entre los componentes del sistema. Él afirma que un ecosistema es saludable si es estable y

sostenible, es decir, si está activo, si mantiene su organización y autonomía en el tiempo y es resistente al estrés.

- Smol (1992) definió un ecosistema saludable como aquel que existía antes del impacto cultural de la humanidad, a esta definición, otros autores le asignaron el término 'integridad' del ecosistema (Woodley *et. al.*, 1993; Westra, 1994).

Para cada una de las definiciones anteriores existen diversos métodos que permiten la cuantificación de síntomas particulares del agotamiento, y complica la evaluación de la salud de los ecosistemas debido al excesivo el número de indicadores (Mageau *et. al.*, 1998).

Una revisión de la literatura publicada en los últimos 20 años acerca de la selección de indicadores ecológicos para la evaluación de la salud de los ecosistemas revela que no es posible considerar la aplicación de indicadores de manera general. Actualmente los indicadores se aplican en contextos diferentes, para ecosistemas diferentes y problemas diferentes. Una clasificación de estos indicadores se presenta a continuación y se da una breve descripción de cada uno en el anexo A (Jørgensen *et. al.*, 2005):

I. Índices basados en presencia-ausencia de especies

Índice de contaminación de Bellan (basado en poliquetos)

Índice de contaminación de Bellan-Santini (basado en Anfípodos)

Índice biótico marino (AMBI por sus siglas en ingles)

Índice biótico bentónico Bentix

Índice de monitoreo de macrofauna

Índice de respuesta bentónica

Índice de conservación

II. Índices basados en estrategias ecológicas

Índice de nematodos/copépodos

Índice de poliquetos/anfípodos

Índice infauna

Índice de Feldman

III. Índices basados en el valor de la diversidad

Índice de Shannon–Wiener

Índice de equitatividad de Pielou

Índice de Margalef

Índice de Berger–Parker

Índice de Simpson

Desviación de la distribución de abundancia Log-Normal

Curvas de K-dominancia

Promedio de diversidad taxonómica

Promedio distinción taxonómica

IV. Indicadores basados en la biomasa y abundancia de especies

Método ABC

V. Indicadores de integración de información del medio ambiente

Índice trófico

Coeficiente de la contaminación

Índice bentónico de condiciones ambientales

Índice de integridad biótica bentónica (B-IBI por sus siglas en ingles)

Integridad biótica para peces (IBI)

Índice de salud de peces (FHI)

Índice ecológico del estuario (EBI)

Clasificación de importancia de peces estuarinos (FIR)

Desde el punto de vista holístico se tienen lo siguiente:

I. Métodos integradores de indicadores para evaluación de la salud de ecosistemas (Jørgensen *et. al.*, 2005):

Método de medición directa (parámetros del sistema) (DMM)

Método de los modelos ecológicos (EMM)

Índice de Salud de los Ecosistemas (Método EHIM)

II. Indicadores tróficos para cuantificar el impacto de la pesca en un ecosistema explotado (Pennino *et. al.*, 2011):

Índice trófico marino (MTI)

Índice de pesca en equilibrio (FiB)

Índice trófico marino rebajado (cutMTI)

Índice pelágicos/demersales (P/D)

Jørgensen *et. al.* (2005) afirman que a pesar de la gran cantidad de bio-indicadores e indicadores ecológicos que se pueden encontrar en la literatura, a menudo son de carácter específico para un determinado tipo de estrés o aplicables a un determinado tipo de comunidad o de escala de observación y que rara vez se ha demostrado que su validez sea concluyente para todos los casos.

A medida que aumenta la complejidad del indicador aumenta su relevancia, pero la incertidumbre asociada aumenta también, por lo que es más difícil de medir y poner en práctica el concepto que está detrás de él. Por lo tanto, el desafío es desarrollar una definición amplia de la salud de los ecosistemas que represente muchos de los conceptos antes mencionados para identificar y cuantificar los fenómenos a gran escala de los ecosistemas que son sometidos a distintos tipos de presión ambiental (Mageau *et. al.*, 1998).

Costanza (1992) examinó las limitaciones de distintos conceptos de salud del ecosistema, argumentando que éstos deben incluir tres componentes: vigor,

organización y resiliencia. El vigor se refiere al rendimiento o la productividad del ecosistema; la organización no solo representa la diversidad de especies, sino también incluye el grado de conexión de las especies constituyentes (la complejidad de las interacciones tróficas y otros) y la resiliencia se refiere a la capacidad de un ecosistema para mantener la estructura y los patrones de comportamiento en una situación de estrés. De esta forma considerando la inclusión de los tres componentes, el concepto queda definido de la siguiente manera: *‘Un ecosistema saludable es aquel que es sostenible y estable, es decir, tiene la capacidad para mantener su estructura, organización y función (vigor) a través del tiempo a pesar de las perturbaciones externas a las que se vea sometido’* (Costanza, 1992).

Por otro lado, Ulanowicz (1986) define varios índices y conceptos basados en la teoría de la información, algunos de estos son de gran importancia para representar el concepto de salud de los ecosistemas (Scharler, 2009):

Ascendencia (A): es un índice que cuantifica el nivel de actividad del sistema así como su organización y es expresada como:

$$A = \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(T_{ij} T_{..} / T_{i.} T_{.j} \right) \quad Ec. 1$$

Donde:

A = ascendencia.

T_{ij} = los flujos de energía que van de una presa i a un depredador j .

$T_{i.}$ = los flujos de energía que van de una presa i a todos los depredadores.

$T_{.j}$ = los flujos de energía que van de todas las presas i a cada depredador j .

$T_{..}$ = los flujos totales del ecosistema.

Capacidad de desarrollo (C): corresponde al nivel máximo de ascendencia que podría alcanzar un ecosistema y es expresado como:

$$C = - \sum_{i,j} \left(T_{ij} / T_{..} \right) \log \left(T_{ij} / T_{..} \right) \quad Ec. 2$$

Overhead (O): es la diferencia entre Capacidad y Ascendencia y es considerado como un índice del potencial de reserva de energía del ecosistema (estrechamente relacionado con la resiliencia).

$$O = - \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(T_{ij}^2 / T_{i.} T_{.j} \right) \quad Ec. 3$$

Para cuantificar el crecimiento y el desarrollo, los ecosistemas han sido plasmados como redes de intercambios de materia o energía. Estas redes de transferencia de energía (redes tróficas) se crean para describir la estructura y funcionamiento de un ecosistema. Otros aspectos importantes de los sistemas ecológicos como los aspectos de comportamiento y tamaño de la población se encuentran, de una u otra forma, impresos en la cantidad de energía transferida.

El crecimiento de los ecosistemas se mide como el aumento en el rendimiento total del sistema (TST por sus siglas en ingles), que es la suma de todos los intercambios dentro del ecosistema y entre el sistema de que se trate y su exterior (importaciones, exportaciones, frecuencia respiratoria). El rendimiento total del sistema puede aumentar de varias formas: un incremento en el número de especies, la extensión de sus fronteras naturales o un aumento de la actividad del sistema (e.g., durante las proliferaciones de fitoplancton). El desarrollo del ecosistema se cuantifica, mediante la teoría de la información, a partir de la misma red de intercambio de material (Scharler, 2009).

Mediante los índices y conceptos anteriores, Ulanowicz (1986) y Costanza y Mageau (1999) explican, sobre la base del diagrama que se muestra en la figura 1, que el incremento de la ascendencia proporciona un criterio para analizar la trayectoria de un sistema en desarrollo. Afirman que los ecosistemas saludables son aquellos caracterizados por presentar trayectorias de desarrollo natural sin impedimento

alguno. De manera general, las trayectorias de los ecosistemas durante su desarrollo se caracterizan por desplazarse a lo largo de la línea diagonal (figura 1), de un área de baja ascendencia y alta resiliencia a un área de mayor ascendencia y menor resiliencia. Sin embargo, estas trayectorias difieren dependiendo de la previsibilidad del entorno externo del sistema.

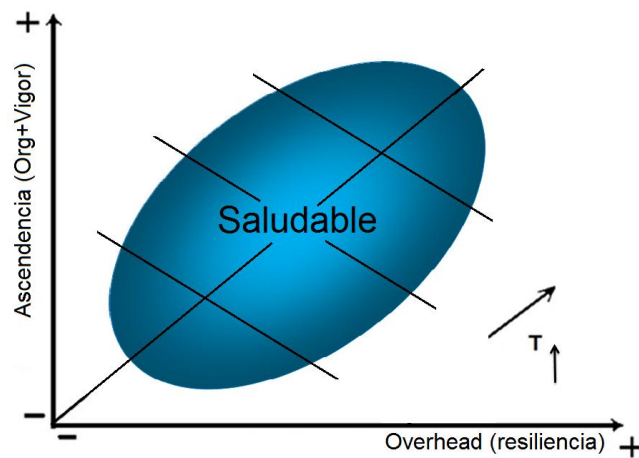


Figura 1.- Representación del concepto de salud del ecosistema (Ulanowicz, 1986; Costanza y Mageau, 1999).

Lo anterior implica que es posible adoptar diversos valores dada una relación entre la Ascendencia (vigor, organización) y el Overhead (resiliencia) considerando que un ecosistema sano es también variable en su estado natural (figura 1). Boesch y Paul (2001) usando el mismo diagrama, explican que aun cuando un sistema (hablando de un estuario) puede variar en su condición debido a cambios en el vigor, organización y capacidad de recuperación, éste puede seguir manteniendo una condición saludable si el resultado de dicha combinación de atributos lo mantiene dentro del área sombreada, como se observa en la figura 2. De manera conceptual, da la impresión de ser sencilla la evaluación del estado de salud en que se encuentran los ecosistemas, pero hasta el momento no se ha logrado estimar los rangos que delimitan el área saludable, en términos de vigor, organización y resiliencia, para cada ecosistema.

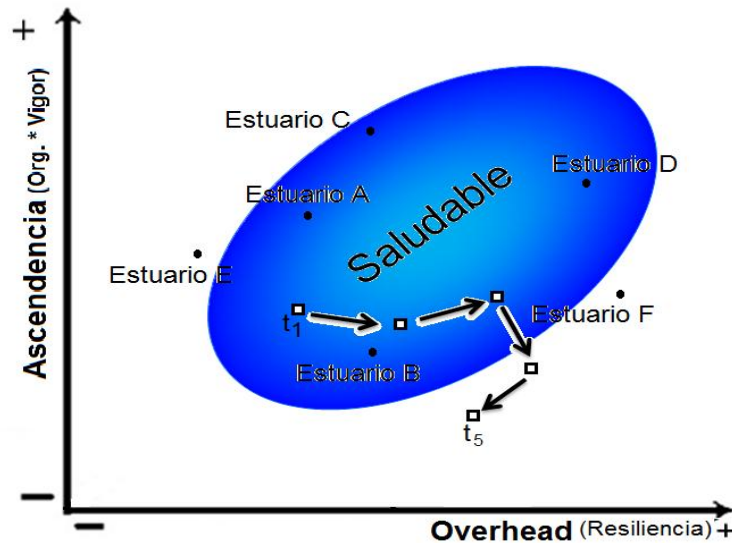


Figura 2.- Ejemplo de la representación del concepto de salud del ecosistema aplicado a estuarios, los estados Estuario B, F y los estados t_5 y el previo son considerados como no-saludables; los otros como estados saludables (Boesch y Paul, 2001).

1.1. ANTECEDENTES

Historia del concepto de salud de los ecosistemas

La definición de 'salud de los ecosistemas' ha cambiando a través de la historia. Las modificaciones varían en función de los intereses socio-económicos que se pretenden alcanzar (Boesch y Paul, 2001; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Costanza, 2012). Tan es así que décadas anteriores a la Revolución Industrial prevalecía el pensamiento de la escuela de Arcadia, atribuido al naturalista Gilbert White (1720-1793) quien afirmaba que el estado óptimo y deseado de un ecosistema estaba determinado por su grado de integridad natural, esto es, un ecosistema que observaba una considerable 'naturalidad' (o un estado silvestre) cuyo grado de afectación antropogénica era imperceptible, representaba un alto grado de integridad natural, por lo que se consideraba que el ideal sería un ecosistema en un estado prístino (McIntosh, 1986; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Davis, 2009; Ross, 2009). En consecuencia, este modelo llamado 'naturalidad de la salud del ecosistema' implícitamente infiere que los ecosistemas que son inalterados por la actividad

humana son mas 'saludables' que los ecosistemas alterados por los humanos y que la salud del ecosistema puede describirse únicamente mediante el mantenimiento de un conjunto natural de las especies (Hearnshaw *et. al.*, 2005).

Posteriormente, los cambios socio-económicos generados por la Revolución Industrial (siglo XVIII y XIX) y el surgimiento de la ciencia moderna occidental encabezada por el científico naturalista Carlos Linneo (1707-1778) y sus aportes acerca del sistema de clasificación biológica para plantas y animales denominado 'nomenclatura binomial' conllevan el surgimiento de la escuela de pensamiento del imperialismo, donde la dominación de la naturaleza para el beneficio de la humanidad se convirtió en el objetivo más importante (Hearnshaw *et. al.*, 2005; Davis, 2009; Ross, 2009).

Durante este periodo, los recursos naturales eran considerados inagotables debido a que la explotación afectaba a una pequeña fracción del total, sin comprometer su renovación natural. Considerando esta idea de disponibilidad ilimitada de bienes renovables, y sumado a ello la corriente de pensamiento del imperialismo y su propuesta del dominio de la naturaleza por el hombre, la concepción de la salud de los ecosistemas estaba fundamentada, principalmente, en la diversidad genética. Con base a esta corriente de pensamiento, esto es lo que dictaban los procesos de selección natural, los cuales eran regidos por una fuerza ciega, acumulativa y no direccional de la naturaleza, para continuar y asegurar así el potencial evolutivo prolongado; es decir, la diversidad genética se aseguraba de que los organismos, especies y ecosistemas pudieran mantener su 'eficacia biológica' y por lo tanto su utilidad para la vida en sus entornos actuales y futuros (Hearnshaw *et. al.*, 2005).

Con el aumento de la explotación de los recursos y la ocupación progresiva de los espacios naturales, la humanidad se fue acercando a límites más allá de los cuales la auto-renovación de estos se veía comprometida (Bifani, 1999). Derivado de esto, en la década de 1940 surge la corriente de pensamiento 'ecologista conservacionista' (Pierri, 2001) que se fundamenta en el uso racional de los recursos naturales.

Algunos autores consideran a Aldo Leopold y a la Dra. Rachel Carson como los precursores de esta ideología (McIntosh, 1986; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Davis, 2009; Ross, 2009).

Leopold (1887-1948) consciente del impacto ambiental que ya comenzaba a ser evidente como resultado de la explotación no planificada de los recursos naturales, escribe '*La Ética de la Tierra*' (publicada en 1949) donde, entre otras cosas, evalúa las políticas ambientales de Estados Unidos y propone complementar la valoración económica con dimensiones ecológicas y éticas (McIntosh, 1986; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Davis, 2009; Ross, 2009). Otra de sus aportaciones fue identificar indicadores que cuantifican 'la salud de los ecosistemas' (Mageau *et. al.*, 1998).

Ulterior a Leopold, Rachel Carson (1907-1964) publica '*La primavera silenciosa*' (1962) donde expresa su interés por preservar la naturaleza silvestre, crea una conciencia en los lectores de la época acerca de las posibles efectos irreversibles en la naturaleza de no participar activamente en el cuidado del medio ambiente así como el uso racional de los recursos naturales. Estas dos aportaciones literarias influyeron en gran medida para dar lugar al nacimiento del nuevo movimiento medioambiental que surgió durante la década de 1960 (Cafaro, 2001; Davis, 2009; Ross, 2009). Derivado de esta conciencia ambiental, que trascendió a nivel mundial, en 1983 la ONU propuso la instauración de la Comisión de Medio Ambiente y Desarrollo la cual, en 1987, elabora el Informe Brundtland (Brundtland, 1988); inicialmente llamado Our Common Future) donde por vez primera se define el término desarrollo sostenible: '*Aquel desarrollo que satisface las necesidades de las generaciones presentes sin comprometer las posibilidades de las generaciones futuras para atender sus propias necesidades*'. Este informe plantea la posibilidad de obtener un crecimiento socio-económico basado en políticas de sostenibilidad y expansión en el uso de los recursos naturales. A partir de su publicación hasta la época actual, el informe Brundtland se ha convertido en referencia mundial para la elaboración de estrategias y políticas de desarrollo eco-compatibles (Brundtland, 1988).

Bajo este enfoque antropogénico, muchos autores consideran que un ecosistema es saludable si tiene la capacidad de proporcionar determinados servicios ambientales que permiten el desarrollo económico y social de la comunidad humana (i.e. alimentos, fibras, capacidad de asimilación y reciclaje de residuos, agua potable, aire limpio, áreas de esparcimiento, etc.) sin verse afectado en su capacidad de recuperación ante la perturbación; esto es, permanecer estable a través del tiempo

La finalidad de conservar la salud de los ecosistemas es la de crear las condiciones necesarias para que el sistema mantenga su capacidad de recuperación y su funcionalidad, lo que propiciará que dichos ecosistemas proporcionen a la sociedad los recursos y beneficios necesarios para satisfacer sus necesidades. Por ello los indicadores de salud pretenden ser utilizados como un medio para examinar el rendimiento de los ecosistemas de tal forma que sean una fuente de beneficios socio-económicos (Rapport *et. al.*, 1998; Boesch y Paul, 2001; Costanza, 2012)

Costanza (2012) propone abordar el tema de la salud de los ecosistemas mediante la ingeniería ecológica, cuyo objetivo es el diseño de ecosistemas saludables, que pueden ser conjuntos originales de especies que llevan a cabo las funciones deseadas y producir una amplia gama de servicios de valor para el humano. De este modo, se podría alcanzar el objetivo de la ingeniería ecológica, integrado en su definición: 'el diseño de ecosistemas sostenibles que integran a la sociedad humana con su medio natural para el beneficio de ambos'. Alcanzar este objetivo, afirma Costanza (2012), permitirá obtener los beneficios de las prácticas de ingeniería ecológica tanto para los seres humanos como para el resto de la naturaleza, todo esto con la finalidad de construir un futuro sostenible.

1.2. JUSTIFICACIÓN

Las concepciones anteriores, en lo general, consideran al ecosistema como una unidad funcional y, a diferencia de los indicadores compilados por Jørgensen *et. al.*, (2005; ver sección 1.1), los indicadores cuantitativos desde este enfoque son prácticamente inexistentes; y en gran medida esto se asocia con el precario conocimiento de la dinámica de los ecosistemas detrás del concepto de ‘salud del ecosistema’.

En el caso de los ecosistemas, la sostenibilidad se refiere a la conservación de la organización y el vigor del ecosistema, involucrando sus características topológicas y funcionales como ascendencia, overhead y resiliencia; aspectos que no son tangibles, lo cual los hace imposible de cuantificar de manera directa (Costanza y Mageau, 1999). En general, podría considerarse que un ecosistema sostenible es un ecosistema saludable, sin embargo una aseveración como esta requiere de la definición de límites, ¿hasta qué nivel de perturbación puede considerarse que el ecosistema se mantiene saludable? Consecuentemente podría pensarse en el concepto de resiliencia; esto es, que el ecosistema mantenga su capacidad de respuesta para retornar al estado previo a la perturbación; si esto es así, ¿sería entonces un sistema saludable? Este concepto también requiere de la definición de límites, ¿en qué momento es o no resiliente el ecosistema?

La definición de estos límites equivale a la definición de los límites de la región saludable definida en la figura 1; sin embargo, la respuesta a estas preguntas aún no son claras y menos cuantificables. De ahí que la primer etapa en esta ruta de investigación sea avanzar el conocimiento sobre la dinámica de los ecosistemas detrás del concepto de salud del ecosistema, tal como es definido en la figura 1 (Ulanowicz, 1986; Costanza y Mageau, 1999).

En un experimento de simulación Chávez-Rosales (2006) utilizó el diagrama propuesto por Ulanowicz (1986) y Costanza y Mageau (1999) para mostrar los cambios del estado de salud del ecosistema de Bahía Magdalena B.C.S., por efecto

de la reducción gradual de la cobertura del manglar. En la figura 3, la trayectoria de la gráfica muestra que conforme la perturbación va aumentando hay pérdida de overhead (resiliencia) pero no de ascendencia (organización; tendencia horizontal en la figura 3), hasta un punto donde la resiliencia tiende a ser nula. A partir de este punto, donde no queda energía de reserva en el ecosistema, la trayectoria presenta un cambio brusco, mostrando una tendencia vertical que indica cambios en la ascendencia (organización) del ecosistema. Aunque el autor no lo define, este punto de inflexión podría corresponder al límite de disponibilidad de la energía de reserva (overhead) del ecosistema para contender con las perturbaciones. Por tanto, al continuar siendo perturbado el ecosistema, sufre un cambio en la estructura y funcionamiento sin la posibilidad de recuperarse. Dicho punto podría ser considerado como un indicador ecológico que permitiría delimitar el rango (en términos de ascendencia-overhead) dentro del cual el ecosistema se mantiene saludable.

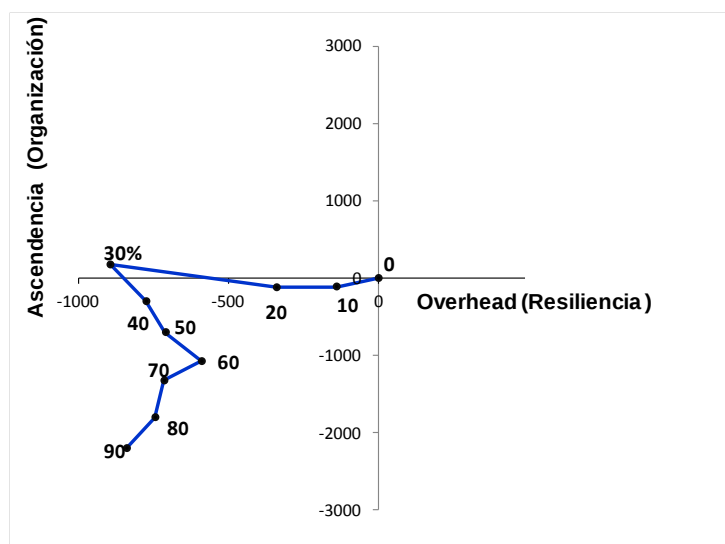


Figura 3.- Cambios en el estado de salud del ecosistema de Bahía Magdalena, Baja California Sur, como consecuencia de la reducción de la cobertura de manglar (Chávez-Rosales, 2006). Los números en la línea se refieren al porcentaje de pérdida de cobertura del manglar.

Existen evidencias que han mostrado tendencias similares en otras poblaciones en ecosistemas diferentes (e.g., tiburones y camarones; com. pers. Francisco Arreguín-Sánchez, CICIMAR-IPN). Estas primeras experiencias sugirieron la existencia de

patrones de respuesta similares del estado de salud del ecosistema ante una perturbación, lo cual a su vez sugirió que dicho cambio en la trayectoria podría representar un límite del ecosistema. En otras palabras, ese límite es donde se reduce al máximo la capacidad del ecosistema para contender con la perturbación, tal que al continuar el efecto perturbador, el sistema cambia en su ascendencia (organización).

En este sentido, este cambio en la trayectoria podría representar el límite de la resiliencia del ecosistema (del estado saludable y de la capacidad para recuperarse ante una perturbación). Estimar este rango en términos de vigor, organización y resiliencia permitiría potencialmente asignar valores que permitan delimitar cuantitativamente un punto del área saludable del diagrama propuesto por Ulanowicz (1986) figura 1).

Utilizar el término de salud para un ecosistema conlleva a considerar que existe un estado óptimo en el cual queremos conservarlos. Dicho estado óptimo debe estar caracterizado por valores de ascendencia, vigor y resiliencia que fluctúan dentro de un intervalo y son específicos para cada tipo de ecosistema. Dentro de dichos límites el ecosistema se mantiene en un buen estado de salud (Costanza y Mageau, 1999). Aceptando el concepto de salud del ecosistema propuesto por Ulanowicz (1986) y Costanza y Mageau (1999), expresado en las figuras 1 y 2, es necesario previamente dilucidar la dinámica del ecosistema detrás de los procesos que involucra este diagrama conceptual, aspecto con el cual la presente investigación pretende contribuir.

2. OBJETIVOS

Identificar procesos dinámicos de los ecosistemas que subyacen al concepto de 'salud del ecosistema' *sensu* Ulanowicz (1986) y Costanza y Mageau (1999) en términos de la relación entre la organización (ascendencia) y la resiliencia (overhead) del sistema.

2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.1.1. Identificar procesos dinámicos funcionales en diferentes ecosistemas, en términos de flujos de materia/energía, con el fin de describir la respuesta de éstos ante distintas perturbaciones.

2.1.2. Determinar la posible existencia de un patrón global de respuesta de los ecosistemas ante perturbaciones directas sobre 1) niveles tróficos particulares y 2) entre ecosistemas.

2.1.3. Determinar procesos dinámicos clave que definen la salud del ecosistema.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN:

La estrategia general de investigación se basó en el uso de modelos tróficos de ecosistemas a los cuales se les generó perturbaciones a grupos funcionales particulares cubriendo diferentes niveles tróficos. La perturbación consistió en la reducción gradual de la biomasa de determinadas especies que habitan en el ecosistema, a una tasa constante en un periodo determinado, evaluando la respuesta del ecosistema en términos de los cambios observados en la Ascendencia y el Overhead. La descripción en términos de flujos de energía en el ecosistema de esta respuesta y su interpretación permiten cumplir con el primer objetivo. La herramienta que se utilizó para simular los efectos de la perturbación así como para la estimación de Ascendencia y el Overhead será la plataforma de programas '*Ecopath with Ecosim*' (EwE).

Para el cumplimiento del segundo objetivo se generaron perturbaciones como la descrita anteriormente pero en diferentes tipos de ecosistemas. Posteriormente se exploró la existencia de patrones de los atributos resultantes de la relación Ascendencia *versus* Overhead con respecto a niveles tróficos dentro de los ecosistemas y entre ecosistemas. Para todos los casos se utilizaron modelos tróficos de ecosistemas ya publicados y contruidos con *EwE*, y localizados en el Golfo de México (GMx). Con esta etapa se dio cumplimiento al segundo objetivo.

El tercer objetivo consiste en la integración de los resultados obtenidos mediante las estrategias descritas anteriormente que permitan un acercamiento a los procesos que subyacen al concepto de 'salud del ecosistema'.

3.2. ÁREA DE ESTUDIO.

El GMx es un mar parcialmente cerrado con corrientes tropicales y una fuerte carga de nutrientes. La temperatura de la superficie marina varía entre 14 y 24 °C en invierno y de 28 a 30 °C en verano, presenta una productividad moderadamente elevada (150 - 300 gC / m² · año). La mayoría de las afluencias oceánicas en el GMx provienen del mar Caribe, a través del canal de Yucatán, y forman la Corriente del Lazo, que va primero al norte y luego al este, atravesando el golfo y saliendo por los estrechos de Florida. Una amplia plataforma continental cubre aproximadamente una tercera parte del golfo. El GMx está localizado en el Atlántico norte entre latitudes tropicales y subtropicales. Tiene las siguientes características físicas (datos aproximados): superficie de 1'507,000 km², profundidad de 1,615 m, y un volumen de agua cercano a 2'434,000 km³ (Day *et. al.*, 2004). En él se desarrollan actividades económicas de relevancia para nuestro país, entre las que destacan la actividad petrolera y actividades pesqueras con una participación de un 25% con respecto al total nacional (SAGARPA, 2009). El GMx está conformado por una gran diversidad de hábitats y ecosistemas marino-costeros tropicales y templados que incluyen

plataforma continental, lagunas y estuarios, ríos, pantanos, manglares, lechos de pastos marino, arrecifes de coral y marismas entre otros.

3.3. DESCRIPCIÓN DEL MODELO *Ecopath with Ecosim*

Las ecuaciones básicas del modelo *Ecopath* (Christensen y Pauly (1992) suponen un sistema de balance de masas entre los diferentes componentes (especies o grupos funcionales), donde para cada uno los procesos biológicos globales se expresan como:

$$Q = P + R + U \quad \text{Ec. 4}$$

$$P_i = Y_i + B_i \cdot M2_i + P_i(1 - EE_i) \quad \text{Ec. 5}$$

donde para la ecuación (4) Q representa el consumo, P la producción, R la respiración y U el alimento no asimilado. En la ecuación (5) P_i es la producción de i , B_i es la biomasa de i , Y_i es el rendimiento (explotación) de i ($Y_i = F_i \cdot B_i$, donde F_i es la tasa de mortalidad por pesca), $M2_i$ es la mortalidad por depredación de i , EE_i es la eficiencia ecotrófica de i (fracción de la producción utilizada dentro del sistema), representa la proporción de la producción que es exportada del sistema o consumida por los depredadores, de tal manera que $(1-EE_i)$ representa otras pérdidas.

La ecuación 5 puede ser re-expresada de la siguiente manera:

$$B_i \cdot (P/B)_i \cdot EE_i = Y_i + \sum_{j=1}^n B_j \cdot \left((Q/B)_j \right) \cdot DC_{ji} \quad \text{Ec. 6}$$

donde B_i es la biomasa de i , durante el período en cuestión, en el sistema que tiene $i = 1, \dots, n$ grupos funcionales, $(P/B)_i$ corresponde al cociente de producción/biomasa de i (igual a la mortalidad total Z_i bajo el supuesto del equilibrio), B_j es la biomasa del depredador j que consume a i , $(Q/B)_j$ es el consumo por unidad de biomasa para los consumidores j , DC_{ji} es la fracción de i en la dieta del depredador j ($DC_{ji} = 0$ cuando j

no se come a i). El término precedido por la sumatoria representa los consumos totales de i por todos los depredadores j . A partir del modelo balanceado es posible estimar un conjunto de parámetros que caracterizan diversos atributos del ecosistema, tanto a nivel de los grupos funcionales que lo constituyen como desde una perspectiva holística. Entre estos últimos es posible estimar la ascendencia y el overhead *sensu* Ulanowicz (1986).

El modelo *Ecosim* (Walters *et. al.*, 1997), que será utilizado para simular las perturbaciones, representa la forma dinámica de la ecuación base de *Ecopath*, expresada como:

$$\frac{dB_i}{dt} = f(B) - M_0 - F_i B_i - \sum_{j=1}^n C_{ij}(B_i, B_j) \quad Ec.7$$

donde $c_{ij}(B_i, B_j)$ es la función utilizada para predecir el consumo que hace cada predador de sus presas, M_0 es la mortalidad debida a otras causas que no son depredación ni pesca; $(F_i B_i)$, $f(B)$ son función de B_i si i es un productor primario, cuando i es un consumidor entonces se tiene que:

$$f(B) = g_i \sum_{j=1}^n c_{ji}(B_i, B_j) \quad Ec.8$$

Como se mencionó anteriormente, las perturbaciones consistirán en la reducción de biomasa de grupos seleccionados; en términos de la ecuación 7 esto estaría representado por cambios en el tiempo mediante el diferencial dB_i/dt , y como consecuencia en los atributos de ascendencia y overhead.

3.4. DESCRIPCIÓN DE LOS MODELOS TRÓFICOS SELECCIONADOS PARA EL EXPERIMENTO DE SIMULACIÓN.

Los modelos tróficos utilizados para el presente estudio se muestran en la tabla 1, todos ellos son ecosistemas localizados en el GMx.

Tabla 1.- Modelos tróficos seleccionado.

	Modelos Tróficos	Autor	Núm. de grupos funcionales
1	Laguna Mandinga	De La Cruz-Aguero (1993)	20
2	Laguna Celestún	Chávez <i>et. al.</i> (1993)	16
3	Laguna Tamiahua	Abarca-Arenas y Valero-Pacheco (1993)	13
4	Laguna Tampamachoco	Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío (1998)	21
5	Laguna de Términos	Manickchand-Heileman <i>et. al.</i> (1998)	20
6	Sonda de Campeche	Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003)	25
7	Plataforma continental de Yucatán	Arreguín-Sánchez (2000)	21
8	Arrecife coralino de Florida	Venier y Pauly (1997)	20
9	Plataforma continental del Golfo de México	Browder (1993)	14

A continuación se describen cada uno de los modelos tróficos, en cada tabla se muestran ‘en negritas’ los grupos funcionales que representan aquellos que fueron seleccionados para los experimentos de perturbación.

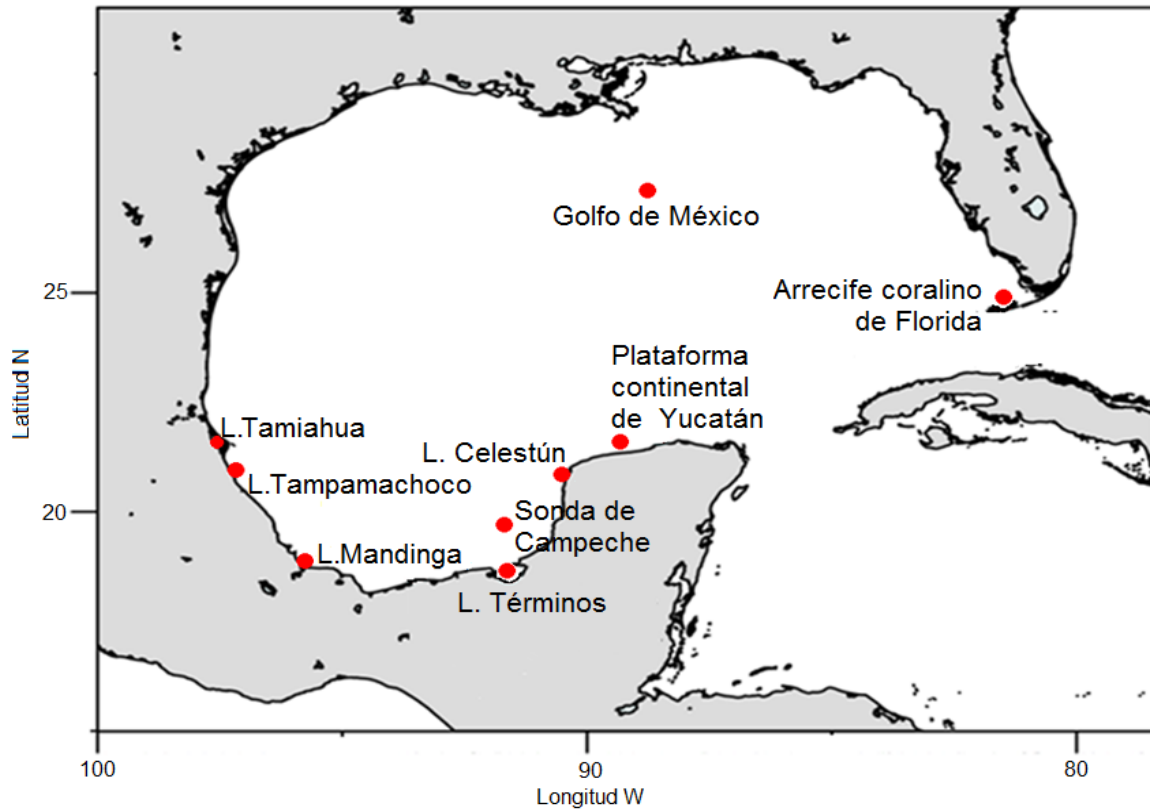


Figura 4.- Localización de los ecosistemas representados mediante modelos tróficos.

I.- Laguna Mandinga

Esta laguna se localiza a la altura del estado de Veracruz en la parte oeste-central del GMx (fig. 4) es una laguna tropical poco profunda (1-8 m de profundidad aprox.) con dos cuerpos de agua principales conectados entre sí por un canal corto y estrecho (50-100 m de ancho). La laguna siempre está conectada al mar por un canal largo y estrecho (50-200 m de ancho) pero más profundo a través de la boca del río Jamapa. El sistema está casi rodeado de un bosque de manglar y es alimentada por flujos de agua dulce del río Arroyo Hondo. El modelo utilizado para representar la Laguna Mandinga fue publicado por De La Cruz-Aguero (1993), está conformado por 20 compartimientos de grupos funcionales/especies los cuales se muestran en la tabla 2.

Tabla 2.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Mandinga.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo
3.9	Snapper	Pargos
3.7	Snooks	Róbalos
3.7	Jacks	Jureles
3.7	Needlefishes	Pez aguja
3.5	Drums & croaker	Corvinas y Tambores
3.5	Herrings	Arenques
3.3	Other fishes	Otros peces
3.2	Rays	Rayas
3.1	Flatfishes	Lenguados
2.9	Sea catfishes	Bagres
2.9	Mojarras	Mojarras
2.9	Ichthyoplankton	Ictioplancton
2.8	Gobies	Gobios
2.6	Crabs	Cangrejos
2.6	Shrimps	Camarones
2.1	Microbenthos	Microbentos
2.1	Mullets	Lisas
2.0	Zooplankton	Zooplancton
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton
1.0	Detritus	Detritus

II.- Laguna Celestún

Es una laguna costera poco profunda (máximo 0.5 m de profundidad), muy alargada (22.5 km) cuyo eje de longitud es paralelo a la línea de costa (fig. 4). La mayor parte del fondo está cubierto por algas marinas. No recibe agua dulce de ningún río, únicamente de los karstes subterráneos, los cuales mantienen un gradiente de

salinidad permanente. La laguna es mesohalina cerca de su cabeza y presenta condiciones euhalinas en su desembocadura. La zona costera están cubierta por un denso bosque de manglar, especialmente en el lado este de la laguna. Esta es una zona importante de alimentación y anidación de aves migratorias, principalmente durante los meses de invierno. El clima es tropical semi-seco, con lluvias en verano. El modelo de Laguna Celestún fue publicado por Chávez *et. al.* (1993), está conformado por 16 compartimientos de grupos funcionales /especies, estos se muestran en la tabla 3.

Tabla 3.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Celestún.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo
3.4	Lutjanus	Lutjanus
3.4	Callinectes	Callinectes
3.3	Arius	Arius
3.2	Orthopristis	Orthopristis
3.1	Eucinostomus	Eucinostomus
3.1	Bairdiella	Bairdiella
2.8	Lagodon	Lagodon
2.3	Penaeus	Penaeus
2.2	Polychaeta	Polychaeta
2.2	Meiobenthos	Meiobentos
2.1	Molluscs	Moluscos
2.1	Zooplankton	Zooplankton
2.0	Mugil	Mugil
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton
1.0	Benthic prod.	Productores bentónicos
1.0	Detritus	Detritus

III.- Laguna Tamiahua

Tamiahua es una típica laguna costera del GMx, la cual es utilizada por muchas especies temporalmente como área de criadero y alimentación. Esta laguna es alimentada tanto por el mar como por diferentes ríos. Se localiza al este de las costas de México (fig. 4), tiene una longitud aprox. de 85 km, una anchura máxima de 32 km y un área total de 800 km². Esta laguna ha sido notoriamente impactada debido a las actividades petroleras que se desarrollan en la zona. El modelo que se utilizó para representar a la Laguna Tamiahua fue publicado por Abarca-Arenas y Valero-Pacheco (1993), está conformado por 13 compartimientos de grupos funcionales /especies, estos se indican en la tabla 4.

Tabla 4: Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de La laguna Tamiahua.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo
3.4	<i>Oligoplites tesauro</i>	<i>Oligoplites tesauro</i>
3.2	<i>Scorpaena notata</i>	<i>Scorpaena notata</i>
3.2	<i>Bairdiella chrysoura</i>	<i>Bairdiella chrysoura</i>
3.0	Anchovies	Anchoveta
2.9	<i>Diapterus auratus</i>	<i>Diapterus auratus</i>
2.8	Other fishes	Otros peces
2.7	Shrimp	Camarones
2.1	Benthos	Organismos bentónicos
2.1	<i>Mugil curema</i>	Lisas
2.0	Zooplankton	Zooplankton
2.0	Other decapods	Otros decápodos
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton
1.0	Detritus	Detritus

IV.- Laguna Tampamachoco

Es un pequeño estuario en el oeste central del GMx. Tiene aprox. 1,500 ha de superficie (fig. 4), es uno de los ecosistemas estuarinos más estudiados en México. Se utilizó el modelo publicado por Rosado-Solórzano y Guzmán del Prío (1998) para representar a la Laguna Tampamachoco, está conformado por 21 compartimientos de grupos funcionales /especies (tabla 5).

Tabla 5: Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Tampamachoco.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo	Especies
3.9	Toadfish	Pez sapo	<i>Opsanus beta</i>
3.9	Jack	Jureles	<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i> , <i>Caranx hippos</i> , <i>C. latus</i> , <i>C. crysos</i>
3.9	Snapper	Pargos	<i>Lutjanus griseus</i>
3.7	Bay whiff	Lenguados	<i>Citharichthys spilopterus</i> , <i>Achirus lineatus</i>
3.6	Snook	Snook	<i>Centropomus undecimalis</i> , <i>C. paralellus</i> , <i>C. poeyi</i>
3.4	Croaker	Corvinas	<i>Bairdiella chrysura</i> , <i>B. ronchus</i> , <i>Micropogon undulatus</i>
3.3	Portunid crab	Cangrejos	<i>Callinectes danae</i> , <i>C. boucorti</i> , <i>C. sapidus</i>
3.2	Catfish	Bagres	<i>Arius felis</i> , <i>Cathorops melanopus</i>
3.0	Shrimp	Camarones	<i>Penaeus setiferus</i> , <i>P. aztecus</i>
2.9	Anchovy	Anchovetas	<i>Anchoa spp</i>
2.7	Goby	Góbidos	<i>Bathygobius soporator</i> , <i>Gobionellus boleosoma</i>
2.7	Mojarra	Mojarras	<i>Eucinostomus melanopterus</i> , <i>Diapterus rhombeus</i> , <i>D. auratus</i> , <i>Eugerres plumieri</i>
2.6	Shepshead	Sargos	<i>Archosargus probatocephalus</i> , <i>Lagodon rhomboides</i>
2.3	Crustaceans	Crustáceos	Incluye todos los elementos identificados como la dieta decápodos, anfípodos, etc,

			así como <i>Clivanarius vittatus</i>, una especie frecuente en las muestras de macrobentos.
2.0	White mullet	Lisas	<i>Mugil curema</i>
2.0	Spadefish	Picudos	<i>Chaetodipterus faber</i>
2.0	Oyster	Ostras	<i>Crassostrea virginica</i>
2.0	Molluscs	Moluscos	Pequeños bivalvos y gasterópodos
2.0	Zooplankton	Zooplankton	Cladóceros, copépodos y larvas.
2.0	Meiofauna	Meiofauna	Pequeños organismos e infauna bentónica.
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton	Fitoplancton
1.0	Detritus	Detritus	

V.- Laguna Términos

Términos es una laguna costera tropical de poca profundidad (3.5 m en promedio) con un área de 2,500 km² localizada al suroeste del GMx (fig. 4). Hay una isla que forma una barrera separándola de la plataforma continental adyacente. Existe un flujo de agua salada hacia el interior de la laguna ubicado en la entrada de Puerto Real (zona este de la laguna) y uno de salida ubicado en la entrada del Carmen (zona oeste). Varios ríos vierten sus aguas en la parte oeste de la laguna, la salinidad varía desde 2 ‰, cerca de la desembocadura de los ríos, hasta 35 ‰, cerca de las entradas a la laguna. La temperatura varía entre 24°C en invierno hasta 32°C en verano. El bosque de mangle cubre la línea costera de la laguna, mientras que el margen sureste y el interior de línea costera de Isla del Carmen están cubiertos con algas marinas. El modelo utilizado para la Laguna de Términos fue publicado por Manickchand-Heileman *et. al.* (1998) está conformado por 20 compartimientos de grupos funcionales /especies (tabla 6).

Tabla 6.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Laguna Términos.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie
3.3	Lutjanidae
3.1	Otros peces
3.1	Scianidae
2.9	Haemulidae
2.9	Gerreidae
2.7	Ariidae
2.5	Engraulidae
2.5	Tetraodontidae
2.4	Brachyurans
2.4	Penaidae
2.4	Otros macroinvertebrados
2.4	Sparidae
2.1	Moluscos
2.1	Microcrustaceos
2.1	Zooplankton
2.1	Poliquetos
2.0	Meiofauna
1.0	Autótrofos bentónicos
1.0	Fitoplancton
1.0	Detritus

VI.- Sonda de Campeche

La Sonda de Campeche comprende un área de aproximadamente 65,000 km² (fig. 4). En esta región confluyen dos provincias geológicas con características distintas. La parte oeste está influenciada por agua dulce y sedimentos de origen terrígenos provenientes de las descargas de los ríos, además está caracterizada por aguas turbias con transparencias de 7 a 42%, salinidades superficiales entre 32.3 y 37 ‰ y sedimentos limo-arcillosos con alto contenido orgánico ($\geq 10\%$). La parte este se caracteriza por sedimentos calcáreos con bajos contenidos de materia orgánica ($\leq 10\%$), aguas claras con transparencias de 50 a 99 %, y salinidades superficiales

entre 35.7 y 37.2 ‰ (Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil, 1983). La zona de estudio abarca desde la línea de costa hasta los 200 m de profundidad. El modelo representativo de la Laguna de Términos fue publicado Zetina-Rejón y Arreguín-Sánchez (2003), está conformado por 25 compartimientos de grupos funcionales /especies (tabla 7).

Tabla 7.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la Sonda de Campeche.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie
4.3	Delfines
4.2	Tiburones
4.2	Aves marinas
4.0	Meros
4.0	Sierras
3.9	Calamar
3.9	Pargos
3.8	Jureles
3.5	Otros peces
3.4	Pulpo
3.4	Sargos
3.3	Roncos
3.2	Corvinas
3.1	Sardinas
3.0	Bagres
3.0	Tortugas marinas
2.9	Lenguados
2.8	Mojarras
2.7	Epifauna
2.3	Camarón
2.1	Zooplankton
2.0	Infauna
1.0	Fitoplancton
1.0	Macrófitas bentónicas
1.0	Detritus

VII.- Plataforma continental de Yucatán

La plataforma de Yucatán comprende hasta 245 km de línea de costa, es una zona somera con 50 m en promedio de profundidad, se encuentra entre el GM y el Mar Caribe (fig. 4), presenta una temperatura promedio de 23°C y una salinidad de 36.8‰, recibe masas de agua acarreadas por la corriente de Yucatán rica en nutrientes. Las condiciones climáticas de la zona marino costera donde se ubica la plataforma de Yucatán presenta una variabilidad ambiental inter-anual derivada principalmente de la temporalidad del régimen de lluvias, vientos y temperatura. Las condiciones climáticas regionales han permitido definir tres estaciones climáticas a lo largo de un ciclo anual: estación de secas de marzo a mayo, estación de lluvias y huracanes de junio a octubre y estación de tormentas fuertes y frentes fríos provenientes del norte (los llamados nortes) noviembre a febrero. El modelo utilizado para representar la plataforma continental de Yucatán fue publicado Arreguín-Sánchez (2000). Está conformado por 21 compartimientos de grupos funcionales (tabla 8).

Tabla 8.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la plataforma continental de Yucatán.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo
4.9	Sharks	Tiburones
4.6	Red grouper	Mero rojo
4.6	Snappers	Pargos
4.3	King mackerel	Caballas
4.1	Jacks	Jurel
4.1	Octopus	Cefalópodos
3.5	Mojarras	Mojarras
3.4	Sea trout	Tortugas de mar
3.5	Grunts	Roncadores
3.4	Porgies	Truchas de mar
3.3	Crabs	Cangrejos
3.2	Lobsters	Langostas

3.2	Herrings	Arenques
3.0	Shrimps	Camarones
2.4	Other molluscs	Otros moluscos
2.2	Microcustaceans	Microcrustaceos
2.1	Annelids	Anélidos
2.0	Zooplankton	Zooplancton
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton
1.0	Benthic producers	Productores Bentónicos
1.0	Detritus	Detritus

VIII.- Arrecife coralino de Florida

El arrecife coralino de Florida (Looe Key) se localiza aprox. a 13 km fuera de Big Pine Key, Florida, EE.UU (fig. 4). El propio santuario comprende un área de aprox. 30 km², incluye el propio arrecife de coral y sus alrededores, así como el hábitat de arena y de pastos marinos. El arrecife es un lugar muy popular para practicar buceo libre y con tanque, está sujeto a un uso intensivo durante todo el año. Aunque la pesca con anzuelo y sedal se permite dentro de los límites del arrecife, la captura es demasiado poca para ser considerada relevante e incluirse en el modelo, este modelo fue publicado Venier y Pauly (1997), está conformado por 20 compartimientos de grupos funcionales /especies (tabla 9).

Tabla 9.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico del arrecife coralino de Florida

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo	Especies
4.3	Large groupers	Grandes meros	<i>Epinephelus itajara</i>, <i>Mycteroperca bonaci</i>
4.1	Midwater Pisc.	Peces de media agua	<i>Caranx ruber</i>, <i>Scomberomorus regalis</i>, <i>Harengula humeralis</i>, <i>Opisthonema oglinum</i>, <i>Jenkinsia lamprotaenia</i>,

			<i>Atherinomorus stipes</i>
3.9	Sharks / rays	Tiburones y rayas	<i>Dasyatis americana,</i> <i>Galeocerdo cuvieri</i>
3.9	Cephalopods	Cefalópodos	Calamares y pulpos
3.8	Small planktivores	Pequeños planctívoros	Pequeños planctívoros
3.7	Large planktivores	Grandes planctívoros	Grandes planctívoros
3.5	Large reef carnivore	Grandes carnívoros de arrecife	<i>Diodon holacanthus</i> <i>Ocycurus chrysurus</i>
3.0	Crustaceans	Crustáceos	Crustáceos
2.9	Small reef carnivore	Pequeños carnívoros de arrecife	Pequeños carnívoros de arrecife
2.8	Zooplankton	Zooplankton	Zooplankton
2.8	Sea turtles	Tortugas de mar	Tortugas de mar
2.4	Echinoderms	Equinodermos	Erizos de mar
2.4	Worms / Molluscs	Gusanos y moluscos	Gusanos y moluscos
2.1	Sessile animals	Animales sésiles	
2.0	Small reef herbivore	Pequeños herbívoros de arrecife	<i>Sparisoma radians</i> <i>Coryphopterus glaucofraenum</i>
2.0	Large reef herbivore	Grandes herbívoros de arrecife	<i>Scarus guacamaia</i> <i>Scarus vetula</i>
2.0	Decomp/Microf	Descomponedores y microfauna	Descomponedores y microfauna
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton	Fitoplancton
1.0	Benthic prod.	Productores bentónicos	
1.0	Detritus	Detritus	

IX.- Plataforma continental del Golfo de México

El norte del GMx presenta un régimen de vientos que cambia con las estaciones, predominando los vientos alisios del noreste, fisiográficamente se caracteriza por una amplia plataforma continental que se extiende hasta 250 km desde el litoral así

como por un pronunciado talud continental y una pequeña sección de la gran planicie abisal central del GMx. La plataforma continental del GMx (fig.4) presenta un clima semi-tropical debido al patrón estacional de su régimen de temperaturas, influenciado básicamente por corrientes tropicales en el verano y temperaturas continentales durante el invierno. La temperatura de la superficie marina se distingue claramente de norte a sur en invierno (con un gradiente de hasta 7° C).

Tabla 10.- Grupos funcionales/especies utilizadas para la construcción del modelo trófico de la plataforma continental del Golfo de México.

Nivel trófico	Grupo funcional / especie	Denominación usada en este trabajo
4.0	Dolphin	Delfines
3.8	Demersal pred.	Depredadores demersales
3.8	Sharks	Tiburones
3.4	Billfish	pez espada
3.3	Mackerels	Macarelas
3.1	Demersal fish	Peces demersales
3.1	Pelagic pred.	Depredadores pelágicos
3.1	Tunas	Atunes
2.5	Crabs, shrimps	Cangrejos y camarones
2.1	Benthos	Organismos bentónicos
2.1	Zooplankton	Zooplankton
2.1	Pelagic fish	Peces pelágicos
1.0	Phytoplankton	Fitoplancton
1.0	Benthic prod.	Productores bentónicos
1.0	Detritus	Detritus

3.5. EXPERIMENTO DE SIMULACIÓN DE PERTURBACIÓN DEL ECOSISTEMA

El experimento consistió básicamente en someter cada uno de los grupos funcionales seleccionados (de manera independiente) a una reducción gradual (tasa constante) de la biomasa desde 0 hasta 98% (2% anual) durante un periodo de simulación de 50 años. Para estimar la proporción de biomasa que se reduce anualmente se adecuó la ecuación mediante la cual se estima la tasa de explotación E para un periodo de tiempo t de Beverton y Holt (1993) (denominada en inglés harvest rate):

$$E = \frac{F}{(F + M)} (1 - e^{-(F+M)}) \quad \text{Ec. 9}$$

donde F es la tasa instantánea de mortalidad por pesca y M es la tasa instantánea de mortalidad natural, resultando de la siguiente manera:

$$P = \frac{I}{(I + M)} (1 - e^{-(I+M)}) \quad \text{Ec. 10}$$

donde P está definida como la tasa de perturbación del grupo funcional, I corresponde a la tasa de impacto (reducción de biomasa) de un grupo funcional dado y M es la tasa instantánea de mortalidad natural. En la figura 5 se muestra la interpretación de los términos que conforma la ecuación:

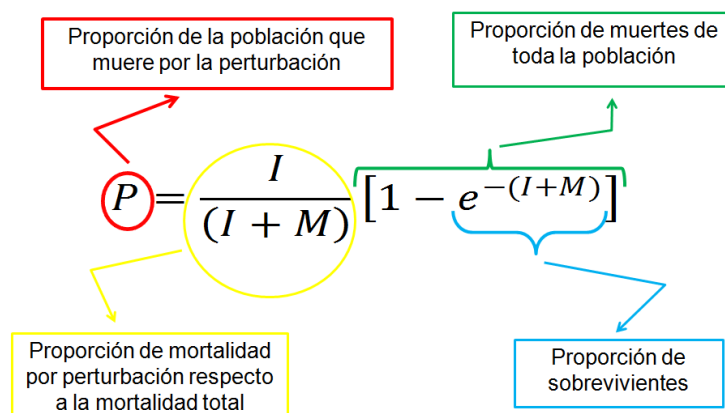


Figura 5.- Interpretación de la tasa de perturbación. Nótese que es análoga a la tasa de cosecha utilizada en estudio de pesquerías (ver Beverton y Holt (1993))

Conociendo los valores de M y P (los esperados para cada año), la tasa de impacto I se estimó por iteración y los valores anuales de I fueron incorporados al modelo *EwE* para reducir la biomasa de manera análoga a como ocurre la remoción de biomasa por pesca. A partir de los resultados obtenidos de I , se estimaron los valores anuales de ascendencia y overhead para el lapso de 50 años.

3.6. PROCEDIMIENTO PARA EL ANÁLISIS DE RESULTADOS.

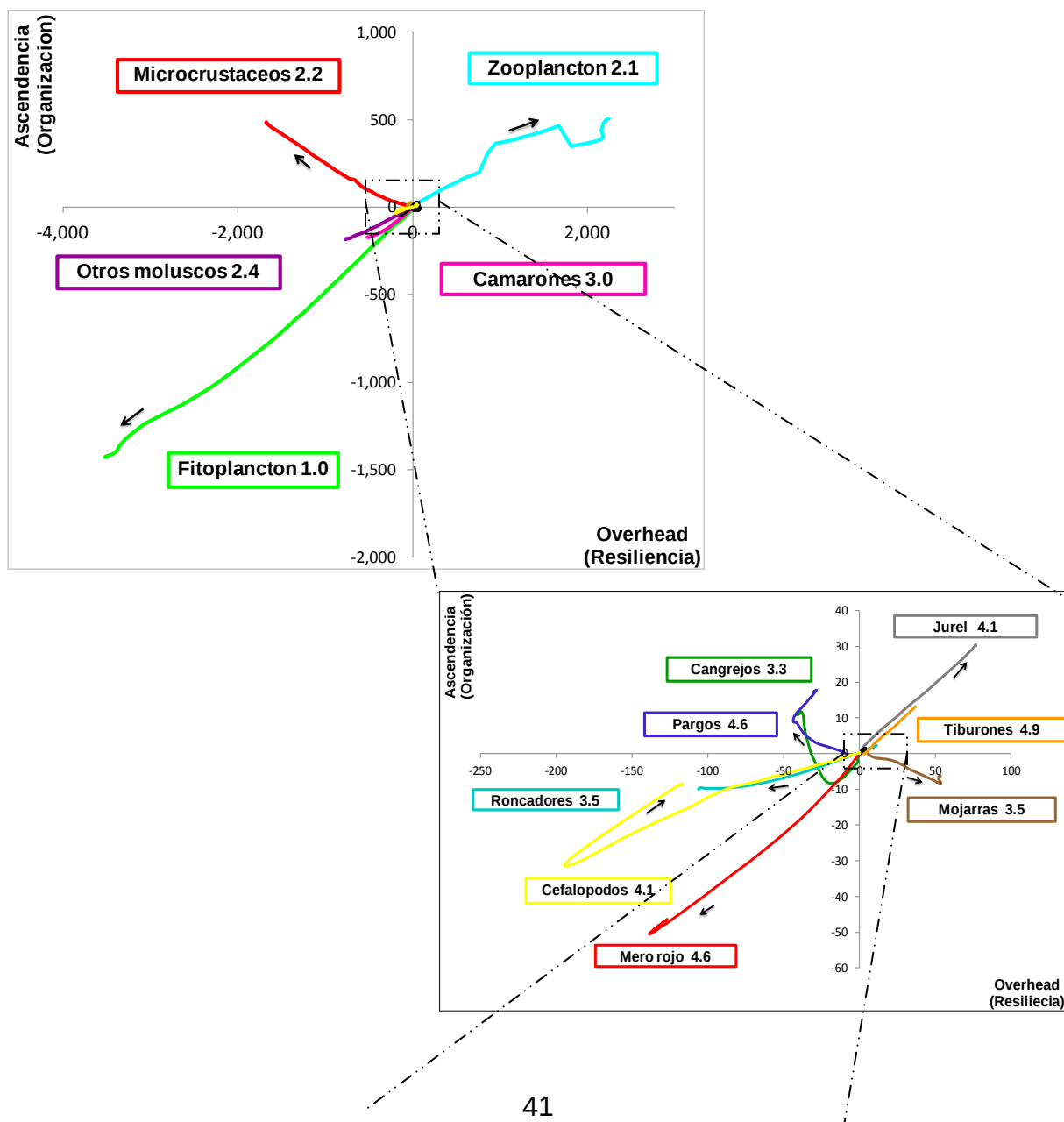
Para explorar la posible existencia de un patrón consistente en la relación Ascendencia (organización) *versus* Overhead (Resiliencia), se consideraron los siguientes aspectos: a cada una de las trayectoria resultante que representa la respuesta del modelo ante la perturbación aplicada (P) se le estimó el valor de la pendiente (m) y el sentido de esta, así como también la magnitud de dicha respuesta (MR) expresada como la distancia de la trayectoria, desde un nivel de perturbación $P=0\%$, $P=35\%$, $P=50\%$ y $P=98\%$. Definiendo la MR como el cambio en la relación ascendencia-overhead entre la $P=0\%$ y $P=98\%$, o bien, por el tiempo que requirió el ecosistema para alcanzar las tasas de perturbación mencionadas.

Con el fin de identificar posibles patrones globales de variación, a partir de esta información se construyeron gráficos representando los atributos seleccionados (m , sentido y MR) como función del nivel trófico dentro y entre ecosistemas.

4.RESULTADOS

4.1. DINÁMICA DE FLUJOS: Ascendencia versus Overhead

En la figura 6 se muestran las trayectorias de cambio que siguen las salidas del modelo del ecosistema de la plataforma continental de Yucatán, en cuanto al desarrollo y salud del ecosistema (Ascendencia versus Overhead); al ser cada grupo funcional perturbado de manera independiente (para cada uno de los otros ecosistemas, los gráficos se muestran en el anexo B).



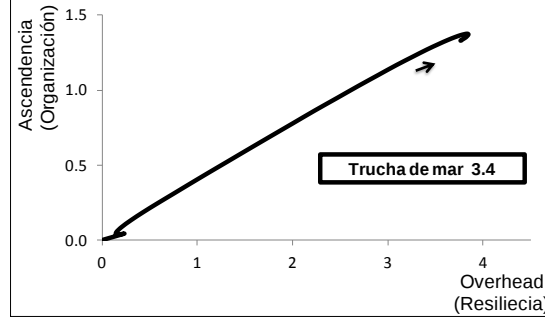


Figura 6.- Resultados de los experimentos de simulación de la plataforma continental de Yucatán

En los experimentos de perturbación para nueve modelos de ecosistemas, se tiene que no hay patrones típicos asociados a la estructura de los éstos (e.g. por niveles tróficos) y que las respuestas pueden ocurrir en cualquier sentido y magnitud. Así por ejemplo, una respuesta totalmente negativa será aquella en la que tanto la organización como la resiliencia decrecen; mientras que una respuesta positiva podría pensarse en sentido opuesto. Una respuesta en la que se incrementa la organización pero decrece la resiliencia, significa que el sistema adquiere un estado más complejo, probablemente, pero más frágil; mientras que si la organización decrece y la resiliencia se incrementa, se trataría de un sistema degradado pero con ganancia en términos de energía de reserva.

En los diagramas que se muestran en la figura 6 y anexo B (independientemente de la trayectoria seguida) la pendiente es representada como el cambio de la ascendencia (ΔA) con respecto al overhead (ΔO) en términos de flujos de energía. La expresión de la pendiente por tanto, se define mediante las ecuaciones (1) y (3) de la siguiente manera:

$$\frac{\Delta A}{\Delta O} = \frac{\Delta \left(\sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij} T_{..}}{T_{i.} T_{.j}} \right) \right)}{\Delta \left(- \sum_{i,j} T_{ij} \log \left(\frac{T_{ij} T_{ij}}{T_{i.} T_{.j}} \right) \right)} \quad Ec. 11$$

donde T_{ij} representa los flujos del grupo funcional i al j (consumo de la presa i por el predador j); $T_{i.}$ representa la contribución de la presa i a todos los predadores j ; $T_{.j}$

representaría los consumos que, el predador j obtiene de todas las presas i ; $T_{..}$ representa la suma total de todos los consumos del sistema; de manera simplificada se tiene:

$$\frac{\Delta A}{\Delta O} = \frac{\Delta \sum_{i,j} T_{ij} \left(\log T_{..} + \log \left(\frac{T_{ij}}{T_{i.} T_{.j}} \right) \right)}{\Delta \left(- \sum_{i,j} T_{ij} \left(\log T_{ij} + \log \left(\frac{T_{ij}}{T_{i.} T_{.j}} \right) \right) \right)} \quad Ec. 12$$

El termino $\log \left(\frac{T_{ij}}{T_{i.} T_{.j}} \right)$ tiene el mismo valor en ambos componentes del cociente, por lo que lo expresamos como la constante c , y considerando que el termino T_{ij} también es una constante en ambos cocientes (el término situado inmediatamente después del símbolo de sumatoria) entonces se infiere que los cambios en la pendiente estarán determinados por la relación dada entre $T_{..}$ y T_{ij} (Ec. 13).

$$\frac{\Delta A}{\Delta O} = \frac{\Delta \sum_{i,j} ((\log T_{..}) + c) \cdot T_{ij}}{\Delta - \sum_{i,j} ((\log T_{ij}) + c) \cdot T_{ij}} \quad Ec. 13$$

La pendiente, expresada en términos de flujos de energía, se interpreta como la proporción del cambio en los flujos totales del ecosistema con respecto al cambio en los flujos individuales entre grupos funcionales.

4.2. TENDENCIA DE LA RESPUESTA DEL MODELO

Las tendencias de las respuestas del modelo del ecosistema ante la perturbación de un grupo funcional (en la relación Ascendencia *versus* Overhead), para diferentes niveles tróficos y ecosistemas, se observan en la figura 6 y anexo B. De estas trayectorias de respuesta es posible identificar algunos atributos en común: la magnitud (m) y el sentido de la pendiente, así como la distancia. Considerando los valores de ascendencia y overhead iniciales (tasa de perturbación del 0%) como punto de origen en el grafico. A continuación se abordarán uno a uno estos atributos.

4.3. PENDIENTE Y DIRECCIÓN DEL CAMBIO

Las salidas del modelo en términos de ascendencia y overhead resultaron de perturbar un grupo funcional cualquiera. La relación entre estas dos variables muestra magnitudes y sentidos diferentes; esto es, la pendiente puede tener un sentido positivo o negativo a partir del punto de origen, que representa el estado inicial del ecosistema. Para facilitar el análisis, y dado que sólo para algunos pocos grupos la pendiente cambió abruptamente (por lo general hacia la última porción de la trayectoria, justo cuando la biomasa del grupo ha sido reducida fuertemente), se determinó la pendiente general de la trayectoria suponiendo un cambio lineal. De esta manera es posible comparar en una perspectiva global los patrones generales de cambio en las pendientes.

4.4. MAGNITUD DE LA PENDIENTE DE LA RELACIÓN Ascendencia-Overhead

En la figura 7 se observa, para cada modelo de los ecosistemas analizados, la magnitud de la pendiente (m ; ver anexo C), y su sentido (signo), resultante de la respuesta a las perturbaciones de cada grupo funcional, con respecto su nivel trófico. En general, no se observó ningún patrón consistente lo cual sugiere que la respuesta a perturbaciones obedece más a características intrínsecas del ecosistema (holísticamente hablando) que de los grupos funcionales.

Por otro lado, al analizar cada nivel trófico de los grupos perturbados combinando todos los modelos, esto es, cuando se agregan los datos por rangos de posición

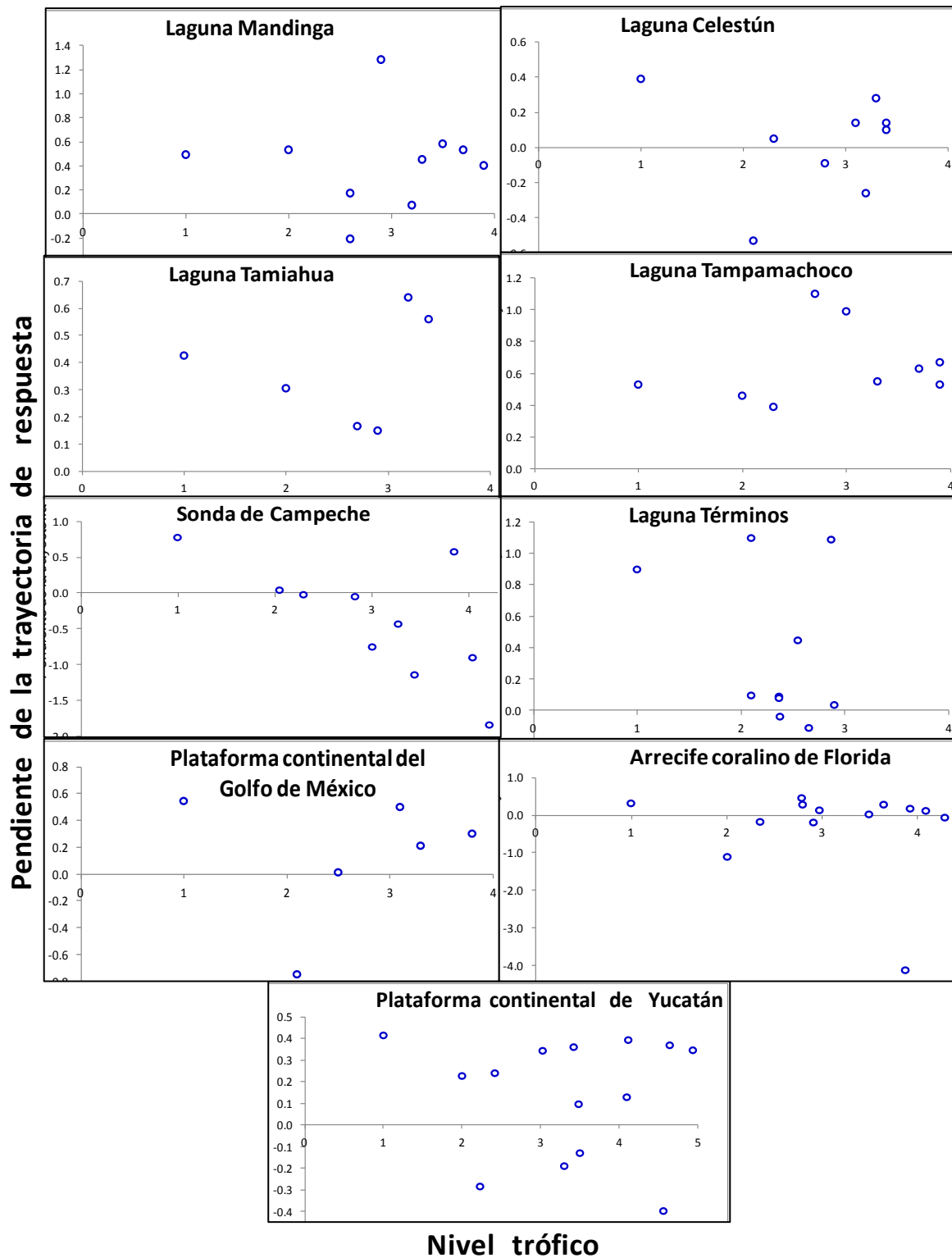


Figura 7.- Resultados de la magnitud (m) y sentido de la pendiente de la trayectoria de respuesta según el NT de cada grupo funcional y tipo de ecosistema representado por el modelo EwE.

trófica de los grupos perturbados (figura 8), las tendencias globales no muestran cambio o bien una cierta tendencia negativa para el rango de niveles tróficos de 2 a 3; mientras que para los rangos de niveles tróficos perturbados de 3 a 4, y de 4 a 5, se observan tendencias positivas, siendo un poco mayor para los niveles tróficos más altos. Esto sugiere que sólo en casos muy particulares (Sonda de Campeche), cuando se perturban niveles tróficos altos, la intensidad de los cambios, en los modelos, parece ser mayor en comparación a niveles tróficos bajos. En otras palabras, para la misma pérdida proporcional de biomasa, los niveles tróficos superiores tienden a afectar en mayor grado la salud del ecosistema.

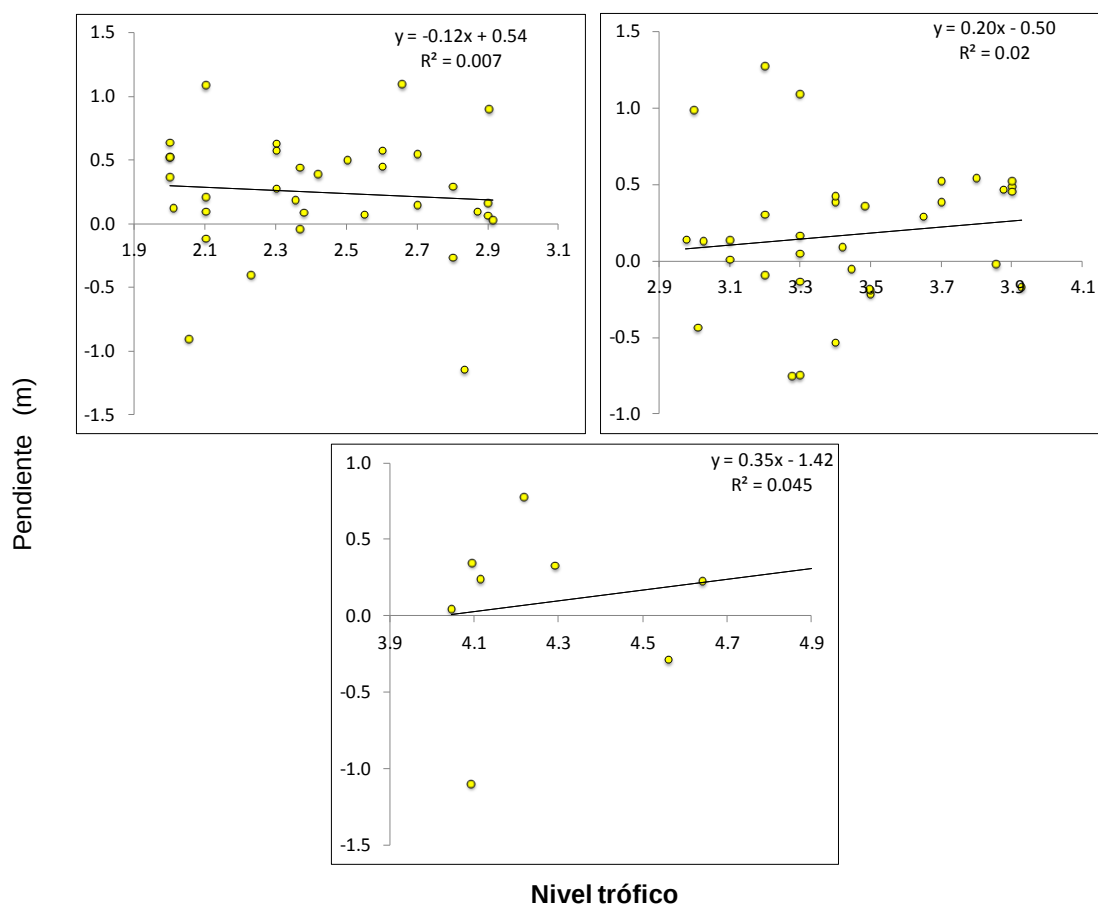


Figura 8.- Tendencia global de las pendientes de las trayectorias de los modelos al ser perturbados grupos funcionales individuales. Panel superior cuando se perturban grupos funcionales dentro del rango de nivel trófico de 2 a 3; panel de en medio para el rango de nivel trófico de 3 a 4; y panel inferior, para el rango de nivel trófico 4 a 5.

4.5. RESPUESTA DEL MODELO A LA PERTURBACIÓN DE GRUPOS FUNCIONALES

Para efectos de explorar algún posible patrón en el sentido de la respuesta del modelo cuando se perturba un grupo funcional, se dividió el plano cartesiano en cuadrantes, asignándoles número consecutivo del 1 al 4 en el sentido de las manecillas del reloj, iniciando en el cuadrante superior izquierdo (fig 9).

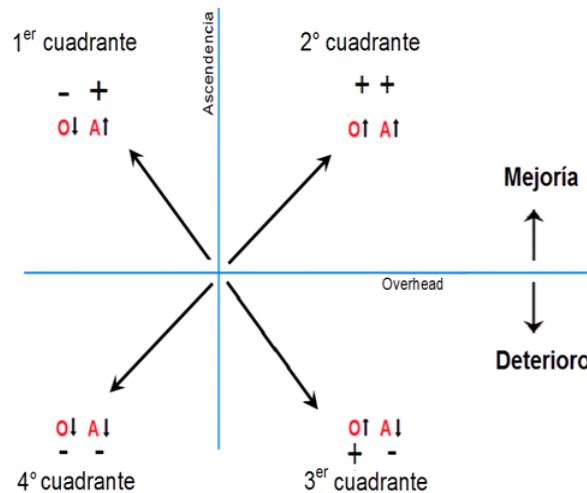


Figura 9.- Numeración de los cuadrantes del plano cartesiano. La ubicación de un grupo funcional en determinado cuadrante indica la variación (incremento o disminución) de la ascendencia y el overhead de la respuesta del modelo del ecosistema ante la perturbación.

En la figura 10 se muestra esquemáticamente el sentido del cambio expresado por las pendientes de las trayectorias al perturbar grupos funcionales de diferentes niveles tróficos para cada modelo.

Al analizar la figura 6 o cualquiera del anexo B, es posible observar a partir del punto inicial (que caracteriza al modelo antes de cualquier perturbación), que la respuesta del modelo puede orientarse hacia cuatro posibles sentidos en el plano cartesiano de acuerdo a las siguientes combinaciones: i) O disminuye y A aumenta; ii) O y A aumentan; iii) O aumenta y A disminuye; y iv) O y A disminuyen.

Laguna Mandinga

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
Camarones	2.6	Zooplankton	2.0
Otros peces	3.3	Mojarras	2.9
		Rayas	3.2
		Corvina y tambores	3.5
		Jureles	3.7
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0		
Cangrejos	2.6		
Pargos	3.9		
O↓ A↓		O↑ A↓	

Laguna Celestún

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
Zooplankton	2.1	Arius	3.3
Lagodon	2.8	Lutjanus	3.4
Orthopristis	3.2		
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0		
Penaeus	2.3		
Eucinostomus	3.1		
Callinectes	3.4		
O↓ A↓		O↑ A↓	

Laguna Tampamachoco

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
		Mojarras	2.7
		Camarones	3.0
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0		
Zooplankton	2.0		
Crustáceos	2.3		
Cangrejo	3.3		
Lenguado	3.7		
Jurel	3.9		
Pargo	3.9		
O↓ A↓		O↑ A↓	

Laguna Tamiahua

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
		Zooplankton	2.0
		Scorpaena notata	3.2
		Oligoplites tesauo	3.4
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0		
Camarones	2.7		
Diapterus auratus	2.9		
O↓ A↓		O↑ A↓	

Laguna Términos

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
Microcrustaceos	2.1	Zooplankton	2.1
Otros macroinvertebrados	2.4	Gerreidae	2.9
Penaeids	2.4		
Sparidae	2.4		
Engraulidae	2.5		
Ariidae	2.7		
Haemulidae	2.9		
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0		
O↓ A↓		O↑ A↓	

Sonda de Campeche

O↓ A↑		O↑ A↑	
		Ascendencia (Org.)	
Camarón	2.3		
Tiburones	4.2		
		Overhead (Resiliencia)	
Fitoplancton	1.0	Mojarras	2.8
Zooplankton	2.1	Tortugas marinas	3.0
Pargos	3.9	Roncos	3.3
		Pulpo	3.4
		Meros	4.0
O↓ A↓		O↑ A↓	

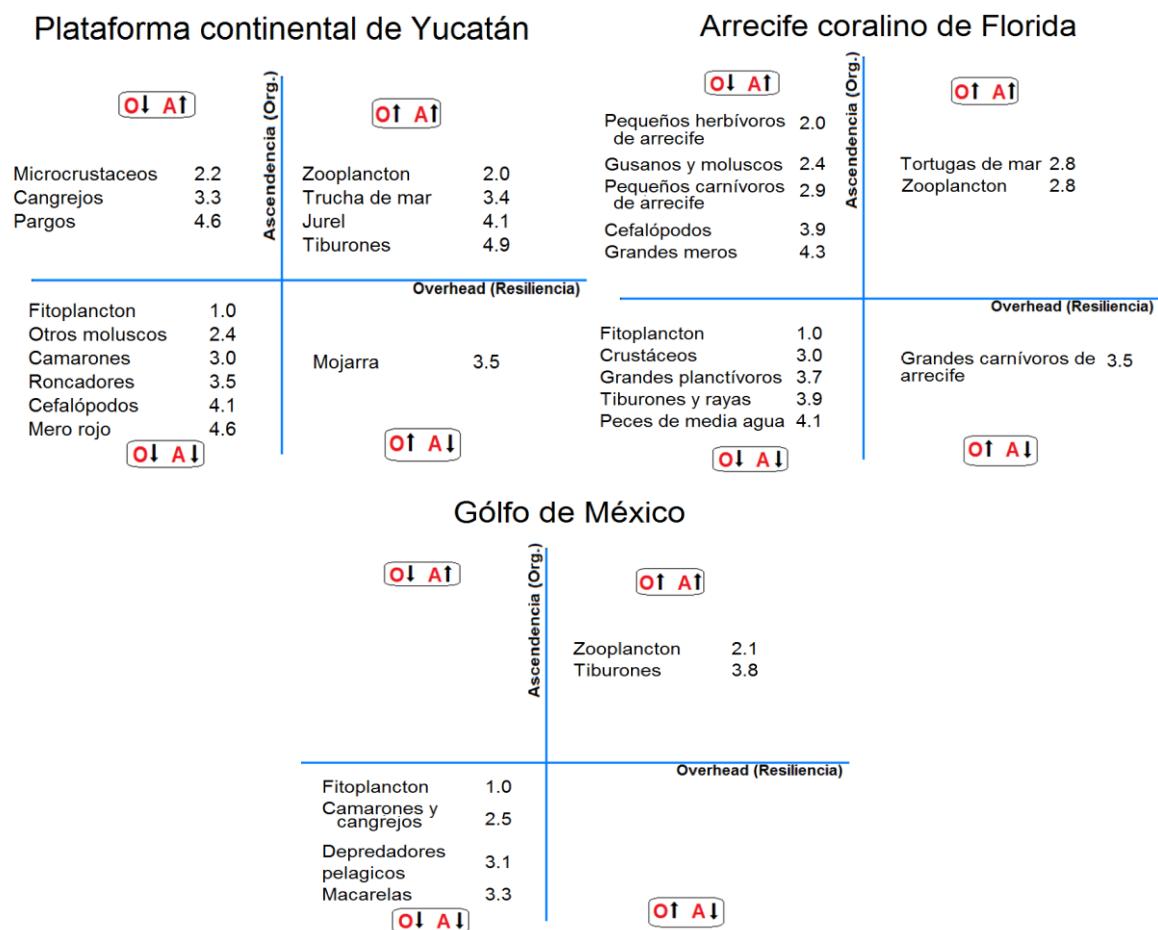


Figura 10.- Clasificación por cuadrantes de los resultados según la variación que presentan las respuestas del ecosistema al perturbar cada grupos funcionales.

De la figura 10 se identifican los diferentes sentidos que describieron las trayectorias de respuesta del ecosistema al perturbar cada grupo funcional (indicado en la figura). En la figura 11 se muestra las tendencias del sentido de las trayectorias con respecto al nivel trófico.

Al analizar la frecuencia de los promedios de los niveles tróficos y las medianas, se observa que no hay algún nivel trófico predominante en los cuadrantes, siendo más variable el cuarto cuadrante y menos variable el tercero. En cuanto a los niveles tróficos mínimos y máximos por cuadrante, tampoco hay una diferencia clara entre los cuadrantes como para sugerir un patrón de respuesta; con excepción de la

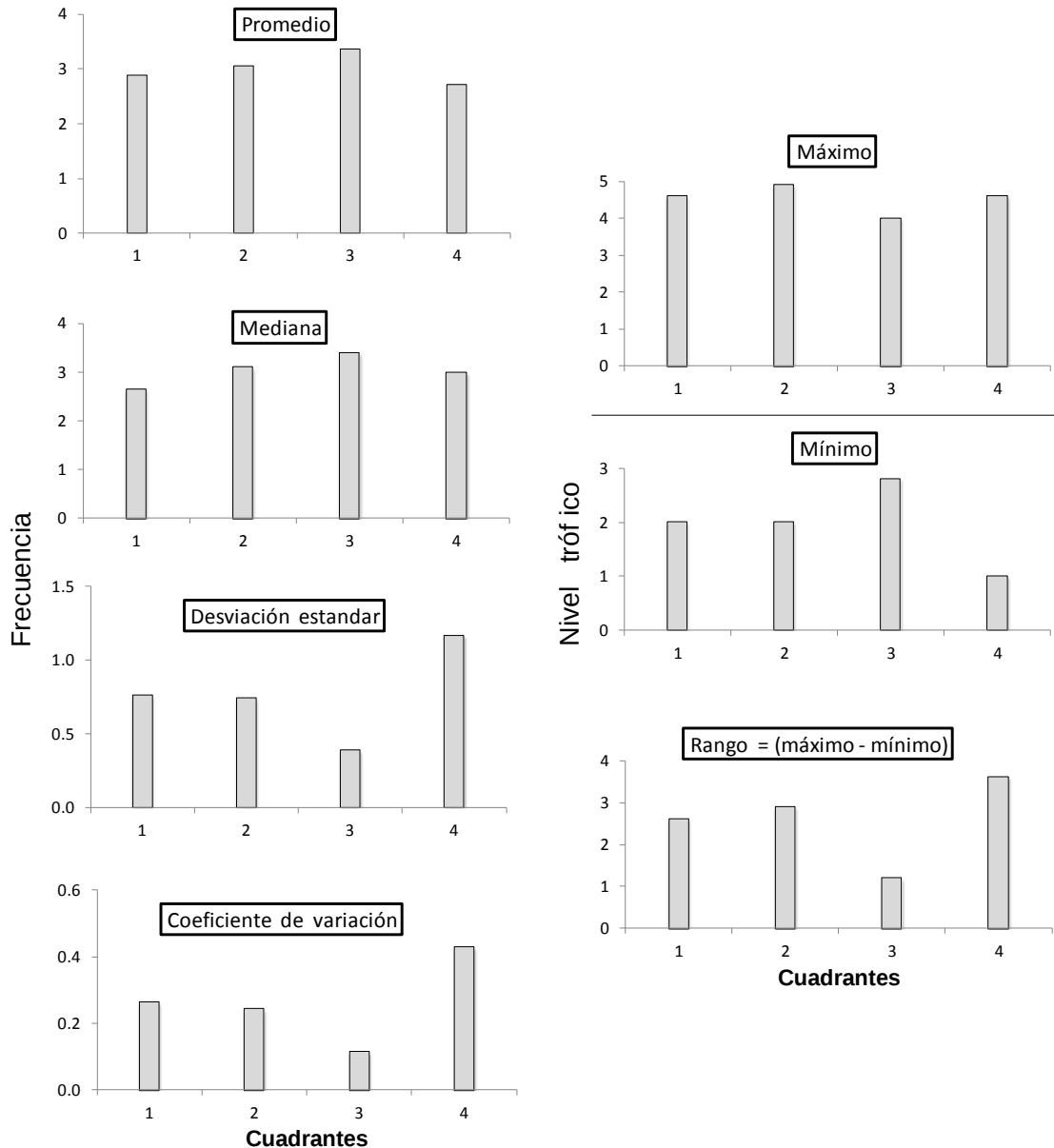


Figura 11.- Concentrado de estadísticos del sentido de las trayectorias de las respuestas del ecosistema al perturbar grupos funcionales específicos para diferentes ecosistemas. Los números del eje-X corresponden a los cuadrantes indicados en la fig. 9 (ver texto para más detalles).

respuesta del modelo cuando se perturba el nivel trófico 1, invariablemente la trayectoria se dirige hacia el cuarto cuadrante. También se observa un claro patrón hacia el tercer cuadrante en cuanto a que solo un rango de niveles tróficos limitado hace que el modelo tienda hacia ese sentido, siendo éstos grupos perturbados dentro del rango de nivel trófico de 2.8 a 4.

En síntesis, los patrones observables fueron dos:

Caso 1.- cuando se perturba un productor primario (en las condiciones del experimento) en todos los casos la trayectoria de respuesta del ecosistema es hacia el cuarto cuadrante, lo cual significa reducción de ascendencia y de overhead.

Caso 2.- se refiere al tercer cuadrante, donde solo se observan tendencias del ecosistema cuando se perturban grupos funcionales que ocupan alrededor del nivel trófico de 3, esto es, decremento en ascendencia pero aumento en overhead.

4.6. MR DEL MODELO COMO INDICADOR DE RESISTENCIA

La MR del ecosistema ante la perturbación de un grupo funcional es definida como la distancia que recorre desde su origen hasta un nivel determinado de afectación de la biomasa, definiéndose para nuestro caso tres niveles de reducción de biomasa: 35%, 50% y 98%. Si para todos los grupos se redujo gradualmente la biomasa hasta un 98% a una tasa constante en un periodo fijo de 50 años, es notable que la distancia recorrida en el diagrama de Ascendencia *versus* Overhead muestra gran diversidad.

Para seguir un criterio homogéneo para la medición de esta distancia, el gráfico Ascendencia *versus* Overhead se rediseño en términos de orden y entropía siguiendo los conceptos de Ulanowicz (1986), donde A/C es un índice de orden del sistema, siendo $0 < A/C < 1$ y $C = A + O$; por consiguiente $1 - A/C$ será una medida de la entropía del sistema donde $0 < (1 - A/C) < 1$, pero en sentido inverso al orden.

En los gráficos que se muestran en la figura 12, las distancias recorridas caen sobre una misma línea, siempre con pendiente decreciente, diferenciándose solo en su longitud, así mismo se estimó la longitud en cada caso mediante el teorema de Pitágoras, resultando la longitud de cada trayectoria igual a la diferencia en el orden (A/C). Los valores de la MR re-expresados como $\log(MR)$ se muestran en la figura 12 y en todos los casos la tendencia es decreciente en función del nivel trófico.

En el experimento de simulación se reduce la biomasa del grupo funcional perturbado a una tasa constante del 2% anual (incremento gradual y constante de la tasa de perturbación en un periodo de 50 años en todos los casos de estudio), basado en esto y considerando que la MR del ecosistema (e.g., para alcanzar el 98% de reducción de biomasa del grupo funcional perturbado) es diferente de acuerdo al grupo perturbado, dicha magnitud es un indicador de la resistencia del ecosistema a la perturbación. Seitz (1994) emplea el termino de 'Resistencia' (R) para describir la habilidad de un sistema a resistir cambios externos (perturbaciones). Grimm *et. al.* (1992) afirma que un ecosistema tiene una alta resistencia si se mantiene sin cambios a pesar de la presencia de perturbaciones externas. Considerando que la MR se entiende como una magnitud de cambios del ecosistema (en términos de ascendencia y overhead) ante la perturbación por determinado grupo funcional, por tanto esta la resistencia del ecosistema resulta ser inversamente proporcional a la MR del ecosistema.

Bajo este concepto, la figura 12 sugiere que los modelos muestran menos resistencia a la perturbación cuando los niveles tróficos afectados corresponden a los depredadores tope y viceversa.

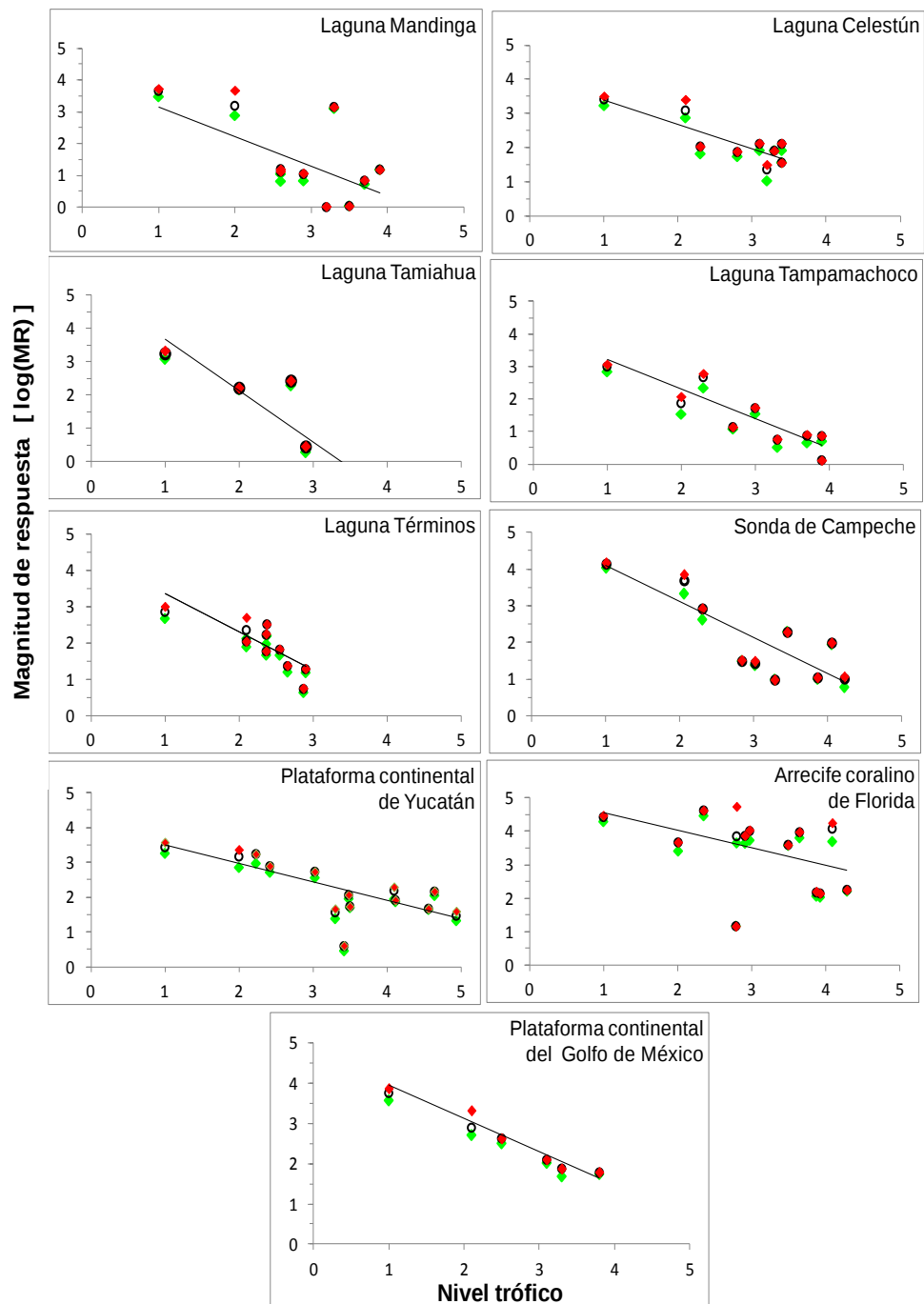


Figura 12.- Magnitud de repuesta del ecosistema (Ascendencia), expresado como $\log (MR)$, en función del nivel trófico del grupo funcional perturbado.

5. DISCUSIÓN

El concepto de salud del ecosistema ha sido ampliamente discutido en la literatura y en foros internacionales. Si bien el concepto es claro y comprensible, no es así la disponibilidad de herramientas para su evaluación cuantitativa como atributo del estado del ecosistema (Costanza, 2000; Boesch y Paul, 2001; Hearnshaw *et. al.*, 2005; Jorgensen *et. al.*, 2005).

Muchos de los enfoques propuestos atienden la evaluación de características específicas de atributos del ecosistema (e.g. uso de algún grupo en particular como indicador, o algún atributo basado en riqueza o equidad, o bien en características de alguna comunidad), pero muy pocos de ellos involucra procesos del ecosistema desde un enfoque holístico (Mageau *et. al.*, 1998; Jørgensen *et. al.*, 2010; Pennino *et. al.*, 2011)

El diagrama representado en la figura 1, Ascendencia + Vigor *versus* Overhead, que representa en su sentido más general el concepto de crecimiento y desarrollo de los ecosistemas involucra, de manera intrínseca, el concepto de salud tal como lo han advertido Costanza y Mageau (1999); contiene, además, elementos de las definiciones propuestas por varios autores, pero sobresaliendo las que consideran la homeóstasis (en la que un sistema es aquel que mantiene la capacidad de auto-organización).

De acuerdo con Ulanowicz (1986) la ascendencia es un indicador cuantitativo que mide el nivel de actividad de un ecosistema, actividad dada por su topología y circulación de flujos (Scharler, 2009), mientras que el overhead la energía en reserva del sistema que le permite contender con perturbaciones (Ulanowicz, 1986; Costanza y Mageau, 1999; Boesch y Paul, 2001). La figura 1 en realidad involucra tanto cambios en la topología como en la función y organización del ecosistema, de tal suerte que el ecosistema, en un sentido evolutivo, gana en complejidad de su topología, organización y flujos.

En este contexto, el experimento de perturbación tiende a revelar el proceso opuesto, esto es, el decremento de energía disponible a través de la extracción biomasa (del grupo perturbado), encontrándose que el modelo, con cada cambio, tiende a reorganizarse en el nuevo estado, y así con cada perturbación. Por otro lado, se advierte que a pesar de perturbar hasta el 98% la biomasa de los grupos funcionales (experimento de simulación) la topología del ecosistema, representado por el modelo, no resulta en ningún caso modificada, esto es debido a las directrices propias del software de EwE el cual está diseñado para conservar la estructura con la que fue diseñado el modelo inicialmente. Así mismo, el experimento se circunscribe tan solo a un estado puntual en el diagrama de desarrollo y crecimiento del ecosistema donde, en el eje de las ordenadas, se representan los cambios en ascendencia y vigor asociados a cambios en los flujos, representado en el eje de las abscisas por el overhead.

Por otro lado, si se piensa en gestión de recursos, generalmente se espera obtener información que permita la toma de decisiones en el corto y mediano plazo. Si se piensa en el contexto de salud del ecosistema, la gestión se complica; una de las razones de esto es debido a la carencia de indicadores cuantitativos de carácter holístico. En este sentido, además de el diseño de indicadores de salud, en el presente trabajo se pretende dilucidar la naturaleza de los procesos dinámicos que pudieran subyacer a este concepto, tomando como base lo propuesto por Ulanowicz (1986).

Los experimentos de perturbación gradual de un grupo funcional (i.e. extracción de biomasa a una tasa constante desde 0 hasta 98%) generan una trayectoria lineal en el diagrama de Ascendencia *versus* Overhead. La pendiente que caracteriza esta trayectoria, algebraicamente en términos de flujos de energía, está representada por la ecuación 11. De esta ecuación se observa el cambio ocasionado por la perturbación, representado finalmente por los cambios de los flujos totales respecto al cambio de cualquiera de los flujos entre dos grupos en el ecosistema. En esencia esto significa que cuando un grupo cualquiera sufre una perturbación, se generan

cambios en la intensidad de los flujos de manera directa e indirecta, afectando globalmente al modelo del ecosistema. La perturbación significativa ocurre cuando los cambios se manifiestan significativamente en términos de ascendencia y del overhead, haciéndose notar que el overhead es un indicador directo de resiliencia y la ascendencia de la organización del ecosistema.

De acuerdo con lo anterior, en el primer caso, ante la pérdida tanto de organización como de resiliencia, el ecosistema difícilmente tendrá capacidad de restaurarse por sus propios mecanismos, no así cuando decrece la organización y aumenta considerablemente la resiliencia; en este caso se sugiere que el sistema tendría al menos un potencial de auto-organización elevado (Ulanowicz, 1980; Mageau *et. al.*, 1995; Costanza y Mageau, 1999). En los dos casos donde aumenta la ascendencia (con incremento y reducción de resiliencia), se supondría una tendencia hacia el crecimiento y desarrollo del sistema, siendo estable cuando también la resiliencia aumenta e inestable cuando esta disminuye. Como se mencionó anteriormente, al no presentarse patrones definidos en las trayectorias, los resultados parecen sugerir que las respuestas serán, en todo caso, una característica intrínseca de cada ecosistema, probablemente asociada a su propia organización y funcionamiento, y no una estrategia global.

La magnitud de la pendiente obtenida a partir de la respuesta del modelo se interpreta como la razón de cambio en la relación ascendencia-overhead, por lo que la pendiente parece ser una medida propia del vigor del ecosistema al ser esta una expresión de cambio de todos los flujos como proporción del cambio de cualquier flujo entre dos grupos; esto es, el flujo de biomasa que transita en y hacia un grupo determinado, de acuerdo al papel que juega en el ecosistema, causará mayores o menores cambios en el total de flujos y la medida de esta proporción.

Si el sistema gana vigor, implicará cualquiera de los escenarios de aumento de organización y viceversa, si pierde vigor podría caer en una situación de alto contenido de resiliencia, donde en consecuencia el potencial de auto-organización

será relativamente elevado, o por el contrario, en condición de reducción sustancial de resiliencia. La pérdida de vigor seguramente condicionará una situación de degradación del sistema (incluso posible pérdida de grupos funcionales).

El otro aspecto importante se refiere a la distancia que recorre la trayectoria del ecosistema (en el diagrama ascendencia-overhead) cuando los grupos funcionales son perturbados. Aunque en todos los casos la perturbación fue implementada de igual manera, resultan particularmente interesantes tres niveles de perturbación:

- El 98% de extracción de biomasa, por ser casi el agotamiento del grupo.
- El 50%, que corresponde al concepto de rendimiento máximo sostenible, empleado en la explotación de recursos pesqueros (Caddy y Mahon, 1996).
- El 35%, definido por Gulland (1983) como el nivel de rendimiento óptimo, que se alcanza aproximadamente cuando la mortalidad por pesca iguala a la mortalidad natural.

En todos los casos se observó un patrón generalizado en las respuestas respecto a la posición trófica de los grupos perturbados, decreciendo siempre hacia los niveles tróficos elevados (figura 12). Al analizar por intervalos, los de niveles tróficos variando en 0.5 unidades para todos los ecosistemas mezclados (tabla 11), se observa que para los intervalos de 2.5 a 3.5, las pendientes para los tres niveles de perturbación fueron positivas y decrecen con el nivel de perturbación. Para los niveles tróficos de 2.0 – 2.5 y 3.5 – 4.5 las pendientes fueron negativas, disminuyendo de forma proporcional al nivel de perturbación. Estas diferencias sugieren, desde luego, un papel trófico diferente para las especies de nivel trófico medio, que potencialmente se manifiesta a través de los mayores índices de omnívora (Christensen y Pauly, 1993) ver anexo D.

Tabla 11.- Pendientes resultantes de las relaciones entre el $\log(MR)$ y el nivel trófico para nueve ecosistemas del Golfo de México, por intervalos de nivel trófico, dentro de cada nivel de perturbación y entre tasas de perturbación.

Intervalo NT	NT medio	P-35%	P-50%	P-98%
2.0 - 2.5	2.25	-0.65	-0.80	-1.30
2.5 - 3.0	2.75	2.23	2.22	2.18
3.0 - 3.5	3.25	1.28	0.99	0.90
3.5 - 4.0	3.75	-1.63	-1.92	-1.97
4.0 - 4.5	4.25	-1.02	-1.18	-1.19
Pendiente dentro de cada % de reducción de biomasa		-0.92	-0.98	-0.79

Pendiente entre % de reducción de biomasa = - 0.013
--

Se estimó también la pendiente entre los intervalos de nivel trófico para cada nivel de tasa de perturbación, resultando todos negativos con una tendencia a decrecer con el aumento de la tasa de perturbación. También se estableció la relación de las pendientes anteriores entre las tasas de perturbación, resultando negativa. El mismo resultado se obtiene de la relación global de los valores de $\log(MR)$ como se aprecia en la figura 12. De todos los niveles tróficos en todos los ecosistemas por nivel de perturbación (Fig. 13) donde las pendientes resultantes aumentan con el nivel de perturbación a una tasa= -0.156.

Los resultados anteriores sugieren un patrón decreciente del $\log(MR)$ con el nivel trófico, aun cuando los niveles tróficos 2.5 a 3.5 se comportan de manera diferente de acuerdo a su papel como mediadores de la transferencia de energía en el ecosistema. Como se mencionó anteriormente, el papel de este nivel trófico está relacionado con los mayores índices de omnivoría, y en términos del ecosistema es

probable que jueguen un papel relevante respecto a su aportación a la resiliencia del ecosistema, ya que de acuerdo con Ulanowicz (1986) son también los grupos que más aportan a la redundancia del ecosistema.

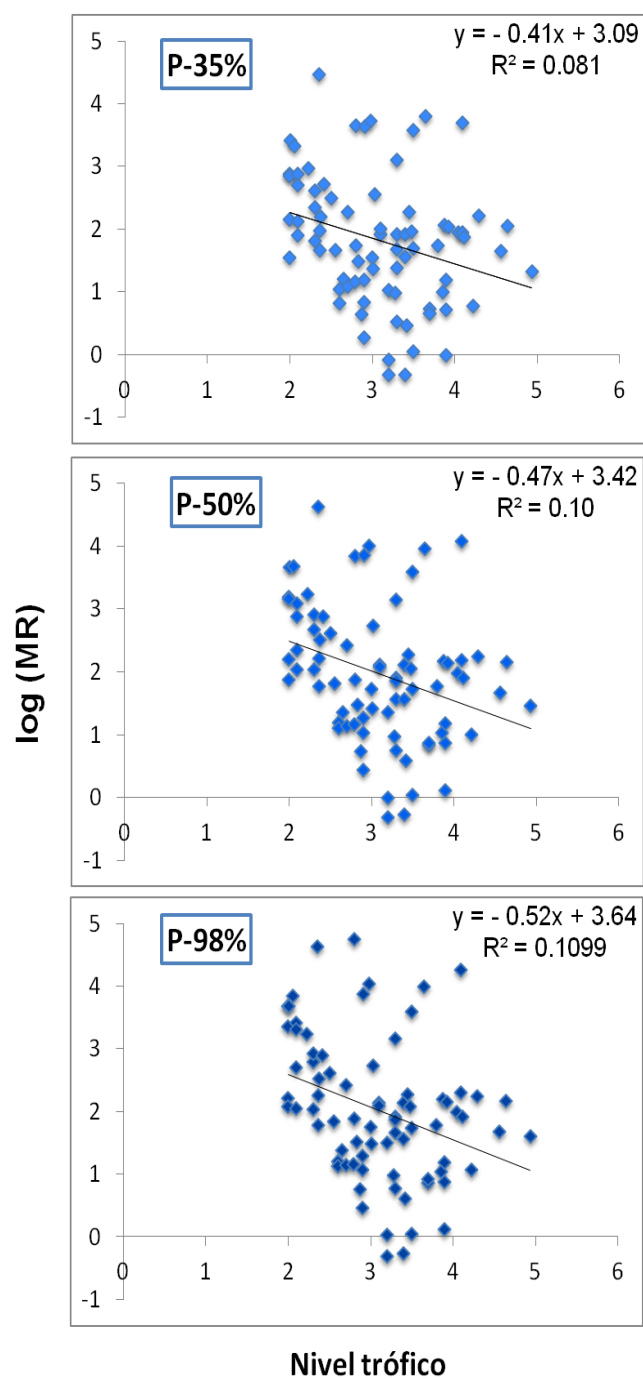


Figura 13.- Cambio en $\log(MR)$ con el nivel trófico del grupo funcional perturbado, para los nueve ecosistemas del Golfo de México.

Otro aspecto de interés se refiere al proceso ecológico detrás de la estimación de la MR. Si se toma como referencia el nivel de perturbación de P-50%, como una analogía al nivel de rendimiento máximo sostenible, se esperaría que si un grupo funcional es perturbado a este nivel, el remanente de biomasa sería capaz de recuperar la biomasa inicial si la perturbación desaparece (lo que no ocurriría desde luego a niveles de P-98%). Lo que se observa es que la MR correspondiente a P-50% se alcanza con mayor rapidez cuando se perturban niveles tróficos altos y de manera más lenta (MR mayores) cuando se perturba un nivel trófico bajo. Lo mismo se observa a niveles de P-35%. Estas tendencias sugieren que la MR es una medida de la rapidez relativa con que el ecosistema responde a estas perturbaciones, lo cual sugiere que es una medida indicadora de la resistencia del ecosistema cuando se perturba, como en este caso, un grupo funcional.

6. CONCLUSIONES

En la simulación, la respuesta del ecosistema ante la perturbación de un grupo funcional cualquiera, visto a través de la relación Ascendencia (Organización + Vigor) con respecto al Overhead (Resiliencia) resulta en cuatro atributos puntuales:

- la MR como una medida de la distancia de la trayectoria de respuesta del ecosistema,
- la rapidez con la que en dicha trayectoria (el ecosistema) alcanza un cierto estado correspondiente a un nivel de perturbación,
- la magnitud de dicha respuesta, dada por la pendiente de la trayectoria y
- el sentido de la respuesta.

La MR presenta un patrón que decrece hacia los niveles tróficos altos, lo cual sugiere, en términos relativos, que los ecosistemas son más vulnerables a perturbaciones en niveles tróficos altos.

La rapidez con que el ecosistema responde (llega más rápido a un estado definido como deseado por el nivel de perturbación de un grupo) al parecer, es una medida de la resistencia del ecosistema.

La magnitud de la pendiente de la trayectoria del ecosistema cuando se perturba un grupo funcional es una medida del cambio de los flujos totales del ecosistema por cada cambio en un flujo, y esta parece ser una medida asociada al vigor del ecosistema.

El sentido de la respuesta (de las trayectorias) y la magnitud de la pendiente no mostraron ningún patrón con respecto al nivel trófico; en cambio, la MR y la resistencia muestran una clara disminución hacia los niveles tróficos más altos lo que sugiere que los ecosistemas son más vulnerables a los cambios en niveles tróficos altos.

7. RECOMENDACIONES

Aunque los resultados muestran una noción de la dinámica subyacente al concepto de salud del ecosistema, la perspectiva es que estos elementos sirvan de base para la obtención de indicadores útiles para manejo, y en esta perspectiva se perfilan algunas recomendaciones:

Los resultados relativos a la MR y a la resistencia sugieren potencialmente al menos, la identificación de límites en la explotación de recursos; así por ejemplo si se obtienen las respuestas para diversos recursos a niveles de P-35% (tal vez como objetivo) y/o P-50% (como límite) podrían estimarse niveles globales de utilización de los recursos dentro de un marco de referencia sustentable. En este caso, se tendría una visión general del estado del ecosistema y potencialmente de los niveles de riesgo.

En este estudio se utilizaron nueve modelos tróficos de ecosistemas, conviene utilizar algunos modelos de ecosistemas más conocidos y con mayor información asociada (e.g. Corriente de Benguela, Mar del Norte etc.) y comparar los escenarios obtenidos por el presente análisis con los escenarios históricos de esos ecosistemas. El objeto de esto es probar el potencial para manejo.

Vincular a expertos en aspectos de manejo en este tipo de ensayos con la finalidad de que sugieran desde su perspectiva el potencial uso, en la práctica, de esta información como soporte a la toma de decisiones.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Abarca-Arenas, L., y Valero-Pacheco, E. 1993. Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico, 181-185. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. Vol. 26. 390 p.
- Arreguín-Sánchez, F. 2000. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. *Ecol. Model.*, 129(2), 119-129.
- Bairdcallicott, J. 1992. Aldo Leopold's metaphor, 42-55. En: Constanza, R., B. Norton y B.D. Haskell (Eds.). *Ecosystem health: new goals for environmental management*. Island Press. Washington D.C. 266 p.
- Beverton, R.J.H., y Holt, S.J. 1993. *On the dynamics of exploited fish populations*. Springer Vol. 11. U.K. Min. Agric. Fish., Fish. Invest (Ser. 2) 533 p.
- Bifani, P. 1999. *Medio ambiente y desarrollo sostenible*. IEPALA Editorial 4ta ed. Madrid. 601 p.
- Boesch, D.F., y Paul, J.F. 2001. An overview of coastal environmental health indicators. *Hum. Ecol. Risk Assess.*, 7(5), 1409-1417.
- Browder, J. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf, 279-284. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. Vol. 26. 390 p.
- Brundtland, G.H. 1988. Nuestro futuro común. *Alianza Editorial, Madrid*.
- Caddy, J.F., y Mahon, R. 1996. *Puntos de referencia para la ordenación pesquera*. Food & Agriculture Org. Vol. 347. p.
- Cafaro, P. 2001. Thoreau, Leopold, and Carson: Toward an environmental virtue ethics. *Environ. Ethics*, 23(1), 3-18.
- Costanza, R. 1992. Toward an operational definition of ecosystem health, 239-256. En: Constanza, R., B. Norton y B.D. Haskell (Eds.). *Ecosystem health: new goals for environmental management*. Island Press. Washington D.C. 281 p.
- Costanza, R. 2000. Ecological sustainability, indicators, and climate change, 109-141. En: Munasinghe, M. y R. Swart (Eds.). *Climate change and its linkages with*

- development, equity, and sustainability*. IPCC Expert Meeting. Netherlands. 319 p.
- Costanza, R. 2012. Ecosystem health and ecological engineering. *Ecol. Eng.*, 45(0), 24-29.
- Costanza, R., y Mageau, M. 1999. What is a healthy ecosystem? *Aquat. Ecol.*, 33(1), 105-115.
- Chávez-Rosales, S. 2006. *El papel de los manglares en la producción de las comunidades acuáticas de Bahía Magdalena, BCS., México*. Tesis de Doctorado, Instituto Politécnico Nacional, México. 103 p.
- Chávez, E., Garduño, M., y Sánchez, F.A. 1993. Trophic dynamic structure of Celestun Lagoon, southern Gulf of Mexico, 186-192. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc.Vol. 26. 390 p.
- Christensen, V., y Pauly, D. 1992. Ecopath II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol. Model.*, 61(3), 169-185.
- Christensen, V., y Pauly, D. 1993. Flow characteristics of aquatic ecosystems. *Trophic models of aquatic ecosystems*, 26, 338-352.
- Christensen, V., Pauly, D., y Management, I.C.f.L.A.R. 1992. *A guide to the ECOPATH II software system (version 2.1)*. International Center for Living Aquatic Resources Management 72 p.
- D.R.A.E. 2001. *Diccionario de la lengua española* 22.^a ed. Madrid, España.p.
- Daskalov, G.M., Grishin, A.N., Rodionov, S., y Mihneva, V. 2007. Trophic cascades triggered by overfishing reveal possible mechanisms of ecosystem regime shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(25), 10518-10523.
- Davis, F.R. 2009. Environmental Ethics: The Perspective from History, 13-18. En: Ross, R.S. (Ed.), *Unity in Diversity: An academic community reflects environmental ethics 2008 - 2009*. Faculty Luncheon Series Presbyterian University Center The Florida State University. USA. 65 p.
- Day, J.W., León, A.D.d., Sansón, G.G., Moreno-Casasola, P., y Yáñez-Arancibia, A. 2004. I. El escenario ambiental, 84. En: Chávez, M.C., I. Pisanty y E. Ezcurra

- (Eds.). *Diagnóstico ambiental del Golfo de México*. Instituto Nacional de Ecología. Vol. 1. México. 16-27 p.
- De La Cruz-Aguero, G. 1993. A preliminary model of Mandinga lagoon, Veracruz, Mexico, 193-196. En: Christensen, V. y D. Pauly (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. Vol. 26. 390 p.
- DeAngelis, D. 1980. Energy flow, nutrient cycling, and ecosystem resilience. *Ecology*, 764-771.
- Garcia, S., y Staples, D. 2000. Sustainability reference systems and indicators for responsible marine capture fisheries: a review of concepts and elements for a set of guidelines. *Marine and Freshwater Research*, 51(5), 385-426.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P., y Reznick, D.N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.*, 21(3), 394-407.
- Grimm, V., Schmidt, E., y Wissel, C. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecol. Model.*, 63(1), 143-161.
- Gulland, J.A. 1983. *Fish stock assessment: a manual of basic methods*. Wiley Vol. 1. p.
- Hearnshaw, E.J.S., Cullen, R., y Hughey, K.F.D. 2005. Ecosystem health demystified: an ecological concept determined by economic means, *Economics and Environment Network Conference*. Canberra: Australian National University.
- Jørgensen, S.E. 2005. The role of ecosystem health assessment in environmental management, 1-4. En: Jørgensen, S.E., R. Costanza y F.L. Xu (Eds.). *Handbook of Ecological Indicators for Assessment of Ecosystem Health*. CRC Press. USA. 464 p.
- Jorgensen, S.E., Xu, F.L., y Costanza, R. 2005. *Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health*. CRC USA. 464 p.
- Jørgensen, S.E., Xu, F.L., y Costanza, R. 2010. *Handbook of Ecological Indicators for Assessment of Ecosystem Health*. CRC Press. 2da ed. USA. 500 p.
- Jørgensen, S.E., Xu, F.L., Salas, F., y Marques, J.C. 2005. Application of Indicators for the Assessment of Ecosystem Health, 5-66. En: Jørgensen, S.E., R. Costanza y F.L. Xu (Eds.). *Handbook of Ecological Indicators for Assessment of Ecosystem Health*. CRC Press. . USA. 464 p.

- Karr, J.R., Fausch, K.D., Angermeier, P.L., Yant, P.R., y Schlosser, I.J. 1986. *Assessing biological integrity in running waters. A method and its rationale*. Illinois Natural History Survey. Champaign, Special Publication Vol. 5. 28 p.
- Kerr, S., y Dickie, L. 1984. Measuring the health of aquatic ecosystems, 279-284. En: Cairns, V.W., P.V. Hodson y J.O. Nriagu (Eds.). *Contaminant Effects on Fisheries*. John Wiley and Sons. New York. 323 p.
- Lankford, R.R. 1977. Coastal lagoons of Mexico, their origin and classification, 182–215. En: *Estuarine Processes II: Circulation, Sediment and Transfer of Material in Estuary*. Academic Press Inc. New York.p.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4), 399-417.
- Maass, M. 2003. Principios generales sobre manejo de ecosistemas. *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM. Disponible en: <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/libros/395/maass.html>.
- Mageau, M.T., Costanza, R., y Ulanowicz, R.E. 1995. The Development and Initial Testing of a Quantitative. *Health*, 1(4), 201-213.
- Mageau, M.T., Costanza, R., y Ulanowicz, R.E. 1998. Quantifying the trends expected in developing ecosystems. *Ecol. Model.*, 112(1), 1-22.
- Manickchand-Heileman, S., Arreguín-Sánchez, F., Lara-Domínguez, A., y Soto, L. 1998. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *J. Fish Biol.*, 53, 179-197.
- McIntosh, R.P. 1986. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge Univ Press. 383 p.
- Odum, E.P. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience*, 419-422.
- Odum, E.P., Barrett, G.W., y Ortega, M.T.A. 2006. *Fundamentos de ecología*. México. 598 p.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., y Torres Jr, F. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352), 860-863.
- Pauly, D., y Watson, R. 2005. Background and interpretation of the 'Marine Trophic Index' as a measure of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1454), 415-423.

- Pennino, M.G., Bellido, J.M., Conesa, D., y López-Quílez, A. 2011. Trophic indicators to measure the impact of fishing on an exploited ecosystem. *Anim. Biodivers. Conserv.*, 34(1), 123-131.
- Pickett, S.T.A., y White, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Pr USA. 97 p.
- Pierri, N. 2001. Historia del concepto de desarrollo sustentable En: Pierri, N. y G. Foladori (Eds.). *¿ Sustentabilidad? Desacuerdos sobre el desarrollo sustentable*. Vol. Cap. 2. Trabajo y Capital. Montevideo, Uruguay. 272 p.
- Pimm, S.L. 1992. *The balance of nature?: ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Pressp.
- Rapport, D., Costanza, R., y McMichael, A. 1998. Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.*, 13(10), 397-402.
- Rapport, D.J., Regier, H., y Hutchinson, T. 1985. Ecosystem behavior under stress. *Am. Nat.*, 617-640.
- Rosado-Solórzano, R., y Guzmán del Prío, S.A. 1998. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. *Ecol. Model.*, 109(2), 141-154.
- Ross, R.S. 2009. Introduction to the Anthology, 1-4. En: Ross, R.S. (Ed.), *Unity in Diversity: An academic community reflects environmental ethics 2008 - 2009*. Faculty Luncheon Series Presbyterian University Center The Florida State University. USA. 65 p.
- SAGARPA. 2009. *Anuario Estadístico de Pesca 2009*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. CONAPESCA México. 311 p.
- Schaeffer, D.J., y Cox, D.K. 1992. Establishing ecosystem threshold criteria, 157-169. En: Costanza, R., B. Norton y B.D. Haskell (Eds.). *Ecosystem health: new goals for environmental management*. Island Press. Washington D.C. 281 p.
- Scharler, U.M. 2009. Ecological Network Analysis, Ascendency, 57-64. En: Jørgensen, S.E. (Ed.), *Ecosystems Ecology*. Elsevier B.V. Amsterdam. 521 p.
- Seitz, A. 1994. The concept of ecological stability applied to aquatic ecosystems, 3-18. En: Hill, I.R., F. Heimbach, P. Leeuwangh y P. Matthiessen (Eds.).

- Freshwater field tests for hazard assessment of chemicals*. CRC Boca Ratón, Florida. Lewis Publishers. 608 p.
- Shannon, R.E., y Bernal, F.A. 1988. *Simulación de sistemas: Diseño, Desarrollo e implantación*. Trillasp.
- Smol, J.P. 1992. Paleolimnology: an important tool for effective ecosystem management. *J. Aquat. Anim. Health*, 1(1), 49-58.
- Ulanowicz, R.E. 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *J. Theor. Biol.*, 85(2), 223-245.
- Ulanowicz, R.E. 1986. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. Springer-Verlag New York.p.
- Vasconcellos, M.C., Mackinson, S., Sloman, K., y Pauly, D. 1997. The stability of trophic mass balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. *Ecol. Model.*, 100, 125-134.
- Venier, J., y Pauly, D. (1997). *Trophic dynamics of a Florida Keys coral reef ecosystem*. En: Lessios, H.A. y I.G. Macintyre (Eds.). *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium*, Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá. 915-920.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, 6(1), 18-23.
- Walters, C., Christensen, V., y Pauly, D. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 7(2), 139-172.
- Walters, C., Pauly, D., Christensen, V., y Kitchell, J.F. 2000. Representing density dependent consequences of life history strategies in aquatic ecosystems: EcoSim II. *Ecosystems*, 3(1), 70-83.
- Westra, L. 1994. *An environmental proposal for ethics: The principle of integrity*. Rowman & Littlefield Lanham, MDp.
- Woodley, S., Kay, J., y Francis, G. 1993. *Ecological integrity and the management of ecosystems* Vol. 12. USA. 249-250 p.
- Yáñez-Arancibia, A., y Sánchez-Gil, P. (1983). *Environmental behavior of Campeche Sound ecological system, off Términos Lagoon, México: Preliminary results*. En: *Proceedings*. 117-136.

Zetina-Rejón, M., y Arreguín-Sánchez, F. 2003. Flujos de energía y estructura trófica de la Sonda de Campeche, Suroeste del Golfo de México. 55-62 p. *Memorias del III Foro de Camarón del Golfo de México y del Mar Caribe. INP-SAGARPA y Gob. Del Edo. De Campeche. México.*

9. ANEXOS

ANEXO A.- Breve descripción de los principales bio-indicadores e indicadores ecológicos aplicables a ecosistemas marinos (Jørgensen *et. al.*, 2005).

I. Índices basados en presencia-ausencia y abundancia de especies

- **Índice de contaminación de Bellan** (IP por sus siglas en ingles)

Índice basado en dominancia de especies pertenecientes a los poliquetos. Las especies consideradas como indicadores de contaminación por Bellan son: *Plateneris dumerilli*, *Theosthema oerstedii*, *Cirratulus cirratus* y *Dodecaria concharum*. Las especies consideradas como indicadores de aguas claras por Bellan son: *Syllis gracillis*, *Typosyllis prolifera*, *Typosyllis sp.* y *Amphiglena mediterranea*. Los valores mayores a 1 para este índice revelan que el sistema está contaminado. A medida que aumenta la contaminación orgánica, el valor del índice es mayor, por lo que (en teoría) pueden ser establecidos diferentes grados de contaminación, aunque el autor no los fija. Este índice fue diseñado en principio para ser aplicado a sustratos rocosos superficiales. Este índice ha sido modificado en términos de especies indicadoras usadas para ser aplicables a fondos blandos. En este caso, las especies indicadoras de contaminación son: *Capitella capitata*, *Malococerus fuliginosus* y *Prionospio malmgreni*, y la especie indicadora de agua clara es *Chone duneri*.

- **Índice de contaminación de Bellan-Santini**

Este índice es similar al de Bellan, pero basado en especies del orden de los anfípodos. Las especies indicadoras de contaminación son *Caprella acutifans* y *Podocerus variegatus*. Las especies indicadoras de aguas claras son *Hyale. sp.*, *Elasmus pocllamunus* y *Caprella liparotensis*.

- **AMBI** (AZTI, Índice Biótico Marino):

El índice AMBI, se basa en presencia- ausencia de especies de la macrofauna del fondo blando que indican un tipo de contaminación y especies que indican una situación no contaminada. Han sido clasificados casi 2000 taxones para la aplicación de este índice, los cuales son representativos de las comunidades más importantes

de fondos blandos presentes en los estuarios y sistemas costeros Europeos. El índice biótico marino puede ser aplicado usando el software AMBI-14 (disponible gratuitamente en <<http://www.azti.es>>). Ha demostrado ser útil para la evaluación de impactos antropogénicos, tales como alteraciones físicas en el hábitat, las entradas de metales pesados, etc.

- **Índice biótico bentónico Bentix**

Este índice es similar al índice AMBI pero reside en la reducción de los taxones que intervienen en la estimación con el fin de evitar errores en la agrupación de las especies y reducir el esfuerzo en el cálculo del índice.

- **Índice de monitoreo de macrofauna**

Índice aplicado al control biológico de residuos de desechos degradados. Cada una de las 12 especies indicadoras se le asigna una puntuación, basada principalmente en la relación de su abundancia en las muestras de control frente a las muestras de zonas afectadas.

- **Índice de respuesta bentónica (BRI por sus siglas en ingles)**

Este índice se determina mediante la abundancia ponderada de las especies de comunidades bentónicas infaunales presentes en una muestra.

- **Índice de conservación**

Este índice se basa en el porcentaje de cobertura de pradera de la *Posidonia oceanica* viva en el sitio analizado. Este índice resulta ser el adecuado cuando se trata de sitios cercanos a plantas químicas industriales. Los resultados les llevó a establecer cuatro grados de conservación de la pradera de *Posidonia*, que permiten la identificación de las zonas de impacto cada vez mayores, los como cambios en la actividad de la industria pueden ser detectados por el estado de conservación en un lugar determinado.

II. Índices basados en estrategias ecológicas

- **Índice de nematodos/copépodos**

Este índice se basa en la relación determinada por la abundancia de nematodos entre la de copépodos. Los valores de dicha relación puede aumentar o disminuir de acuerdo con los niveles de contaminación orgánica. Esto como respuesta de los diferentes grupos al ingresar materia orgánica en el sistema. Los valores superiores a 100 muestran una alta contaminación orgánica. La aplicación de este índice debe limitarse a zonas intermareales.

- **Índice de poliquetos/anfípodos**

Este índice es similar a los nematodos / copépodos, pero se aplica al nivel de macrofauna utilizando los poliquetos y grupos anfípodos.

- **Índice infauna**

Las especies de macrozoobentos se pueden dividir en:

1. Alimentadores de suspensión
2. Alimentadores de interfaz
3. Alimentadores de depósito superficial
4. Alimentadores de depósito subsuperficial.

Basado en esta división, se estima la estructura trófica de macrozoobentos utilizando la abundancia de cada uno de los grupos anteriormente mencionados presentes en la zona de estudio.

- **Índice de Feldman**

Este índice se estima mediante la relación determinada por la abundancia de las algas rodofitas y la de las feofitas. Los valores normales en una comunidad equilibrada oscilan entre 2.5 y 4.5, en zonas contaminadas el valor del índice es superior a 5.

III. Índices basados en el valor de la diversidad

- **Índice de Shannon–Wiener**

Este índice se basa en la teoría de la información. Se supone que los individuos de una comunidad 'indefinidamente grande' se muestrean al azar, y que todas las especies se representan en la muestra. El índice puede tomar valores entre 0 y 5. Los valores máximos son rara vez más de 5 bits por individuo. La diversidad es una medida logarítmica que le convierte, en cierta medida, un índice sensible en el rango de valores próximo al límite superior. Como forma ordinaria, en la literatura, los valores bajos del índice se consideran indicación de la contaminación.

- **Índice de equitatividad de Pielou**

También se basa en la teoría de la información, ya que se estima mediante la relación del valor máximo posible de la diversidad de Shannon-Wiener y el número de especies. El índice oscila entre 0 y 1.

- **Índice de Margalef**

Este índice cuantifica la diversidad relativa mediante el valor de la riqueza específica y el número total de individuos.

- **Índice de Berger–Parker**

El índice expresa la proporción de la abundancia de las especies, valores altos indican una baja diversidad.

- **Índice de Simpson**

Simpson definió su índice sobre la probabilidad de que dos individuos extraídos al azar, de una comunidad infinitamente grande, podrían pertenecer a la misma especie. Al igual que el índice de Berger-Parker, éste oscila desde 0 hasta 1, no tiene dimensiones y de manera similar, los valores altos implican una diversidad baja.

- **Desviación de la distribución de abundancia Log-Normal**

Este método, propuesto por Gray y Mirza en 1979, se basa en la suposición de que cuando se toma de una muestra de una comunidad, la distribución de los individuos tiende a seguir un modelo log-normal. El ajuste a una distribución normal-logarítmica asume que la población se rige por una serie de factores y constituye una comunidad en un equilibrio estable, mientras tanto, la desviación de dicha distribución implica que una perturbación está afectándola.

- **Curvas de K-dominancia**

La curva K-dominancia es la representación del porcentaje acumulado de la abundancia frente al logaritmo de la secuencia de especies ordenadas en orden decreciente. La pendiente de la recta obtenida permite la valoración del grado de contaminación. Cuanto mayor es la pendiente, mayor es la diversidad también.

- **Promedio de diversidad taxonómica**

Esta medida, igual a la distinción taxonómica, se basa en las abundancias de especies (número de individuos de la especie i en la muestra) y de la distancia taxonómica a través del árbol de clasificación, entre cada par de los individuos (la primera de las especies y la segunda a partir de especies j). Es la distancia taxonómica promedio de cada par de individuos en la muestra, Es la media distancia taxonómica de cada par de individuos en la muestra, o la longitud de la trayectoria esperada entre dos individuos cualesquiera escogidos al azar.

- **Promedio distinción taxonómica**

Para eliminar el efecto dominante de la distribución de la abundancia de especies, se propone dividir el índice taxonómico de diversidad promedio entre el índice de Simpson, dando el índice taxonómico distinción media. La distinción taxonómica se reduce con respecto al incremento del estrés ambiental, sin embargo, es a menudo más complicado cumplir con ciertos requisitos para su aplicación, como tener una lista completa de las especies presentes en el área de estudio en situaciones prístinas. Por otra parte, algunos trabajos han demostrado que en realidad distinción

taxonómica no es más sensible que otros índices de diversidad por lo general se aplican cuando se detectan alteraciones, y por consiguiente esta medida no ha sido ampliamente utilizada en la evaluación de la calidad del medio ambiente marino y estudios de gestión.

IV. Indicadores basados en la biomasa y abundancia de especies

- **Método ABC**

Este método se basa en la idea de que la distribución de un número de individuos de distintas especies en la comunidad de macrobentos es diferente a la distribución de su biomasa. Es una adaptación de la curva de K-dominancia. Los gráficos se construyen haciendo una comparación del intervalo de especies (en el eje de abscisas) y la dominancia acumulada ordenada en forma decreciente y escala logarítmica (en el eje de ordenadas).

V. Indicadores de integración de información del medio ambiente

- **Índice trófico (TRIX por sus siglas en ingles)**

Se propone un índice capaz de integrar la información ambiental en conjunto. El índice trófico (TRIX) permite integrar los niveles de clorofila-a, saturación de oxígeno, nitrógeno total y fósforo para caracterizar el estado trófico de las aguas costeras.

- **Coeficiente de la contaminación (P)**

Para estimar este índice se utilizan una serie de ecuaciones conformadas por las siguientes variables: proporción de arena de la muestra, proporción de limo, número teórico y real de individuos de una especie determinada, profundidad de la estación, número teórico y real de especies.

- **Índice bentónico de condiciones ambientales**

Este índice fue desarrollado para macrobentos del estuario del Golfo de México con el fin de discriminar entre zonas con condiciones ambientales degradadas y zonas

no degradadas utilizadas como referencia. El Índice béntico se estima considerando las siguientes variables: porcentaje de diversidad (índice de diversidad de Shannon-Wiener ajustado por la salinidad), proporción esperada de la abundancia total tubífids, proporción de la abundancia total de bivalvos, Índice de integridad biótica bentónica (B-IBI por sus siglas en ingles)

- **Integridad biótica para peces (IBI)**

Para la estimación del IBI se utilizan once mediciones:

1. Índice de diversidad de especies (Shannon-Wiener)
2. Abundancia total de especies
3. La biomasa total de especies
4. Porcentaje de abundancia de taxones indicativos de contaminación
5. Porcentaje de abundancia de los taxones sensibles a la contaminación
6. Porcentaje de biomasa de los taxones indicativos de la contaminación
7. Porcentaje de la biomasa de taxones sensibles a la contaminación
8. Porcentaje de abundancia de carnívoros y omnívoros
9. Porcentaje de abundancia de alimentadores de los depósitos profundos
10. Puntuación de la tolerancia.
11. Relación de la abundancia de organismos pertenecientes a Tanypodinae y Chironomidae en porcentaje.

La puntuación de las mediciones para calcular el B-IBI se realiza comparando el valor del indicador para la muestra de la calidad del sedimento desconocido con los umbrales establecidos a partir de datos de referencia previos.

- **Índice de salud de peces (FHI)**

Este índice se basa en el índice de degradación de la comunidad (CDI), que mide el grado de disimilitud (degradación) entre un conjunto de peces y el potencial real medido de ensamblaje de peces. El FHI proporcionar una medida de la similitud (salud) entre los ensamblajes de peces potenciales y reales. Para su estimación se utilizan las siguientes variables: número de especies en el sistema, número de

especies en la comunidad de referencia, la riqueza potencial de especies (número de especies) de cada comunidad de referencia, y el potencial máximo la riqueza de especies de todas las comunidades de referencia. El índice va desde 0 (mala) a 10 (bueno). Aunque el índice ha demostrado ser una herramienta útil debido a la condensación de la información del conjunto de peces de los estuarios, dando un único valor numérico, el índice sólo se basa en datos de presencia / ausencia y no toma en cuenta proporciones relativas de las diversas especies.

- **Índice ecológico del estuario (EBI)**

La EBI incluye ocho estimaciones:

1. Número total de especies
2. Dominancia
3. Abundancia de los peces
4. Número de larvas
5. Número de desoves de las especies estuarinas
6. Número de especies residentes
7. Proporción de especies bentónicas asociadas
8. Proporción de peces anormales o enfermos.

La utilidad de este índice requiere que refleje no sólo el estado actual de las comunidades de peces, sino también para ser aplicable en un amplio intervalo de estuarios, aunque esto no se logra del todo.

Clasificación de importancia de peces estuarinos (FIR)

Este índice se construye a partir de siete medidas ponderadas de las especies y de la importancia de estas dentro del estuario. Está diseñado para trabajar con una base de datos de presencia / ausencia estableciendo que las especies solo se consideran presente si constituyen más que 1% de cualquier captura por número.

Las medidas de importancia de las especies:

- número de especies explotables
- número de especies dependientes de los estuarios
- número de especies endémicas.

Para estimar las medidas de importancia del estuario se consideran las siguientes variables:

- tipo
- tamaño
- condición
- aislamiento.

Este índice es capaz de proporcionar una clasificación, basada en la importancia de cada estuario y ayuda a identificar los sistemas con gran importancia para la conservación de los peces.

Indicadores holísticos:

I. Indicadores para evaluación de la salud de ecosistemas

- **Método de medición directa (parámetros del sistema) (DMM)**

El método de medición directa es un método que cuantifica los niveles de sustancias tóxicas presentes en el ecosistema en estudio esto mediante la integración de diferentes indicadores acordes a lo que se sabe está presente en el área de estudio, como por ejemplo la presencia de hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP's por sus siglas en inglés), o bien de organofosfatos y carbonatos o moléculas similares, niveles de la proteína metalotioneína derivada de ciertos metales, etc.

Una vez identificada la variable de estudio (tipo de sustancia que se quiere cuantificar) el método consiste en:

1. Identificar los indicadores necesarios para su aplicación en el proceso de evaluación.
2. Obtener directa o indirectamente la información que permita estimar los indicadores y realizar dicha estimación.
3. Evaluar la salud del ecosistema basado en los valores resultantes del indicador.

- **Método de los modelos ecológicos (EMM)**

La evaluación de la salud del ecosistema por el método de modelos ecológicos se realiza de la siguiente manera:

1. Determinar la estructura y complejidad del modelo de acuerdo con la estructura de los ecosistemas.
2. Establecer el modelo ecológico mediante el diseño de un diagrama conceptual, el desarrollo de las ecuaciones y estimación de los parámetros del modelo.
3. Calibrar el modelo según sea necesario a fin de evaluar su idoneidad en la aplicación de proceso de evaluación de la salud del ecosistema.
4. Calcular los indicadores de salud del ecosistema.
5. Evaluar la salud del ecosistema basado en los valores de los indicadores.

- **Índice de Salud de los Ecosistemas (Método EHI)**

Este índice permite evaluar cuantitativamente el estado de salud de los ecosistemas (EHI por sus siglas en ingles) tiene una escala que va de 0 a 100, bajo el supuesto de que, cuando EHI es cero, el estado de salud es el peor y cuando EHI es 100, el estado de salud es el mejor posible. A fin de facilitar la descripción de los estados sanos, EHI está igualmente dividida en cinco segmentos o rangos que corresponden con los cinco estados de salud:

- 0-20 % → el peor,
- 20-40 % → malo,
- 40-60 % → medio,
- 60-80 % → bueno,
- 80-100 % → el mejor.

El EHI es un índice sintético de la salud del ecosistema, está conformado por una serie de indicadores con un grado de relevancia específico determinado mediante un factor de ponderación. El procedimiento establecido para estimar este indicador consiste en:

1. Selección de los indicadores básicos y adicionales
2. Estimación de los indicadores seleccionados

3. Determinar los factores de ponderación para todos los indicadores seleccionados
4. Estimación del índice EHI mediante los indicadores estimados y factores de ponderación.
5. Evaluar la salud del ecosistema basado en los valores sintéticos EHI y los rangos propuestos anteriormente.

II. Indicadores tróficos para cuantificar el impacto de la pesca en un ecosistema explotado (Pennino *et. al.*, 2011):

- **Índice trófico marino (MTI)**

MTI se calcula a partir de una combinación de datos obtenidos de los desembarques de pesca, composición de la dieta de los organismos desembarcados y nivel trófico (NL) medio de capturas. La pesca frecuentemente se dirige a los depredadores tope, permitiendo a los individuos del siguiente nivel trófico inferior expandirse en cantidad, lo que conduce a pastoreo excesivo en el siguiente nivel inferior a estos y así sucesivamente, alternativamente, hacia la base de la cadena alimentaria. Estos "cascadas tróficas" puede, en circunstancias extremas, ser desastrosas para los ecosistemas marinos (Daskalov *et. al.*, 2007).

- **Índice de pesca en equilibrio (FiB)**

El índice de FiB permanece constante si el NT de las capturas para diferentes años es el ecológicamente adecuado para el sistema. La disminución del índice de FiB puede indicar que extraer captura por pesca ocasionará que el funcionamiento del sistema sea deficiente (Pauly y Watson, 2005). FiB requiere el supuesto de que la eficiencia de transferencia es constante (y lo suficientemente bien conocido) en los niveles tróficos. Sin embargo, se cree que el FiB es un buen indicador de cambios en el ecosistema o de la composición de la captura, debido a su carácter integrador (Garcia y Staples, 2000).

- **Índice trófico marino rebajado (^{cut}MTI)**

La eutrofización es un fenómeno de las zonas costeras que pueden ocasionar una abundancia cada vez mayor de planctívoros, lo cual reduciría el NT medio de los organismos del ecosistema, debido a esto se considera a la eutrofización como un factor de error en el análisis de la media calculada del NT. Pauly *et. al.* (1998) señalaron un problema relacionado debido a fluctuaciones en la abundancia de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), cuyas grandes cantidades de capturas influyen fuertemente en el NT medio de las capturas mundiales. Debido a esto, el MTI debe estar basado en una serie de tiempo que excluye organismos de NT bajos. Esto daría lugar a un indicador etiquetado entonces como ^{cut}MTI, donde el 'corte' (cut en español) se refiere al valor del NT más bajo utilizado en el cálculo. El valor de corte propuesto es el de 3.25 (3.25 MIT). Con un valor de corte de 3.25 todos los NL inferiores a 3.25 se eliminan del cálculo del MTI, esto es para eliminar los herbívoros, detritívoros y los planctívoros cuya biomasa tiende a variar ampliamente en respuesta a los agentes medioambientales.

- **Índice pelágicos/demersales (P/D)**

Los cambios en la composición trófica de las comunidades marinas pueden ser probados en términos de grandes grupos tróficos como planctívoros, bentívoros o piscívoros. El efecto esperado de la pesca (aunque no exclusivo ya que la eutrofización también es un factor que influye) es una disminución en la proporción de peces piscívoros. Este indicador puede estimarse basándose en el conocimiento de la biología de las especies presentes en la comunidad y no en la gran cantidad de información a cerca de la dieta de los organismos. Este índice se ha propuesto como un indicador en la relación de la biomasa de peces pelágicos (P) y demersales (D) de la captura obtenida en los desembarques. Sin embargo, la relación P / D en las capturas pesqueras no es excluyente de la eutrofización presente en el lugar de explotación. Los peces pelágicos son positivamente influenciados por el enriquecimiento de nutrientes cuando estimula la producción de plancton, mientras que los peces demersales están influenciados por la dinámica de la comunidad bentónica, la cual generalmente responde negativamente a las condiciones de

enriquecimiento excesivo. De ello se deduce que una tendencia positiva del índice P/D en función del tiempo puede estar determinada tanto por la eutrofización como por la sobreexplotación de los recursos. Además, como otras evaluaciones de la explotación basadas en indicadores, será sensible a los cambios en los objetivos y métodos de pesca.

ANEXO B.- Gráficos que muestran la variación en la relación Ascendencia *versus* Overhead resultante de los experimentos de simulación según ecosistemas.

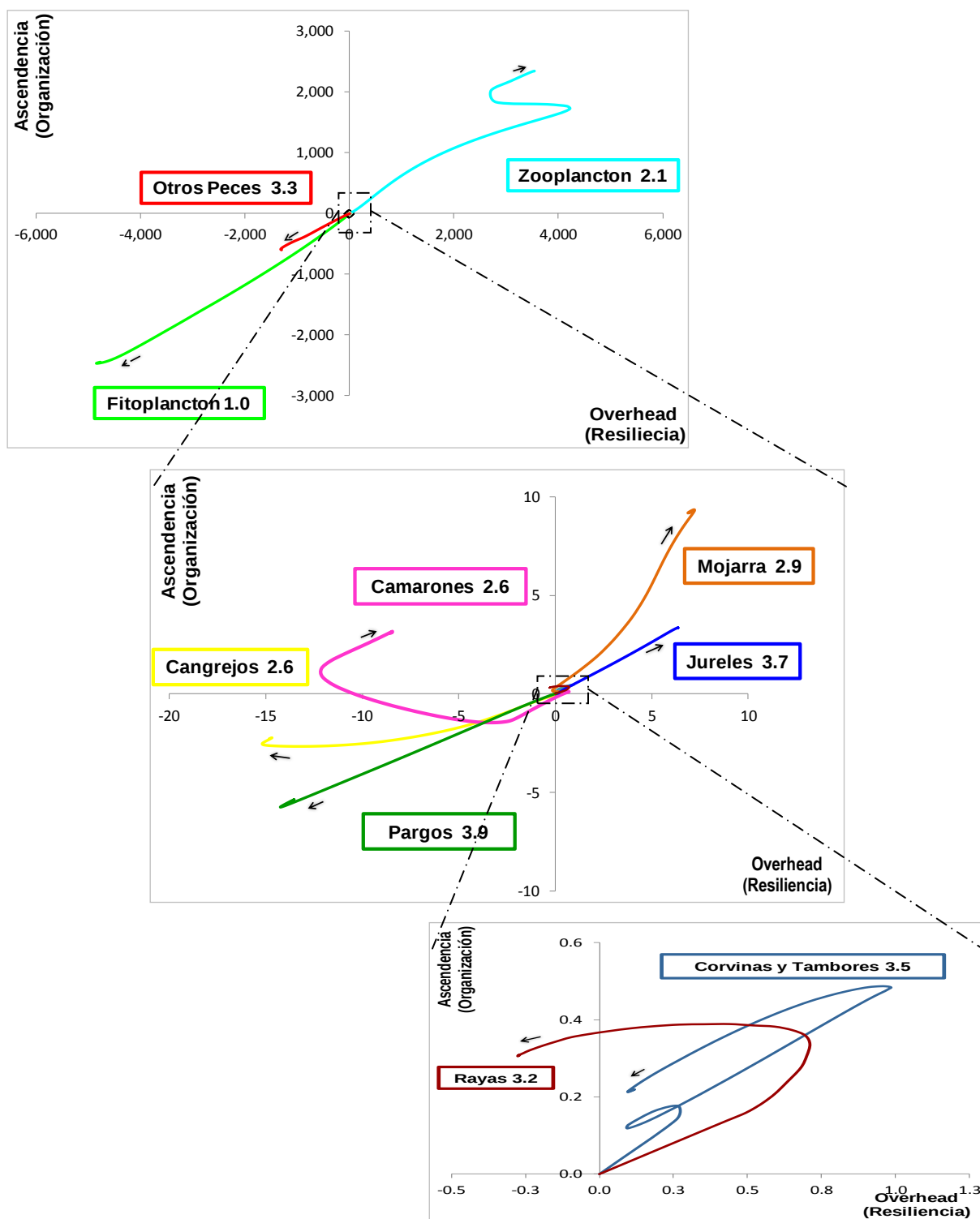


Figura 14.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Mandinga.

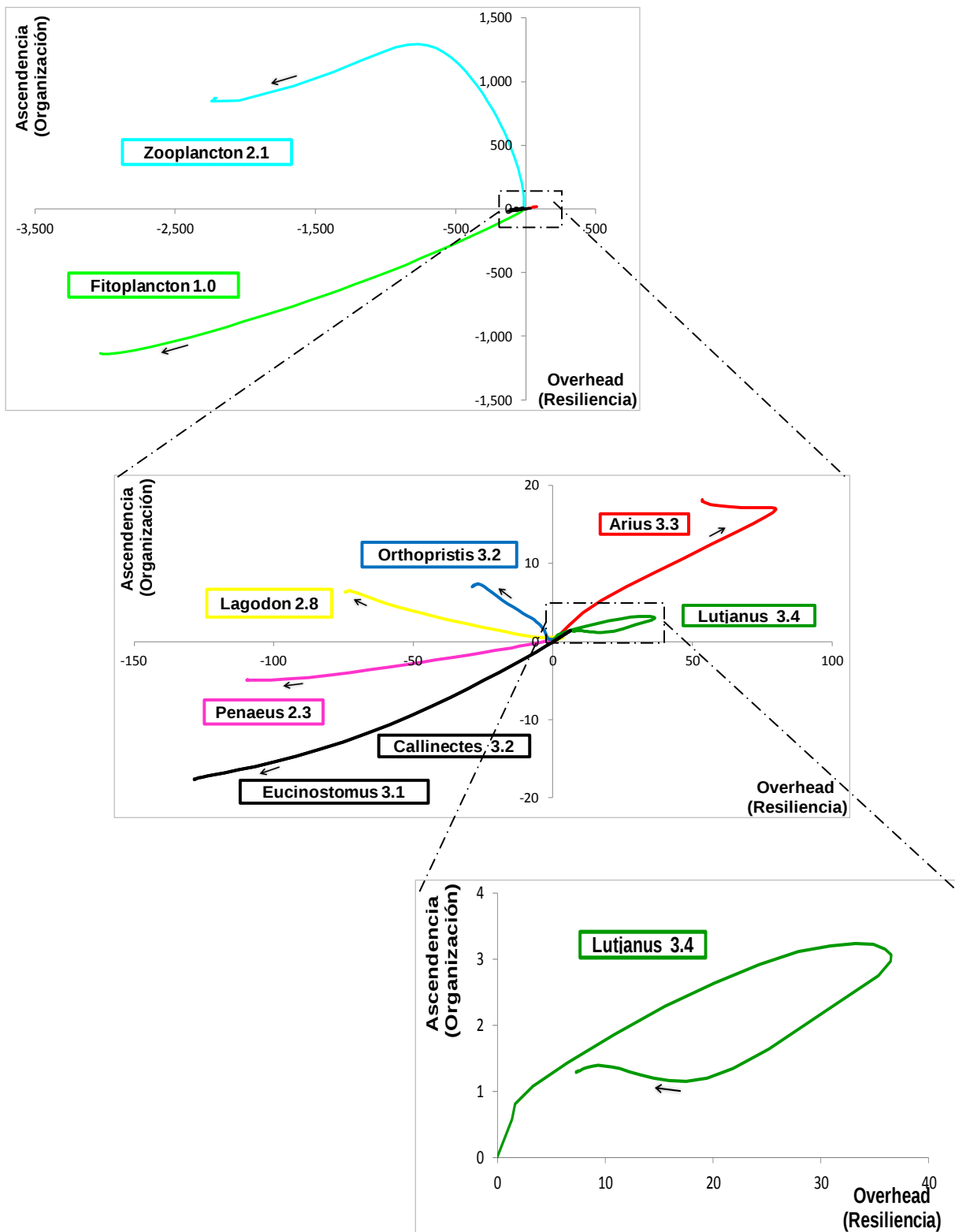


Figura 15.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Celestún.

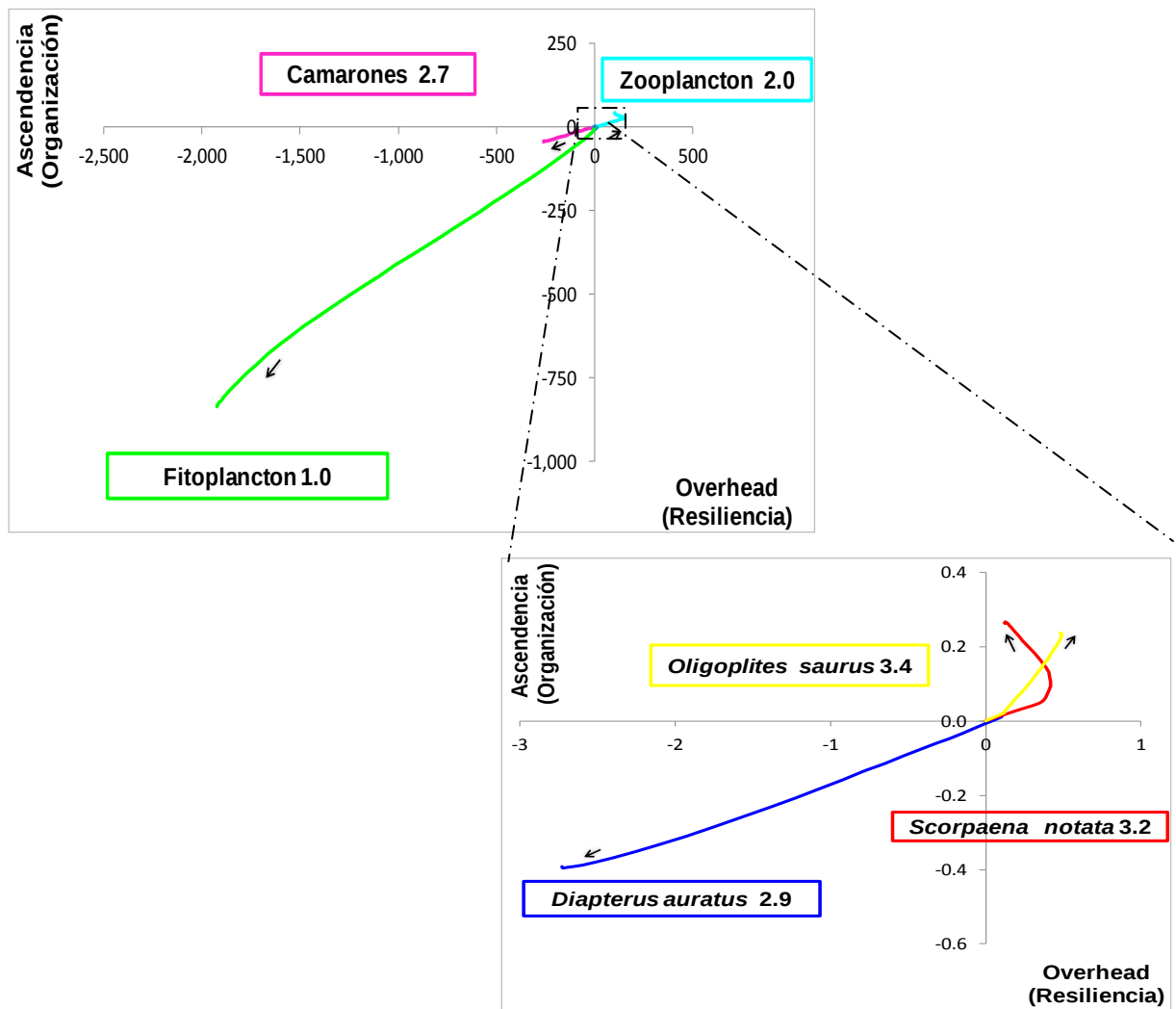
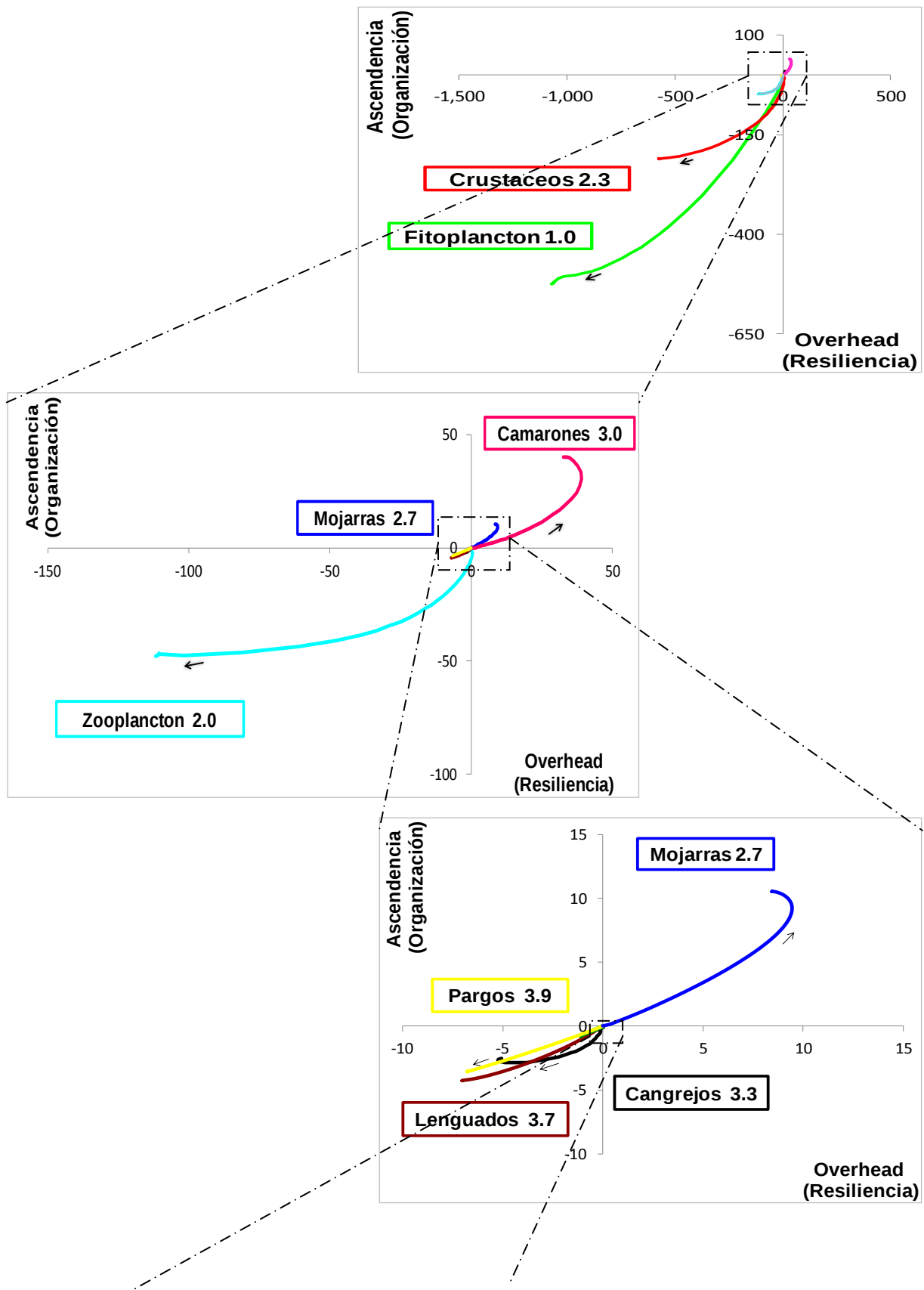


Figura 16.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Tamiahua.



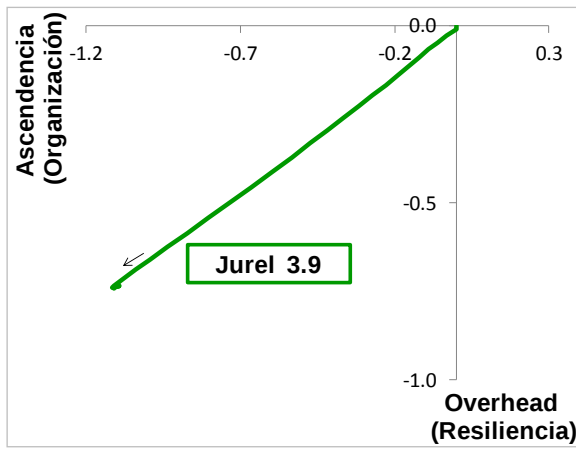
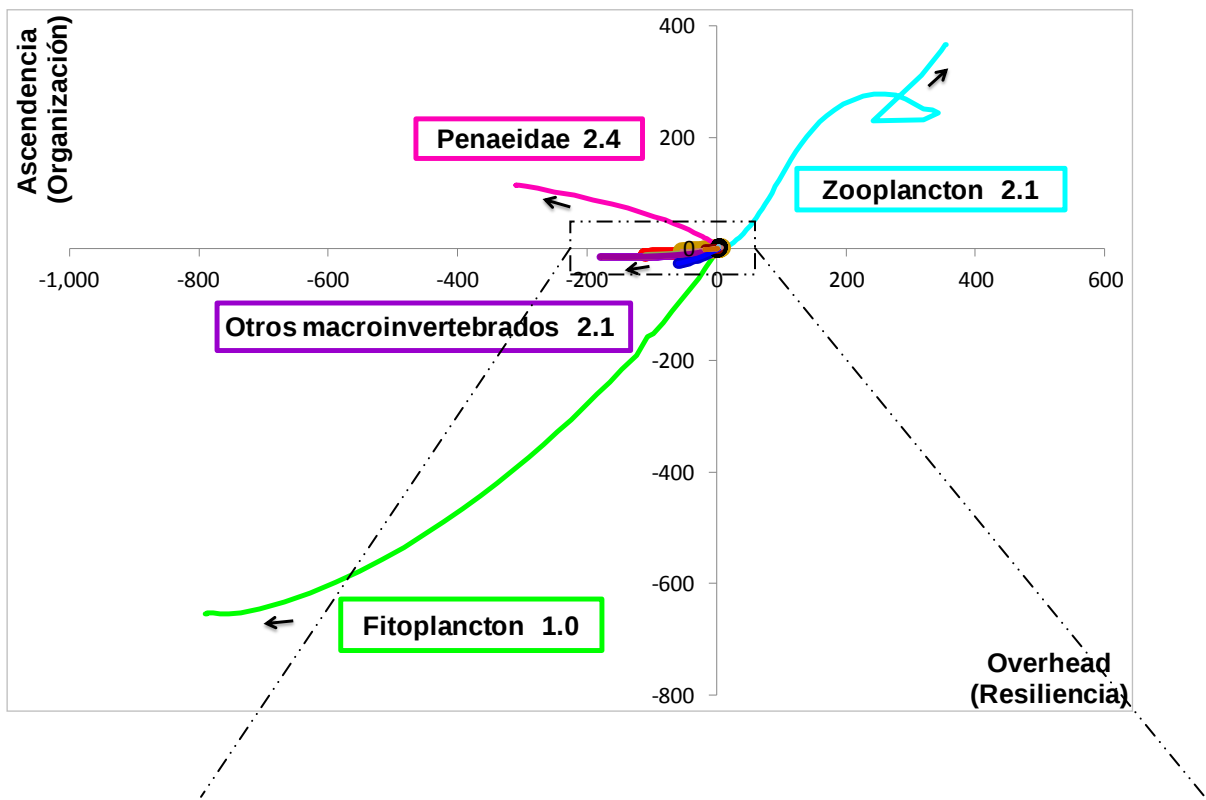


Figura 17.- Resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Tampamachoco



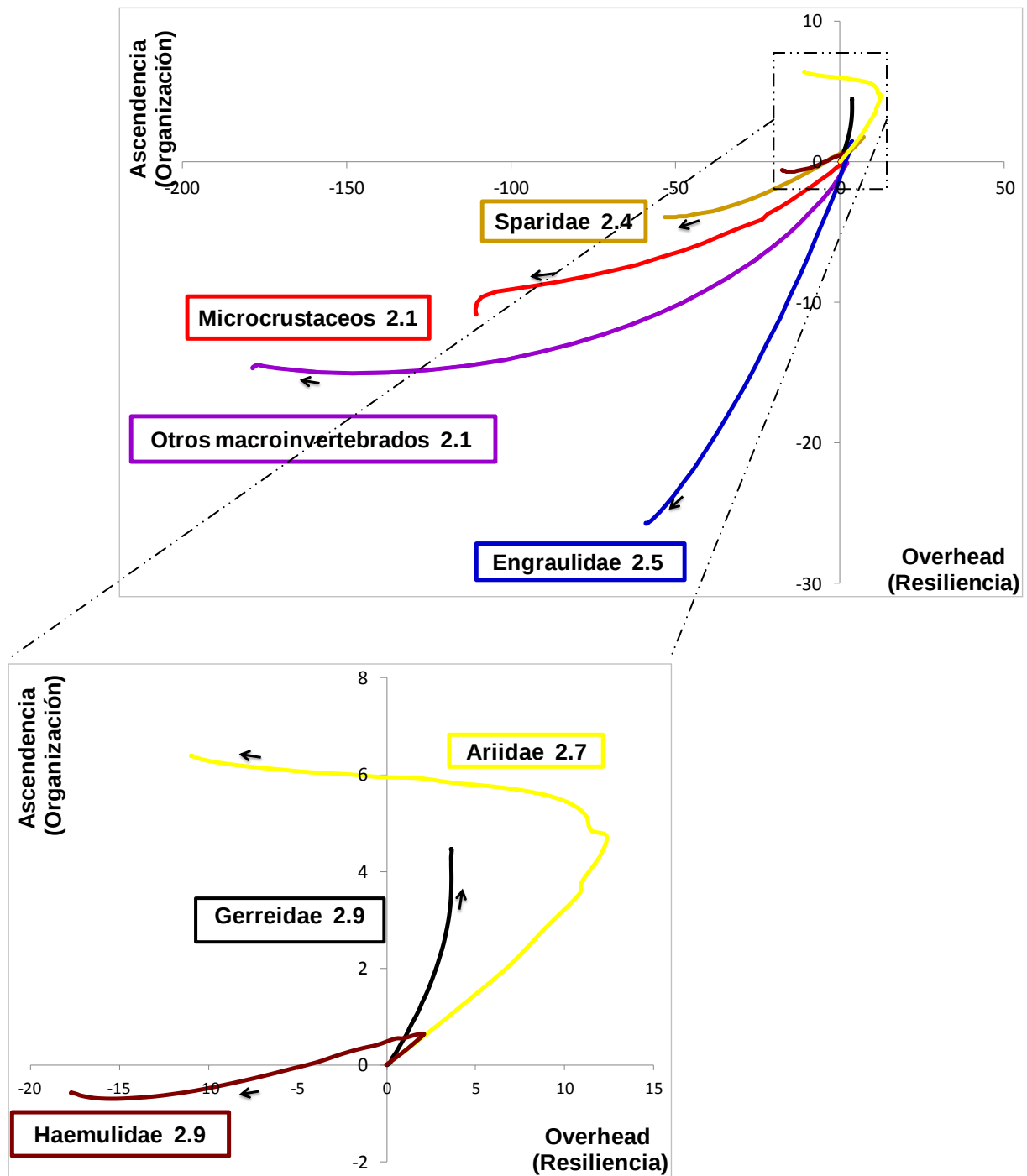
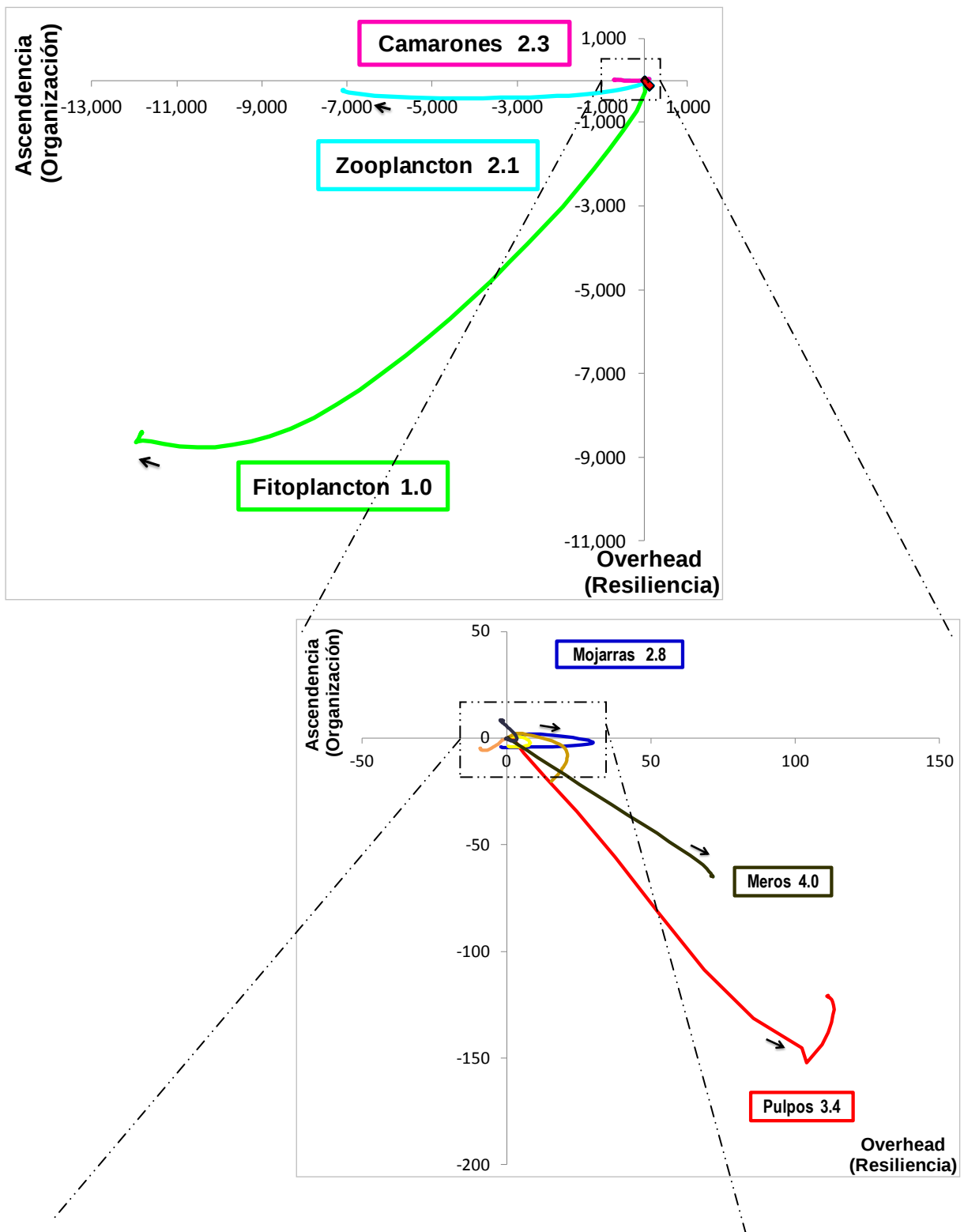


Figura 18.- Gráficas con los resultados de los experimentos de simulación de la Laguna Términos



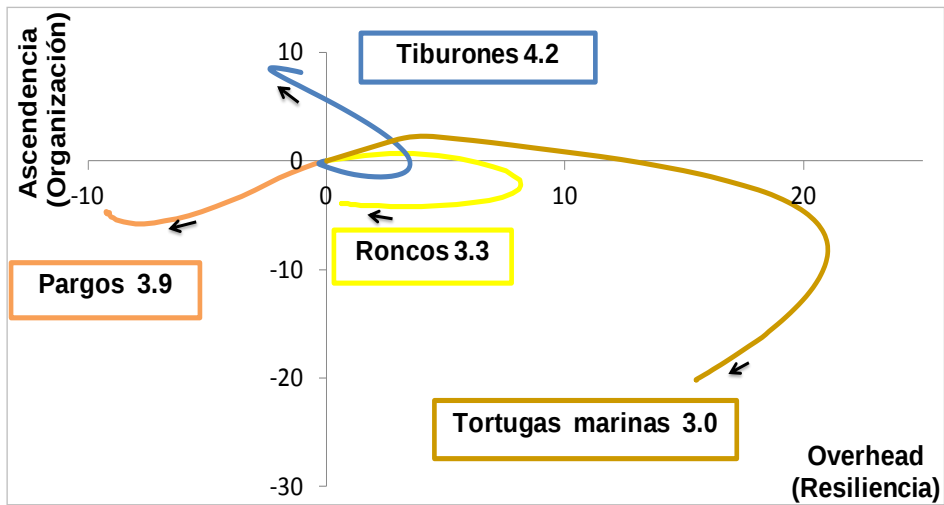
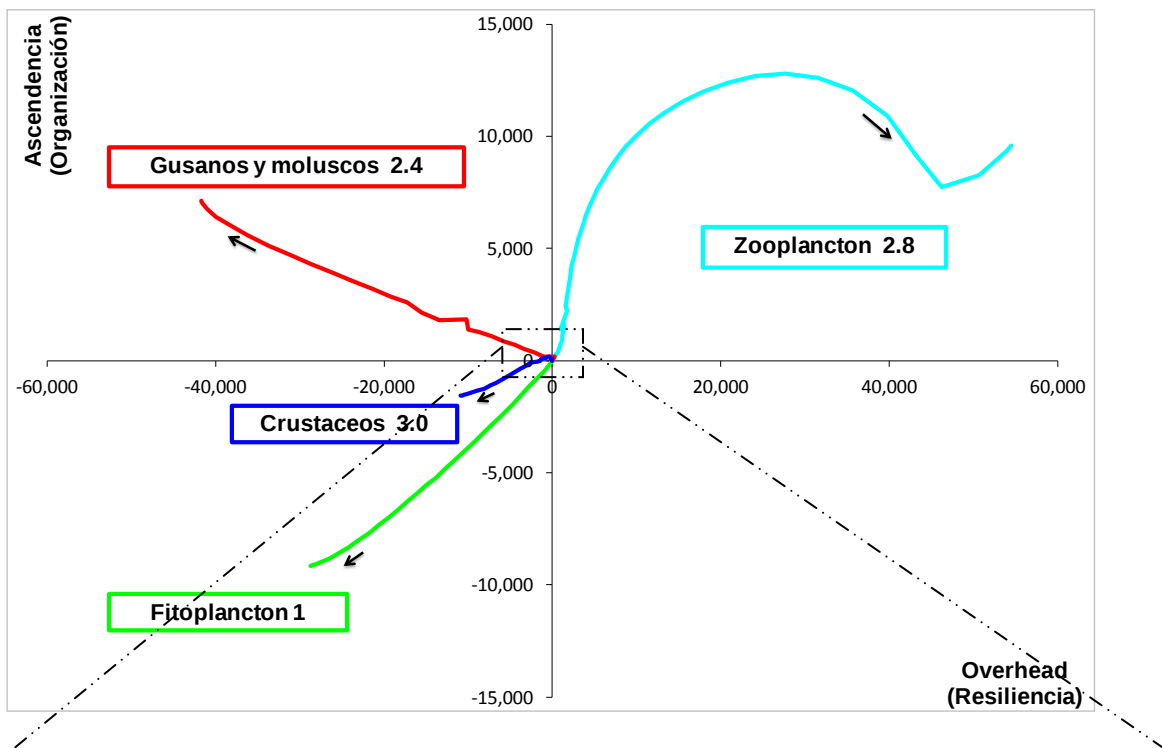
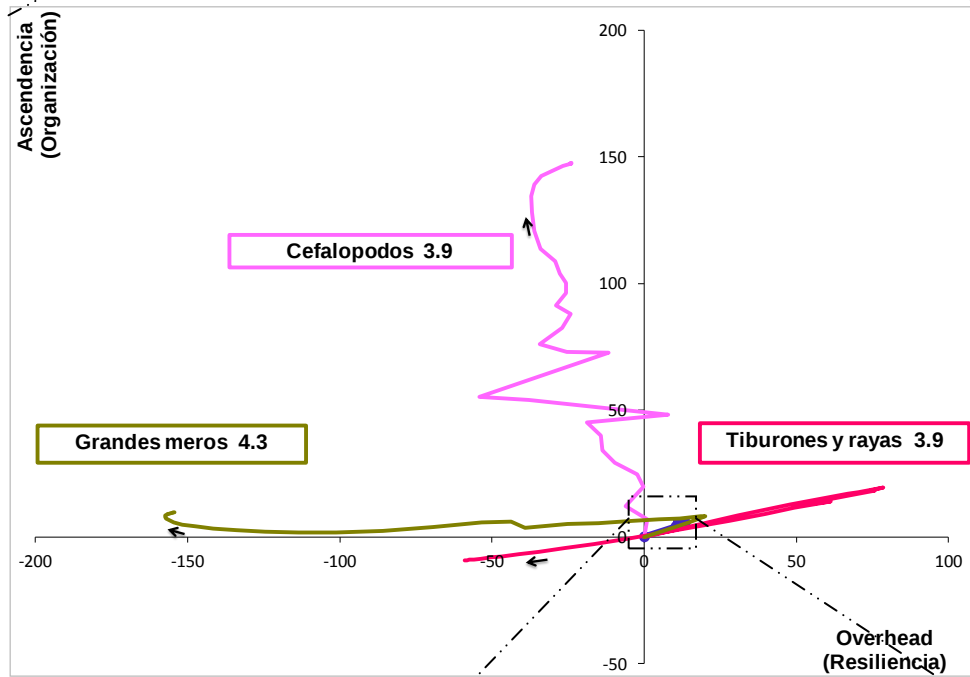
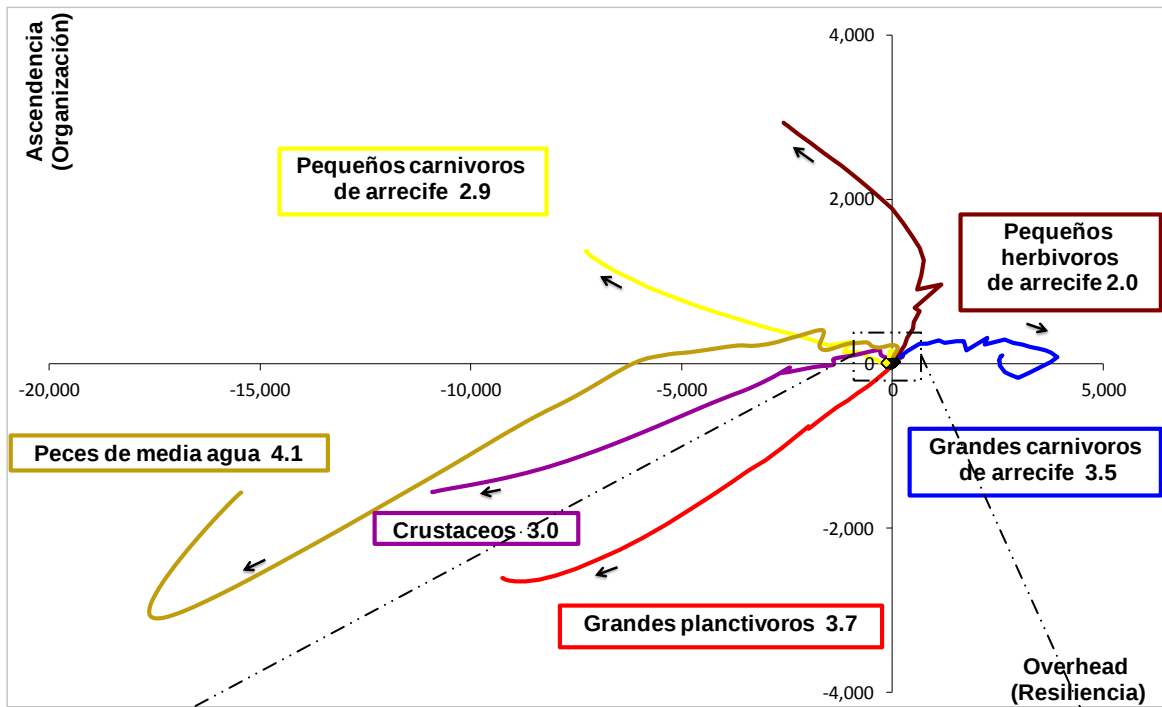


Figura 19.- Gráficas con los resultados de los experimentos de simulación de la Sonda De Campeche





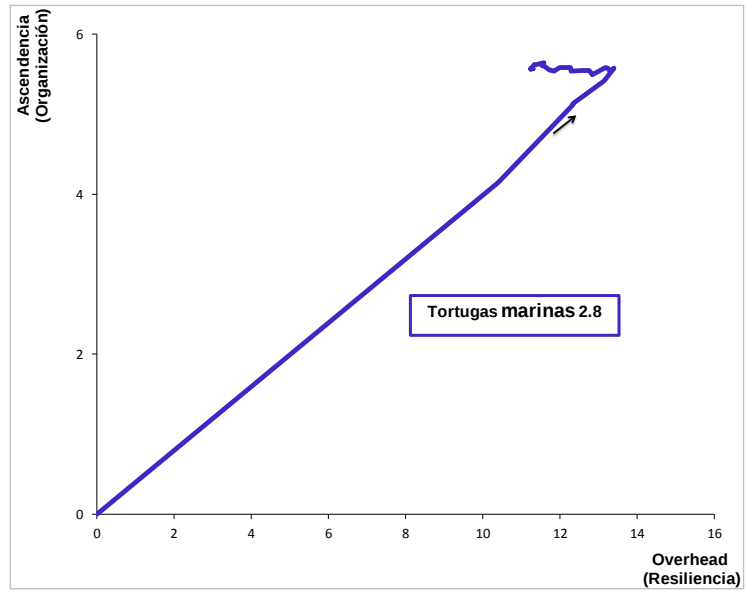
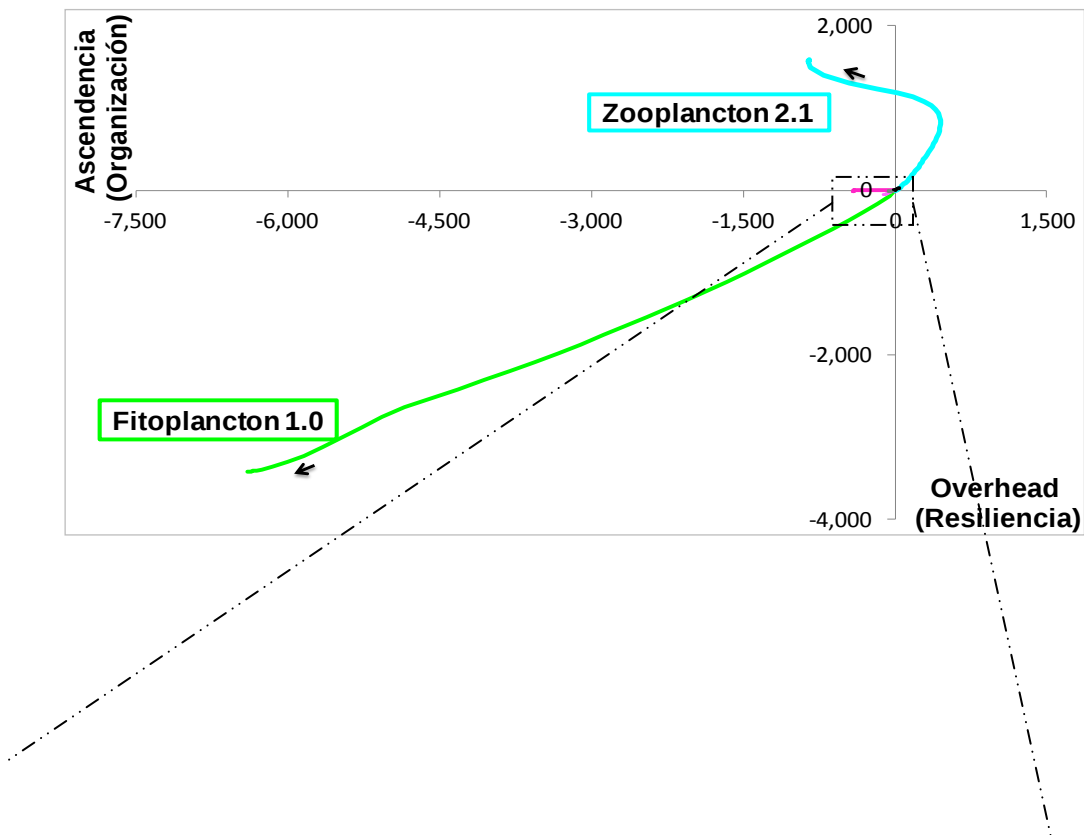


Figura 20.- Resultados de los experimentos de simulación del arrecife coralino de Florida.



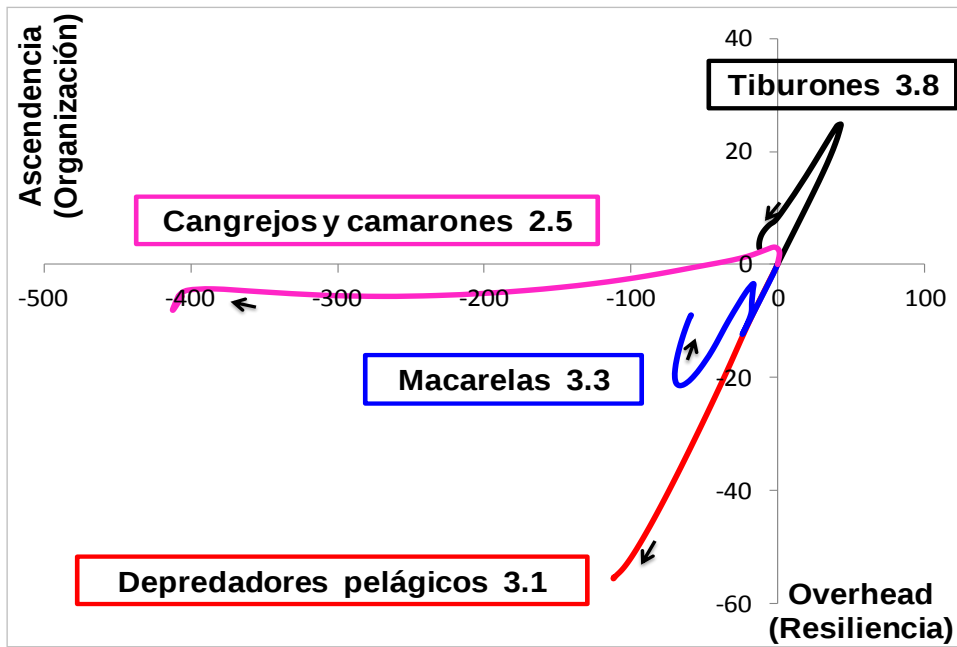


Figura 21.- Resultados de los experimentos de simulación de la plataforma continental del Golfo de México.

ANEXO C.- Resultados obtenidos en el experimento de simulación para cada ecosistema, donde m= la pendiente de la respuesta en la trayectoria Ascendencia (organización) *versus* Overhead (resiliencia) y MR= es la magnitud de la respuesta ante la perturbación.

Laguna Mandinga			
NT	GF/sp	m	MR
3.9	Pargos	0.40	15.5
3.7	Jureles	0.53	7.2
3.5	Corvinas y Tambores	0.58	1.1
3.3	Otros peces	0.45	1,450.1
3.2	Rayas	0.07	1.1
2.9	Mojarras	1.28	11.9
2.6	Cangrejos	0.17	15.9
2.6	Camarones	-0.21	13.6
2.0	Zooplankton	0.53	4,828.1
1.0	Fitoplancton	0.49	5,442.4

Laguna Términos			
NT	GF/sp	m	MR
2.9	Haemulidae	0.04	19.9
2.9	Gerreidae	1.09	5.8
2.7	Ariidae	-0.11	24.2
2.5	Engraulidae	0.45	68.5
2.4	Penaeids	-0.04	333.6
2.4	Otros macroinvertebrados	0.09	181.6
2.4	Sparidae	0.08	60.9
2.1	Zooplankton	1.10	511.1
2.1	Microcrustaceos	0.10	112.2
1.0	Fitoplancton	0.90	1,026.1

Arrecife coralino de Florida			
NT	GF/sp	m	MR
4.3	Grandes meros	-0.05	177.9
4.1	Peces de media agua	0.13	18,089.4
3.9	Tiburones y rayas	0.19	140.3
3.9	Cefalópodos	-4.13	160.1
3.7	Grandes planctívoros	0.29	9,713.7
3.5	Grandes carnívoros de arrecife	0.03	3,948.0
3.0	Crustáceos	0.14	11,058.8
2.9	Pequeños carnívoros de arrecife	-0.18	7,539.9
2.8	Zooplankton	0.29	55,966.6
2.8	Tortugas de mar	0.47	14.5
2.4	Gusanos y moluscos	-0.17	42,544.3
2.0	Pequeños herbívoros de arrecife	-1.10	4,752.0
1.0	Fitoplancton	0.33	30,182.6

Laguna Celestún			
NT	GF/sp	m	MR
3.4	Callinectes	0.14	136.2
3.4	Lutjanus	0.10	36.7
3.3	Arius	0.28	82.0
3.2	Orthopristis	-0.26	32.1
3.1	Eucinostomus	0.14	136.2
2.8	Lagodon	-0.09	78.3
2.3	Penaeus	0.05	110.0
2.1	Zooplankton	-0.53	2,589.9
1.0	Fitoplancton	0.39	3,243.8

Sonda de Campeche			
NT	GF/sp	m	MR
4.2	Tiburones	-1.84	11.6
4.0	Meros	-0.90	96.9
3.9	Pargos	0.58	11.0
3.4	Pulpo	-1.14	190.3
3.3	Roncos	-0.43	9.5
3.0	Tortugas marinas	-0.75	30.8
2.8	Mojarras	-0.05	32.6
2.3	Camarón	-0.02	832.9
2.1	Zooplankton	0.04	7,109.7
1.0	Fitoplancton	0.78	14,841.1

Plataforma continental del Golfo de México			
NT	GF/sp	m	MR
3.8	Tiburones	0.30	60.6
3.3	Macarelas	0.21	73.7
3.1	Depredadores pelágicos	0.50	125.4
2.5	Cangrejos y camarones	0.02	413.9
2.1	Zooplankton	-0.75	2,056.8
1.0	Fitoplancton	0.55	7,254.6

Laguna Tamiahua			
NT	GF/sp	m	MR
3.4	Oligoplites tesauo	0.56	0.5
3.2	Scorpaena notata	0.64	0.5
2.9	Diapterus auratus	0.15	2.9
2.7	Camarones	0.17	264.5
2.0	Zooplankton	0.31	163.3
1.0	Fitoplancton	0.43	2,098.7

Laguna Tampamachoco			
NT	GF/sp	m	MR
3.9	Jureles	0.67	1.3
3.9	Pargos	0.53	7.7
3.7	Lenguados	0.63	8.3
3.3	Cangrejos	0.55	6.0
3.0	Camarones	0.99	56.1
2.7	Mojarras	1.10	14.2
2.3	Crustáceos	0.39	618.6
2.0	Zooplankton	0.46	121.9
1.0	Fitoplancton	0.53	1,193.1

Plataforma continental de Yucatán			
NT	GF/sp	m	MR
4.9	Tiburones	0.35	39.6
4.6	Mero rojo	0.37	147.9
4.6	Pargos	-0.40	47.4
4.1	Jurel	0.39	82.7
4.1	Cefalópodos	0.13	197.4
3.5	Mojarra	-0.13	54.6
3.5	Tortugas de mar	0.10	118.3
3.4	Roncadores	0.36	4.1
3.3	Cangrejos	-0.19	46.5
3.0	Camarones	0.34	544.4
2.4	Otros moluscos	0.24	792.9
2.2	Microcrustaceos	-0.28	1,748.2
2.0	Zooplankton	0.23	2,300.2
1.0	Fitoplancton	0.42	3,797.8

ANEXO D.- Índices de Omnívora de los grupos funcionales perturbados.

