

Capítulo 2

Análisis y evaluación ecosistémicos de la piscicultura marina con "*Ecopath with Ecosim*" (EwE)[#]

Just T. Bayle-Sempere^{1,2}, Francisco Arreguín-Sánchez³, Pablo Sánchez-Jerez¹, Damián Fernández-Jover¹, Pablo Arechavala-López¹, David Izquierdo Gómez¹.

¹Departamento de Ciencias del Mar y Biología Aplicada, Universidad de Alicante. Edificio Ciencias V. España.

²IMEM "Ramón Margalef". Universidad de Alicante. Edificio Ciencias II. España.

³Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - Instituto Politécnico Nacional. La Paz, B.C.S. México.

bayle@ua.es

Doi: <http://dx.doi.org/10.3926/oms.174>

Referenciar este capítulo

Bayle-Sempere, J.T., Arreguín-Sánchez, F., Sánchez-Jerez, P., Fernández-Jover, D., Arechavala-López, P., & Izquierdo Gómez, D. (2013). Análisis y evaluación ecosistémicos de la piscicultura marina con "*Ecopath with Ecosim*" (EwE). En J.A. Blanco (Ed.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. (pp. 39-65). Barcelona: OmniaScience.

Este trabajo ha sido financiado parcialmente por el Proyecto FATFISH (CTM2009-14362-CO2-01/2, Ministerio de Economía y Competitividad, Gobierno de España).

1. Flujos de materia y energía en ecosistemas marinos

Los organismos fotosintéticos marinos (bacterias, fitoplancton, macrófitos) son los encargados de producir materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos y luz. La peculiaridad del medio marino respecto al terrestre se debe, por una parte, a la existencia del fitoplancton como principal compartimento responsable del 90% de la producción primaria marina; en segundo lugar, por la estructura tridimensional del medio marino que posibilita esa producción primaria a escalas espaciales mucho mayores que en el medio terrestre, lo que compensa su menor capacidad productiva (Figura 1). En aguas costeras, las algas cumplen su función de productores primarios de manera homóloga a como lo hacen las plantas en el medio terrestre y, como en éstas, su contribución al ciclo global de la materia en el medio marino es mucho menor al producir gran parte en forma de material orgánico bastante refractario (p.ej. estructuras de sostén) que pasa directamente al ciclo de descomponedores o sólo es aprovechada vía algunos herbívoros especializados (p.ej. erizos).

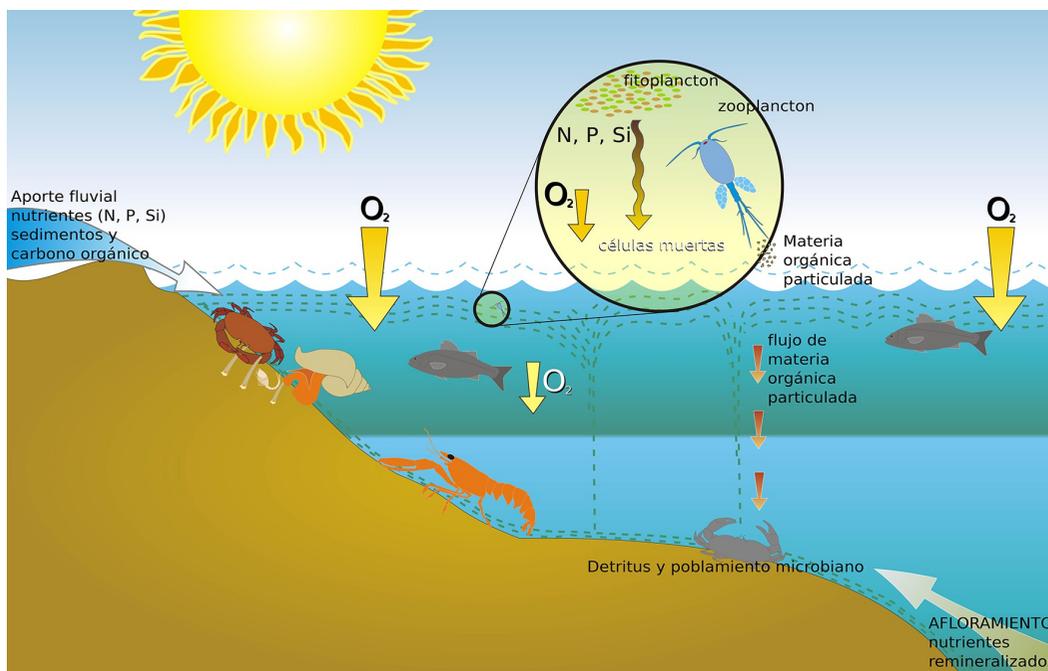


Figura 1. Vista esquemática de los componentes del ecosistema marino. (Esta figura tiene licencia bajo Creative Commons "Attribution-ShareAlike 2.5 Spain")

El fitoplancton aúna dos características para constituirse en el principal y más eficiente productor primario: tiene unas tasas de regeneración muy altas y una concentración de clorofila también más alta. Su capacidad productiva está limitada por la disponibilidad de nutrientes (principalmente, compuestos de Nitrógeno y Fósforo; en menor medida, Hierro y Silicio) y la disponibilidad de luz. Esta última, en general, está siempre disponible con un patrón espacial (capas someras más iluminadas que las capas más profundas) y temporal (día-noche, época del

año, latitud) muy concreto, y generando una distribución asimétrica de la producción primaria según la profundidad, en la que se pierde capacidad de producción frente a las necesidades catabólicas (medido en términos de respiración) del fitoplancton. Todo ello se realiza, en promedio, en los 200 primeros metros de profundidad. La presencia de nutrientes es más variable, condicionada, principalmente, por el transporte de las sales minerales desde el fondo hacia las capas superficiales en áreas oceánicas, mediante procesos de afloramiento generados por la meteorología, variando entre épocas de mezcla y épocas de estratificación; o aportadas por ríos, en zonas costeras, donde los pulsos de aumento-disminución de caudal hacen variar la producción primaria según sea época de lluvias o época seca. Esto condiciona la estructura y dinámica de la comunidad fitoplanctónica, dominando especies de mayor tasa de regeneración y crecimiento en épocas de fertilización y turbulencia (p.ej. las diatomeas), cambiando la dominancia hacia especies capaces de mantenerse en aguas con menos nutrientes durante la época de estratificación (p.ej. los dinoflagelados). De manera global, se estima que hay entre 1-2 g de C/m² en la columna de agua; la producción primaria promedio para todos los océanos es del orden de $2 \cdot 10^{16}$ g de C/año, que representa una media de 60 g de C/m²/año. Esto representa una eficiencia de conversión de la energía solar de un 0.03%, más baja que el 0.13% de la vegetación terrestre, con una biomasa de $4 \cdot 10^{16}$ g de C/año y 300 g de C/m²/año.

La producción fitoplanctónica provee gran parte de la materia orgánica necesaria para el desarrollo del resto de niveles tróficos. El zooplancton herbívoro cumple un papel muy importante al ser capaz de hacer un aprovechamiento muy alto del fitoplancton ingerido y poner a disposición de los niveles tróficos más altos hasta el 30% del alimento digerido (en promedio de todo el zooplancton –herbívoro y carnívoro– la transferencia es de un 15%). Los consumidores de tercer y cuarto nivel transfieren un 2% y 0.1%, respectivamente, de biomasa a niveles tróficos más altos, la mayoría en forma de capturas por parte de la pesca.

Mención aparte merecen los consumidores suspensívoros, estrategia prácticamente exclusiva del medio marino, y que aprovechan la materia orgánica de la columna de agua en forma de detritos que cae hasta depositarse en el fondo, y que puede llegar a ser la principal fuente de materia orgánica en algunos ambientes marinos (p.ej. en zonas profundas), constituyéndose en un grupo que contribuye a un mayor aprovechamiento de los compuestos orgánicos y a evitar su acumulación tal como ocurre en gran medida en el medio terrestre. La comunidad microbiana se añade en el aprovechamiento último de la materia orgánica, reciclándola hasta su remineralización. A partir de aquí, las sustancias inorgánicas pueden volver a entrar en el ciclo de la materia del ecosistema marino y fertilizar la columna de agua mediante afloramientos, y favorecer la proliferación del fitoplancton. De esta manera, podemos considerar que el ecosistema marino dispone de dos entradas de materia: la generada por el fitoplancton mediante la producción primaria y la aportada por el compartimento de los Detritos.

2. Ecopath con Ecosim y Ecospace: un entorno de modelización ecosistémico

Ecopath con Ecosim y Ecospace está diseñado para construir modelos basados en los flujos tróficos dentro de un ecosistema. Inicialmente, la parte descriptiva de los flujos entre especies o compartimentos ecológicos fue desarrollada por Polovina (1984) para un sistema arrecifal coralino. Posteriormente, el entorno se amplió sucesivamente por Pauly, Soriano-Bartz y

Palomares (1993) mediante varias aplicaciones complementarias hasta añadirle la posibilidad de realizar análisis de redes basado en los trabajos de Ulanowicz (1986). El desarrollo del programa siguió centrándose en mejorar su uso y extender su uso mediante la organización de cursos y seminarios, y fue a partir de 1995 cuando se combinó con la rutina de simulación de dinámica temporal *Ecosim* (Walters, Christensen & Pauly, 1997) y la de modelado espacial *Ecospace* (Walters, Pauly & Christensen, 1999). Más recientemente, se le han añadido otras subrutinas como *Ecotrace* para estimar la trayectoria de contaminantes o cualquier otro compuesto en el ecosistema (p.ej. ver Sandberg, Kumblad & Kautsky, 2007); o *EcoTroph*, que modela el flujo de materia y energía de una manera más simplificada desde los niveles tróficos más bajos hacia los más altos, y analiza el efecto sobre estos flujos de la explotación del ecosistema (Gascuel & Pauly, 2009). Su aplicación no se limita sólo a ambientes acuáticos (sean marinos, lacustres o fluviales), pudiéndose desarrollar también para ecosistemas terrestres (p.ej. Krebs, Danell, Angerbjorn Agrell, Berteaux, Brathen et al., 2003). Actualmente, este programa es de acceso libre y de código abierto, y está gestionado por un consorcio de varios grupos de investigación, con sede en la Universidad de British Columbia (Vancouver, Canadá). El programa completo se puede descargar en www.ecopath.org, y su documentación (en la que está basada la explicación que se hace en este texto del modelo) se puede encontrar en <http://sources.ecopath.org/trac/Ecopath/wiki/UsersGuide>.

2.1. La foto-fija del ecosistema: Ecopath

Ecopath constituye la parte descriptiva del ecosistema, asumiendo el balance de masas a lo largo de un periodo de tiempo concreto (y no de equilibrio estable como en la primera versión propuesta por Polovina, ob. cit.). La parametrización del modelo se basa en dos ecuaciones principales referidas a cada grupo ecológico: a) la descripción de los términos que suponen una producción de biomasa (Figura 2); b) la expresión que representa el balance de masas o energía, cuya suma debe ser igual a cero,

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i EE_i - \sum B_j \left(\frac{Q}{B} \right)_j DC_{ji} - Y_i - BA_i - E_i = 0$$

donde, para un grupo i , B_i es la biomasa por unidad de área de cada grupo ecológico (en peso húmedo), $(P/B)_i$ es su relación producción:biomasa (que equivale a la tasa de mortalidad total instantánea en el equilibrio, Z) y EE_i es la eficiencia ecotrófica, que representa la proporción de la producción que es utilizada de manera efectiva por el sistema más, en su caso, la biomasa exportada. B_j es la biomasa del depredador j y $(Q/B)_j$ es su tasa de consumo. Y_i es la tasa de captura de i , BA_i es la tasa de acumulación para i y E_i es la tasa de migración neta para el grupo ecológico. DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta promedio del depredador j , definida en la matriz de dietas.

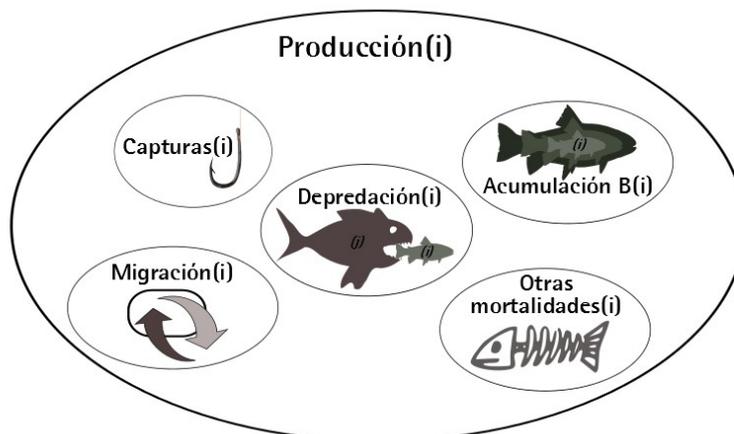


Figura 2. Componentes de los grupos ecológicos que suponen producción biológica

En el sistema de ecuaciones lineales, por una parte, se introduce B_i , $(P/B)_i$ y $(Q/B)_i$; EE_i suele ser estimado por el modelo, aunque también se puede incluir si se dispone de esa información. Por otro lado se introduce la composición de las dietas de cada grupo ecológico como la fracción de presa en la dieta promedio de cada depredador. La mortalidad por predación definida en la matriz de dietas relaciona todos los grupos entre si. En una tercera tabla se incluyen los datos de capturas de los grupos ecológicos que se exploten, así como los descartes que ello genere (que tendrán consideración de detritus en el modelo porque no consumen biomasa dentro del ecosistema y, como consecuencia, tampoco producen biomasa).

Cada grupo ecológico puede ser un grupo de especies que se comporten –desde el punto de vista trófico– de manera similar, una especie concreta o un grupo de edad o talla de una especie; lo que se conoce generalmente como *grupos funcionales*. Aunque usar grupos ecológicos a nivel de especie tenga muchas ventajas, en ocasiones es prácticamente imposible o desaconsejable (p.ej. en ecosistemas tropicales, con un número de especies muy alto). La definición de grupos ecológicos multiespecíficos debe hacerse considerando sus similitudes (p.ej. en términos de talla máxima, mortalidad, crecimiento, dieta y hábitat). Los parámetros de cada grupo ecológico multiespecífico se obtendrá promediando los de cada especie que lo componga, ponderados respecto a la biomasa de cada una de las especies. Para peces, por ejemplo, valores para cada parámetro, para características propias de cada especie y una utilidad para definir conjuntos de especies similares según sus características y por hábitat puede encontrarse en <http://www.fishbase.org>.

Para establecer qué grupos ecológicos, y cuántos, debe incluir el modelo no existen reglas definidas ni se puede hacer una generalización. Todo depende del ecosistema y de los objetivos del estudio. Para un ecosistema acuático sería recomendable considerar uno o dos tipos de detritus (p.ej. la materia orgánica particulada, por una parte, y los descartes procedentes de la pesca, por otra), fitoplancton, productores bentónicos, zooplancton herbívoro, zooplancton carnívoro, meio- y macrobentos, peces herbívoros, peces planctófagos, peces macrófagos, etc. El grupo bacterias puede asociarse a los grupos de detritus que se consideren; o pueden asumirse dentro de un flujo de exportación de esos grupos de detritus hacia un ecosistema adyacente

formado por las bacterias, cuando a éstas no se les asigna un papel determinante en el conjunto del ecosistema a modelar (aunque también se puede considerar no incluirlas en el modelo si no soportan consumo de otros grupos). De todos modos, el criterio personal y el conocimiento directo que se tenga del ecosistema a modelar deben guiar la elección final de los grupos ecológicos.

El ecosistema a modelar con *Ecopath* puede ser, prácticamente, de cualquier tipo; pero sus límites deben ser congruentes con las bases teóricas del modelo (es decir, el balance de biomasa). El criterio principal que se usa es establecer los límites de manera que los flujos totales dentro del ecosistema a modelar sean tan grandes o mayores que los que puedan existir entre el ecosistema elegido y el adyacente. Esto significa que las importaciones a, y las exportaciones desde, el ecosistema a estudiar no deben exceder la suma de transferencias de materia entre los grupos funcionales definidos. Si no fuera así se deberían añadir grupos funcionales inicialmente obviados para incrementar la suma de materia transferida entre grupos ecológicos y corregir la diferencia.

Como criterio principal para balancear el modelo se establece que EE_i debe ser menor de 1. El balanceado del modelo requiere considerar otros flujos correspondientes a la materia que se consume pero no se invierte en producción; es decir, la que se gasta en respiración y la que se excreta. La consistencia del modelo se comprueba mediante el parámetro EE_i así como con las relaciones Respiración/Asimilación y Producción/Respiración, que deben ser todos menores de 1; y comprobando que la relación Respiración/Biomasa sea mayor en especies activas que en especies sedentarias.

Una vez balanceado el modelo, se obtienen toda una serie de parámetros descriptores del ecosistema que pueden utilizarse para valorar su estado ecológico. Una parte están relacionados con la estructura del ecosistema modelado; aparte de los introducidos de cada grupo ecológico para parametrizar el modelo (Biomasa, P/B, Q/B, EE), se obtiene –para cada grupo, también– la respiración total, el nivel trófico, las relaciones Respiración/Biomasa, Producción/Consumo, Producción/Respiración, Respiración/Asimilación y el Índice de Omnivoría. Basados en el análisis de redes se obtienen una serie de índices y relaciones que describen el funcionamiento del ecosistema; entre ellos están la descomposición de flujos por niveles tróficos, la eficiencia de transferencia entre niveles tróficos, la producción primaria requerida para mantener el ecosistema, y los flujos desde detritus. El análisis de redes también calcula las interacciones directas e indirectas entre grupos ecológicos y actividades humanas incluidas en el modelo, facilitando valorar qué efecto tiene la variación de biomasa de un grupo sobre el resto de grupos ecológicos del ecosistema. Complementariamente se puede obtener el diagrama de flujos entre grupos ecológicos, ordenando cada uno de ellos según su nivel trófico y representando su tamaño en relación a su biomasa. La Ascendencia, entre otros, deriva de la Teoría de la Información y mide el nivel de actividad y grado de organización del ecosistema; su valor aumenta según se incrementa la madurez y/o estructuración del ecosistema.

2.2. Ecosim: La simulación temporal del modelo

Ecosim proporciona una simulación de la dinámica temporal del ecosistema definido a partir del modelo *Ecopath*, derivando respecto al tiempo la biomasa de cada uno de los grupos ecológicos considerados. La ecuación principal del modelo queda de la siguiente manera:

$$\frac{dB_i}{dt} = g_i \sum_j Q_{ji} - \sum_j Q_{ij} + I_i - (MO_i + F_i + e_i) B_i$$

donde dB_i/dt es la tasa de crecimiento durante el intervalo t del grupo ecológico (i) en términos de su biomasa B_i ; g_i es la eficiencia neta del crecimiento, equivalente a $(P/Q)_i$; MO_i es la tasa de mortalidad natural no debida a la depredación (otras mortalidades); F_i es la tasa de mortalidad por pesca, e_i es la tasa de emigración, I_i es la tasa de inmigración. El consumo Q_{ji} se calcula según el concepto de *arena de forrajeo*, de manera que B_i se descompone en una parte vulnerable y otra invulnerable, definiéndose una tasa de transferencia v_{ij} entre estos dos componentes que determina si el control de la depredación es desde arriba hacia abajo, de abajo hacia arriba, o si el control lo realiza un grupo ecológico intermedio. La primera se da en situaciones donde la presa no tiene refugio y es depredada siempre que tienen un encuentro con el depredador; en este caso v_{ij} tiene valores mucho más grande que 1. El control se ejerce por la presa cuando esta dispone de refugio la mayor parte del tiempo, y sólo está disponible para el depredador cuando sale de su protección; aquí el valor de v_{ij} es cercano o igual a 1. La vulnerabilidad es el parámetro más importante para ajustar las predicciones del modelo a las series de datos históricos.

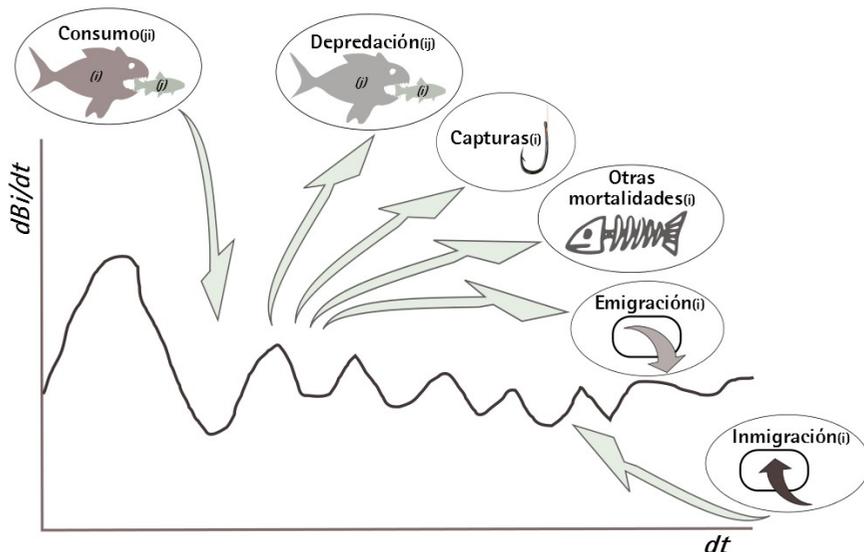


Figura 3. Componentes que intervienen en la dinámica temporal de la biomasa estimada en Ecosim

Para empezar a trabajar con *Ecosim*, debemos definir un *escenario* en el que estableceremos los cambios en el ecosistema sobre los que se realizará la simulación. Para un modelo de *Ecopath* se pueden definir tantos escenarios como combinaciones de cambios nos interese simular. Los

cambios se pueden introducir a través de funciones mediadoras que modifican las vulnerabilidades v_{ij} de presas seleccionadas sobre sus depredadores. Pueden definirse funciones mediadoras sobre una *especie clave*, la cual modifica las tasas de alimentación de una especie j sobre otra especie i . Se pueden establecer efectos mediadores de *Facilitación*, cuando la especie clave favorece que la especie i esté más disponible para la especie j cuando la especie clave sea más abundante (p.ej. los atunes pueden empujar a peces pelágicos pequeños hacia la superficie, donde son más accesibles para las aves); o de *Protección*, cuando la especie clave reduce la disponibilidad de la especie i para la especie j (por ejemplo, las praderas de fanerógamas marinas o los corales ofrecen protección a juveniles y los hace menos accesibles a los depredadores; si desaparecen esas praderas, los juveniles pierden la protección y sufren mayores tasas de depredación). Otra manera de generar cambios en el ecosistema es a través de las funciones forzantes, que representan factores físicos (p.ej. la temperatura) o ambientales (p.ej. la producción primaria), y lo hacen modificando la tasa de producción de los grupos ecológicos que interese; las funciones forzantes pueden ser estacionales (que se repiten cíclicamente en el año) o anuales de largo plazo. Como una función forzante específica está la referida al esfuerzo de pesca, que permite obtener simulaciones del modelo con niveles diferentes de este parámetro y cambios en la estructura de las flotas definidas.

Los resultados de *Ecosim* se obtienen de manera gráfica y numérica, representando la predicción de la mayoría de parámetros introducidos y/o estimados en *Ecopath* (tanto en términos absolutos como relativos respecto al valor inicial de cada grupo) a lo largo de la serie temporal definida para la simulación. Si se han cargado los datos de series históricas (p.ej. información sobre abundancia relativa, esfuerzo de pesca, etc.), estos se representarán superpuestos a los resultados de la simulación. De manera específica, *Ecosim* ofrece la posibilidad de simular la relación Stock-Reclutamiento y comprobar los efectos compensatorio del reclutamiento en el modelo según cambios denso-dependientes asociados con cambios en el tiempo de alimentación y riesgo de depredación. Por otro lado, *Ecosim* ofrece la posibilidad de ajustar las series de tiempo de biomاسas simuladas a biomاسas de referencia u observadas, o evaluar los efectos de la pesca incorporando la información histórica de las pesquerías. Para ello utiliza la minimización de suma de cuadrados como medida de bondad de ajuste. También puede utilizarse para comparar la sensibilidad del modelo a los cambios en la vulnerabilidad a la depredación probando diferentes hipótesis de comportamiento trófico de las especies; o bien explorar y obtener series de tiempo de producción primaria derivados de efectos de eventos como el cambio de régimen de explotación, entre otros. Y como opción principal está la de analizar los resultados de posibles políticas de gestión pesquera, mediante la regulación de las tasas de mortalidad por pesca. Obviamente, no se espera con esto que se obtengan estimas futuras exactas de la mortalidad de pesca óptima, pero sí intervalos razonables para este parámetro. Este análisis se puede desarrollar de dos maneras:

- Definiendo las mortalidades por pesca a lo largo del tiempo y analizar *a posteriori* los resultados en términos de capturas, indicadores económicos y cambios en la biomasa. Suele usarse para una exploración rápida y preliminar de los efectos derivados de los cambios en la mortalidad por pesca.
- Utilizar los métodos de optimización incluidos para buscar aquellas políticas de gestión que maximicen un objetivo concreto; éstos son: la maximización del beneficio económico, maximizar el beneficio social, maximizar la recuperación de especies, o maximizar la calidad del ecosistema o priorizar la conservación de la biodiversidad. Para

todos ellos, la optimización se puede conseguir para el conjunto de las flotas definidas (enfoque de propietario único); o para cada una de ellas por separado (enfoque de derechos de pesca múltiples) incluyendo aquí también usos no consuntivos. En las dos aproximaciones deben tenerse en cuenta ciertas consideraciones para evitar caer en los sesgos extremos a los que lleva el proceso de optimización (ver apartado 9.9 del Manual de *Ecopath*; Christensen et al., 2008).

Ambas maneras de analizar las variaciones de la biomasa debido a cambios en la mortalidad por pesca pueden utilizarse de manera conjunta. Por ejemplo, realizando una optimización para alguno de los objetivos propuestos y, después, ir modificando la mortalidad por pesca de esta optimización para explorar objetivos complementarios al usado en la optimización inicial.

2.3. *Ecospace*: la representación del modelo en el espacio

La representación espacial de *Ecopath*, junto con los resultados de *Ecosim*, se realiza de manera dinámica en el módulo *Ecospace* (Walters et al., 1999), donde se define una cartografía que media entre *Ecopath* –que asume inicialmente una distribución homogénea de la biomasa en un espacio indefinido– y el ecosistema real considerado con características fisiográficas diferentes (hábitats) que condicionan la distribución de la biomasa. La variación espacial de la biomasa resultante de las simulaciones se asigna a lo largo de una cartografía organizada en celdas de tamaño definido por el investigador, teniendo en cuenta los siguientes aspectos:

- Los movimientos de una celda hacia las cuatro adyacentes son simétricos, aunque modificados según si la celda está definida como "hábitat preferido" o no.
- El riesgo de depredación es más alto y la tasa de alimentación se reduce en "hábitat no preferido". En consecuencia, la tasa de movimiento se genera de una área no preferida a una preferida.
- Cada celda está sujeta a cierto nivel de esfuerzo de pesca, proporcional a la rentabilidad total de la pesca en esa celda, y cuya distribución puede estar condicionada por los costes de pescar en ella.

Cada simulación en *Ecospace* requiere abrir un escenario. Cada modelo *Ecopath* puede albergar tantos escenarios de *Ecospace* como se requiera, que se basarán en los datos de entrada iniciales (es decir, grupos, dietas, parámetros). Si se cambia alguno de ellos, las modificaciones repercutirán también en los escenarios existentes (y futuros) de *Ecospace*. Obviamente, el uso de *Ecospace* requiere tener un modelo de *Ecopath* debidamente balanceado; también es recomendable haber ajustado el modelo en *Ecosim*, a series de datos reales.

La inicialización de un escenario de *Ecospace* se puede hacer de dos modos: o bien asignando la biomasa media introducida en *Ecopath* a cada celda que incluye "hábitat preferido" para el grupo ecológico, y menor biomasa a aquellas celdas con "hábitat no preferido"; o concentrando la biomasa referida en *Ecopath* para cada grupo ecológico sólo en aquellas celdas que incluyan "hábitat preferido" para el grupo ecológico considerado. La simulación con *Ecospace* se puede hacer desde tres aproximaciones diferentes: considerando la dinámica de las clases de edad de los grupos ecológicos (modelos de múltiples estadios), basándolo en las consecuencias derivadas de la interacción de los individuos entre sí (Individual Based Model), o tomando en cuenta la

gestión del riesgo que supone el buscar alimento por parte de las presas en el área de forrajeo, condicionado por la proporción de "hábitat preferido" en cada celda.

La simulación en *Ecospace* requiere definir las dimensiones y ámbito del mapa, y las diferentes capas de los parámetros que condicionen la distribución de biomasa. Cada una de ellas representan grupos de celdas con ciertas características (p.ej. tipo de hábitat, profundidad, distancia a la costa, tipo de gestión, etc), que condicionan el movimiento, tasa de alimentación y supervivencia de los grupos ecológicos. Las capas se organizan en cuatro grandes grupos: las que diferencian entre continente y océano, las que definen hábitats, las que delimitan áreas marinas protegidas y las que establecen regiones dentro del ecosistema. Complementariamente, existe la posibilidad de asignar valores numéricos a cada celda referido al nivel de producción primaria general establecido en *Ecopath*, de manera que podamos variar este valor para cada celda según presente niveles mayores o menores de producción primaria.

Una vez definidos los hábitats, se debe asignar el "hábitat preferido" a cada uno de los grupos ecológicos incluidos en *Ecopath*. Esta asignación se hace considerando los siguientes criterios:

- La tasa de alimentación y su tasa de crecimiento son más altos en el "hábitat preferido" que en el resto.
- La tasa de supervivencia es más alta en el "hábitat preferido".
- La tasa de movimientos es mayor fuera del "hábitat preferido".

La distribución final de la biomasa en el ecosistema vendrá condicionada por la tasa de dispersión m (km/año) que definamos para cada grupo ecológico para una fracción de esa biomasa. Este parámetro no es una tasa de migración, con una direccionalidad concreta, sino como resultado de movimientos al azar dentro del ecosistema. El resultado final de *Ecospace* refleja el efecto de ese movimiento junto con las posibilidades de alimentarse y ser comido en cada celda. Al final, el resultado de la simulación espacial es independiente de los valores de m asignados a cada grupo ecológico, por lo que no vale la pena dedicarle muchos esfuerzos a discutir sobre qué valor de m se asigna a cada grupo ecológico, a menos que se disponga de datos empíricos reales basados, por ejemplo, en marcado. Otros parámetros que deben establecerse son la tasa de dispersión, de vulnerabilidad y de consumo en "hábitat no preferido"; también debe indicarse si un grupo está sujeto a advección, si realiza migraciones y si se concentra en zonas concretas durante periodos de tiempo específicos.

Ecospace permite definir dónde se desarrollan las actividades de cada flota incluida en *Ecopath*, ligado al tipo de hábitat en el que cada flota puede o suele trabajar, indicando un nivel de efectividad en términos de capturabilidad relativa para cada arte, y un multiplicador de la eficiencia total del esfuerzo ejercido por cada uno de ellos. *Ecospace* incluye herramientas de optimización espacial para establecer, por ejemplo, el mejor emplazamiento de una área marina protegida, o cualquier otro tipo de zonación, que maximice objetivos definidos por el usuario. Esto se puede hacer de dos maneras: una, mediante la evaluación de celdas que maximicen la función de objetivos ecológicos, económicos y sociales establecidos, a partir de una celda seminal que se considere idónea para proteger; la otra se basa en la definición de "capas de interés" que representan aspectos relevantes para la protección (por ejemplo, hábitats clave para la supervivencia de especies), usándolas como celdas iniciales en el proceso de selección

para maximizar la función de objetivos definida (y no para evaluar la función de objetivos en sí misma), calificando la idoneidad de las celdas adyacentes mediante el método de Monte Carlo.

El resultado final de *Ecospace* son mapas de distribución de cada uno de los componentes del ecosistema modelado y del esfuerzo de pesca de cada una de las flotas. Las desviaciones de biomasa respecto a los valores iniciales incluidos en *Ecopath* se muestran en rojo, si son incrementos, o en azul si la biomasa disminuye. La distribución espacial final de cada componente del ecosistema puede ser de dos tipos: la más frecuente es de tipo convergente hacia una situación única de equilibrio estable; la otra oscila entre dos estados alternativos, que sugiere una situación de equilibrio dinámico entre ellos. La visualización de estas dos opciones puede verse mejor complementando los mapas con el gráfico de la variación temporal de cada grupo ecológico a lo largo del periodo simulado.

2.4. Ventajas e inconvenientes de EwE

El objetivo principal de los creadores de EwE fue desarrollar su capacidad para simular escenarios posibles de gestión que no pueden ser planteados con modelos uniespecíficos, tales como el impacto de la pesca sobre especies no objetivo o el efecto cascada generado por la explotación de una especie sobre una tercera, permitiendo discutir propuestas de gestión que deben abordarse simultáneamente desde varios puntos de vista. Aunque un modelo EwE pueda requerir más esfuerzo que otras opciones uniespecíficas, su elaboración genera un producto valioso en sí mismo al recopilar y sintetizar explícitamente una cantidad (a veces considerable) de información pluridisciplinar. Ello permite identificar vacíos de información y definir objetivos comunes a diferentes áreas de estudio que inicialmente no eran obvias, ayudando a centrar y dirigir los esfuerzos de muestreo que se precisen para un mejor conocimiento del ecosistema.

De todos modos, *Ecopath* está concebido para poder estimar parámetros de los que no se disponga información o sea sesgada (p.ej. la biomasa de cierto grupo ecológico) a partir de parámetros que se conozcan (p.ej. la tasa total de mortalidad, P/B) y su eficiencia ecológica EE_i . Sobre este último parámetro, aunque raramente existen datos empíricos de su valor, pueden asumirse ciertos rangos según el tipo de grupo ecológico: por ejemplo, las especies pelágicas de pequeño tamaño raramente morirán por vejez en un sistema explotado (e incluso prístino), y lo normal será que acaben capturadas o depredadas, por lo que su EE_i estará entre 0.90 y 0.99; en el caso de un depredador tope, su EE_i será una proporción conocida de su mortalidad por pesca F, por lo que podrá ser estimada con cierta exactitud. De manera general, si la información requerida no se dispone de manera directa para el ecosistema que se esté modelando, se puede conseguir en la bibliografía para grupos o ambientes próximos. Un ejemplo, como se ha comentado anteriormente, puede encontrarse en FishBase (<http://www.fishbase.org>, Froese & Pauly, 2013), que incluye una subrutina de búsqueda de información específica para peces de diferentes zonas de estudio para incluirlos en un modelo de EwE con las debidas reservas. La precisión final del modelo dependerá de cuánta información incluida proceda directamente del ecosistema modelado y cuánta se haya tomado "prestada" de otros ecosistemas similares donde existía esa información, y se podrá evaluar mediante la herramienta *Pedigree* incluida en EwE el nivel de confianza del modelo relativo al origen de los datos.

Cada módulo de EwE permite un cierto nivel de análisis. *Ecopath* representa la estimación instantánea de biomazas, mortalidades y flujos tróficos de un año o el promedio de unos

cuantos, pero no necesariamente sobre una base de condiciones de equilibrio o estabilidad de los valores de biomasa ya que se puede indicar una tasa de acumulación o pérdida para la biomasa de cada grupo ecológico a lo largo del año, y por tanto asumir cambios dentro del periodo contemplado. Sus resultados descriptivos pueden usarse para inferir el estado ambiental del ecosistema (*sensu* Christensen, 1995) usando parámetros como el nivel trófico, pero no para evaluar los efectos de cambios en las políticas de gestión, que suponen cambios acumulativos en las biomásas de cada grupo ecológico. Para ello debe usarse *Ecosim*, que mostrará los efectos debidos a esos cambios en las tasas, por ejemplo, de explotación, considerando también que las interacciones entre grupos ecológicos están mediadas por su respectiva abundancia relativa, su comportamiento y la estructura del hábitat.

EwE es muy sensible a las imprecisiones que se puedan incurrir en la definición de las relaciones tróficas entre los grupos ecológicos definidos. Suele ser complicado valorar la contribución de algunos grupos (p.ej. peces juveniles) en la dietas de su predadores debido a la rapidez con que se digieren o su aparición estacional en los contenidos estomacales, lo que lleva a considerarla como una presa rara u ocasional. Esto, aunque para el depredador pueda ser así, para la presa representa una subestimación importante de su mortalidad, lo que conlleva inexactitudes importantes en la dinámica temporal de los grupos ecológicos. De manera similar, EwE no es capaz de evidenciar la existencia real de procesos de mediación entre más de dos grupos ecológicos ya sea debido a las variaciones respectivas de sus biomásas, a cambios en su vulnerabilidad a la predación o cambios temporales en la estructura del hábitat. Todos estos aspectos interfieren la relación directa de la relaciones depredador-presa y la aditividad de las tasas de depredación, y no quedan debidamente reflejados en los resultados de la simulación del modelo. La solución a todo esto pasa por conocer mejor el ecosistema que se pretende modelar y valorar de manera crítica los resultados que se obtengan de EwE.

3. Análisis ecosistémico y gestión de la piscicultura en mar abierto con EwE

3.1. La piscicultura en mar abierto y sus efectos ambientales

La acuicultura costera intensiva con jaulas en mar abierto es una actividad muy extendida, tanto en zonas templadas como tropicales, y con tendencia creciente, que produce algo más de 20 millones de toneladas al año (FAO, 2012). Los mayores productores son Noruega (28%), Chile (25%), China (12%), Japón (11%), Gran Bretaña (6%), Canadá (4%), Grecia (3%) y Turquía (3%). La producción está limitada a peces óseos; principalmente varias especies de salmónidos, seriola japonesa, pargo rojo, roncador amarillo, lubina, dorada y cobia (Tacon & Halwart, 2007). España produce anualmente unas 44.000 toneladas de peces, principalmente dorada y lubina.

Las piscifactorias (Foto 1) están compuestas por varias jaulas –entre 9 y 24– que mantienen su forma por gravedad, ayudadas por una serie de pesos y anillos de HDPE (Foto 2), todo ello convenientemente fijado por un sistema de anclado al fondo marino. El diámetro de las jaulas suele variar entre 6 y 25 m, y llegar desde los 6 m hasta los 20 m de profundidad, con un volumen entre los 20.000 y 50.000 m³; cada una puede contener entre 50.000 y 300.000 peces (Foto 3). Suelen localizarse en zonas costeras abrigadas o entre islas, no siendo frecuente su instalación en áreas oceánicas abiertas para disminuir el riesgo de rotura debido a temporales.

Los peces estabulados se alimentan con pienso para alimentación animal (Foto 4), especialmente formulado para las especies ícticas cultivadas, que se lanza a las jaulas a mano o mediante un cañón de aire (Foto 5), y cada piscifactoría puede producir entre 100 y 1000 Tm de peces por ciclo productivo. Anualmente, en España la acuicultura en mar abierto consume casi 100.000 Tm de piensos; entre un 15 y un 25% se escapa fuera de las jaulas, lo que supone una entrada de materia orgánica importante al medio marino.



Foto 1. Vista panorámica de una piscifactoría en mar abierto (autor: Pablo Sánchez-Jerez)



Foto 2. Detalle de las estructuras flotantes de una jaula (autor: Pablo Sánchez-Jerez)

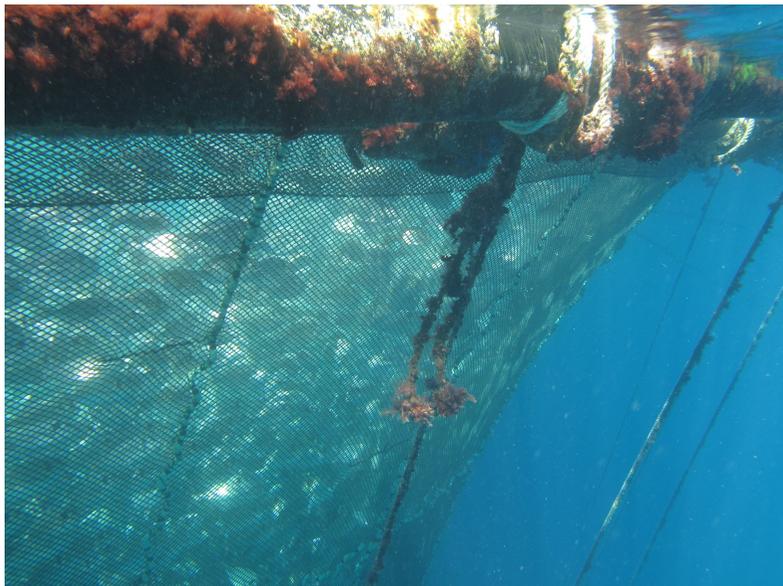


Foto 3. Parte sumergida de la jaula de engorde con peces estabulados (autor: Pablo Sánchez-Jerez)



Foto 4. Sacos de pienso preparados para alimentar a los peces estabulados (autor: Pablo Sánchez-Jerez)



Foto 5. Embarcación de servicio de la piscifactoría alimentando una jaula mediante cañón de aire
(autor: Pablo Sánchez-Jerez)

Esta actividad genera varios tipos de impactos ambientales en el medio marino. El más importante y constante se debe a la parte del pienso aportado que se escapa de las jaulas y acaba incrementando la proporción de materia orgánica en el medio. Esto lleva a modificaciones en el sedimento (Karakassis, Tsapakis & Hatziyanni, 1998) y de la comunidad bentónica y demersal (p.ej. Karakassis & Hatziyanni, 2000; Karakassis, Tsapakis, Hatziyanni, Papadopoulou & Plaiti, 2000; Delgado, Ruiz, Pérez, Romero & Ballesteros, 1999; Aguado-Giménez & Ruiz-Fernández, 2012) y genera una atracción de peces salvajes que se alimentan de ese pienso sobrante (Fernandez-Jover, Sanchez-Jerez, Bayle-Sempere, Valle & Dempster, 2008). La acumulación de peces salvajes puede llegar a ser del orden de toneladas (Dempster, Sanchez-Jerez, Bayle-Sempere, Giménez-Casalduero & Valle, 2002), afectando la presencia y abundancia de estas especies en el área circundante a la piscifactoría. La presencia de los peces salvajes agregados aumenta la escala espacial del efecto final de la piscicultura sobre la columna de agua, al contribuir a la dispersión de NH_4^+ y compuestos orgánicos disueltos a través de sus heces (Fernandez-Jover, Lopez-Jimenez, Sanchez-Jerez, Bayle-Sempere, Gimenez-Casalduero, Martinez-Lopez et al., 2007). El efecto podría acabar notándose en las capturas de la pesca artesanal y deportiva, dado que algunas especies agregadas componen las capturas de estas flotas.

3.2. Modelado de una piscifactoría mediterránea con EwE

A pesar de la controversia sobre los efectos de la piscicultura en mar abierto sobre el medio marino y los conflictos con otras actividades (p.ej. turismo), existen pocas aproximaciones ecosistémicas que valoren su impacto considerando todos los grupos ecológicos implicados. El interés de este tipo de enfoque estriba en la necesidad de analizar la existencia y magnitud de las interacciones de la piscicultura con otras actividades (p.ej. la pesca), así como en evidenciar tanto los efectos directos como indirectos (p.ej. efecto cascada) entre los diferentes

compartimentos definidos en el modelo; aspecto este que no se puede abordar mediante estudios limitados a un sólo taxón o actividad. El estudio y valoración de los efectos indirectos de la piscicultura es la única manera de balancear objetivos socio-económicos de las diferentes actividades humanas dentro de un intervalo adecuado de los parámetros ambientales y operacionales de cada actividad; también puede considerarse una forma de análisis de sensibilidad de cómo varía cada grupo ecológico respecto a los otros. La formalización de las interacciones obtenida en la modelización de la piscifactoría es la base para establecer y desarrollar estrategias de gestión sostenible mediante su simulación temporal, pudiendo acoplarlas mejor en un entorno de gestión integrada costera de mayor escala espacial.

El modelo de EwE se hizo sobre una piscifactoría situada en la Bahía de Santa Pola (Alicante, Sudeste de la Península Ibérica), que recopila 11 años de trabajo del grupo investigador en la zona (Sánchez-Jerez et al., 2011) y está descrito en Bayle-Sempere, Arreguín-Sánchez, Sánchez-Jerez, Salcido-Guevara, Fernández-Jover y Zetina-Rejón (2013). La piscifactoría actúa como una estructura atractora para las especies pelágicas y provee sustrato para especies bentónicas (Figura 4). La instalación está a 3700 m de la costa, con una profundidad máxima de 21 m, ocupando una superficie de 140.000 m² sobre fondo arenoso fangoso. Está formada por 24 jaulas flotantes, cada una de ellas con un volumen de 450 m³, conteniendo un total de 775 Tm de dorada (*Sparus aurata*), lubina (*Dicentrarchus labrax*) y corvina (*Argyrosomus regius*). El pienso utilizado está formulado con un 36% de harina de pescado, 16% de harina de trigo, 12% de gluten de maíz, 12% de harina de soja, 10% de gluten de trigo, 10% de aceite de pescado, 4% de aceite de soja; el resto lo componen vitaminas y antioxidantes. Los peces estabulados se alimentan a demanda, a mano o utilizando el cañón de aire; una vez al día en invierno (de noviembre a abril) o dos veces al día en verano (de mayo a octubre). Al año se consumían algo más de 4300 Tm de pienso, del cual un 15% –unas 650 Tm– se escapaba de las jaulas y quedaba disponible para el poblamiento salvaje agregado o se incorporaba al sedimento.

Se usó el promedio de la información disponible del ecosistema para el periodo 2001-2007. Algunas especies con hábitos ecotróficos similares se incluyeron en el modelo en un único grupo ecológico funcional (ver Tabla 1). Una parte de los peces salvajes agregados se mantuvieron como grupos ecológicos a nivel de especie; entre ellos el jurel (*Trachurus mediterraneus*), la palometa (*Trachinotus ovatus*), la boga (*Boops boops*), alacha (*Sardinella aurita*) y el anjova (*Pomatomus saltatrix*). Otros se agregaron en un sólo grupo en base a su similitud ecológica y trófica (p.ej. los espáridos, incluyendo especies del género *Diplodus*). El poblamiento microbiano se considera implícitamente dentro de la dieta del zooplancton y de la dinámica de los detritus. En total se incluyeron 41 grupos ecológicos.

Los datos de biomasa de cada grupo ecológico se recopilaron de estudios propios o existentes en otros estudios publicados, y se refirieron a densidad de organismos por unidad de superficie del ecosistema del cual se puede obtener un rendimiento potencial. Para cada grupo ecológico se incluyó su P/B, que para las especies no explotadas corresponde a la tasa instantánea de mortalidad natural (M) y se estimó a partir de los datos en FishBase (www.fishbase.org); para los grupos restantes se usaron datos de mortalidad existentes en la bibliografía. De manera similar se recopilaron los datos para Q/B. La matriz de dietas se elaboró con datos propios procedentes de estudios de contenidos estomacales para los diferentes grupos ecológicos o se utilizaron los existentes en otros estudios cuando no se contaba con ellos para el ecosistema modelado. Por otro lado, se recopilaron los datos sobre la flota artesanal y recreativa, con capturas sobre

cefalópodos, gastrópodos, salmonete, espetón, espáridos, boga, lecha, rascacios y serránidos, corregidas por la proporción generada como descarte y que es devuelta al mar.

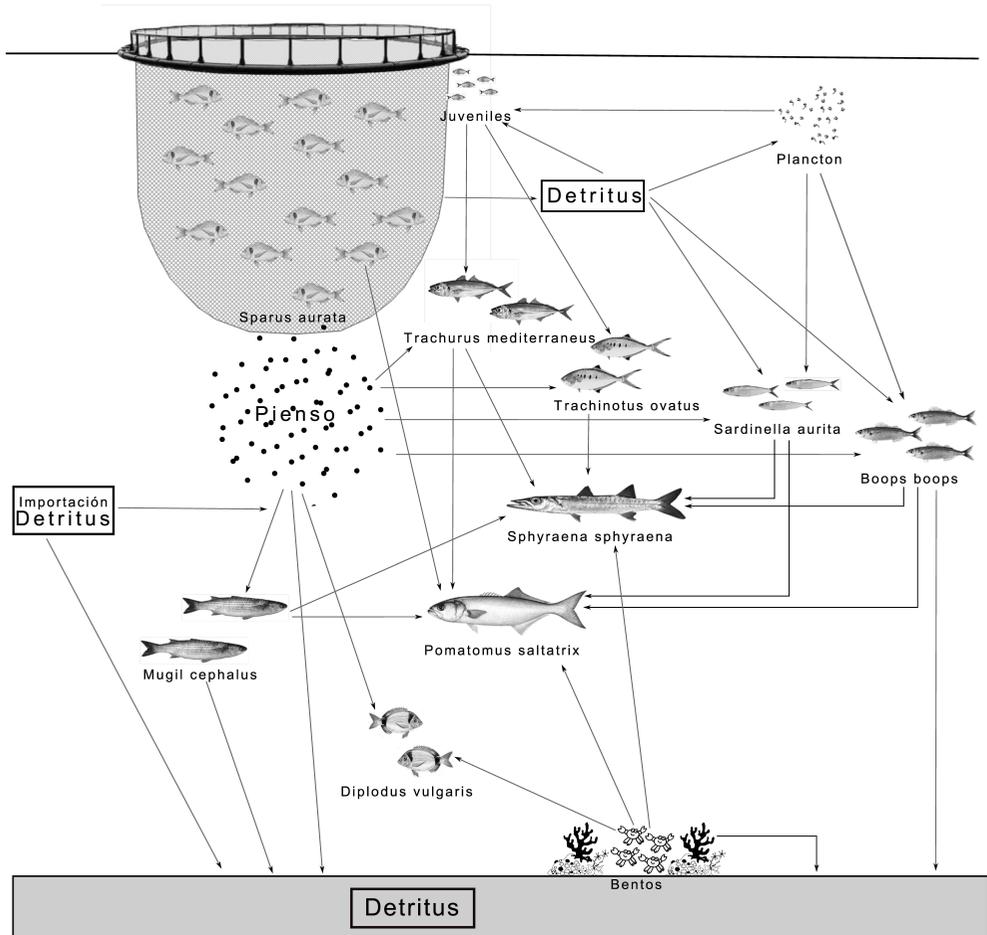


Figura 4. Vista esquemática simplificada de la comunidad asociada a las jaulas (modificada de Sánchez-Jerez et al. 2011)

Como criterio principal para balancear el modelo se estableció que la eficiencia ecotrófica de cada grupo ecológico (EE_i) fuera menor de 1. Esto se obtuvo, en los grupos ecológicos donde fue necesario, modificando ligeramente ($\pm 5\%$ máx.) los consumos en la dieta inicial del depredador para cada presa, evitando el añadir y eliminar presas. Se suele adoptar esta estrategia porque la dieta suele ser la información con mayor nivel de incertidumbre y variabilidad en la ecología de cada grupo. Por otro lado, la consistencia del modelo se verificó comprobando que las relaciones R/A y P/R fueran menores de 1, y comprobando que los valores de R/B fueran mayores cuanto más alta fuera la actividad de los grupos ecológicos.

	Grupo ecológico	Nivel trófico	Índice de omnivoría	B _i (Tm/km ²)	P/B (año ⁻¹)	Q/B (año ⁻¹)	EE _i	Detritus importados (Tm/km ² /año)
1	Cabracho (<i>Scorpaena scrofa</i>)	3.89	0.069	0.103	1.537	5.603	0.099	0
2	Espetón (<i>Sphyraena sphyraena</i>)	3.77	0.163	0.029	2.679	9.444	0.347	0
3	Lecha (<i>Seriola dumerilii</i>)	3.73	0.278	0.098	2.505	7.799	0.008	0
4	Anjova (<i>Pomatomus saltatrix</i>)	3.44	0.957	14.453	2.669	10.082	0.000	0
5	Cefalópodos	3.21	0.077	0.205	1.676	4.536	0.789	0
6	Ballesta (<i>Balistes caprisus</i>)	3.17	0.558	0.023	1.495	5.221	0.164	0
7	Góbido (<i>Gobius buccichi</i>)	3.16	0.055	0.018	2.979	9.989	0.420	0
8	Dorada (<i>Sparus aurata</i>) juvenil	3.09	0.002	0.429	6.184	16.868	0.563	0
9	Milano (<i>Myliobatis aquila</i>)	3.07	0.001	0.341	2.438	8.455	0.000	0
10	Peces pelágicos planctívoros juveniles	3.04	0.003	6.432	5.295	14.566	0.589	0
11	Espáridos juveniles	3.04	0.003	0.221	5.700	15.089	0.562	0
12	Palometa juvenil (<i>Trachinotus ovatus</i>)	3.02	0.002	0.958	4.902	12.745	0.542	0
13	Boga juvenil (<i>Boops boops</i>)	3.01	0.001	1.849	6.63	19.383	0.521	0
14	Mugílidos juveniles	3.00	0.000	0.587	8.908	24.112	0.479	0
15	Jurel juvenil (<i>Trachurus mediterraneus</i>)	3.00	0.000	0.490	7.49	20.370	0.445	0
16	Espáridos	2.92	0.375	0.435	2.403	8.200	0.248	0
17	Salmonete (<i>Mullus surmulletus</i>)	2.70	0.291	2.066	1.187	4.848	0.282	0
18	Jurel (<i>Trachurus mediterraneus</i>)	2.68	0.708	11.788	2.49	7.924	0.120	0
19	Serrano (<i>Serranus cabrilla</i>)	2.54	0.356	0.020	1.878	6.997	0.676	0
20	Peces pelágicos planctívoros	2.45	0.386	0.319	2.691	8.898	0.259	0
21	Cangrejos	2.41	0.367	0.020	2.257	10.988	0.821	0
22	Camarones	2.30	0.235	0.011	3.315	15.590	0.681	0
23	Equinodermos	2.18	0.158	6.93	0.549	3.193	0.478	0
24	Misidáceos	2.12	0.112	2.331	5.122	25.522	0.630	0
25	Anfípodos	2.12	0.12	70.385	4.682	22.628	0.656	0
26	Boga (<i>Boops boops</i>)	2.12	0.155	0.388	2.640	8.936	0.080	0
27	Poliquetos	2.07	0.070	3.887	4.200	10.810	0.565	0
28	Palometa (<i>Trachinotus ovatus</i>)	2.07	0.107	60.056	2.737	9.392	0.050	0
29	Dorada (<i>Sparus aurata</i>) salvaje	2.06	0.130	0.588	0.571	1.779	0.284	0
30	Gastrópodos	2.00	0.000	0.011	1.851	11.566	0.760	0
31	Bivalvos	2.00	0.000	0.010	1.635	10.636	0.784	0
32	Dorada (<i>Sparus aurata</i>) estabulada	2.00	0.000	6353.633	1.290	3.313	0.567	0
33	Corvina (<i>Argyrosomus regius</i>) estabulada	2.00	0.000	728.88	1.257	3.473	0.588	0
34	Lubina (<i>Dicentrarchus labrax</i>) estabulada	2.00	0.000	384.595	1.273	3.548	0.731	0
35	Mugílidos	2.00	0.000	180.422	2.993	11.464	0.016	0
36	Alacha (<i>Sardinella aurita</i>)	2.00	0.000	6.117	4.015	13.906	0.135	0
37	Copépodos planctónicos	2.00	0.000	3.980	51.137	310.533	0.914	0
38	Fitoplancton	1.00	0.000	11.549	136.653	-	0.700	0
39	Algas	1.00	0.000	9.893	2.707	-	0.518	0
40	Pienso	1.00	0.000	31200	-	-	0.897	31200
41	Detritus	1.00	0.297	631.73	-	-	0.061	4680

Tabla 1. Parámetros de entrada y estimados (en negrita) del modelo de la piscifactoría en Ecopath

Una vez que el modelo estuvo balanceado y con parámetros consistentes, se minimizaron los residuales de cada parámetro mediante la subrutina *Ecoranger*, que permite un cierto intervalo de variación (se usó el 5% en este caso) sobre una función de distribución de probabilidad elegida *a priori* (en este caso se eligió una distribución normal). Mediante el procedimiento de Monte Carlo, incluyendo aleatoriamente parámetros de entrada, se fue comprobando la idoneidad del modelo sujeto a condicionantes de tipo fisiológico y de equilibrio de masas. Este proceso se repitió hasta obtener 9000 modelos idóneos, eligiendo aquel que mejor se ajustara a los datos según el criterio de mínimos cuadrados.

3.3. La representación descriptiva de la piscifactoría modelada con *Ecopath*

El modelo obtenido mediante *Ecopath* para la piscifactoría tuvo un índice de Pedigree de 0.664, que lo sitúa en el nivel de los modelos con mayores valores debido al uso de una proporción muy alta de datos propios del ecosistema a modelar. Los resultados sobre nivel trófico e índice de omnivoría evidencian el uso que hacen las especies salvajes del pienso que se escapa de las jaulas (p.ej. el jurel o la palometa) en relación a las dietas propias de estas especies en medios naturales; algunas (p.ej. mugílidos, alacha) presentan un índice de omnivoría igual a cero porque se alimentan exclusivamente de pienso. Los valores bajos de EEi corresponden a grupos que son depredadores tope (p.ej. anjova, cabracho) o grupos que son poco aprovechados dentro del ecosistema (p.ej. mugílidos, detritus); los grupos con valores de EEi altos son grupos ecológicos con un alto aprovechamiento dentro del ecosistema (p.ej. pienso, copépodos planctónicos).

Ecopath evidencia la existencia de impactos directos e indirectos en el ecosistema formado por la piscifactoría (Figura 5). Los más evidentes son el generado por la anjova, de sentido negativo, sobre muchas de las especies de peces adultos y juveniles agregados alrededor de las jaulas, pudiendo sugerir un posible efecto trampa de las piscifactorías si se da una agregación alta de depredadores tope. Por otro lado, el pienso impacta positivamente en la mayoría de especies de peces salvajes agregados alrededor de las jaulas, así como sobre la pesca artesanal y la recreativa porque ambas capturan las especies salvajes agregadas, señalando un posible efecto de "regeneración" de las poblaciones explotadas por estas flotas. Estas especies salvajes agregadas y los juveniles de algunas especies se ven –indirectamente– impactadas positivamente por la pesca artesanal porque ésta controla a sus depredadores (anjova y espetón), prediciendo un efecto cascada entre estos grupos ecológicos y la actividad pesquera. El grupo Detritus muestra un ligero impacto positivo sobre los grupos de juveniles, evidenciando el papel de este recurso para estos estadíos.

El análisis de la red trófica (Tabla 2) muestra que la biomasa total que circula por el ecosistema es de casi 120.000 Tm/km²/año, de la cual el 26% se dedica a consumo interno, el 11.5% se consume en respiración, el 42.4% va a parar a detritus y el 20% se dedica a exportación fuera del ecosistema en forma de capturas por la pesca y producción de la piscicultura. El índice de conectividad es 0.191, reflejando un nivel bajo de conexiones tróficas teóricas posibles, lo que concuerda con los valores bajos de índice de omnivoría. El pienso supone el 90% del consumo interno del ecosistema, repartiéndose en un 80% para los peces estabulados, un 8.4% para los peces salvajes agregados, el 1.4% para otros grupos vivos y un 9.9% fluye hacia Detritus. El pienso representa más del 82% del consumo de los peces salvajes agregados. El ecosistema, por tanto, está mantenido por la entrada de pienso y no por la producción primaria, como ocurre en sistemas naturales; de ahí que la producción neta estimada para el sistema sea negativa o que la

energía consumida en respiración total sea casi nueve veces mayor que la producción primaria total. La proporción entre consumo total y respiración total frente la biomasa total que circula por el ecosistema sugieren un uso muy bajo de la energía en la piscifactoría; la producción total respecto biomasa total que circula por la piscifactoría también es bajo, evidenciando una eficiencia muy baja de la piscicultura.

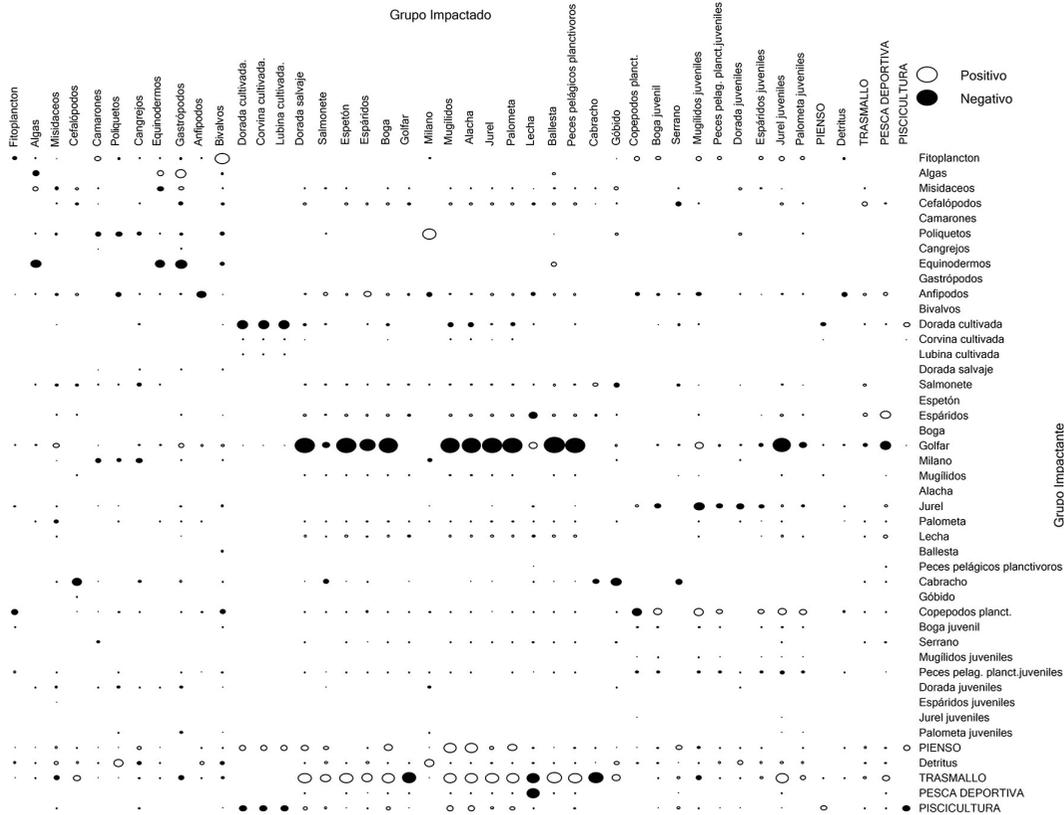


Figura 5. Impactos tróficos cruzados de los grupos ecológicos

En resumen, el resultado dado por *Ecopath* se considera una buena descripción del ecosistema formado por la piscifactoría en tanto concuerda con lo que ha ido observándose *a posteriori*. El modelo ha compendiado toda la información existente para la piscifactoría y ofrece una visión integrada de su funcionamiento, pudiendo ser una herramienta valiosa para la predicción de cambios a escala del ecosistema según diferentes escenarios de gestión. El uso de *Ecopath* ha permitido evidenciar aún más el papel de los peces salvajes agregados y el uso que hacen del pienso aportado a la piscifactoría, en relación al resto de componentes que forman este ecosistema, lo que se debería tener muy en cuenta por parte de los gestores y responsables institucionales a la hora de gestionar esta actividad.

Parámetro	Valor	Unidades
Suma de todos los consumos	31059.83	Tm/km ² /año
Suma de todas las exportaciones	23933.35	Tm/km ² /año
Suma de todos los flujos respiratorios	13812.25	Tm/km ² /año
Suma de todos los flujos a detritus	50795.5	Tm/km ² /año
Biomasa total circulante en el ecosistema	119601	Tm/km ² /año
Suma de todas las producciones	12640	Tm/km ² /año
Eficiencia (captura/producción primaria neta)	3.449	
Producción primaria total neta calculada	1604.958	Tm/km ² /año
Production primaria total/Respiración total	0.116	
Producción neta del ecosistema	-12207.29	Tm/km ² /año
Producción primaria total/Biomasa total	0.204	
Biomasa total/Biomasa total circulante	0.066	
Biomasa total (excluyendo detritus)	7864.549	Tm/km ²
Capturas totales	5535.782	Tm/km ² /año
Nivel trófico medio de las capturas	2	
Índice de conectividad	0.191	
Índice de omnivoría	0.129	

Tabla 2. Parámetros derivados del análisis de redes tróficas en el ecosistema formado por la piscifactoría

3.4. La simulación para predecir los resultados de la gestión de la piscicultura

Como se ha comentado anteriormente, *Ecopath* ofrece una descripción del ecosistema formado por la piscifactoría. Sus resultados pueden usarse como descripción puntual del estado ambiental del sistema, sirviendo como indicadores de "salud". Aunque también permite valorar la decisión, por ejemplo, sobre la conveniencia de instalar sistemas multitróficos complementarios que mitiguen la carga orgánica en el medio marino; en este caso, la medida no tendría sentido dado que el ecosistema formado por la piscifactoría aún tiene que importar 4680 g/m²/año de detritus para balancear el sistema (ver Tabla 1). Los parámetros resultantes de *Ecopath* integran la variabilidad a escala de ecosistema y no sufren la interferencia de procesos que ocurren a escalas espaciales y temporales menores, como en otro tipo de parámetros obtenidos con estudios correlacionales y considerando un sólo taxón concreto. En todo caso, el modelo más complejo debería considerar la variabilidad espacio-temporal de los poblamientos ya que cambian de forma importante entre instalaciones a escala de pocos kilómetros. Los cambios espaciales pueden deberse a las diferentes características de las instalaciones, como son el nivel de producción, la superficie ocupada, la profundidad de las jaulas, las especies cultivadas, el tipo de alimentación o la distancia a la costa (Dempster et al., 2002). Otros factores ambientales también pueden afectar a la composición como es la existencia de hábitats de especial importancia para la fauna (p. ej. arrecifes rocosos) o de caladeros de pesca, las disposición de rutas migratorias de las especies y la presencia de recursos tróficos de la masa de agua. Todos estos aspectos influyen de diferentes maneras y favorecen la gran variabilidad espacial de la estructura de los poblamientos de peces asociados a la acuicultura.

Por otra parte se han detectado importantes diferencias intra- e interanuales. Las variaciones estacionales pueden ser marcadas, pero depende de los patrones naturales, como son cambios en la temperatura del agua y en la migración natural de ciertas especies desde mar abierto a zonas costeras (Valle, Bayle-Sempere, Dempster, Sánchez-Jerez & Giménez-Casaldueiro, 2007). Esas variaciones estacionales están claramente definidas por los cambios en la temperatura del agua, así como el comportamiento reproductivo y migratorio de las especies (Sánchez-Jerez et al., 2008). Por ejemplo, en regiones más tropicales que el Mediterráneo, como son las islas Canarias, no se han detectado diferencias a lo largo del año (Boyra, Sánchez-Jerez, Tuya & Haroun, 2004), lo que puede deberse al estrecho intervalo térmico a lo largo del año. Otros aspectos como los cambios en la producción piscícola también afectan; en verano, la intensidad de alimentación de los peces estabulados es mayor, lo que incrementa el aporte de materia orgánica particulada en el medio marino, agregando a una mayor biomasa de peces. Las mismas instalaciones pueden mostrar importantes variaciones en la abundancia o en la composición de la comunidad entre años, aspecto difícil de modelar, ya que puede estar motivado por multitud de factores derivados de la biología reproductiva, asentamiento y reclutamiento de las especies, cambios en la estructura termohalina o de régimen de corrientes o simplemente a factores estocásticos (Fernandez-Jover et al., 2009). De aquí, la importancia de trabajar con datos que promedien una serie histórica adecuada.

A partir de la elaboración del modelo *Ecopath*, y usando la rutina *Ecosim* (y si viniera al caso, *Ecospace*), se pueden plantear diferentes escenarios de gestión en la piscifactoría y analizar los posibles efectos que pudieran aparecer, definiendo mediante funciones mediadoras la variabilidad espacio-temporal de los grupos ecológicos. Por ejemplo, podría simularse mediante *Ecosim* cuál sería la acumulación de materia orgánica en el compartimento *Detritus* si variara la densidad de peces salvajes agregados (digamos, debido a sobrepesca del poblamiento de peces agregados) o la cantidad de pienso aportada; y en base a esto, decidir la conveniencia de instalar sistemas multitróficos complementarios. Otro escenario interesante sería la evaluación mediante *Ecospace* de las localizaciones para la instalación de las piscifactorías, considerando las tasas de renovación de las masas de agua, la comunidad biológica existente y la tasa de acumulación de *Detritus*, para acoplar el nivel de producción piscícola a la capacidad de carga del ecosistema, de manera que se evitaran los efectos negativos que se podrían dar en áreas confinadas (p.ej. ensenadas o estuarios) con tasas de renovación muy bajas.

La simulación de importación y/o exportación de biomasa de peces salvajes agregados mediante *Ecospace* aportaría referencias para evaluar el efecto ecológico de la piscicultura en el entorno ambiental donde se desarrolle. Para ello, los estudios de censos y marcajes de peces serían útiles para obtener tasas de movimiento y residencia, y la distribución espacio-temporal de las diversas poblaciones ícticas salvajes que son atraídas por la actividad acuícola (p.ej. Arechavala-Lopez, Uglem, Sanchez-Jerez, Fernandez-Jover, Bayle-Sempere & Nilsen, 2010; Arechavala-Lopez, Sanchez-Jerez, Bayle-Sempere, Fernandez-Jover, Martinez-Rubio, Lopez-Jimenez, et al., 2011). De ese modo se podrían estudiar los efectos de dicha actividad en términos de "trampa ecológica" si se explotara la agregación de peces salvajes. Así mismo, estudios de marcaje, captura y recaptura ayudarían a estimar la mortalidad por pesca de estas especies y evaluar sus posibles consecuencias sobre las pesquerías locales (Izquierdo-Gómez, Arechavala-López, Bayle-Sempere, Sánchez-Jerez & Valle, 2011; Arechavala-Lopez, Uglem, Fernandez-Jover, Bayle-Sempere & Sanchez-Jerez, 2012), pudiendo servir para validar los resultados de las simulaciones temporales dadas por *Ecosim*. Además, este tipo de estudios aplicados con *Ecopath* podrían

mejorar la gestión sostenible de la acuicultura, ya que se podría evaluar el efecto ecológico de los escapes de peces de las jaulas al medio marino (Arechavala-Lopez, 2012).

Las jaulas costeras flotantes no sólo actúan como simples estructuras artificiales atractoras, si no que su efecto se ve potenciado debido a la disponibilidad de comida, principalmente en forma de pienso que no es consumido por los peces cultivados y que aparece disponible en la columna de agua para los peces agregados. Estos piensos están parcialmente elaborados con ingredientes de origen vegetal terrestre como, entre otros, la soja, el maíz o el lino. Estos productos contienen ácidos grasos como el oleico y el linoleico que se encuentran en pequeñas cantidades en el medio marino y por lo tanto su presencia en el perfil de ácidos grasos de los peces es también muy baja. Los peces salvajes que se alimentan de pienso van a reflejar una composición lipídica de sus tejidos semejante a la del pienso comercial usado en las piscifactorías. La consecuencia principal es un aumento en la presencia de ácidos grasos como el ácido linoleico o el oleico, y la disminución de otros como el araquidónico o el DHA. Este hecho se ha constatado tanto en comunidades de peces salvajes agregadas alrededor de piscifactorías de salmón en el Atlántico Norte (Skog, Hylland, Torstensen & Berntssen, 2003; Fernandez-Jover, Martinez-Rubio, Sanchez-Jerez, Bayle-Sempere, López Jimenez, Martínez Lopez et al., 2011a) como en granjas de dorada y lubina en el Mediterráneo (Fernandez-Jover et al., 2007, 2009). Debido a que la cadena trófica natural en el medio marino es rica en ácidos grasos esenciales de cadena larga (Ackman 1980), su modificación en los diferentes eslabones está muy limitada (Iverson, 2009; p.ej. los peces no precisan elongar ácidos grasos de cadena más corta para obtener ácidos grasos esenciales, ya que estos se encuentran altamente disponibles en la dieta). Por lo tanto, los ácidos grasos ofrecen una excelente oportunidad para modelizar la ecología trófica de los diferentes componentes del ecosistema alrededor de las jaulas costeras (Fernández Jover, Arechavala López, Martínez Rubio, Tocher, Bayle-Sempere, López Jiménez, Martínez López & Sánchez Jerez, 2011b), pudiendo predecir los cambios de concentración a lo largo de los flujos de biomasa entre grupos ecológicos mediante *Ecotracer*, y consecuentemente conocer en profundidad la magnitud y consecuencias de la influencia de las piscifactorías sobre los stocks pesqueros y, en general, sobre toda la fauna asociada.

Obviamente, la predicción que se obtenga mediante simulación no tiene por qué cumplirse. Sin embargo, puede ser el marco de referencia idóneo –conceptualmente hablando– sobre el cual se diseñe el seguimiento ambiental de la actividad y su pauta espacio-temporal, se elijan los descriptores que mejor puedan resultar como indicadores y se establezcan los niveles de referencia para determinar cuándo la piscicultura se sale de lo que se podría llamar una "situación saludable". Esto, en sí mismo, ya es un elemento valioso porque permite focalizar los esfuerzos en aquellos parámetros que resulten relevantes, y ahorrar costes innecesarios. El seguimiento temporal y espacial de estos parámetros irá mostrando si la predicción era o no adecuada, dando margen también a que se pueda ir corrigiendo la gestión antes de que los cambios ambientales se aparten mucho de los puntos de referencia saludables establecidos.

Referencias

- Ackman, R.G. (1980). Fish lipids. En Connell, J.J. (Ed.). *Advances in Fish Science and Technology. Fishing News Books, Surrey, Part II*, 86-103.
- Aguado-Giménez, F., & Ruiz-Fernández, J.M. (2012). Influence of an experimental fish farm on the spatio-temporal dynamic of a Mediterranean maërl algae community. *Marine Environmental Research*, 74, 47-55. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2011.12.003>
- Arechavala-Lopez, P. (2012). *Behavioural assessment and identification tools for sea bream and sea bass escapees: implications for sustainable aquaculture management*. Tesis Doctoral, Departamento de ciencias del Mar y Biología Aplicada. Universidad de Alicante, España. 160. http://rua.ua.es/dspace/bitstream/10045/26735/1/Tesis_Pablo_Arechavala_Lopez.pdf
- Arechavala-Lopez, P., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., Fernandez-Jover, D., Martinez-Rubio, L., Lopez-Jimenez, J.A., et al. (2011). Direct interaction between wild fish aggregations at fish farms and fisheries activity at fishing grounds: a case study with Boops boops. *Aquaculture Research*, 42, 996-1010. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02683.x>
- Arechavala-Lopez, P., Uglem I., Sanchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J.T., & Nilsen, R. (2010). Movements of grey mullet *Liza aurata* and *Chelon labrosus* associated with coastal fish farms in the western Mediterranean Sea. *Aquaculture Environment Interactions*, 1, 127-136. <http://dx.doi.org/10.3354/aei00012>
- Arechavala-Lopez, P., Uglem, I., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J.T., & Sanchez-Jerez, P. (2012). Post-escape dispersion of farmed sea bream (*Sparus aurata* L.) and recaptures by local fisheries in the Western Mediterranean Sea. *Fisheries Research*, 121-122, 126-135. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.003>
- Bayle-Sempere, J.T., Arreguín-Sánchez, F., Sanchez-Jerez, P., Salcido-Guevara, L.A., Fernandez-Jover, D., & Zetina-Rejón, M. (2013). Trophic structure and energy fluxes around a Mediterranean fish farm. *Ecological Modelling*, 248, 135-147. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.08.028>
- Boyra, A., Sánchez-Jerez, P., Tuya, F., & Haroun, R. (2004). Attraction of wild coastal fishes to an atlantic subtropical cage fish farms, Gran Canaria, Canary Islands. *Environmental biology of Fishes*, 70, 393-401. <http://dx.doi.org/10.1023/B:EBFI.0000035435.51530.c8>
- Christensen, V. (1995). Ecosystem maturity – towards quantification. *Ecological Modelling*, 77(1), 3-32. <http://dx.doi.org/10.1023/B:EBFI.0000035435.51530.c8>
- Christensen, V., Walters, C.J., Pauly, D., & Forrest, R. (2008). *Ecopath with Ecosim version 6. User guide*. Lenfest Ocean Futures Project, 235.

Delgado, O., Ruiz, J.M., Pérez, M., Romero, J., & Ballesteros, E. (1999). Effects of fish farm-ing on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean Bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanologica Acta*, 22, 109-117.

[http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784\(99\)80037-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80037-1)

Dempster, T., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., Giménez-Casaldueiro, F. & Valle, C. (2002). Attraction of wild fish to sea-cage fish farms in the south-western Mediterranean Sea: spatial and short-term temporal variability. *Marine Ecology Progress Series*, 242, 237-252.

<http://dx.doi.org/10.3354/meps242237>

FAO (2012). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2012*. Depto. De Pesca y Acuicultura de la FAO. Roma, Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, 251.

Fernandez-Jover, D., Arechavala-Lopez, P., Martinez-Rubio, L., Tocher D.R., Bayle-Sempere J.T., Lopez-Jimenez J.A., Martinez-Lopez., F.J. & Sanchez-Jerez, P. (2011b). Monitoring the influence of marine aquaculture on wild fish communities: benefits and limitations of fatty acid profiles. *Aquaculture Environment Interactions*, 2, 39-47. <http://dx.doi.org/10.3354/aei00029>

Fernandez-Jover D., Lopez-Jimenez J.A., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T., Gimenez-Casaldueiro F., Martinez-Lopez F.J., et al. (2007). Changes in body condition and fatty acid composition of wild Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*, Steindachner, 1868) associated with sea cage fish farms. *Marine Environmental Research*, 63, 1-18.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.05.002>

Fernandez-Jover D., Martinez-Rubio L., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T., López Jimenez J.A., Martínez Lopez F.J., et al. (2011a). Waste feed from coastal fish farms: a trophic subsidy with compositional side-effects for wild gadoids. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91, 559-568.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2010.12.009>

Fernandez-Jover, D., Sanchez-Jerez, P., Bayle-Sempere, J.T., Arechavala-Lopez, P., Martinez-Rubio, L., Lopez Jimenez, J., et al (2009). Coastal fish farms are settlement sites for juvenile fish. *Marine Environmental Research*, 68, 89–96.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2009.04.006>

Fernandez-Jover D., Sanchez-Jerez P., Bayle-Sempere J.T., Valle C., & Dempster T. (2008). Seasonal patterns and diets of wild fish assemblages associated with Mediterranean coastal fish farms. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 1153-1160.

<http://dx.doi.org/10.1093/icesjms/fsn091>

Froese, R. & Pauly, D. Editores. (2013). *FishBase*. Electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2013).

Gascuel, D., & Pauly, D. (2009). EcoTroph: modelling marine ecosystems functioning and impact of fishing. *Ecological Modelling*, 220, 2885-2898.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.031>

Iverson, S.J. (2009). Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. En Arts M.T., Brett M.T., & Kainz M. (Eds.). *Lipids in aquatic ecosystems*. New York, NY: Springer Science + Business Media. 281-306.

Izquierdo-Gómez, D., Arechavala-López, P., Bayle-Sempere, J.T., Sánchez-Jerez, P., & Valle, C. (2011). Captures of seabream (*Saprus aurata*) escapes from fish cages on artisanal fisheries at the southeast of Spain. *Aquaculture Europe*. <http://www.easonline.org>.

Karakassis, I., & Hatziyanni, E. (2000). Benthic disturbance due to fish farming analyzed under different levels of taxonomic resolution. *Marine Ecology Progress Series*, 203, 247-253. <http://dx.doi.org/10.3354/meps203247>

Karakassis, I., Tsapakis, M., & Hatziyanni, E., (1998). Seasonal variability in sediment profiles beneath fish farms cages in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 162, 243-252. <http://dx.doi.org/10.3354/meps162243>

Karakassis, I., Tsapakis, M., Hatziyanni, E., Papadopoulou, K.N., & Plaiti, W. (2000). Impact of cage farming of fish on the seabed in three Mediterranean coastal areas. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 1462-1471. <http://dx.doi.org/10.1006/jmsc.2000.0925>

Krebs, C.J., Danell, K., Angerbjorn, A., Agrell, J., Berteaux, D., Brathen, K.A., et al. (2003). Terrestrial trophic dynamics in the Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 81, 827-843. <http://dx.doi.org/10.1139/z03-061>

Pauly, D., Soriano-Bartz, M., & Palomares, M.L. (1993). Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. En Christensen, V., & Pauly, D. (Eds.). *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*, 68. *ICLARM Conference Proceedings*, 26, 1-13.

Polovina, J.J. (1984). Model of a coral reef ecosystems: I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, 3(1), 1-11. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00306135>

Sánchez-Jerez, P., Fernandez-Jover, D., Bayle-Sempere, J.T., Valle, C., Dempster, T., Tuya, F. et al. (2008). Interactions between bluefish *Pomatomus saltatrix* (L.) and coastal sea-cage farms in the Mediterranean Sea. *Aquaculture*, 282(1-4), 61-67. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.06.025>

Sánchez-Jerez, P., Fernández-Jover, D., Uglem, I., Arechavala-López, P., Dempster, T., Bayle-Sempere, J.T. et al. (2011). Coastal fish farms a fish aggregation devices (FADs). En: Bortone, S.A., Pereira Brandini, F., Fabi, G., Otake, S. (eds.). *Artificial reefs in fisheries management*. CRC Press, 187-208. <http://dx.doi.org/10.1201/b10910-13>

Sandberg, J., Kumblad, L. & Kautsky, U. (2007). Can ECOPATH with ECOSIM enhance models of radionuclide flows in food webs? – an example for C-14 in a coastal food web in the Baltic Sea. *Journal of Environmental Radioactivity*, 92, 96-111. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvrad.2006.09.010>

- Skog, T.E., Hylland, K., Torstensen, B.E., & Berntssen, M.H.G. (2003). Salmon farming affects the fatty acid composition and taste of wild saithe *Pollachius virens* L. *Aquaculture Research*, 34, 999–1007. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2109.2003.00901.x>
- Tacon, A.G.J. & Halwart, M. (2007). Cage aquaculture: a global overview. En Halwart M., Soto D., & Arthur J.R. (Eds.). *Cage Aquaculture – Regional Reviews and Global Overview*, 1-16 (FAO Fisheries Technical Paper, 498. Rome, FAO, 241.
- Ulanowicz, R.E. (2000). *Growth and Development: Ecosystem Phenomenology*. New York: Springer Verlag. 1986.
- Valle, C., Bayle-Sempere, J.T., Dempster, T., Sánchez-Jerez, P., & Giménez-Casalduero, F. (2007). Temporal variability of wild fish assemblages associated with a sea-cage fish farm in the south-western Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(1–2), 299–307. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.019>
- Walters, C., Christensen, V. & Pauly, D. (1997). Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 7(2), 139-172. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1018479526149>
- Walters, C., Pauly, D., & Christensen, V. (1999). Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2(6), 539-554. <http://dx.doi.org/10.1007/s100219900101>

