

Fundamentos científicos de una Lista Roja de Ecosistemas de UICN*

David A. Keith^{1,2**}, Jon Paul Rodríguez^{3,4,5,6}, Kathryn M. Rodríguez-Clark³, Emily Nicholson⁷, Kaisu Aapala⁸, Alfonso Alonso⁹, Marianne Asmussen^{3,5}, Steven Bachman¹⁰, Alberto Basset¹¹, Edmund G. Barrow¹², John S. Benson¹³, Melanie J. Bishop¹⁴, Ronald Bonifacio¹⁵, Thomas M. Brooks^{6,16}, Mark A. Burgman¹⁷, Patrick Comer¹⁸, Francisco A. Comín¹⁹, Franz Essl^{20,21}, Don Faber-Langendoen¹⁶, Peter G. Fairweather²², Robert J. Holdaway²³, Michael Jennings²⁴, Richard T. Kingsford¹, Rebecca E. Lester²⁵, Ralph Mac Nally²⁶, Michael A. McCarthy⁷, Justin Moat¹⁰, María A. Oliveira-Miranda⁴, Phil Pisanu¹⁵, Brigitte Poulin²⁷, Tracey J. Regan⁷, Uwe Riecken²⁸, Mark D. Spalding²⁹, Sergio Zambrano-Martínez³

1 Australian Wetlands Rivers and Landscapes Centre, University of New South Wales, Sydney New South Wales, Australia, 2 New South Wales Office of Environment and Heritage, Hurstville New South Wales, Australia, 3 Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas, Venezuela, 4 Provita, Caracas, Venezuela, 5 EcoHealth Alliance, New York, USA, 6 Comisión de Manejo Ecosistémico y Comisión de Supervivencia de Especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), Gland, Suiza, 7 Centre of Excellence for Environmental Decisions, University of Melbourne, Victoria, Australia, 8 Finnish Environment Institute, Helsinki, Finlandia, 9 Smithsonian Conservation Biology Institute, National Zoological Park, Washington, DC, EE.UU., 10 Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra, 11 Department of Biological and Environmental Science, Ecotekne Center, University of Salento, Lecce, Italia, 12 Programa Global de Manejo Ecosistémico de UICN, Nairobi, Kenia, 13 Royal Botanic Gardens Trust, Sydney, New South Wales, Australia, 14 Department of Biological Sciences, Macquarie University, New South Wales, Australia, 15 Science Resource Centre, Department of Environment and Natural Resources, Adelaide, South Australia, Australia, 16 NatureServe, Arlington, Virginia, EE.UU., 17 Australian Centre of Excellence for Risk Assessment, University of Melbourne, Victoria, Australia, 18 NatureServe, Boulder, Colorado, EE.UU., 19 Instituto Pirenaico de Ecología, Zaragoza, España, 20 Environment Agency Austria, Vienna, Austria, 21 Department of Conservation Biology, Vegetation and Landscape Ecology, University of Vienna, Vienna, Austria, 22 School of Biological Sciences, Flinders University, Adelaide, South Australia, Australia, 23 Landcare Research, Lincoln, Nueva Zelanda, 24 Department of Geography, University of Idaho, Moscow, Idaho, EE.UU., 25 School of Life and Environmental Sciences, Deakin University, Warrnambool, Victoria, Australia, 26 Australian Centre for Biodiversity, School of Biological Sciences Monash University, Victoria, Australia, 27 Tour du Valat Research Center, Arles, Francia, 28 German Federal Agency for Nature Conservation, Bonn, Alemania, 29 The Nature Conservancy and Conservation Science Group, Department of Zoology University of Cambridge, Cambridge, Inglaterra.

Resumen

Para la planificación de acciones que disminuyan las tasas actuales de pérdida de la biodiversidad y aseguren la persistencia de los ecosistemas y los servicios que estos prestan a los seres humanos, es necesario comprender los riesgos que enfrentan. A pesar de que los criterios de la Lista Roja de la UICN ofrecen un protocolo de evaluación efectivo para especies, en la actualidad la disponibilidad de un estándar para la evaluación del riesgo que enfrentan los niveles de organización superiores de la biodiversidad se encuentra limitado. En el 2008, la UICN inició el desarrollo de criterios de evaluación para respaldar una Lista Roja de ecosistemas global. Presentamos un nuevo modelo conceptual para la evaluación de riesgos a los ecosistemas basado en la síntesis de teorías ecológicas relevantes. Para sustentar el modelo, repasamos elementos clave de la definición de ecosistema e introducimos el concepto de colapso ecosistémico, un análogo a la extinción de especies. El modelo identifica cuatro síntomas del riesgo a los ecosistemas asociados a su distribución y funcionamiento, en los cuales se basan los criterios de evaluación: A) tasas de reducción en la distribución del ecosistema; B) distribuciones restringidas unidas a una reducción o amenazas persistentes; C) tasas de degradación ambiental (abiótico); y D) tasas de alteración de los procesos bióticos. Un quinto criterio E) estimación cuantitativa del riesgo de colapso del ecosistema, permite una evaluación integrada de múltiples procesos y ofrece una base conceptual para los otros criterios. Presentamos las bases teóricas para la construcción e interpretación de cada criterio. El protocolo de evaluación y las categorías de amenaza se asemejan a aquellas de la Lista Roja de especies de la UICN. La puesta a prueba del protocolo para evaluar ecosistemas terrestres, subterráneos, dulceacuícolas y marinos de distintas partes del mundo demuestra que sus conceptos son manejables, sus resultados robustos, la información necesaria está disponible y que los resultados son consistentes con evaluaciones realizadas por expertos y autoridades locales. El nuevo protocolo ofrece un marco de trabajo consistente, práctico y fundamentado en la teoría para establecer una Lista Roja sistemática de los ecosistemas del mundo. Se espera que ésta lista complemente a la Lista Roja de especies y que consolide la capacidad global para reportar y monitorizar el estatus de la biodiversidad.

Cita: Keith DA, Rodríguez JP, Rodríguez-Clark KM, Nicholson E, Aapala K, et al. (2013) Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. PLoS ONE 8(5): e62111. doi:10.1371/journal.pone.0062111

Editor: Matteo Convertino, University of Florida, Estados Unidos de América

Recibido 8 de enero de 2013; **Aceptado** 16 de marzo de 2013; **Publicado** 8 de mayo de 2013

Este es un artículo libremente accesible, libre de derechos de autor, y puede ser reproducido libremente, transmitido, modificado, expandido o usado por cualquiera para cualquier uso legal. El trabajo es puesto a disposición del público bajo las estipulaciones de la designación CC0 de Creative Commons.

Fondos: Los autores agradecen el financiamiento provisto por MAVA Foundation, Gordon and Betty Moore Foundation, Smithsonian Institution, EcoHealth Alliance, Provita, Programa Fulbright, Tour du Valat, Australian Centre of Excellence for Environmental Decisions y Centre de Suive Ecologique. Los patrocinantes no participaron en el diseño del estudio, obtención de los datos, análisis, decisión de publicar o preparación del manuscrito.

Intereses Encontrados: Provita es una organización no gubernamental conservacionista basada en Venezuela, enfocada en la conservación de especies y ambientes amenazados (www.provitaonline.org o www.provita.org.ve). Provita ha estado involucrada con la Lista Rojas de Ecosistemas de UICN durante varios años, y por lo tanto ha patrocinado algunas de las actividades de los autores (las cuales reconocen). Esto no afecta la adherencia de los autores a todas las políticas de PLOS ONE sobre compartir datos y materiales.

* Traducción al castellano del artículo original

** E-mail: david.keith@unsw.edu.au

Introducción

La biodiversidad a nivel mundial continúa disminuyendo a medida que las poblaciones y actividades humanas se expanden [1], [2], [3], [4]. Para disminuir las tasas de reducción de la biodiversidad y asegurar la persistencia de los servicios que los ecosistemas prestan a los seres humanos, así como para promover la inversión en el manejo de ecosistemas, es necesario comprender los riesgos que los afectan [5]. Al identificar las especies con mayor riesgo de extinción, los criterios de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) [6] permiten informar a los entes gubernamentales y a la sociedad sobre el estatus actual de la biodiversidad [8], a la vez que proveen datos con los cuales pueden establecerse prioridades y estrategias de manejo para la conservación [9].

A pesar de las fortalezas y de la amplia aceptación de la Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN [10], por mucho tiempo se ha reconocido la necesidad de llevar a cabo evaluaciones de la biodiversidad a niveles jerárquicos superiores [11], [12]. Esta necesidad se ha visto reflejada en la reciente aparición de listas nacionales y regionales de ecosistemas, comunidades y hábitats [13], así como en las recientes resoluciones del Congreso Mundial de la Naturaleza que promueven el desarrollo de criterios cuantitativos para la evaluación de ecosistemas [14]. Las oportunidades para satisfacer las necesidades para la evaluación de riesgo de ecosistemas están respaldadas por nuevas teorías sobre las dinámicas y funciones de ecosistemas [15], [16], [17], métodos para manejar la incertidumbre [18], [19], medidas de cambio ecológico sistema-específicas [20], [21], [22] y el desarrollo de datos temporales sobre distribuciones y procesos de ecosistemas [23], [24].

Los retos científicos asociados a la construcción de un marco de trabajo unificado para la evaluación de riesgo de los ecosistemas son posiblemente mayores que aquellos enfrentados durante el desarrollo de la Lista Roja de especies [25]. Uno de los principales desafíos es equilibrar la necesidad para la especificidad (respaldar evaluaciones de riesgo cuantitativas consistentes) con la necesidad para la generalidad (apoyar la aplicación de un marco teórico común para una amplia diversidad de ecosistemas). Para lograr compensar estas necesidades, así como para abordar otros desafíos científicos mencionados más adelante, primero construimos un marco de trabajo que comprende conceptos genéricos y modelos derivados de teorías ecológicas relevantes, y luego proponemos requisitos o 'estándares' para poder traducir los conceptos en evaluaciones prácticas, ilustrando el proceso con ejemplos. Nuestro objetivo es definir los conceptos con suficiente detalle para que las aplicaciones sean consistentes bajo una gran variedad de contextos. También pretendemos evitar definiciones prescriptivas o arbitrariamente exactas que resultarían en la exclusión o clasificación errónea de muchos casos, o que no podrían ser aplicadas en la variedad de contextos en los cuales son necesarias las evaluaciones de los ecosistemas. A pesar de reconocer que esta aproximación conlleva cierto riesgo de resultar en una aplicación inconsistente entre los ecosistemas definidos en distintas regiones o ambientes, creemos que es una compensación necesaria para lograr la generalidad y flexibilidad requeridas para un protocolo de evaluación de riesgos aplicable a nivel global.

El desarrollo inicial de los criterios para la Lista Roja de ecosistemas se basó en analogías con los criterios para especies y en protocolos existentes diseñados para aplicaciones regionales [12], [13]. Los protocolos de evaluación existentes se encontraban enfocados principalmente en comunidades de plantas terrestres a escalas nacionales o regionales (i.e. [26], [27], [28]). Sus evaluaciones de la disminución en las funciones ecológicas fueron en su mayoría cualitativas y aplicaban distintos tratamientos a factores de riesgo común, tales como las tasas de degradación y distribución restringida [13]. Es difícil comprender las diferencias entre los protocolos existentes ya que las bases teóricas incluidas en su documentación son limitadas [13]. Nuestro objetivo aquí es desarrollar un método genérico de evaluación del riesgo de los ecosistemas basado en un modelo conceptual explícito. Se pretende que la evaluación de ecosistemas logre abarcar sistemas terrestres,

subterráneos, acuáticos continentales y marinos, así como ecosistemas transicionales y sus interfaces. También se pretende abarcar ambientes semi-naturales y culturales [29]. En primer lugar, dilucidamos sobre los objetivos y conceptos claves que fundamentan nuestra aproximación a la evaluación de riesgos. Luego describimos el modelo conceptual para la evaluación del riesgo de colapso de los ecosistemas y justificamos la construcción de los criterios basándonos en conceptos ecológicos relevantes. Por último, ponemos a prueba los criterios en ecosistemas contrastantes de distintas partes del mundo para evaluar su aplicabilidad y desempeño en relación a evaluaciones existentes, y para identificar los desafíos para futuras investigaciones.

Objetivos y Conceptos Clave para la Evaluación de Riesgos

Objetivos de una Lista Roja de Ecosistemas

Idealmente, una Lista Roja debería identificar ecosistemas en riesgo de perder biodiversidad, funciones ecológicas y/o servicios ambientales, ya que estos tres elementos se encuentran interrelacionados y son objetivos importantes para la conservación [30]. Sin embargo, un enfoque que busque evaluar los riesgos para estos tres elementos de forma simultánea se ve dificultado por las complejas relaciones entre ellos (desarrollamos este punto en la siguiente sección). Cambios ecológicos que promueven algunos de los servicios ambientales asociados a un ecosistema pueden resultar perjudiciales a la biodiversidad y viceversa, conllevando a conflictos lógicos en caso de que una única evaluación combinase biodiversidad, funciones y servicios. Por ello, con el fin de ofrecer la claridad conceptual necesaria para un proceso de evaluación de riesgo sencillo y de amplia aplicación, hemos decidido enfocarnos en los riesgos a la biodiversidad como el objetivo principal de la Lista Roja de Ecosistemas, puesto que ésta sustenta muchas funciones de los ecosistemas [30], [31]. Bajo este enfoque, cambios en las funciones y servicios pueden contribuir a la evaluación de riesgos si amenazan la persistencia de la biota característica del ecosistema, pero no en aquellos casos donde es poco probable que generen una respuesta biótica.

Relaciones complejas entre biodiversidad, funciones de ecosistemas y servicios. Existen cada vez más evidencias empíricas y teóricas de que las funciones y servicios de los ecosistemas se encuentran ligados a la biodiversidad [30], [32], [33], [34], [35], [36], [37]. Sin embargo, debido a la complejidad de las relaciones entre ellos, no es posible utilizar a uno de estos factores como indicador para los otros ni tampoco agruparlos en un único objetivo para el análisis de riesgo. En primer lugar, los roles funcionales de muchas especies sólo pueden ser detectados a escalas espaciales y temporales particulares [16], [37]. Inicialmente, algunos servicios de los ecosistemas pueden ser insensibles a pérdidas en la biota ya que pueden existir múltiples especies que desempeñan funciones similares de forma que pueden reemplazarse entre sí (redundancia funcional); algunas especies pueden contribuir muy poco al funcionamiento general del sistema; o algunas funciones pueden depender de los componentes abióticos del ecosistema [34]. Por el contrario, pequeñas reducciones en la abundancia de ciertas especies pueden afectar drásticamente o detener el abastecimiento de servicios esenciales por parte de un ecosistema, incluso antes de que exista una pérdida real de la biota que lo caracteriza [38]. Por consiguiente, el subconjunto de biota que sostiene las funciones y servicios dentro de cualquier ecosistema es incierto, dependiente de la escala y temporalmente variable. En consecuencia, la relación entre biodiversidad y muchos servicios de los ecosistemas no se encuentran bien definidas [30].

En segundo lugar, la identificación y valoración de los servicios de los ecosistemas dependen de factores sociales, culturales y económicos, pudiendo variar localmente [39]. Por esta razón, los riesgos a los servicios de los ecosistemas no siempre concordarán con los riesgos a la biodiversidad; algunos procesos que promueven servicios pueden incrementar los riesgos a la biodiversidad.

En tercer lugar, catalogar cambios direccionales particulares en la función de un ecosistema o de su ambiente abiótico como 'buenos' o

‘malos’ para la conservación por lo general involucra juicios de valor locales [16]. En contraste, la pérdida de la biota característica es sin lugar a duda negativa para los objetivos de conservación [40], y por lo tanto provee un objetivo claro y simple para las evaluaciones de riesgo.

Unidades de Evaluación

Nuestro objetivo es el desarrollo de un método para la evaluación de riesgo que sea robusto y genérico, y que pueda ser aplicado a cualquier clasificación de ecosistemas consistente internamente. Un protocolo de evaluación de riesgo genérico requiere de unidades de evaluación claramente definidas, pero también requiere de la flexibilidad suficiente para poder evaluar los riesgos de ecosistemas contrastantes que varíen ampliamente en cuanto a sus características biológicas y ambientales, así como sus escalas de organización, y para los cuales estén disponibles distintos niveles de conocimiento. Por lo tanto, primero proponemos una definición operacional de los ecosistemas para orientar la delineación de unidades de evaluación que proveerán la información relevante sobre el estatus de conservación de niveles superiores de biodiversidad. En segundo lugar, identificamos las potenciales sensibilidades de la evaluación de riesgo a la escala de las unidades de evaluación y sugerimos un nivel de clasificación de ecosistemas apropiado para la evaluación de la biodiversidad global. Por último, planteamos una serie de requisitos para la descripción de los ecosistemas, los cuales son necesarios para traducir la definición operacional en una unidad de evaluación práctica.

Definición operacional de los ecosistemas. En el Apéndice S1 definimos términos utilizados para describir los ecosistemas y otros conceptos necesarios para la evaluación de riesgos. Utilizamos el término ‘tipos de ecosistemas’ para unidades de evaluación que representan complejos de organismos y sus ambientes físicos asociados dentro de un área definida (de acuerdo a [41]). A pesar de que muchos autores han propuesto definiciones revisadas de un ecosistema, la mayoría establece cuatro elementos esenciales implícitos en el concepto original de Tansley [42]: i) un complejo biótico o ‘ensamble’ de especies; ii) un ambiente o complejo abiótico asociado; iii) las interacciones dentro y entre dichos complejos; y iv) un espacio físico en el cual se desenvuelven. Entonces, puede decirse que los ecosistemas se encuentran definidos por una composición y procesos únicos (que involucran la biota y el ambiente) en cierto grado, y por un espacio delimitado. Para nuestros propósitos, consideramos otros términos aplicados en evaluaciones de conservación, tales como ‘comunidades ecológicas’, ‘hábitats’, ‘biotipos’, y (sobre todo en el contexto terrestre) ‘tipos de vegetación’ como sinónimos operacionales de ‘tipos de ecosistema’ [13].

El efecto de la escala. Las características únicas que definen tipos de ecosistemas particulares dependen de la escala. Los cuatro elementos clave de un tipo de ecosistema pueden estar organizados en escalas espaciales, temporales y temáticas [43]. Desde el punto de vista espacial, los ecosistemas pueden variar tanto en extensión como en el tamaño de grano desde gotas de agua hasta océanos [44], estando delimitados física o funcionalmente [45]. Temporalmente, los ecosistemas pueden desarrollarse, persistir y cambiar a lo largo de marcos temporales que pueden variar desde horas hasta milenios. Pueden parecer estables bajo algunas escalas temporales, mientras que pueden seguir alguna tendencia o fluctuar bajo otras [44]. La escala temática se refiere a la semejanza de las características dentro y entre ecosistemas, su grado de unicidad en la composición y sus procesos, los cuales pueden ser ilustrados jerárquicamente [46].

Es probable que los resultados de la evaluación de los ecosistemas también dependan de escalas espaciales, temporales y temáticas [13], [43]. No obstante, la aplicabilidad del concepto de ecosistema a ambientes terrestres, subterráneos, dulceacuícolas y marinos a cualquier escala [47] ofrece flexibilidad y generalidad, ambos importantes para las evaluaciones de riesgo. Dada la variedad de las necesidades para la planificación de conservación, es muy probable que se requieran evaluaciones de riesgos de ecosistemas a múltiples escalas, desde la global a la local.

En este trabajo no consideramos en detalle las clasificaciones ecológicas, a pesar de que reconocemos que una Lista Roja global

requerirá una clasificación global de tipos de ecosistemas [12], [14]. Con el fin de proveer una orientación inicial, sugerimos que una clasificación que comprenda unos cientos de tipos de ecosistemas en cada continente y en cada cuenca oceánica sería una escala temática práctica para la evaluación global. Estos tipos de ecosistemas que pueden ser reconocidos a nivel global deberían ser unidades más finas que las ecorregiones y biomas [48], [49], y deberían abarcar suficiente variación para que puedan ser reconocidos como distintas comunidades a escalas regionales y locales. Por ejemplo, una clasificación de aproximadamente 500 unidades de evaluación ha sido adoptada para la evaluación de ecosistemas terrestres en las Américas [14]. Estas unidades corresponden al nivel de “magro-grupo” en la clasificación de la vegetación (ver [50], [51]). Clasificaciones similares pueden ser apropiadas para evaluaciones globales de ecosistemas dulceacuícolas y marinos. Anticipamos que las evaluaciones sub-globales de ecosistemas serán de mayor utilidad cuando se basen en clasificaciones nacionales o regionales establecidas que estén referenciadas, de manera cruzada, con unidades de evaluación globales y justificadas como indicadores adecuados para ensambles ecológicos (ver ejemplos en Apéndice S2).

Describiendo los Tipos de Ecosistemas

Debido a que aún no existe una taxonomía global de ecosistemas que sea universalmente aceptada, el primer paso para un proceso de evaluación repetible es desarrollar una descripción clara de la unidad de evaluación de interés. Partiendo de nuestra definición operacional de ecosistema, sugerimos que la descripción comprenda los cuatro elementos que definen la identidad del tipo de ecosistema (Tabla 1): la biota nativa característica; el ambiente abiótico; los procesos e interacciones clave; y la distribución espacial [41], [45]. La descripción para cada uno de estos elementos debería: i) justificar la conformidad de un tipo de ecosistema con la definición operacional; y ii) dilucidar la escala de la unidad de evaluación, sus características sobresalientes y únicas, y sus distinciones y relaciones con otras unidades. La información de respaldo esencial debería incluir la referencia a la clasificación y descripciones más detalladas a partir de las cuales se derivó la unidad de evaluación, así como referencias cruzadas con la clasificación de hábitats de la UICN para dilucidar el contexto y facilitar las comparaciones. Una descripción debería además establecer estados de referencia e indicadores apropiados de las características determinantes que se utilizarán para el diagnóstico de la pérdida de biodiversidad de un ecosistema (tratamos este punto en la sección de Colapso del Ecosistema). Los casos de estudio detallados (Apéndice S2) muestran la traducción de nuestra definición operacional de ecosistema a unidades de evaluación pragmáticas, utilizando una variedad de esquemas de clasificación de ecosistemas existentes a través de un conjunto diverso de ecosistemas terrestres, dulceacuícolas, marinos y subterráneos.

Biota nativa característica. El concepto de ‘biota nativa característica’ (Apéndice S1) es esencial para la evaluación de riesgo de los ecosistemas y por ello para su descripción (Tabla 1): definimos a este como el subconjunto de toda la biota nativa que distingue a un ecosistema de otros (componente diagnóstico), o que cumple un rol no trivial en las funciones del ecosistema y en la persistencia de otra biota dentro del mismo (componente funcional). Por el contrario, la biota característica excluye especies raras o especies errantes que contribuyen muy poco a la función y que pueden ser más comunes en otros ecosistemas. Los componentes diagnósticos de un ecosistema exhiben una alta abundancia o frecuencia dentro del mismo, en relación con otros ecosistemas [52], y por ello muestran un grado de unicidad en la composición dentro del dominio de una evaluación (i.e. global, regional, nacional).

Los componentes funcionales de la biota característica incluyen especies que moldean la dinámica del ecosistema como ingenieros del ecosistema, dominantes tróficos o estructurales, o elementos funcionalmente únicos (ver ejemplos, Apéndice S2). Estos componentes esenciales de la identidad de un ecosistema cumplen roles claves en la organización del mismo al proveer las condiciones o recursos esenciales para que las especies completen sus ciclos de vida, o ayudando a mantener la diversidad de nichos u otros mecanismos de coexistencia. Por lo general, son comunes dentro del

ecosistema [53], aunque a veces pueden ser más comunes en otros ecosistemas. Ejemplos de esto son los depredadores que estructuran las comunidades animales en muchos ecosistemas, especies de árboles que crean gradientes microclimáticos a nivel del dosel o del suelo, corales que componen arrecifes y ostras que promueven la diversidad de nicho para la coexistencia con peces y macroinvertebrados, plantas nodriza y aquellas que proveen espacios para la evasión de depredadores, plantas inflamables que promueven fuegos recurrentes, etc.

En consecuencia, la biota nativa característica puede ser descrita utilizando rasgos taxonómicos o funcionales. No es necesario que las descripciones incluyan inventarios exhaustivos de especies para que sean de utilidad en evaluaciones de riesgo. Sin embargo, deben mostrar un nivel de unicidad en su composición e identificar los elementos de importancia funcional sobresalientes para la evaluación de cada tipo de ecosistema (ver ejemplos en el Apéndice S2).

Factores abióticos. Los factores abióticos son el segundo elemento esencial del concepto de ecosistema. Las descripciones de estos deberían, de igual manera, identificar las características abióticas sobresalientes que influyen sobre la distribución o función de un tipo de ecosistema, definen su intervalo de variabilidad natural y lo diferencian de otros sistemas (Tabla 1). Para ecosistemas terrestres, los factores abióticos sobresalientes pueden incluir sustratos, suelos y formaciones paisajísticas, así como intervalos de variables climáticas clave, mientras que para los ecosistemas dulceacuáticos y marinos estos factores pueden incluir aspectos clave del régimen hidrológico, mareas, corrientes, factores climáticos y propiedades físicas y químicas de la columna de agua (ver ejemplos en el Apéndice S2).

Procesos e interacciones características. Los procesos ecológicos característicos son el tercer elemento importante que debe incluirse en la descripción de un ecosistema para una evaluación de riesgo (Tabla 1). La comprensión cualitativa de los procesos que rigen las dinámicas de un ecosistema es esencial para la evaluación de riesgos relacionados con la degradación funcional. Nuevamente, no es necesario un conocimiento extensivo de las redes de interacción o flujos de materia y energía para que éste pueda ser práctico: muchos ecosistemas carecen de estudios directos de sus procesos ecológicos. Sin embargo, los mecanismos genéricos de la dinámica de un ecosistema pueden ser a menudo inferidos a partir de sistemas relacionados. Por ejemplo, los sistemas pelágicos marinos están dominados invariablemente por interacciones tróficas en las cuales los elementos de los niveles tróficos principales son conocidos, aun cuando la mayoría de las relaciones depredador-presa particulares no lo son. De manera similar, la dinámica árboles/gramíneas en las sabanas del mundo se encuentra influenciada por el régimen de fuegos, los herbívoros y la precipitación, a pesar de que sus roles relativos pueden variar entre los distintos tipos de sabanas. En muchos casos, un conocimiento general de los procesos del ecosistema puede ser base suficiente para asignar dicho ecosistema a una categoría de riesgo, en especial si las amenazas claves a la persistencia del ecosistema pueden ser identificadas. Los requerimientos básicos para una evaluación de riesgo basada en los procesos ecológicos son: identificar los principales agentes de cambio, deducir los estados de referencia e inferir síntomas de transformación del ecosistema que puedan ser medidos (ver próxima sección).

Los modelos de procesos diagramáticos sencillos [54] son una manera muy útil de resumir la comprensión de los principales procesos de los ecosistemas para la evaluación de riesgos (ver ejemplos en Apéndice S2). Estos modelos pueden ser estructurados para describir las transiciones entre estados alternativos de un ecosistema (e.g. [55], [56]) o para mostrar dependencias causa-efecto entre los componentes y procesos dentro del sistema (e.g. [57]). Modelos más complejos pueden identificar las variables y los umbrales que definen los estados alternativos, las vías de transición entre ellos y las condiciones o procesos que rigen las transiciones (e.g. [58], [59]). Modelos de simulación detallados pueden predecir la dominancia relativa de estados alternativos, cuando se cuenta con estimados de los agentes ambientales, aunque estos modelos han sido desarrollados para relativamente pocos ecosistemas [60,61].

Distribución espacial. Por último, la descripción de las propiedades del ecosistema requiere que su extensión sea especificada y delimitada bajo una resolución de observación dada [62]. El elemento espacial de la definición del ecosistema es descrito mejor por medio de mapas o inventarios de localidades (Tabla 1). Existen mapas disponibles para muchos tipos de ecosistemas en ambientes terrestres, dulceacuáticos y ambientes béticos marinos, derivados de sensores remotos, modelos de distribución biofísica, o una combinación de ambos (ver ejemplos en el Apéndice S2). Las características espaciales de algunos tipos de ecosistemas, tales como las pesquerías pelágicas, son inherentemente inciertas y dinámicas a escalas relativamente pequeñas, por lo que los datos disponibles son escasos y sus distribuciones sólo pueden ser descritas a niveles de resolución muy gruesos. Dada la diversidad de métodos y mapas disponibles, a la hora de realizar una descripción es de suma importancia justificar la selección de un mapa base particular como una representación adecuada de la distribución del ecosistema.

Colapso del Ecosistema y Evaluación de Riesgos

El protocolo para la Lista Roja debe sintetizar las diversas evidencias, causas, mecanismos y vías de degradación del ecosistema dentro de un marco genérico para la evaluación de riesgo [63]. Para estimar el 'riesgo' – la probabilidad de que ocurra una consecuencia adversa durante un periodo de tiempo definido [64] – este marco de trabajo debe definir en primer lugar el punto final para la degradación del ecosistema (la consecuencia adversa). Para las especies y poblaciones, este punto final es la extinción, cuando el último individuo perece [25]. Conceptualmente, la extinción de especies parece ser un punto final relativamente discreto, a pesar de que su medición puede ser dudosa (Fig. 1a-b). La extinción puede ser dudosa ya que, por ejemplo, los individuos pueden no ser detectados [65]. Para los ecosistemas, se puede definir un punto final análogo en términos del tamaño de su distribución – cuando la última ocurrencia de un ecosistema desaparece. Sin embargo, un análisis más detallado revela que el concepto de un punto final discreto (tanto para especies como ecosistemas) es problemático por diversas razones las cuales discutimos en la próxima sección.

Incertidumbre en los 'Puntos Finales' para la Evaluación de Riesgo Ecológico

La teoría de la evaluación de riesgo supone la existencia de un punto o evento final discreto (Fig. 1a-b) que afecta el recurso evaluado [64]. Sin embargo, la puesta en práctica de la teoría requiere enfrentar incertidumbres en la definición del recurso en sí, así como en la determinación del umbral del punto final. Por ejemplo, los límites entre especies relacionadas o entre tipos de ecosistemas son inherentemente vagos [66]. Estas incertidumbres incluyen el conocimiento incompleto de la variación de caracteres entre los individuos de una especie o de entre las ocurrencias de un ecosistema, patrones de variabilidad entre unidades taxonómicas continuos en lugar de discretos y conceptos de taxones inconsistentes que varían a lo largo del tiempo. Estas fuentes de incertidumbre son probablemente mucho mayores para ecosistemas que para especies, pero existen en ambos casos. Por ello, la descripción de las amenazas tratadas en una evaluación de riesgo es más precisa si se utilizan intervalos acotados en lugar de puntos finales discretos (Fig. 1c-e).

Las incertidumbres se hacen más conspicuas cuando se consideran puntos finales en la degradación funcional que cuando se consideran reducciones en la distribución (Fig. 1) [12], [13]. En los ecosistemas, muchos rasgos característicos pueden desaparecer mucho antes de que la última especie característica desaparezca del último remanente del ecosistema ('extinción del ensamble' de [53]). Algunos cambios perjudiciales en los ecosistemas pueden ser el resultado de la pérdida de individuos, no de la pérdida de especies particulares [53]. Por otro lado, puede que los ecosistemas no desaparezcan sino que se transformen en un nuevo ecosistema con una biota característica diferente y nuevos mecanismos de auto-organización [67]. A diferencia de los eventos teóricamente discretos, los puntos de transición de un ecosistema 'original' a uno nuevo son inherentemente inciertos [66], aunque pueden ser estimados dentro de intervalos factibles (Fig. 1). Un análogo evidente de este proceso

en especies es la transformación por hibridación [68], pero la vaguedad de las extinciones se hace más notoria cuando el concepto de especies es considerado dentro del contexto de una taxonomía artificial y en continuo cambio, superpuesta a una constelación dinámica de genes de genotipos. Por otra parte, diferentes ecosistemas presentarán distintos puntos de transición a nuevos sistemas ya que difieren en resiliencia y variabilidad natural [69], [70], [71], son amenazados por distintos procesos y exhiben distintos síntomas de degradación.

La definición del punto final de la degradación de un ecosistema debe ser lo suficientemente discreta como para permitir la evaluación de riesgos, pero lo suficientemente general como para abarcar el amplio conjunto de contextos dentro del cual estas evaluaciones son necesarias. Para lidiar con esta disyuntiva, proponemos en primer lugar una definición operacional general del punto final de la degradación de un ecosistema. En segundo lugar, proveemos una guía de cómo la definición operacional del colapso puede ser traducida para tipos de ecosistemas específicos a un umbral explícito que reconozca las incertidumbres inherentes. En tercer lugar, proponemos un modelo conceptual de riesgos al ecosistema como una base para el diseño de un protocolo para la evaluación del riesgo de colapso.

Colapso del Ecosistema: una Definición Operacional

Para reconocer las diferencias con respecto a la extinción de especies, proponemos el concepto de 'colapso del ecosistema' o 'colapso ecosistémico' como la transición de una o más de las variables que definen la identidad del ecosistema a un punto fuera de su intervalo acotado. Puede decirse entonces que el colapso es una transformación de la identidad, la pérdida de los rasgos característicos y el reemplazo por un nuevo ecosistema. Esto ocurre cuando todos los remanentes de un ecosistema pierden los rasgos bióticos o abióticos que lo definen, y la biota nativa característica ya no puede ser sustentada. El colapso puede ocurrir, por ejemplo, cuando el sistema pierde la mayoría de los componentes diagnósticos de la biota característica o cuando la abundancia de los componentes funcionales (biota que desempeña roles funcionales clave para la organización del ecosistema) se reduce drásticamente y éstos pierden su capacidad de reclutamiento. Cambios crónicos en el ciclo de nutrientes, los regímenes de disturbio, la conectividad u otros procesos ecológicos (bióticos o abióticos) que sostienen la biota característica, también pueden ser una señal del colapso de un ecosistema. Los nuevos ecosistemas pueden conservar algunos o muchos de los rasgos bióticos y abióticos de los sistemas pre-colapso de los cuales se derivan; sin embargo, las abundancias relativas de estos rasgos serán diferentes y puede que estén organizados e interactúen de manera distinta. De igual manera, la composición, estructura y/o función del nuevo sistema se habrán desplazado fuera del intervalo natural de variación espacial y temporal del sistema previo. Un ecosistema colapsado puede tener la capacidad de recuperarse dada una escala temporal muy grande, o como resultado de un proceso de restauración, pero en muchos sistemas la recuperación no será posible.

En la próxima sección ilustramos cómo la definición operacional de colapso del ecosistema puede ser traducida a aplicaciones prácticas. Esto puede hacerse con mayor facilidad para ecosistemas que ya han colapsado y para los cuales existan series temporales de datos para variables relevantes (Apéndice S2.5). No obstante, como se muestra en otros casos de estudio (Apéndice S2), a menudo es posible inferir las características del colapso a partir de eventos localizados dentro de la distribución de un ecosistema, aun cuando la mayoría del ecosistema persiste y conserva su funcionalidad.

Las transiciones al colapso pueden ser graduales, repentinas, lineales, no lineales, determinísticas o altamente estocásticas [54, 72, 73, 74,75]. Éstas incluyen cambios de régimen, pero también otros tipos de transiciones que pueden no involucrar retroalimentación. Las dinámicas dominantes en un ecosistema dependerán de factores abióticos o de influencias externas (e.g. patrones climáticos o perturbaciones humanas), procesos biológicos internos (e.g. competencia, depredación, epidemias), legados históricos y del contexto espacial [76,77]. Por lo tanto, un ecosistema puede ser conducido al colapso por cualquiera de varios procesos diferentes

que supongan una amenaza y por múltiples vías alternativas [54]. Los síntomas que indican que un ecosistema está en riesgo de colapsar pueden variar dependiendo de las características que definen su identidad, la naturaleza de los procesos amenazantes y las vías de degradación que estos generan.

Un ejemplo reciente del colapso de un ecosistema. El Mar de Aral (Ver Apéndice 2.5), el cuarto cuerpo de agua continental más grande del mundo, es alimentado por dos tributarios principales, los ríos Syr Dar'ya y Amu Dar'ya en Asia central. Su biota nativa característica incluye peces de agua dulce (20 especies), una fauna de invertebrados única (>150 especies) y cañaverales costeros que proveen hábitats para aves acuáticas, incluyendo especies migratorias. Desde el punto de vista hidrológico, este mar fue más o menos estable durante el período comprendido entre 1911-1960, con las entradas de agua balanceando la evaporación neta [78]. La intensificación de la extracción de agua para sostener la expansión de la agricultura de irrigación condujo a la contracción y salinización del mar. Para el año 2005, sólo se registraron 28 especies acuáticas (incluyendo peces), los cañaverales se habían secado y desaparecido, el mar se había reducido a una fracción de su volumen y superficie original y la salinidad había aumentado drásticamente. De forma consistente con nuestra definición operacional del colapso del ecosistema, estos cambios sugieren que el mar de Aral sufrió un cambio de identidad, perdió muchos de sus rasgos característicos (biota acuática, cañaverales, aves acuáticas, balance hidrológico e hidroquímica salobre), y fue reemplazado por nuevos ecosistemas (lagos salinos y llanuras desérticas). Bajo esta interpretación, el colapso ocurrió antes de que el volumen y la superficie del cuerpo de agua declinaran a cero. A pesar de que el punto exacto del colapso del ecosistema es incierto, series temporales de datos para diversas variables permiten definir un estado de referencia funcional (anterior al cambio iniciado en 1960) así como un umbral acotado para el colapso (Fig. 1c-e), suponiendo que esto ocurrió en algún momento durante el período entre 1976-1989, cuando la mayor parte de la biota desapareció (Tabla 2).

La elección de las variables disponibles para evaluar el estatus de un ecosistema dependerá de cuan adecuadamente éstas representan los rasgos característicos del ecosistema, de la cantidad y calidad de los datos y de la sensibilidad al cambio ecológico de variables alternativas. De las variables listadas anteriormente, la riqueza y abundancia de especies de peces es probablemente la variable biótica más próxima a los rasgos que definen la identidad del ecosistema del Mar de Aral. El volumen del mar puede ser un indicador abiótico razonable ya que el volumen se encuentra funcionalmente ligado con la salinidad, la cual a su vez regula la presencia de la fauna marina y dulceacuícola características. El área de la superficie del mar es una variable cuya relación con los rasgos y procesos del ecosistema es menos directa, pero la cual puede ser estimada fácilmente con el uso de sensores remotos y podría resultar de gran utilidad para la evaluación cuando no existan datos disponibles para otras variables.

El colapso del ecosistema del Mar de Aral puede o no ser reversible. Mientras que es posible que se pudiera restaurar el régimen hidrológico en una pequeña porción del mar previo [78], algunos de los componentes bióticos característicos se encuentran aparentemente extintos (e.g. el salmón Aral, *Salmo trutta aralensis*), lo cual impide la reconstrucción del ecosistema pre-colapso.

Modelo de Evaluación de Riesgo

Nuestro modelo de evaluación de riesgo (Fig. 2) agrupa los síntomas del colapso de un ecosistema en cuatro grandes categorías e identifica los mecanismos correspondientes que vinculan dichos síntomas con el riesgo de que un ecosistema pierda sus rasgos característicos (biota nativa característica y/o procesos ecológicos). Dos de los cuatro mecanismos producen síntomas en la distribución (Fig. 2): A) disminuciones continuas de la distribución, las cuales reducen la capacidad de carga para la biota dependiente; y B) distribución restringida, la cual predispone al sistema a amenazas espacialmente explícitas. Los dos otros mecanismos generan síntomas funcionales (Fig. 2): C) degradación del ambiente abiótico, la cual reduce la calidad del hábitat o la diversidad de nichos para la biota; y D) alteración de los procesos e interacciones bióticas, resultando en la pérdida de mutualismos, diversidad de nichos

bióticos, o en la exclusión de algunos componentes de la biota por otros. Las interacciones entre dos o más de estos cuatro mecanismos contrastantes pueden producir síntomas adicionales de la transición hacia el colapso del ecosistema. Se pueden integrar múltiples mecanismos y sus interacciones en un modelo de simulación de la dinámica de los ecosistemas para producir estimaciones cuantitativas del riesgo de colapso (E). Estos cinco grupos de síntomas forman la base de los criterios de la Lista Roja de ecosistemas (Tabla 3).

Estructura del protocolo. El protocolo para la evaluación de riesgos comprende cinco criterios basados en los umbrales de los síntomas de distribución y funcionalidad representados en el modelo de riesgo (Fig. 2, Tabla 3). Los síntomas pueden ser medidos por una o más variables indicadoras, las cuales pueden ser genéricas o específicas a ecosistemas particulares (ver el texto de los criterios respectivos para lineamientos para la elección de variables). Los criterios y umbrales permiten asignar cada ecosistema a una de tres categorías ordinales de riesgo (Tabla 3, Fig. 3), o a una de varias categorías cualitativas.

Un ecosistema bajo estudio debe ser evaluado utilizando todos los criterios para los cuales existen datos disponibles. El estatus de amenaza final corresponderá al nivel más alto de amenaza indicado por cualquiera de los criterios (Fig. 3), ya que el riesgo es determinado por el factor más limitante [25]. Las categorías cuantitativas de riesgo [12] son comparables con aquellas de la Lista Roja de Especies Amenazadas UICN (UICN 2001): En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN) y Vulnerable (VU). Estas categorías son complementadas por varias categorías cualitativas las cuales se ajustan a 1) ecosistemas que apenas no cumplen con los criterios cuantitativos para las tres categorías de amenaza (NT, Casi Amenazado); 2) ecosistemas que, sin lugar a duda, no cumplen con ninguno de los criterios cuantitativos (LC, Preocupación Menor); 3) ecosistemas para los cuales no se cuenta con datos suficientes para aplicar cualquier criterio (DD, Datos Insuficientes) 4) ecosistemas que no han sido evaluados (NE, No Evaluado). Se considera también una categoría adicional (CO, Colapsado), la cual es asignada a los ecosistemas que ya han colapsado a través de toda su distribución, análoga a la categoría de extinta (EX) para especies [6].

Escalas temporales. Los criterios evalúan la degradación dentro de tres marcos temporales: actual, futuro e histórico (Fig. 4). Las degradaciones actuales son evaluadas abarcando los últimos 50 años: lo suficientemente recientes para detectar tendencias actuales, y lo suficientemente largas como para poder diagnosticar cambios direccionales de manera confiable y distinguirlos de fluctuaciones naturales en la mayoría de los casos, así como para poder planificar acciones de manejo. Las causas de la degradación a menudo son inciertas, pero siguiendo el principio de precaución, el protocolo supone que la degradación actual indica riesgos futuros independientemente de su causa.

La evaluación de la degradación futura requiere de predicciones sobre los cambios que ocurrirán en los próximos 50 años, o para cualquier lapso de 50 años que comprenda el presente y el futuro (Fig. 4). Las degradaciones pasadas pueden proveer una base para estas predicciones, pero las degradaciones futuras pueden ser predichas aun cuando el ecosistema se encuentre estable en la actualidad. Dichas predicciones requieren de una suposición fundamentada sobre el patrón de cambio futuro (i.e. acelerado, constante, desacelerado). También deben explorarse modelos de cambio alternativos que sean factibles [79]; sin embargo, a menudo es razonable suponer por defecto una tasa de degradación proporcional y constante para una variedad de ecosistemas (e.g. [80]).

Las evaluaciones de degradaciones históricas son esenciales para ecosistemas que contienen biota con largos períodos generacionales y cambios poblacionales relativamente lentos [25]. Aun cuando la tasa de degradación futura disminuye, las reducciones históricas en la distribución o función de un ecosistema pueden predisponerlo a amenazas adicionales [81], [82], y reducir su capacidad de mitigar cambios adversos [68]. La degradación histórica se evalúa en relación al estatus del ecosistema en la fecha de referencia hipotética de 1750 (Fig. 4), ya que este año se corresponde aproximadamente con el inicio de la explotación de los ecosistemas a una escala industrial, aunque la fecha concreta varía regionalmente. Algunos

cambios antropogénicos ocurrieron antes de 1750 [83], pero el conocimiento sobre la distribución de los ecosistemas, las tendencias y sus causas para fechas anteriores a esta época es muy limitado. Para estimar la degradación histórica pueden utilizarse modelos de distribución con predictores ambientales, calculando la diferencia entre el estado actual del ecosistema y su 'estado esperado' en la ausencia de los efectos antropogénicos.

Umbrales de degradación. Las categorías ordinales de riesgo se encuentran delimitadas por distintos umbrales de degradación. La lógica tras el establecimiento de dichos umbrales es en parte teórica y en parte pragmática, reconociendo que i) la teoría provee una base cualitativa para establecer umbrales de degradación ordenados, pero provee una guía limitada al momento de establecer sus valores absolutos; y ii) nuestro objetivo es clasificar los ecosistemas en categorías de riesgo ordinales informativas, más que estimar probabilidades de colapso precisas.

Las relaciones especie-área [84] ofrecen una guía teórica para la estimación de la pérdida de biota como resultado de la disminución del área de hábitat disponible. Sin embargo, el uso genérico de las relaciones especie-área en muchos ecosistemas y a grandes escalas puede resultar problemático por diversas razones. En primer lugar, la pérdida de especies no puede ser calculada tan sólo revirtiendo las curvas de acumulación de especies [85]: el área en la cual el último individuo de una especie desaparece (extinción) siempre es mayor que el área de muestreo necesaria para detectar el primer individuo de una especie. En segundo lugar, la pendiente (z) de la relación especie-área varía empíricamente desde 0.1 hasta 0.25, dependiendo de los grupos taxonómicos evaluados [84], la calidad del hábitat [86], la heterogeneidad del hábitat [87], el contexto tierra firme-isla [84], y los desfases temporales para alcanzar el equilibrio [82], [88]. Un tercer problema es que la aplicación de las relaciones especie-área a paisajes terrestres y marinos no considera la distribución agregada (en parches) de las especies dentro de un tipo de ecosistema [89]. Por otra parte, algunas relaciones muestran un comportamiento del umbral dependiente del contexto, el cual difiere entre grupos taxonómicos y tipos de paisaje [90], [91]. En cuarto lugar, las relaciones especie-área únicamente predicen la riqueza de especies, y no su abundancia, la cual puede afectar el funcionamiento del ecosistema [53]. Por lo tanto, es poco probable que los modelos especie-área soporten valores umbrales universales de degradación para evaluar el estatus de los ecosistemas.

Cabe destacar que cuando la relación entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema es promediada a partir de muchos casos, adopta una forma monótona similar a la de las relaciones especie-área, y su pendiente también varía [31]. Por consiguiente, en la ausencia de fundamentos teóricos claros para establecer umbrales particulares para los criterios que involucran la reducción del área o funcionamiento de un ecosistema (A, C y D), establecimos valores umbrales a intervalos relativamente uniformes para las degradaciones actuales y futuras (Vulnerable 30%, En Peligro 50%, En Peligro Crítico 80%). El establecimiento del intervalo de los umbrales entre 0% y 100% busca asignar los ecosistemas dentro de las categorías de riesgo de manera informativa y no altamente sesgada, mientras que el umbral más bajo de 30% reconoce que son necesarias evidencias de una reducción apreciable en la distribución o funcionamiento del ecosistema para justificar su clasificación dentro de una categoría de amenaza. Estos umbrales 'basales' son consistentes con los umbrales establecidos para la reducción poblacional de los criterios de la Lista Roja de especies (UICN 2001). Para disminuciones históricas, establecimos umbrales más altos (50%, 70%, 90%) ya que las escalas temporales son más largas. Las reducciones que se ubican a 5-10% del umbral de la categoría VU podrían ser clasificadas como NT (Fig. 5), aunque no proponemos umbrales cuantitativos para esta última categoría. Más adelante, exploramos la sensibilidad de los resultados de una evaluación de riesgo a variaciones de estos umbrales.

Umbrales de colapso. Cada uno de los cinco criterios implica un umbral de colapso (Fig. 1). Para los criterios basados en la extensión espacial (A y B), generalmente se puede suponer que un ecosistema ha colapsado si su distribución se reduce a cero (Fig. 1a-b) – cuando un ecosistema ha sufrido transformación a través de la totalidad de su distribución. Sin embargo, el uso del umbral 'cero' dependerá de las

variables y mapas utilizados para representar la distribución del ecosistema, y algunos ecosistemas pueden colapsar antes de que su distribución mapeada disminuya a cero (e.g. Tabla 2).

Para aquellos criterios basados en variables funcionales (C y D), usualmente un intervalo de valores definirá el colapso para una variable determinada (Fig. 1c-e). Este intervalo debería estar acotado entre el valor mínimo posible, donde no cabe duda que el sistema ha colapsado, y un máximo factible basado en observaciones de casos locales donde el ecosistema parece haber cambiado más allá de su intervalo de variación (definido en la descripción de su biota nativa característica y sus procesos), y como resultado ha perdido su biota nativa característica (ver ejemplos en Apéndice S2). Un enfoque similar puede ser aplicado cuando se utilizan modelos de simulación para estimar el riesgo de colapso bajo el criterio E. En este caso, deben identificarse los estados colapsados entre la variedad de estados representados por el modelo, y deben especificarse los umbrales acotados de abundancia relativa y/o persistencia que permiten identificar los límites de variación natural en el sistema.

Criterios para la Evaluación de Riesgo

Los cinco criterios para la evaluación de riesgo se encuentran resumidos en la Tabla 3, y el Apéndice S1 contiene un pequeño glosario de los términos utilizados en dichos criterios, así como de los conceptos teóricos que los apoyan. A continuación discutimos las justificaciones teóricas que fundamentan cada uno de los criterios y ofrecemos algunos lineamientos para la elección y estimación de las variables necesaria para evaluarlos.

Criterio A. Reducción en la Distribución

Teoría. La reducción de la distribución es un elemento prácticamente universal asociado a los protocolos de evaluación de riesgo de los ecosistemas [13], y es análogo al paradigma de disminución de poblaciones establecido por Caughley [92], ya que ambos representan una disminución en la abundancia de la biota. La diversidad de especies que persisten dentro de un ecosistema está positivamente relacionada con el área o volumen de sustrato disponible [93]. Por el contrario, al disminuir el área de un ecosistema, también disminuyen la capacidad de carga para las especies que lo componen, la diversidad de nichos y las oportunidades para la repartición espacial de los recursos y la evasión de competidores, depredadores y patógenos [87], [94], [95]. Estos cambios relacionados al área incrementarán el riesgo de extinción de las especies constituyentes, y reducirán la capacidad del ecosistema de sustentar su biota característica (Fig. 2). A medida que el área de un ecosistema se reduce, la pérdida de biota resultante depende de su patrón espacial en relación con las amenazas y las medidas de conservación [96], [97]. Aunque los efectos de muestreo impiden la reversión del modelo cuantitativo especie-área [85], la relación cualitativa se mantiene incluso para aquellas especies que únicamente pierden hábitat desocupado, ya que dichas pérdidas reducen las posibilidades para que la colonización y el rescate compensen las extirpaciones y reducciones estocásticas [98].

Estimación. Las tasas de reducción en la distribución de un ecosistema normalmente pueden ser estimadas a partir de series temporales de mapas (e.g. [80]), observaciones de campo [65] o mapas de distribución construidos a partir de localizaciones puntuales. Los indicadores espaciales potenciales para estimar la distribución de un ecosistema incluyen observaciones de campo de ensambles de organismos, clima, sustrato, topografía, batimetría, corrientes oceánicas, regímenes de inundación, acuíferos o alguna síntesis de estos que pueda ser justificada como una representación válida de la distribución de la biota de un ecosistema o su espacio de nicho. El mapeo de la vegetación [100] y los sensores remotos proveen aproximaciones adecuadas para los ecosistemas terrestres, fluviales y béticos marinos [101]. Los casos de estudio (Apéndice S2) ofrecen una diversidad de ejemplos de este tipo de mapas. Para los ecosistemas marinos también, pueden ser apropiados mapas de factores físicos tales como las características del fondo marino, corrientes oceánicas, temperatura y química del agua [49], [102], [103], etc. En algunos ecosistemas subterráneos, dulceacuícolas y marinos, las tendencias a lo largo de la dimensión de profundidad

pueden ser un indicador adecuado de la reducción en la distribución (i.e. Tabla 2), siempre y cuando reflejen tendencias en la capacidad de carga y diversidad de nichos para la biota característica.

Las reducciones actuales de la distribución pueden ser calculadas directamente si se dispone de datos de hace 50 años y el presente, o utilizando una tasa anual de disminución como base para llevar a cabo una extrapolación cautelosa. Se pueden utilizar modelos espaciales [104] para proyectar las distribuciones esperadas en el pasado reciente (criterio A1, Tabla 3), el futuro (criterio A2) o para estimar el cambio antropogénico histórico (criterio A3) [105].

Criterio B. Distribución Restringida

Teoría. Muchos de los procesos que amenazan a los ecosistemas se encuentran espacialmente auto-correlacionados (agregados). Ejemplos de ello incluyen catástrofes o eventos de disturbio [106], [107], invasiones localizadas de especies exóticas [108] y cambios climáticos regionales [74], [109], [110]. Los riesgos planteados por estos procesos se distribuyen a lo largo de muchos parches independientes en un ecosistema de amplia distribución, pero no en ecosistemas con distribuciones geográficamente restringidas [13]. El rol principal del criterio B es identificar aquellos ecosistemas cuya distribución se encuentra tan restringida que están en riesgo de colapso por la concurrencia de eventos o procesos amenazantes [13], [79]. Adicionalmente, este criterio sirve como una evaluación del hábitat ocupado por la biota que compone el ecosistema, la cual se encuentra positivamente relacionada con la viabilidad de una población a través de la capacidad de carga, independientemente de su exposición a eventos catastróficos [64]. Estos conceptos son análogos al paradigma de pequeñas poblaciones de Caughley (1994) [25], [92], y son incorporados en la mayoría de los protocolos de evaluación de riesgos existentes [13].

Estimación. Dos medidas, la Extensión de Ocurrencia (EDO) y el Área de Ocupación (ADO), representan aspectos conceptualmente diferentes del tamaño de la distribución de las especies [111] y también son pertinentes a los ecosistemas (Tabla 3). EDO (criterio B1) mide la capacidad de que un riesgo se extienda a través de un área contigua que comprende todas las instancias del ecosistema utilizando un polígono convexo mínimo, mientras que ADO (criterio B2) mide la capacidad de esparcir riesgos entre parches ocupados mediante un conteo de las celdas ocupadas en una cuadrícula [53], [79], [112]. Estos mismos protocolos de medición son apropiados para sistemas que cuentan con la dimensión 'profundidad' o patrones de distribución lineales [25]. En algunos casos, los datos espaciales pueden ser insuficientes para calcular EDO y ADO, pero existen evidencias de que un pequeño número de eventos amenazantes factibles podrían causar que un ecosistema se encuentre En Peligro Crítico en el futuro cercano. Dichos ecosistemas pueden ser clasificados como Vulnerables bajo el criterio B3 si ocupan pocas 'localidades' en relación con la extensión de los eventos amenazantes (Apéndice S1).

Las estimaciones de ADO son muy sensibles al grano espacial y temático [13], [79], [113]. Los ecosistemas pueden ser clasificados de forma tan general o mapeados de forma tan gruesa que nunca alcanzan los umbrales para las categorías amenazadas, o por el contrario, tan finamente que siempre califican para una estatus amenazado [13]. Para reducir el sesgo, todas las estimaciones de ADO para las evaluaciones de la Lista Roja deben tener una resolución de grano espacial estandarizada. Recomendamos utilizar una cuadrícula con celdas de 10x10 km para la estimación de ADO (a diferencia de las cuadrículas de 2x2 km recomendadas para las evaluaciones de especies; [79]), en primer lugar porque los límites de los ecosistemas son inherentemente vagos (sensu [66]), por lo que es más fácil determinar la ocurrencia de un ecosistema dentro de una celda grande que una celda pequeña. En segundo lugar, celdas de mayor área pueden ser necesarias para diagnosticar la presencia de ecosistemas caracterizados por procesos que operan a grandes escalas espaciales, o por rasgos diagnósticos dispersos, crípticos, agregados o móviles (e.g., sistemas pelágicos o artesianos). Por último, celdas de mayor extensión permiten la estimación de ADO aun cuando los datos de alta resolución son limitados. Por lo tanto, estas consideraciones sugieren que para los ecosistemas es más apropiada utilizar una celda de mayor tamaño que la recomendada

para especies [79]. Una limitación potencial para las estimaciones de ADO basadas en granos de gran tamaño es que pueden resultar en sobreestimaciones para ecosistemas con muchos parches pequeños dispersos (e.g. fragmentos de bosque, pequeños parches de humedales), aunque tales ocurrencias podrían no afectar significativamente los riesgos. Para reducir este efecto, recomendamos que las celdas se contabilicen como ocupadas únicamente si el ecosistema cubre más de 1 km² (1%) del área de la celda.

Umrales y sub-criterios. Los ecosistemas En Peligro Crítico, En Peligro y Vulnerables se encuentran delineados por umbrales de ADO de dos, 20 y 50 celdas, respectivamente (Tabla 3). Los umbrales de EDO son de un orden de magnitud mayor (Tabla 3) porque, al igual que las especies, los ecosistemas generalmente se extienden a lo largo de áreas mayores que las que realmente ocupan [6]. Reconocemos que estos umbrales son algo arbitrarios y más adelante exploramos la sensibilidad de los resultados de la evaluación de riesgo ante variaciones de los umbrales. Sin embargo, los umbrales propuestos se encuentran basados en nuestra experiencia colectiva sobre la extensión de fuegos forestales, eventos climáticos extremos, derrames químicos, epidemias, transformación del suelo y otras amenazas espacialmente explícitas. Se necesitan estudios sobre los riesgos resultantes de procesos espaciales de extensión variable para una diversidad de ecosistemas para poder evaluar la validez de estos valores.

Para poder ser catalogado en una categoría de amenaza bajo el criterio B, un ecosistema debe cumplir con por lo menos uno de los siguientes tres sub-criterios referentes a distintas formas de degradación. Estos sub-criterios diferencian ecosistemas restringidos con un riesgo de colapso considerable de aquellos ecosistemas capaces de persistir a lo largo de grandes escalas temporales dentro de distribuciones pequeñas pero estables [114], [115]. Sólo se necesitan evidencias cualitativas de degradación para invocar los sub-criterios, pero las degradaciones deben i) reducir la habilidad de un ecosistema para sustentar su biota nativa característica; ii) ser no trivial en magnitud; y iii) tener altas probabilidades de continuar en el futuro (Apéndice S1). Estas reducciones pueden ocurrir en la distribución o en los procesos (abióticos o bióticos) del ecosistema. Las evidencias de reducciones pasadas no son esenciales, pero las reducciones futuras pueden ser inferidas a partir de amenazas serias e inminentes, o de la ocurrencia del ecosistema en unas pocas localidades, lo cual indica una capacidad limitada de distribuir los riesgos [79].

Criterio C. Degradación Ambiental

Teoría. La degradación ambiental (abiótica) puede reducir la habilidad de un ecosistema para sustentar su biota nativa característica al cambiar la diversidad y calidad del espacio de nichos ambientales disponible para especies individuales. Dicha interpretación depende de la medición de variables abióticas y excluye los mecanismos de degradación bióticos. La mayoría de los protocolos existentes combinan la evaluación de degradación biótica y abiótica en el funcionamiento del ecosistema [13]. En contraste, nuestro modelo de evaluación de riesgo define distintas vías de evaluación (criterios C y D, Fig. 2) dado que las amenazas, sus causas, efectos y mecanismos de reducción funcional difieren de manera fundamental entre la degradación biótica y abiótica, y por lo tanto, las variables necesarias para su evaluación también son diferentes.

La re-formulación de la relación especie-área [86] ofrece una base teórica para el criterio de degradación al incorporar la influencia de la calidad del hábitat sobre el número de especies capaces de persistir en un área determinada. Este modelo predice la riqueza de especies de aves mediante la incorporación de un puntaje de la complejidad del hábitat en relación a un valor óptimo. Nosotros generalizamos este modelo para obtener un índice de 'severidad relativa' de la degradación, el cual representa el cociente del cambio observado en la adecuación ambiental (para la biota del ecosistema) a lo largo de un periodo de tiempo dado entre la cantidad de cambio que causaría el colapso del ecosistema (Fig. 6). Teóricamente, la adecuación es agregada para toda la biota característica, pero en la práctica puede ser estimada a partir de variables ambientales clave que regulan el

comportamiento del ecosistema (e.g. el flujo de ríos para los humedales ribereños, ver ejemplos en Apéndice S2).

El criterio C (Tabla 3) se encuentra estructurado para considerar ecosistemas que están experimentando degradación ambiental con escenarios de severidad y extensión contrastantes (Fig. 5). Así, los ecosistemas sólo pueden ser catalogados en Peligro Crítico si el cambio ambiental que representa una amenaza a la persistencia de su biota característica es extremadamente severo (severidad relativa $\geq 80\%$) y a la vez extremadamente extenso (distribución $\geq 80\%$). En contraste, aquellos ecosistemas que experimentan degradación extremadamente severa pero localizada o una degradación menos severa muy extensa, pueden ser catalogados bajo categorías de menor amenaza (Fig. 5).

Estimación. Sugerimos cuatro requisitos para evaluar riesgos impuestos a los ecosistemas por la degradación ambiental. En primer lugar, debe existir evidencia factible de una relación causa-efecto entre un proceso de cambio ambiental y la pérdida de la biota nativa característica (Fig. 2). Por ejemplo, una evaluación de la degradación de un humedal basado en el cambio de la calidad del agua requeriría evidencia de que la degradación en la calidad del agua se encuentra asociada con la pérdida de la biota del humedal, al menos en tipos de ecosistemas comparables. El desarrollo de modelos de procesos diagramáticos sencillos puede ser útil para realizar diagnósticos explícitos de los principales procesos que influyen las transiciones entre los estados funcionales y degradados de un ecosistema, así como de las características que los diferencian [54], [56]. Por consiguiente, estos modelos cumplen con los requisitos mínimos para inferir las medidas apropiadas de degradación ambiental para una evaluación de riesgos (ver ejemplos en Apéndice S2).

En segundo lugar, la evaluación de la degradación abiótica requiere variables espaciales y escalares apropiadas para la estimación de la extensión y severidad de la degradación. Las características de los ecosistemas, las dependencias ambientales de la biota y los agentes de degradación determinarán cuáles variables son relevantes. Las más apropiadas serán aquellas que presenten las relaciones causa-efecto más estrechas y mayor sensibilidad a la pérdida de biota. Es poco probable que aquellos enfoques que utilizan índices genéricos a lo largo de ecosistemas con funcionalidades contrastantes puedan evaluar la degradación con precisión, ya que los procesos sobresalientes pueden diferir entre ecosistemas. Adicionalmente, la combinación de múltiples variables puede crear confusión en cuanto a los mecanismos y la dirección de los cambios ambientales, lo cual hace que el índice sea menos sensible a la degradación que las variables individuales. La Tabla 4 muestra ejemplos de variables abióticas potencialmente adecuadas para distintos ecosistemas, mientras que el Apéndice S2 ofrece una justificación detallada de la elección de variables para tipos de ecosistemas particulares. Cabe destacar que para algunos ecosistemas puede ser más adecuado utilizar variables que midan la heterogeneidad ambiental en lugar de medidas absolutas, ya que disminuciones en la cantidad de recursos limitantes (dimensión de nicho) reducen la diversidad de especies en un conjunto de ecosistemas terrestres, dulceacuícolas y marinos [95].

En tercer lugar, la evaluación de la degradación ambiental requiere métodos de cálculo que permitan comparar cambios observados o proyectados contra los criterios. Los evaluadores pueden calcular la extensión de la degradación (como un % de la distribución del ecosistema) que excede un nivel umbral de severidad (Fig. 5), o estimar la severidad de la degradación promedio a lo largo de toda la distribución del ecosistema (100% de extensión). La 'severidad relativa' mide el progreso proporcional de un ecosistema en vías al colapso a lo largo del marco de tiempo de la evaluación y es esencial para la comparación de riesgos entre ecosistemas que sufren distintos tipos de degradación. Puede ser calculado mediante la estandarización de los intervalos de los valores originales de la variable de degradación entre su valor inicial y el umbral de colapso (Fig. 6). Esto requiere una suposición sobre el nivel de degradación que se corresponde con el colapso (Tabla 2) y una función para su interpolación (e.g. lineal). Estas suposiciones podrían justificarse realizando comparaciones con sitios de referencia [116].

Por último, estimar, inferir o proyectar la severidad y extensión de la degradación a lo largo de marcos temporales específicos puede

requerir la extrapolación de tendencias observadas a partir de las series de tiempo disponibles. Esto requiere que se hagan suposiciones sobre si la degradación es constante, acelerada o desacelerada (ver criterio A), basándose en la comprensión del mecanismo de degradación y su contexto histórico y espacial. Los evaluadores también deben juzgar si los datos disponibles son lo suficientemente representativos de las condiciones actuales para permitir extrapolaciones, preferiblemente con inferencias estadísticas (sin embargo, el razonamiento subjetivo puede ser muy importante cuando los tamaños de muestra son muy pequeños). En aquellos casos en que no existan datos de series de tiempo disponibles, es posible que se puedan inferir cambios en la degradación utilizando un muestreo de 'sustitución de espacio por tiempo' con sitios de referencia apropiados [117], [118].

Criterio D: Alteración de Procesos e Interacciones Bióticas

Teoría. La persistencia de la biota dentro de los ecosistemas depende de los procesos e interacciones bióticas (Fig. 2), entre las cuales se incluyen la competencia, depredación, facilitación, mutualismo, procesos tróficos y patogénicos, así como las interacciones de los organismos con el medio ambiente físico, fragmentación de hábitats, enlaces móviles (e.g. migraciones estacionales), invasiones de especies y la explotación antropogénica directa. Existen cada vez más teorías y evidencias empíricas que sugieren que la pérdida de la biodiversidad reduce la capacidad de los ecosistemas de capturar recursos, producir biomasa, descomponer la materia orgánica, y reciclar carbono, agua y nutrientes, así como que la pérdida de la biodiversidad reduce la estabilidad de dichas funciones a lo largo del tiempo [30]. Tanto la identidad como la diversidad de los organismos dentro de un sistema controlan su funcionamiento, en primer lugar debido a que los taxones clave contribuyen de manera desproporcionada a funciones particulares, y en segundo lugar, porque la partición de nichos y las interacciones positivas entre especies promueven aportes complementarios a las funciones de especies individuales [30].

Las interacciones de retroalimentación afianzan la auto-organización y son cruciales para la resiliencia, la habilidad de absorber un cambio ambiental mientras se mantiene la estructura, la biota característica y los procesos de un ecosistema [119]. Inversamente, disrupciones significativas de los procesos e interacciones bióticas pueden causar el colapso, un cambio de régimen y la reorganización a una nueva entidad incapaz de sustentar la biota del ecosistema original [35], [74], [120], [121]. Diamond [122] identificó a las cascadas tróficas causadas por la alteración de interacciones como una de las cinco principales amenazas a la biodiversidad. Varios trabajos posteriores han buscado identificar los factores que promueven este mecanismo del colapso de ecosistemas [123], [124] aunque las interacciones no-tróficas también juegan un papel importante [125], [126].

Ciertos tipos de ecosistemas pueden ser particularmente sensibles a la alteración de procesos e interacciones bióticas. Estos incluyen a los sistemas con una fuerte regulación de arriba hacia abajo ('top-down') [58], [124], [127], [128], sistemas con muchas interacciones mutualistas o de facilitación [126], [129], sistemas altamente dependientes de enlaces móviles [130] y sistemas donde los regímenes de disturbio imponen una regulación arriba hacia abajo y operan retroalimentaciones positivas entre la biota y el disturbio.

Estimación. La evaluación del criterio D debe considerar los mismos cuatro requisitos del criterio C: i) evidencias factibles de las causas o mecanismos de la degradación funcional; ii) elección apropiada de las variables bióticas para la evaluación de la degradación, iii) estandarización del intervalo para estimar la severidad relativa; y iv) cálculos y suposiciones justificadas para estimar la degradación a lo largo de marcos temporales relevantes. Nuevamente, los modelos de procesos pueden ofrecer un marco de trabajo útil para la interpretación y justificación explícita de las decisiones analíticas. Un amplio conjunto de variables puede ser potencialmente de utilidad para la evaluación de procesos bióticos y la degradación funcional asociada (Tabla 5). A continuación evaluamos brevemente algunas fortalezas y debilidades de las

alternativas y presentamos ejemplos detallados de evaluación en el Apéndice S2.

La pérdida de especies reduce el funcionamiento de un ecosistema y su resiliencia al colapso, e igualmente reduce el conjunto de organizaciones ecológicas alternativas posibles [31], [120]. La medida más simple y genérica de este proceso es la riqueza de especies (Tabla 5), pero su sensibilidad puede encontrarse limitada si las disminuciones de algunas especies están desfasadas temporalmente o contrarrestadas por incrementos de otras especies que no cumplen funciones similares [16]. Por otra parte, las consecuencias funcionales de la pérdida de especies pueden no ser evidentes. El colapso de ecosistemas frecuentemente involucra cambios en la composición y dominancia de especies [74]. Estas variables evitan algunas de los problemas asociados a la riqueza de especies, aunque puede resultar difícil discriminar entre la degradación funcional y la variabilidad natural en la composición y dominancia.

Los problemas que presentan las mediciones genéricas pueden ser mitigados utilizando variables que se encuentren más relacionadas a los mecanismos bióticos que sostienen la resiliencia del ecosistema y su biota característica [133]. La división de las especies que componen un ecosistema en tipos funcionales o gremios [134] permite un análisis más directo de la degradación en el funcionamiento y resiliencia mediante tendencias en la diversidad funcional, redundancia y complementariedad [33], [64], [135], [136], [137], [138]. La abundancia, biomasa o dominancia de especies clave nativas o foráneas pueden ser medidas útiles de la degradación funcional (Tabla 5), siempre y cuando existan evidencias factibles de sus roles funcionales y su influencia sobre la persistencia de la biota nativa característica. Por ejemplo, las disminuciones en la presencia de herbívoros y depredadores de gran talla pueden afectar drásticamente las dinámicas y funcionamiento de ecosistemas con regulación de arriba hacia abajo ('top-down') [124], [128], [139]. La invasión de especies exóticas puede transformar los ecosistemas mediante sus interacciones como competidores, depredadores, patógenos o ingenieros del ecosistema [108], [140].

Medidas de la diversidad de las interacciones, tales como la estructura y tamaño de las redes de interacción, ofrecen otra perspectiva sobre la degradación funcional (Tabla 5). El desacoplamiento de las interacciones puede reducir la diversidad al impedir que algunas especies completen sus ciclos de vida [126], [129]. La diversidad trófica (Tabla 5), un caso especial de la diversidad de interacción donde las interacciones son direccionales y jerárquicas [141], puede mediar la coexistencia, resiliencia y funcionamiento de ecosistemas contrastantes [15], [58], [139], [142].

Las dinámicas espaciales de las interacciones bióticas influyen sobre la resiliencia y funcionamiento de los ecosistemas mediante intercambios a lo largo de paisajes terrestres y marinos heterogéneos [130]. El movimiento de organismos involucra la transferencia de nutrientes y genes, y puede iniciar la reorganización local por medio de episodios de depredación e ingeniería del ecosistema. Estos intercambios aseguran un espacio para la sustentación de la biota del ecosistema mediante la repartición proporcional del espacio o la compensación funcional [143], [144]. Medidas de la alteración de estos procesos incluyen cambios en la identidad y frecuencia del movimiento de las especies y medidas de la fragmentación (Tabla 5).

Finalmente, la diversidad de nichos en algunos ecosistemas depende de la complejidad estructural generada por componentes de la biota en sí (Tabla 5). Por ejemplo, la estructura de la vegetación es utilizada a menudo como una medida de adecuación del hábitat para la fauna forestal [86], mientras que la rugosidad de los arrecifes se usa de manera similar para evaluar la adecuación del hábitat para peces y algunos invertebrados marinos [145]. Además de ser representaciones destacadas de la diversidad en un amplio conjunto de ecosistemas, los datos sobre la complejidad estructural pueden ser obtenidos en campo a costos relativamente bajos, y algunos de estos índices pueden ser estimados mediante el uso de sensores remotos.

Criterio E. Estimaciones Cuantitativas del Riesgo de Colapso de los Ecosistemas

Teoría y estimación. Un amplio conjunto de modelos de simulación de dinámicas de los ecosistemas permiten estimar

directamente la probabilidad del colapso de un ecosistema dentro del mismo marco temporal de 50 años a futuro utilizado para los otros criterios [59], [60], [136], [146], [147], [148], [149]. Estos modelos permiten explorar las interacciones y sinergias potenciales entre varios mecanismos de colapso. Esta característica marca la diferencia con respecto a la estimación de riesgo directa de los otros criterios, cada uno de los cuales evalúa distintos mecanismos a través de síntomas de riesgo particulares (Fig. 2). Aun en aquellos casos en los que los datos disponibles no permiten la construcción de modelos de simulación cuantitativos, el criterio E ofrece un pilar útil para la evaluación de riesgo y un marco de trabajo general para otros criterios, al igual que su análogo en la Lista Roja de especies [25]. Aunque el desarrollo de modelos de simulación se encontraba más allá del alcance de este trabajo, en el Apéndice S2 demostramos el criterio E con un modelo existente para el caso de estudio de la Laguna Cooroong.

Casos de Estudio

Muestra de Ecosistemas

Se escogieron veinte ecosistemas para ser evaluados con base en las áreas de experiencia de los autores, abarcando cinco continentes y tres cuencas oceánicas (detalles de las evaluaciones en el Apéndice S2). A pesar de no ser aleatoria, la selección abarca ambientes terrestres, subterráneos, acuáticos continentales y marinos en Europa, África, Asia, Australia y las Américas, y representa una amplia variedad de escalas temáticas, procesos de amenaza, disponibilidad de datos y niveles de riesgo. Cada uno de los ecosistemas fue evaluado utilizando el protocolo de la Fig. 3. Los ecosistemas evaluados son resumidos en la Tabla 6.

Disponibilidad de Datos

Se contaba con los datos necesarios para la evaluación de los cinco criterios en un ecosistema, cuatro criterios en cinco ecosistemas, tres criterios en siete ecosistemas y dos criterios para el resto (Tabla 6). Los datos más comúnmente disponibles fueron aquellos que permitían evaluar el criterio B, seguidos por el A, C y D, mientras que el criterio E sólo pudo ser evaluado en un ecosistema, la Laguna Cooroong (Fig. 7). El número de sub-criterios que pudieron ser evaluados varió de dos a 12 entre los diferentes ecosistemas, y al menos siete de los 13 sub-criterios fueron evaluados en la mitad de los casos de estudio (Tabla 6). Todos los ecosistemas salvo cuatro (80%) contaban con los datos suficientes para la evaluación de por lo menos un criterio de distribución (A o B) y un criterio funcional (C o D).

La mayoría de los casos de estudio de ecosistemas terrestres y dulceacuícolas para los cuales se evaluaron los criterios A y B utilizaron mapas de vegetación como aproximaciones espaciales para estimar la distribución de los ecosistemas, mientras que algunos casos de estudio marinos utilizaron mapas especializados derivados de sensores remotos. Estimados de cambios en la distribución actual fueron derivados de series temporales de mapas o imágenes, la mayoría de los cuales requirieron de suposiciones razonadas para justificar la interpolación o extrapolación para el período requerido de 50 años. Cambios históricos en la distribución fueron inferidos, por lo general, comparando un mapa contemporáneo con un modelo de áreas ambientalmente adecuadas, las cuales se supuso estaban ocupadas por el ecosistema antes de la transformación antrópica del paisaje. Esta aproximación fue menos apropiada para ecosistemas marinos, los cuales fueron generalmente asignados a la categoría de Datos Insuficientes (DD) según el criterio A3. En tres ecosistemas (Pantanos de tierras altas costeras, Bosques de eucaliptos rojos ribereños, y Fynbos del Cape San Flats), se emplearon modelos de adecuación ambiental para proyectar cambios a futuro en la distribución, y se utilizaron los resultados de modelos alternativos para estimar la incertidumbre de dichas proyecciones.

Once de los casos de estudio utilizaron modelos de procesos explícitos para guiar la selección de las variables funcionales para la evaluación de los criterios C y D. Sólo uno de estos modelos fue cuantitativo, permitiendo simulaciones para estimar el riesgo de colapso bajo el criterio E, aunque los datos parecen ser suficientes para la construcción de modelos parecidos en al menos otros dos

casos de estudio (1 y 8). Se utilizaron una variedad de variables abióticas como indicadores de la degradación ambiental, principalmente en ecosistemas dulceacuícolas y marinos, incluyendo flujos de agua, tasas de extracción, flujo de aguas subterráneas, niveles de nitrógeno (ecosistemas dulceacuícolas y marinos), humedad climática, volumen de agua, salinidad, temperatura de la superficie oceánica y acidez del océano. Las variables indicadoras utilizadas para evaluar el criterio D incluían la abundancia de grupos de especies estructuralmente importantes (arbustos que rebrotan, corales, algas marinas gigantes, hierbas marinas), enlaces móviles (aves), meso-depredadores (nutrias, peces), especies sensibles (plancton), especies invasoras y amenazadas. En algunos pocos casos no se contaba con datos suficientes para realizar una evaluación, pero la identificación de los indicadores resaltó necesidades futuras.

Resultados de las Evaluaciones

Los resultados de las evaluaciones variaron desde Preocupación Menor hasta Colapsado (Tabla 6), con el estatus final sustentado por varios sub-criterios para todos menos cuatro de los ecosistemas. En los cuatro ecosistemas donde el estatus final fue sustentado por un único sub-criterio, otro sub-criterio fue evaluado en la categoría de riesgo inmediatamente inferior. Tres de los ecosistemas que fueron evaluados como Preocupación Menor o Colapsado, fueron sustentados por 8-11 sub-criterios. Todos los criterios con excepción del E determinaron el estatus final de riesgo en múltiples ecosistemas, con el criterio B resultando en el mayor nivel de amenaza en una menor proporción de ecosistemas que los criterios A, C y D (Fig. 7). Nueve de los tipos de ecosistema seleccionados para los casos de estudio ya habían sido evaluados por entes gubernamentales u organizaciones no gubernamentales utilizando criterios para listados locales. Para ocho de estos nueve casos de estudio, el protocolo de la UICN produjo el mismo resultado de estatus de amenaza que las evaluaciones realizadas por las autoridades locales. El estatus del resto de los ecosistemas difirió por tan sólo una categoría.

Análisis de Sensibilidad de los Umbrales

Se llevó a cabo un análisis de sensibilidad para todos los umbrales de todos los criterios utilizando datos de los 20 casos de estudio. Los umbrales fueron ajustados en $\pm 5\%$, $\pm 10\%$, $\pm 15\%$ and $\pm 20\%$ de los valores de referencia i) para cada uno de los sub-criterios, ii) para la combinación de todos los sub-criterios dentro de cada criterio, iii) para todos los criterios en conjunto. Esto representa un conjunto factible de umbrales alternativos ya que ajustes mayores podrían resultar en el solapamiento entre las categorías. La variación de los umbrales por una proporción dada para todos los criterios en conjunto resultó en el cambio de estatus de una proporción ligeramente mayor de ecosistemas (Fig. 8a). Sin embargo, para la mitad de los ecosistemas que cambiaron de estatus, los cambios se encontraban dentro de los límites de incertidumbre de la evaluación original. La proporción de ecosistemas que cambiaron de estatus fuera de estos límites de incertidumbre se ajustaban bastante al ajuste proporcional de los umbrales. Por ejemplo, un cambio de los umbrales de 5% produjo un cambio en el estatus en aproximadamente 5% de los ecosistemas, mientras que un cambio de 20% en los umbrales produjo un cambio de estatus en aproximadamente 20-25% de los ecosistemas, dependiendo de si los umbrales se incrementaron o redujeron. Aunque el tamaño de muestra es limitado, los resultados sugieren una sensibilidad moderada de los resultados finales de las evaluaciones de riesgo a los umbrales, particularmente dado que los casos de estudio utilizados para este análisis abarcan una gran variedad de tipos de ecosistemas y disponibilidad de datos.

Los criterios A, C y D, individualmente, mostraron niveles similares de sensibilidad a la variación de sus valores umbrales (lo cual permite distintos niveles de disponibilidad de datos), y esta fue similar a la sensibilidad del estatus de riesgo final cuando se combinaron los cinco criterios (Figs. 8b, 8d, 8e cf. 8a). El criterio B resultó ser relativamente insensible, y sólo 5-10% de los ecosistemas cambiaron de estatus fuera de los límites de incertidumbre cuando se ajustaron los umbrales por $\pm 20\%$ (Fig. 8c). El único ecosistema que pudo evaluarse bajo el criterio E (caso de estudio 19, Apéndice S2)

no cambió de estatus cuando los umbrales del criterio E fueron ajustados hasta en un 20% (Fig. 8f). La sensibilidad de los sub-criterios individuales (no mostrada) fue similar a la de los criterios a los cuales pertenecen.

Desempeño del Protocolo

Varios aspectos de los casos de estudio muestran que los criterios de la Lista Roja de ecosistemas de la UICN son manejables, robustos, y lo suficientemente generales para ser aplicados a un amplio conjunto de tipos de ecosistemas y procesos amenazados. En primer lugar, el estatus final estuvo respaldado por evaluaciones de múltiples sub-criterios en 90% de los casos de estudio. Este alto nivel de concordancia entre los criterios sugiere que las evaluaciones son robustas, ya que es poco probable que los resultados sean muy sensibles a datos faltantes.

En segundo lugar, ningún criterio tuvo un efecto consistentemente dominante o subordinado sobre el estatus final para todos los casos de estudio. Esto sugiere una fuerte complementariedad entre los criterios. En conjunto, los criterios son capaces de detectar los síntomas que señalan la susceptibilidad de un ecosistema ante cualquiera de varios procesos que suponen amenaza.

Tercero, la estrecha relación entre el estatus de la Lista Roja y las evaluaciones realizadas previamente por expertos locales sugieren que los criterios de la UICN no deberían producir resultados significativamente distintos a la mayoría de las evaluaciones que actualmente operan en jurisdicciones nacionales y regionales.

Cuarto, aunque en nuestro análisis los ecosistemas poco estudiados fueron submuestreados, los casos de estudio muestran que se pueden obtener datos apropiados a partir de una gran variedad de fuentes y que pueden elaborarse inferencias justificables mediante el uso apropiado de indicadores, distintos métodos de estimación y el escalamiento hacia arriba ('scaling up').

Varios aspectos del desempeño del protocolo pueden ser atribuidos a su estructura basada en normas. Esta estructura promueve las propiedades de conjunto de los criterios, minimiza el impacto de los datos faltantes y evita suposiciones de que diferentes síntomas sean aditivos o intercambiables en su efecto sobre el riesgo general de colapso de un ecosistema [112]. Una desventaja potencial de la estructura basada en normas es que puede subestimar el riesgo si faltan datos para los criterios más limitantes o si existen interacciones sinérgicas entre distintos mecanismos de amenaza [150]. Dichas interacciones pueden ser incluidas en modelos de simulación y utilizadas para evaluar el riesgo de colapso bajo el criterio E.

Discusión

Generalidad y Consistencia

Nuestras evaluaciones de una variedad de ecosistemas contrastantes, abarcando ambientes terrestres, subterráneos, dulceacuícolas y marinos, demuestran la generalidad de los criterios de la Lista Roja. Un factor clave de nuestro modelo de evaluación de riesgo (Figs. 1 y 2) es su marco de trabajo genérico para la selección y evaluación de variables bióticas y abióticas específicas a los ecosistemas para estimar la severidad relativa de la degradación funcional del ecosistema. La estandarización del intervalo de severidad permite que los cambios funcionales puedan ser evaluados en un amplio conjunto de ecosistemas bajo un conjunto común de valores umbrales. También obliga a los evaluadores a ser explícitos sobre su elección de variables funcionales así como de los valores umbrales que indican el colapso del ecosistema.

El conjunto común de valores umbrales de la degradación y el tamaño de distribución que diferencian distintas categorías de riesgo promueve la consistencia de las evaluaciones de riesgo a lo largo de ecosistemas terrestres, subterráneos, dulceacuícolas y marinos. Las teorías actuales proveen una guía limitada para el establecimiento preciso de estos valores umbrales. Nuestra elección de valores umbrales buscaba promover categorías de riesgo informativas basadas en intervalos relativamente uniformes de degradación, concordancia con los valores umbrales del protocolo de la Lista Roja para la pérdida de especies, consistencia con las relaciones monótonas especie-área y biodiversidad-función del ecosistema, y un

conocimiento general sobre la extensión espacial de los procesos amenazados. A pesar de que estos principios pragmáticos podrían lograrse también con valores umbrales ligeramente distintos, los resultados de las evaluaciones mostraron ser sólo moderadamente sensibles a variaciones en los umbrales relativos de degradación y relativamente insensibles a variaciones en los umbrales del tamaño de la distribución. En los casos más extremos, los cambios proporcionales en las categorías de riesgo sólo fueron ligeramente mayores al ajuste proporcional de los umbrales.

Aunque la flexibilidad para elegir variables apropiadas para las evaluaciones de riesgo sienta las bases para la generalidad del protocolo, esto puede conllevar un costo o efectos negativos si la elección no está adecuadamente justificada. Estos efectos negativos pueden afectar la consistencia de las evaluaciones si, por ejemplo, diferentes evaluadores eligen variables indicadoras distintas para evaluar el mismo ecosistema o uno estrechamente relacionado. Un método alternativo para la evaluación de riesgos podría limitar dicha inconsistencia al establecer una o unas pocas variables genéricas obligatorias para evaluar el cambio funcional (e.g., riqueza de especies, productividad, índices de condición agregados, salud o geometría del paisaje), pero esto sólo es posible sacrificando las variables que se encuentren más relacionadas a las causas del cambio funcional y/o sean más sensibles a él. Lo que es más, si al evaluar las tendencias de las variables genéricas no se aplican interpretaciones mecánicas específicas al ecosistema, se corre el riesgo de obtener resultados erróneos.

Es inevitable encontrar algunas inconsistencias entre las evaluaciones al aplicar un modelo de riesgo que busca una amplia generalidad mediante la incorporación de flexibilidad en la elección de medidas funcionales específicas a los ecosistemas. Sin embargo, estas inconsistencias pueden ser compensadas parcialmente, en primer lugar, por procesos de gobernanza y estándares que promuevan colaboración y la evaluación crítica de los resultados (ver más adelante), y en segundo lugar, utilizando métodos que permitan lidiar con las inconsistencias descritas previamente. En tercer lugar, la utilización de procesos de modelos de causa/efecto para interpretar los procesos sobresalientes y sus variables indicadoras deberían mitigar las inconsistencias, especialmente si son sujetos a una revisión crítica, ya sea a través del proceso de revisión por colegas de la literatura o bajo un proceso estructurado de sondeo [19], [151]. Estos modelos ofrecen una base y contexto útiles para distinguir entre la variabilidad natural y la degradación funcional, y ayudan a traducir conceptos generales de los ecosistemas en herramientas útiles [42].

El uso de medidas estandarizadas de distribución para el criterio B también contribuye a la generalidad del protocolo y mitiga un poco su sensibilidad ante la escala espacial [13]. La concordancia entre nuestras evaluaciones y aquellas llevadas a cabo por autoridades locales tanto para ecosistemas definidos ampliamente así como aquellos definidos estrechamente sugiere que existe cierta robustez a la variación en la resolución temática. Sin embargo, las evaluaciones de riesgo pueden estar expuestas a artefactos metodológicos si las unidades se definen muy amplia o muy estrechamente. A menudo, los datos serán más inciertos, fragmentados y más limitados a medida que la resolución temática de las unidades de evaluación aumenta y, en consecuencia, los datos disponibles son subdivididos entre una mayor cantidad de unidades. Igualmente, si el dominio espacial de una evaluación es muy pequeño para considerar procesos espaciales relevantes, los resultados de las evaluaciones pueden reflejar únicamente dinámicas de parche. Se necesita trabajo adicional para definir los límites de las escalas a las cuales los criterios pueden ser aplicados válidamente, así como para desarrollar métodos que reduzcan el sesgo asociado a la escala en las evaluaciones a medida que se vayan alcanzando esos límites. Esto apoyará las aplicaciones a escalas temáticas finas, las cuales son a veces necesarias para la planificación del uso de la tierra bajo marcos regulatorios y legales nacionales (e.g. [43]).

Incertidumbre

Las evaluaciones de riesgo de los ecosistemas siempre conllevarán cierto grado de incertidumbre como resultado de un conocimiento incompleto. Esto incluye la incertidumbre de las mediciones

relacionada a la disponibilidad de datos, imprecisión de los límites y variabilidad del sistema, así como la incertidumbre del modelo (incluyendo la elección de variables funcionales, ver más adelante) debido a un conocimiento incompleto de los procesos. Las evaluaciones de riesgo de los ecosistemas en general serán menos exactas que las evaluaciones de especies (Fig. 1) debido principalmente a las generalidades conceptuales requeridas para ajustar las evaluaciones a un amplio conjunto de ecosistemas (ver más adelante). Sin embargo, algunos componentes de la incertidumbre de medición, tales como la capacidad de ser detectadas, pueden ser mayores en magnitud para muchas especies que para ecosistemas.

La incertidumbre puede ser incorporada a la evaluación de riesgo utilizando parámetros acotados (Fig. 6, Apéndice S2), aritmética difusa, sondeos estructurados o métodos Bayesianos [19]. La incertidumbre del modelo puede ser ajustada llevando a cabo múltiples evaluaciones basadas en modelos de procesos posibles alternativos [66]. Niveles muy altos de incertidumbre pueden impedir evaluaciones significativas de cualquiera de los criterios, en cuyo caso la evaluación generaría un resultado de 'Datos Insuficientes'. Sin embargo, la colaboración entre científicos espaciales y ecólogos de procesos debería asegurar que tanto los síntomas de riesgo asociados a la distribución como aquellos asociados al funcionamiento del ecosistema puedan ser tratados de la manera más exhaustiva posible.

Unidades de Evaluación

A diferencia de las especies, hoy en día no se cuenta con una clasificación global ampliamente aceptada para los ecosistemas. El desarrollo de una taxonomía y clasificación global de los ecosistemas fortalecería la consistencia y comparabilidad de las evaluaciones entre distintas regiones y entre ambientes terrestres y marinos. También ayudaría a establecer los límites de las escalas temáticas mencionadas anteriormente. Las principales dificultades para delinear las unidades de evaluación se derivan de incertidumbres conceptuales sobre la naturaleza de las propiedades del ecosistema, con modelos discretos y continuos que se contradicen entre ellos, cada uno mostrando fortalezas y limitaciones [43]. Los elementos abióticos del ecosistema por lo general son continuos, creando límites inciertos, aunque se pueden identificar zonas de transición donde el desfase espacial es alto en relación a las áreas contiguas, lo cual crea la apariencia de unidades discretas a ciertas escalas espaciales [152]. Incertidumbres adicionales provienen de los límites dinámicos o de la divergencia entre los límites de composición, físicos y funcionales [45], [62].

En comparación, la taxonomía global para especies parece estar bien establecida y tiene un papel importante en la definición de las unidades para la evaluación de riesgo. Sin embargo, en décadas recientes el desarrollo de métodos cladísticos y el advenimiento de la filogenia molecular han llevado a la reconstrucción de clasificaciones a múltiples niveles para resolver taxones polifiléticos. Las actividades alfa taxonómicas actuales continuamente aumentan el número de taxones descritos, resultando muchas veces en circunscripciones de taxones existentes afectados por separaciones o agrupaciones. Adicionalmente, las unidades taxonómicas operacionales actuales se basan en distintos conceptos de especies morfológicas, biológicas o evolutivas, dependiendo del grupo taxonómico mayor al cual pertenecen, en parte por razones pragmáticas y en parte debido a legados históricos. En consecuencia, las sucesivas Listas y Libros Rojos se han desarrollado bajo un dinamismo taxonómico e inconsistencias significativas. Esto sugiere que las Listas Rojas pueden ser herramientas de conservación funcionales y confiables, a pesar de las incertidumbres asociadas a las clasificaciones subyacentes, aunque algunos cambios en los listados ocurran únicamente como consecuencia de cambios en la taxonomía [153].

Sugerimos que el desarrollo de una taxonomía global para los ecosistemas puede proceder contemporáneamente con la evaluación de riesgo. En efecto, las deficiencias de las taxonomías regionales existentes destacan la necesidad de describir la biota característica, rasgos abióticos, distribución y modelos de procesos ecológicos como componentes integrales de una evaluación de riesgo de los

ecosistemas. Idealmente, el marco de trabajo taxonómico debería ser jerárquico, dilucidando las relaciones entre las unidades de evaluación definidas a diferentes escalas e integrando elementos de trabajos existentes a nivel global, regional y nacional para biomas terrestres, subterráneos, dulceacuícolas y marinos [48], [49], [51], [100], [154], [155], [156]. Dicho marco de trabajo permitiría la evaluación a distintas escalas temáticas para atender diferentes necesidades, incluyendo aplicaciones sub-globales que proveen apoyo esencial para la planificación de conservación local.

Gobernanza

El desarrollo de una Lista Roja de ecosistemas involucrará preguntas en curso sobre la descripción del ecosistema, elección de variables, análisis de datos y el desarrollo de modelos. Esto requiere una estructura de gobernanza que promueva el apoyo técnico y la revisión rigurosa por colegas. La preparación de las directrices para la interpretación (cf. [79]) e iniciativas para el adiestramiento regional ayudarán a construir capacidades tanto individuales como institucionales para sustentar una red global de asesores y revisores científicos, similar a los grupos de especialistas de especies y el Comité de Estándares y Peticiones (SPC) de la Comisión de Supervivencia de Especies (CSE) de la UICN (ver http://iucn.org/about/work/programmes/species/who_we_are/ssc_specialist_groups_and_red_list_authorities_directory/).

Conclusión

Los criterios de la Lista Roja para ecosistemas establecerán un estándar internacional consistente, robusto, práctico y fundamentado en la teoría para la evaluación de riesgos a la biodiversidad que complementará los criterios de la Lista Roja de especies. Una Lista Roja global puede crear una mayor conciencia en los gobiernos, industrias y comunidades del mundo en cuanto a las necesidades de conservación. Sin embargo, también se necesitan lineamientos para apoyar la evaluación a escalas regionales y nacionales donde se planifican e implementan muchos planes de conservación. Una Lista Roja de ecosistemas en primer lugar dará fuerza a la capacidad global de reportar y monitorear el estatus de la biodiversidad bajo el acuerdo internacional de los objetivos Aichi [39]. En segundo lugar, informará sobre las prioridades y decisiones tomadas en la planificación del uso de la tierra y el agua, establecimiento y manejo de áreas protegidas, desarrollo económico e inversión bajo distintos regímenes de gobernanza. Éste último punto incluye proyectos de las comunidades locales y el financiamiento internacional de grandes proyectos de desarrollo que son evaluados contra estándares de riesgo ambiental (<http://www.equator-principles.com/>). La tarea independiente de fijar prioridades para estas acciones también requiere de información sobre las características irremplazables de la biodiversidad, valuaciones culturales, plasticidad de la demanda de los servicios de un ecosistema y el potencial para inversiones que reduzcan el riesgo de degradación [40], [158]. Por último, la comprensión de los servicios clave aportados por cada ecosistema y la relación entre los síntomas de riesgo y el reparto de los servicios, ayudará a la Lista Roja a informar sobre el uso sustentable de los servicios del ecosistema. Al forjar estos enlaces permitirá evitar situaciones tales como el colapso del ecosistema del Mar de Aral, el cual ha conllevado al colapso de una industria pesquera viable y a degradaciones en la salud humana asociadas con el polvo y los aerosoles químicos liberados desde el lecho marino seco [78].

Muchos de los mecanismos y síntomas de la vulnerabilidad de especies son relevantes para los ecosistemas, ya que las especies son una parte integral de los mismos. Sin embargo, los ecosistemas abarcan procesos y componentes de órdenes superiores de la biodiversidad que son difíciles o imposibles de considerar en las evaluaciones especie-por-especie. Mientras que las evaluaciones de riesgo de especies se basan en la teoría de las poblaciones, las evaluaciones de riesgo de ecosistemas deben considerar un conjunto de teorías interrelacionadas más amplio que lidian con continuos, nichos, geometría fractal, sucesiones, resiliencia, integridad ecológica, funcionamiento y seguro biodiversidad-ecosistema, además de la teoría de poblaciones. Por lo tanto, el éxito de la evaluación de riesgo de un ecosistema recae en una síntesis robusta

de planificación de conservación y ecología de procesos para traducir fundamentos teóricos en protocolos de evaluación prácticos que puedan ser aplicados a una amplia variedad de ecosistemas por evaluadores especialistas con diferentes antecedentes y datos limitados.

Información de Apoyo

Apéndice S1. Definiciones de términos.

Apéndice S2. Evaluación del riesgo de colapso de ecosistemas seleccionados.

Agradecimientos

A los participantes de los seis talleres internacionales auspiciados por la Zoological Society of London (Reino Unido), NatureServe (Washington DC, EE.UU.), Smithsonian Institution (Washington DC, EE.UU.), Tour du Valat (Arles, Francia), el Centre of Excellence for Environmental Decisions (Melbourne, Australia) y Centre de Suive Ecologique (Dakar, Senegal). El proceso para el desarrollo de los criterios de la Lista Roja para ecosistemas se inició con una resolución en el cuarto Congreso Mundial de la Naturaleza (World Conservation Congress) organizado por UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) en 2008, y se consolidó con otra resolución aprobada en el quinto Congreso Mundial de la Naturaleza en 2012. La versión en inglés y las traducciones al castellano y francés pueden ser encontradas en la página web de la Lista Roja de Ecosistemas de UICN (<http://www.iucnredlistofecosystems.org/es/>). Invitamos a los miembros de la comunidad de conservación a nivel mundial a traducir el presente documento en otros idiomas y hacerlo disponible en esta página.

Contribuciones de los Autores

Concibieron y diseñaron los experimentos: DAK JPR KMR EN KA AA MA SB AB EGB JSB MJB RB TMB MAB PC FAC FE DFL PGF RJH MJ RTK REL RM MAM PP BP TJR UR MDS. Llevaron a cabo los experimentos: DAK JPR SB AB JSB MJB RB FE PGF RJH RTK REL RM JM MAOM PP BP UR MDS. Analizaron los datos: DAK JPR KMR EN MA SB AB JSB MJB RB FE PGF RJH RTK REL RM JM MAOM PP BP UR MDS SZM. Escribieron el artículo: DAK JPR KMR EN KA MA SB AB EGB JSB MJB RB TMB MAB PC FAC FE DFL PGF RJH MJ RTK REL RM MAM PP BP TJR UR MDS.

Referencias

- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TM, Roberts C (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, et al. (2010) Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328: 1164-1168.
- Ayensu E, Claassen D van R, Collins M, Dearing A, Fresco L, et al. (1999) International ecosystem assessment. *Science* 286: 685-686.
- UICN (2001) Red List categories and criteria. UICN: Gland.
- Baillie JEM, Hilton-Taylor C, Stuart SN (2004) UICN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. UICN: Gland and Cambridge.
- Butchart SHM, Stattersfield AJ, Bennun LA, Shutes SM, Akçakaya HR, et al. (2004) Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List Indices for birds. *PLoS Biology* 2: 2294-2304.
- McCarthy MA, Thompson CJ, Garnett ST (2008) Optimal investment in conservation of species. *Journal of Applied Ecology* 45: 1428-1435.
- Rodrigues ASL, Pilgrim JD, Lamoreux JF, Hoffmann M, Brooks TM (2006) The value of the UICN Red List for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 71-76.
- Noss RF (1996) Ecosystems as conservation targets. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 351.
- Rodriguez JP, Rodríguez-Clark K, Baillie JE, Ash N, Benson J, et al. (2011) Establishing UICN Red List Criteria for Threatened Ecosystems. *Conservation Biology* 25: 21-29.
- Nicholson, E, Keith DA, Wilcove, DS (2009) Assessing the conservation status of ecological communities. *Conservation Biology* 23: 259-274.
- Rodriguez JP, Rodríguez-Clark, KM, Keith DA, Barrow EG, Benson J, et al. (2012) UICN Red List of Ecosystems. *Sapiens* 5: 6-70.

- Carpenter SR (2003) Regime shifts in lake systems: patterns and variation. *Excellence in ecology series*. Ecology Institute: Oldendorf/Luhe.
- Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity – ecosystem function research: Is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 267 – 294
- Loreau M (2010) Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 49-60.
- Akçakaya HR, Ferson S, Burgman MA, Keith DA, Mace GM, Todd CR. (2000) Making consistent UICN classifications under uncertainty. *Conservation Biology* 14: 1001-1013.
- Burgman MA (2005) Risks and decisions for conservation and environmental management. Cambridge University Press: Cambridge.
- Stoddard JL, Herlihy AT, Peck DV, Hughes RM, Whittier, TR, Tarquinio E (2008) A process for creating multimetric indices for large-scale aquatic surveys. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 878-891.
- Tierney GL, Faber-Langendoen D, Mitchell BR, Shriver G, Gibbs J (2009) Monitoring and evaluating the ecological integrity of forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 308-316.
- Patrick WS, Spencer P, Link J, Cope J, Field J, et al. (2010) Using productivity and susceptibility indices to assess the vulnerability of United States fish stocks to overfishing. *Fisheries Bulletin* 108: 305-322.
- Curran L, Trigg SN (2006) Sustainability science from space: quantifying forest disturbance and land use dynamics in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Science* 103:12663-12664.
- Lindenmayer DB, Likens GE, Andersen A, Bowman D, Bull M, et al. (2012) The importance of long-term studies in ecology. *Austral Ecology* 37: 745-757.
- Mace GM, Collar N, Gaston KJ, Hilton-Taylor C, Akçakaya HR, et al. (2008) Quantification of extinction risk: UICN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22: 1424-1442.
- Blab J, Riecken U, Szymank A (1995) Proposal on a criteria system for a National Red Data Book of Biotopes. *Landscape Ecology* 10: 41–50.
- Benson JS (2006) New South Wales vegetation classification and assessment: Introduction — the classification, database, assessment of protected areas and threat status of plant communities. *Cunninghamia* 9:331-381.
- Rodriguez JP, Balch JK, Rodriguez-Clark KM (2007) Assessing extinction risk in the absence of species-level data: quantitative criteria for terrestrial ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 16: 183-209.
- Riecken U (2002) Novellierung des Bundesnaturschutzgesetzes: Gesetzlich geschützte Biotope nach Paragraph 30. *Natur und Landschaft* 77: 397-406.
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, et al. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, et al. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* 486: 105-U129.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001) Diversity and productivity in a longterm grassland experiment. *Science* 294: 843–845.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Haj JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306: 1019-1020.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Thebault E, Loreau M (2005) Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *The American Naturalist* 166: E95-E114.
- Danovaro R, Gambi C, Dell'Anno A, Corinaldesi C, Fraschetti S, et al. (2008) Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology* 18: 1–8.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, et al. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-202.
- Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-191.
- CBD (1992) The Convention on Biological Diversity. CBD: Montréal.
- Cowling RM, Ego B, Knight AT, O'Farrell PJ, Reyers B, et al. (2008) An operational model for mainstreaming ecosystem services for implementation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 9483–9488.
- Tansley AG (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284–307.
- Pickett STA, Cadenasso ML (2002) The ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model, and metaphor. *Ecosystems* 5: 1–10.
- Keith DA (2009) The interpretation, assessment and conservation of ecological communities and ecosystems. *Ecological Management and Restoration* 10:S3-S15.
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Jax K, Jones CG, Pickett STA (1998) The self-identity of ecological units. *Oikos* 82:253-264.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Willis AJ (1997) The ecosystem: An evolving concept viewed historically. *Functional Ecology* 11: 268-271..
- Olson, DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GVN, et al. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *Bioscience* 51: 933-938.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, et al. (2007) Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57: 573-583.
- Faber-Langendoen D, Tart DL, Crawford, RH (2009) Contours of the revised U.S. National Vegetation Classification standard. *Bulletin of the Ecological Society of America* 90: 87-93.
- Jennings MD, Faber-Langendoen D, Loucks OL, Peet RK, Roberts D (2009) Standards for associations and alliances of the U.S. National Vegetation Classification. *Ecological Monographs* 79: 173-199.
- Chytrý M, Tichý L, Holt J, Botta-Dukát Z (2002) Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79-90.

- 53 Gaston KJ, Fuller RA (2007) Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 14-19.
- 54 Hobbs RJ, Suding KN (2009) New models for ecosystem dynamics and restoration. Island Press: Washington DC.
- 55 Westoby M, Walker B, Noy-Meir I (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274
- 56 Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE (2005) State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management* 58: 1-10.
- 57 Mac Nally R, Cunningham SC, Baker PJ, Horner GJ, Thomson JR (2011) Dynamics of Murray-Darling floodplain forests under multiple stressors: The past, present, and future of an Australian icon. *Water Resources Research* 47: W00G05
- 58 Estes JA, Doak DF, Springer AM, Williams TM (2009) Causes and consequences of marine mammal population declines in southwest Alaska: a food-web perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B* 364: 1647-1658.
- 59 Rumpff L, Duncan DH, Vesk PA, Keith DA, Wintle BA (2011) State-and-transition modelling for Adaptive Management of native woodlands. *Biological Conservation* 144: 1224-1236.
- 60 Lester RE, Fairweather PJ (2011) Creating a data-derived ecosystem-scale ecological response model that is explicit in space and time. *Ecological Modelling* 222: 2690-2703.
- 61 Fulton EA, Link JS, Kaplan IC, Savina-Rolland M, Johnson P, et al. (2011) Lessons in modelling and management of marine ecosystems: the Atlantis experience. *Fish Fisheries* 12: 171-188.
- 62 Likens GE (1992) *The ecosystem approach: its use and abuse*. Ecology Institute, Oldendorf: Luhe.
- 63 Hallenbeck WH (1986) *Quantitative risk assessment for environmental and occupational health*. Lewis Publishers: Chelsea.
- 64 Burgman MA, Ferson S, Akcakaya HR (1993) *Risk assessment in conservation biology*. Chapman and Hall: London.
- 65 Solow AR (2005) Inferring extinction from a sighting record. *Mathematical Biosciences* 195: 47-55.
- 66 Regan HM, Colyvan M, Burgman MA (2002) A taxonomy of and treatment of uncertainty for ecology and conservation biology. *Ecological Applications* 12: 618-628.
- 67 Hobbs RJ, Arico S, Aronson J, Baron JS, Bridgewater P, et al. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- 68 Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83-109.
- 69 Carpenter S, Walker B, Anderies M, Abel N. (2001) From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems* 4: 765-781.
- 70 Folke C, Carpenter SR, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, et al. (2004) Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 557-581.
- 71 Allen CR, Gunderson L, Johnson AR (2005) The use of discontinuities and functional groups to assess relative resilience in complex systems. *Ecosystems* 8: 958-966.
- 72 Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- 73 Underwood AJ, Fairweather PJ (1989) Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 16-20.
- 74 Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596
- 75 del Morel R (2007) Limits to convergence of vegetation during early primary succession. *Journal of Vegetation Science* 18: 479-488.
- 76 Holling CS (2001) Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems* 4: 390-405.
- 77 Pickett STA, Cadenao ML, Bartha S (2001) Implications from the Buell-Small Succession Study for vegetation restoration. *Applied Vegetation Science* 4: 41-52.
- 78 Micklin P (2006) The Aral Sea crisis and its future: An assessment in 2006. *Eurasian Geography and Economics* 47: 546-567.
- 79 IUCN (2011) Guidelines for the application of IUCN Red List categories and criteria. Version 9.0. Red List Standards and Petitions Subcommittee of the Species Survival Commission, IUCN: Gland.
- 80 Keith DA, Orscheck C, Simpson CC, Clarke PJ, Hughes L, et al. (2009) A new approach and case study for estimating extent and rates of habitat loss for ecological communities. *Biological Conservation* 142: 1469-1479.
- 81 Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak MA (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- 82 Hahs AK, McDonald MJ, McCarthy MA, Vesk PA, Corlett RT, et al. (2009) A global synthesis of plant extinction rates in urban areas. *Ecology Letters* 12: 1165-1173.
- 83 Rackham O (1986) *The History of the Countryside*. Dent: London.
- 84 Rosensweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge, New York.
- 85 He F, Hubell SP (2011) Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature* 473: 368-371.
- 86 Huth N, Possingham HP (2011) Basic ecological theory can inform habitat restoration for woodland birds. *Journal of Applied Ecology* 48: 293-300.
- 87 Shi JM, Ma KM, Wang JF, Zhao JZ, He K (2010) Vascular plant species richness on wetland remnants is determined by area and habitat heterogeneity. *Biodiversity and Conservation* 19: 1279-1295.
- 88 Sang A, Teder T, Helm A, Partel M (2010) Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143: 1405-1413.
- 89 Barbone E, Basset A (2010) Hydrological constraints to macrobenthic fauna biodiversity in transitional waters ecosystems. *Rendiconti lincei.- Scienze fisiche e naturali* 21: 301-314.
- 90 Andren H (1996) Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos* 76: 235-242.
- 91 Radford JQ, Bennett AF, Cheers GJ (2005) Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.
- 92 Caughley G (1994) Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- 93 MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press: Princeton.
- 94 Lapointe NW, Corkum LD, Mandrak NE (2010) Macrohabitat of fishes in shallow waters of the Detroit River. *Journal of Fish Biology* 76: 446-466.
- 95 Harpole WS, Tilman D (2007) Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446: 791-793.
- 96 McKnight MW, White PS, McDonald RI, Lamoreaux JF, Sechrest W, et al. (2007) Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLOS Biology* 5: e272.
- 97 Visconti P, Pressey RL, Segan DB, Wintle BA (2010) Conservation planning with dynamic threats: The role of spatial design and priority setting for species' persistence. *Biological Conservation* 143: 756-767.
- 98 Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- 99 Burgman MA, Fox JD (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19-28.
- 100 Mucina L, Rutherford M. 2006. *The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland*. South African National Biodiversity Institute: Pretoria.
- 101 Yamano H, Tamura M (2004) Detection limits of coral reef bleaching by satellite remote sensing: Simulation and data analysis. *Remote Sensing of Environment* 90: 86-103.
- 102 Todd BJ, Kostylev VP, Shaw J (2006) Benthic habitat and sun-illuminated seafloor topography, Browns Bank, Scotian Shelf, offshore Nova Scotia. Geological Survey of Canada.
- 103 Costello MJ, Cheung A, de Hauwere NJ (2010) Surface area and the seabed area, volume, depth, slope, and topographic variation for the world's seas, oceans, and countries. *Environmental Science and Technology* 44: 8821-8828.
- 104 Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, et al. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- 105 Essl F, Dullinger S, Moser D, Rabitsch W, Kleinbauer I (2012) Vulnerability of mires under climate change: implications for nature conservation and climate change adaptation. *Biodiversity and Conservation* 21: 655-669.
- 106 Peterson CH, Rice D, Short JW, Esler D, Bodkin J, et al. (2003) Long-Term Ecosystem Response to the Exxon Valdez Oil Spill. *Science* 302: 2082-2086.
- 107 Blodgett N, Stow DA, Frankin J, Hope AS (2010) Effect of fire weather, fuel age and topography on patterns of remnant vegetation following a large fire event in southern California, USA. *International Journal of Wildland Fire* 19: 415-426.
- 108 Green PT, O'Dowd DJ, Abbott KL, Jeffery M, Retallick K, Mac Nally R (2011) Invasional meltdown: invader-invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology Letters* 92: 1758-1768.
- 109 Mearns AJ, Reisch DJ, Oshida PS, Ginn T (2010) Effects of pollution on marine organisms. *Water environment research* 82: 2001-2046.
- 110 Klemas V (2010) Tracking oil slicks and predicting their trajectories using remote sensors and models: case studies of the Sea Princess and Deepwater Horizon oil spills. *Journal of Coastal Research* 26: 789-797.
- 111 Gaston KJ (1993) *Rarity*. Chapman and Hall: London.
- 112 Keith DA (1998) An evaluation and modification of World Conservation Union Red List criteria for classification of extinction risk in vascular plants. *Conservation Biology* 12:1076-1090.
- 113 Hartley S, Kunin WJ (2003) Scale dependency of rarity, extinction risk, and conservation priority. *Conservation Biology* 17: 1559-1570.
- 114 Byrne M, Hopper SD (2008) Granite outcrops as ancient islands in old landscapes: evidence from the phylogeography and population genetics of *Eucalyptus caesia* (Myrtaceae) in Western Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 93: 177-188.
- 115 Vrijenhoek RC (2010) Genetic diversity and connectivity of deep-sea hydrothermal vent metapopulations. *Molecular Ecology* 19: 4391-4411.
- 116 Comin FA (2010) *Ecological restoration: A global challenge*. Cambridge University Press: Cambridge.
- 117 Pickett STA (1989) Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In: Likens GE, editor. *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. Springer-Verlag: New York pp. 110-135.
- 118 Fukami T, Wardle DA (2005) Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2105-2115.
- 119 Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1-23.
- 120 Peterson G, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1: 6-18.
- 121 Larsen TH, Williams NM, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
- 122 Diamond JM. 1989. *The Present, Past and Future of Human-Caused Extinction* Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Series B 325: 469-477.
- 123 Thebault E, Huber V, Loreau M (2007) Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116: 163-173.
- 124 Fritz H, Loreau M, Chamaillé-Jammes S, Valeix M, Clobert J (2011) A food web perspective on large herbivore community limitation. *Ecography* 34: 196-202.
- 125 Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M (2006) Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* 4: 129-135.
- 126 Goudard A, Loreau M (2008) Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: An interaction web model. *American Naturalist* 171:91-106.
- 127 Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic cascades in terrestrial ecosystems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155: 141-153.

- 128 Ripple WJ, Beschta RL (2004) Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *Bioscience* 54: 755-766.
- 129 Vázquez DP, Simberloff D (2003) Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters* 6: 1077-1083.
- 130 Lundberg J, Moberg F (2003) Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6: 87-98.
- 131 Staver AC, Bond WD, Stock WD, van Rensburg SJ, Waldram MS (2009) Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications* 19: 1909-1919.
- 132 Araoz E, Grau HR (2010) Fire-mediated forest encroachment in response to climatic and land-use change in subtropical Andean treelines. *Ecosystems* 13: 992-1005.
- 133 Lindenmayer DB, Likens GE (2001) Direct measurement versus surrogate indicator species for evaluating environmental change and biodiversity loss. *Ecosystems* 14: 47-59.
- 134 Keith DA, Holman L, Rodoreda S, Lemmon J, Bedward M (2007) Plant Functional Types can predict decade-scale changes in fire-prone vegetation. *Journal of Ecology* 95: 1324-1337.
- 135 Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999) Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems* 2: 95-113.
- 136 Yachi, S, Loreau, M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 1463-1468.
- 137 Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- 138 Fischer J, Lindenmayer DB, Blomberg SP, Montague-Drake R, Felton A, Stein JA (2007) Functional richness and relative resilience of bird communities in regions with different land use intensities. *Ecosystems* 10: 964-974.
- 139 Walters C, Kitchell JF (2001) Cultivation/depensation effects on juvenile survival and recruitment. Implications for the theory of fishing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 39-50.
- 140 Molnar JL, Gamboa RL, Revenga C, Spalding MD (2008) Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 485-492.
- 141 Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Thébault E, Loreau M (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522-538.
- 142 Calcagno V, Sun C, Schmitz OJ, Loreau M. (2011) Keystone Predation and Plant Species Coexistence: The Role of Carnivore Hunting Mode. *The American Naturalist* 177:E1-E13.
- 143 Loreau M, Mouquet N, Gonzalez A (2003) Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 12765-12770.
- 144 Lindenmayer DB, Fischer J (2006) *Habitat fragmentation and landscape change*. Island Press: Washington DC.
- 145 Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR (2009) Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 3019-3025.
- 146 Lee JK, Park RA, Mausell PW (1992) Application of geoprocessing and simulation modeling to estimate impacts of sea level rise on the northeast coast of Florida. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 58: 1579-1586.
- 147 King KJ, Cary GJ, Bradstock RA, Chapman J, Pyrke A and Marsden-Smedley JB (2006) Simulation of prescribed burning strategies in south-west Tasmania, Australia: effects on unplanned fires, fire regimes, and ecological management values. *International Journal of Wildland Fire* 15: 527-540.
- 148 Scholze M, Knorr W, Nigel W, Arnell NW, Prentice IC (2006) A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 13116-13120.
- 149 Midgley GF, Davies ID, Albert CH, Altwegg R, Hannah L, et al. (2010) BioMove – an integrated platform simulating the dynamic response of species to environmental change. *Ecography* 33: 612-616.
- 150 Burgman MA, Keith DA, Walshe TV (1999) Uncertainty in comparative risk analysis for threatened Australian plant species. *Risk Assessment* 19: 585-598.
- 151 Czembor CA, Vesik PA (2009) Incorporating between-expert uncertainty into state-and-transition simulation models for forest restoration. *Forest ecology and management* 259: 165-175.
- 152 Jacquez GM, Kaufmann A, Goovaerts P (2008) Boundaries, links and clusters: a new paradigm in spatial analysis? *Environmental and Ecological Statistics* 15: 403-419.
- 153 Keith DA, Burgman MA (2004) The Lazarus effect: can the dynamics of extinct species lists tell us anything about the status of biodiversity? *Biological Conservation* 117: 41-48.
- 154 Costello MJ (2009) Distinguishing marine habitat classification concepts for ecological data management. *Marine Ecology Progress Series* 397: 253-268.
- 155 Kontula T, Raunio A (2009) New method and criteria for national assessments of threatened habitat types. *Biodiversity and Conservation* 18: 3861-3876.
- 156 Ramirez-Llodra E, Brandt A, Danovaro R, De Mol B, Escobar E, et al. (2010) Deep, diverse and definitely different: unique attributes of the world's largest ecosystem. *Biogeosciences* 7: 2851-2899.
- 157 Miller RM, Rodriguez JP, Aniskowicz-Fowler T, Bambaradeniya C, Boles R, et al. (2007) National threatened species listing based on IUCN Criteria and Regional Guidelines: current status and future perspectives. *Conservation Biology* 21: 684-696.
- 158 Possingham HP, Aneliman S, Burgman MA, Medellin RA, Master LL, Keith DA (2002) Limits to the use of threatened species lists. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 503-507.
- 159 Zhao HL, Z. X., Zhou RI, Zhang TH, Drake S (2005) Desertification processes due to heavy grazing in sandy rangeland, Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments* 63: 309-319.
- 160 Ludwig JA, Bastin GE, Chewings VH, Eager RW, Liedloff AC (2007) Leakiness: a new index for monitoring the health of arid and semiarid landscapes using remotely sensed vegetation cover and elevation data. *Ecological Indicators* 7: 442-454.
- 161 Pounds JA, Fogden MPL, Campbell JH (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611-615.
- 162 Cabezas A, Comin FA, Begueria S, Trabucchi M. (2009) Hydrologic and landscape changes in the Middle Ebro River (NE Spain): implications for restoration and management. *Hydrology and Earth System Sciences* 13: 1-12.
- 163 Mittermeier GL, Zinck JA (2003) Remote sensing of soil salinity: potential and constraint. *Remote Sensing of the Environment* 85: 1-20.
- 164 Rogers CS (1990) Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* 62: 185-202.
- 165 Watling L, Norse EA (1998) Disturbance of the seabed by mobile fishing gear: A comparison to forest clearcutting. *Conservation Biology* 12: 1180-1197.
- 166 Hannah J, Bell RG (2012) Regional sea level trends in New Zealand. *Journal of Geophysical Research* 117: C01004.
- 167 Hong S, Shin I (2010) Global Trends of Sea Ice: Small-Scale Roughness and Reflective Index. *Journal of Climate* 23: 4669-4676.
- 168 Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, et al. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 98: 572-592.
- 169 Clarke PJ, Latz PK, Albrecht DE (2005) Long-term changes in semi-arid vegetation: Invasion of an exotic perennial grass has larger effects than rainfall variability. *Journal of Vegetation Science* 16: 237-248.
- 170 Miller G, Friedel M, Adam P, Chewings V (2010) Ecological impacts of buffel grass (*Cenchrus ciliaris* L.) invasion in central Australia – does field evidence support a fire-invasion feedback? *The Rangeland Journal* 32: 353-365.
- 171 Eisenhauer N, Milcu A, Sabais ACW, Bessler H, Brenner J, et al. (2011) Plant Diversity Surpasses Plant Functional Groups and Plant Productivity as Driver of Soil Biota in the Long Term. *PLoS ONE* 6: e16055.
- 172 Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, et al. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 104: 18123-18128.
- 173 Thompson JN (1997) Conserving interaction biodiversity. In O. R. Pickett STA, In: Shachak M, Likens GE, editors. *The Ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. Chapman and Hall: New York.
- 174 Springer AM, Estes JA, van Vliet GB, Williams TM, Doak DF, et al. (2003) Sequential megafauna collapse in the North Pacific Ocean: an ongoing legacy of industrial whaling? *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 12223-12228.
- 175 Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* 29: 215-233.
- 176 Arias-González JE, Acosta-González G, Membrillo N, Garza-Pérez JR, Castro-Pérez JM (2012) Predicting spatially explicit coral reef fish abundance, richness and Shannon-Weaver index from habitat characteristics. *Biodiversity and Conservation* 21: 115-130.

Tabla 1. Contenido propuesto para la descripción de los ecosistemas evaluados.

Elementos de definición operacional	Componentes de la descripción del ecosistema
1. Ensamble de biota característica	Identificar los rasgos bióticos determinantes <ul style="list-style-type: none"> a) Listado de especies nativas utilizadas para el diagnóstico y descripción de su dominancia relativa y unicidad b) Listado de los componentes funcionales de la biota característica e identificación de sus roles c) Descripción de los límites de variabilidad en la biota del ecosistema d) Fotografías ejemplares
2. Ambiente físico asociado	Identificar los rasgos abióticos determinantes (e.g. clima, terreno, hidroquímica, profundidad, turbidez, corrientes oceánicas, sustrato, etc.) <ul style="list-style-type: none"> a) Textos descriptivos y referencias de los estados característicos o valores de las variables abióticas b) Descripciones gráficas de las variables abióticas c) Fotografías ejemplares
3. Procesos e interacciones entre los componentes <ul style="list-style-type: none"> – entre la biota – entre la biota y el ambiente 	Describir los procesos clave del ecosistema y los procesos amenazantes <ul style="list-style-type: none"> a) Textos descriptivos y referencias b) Modelos de proceso diagramáticos c) Fotografías ejemplares
4. Extensión espacial	Describir la distribución y extensión <ul style="list-style-type: none"> a) Mapas b) Estimados de área c) Series de tiempo, proyecciones (pasado, presente, futuro)
5. Contexto de la clasificación	Referencias cruzadas con clasificaciones ecológicas relevantes <ul style="list-style-type: none"> a) Fuente de la clasificación b) Clasificación de hábitat de UICN c) Clasificaciones eco-regionales
6. Estado(s) de referencia	Describir el punto de colapso específico al ecosistema <ul style="list-style-type: none"> a) Variable indicadora b) Intervalo de colapso acotado, umbral identificado

Ver ejemplos en el Apéndice S2.

Tabla 2. Variables bióticas y abióticas para la evaluación de la degradación funcional del ecosistema del Mar de Aral, sus valores de referencia cuando el ecosistema aún se consideraba funcional (entre 1911 y 1960) y umbrales acotados que definen el estado colapsado, suponiendo que el colapso ocurrió entre 1976 y 1989.

	Estado funcional de referencia (1911-1960)	Umbral de colapso acotado (datos de referencia 1976, 1989)
Riqueza de especies de peces y capturas de la pesca comercial (t)	20, 44.000	4 - 10, 0
Volumen del mar (km ³)	1.089	364 - 763
Área de superficie marina (km ²)	67.499	39.734 - 55.700
Salinidad promedio (g.l ⁻¹)	10	14 - 30

Datos de [78]. (Mayor información en el Apéndice 2.5).

Tabla 3. Criterios de la Lista Roja de Ecosistemas de UICN, versión 2.0.

	En Peligro Crítico	En Peligro	Vulnerable
A Reducción de la distribución geográfica en CUALQUIERA de los siguientes períodos de tiempo:			
1 Presente (durante los últimos 50 años)	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
2a Futuro (durante los próximos 50 años)	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
2b Futuro (a lo largo de cualquier período de 50 años que incluya el presente y el futuro)	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%
3 Histórico (desde 1750)	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
B Distribución geográfica restringida indicada por CUALQUIERA de los siguientes estimados (B1, B2 o B3):			
1 Area de un polígono convexo mínimo que abarque todos los sitios donde está presente (Extensión de la Presencia - EOO)	≤ 2.000 km ²	≤ 20.000 km ²	≤ 50.000 km ²
Y por lo menos una de las siguientes (a-c):			
(a) Disminución continua observada o inferida a partir de:			
i. una medida de extensión espacial apropiada al ecosistema; O			
ii. una medida de la calidad ambiental apropiada para la biota característica del ecosistema; O			
iii. una medida de alteración de las interacciones bióticas apropiada para la biota característica del ecosistema.			
(b) Procesos de amenaza observados o inferidos que probablemente causen disminuciones continuas en la distribución geográfica, la calidad ambiental, o las interacciones bióticas en los próximos 20 años.			
(c) El ecosistema existe en ...	1 localidad	≤ 5 localidades	≤ 10 localidades
2 El número de celdas 10 x 10 km ocupadas (Área de Ocupación - AOO)	≤ 2	≤ 20	≤ 50
Y por lo menos uno de los subcriterios (a-c) señalados para B1.			
3 Muy pocas localidades (generalmente menos de 5) Y susceptible a efectos de actividades humanas o eventos estocásticos en el futuro próximo y por lo tanto capaz de colapsar o clasificar como CR en un lapso de tiempo muy corto (B3 sólo puede conducir a una clasificación como VU).			VU
C Degradación ambiental			
1 Degradación ambiental durante los últimos 50 años, basada en el cambio de una variable abiótica* que afecta...	≥ 80% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa**	≥ 50% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
		≥ 80% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa	≥ 80% de la extensión con ≥ 30% severidad relativa
			≥ 30% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa
2 Degradación ambiental durante los próximos 50 años o cualquier período de 50 años que incluya el presente y el futuro, basada en el cambio de una variable abiótica que afecta...	≥ 80% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
		≥ 80% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa	≥ 80% de la extensión con ≥ 30% severidad relativa
			≥ 30% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa
3 Degradación ambiental desde 1750, basada en el cambio de una variable abiótica que afecta...	≥ 90% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa	≥ 70% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa	≥ 70% de la extensión con ≥ 70% severidad relativa
		≥ 90% de la extensión con ≥ 70% severidad relativa	≥ 90% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
			≥ 50% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa
D Alteración de los procesos o interacciones bióticas			
1 Alteración de los procesos o interacciones bióticas durante los últimos 50 años, basada en el cambio de una variable biótica* que afecta...	≥ 80% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa**	≥ 50% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
		≥ 80% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa	≥ 80% de la extensión con ≥ 30% severidad relativa
			≥ 30% de la extensión con

				≥ 80% severidad relativa
2	Alteración de los procesos o interacciones bióticas durante los próximos 50 años, o cualquier período de 50 años que incluya el presente y el futuro, basada en el cambio de una variable biótica que afecta...	≥ 80% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa	≥ 50% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
			≥ 80% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa	≥ 80% de la extensión con ≥ 30% severidad relativa
				≥ 30% de la extensión con ≥ 80% severidad relativa
3	Alteración de los procesos o interacciones bióticas desde 1750 basada en el cambio de una variable biótica que afecta...	≥ 90% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa	≥ 70% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa	≥ 70% de la extensión con ≥ 70% severidad relativa
			≥ 90% de la extensión con ≥ 70% severidad relativa	≥ 90% de la extensión con ≥ 50% severidad relativa
				≥ 50% de la extensión con ≥ 90% severidad relativa
E	Análisis cuantitativo que estime que la probabilidad de colapso de un ecosistema es ...	≥ 50% dentro de 50 años	≥ 20% dentro de 50 años	≥ 10% dentro de 100 años

Estos criterios reemplazan el grupo de cuatro criterios propuestos anteriormente [12]. Ver Apéndice S1 para la definición de términos.

* para mayor información sobre la selección de variables apropiadas sobre la biota nativa característica de un ecosistema, véase el texto.

** para mayor información sobre sobre la severidad relativa de la degradación, véase el texto y la Fig. 6.

Tabla 4. Ejemplos de variables potencialmente adecuadas para evaluar severidad de degradación ambiental bajo el criterio C.

Proceso de degradación	Ejemplo de Variables	Referencias
Desertificación de pastizales	Proporción de cobertura de suelo descubierto, densidad del suelo, índices de compactación de suelo, índices de cobertura terrestre basados en sensores remotos	[159,160]
Eutrofización de suelos, ríos o lagos	Niveles de nitrógeno disuelto o en el suelo, fósforo, cationes, oxígeno, turbidez, bioensayos	[15]
Des-humidificación de bosques nublados	Cobertura de nubes, altitud de nubes	[161]
Deforestación por lluvia ácida	Química del agua de lluvia	[62]
Homogenización de micro-hábitats	Diversidad de los rasgos del micro-terreno, variación espacial en la profundidad y duración de inundación	[162]
Cambios del régimen hídrico o hidroperíodo	Monitoreo en campo del volumen del flujo de corrientes, o profundidad de la capa de agua piezométrica; teledetección de la extensión espacial de la superficie acuática, frecuencia y profundidad de inundación	[57]
Salinización de suelos o humedales	Monitoreo en campo de la salinidad de suelos o de aguas subterráneas, teledetección del albedo de la superficie terrestre.	[163]
Sedimentación de ríos, arrecifes coralinos	Tasas de acumulación de sedimentos, carga de sedimentos en ríos, descarga, turbidez de la columna de agua, frecuencia e intensidad de las firmas espectrales característicos de plumas de sedimentación	[164]
Simplificación estructural de ecosistemas marinos bénticos (e.g. por pesca de arrastre)	Micro-relieve, abundancia de sedimentos bénticos, frecuencia de la pesca de arrastre y patrones espaciales	[165]
Aumento del nivel del mar	Monitoreo acústico del nivel del mar, extensión de la inundación por mareas	[166]
Regresión de las masas de hielo	Teledetección de la extensión de masas de hielo	[167]

Tabla 5. Ejemplos de variables bióticas potencialmente adecuadas para evaluar severidad de alteración de procesos bióticos bajo el criterio D.

Variable	Papel sobre la resiliencia y funcionamiento del ecosistema	Ejemplo
Riqueza de especies (número de especies de un grupo taxonómico por unidad de área)	Los procesos ecológicos disminuyen a un ritmo acelerado con pérdida de especies [168]. La riqueza de especies se relaciona indirectamente con el funcionamiento y resiliencia del ecosistema a través de sus correlaciones con la diversidad funcional, redundancia y complementación (ver más adelante)	La respuesta de la diversidad de gramíneas y la abundancia relativa ante distintos grados de pastoreo en pastizales [135].
Composición de especies y dominancia	Cambios en la dominancia y la estructura de la comunidad son síntomas del cambio del comportamiento e identidad del ecosistema	Cambios en la dieta de depredadores tope (ballenas asesinas) debido a los efectos de la sobre pesca en las focas, causaron la disminución de la depredación de los erizos que se alimentan de algas marinas por parte de las nutrias, esto resultó una explosión en las poblaciones de erizos con el consecuente colapso de las poblaciones de sargazo gigantes, los cuales son los dominantes estructurales del bentos [58]. Ver Apéndice S2.
Abundancia de especies clave (ingenieros del ecosistema, depredadores y herbívoros clave, competidores dominantes, dominantes estructurales, especies invasoras transformadoras)	Las invasiones de ciertos tipos de plantas foráneas pueden alterar el comportamiento e identidad del ecosistema, convirtiéndolos en hábitats inadecuados para la persistencia de la biota nativa característica. Las especies foráneas transformadoras se diferencian de las invasiones benignas que no alteran significativamente la función ni la dinámica del ecosistema.	La invasión de las 'hormigas locas' (crazy ants) simplifica la estructura de los bosques, reduce la diversidad de fauna y de ingenieros del ecosistema nativos [108]. La invasión de Buffel Grass (<i>Cenchrus ciliaris</i> L.) de los matorrales y sabanas australianos los ha hecho más susceptibles al fuego y menos favorables para la persistencia de especies nativas [169,170].
Diversidad funcional (número y equidad de tipos)	Una alta diversidad de tipos funcionales de especies (e.g. tipos de usos de recursos, tipos de respuestas a disturbios) promueve la co-existencia a través de la repartición de recursos, diversificación de nichos y mutualismos [71]. Mecanismos similares a la complementariedad funcional (ver más abajo).	La alta diversidad de recursos derivados de las plantas sustenta la composición, diversidad y función de la biota del suelo [171]. Los regímenes de fuego promueven la co-existencia de diferentes grupos funcionales vegetales [134]. Apéndice S2.
Redundancia funcional (número de taxones por tipo; redundancia dentro y entre escalas; ver (Allen et al. 2005)	Especies menores funcionalmente equivalentes pueden actuar como sustitutas tras la pérdida o degradación de especies dominantes si muchas especies desempeñan roles funcionales similares (redundancia funcional). Una baja riqueza de especies puede estar asociada con baja resiliencia y altos riesgos para el funcionamiento del ecosistema en caso de cambios ambientales [71,135].	Respuestas de las comunidades de aves a distintos niveles de intensidad en el uso de la tierra [138].
Complementariedad funcional (disparidad entre tipos de especies)	La complementariedad funcional entre especies (e.g. en el uso de recursos, tamaño corporal, estatura, estatus trófico, fenología) mejora la coexistencia a través de la partición de nichos y el mantenimiento de los procesos del ecosistema [172]	Una alta complementariedad funcional tanto dentro de ensamblajes de plantas como de polinizadores promueve el reclutamiento de comunidades de plantas más diversas [125].
Diversidad en las interacciones (frecuencia y dominancia de interacciones, propiedades de las matrices de redes)	Las interacciones dan forma a la organización de los ecosistemas, median la evolución y persistencia de las especies participantes e influyen en las funciones del ecosistema (e.g. productividad) [173]	El sobrepastoreo reduce la diversidad de las interacciones de polinización [129].
Diversidad trófica (número de niveles tróficos, interacciones dentro de niveles, estructura de cadena alimentaria)	Los efectos compensatorios de la depredación y competencia por recursos mantienen la coexistencia de los competidores inferiores y presas. La pérdida o reducción de algunas interacciones (e.g. por sobreexplotación de depredadores tope) puede precipitar cascadas tróficas a través de la eliminación competitiva o la sobreabundancia de depredadores generalistas.	Ensamblajes diversos de carnívoros (i.e. diversos rasgos de comportamiento y densidades) promueven la coexistencia de especies de plantas [142], reducciones de las presas primarias precipitan cambios de dieta y de fase [174].
Flujo espacial de organismos (tasa, sincronización, frecuencia y duración de los movimientos de especies entre ecosistemas)	Intercambios espaciales entre ecosistemas locales en paisajes heterogéneos aseguran el funcionamiento del ecosistema [143]. Los intercambios pueden ser de recursos, genes o la participación en procesos [130]	Peces e invertebrados herbívoros migran desde praderas de fanerógamas marinas y manglares hacia arrecifes, lo cual reduce la abundancia de algas en arrecifes y mantiene sustratos adecuados para el establecimiento de larvas de coral luego de la perturbación [175].
Complejidad estructural (e.g. índices de complejidad, número y cobertura de estratos verticales en bosques, arrecifes, índices de teledetección)	Una arquitectura simplificada reduce la diversidad de nichos, proveyendo hábitats adecuados para un menor número de especies, incrementando la exposición a depredadores, o aumentando la competencia por recursos (debido a una reducción en la partición)	Arrecifes coralinos estructuralmente complejos sustentan una mayor diversidad de peces [176], bosques estructuralmente complejos sustentan una mayor diversidad de aves [86].

Tabla 6. Resumen de las evaluaciones piloto para 20 ecosistemas de ambientes dulceacuícolas (D), terrestres (T), marinos (M) y subterráneos (S).

	Estatus según evaluación local	Estatus UICN	# criterios evaluados	# subcriterios evaluados	# subcriterios que sustentan estatus final	Criterios espaciales evaluados	Criterios funcionales evaluados	Criterios determinantes del estatus final
1 Pantanos de tierras altas costeras, Australia (D)	EN	EN-CR	4	9	2	+	+	A2,C2
2 Turberas altas, Alemania (D)	CR	CR	3	6	2	+	+	A3,C3
3 Vegetación pionera de tamariscos alemanes, Europa (D)	EN	EN	2	5	3	+		A1,A3, B2a,b
4 Pantanos, ciénagas y lagos en la cuenca Murray-Darling, Australia (D)	NE	EN-CR	4	10	2	+	+	D1,D3
5 Mar de Aral, Uzbekistan y Kazakstan (D)		CO	4	12	9	+	+	A1-3, C1-3, D1-3
6 Cañaverales, Europa (D)	LC	VU	4	8	3	+	+	A1,A3,D1
7 Bosques de gonakier en las zonas inundables del Río Senegal (D)		CR	3	6	2	+	+	A1,A3
8 Ecosistemas en llanuras de inundación de eucaliptos rojos o boj negros ribereños, sur-este australiano (D)	NE	VU	4	12	3	+	+	A2,C1,C2
9 Bosques de coolibah–boj negro, Australia (F/T)	EN	EN	3	7	1	+	+	C1
10 Matorral de enredaderas semi-siempreverdes, Australia (T)	EN	EN	2	2	2	+		A3,B2a
11 Arbustal de tepui, Venezuela (T)	LC	LC	3	8	8	+	+	A1-3,B1-3, D1-3
12 Campos de grava de granito y planicies arenosas, Nueva Zelanda (T)	LC	LC	4	11	11	+	+	A1-3,B1-3, C1-3,D1-3
13 Fynbos de las planicies arenosas del cabo, Sur África (T)	CR	CR	2	6	1	+		B1a,b
14 Bosques de tapia (<i>Uapaca bojeri</i>), Madagascar (T)	NE	EN	2	4	1	+		A3
15 Alvar de los grandes lagos, Norteamérica (T)		VU-EN	3	5	1	+	+	A3
16 Bosques de queipo gigante, Alaska (M)	NE	EN-CR	2	4	2	+	+	D1,D3
17 Arrecifes coralinos caribeños (M)	NE	EN-CR	2	5	2	+	+	D1,D3
18 Praderas de fanerógamas marinas del sur de Australia (M)	NE	EN-CR	3	6	2	+	+	A1,C1
19 Lagunas de Coorong, Australia (F/M)	NE	CR	5	9	4	+	+	B1a,b,C2, D1,E
20 Manantiales kársticos, Sur de Australia (C/F)	NE	CR	3	7	3	+	+	B1b,C1,C2

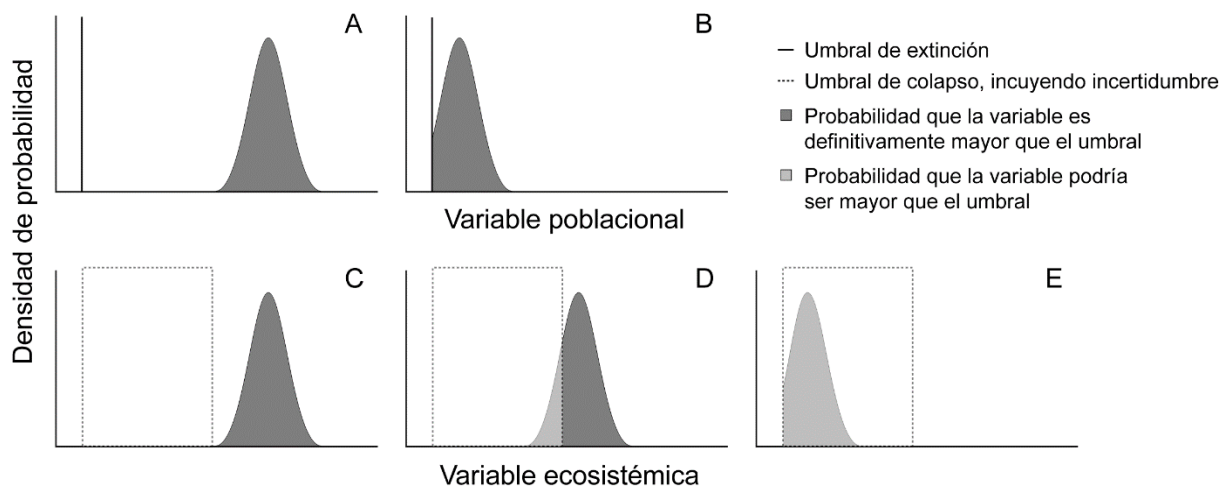


Figura 1. Funciones de densidad de probabilidad para las variables poblacionales y del ecosistema que miden la proximidad a los umbrales que definen la extinción de especies (A, B) y el colapso del ecosistema (C, D). Las funciones de densidad de probabilidad representan la incertidumbre en la medición de las variables. Para especies, el umbral poblacional que define la extinción se conoce con certeza (e.g. abundancia igual a cero para una especie, definida por la línea vertical en A y B). En A, la población estimada es definitivamente mayor que el umbral de extinción, por lo cual no cabe duda de que la especie existe. Alternativamente, la probabilidad de que la abundancia se encuentre por encima del umbral (el área bajo la curva) puede ser menor a uno (B), en cuyo caso la especie podría estar extinta o existente. El área sombreada es la probabilidad de que la especie permanezca en existencia. Para los ecosistemas, el eje x puede representar la distribución espacial, el número de especies, la calidad del agua etc. Al contrario de las especies, la incertidumbre en la definición del colapso de ecosistema conlleva a un intervalo de valores posibles para este umbral (caja punteada en C y D). La variable del ecosistema se encuentra por encima de la cota superior en algunos casos (C), por lo cual no cabe duda de que el ecosistema persiste. Por otro lado, los valores probables de la variable del ecosistema pueden intersectarse con el umbral incierto (D), en cuyo caso el ecosistema puede o no haber colapsado. En este caso, existe la probabilidad de que el parámetro del ecosistema se encuentre por encima de la cota superior del umbral (gris oscuro), lo cual genera una cota inferior en la probabilidad de que el ecosistema persista (i.e. que no ha colapsado). Existe una probabilidad adicional (gris claro) de que el parámetro del ecosistema se encuentre por encima del umbral la cual depende del grado de incertidumbre del umbral (i.e. ancho del cuadro). La suma de estas dos probabilidades establece una cota superior en la probabilidad de que el ecosistema persista. Al aumentar el deterioro (E), la cota inferior de la probabilidad de que el ecosistema persista es cero (sin sombreado) y la cota superior es el área de color claro.

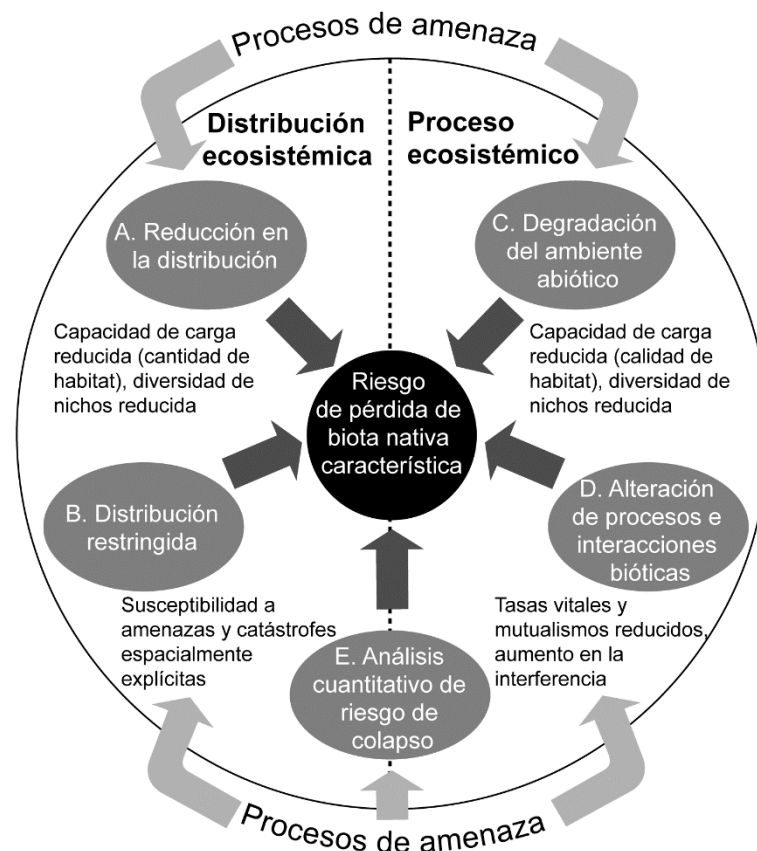


Figura 2. Mecanismos del colapso del ecosistema y síntomas del riesgo de colapso.

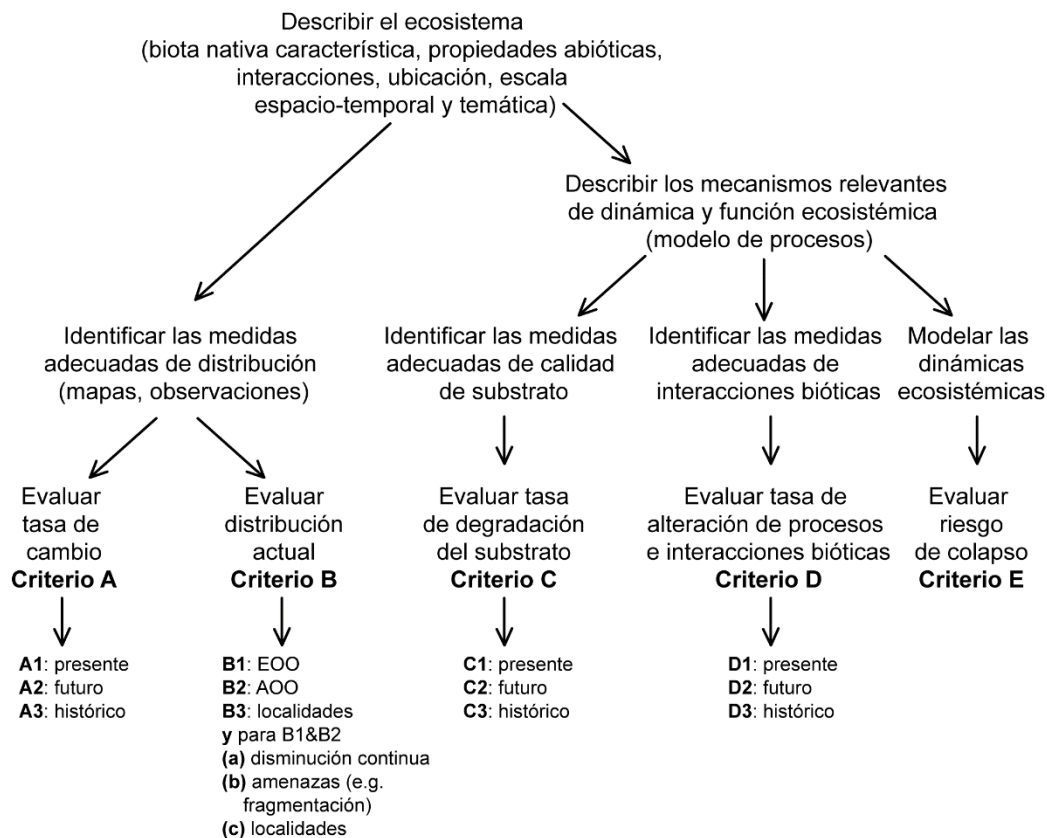


Figura 3. Protocolo para la evaluación de riesgos de colapso de un ecosistema utilizando los criterios propuestos para la Lista Roja V 2.0 (ver Tabla 3).

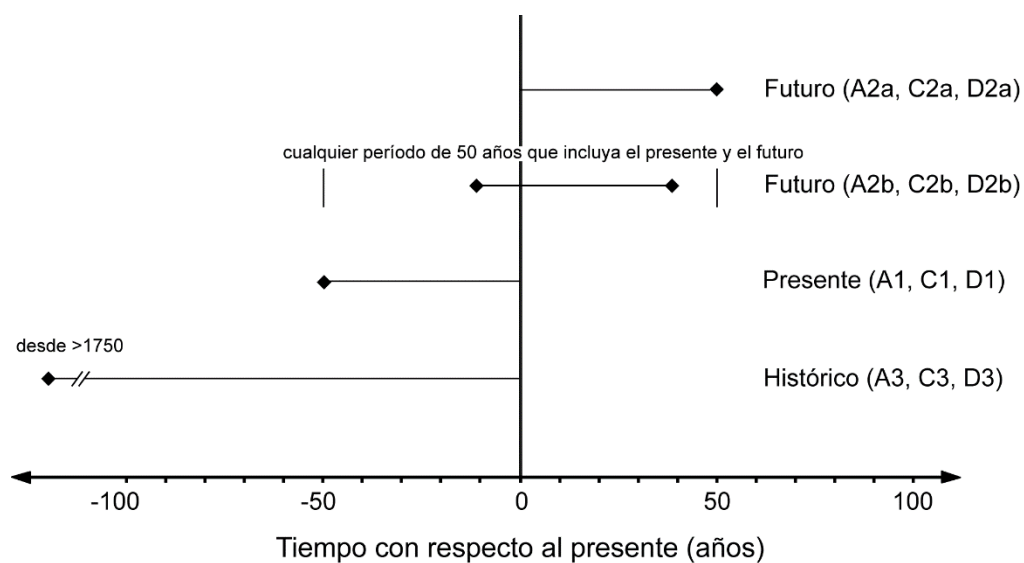


Figura 4. Escalas temporales para la evaluación del cambio bajo los criterios A, C y D.

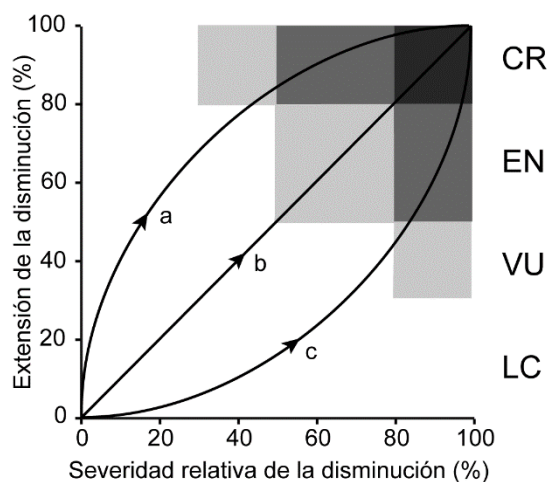


Figura 5. Vías contrastantes para la degradación ambiental o biótica y su clasificación de riesgo correspondiente bajo los criterios C y D. (a) degradación inicialmente extensa y benigna, que luego incrementa en severidad. (b) la severidad y extensión de la degradación aumentan a tasas similares. (c) degradación localizada pero severa, que luego aumenta en extensión. Los ecosistemas apenas por debajo de los umbrales para el estatus Vulnerable (e.g. degradación en la calidad ambiental extremadamente severa (>80%) en más del 20-30% de la distribución, o degradación severa (>30%) en más del 70-80% de la distribución) pueden ser clasificados bajo la categoría de Casi Amenazado (NT).

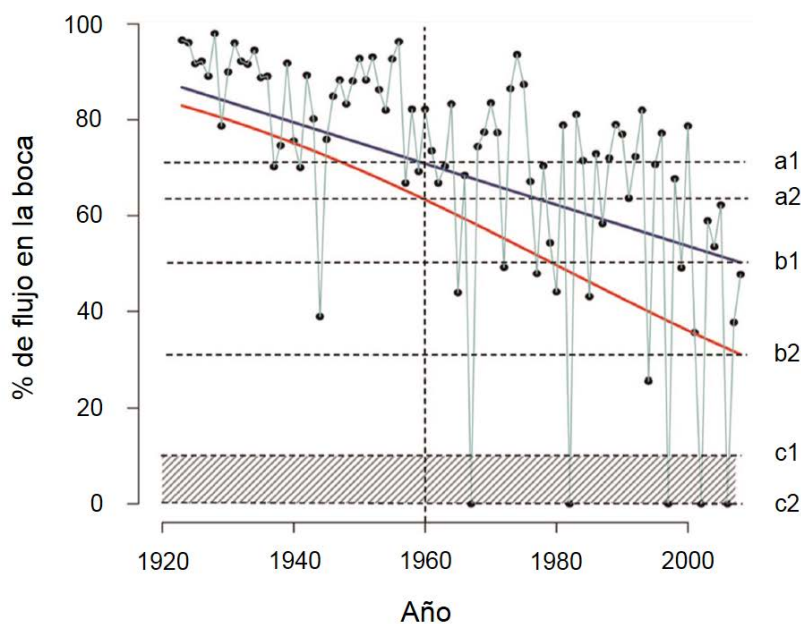


Figura 6. Estimación de la severidad relativa de la degradación ambiental (criterio C) o alteración de las interacciones bióticas (criterio D). Ejemplo utilizando datos del torrente de un río como un porcentaje del promedio de flujos no regulados (línea turquesa que une los círculos negros) para el Río Murray adaptado a partir de [57], ver Apéndice S2.8. Existe incertidumbre tanto en la tasa de disminución del flujo (dos regresiones lineales alternativas) así como del nivel de flujo al cual el ecosistema dependiente del agua colapsaría (área sombreada). El umbral de colapso es el nivel de flujo del río que resultaría en la mortalidad masiva de árboles y el reemplazo de la vegetación boscosa (probablemente por arbustales). Se estimó que esto ocurriría cuando el flujo promedio lo calculado por una regresión a largo plazo disminuye a 0 - 10% de los niveles de flujo no regulado (mostrado como el estimado acotado c1 - c2, líneas punteadas), ya que la degradación extensiva del bosque comenzó a ocurrir cuando el flujo era igual a cero en varios años de la última década (ver el modelo del proceso y la justificación en el Apéndice S2.8). Basado en un modelo de regresión Gaussiana de 'mejor-ajuste' para los datos de flujo (línea azul oscura), el flujo promedio disminuyó de 71% en 1960 (línea punteada a1) a 50% en 2009 (línea punteada b1). Un modelo de regresión beta (línea roja) aportó un ajuste mejorado a los datos e indica una disminución en el flujo promedio de 63% en 1960 (a2) a 31% en 2009 (b2). Un estimado estandarizado de la severidad relativa de la degradación hidrológica en los últimos 50 años = $100 \times (b-a)/(c-a)$. El estimado mínimo factible = $100 \times (b1-a1)/(c1-a2) = 100 \times (71-50)/(71-0) = 30\%$ y el estimado máximo factible = $100 \times (b2-a2)/(c2-a1) = 100 \times (63-31)/(63-10) = 60\%$. Basado en la incertidumbre del flujo en los modelos de regresión y el umbral de colapso, un estimado acotado de la degradación ecológica en este ecosistema es entonces de 30-60% en los últimos 50 años.

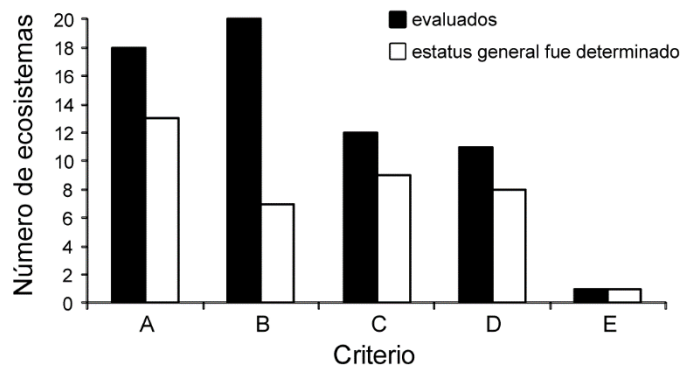


Figura 7. Número de ecosistemas evaluados para cada criterio y número para los cuales cada criterio determinó el estatus general.

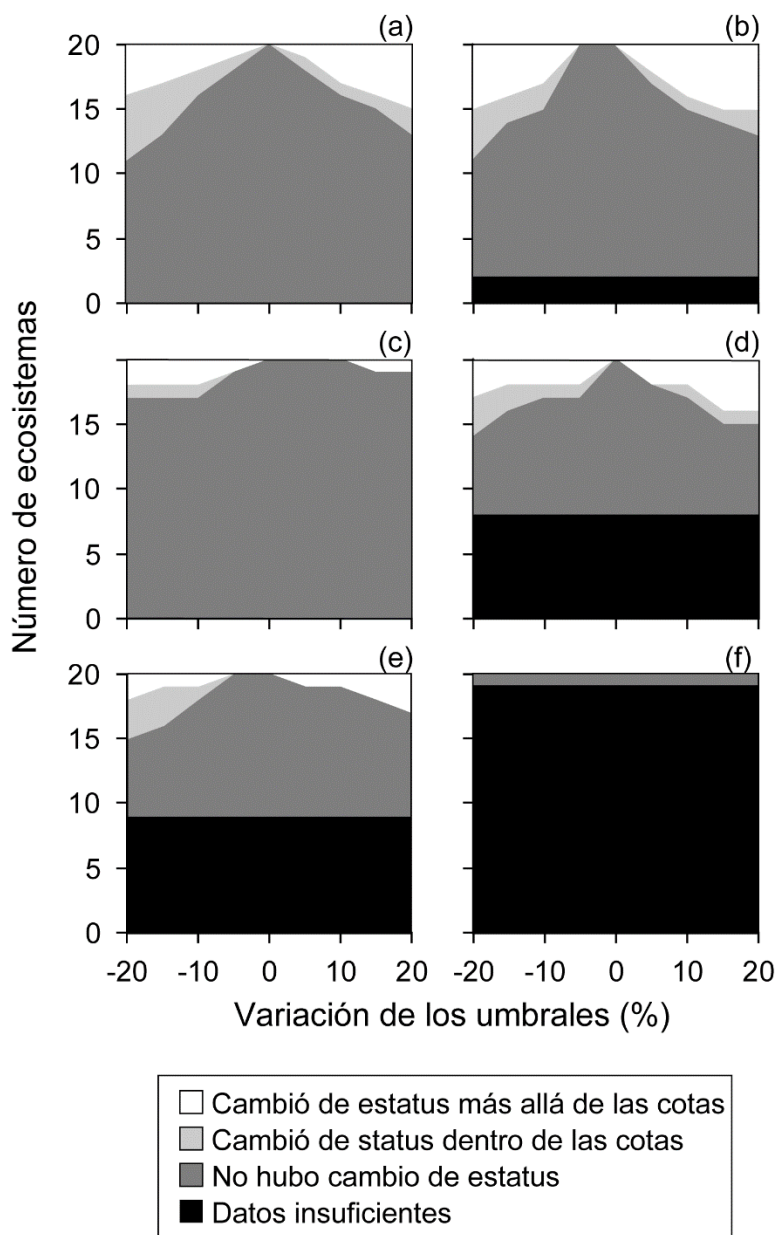


Figura 8. Sensibilidad de los resultados de la evaluación de riesgos (en relación a las cotas de incertidumbre de la evaluación original) a la variación en los valores umbrales para (a) los cinco criterios en conjunto; (b) el criterio A únicamente; (c) el criterio B únicamente; (d) el criterio C únicamente; (e) el criterio D únicamente; y (f) el criterio E únicamente.