



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



CURE
Centro Universitario
Regional del Este



PEDECIBA
ÁREA
GEOCIENCIAS

Universidad de la República- Centro Universitario de la Región Este

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

Tesis de Maestría-Área Geociencias

Reconstrucción de tramas tróficas en ecosistemas
acuáticos de formación reciente:
efectos del cambio climático en sitios centinela
(Groenlandia)

Autora: LIC. ANAHÍ LÓPEZ RODRÍGUEZ

Orientadora de tesis: Dra. Mariana Meerhoff Scaffo

Maldonado, Uruguay

Marzo 2017

Tesis presentada como parte de los requisitos para la obtención del título de
Magister en Geociencias

Autora: Lic. Anahí López

Orientadora: Dra. Mariana Meerhoff Scaffo

Fecha: _____

Tribunal: _____

Calificación:

Resumen

Por la ausencia de impactos antropogénicos de magnitud, y el efecto desproporcionado del calentamiento climático en las regiones polares, los ecosistemas del Ártico son considerados sitios centinela del cambio climático. Estas regiones, además, brindan una excelente oportunidad para analizar los procesos de construcción de tramas tróficas en ecosistemas de reciente formación, como son los ecosistemas dulceacuícolas formados por el retroceso de los glaciares y el derretimiento de la cobertura de hielo. Trabajos teóricos y empíricos sugieren que el largo y estabilidad de la trama trófica, así como las fuerzas de interacción entre los organismos, pueden estar determinados por la energía disponible, la superficie y la edad del ecosistema, entre otros factores. El objetivo de este trabajo fue determinar los factores estructuradores de las tramas tróficas en ecosistemas acuáticos de formación reciente de Groenlandia. En verano de 2012 se muestrearon 15 charcos y pequeños lagos someros de la costa oeste de Groenlandia. Mediante el análisis de contenido estomacal de los consumidores más abundantes (zooplancton y macroinvertebrados) se construyeron las redes tróficas y estimaron diversas métricas (e.g. conectancia, fuerzas de interacción, superposición de nicho trófico, densidad de links, número total de links, nivel trófico máximo, número de posiciones tróficas), que se relacionaron con características ambientales potencialmente relevantes. Las variables ambientales jugaron un rol clave en la estructuración de las redes tróficas analizadas. En particular, la edad (variable categórica: nuevos < 50 años y antiguos > 150 años), el pH y la productividad ([NT] y [Clorofila-a] en agua) se relacionaron significativamente con diferentes métricas (conectancia, número de links y número de posiciones tróficas). Por otra parte, en los ecosistemas nuevos el área, el NT y la Clo-a tuvieron relación significativa con la conectancia, la superposición de nicho trófico, el número de links y el nivel trófico máximo. En contraste, los ecosistemas antiguos no mostraron correlación con ningún factor ambiental. Esto sugiere que las comunidades de los ecosistemas nuevos pueden no haber alcanzado aún la estabilidad. La comprensión de los factores que generan efectos en la estructura de las redes resulta de significativa importancia teniendo en cuenta el contexto actual de cambio climático, en el que la fragmentación de hábitats y pérdida y generación de nuevos ecosistemas resulta cada vez más frecuente.

Palabras claves: Cambio climático, ecosistemas centinela, tramas tróficas.

Abstract

Besides being sentinels of climate change, arctic ecosystems provide an excellent opportunity to analyse the processes of food web construction in freshwater ecosystems formed by recent retreat of glaciers and melting of ice cover. Theoretical and empirical studies suggest that the chain length and stability of the food web, as well as the interaction strength between organisms, can be determined by the available energy and ecosystems' surface area and age, among other factors. The aim of this work was to determine the structuring factors of trophic webs in newly formed aquatic ecosystems of Greenland. We sampled 15 shallow lakes and ponds in summer 2012 in the west coast of Greenland. Stomach contents of the most abundant consumers (zooplankton and macroinvertebrates) were analysed and food web metrics (e.g, connectance, interaction strength, trophic niche overlap, linkage density, total number of links, maximum trophic level, number of trophic positions) were related to potentially relevant environmental variables. Environmental variables played a key role in structuring these food webs. In particular, ecosystem age (categorical variable: new <50 years and old> 150 years), pH and local productivity (TN and Chl-a concentrations in water) showed significant relationship with different food web metrics (connectance, number of links and number of trophic positions). Also, in new ecosystems, surface area, TN and Chl-a were significantly related with connectance, trophic niche overlap, number of links and the maximum trophic level. In contrast, old ecosystems were not related to any of the studied environmental factors. This suggests that new ecosystem communities may not have achieved stability yet, and thus still depend on external factors. Network structures and their assemblage rules are key for ecosystem function. Understanding them is crucial, particularly so in the current context of climate-change relate increasing habitat fragmentation and loss and generation of new ecosystems.

Key words: Climate change, sentinels ecosystems, food webs.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecerle a Mari, por su orientación, dedicación y compromiso, durante todo el proceso de la tesis, pero principalmente en la última etapa, donde a pesar tener otras “ocupaciones y preocupaciones”, logró generar los espacios necesarios para que el trabajo diera sus frutos. Gracias por la tranquilidad transmitida y por hacer de estos años una experiencia sumamente disfrutable y amena. Gracias a Pedrín por prestarme de a ratos a su mamá...

Quisiera también a agradecer a todos los integrantes del grupo de Ecología y Rehabilitación de Sistemas Acuáticos, especialmente a Franco, Cacu, Guille, Juan Pablo, Checho y Clau, que de una forma u otra formaron parte de esta tesis. Todos hicieron que esta etapa fuera muy enriquecedora no solo a nivel académico, sino también personal. Gracia por la ayuda en los análisis y sobre todo por el apoyo moral que me brindaron durante todo este tiempo.

También quiero agradecerle a Clemen, Maite, Lu Gaucher, Lu González, Lu R, Paula, Sami y Franca por ser unas excelentes compañeras y amigas y hacer de las largas horas de oficina y/o laboratorio mucho más divertidas y por siempre estar ahí para calmar los momentos de colapso.

A mi familia y amigos por siempre estar y apoyarme en todas las etapas de la carrera y sobre todas las cosas por el empuje necesario en los momentos clave y por disfrutar conmigo todo el proceso. En especial, agradecerle a Mati por el apoyo constante, por la paciencia, porque sufrió y disfrutó cada paso conmigo y porque lo mejor está por venir!

Finalmente a Danilo Calliari, Ana Borthagaray y José Luis Attayde por aceptar ser parte del tribunal. Sé que sus aportes serán fundamentales para el enriquecimiento de este trabajo.

Esta tesis fue financiada por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación del (ANII) mediante una beca de posgrado 2014 y por PEDECIBA Geociencias. Los muestreos en Groenlandia 2012 fueron financiados por la Fundación Carlsberg, Dinamarca.

Índice

1. Introducción	1
1.1. Cambio climático y ecosistemas polares.....	1
1.2. Tramas tróficas.....	2
2. Objetivos, hipótesis y predicciones	10
2.1. Objetivos.....	10
2.3. Hipótesis.....	10
2.4. Predicciones asociadas.....	11
3. Metodología	12
3.1. Área de estudio y muestreo.....	12
3.2. Análisis de muestras.....	14
3.2.1. Cálculo de riqueza de ítems consumidos.....	16
3.2.2. Cálculo de proporción de ítems consumidos.....	17
3.2.3. Métricas de redes tróficas.....	18
3.3. Análisis de datos.....	19
4. Resultados	23
4.1. Características generales de los cuerpos de agua.....	23
4.2. Reconstrucción de tramas tróficas.....	25
4.3. Topología de redes tróficas.....	26
4.4. Variables ambientales y métricas de redes tróficas en todos los sistemas.....	29
4.5. Variables ambientales y métricas de redes tróficas según la edad de los ecosistemas.....	35
5. Discusión	38
6. Efecto del cambio climático sobre tramas tróficas en sitios centinela	48
7. Conclusiones y perspectivas	50
8. Referencias bibliográficas	52
9. Material suplementario	61
9.1. Listado de especies de microalgas y cianobacterias consumidas.....	61
9.2. Tablas de modelos de regresiones entre variables ambientales y métricas de redes.....	
9.3. Actividades realizadas durante la tesis.....	63

1. Introducción

1.1. Cambio climático y ecosistemas polares

Nuestro planeta está experimentando una serie de cambios globales producidos por la humanidad, dentro de los que se incluyen cambios en los usos y cobertura de la tierra, y alteraciones de los ciclos biogeoquímicos de los elementos (principalmente N y C) llevando a un aumento de las concentraciones de CO₂ atmosférico (Vitousek, 1997; Rockström *et al.*, 2009; Steffen *et al.*, 2015). Se ha constatado que estos cambios producen cambios en el clima, por ejemplo, alteraciones en los regímenes de precipitación, cambios en las frecuencias e intensidades de sequías e inundaciones, cambios en la circulación atmosférica y oceánica y calentamiento. Este último implica el aumento de temperatura atmosférica a nivel global que se observa en el último siglo (Alley & Clarck, 1999; IPCC, 2001; 2007), con varias consecuencias ya observadas, como la retracción de los hielos de los casquetes polares (Alley & Clarck, 1999; IPCC, 2001; 2007).

Los modelos de circulación general predicen que la amplificación del calentamiento climático en los polos continuará en aumento, incrementándose el retroceso de los glaciares, adelgazamiento del hielo marino y degradación del permafrost (IPCC, 2007; 2013). Los fenómenos climáticos en general son consecuencia de complejos procesos de retroalimentación que involucran a la atmósfera, el océano, la criósfera y la superficie terrestre, y afectan, en particular los cambios producidos por el calentamiento global, en última instancia a la biota (IPCC, 2007).

Los charcos y lagos someros se encuentran entre los ecosistemas más vulnerables al calentamiento climático (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), además de otras presiones antrópicas como la eutrofización, la invasión por especies exóticas y la fragmentación, lo que altera el funcionamiento ecosistémico (Woodward, 2009; Adrian *et al.*, 2016). En este sentido, los cambios en el clima están afectando a muchas comunidades acuáticas y a los atributos de los ecosistemas y en consecuencia a la estructura de las redes

tróficas y los niveles de producción primaria y secundaria locales (Wrona *et al.*, 2006).

Distintas aproximaciones metodológicas y conceptuales han identificado cambios drásticos en varias comunidades biológicas acuáticas y en el funcionamiento a nivel ecosistémico (e.g. Moss *et al.*, 2011; Meerhoff *et al.*, 2012; Jeppesen *et al.*, 2014). En particular, los cuerpos de agua continentales que se encuentran en los polos son muy sensibles al cambio climático ya que pequeños aumentos de temperatura pueden generar disminuciones en las capas de hielo, determinando una variación en las estaciones de crecimiento de productores primarios y otros organismos (Rouse *et al.*, 1997). Una menor cobertura de hielo puede generar nuevos hábitats disponibles para la colonización, así como también generar recambio de especies de productores primarios (e.g. diatomeas), provocando cambios sobre los niveles tróficos superiores y por tanto en el funcionamiento de todo el ecosistema (Douglas *et al.*, 1994).

Por su gran sensibilidad a la variabilidad en las condiciones climáticas, la ausencia de otros impactos antrópicos de magnitud y debido a que los modelos predicen que los efectos del calentamiento climático son mayores en las regiones polares y en particular en el Ártico, se considera a estos sistemas como sitios centinela para analizar los posibles efectos del cambio climático sobre los ecosistemas naturales (Anisimov *et al.*, 2007; Barrett *et al.*, 2008; McGowan *et al.*, 2008). En particular, las regiones polares brindan excelentes oportunidades para estudiar los procesos de sucesión primaria, patrones de colonización y construcción de tramas tróficas en ecosistemas jóvenes o de reciente formación, como aquellos ecosistemas acuáticos (charcos, lagos) formados por el retroceso de los glaciares y derretimiento del hielo (Walton, 1990; Woodward *et al.*, 2010).

1.2. Tramas tróficas

Una de las aproximaciones más directas para poder comprender los patrones de organización y relaciones entre las especies que se suceden dentro de los

ecosistemas incluye el estudio de las tramas tróficas. Estas proveen el más complejo y preciso resumen de una comunidad biológica y las interacciones (en este caso de consumo) entre los organismos (Woodward, 2009). El concepto de tramas tróficas, definido por primera vez por Charles Elton (Elton, 1927), refiere a las interacciones de transferencia de energía, o de consumo, entre los organismos dentro de un ecosistema (Paine, 1980; Carpenter *et al.*, 1985; Pimm *et al.*, 1991). La explicación y predicción de los patrones que gobiernan el funcionamiento de las tramas tróficas es esencial para el entendimiento del funcionamiento de todo el sistema. Fundamentalmente, la resistencia y resiliencia de un ecosistema frente a perturbaciones externas depende, en gran medida, de la estructura de sus tramas tróficas (Pimm, 1982; Scheffer *et al.*, 1993; 2001).

La “teoría de grafos” se basa en modelos matemáticos que ayudan a comprender las relaciones entre objetos (i.e. grafos), y es utilizada como herramienta en muchas disciplinas (Gross & Yellen, 2005). En ecología se usa para el estudio y la comprensión de las interacciones biológicas, redes de co-ocurrencia espaciales o temporales, metacomunidades, entre otras aplicaciones (e.g. Williams & Martinez, 2000; Dunne *et al.*, 2002; Dale & Fortin, 2010). La utilización de este tipo de análisis permite la cuantificación de características funcionales y de relaciones de complejidad estructural y dinámica de comunidades biológicas (Williams & Martinez, 2000; Strogatz, 2001). En ecología de tramas tróficas, esta herramienta fue y sigue siendo utilizada para el planteo de diferentes interrogantes. Dentro de éstas, se incluyen factores y mecanismos que afectan la diversidad taxonómica de especies en el ecosistema, la conectancia (proporción de conexiones efectivas que se producen en una red trófica), las fuerzas de interacción entre los componentes de las tramas tróficas y en última instancia, su estabilidad (e.g. MacArthur, 1955; May, 1972; Pimm, 1984; McCann, 2000; Worm & Duffy, 2003; Thébault & Fontaine, 2010).

Para poder entender cuándo un ecosistema es estable, es necesario plantearse qué tomamos en cuenta para medir la estabilidad. Se puede considerar estable en cuanto a su resistencia o resiliencia, pero esto depende

del tipo de disturbio (e.g. cambios en la abundancia de especies, remoción de algunas especies), así como también en cuanto a su robustez (definida en función de las extinciones secundarias asociadas a la remoción de especies) (Pimm, 1984; McCann, 2000; Dunne *et al.*, 2002; Wootton & Stouffer, 2016). Esto también es dependiente de la escala temporal en la que se trabaje y los tiempos generacionales de las especies insertas en la red.

Los primeros estudios en esta área sugerían que los ecosistemas con mayor riqueza de especies (i.e. mayor complejidad) presentaban mayor estabilidad (e.g. MacArthur, 1955; Hutchinson, 1959). McArthur (1955) planteó que aquellos ecosistemas con más diversidad taxonómica resultan más estables que aquellos con menos diversidad, basándose en la siguiente idea: si en la comunidad existe una especie que es muy abundante, para que el efecto de esa especie sobre el resto de la comunidad sea bajo, debería existir una mayor diversidad de depredadores entre los cuales distribuir el exceso de energía asociada a esa alta abundancia y así amortiguar la propagación de los efectos consecuencia de esa gran abundancia. Por lo tanto, deberían existir muchas vías de transferencia de energía para disminuir el impacto de la superabundancia de alguna especie. Por otra parte, si en la comunidad existe una especie con una abundancia muy baja, cada uno de los depredadores de esa especie debería diversificar su dieta con el fin de reducir la presión de consumo y así reducir la probabilidad de su desaparición. Se ha observado que las redes tróficas en el medio natural poseen diversas y complejas vías de transferencia de energía, capaces de amortiguar las explosiones o reducciones de abundancia de aquellas especies que no ocupan un rol clave en el sistema (McArthur, 1955; McCann, 2000; Jacquet *et al.*, 2016).

En el trabajo de McArthur (1955) se introduce a la **conectancia o conectividad** (proporción de conexiones efectivas que se producen en una red trófica) como una métrica que fue y sigue siendo ampliamente utilizada para estimar la complejidad y por tanto que aporta a la comprensión de la estabilidad en los ecosistemas (e.g. McArthur, 1955; Dunne *et al.*, 2004; Beckerman *et al.*, 2006; Thompson *et al.*, 2012; Poisot & Gravel, 2014; van Altena *et al.*, 2016). En este sentido, en ese primer estudio se sugiere que si aumenta la

conectancia de la red (que se plantea aumentaría al aumentar la riqueza de especies del ecosistema) la comunidad sería más estable. Finalmente, se ha planteado que en aquellos ecosistemas con baja riqueza de especies (como los que se pueden observar en el Ártico) es muy difícil encontrar condición de estabilidad. Esto se debe a que las poblaciones varían de forma considerable en las diferentes estaciones de crecimiento, planteándose a la estabilidad en términos de fluctuación de especies (McArthur, 1955).

Sin embargo, May (1972) planteó un modelo matemático aplicado a comunidades de especies múltiples en el que demostraba que la diversidad y el aumento de la conectancia dentro de la red las desestabiliza, ya que si la red se encuentra más conectada, cualquier perturbación se propaga rápidamente por todos los niveles. A pesar de la amplia aceptación de este modelo, las evidencias empíricas muestran que existen patrones opuestos en la naturaleza (Begon *et al.*, 2006).

Por otra parte, se ha planteado también que la diversidad no sería responsable de la estabilidad, sino que la estabilidad sería dependiente de la presencia de especies o grupos funcionales aptos para generar respuestas diferenciales a cambios en las condiciones temporales y locales (Yodzis, 1981; McCann, 2000). Se considera que las **fuerzas de interacción**, definidas como medidas de la presión de consumo de un depredador sobre su presa (Thompson *et al.*, 2012), cumplen un rol fundamental en la estabilidad de los sistemas, aunque el mecanismo aún no está claro (May, 1971; Yodzis, 1984; McCann, 2000; Jacquet *et al.*, 2016). En este sentido, se ha observado que la presencia de interacciones débiles en una red trófica tiende a estabilizarla (May, 1972), al inhibir el comportamiento oscilatorio de las especies, explicando los patrones opuestos que se han observado en la relación diversidad-estabilidad. Por ejemplo, si un consumidor es capaz de ampliar su dieta, disminuirá la fuerza de interacción sobre determinado recurso, evitando la reducción del recurso, favoreciendo así la estabilidad del sistema (McCann, 1998). Se ha observado que en la naturaleza tienden a dominar las interacciones débiles (e.g. Wootton, 1997; Berlow, 1999; Neutel *et al.*, 2002; Berlow *et al.*, 2004), que parecen ser el

patrón fundamental para la subsistencia de las comunidades a lo largo del tiempo (McCann, 1998).

Actualmente es aceptada la idea de que otras métricas de las tramas tróficas que describen la estructura y dinámica de las comunidades son también útiles para la comprensión de la estabilidad de los ecosistemas (Berlow *et al.*, 2004; van Altena *et al.*, 2016). Una de las más utilizadas en la literatura es la **densidad de links** (=conexiones), métrica que cuantifica el número de conexiones entrantes y salientes por especie (Freeman, 1979; Dunne *et al.*, 2002). Asimismo, relacionado a esta métrica, se puede estudiar el **grado medio** que presentan tanto los organismos del **nivel trófico inferior** como **superior** (Cohen, 1977). Este último puede considerarse como una medida de la fuerza de interacción, ya que cuantas más conexiones posea un nodo, menor va a ser la fuerza de interacción con cada una de sus presas (Montoya *et al.*, 2006). Finalmente, otra métrica empleada para describir a las tramas tróficas es la **superposición de nicho trófico**. Este concepto indica el grado de especialización de las especies en cuanto a su dieta (Hulbert, 1978; Quevedo *et al.*, 2009).

La combinación de varias métricas puede proporcionar una mayor comprensión de los patrones que estarían afectando la estructura de las comunidades en los ecosistemas y su funcionamiento. Algunos estudios han analizado el efecto de diferentes variables ambientales sobre las métricas comunitarias y en consecuencia sobre la estabilidad (e.g. Thompson & Townsend, 2005). Sin embargo, los resultados hasta el momento son meramente descriptivos y no se han planteado hipótesis al respecto. Por tanto, resulta importante generar más evidencia de cómo estas métricas responden a diferentes variables ambientales.

Por otra parte, desde hace ya varias décadas se han planteado hipótesis ecológicas sobre qué es lo que determina el **largo máximo** de las cadenas tróficas (definido éste como el número máximo de transferencias que pueden encontrarse entre los recursos basales y los depredadores tope) y la fuerza de las conexiones dentro de las tramas tróficas y su relación con factores ambientales (Post, 2002). La longitud de las tramas tróficas es una

característica fundamental y medible de los ecosistemas, que depende de la estructura de la comunidad, las funciones del ecosistema y la biomasa y tamaños corporales de los depredadores que el sistema puede sostener (Pimm, 1982; Pace *et al.*, 1999). Se han planteado varias teorías que sugieren que estos atributos de las redes pueden estar determinados por la edad de los ecosistemas (e.g. McGowan *et al.*, 2008), por limitaciones energéticas (e.g. Elton, 1927; Thompson & Townsend, 2005; Arim *et al.*, 2007a), el tamaño del ecosistema (e.g. Schoener, 1989; Post, 2002; Thompson & Townsend, 2005), la temperatura ambiente (e.g. Brown *et al.*, 2004; Dell *et al.*, 2014), y restricciones morfológicas al consumo que tengan algunas de las especies presentes (e.g. Pimm, 1982), entre otras (Williams & Martinez, 2000).

La edad del ecosistema afecta la estructura de las comunidades y el funcionamiento del mismo (siguiendo las ideas iniciales de Clements, 1916 y Gleason, 1927; más recientemente McGowan *et al.*, 2008). El concepto de sucesión es definido como los procesos de cambios direccionales que ocurren en una comunidad en el tiempo. Dentro de las sucesiones, las primarias son aquellas que ocurren cuando el área a colonizar aún no presenta actividad biológica (Krebs, 2009). En lagos, los patrones de colonización por parte de las especies en una sucesión primaria, los cambios de las comunidades y la trayectoria del desarrollo del sistema, dependerán del balance de masa entre la materia que ingrese y sea exportada, del potencial para la producción fotosintética y de las condiciones climáticas, geológicas y morfométricas del lago (Walker & Moral, 2003; McGowan *et al.*, 2008).

Sin embargo, el patrón que siguen las comunidades de acuerdo a la edad del ecosistema acuático depende, además, de cómo cambia el estado trófico con el tiempo. Aquellos lagos que se vuelven más productivos con la edad, por ingreso de materia orgánica alóctona desde la cuenca, pueden sostener una mayor productividad y diversidad locales. Esto sería como consecuencia del potencial de poseer cadenas tróficas más largas (Lindeman, 1942; Carpenter *et al.*, 1998) que los que se vuelven más oligotróficos con el tiempo por lavado y pérdida de los nutrientes minerales del suelo (Korhola & Tikkanen, 1991; Engstrom *et al.*, 2000).

Por otra parte, la hipótesis que relaciona la productividad ambiental con el largo de la trama trófica, conocida como la “hipótesis de limitación energética”, predice que existe una relación positiva entre el largo de la trama y la productividad ambiental (ya que esto incrementaría la producción local primaria y secundaria, permitiendo una mayor riqueza de especies, tanto de productores como de consumidores) o en particular ante un aumento de los recursos limitantes para los principales depredadores del sistema (Briand & Cohen, 1987; Schoener, 1989; Thompson & Townsend, 2005). Desde el punto de vista energético, se debería esperar un aumento en el largo de la red trófica al aumentar la energía disponible. Asimismo, es de esperar que la longitud de la trama aumente si la eficiencia de transferencia energética de los organismos insertos en esa red es alta, permitiendo la incorporación de nuevos depredadores en niveles superiores (Yodzis, 1984; Briand & Cohen, 1987). Sin embargo, la evidencia empírica que sustenta la hipótesis de limitación energética es escasa y se han encontrado relaciones positivas (e.g. Yodzis, 1984; Shoener, 1989; Kaunzinger & Morin, 1998; Arim *et al.*, 2007b), negativas (e.g. Jepsen & Winemiller, 2002; Post, 2002) e incluso se ha observado que el largo de la cadena no estaría respondiendo a la productividad ambiental (e.g. Briand & Cohen, 1987; Post *et al.*, 2000).

Estos resultados contrastantes pueden deberse a que las redes tróficas actúan de diferente manera dependiendo del tipo de ecosistema en el que se encuentren, a la complejidad de sus redes, a las fuerzas de interacción entre sus componentes, y a la presencia o ausencia de organismos omnívoros, entre otros (ver revisión en Post, 2002). Algunos estudios sugieren la existencia de una relación unimodal entre la productividad y el largo de la cadena, con un valor umbral de productividad, por debajo del cual el largo de la cadena se correlaciona positivamente con la productividad del sistema, mientras que por encima del mismo el largo pasa a correlacionarse negativamente, o deja de estar dirigido por la productividad, respondiendo a otros factores (Pimm & Kitching, 1987; Jenkins *et al.*, 1992; Holt & Polis, 1997). La explicación asociada a este comportamiento es que ante una mayor productividad local, aumenta la probabilidad de coexistencia por parte de más especies debido a una disminución en la superposición de nicho trófico (Abrams, 1993). Este

aumento en la riqueza y éxito de las especies conlleva a un aumento de la densidad poblacional, y por tanto se comienza a generar el proceso inverso, con reducción de la heterogeneidad espacial y alimenticia, aumentando la competencia inter e intraespecífica. La consecuencia directa de esto es la disminución en la diversidad a partir de cierto valor umbral de productividad, el cual es dependiente del tipo de ambiente (Rosenzweig & Abramsky, 1993; Wilson *et al.*, 2003).

La hipótesis que relaciona el área del sistema con el largo de la trama trófica predice que los ecosistemas más grandes poseerán mayor productividad, heterogeneidad y diversidad, lo que permitiría la existencia de más niveles tróficos (Briand & Cohen, 1987; Vander Zanden *et al.*, 1999; Post *et al.*, 2000; Arim *et al.*, 2010). En particular, se sugiere que la disponibilidad de recursos solo limita el largo de la trama en ecosistemas pequeños con muy baja disponibilidad de recursos para los diferentes niveles tróficos, mientras que en aquellos ecosistemas más productivos este factor no sería determinante (Post *et al.*, 2000). La incorporación de nuevos depredadores al sistema, en conjunto con disminuciones en el grado de omnivoría (a partir de la especialización en la dieta de los organismos), puede llegar a incrementar el largo de las tramas tróficas en ecosistemas acuáticos con mayores áreas, posiblemente debido a aumentos en la heterogeneidad ambiental y disponibilidad de hábitats consecuencia probable de la mayor área del sistema (Post *et al.*, 2000). Sin embargo, en lagos y charcos someros se ha observado que aquellos sistemas más pequeños con altas biomásas de macrófitas acuáticas y escasa presencia o ausencia de peces, pueden ser más heterogéneos y diversos que los de áreas mayores (Scheffer *et al.*, 2005). Aún no se ha logrado comprender exactamente qué atributos, consecuencia del aumento del área de los sistemas, explica los cambios en las estructuras tróficas y las variaciones de las redes (Schoener, 1989; Post *et al.*, 2000).

Estas evidencias denotan que no existe un patrón claro en la naturaleza ni consenso entre los investigadores, y que la teoría se encuentra mucho más avanzada que la evidencia empírica disponible, por lo que se resalta la

importancia de continuar haciendo estudios para aportar la mayor evidencia posible.

2. Objetivos, hipótesis y predicciones

2.1. Objetivo general

Identificar la importancia relativa de variables ambientales (en particular edad, área y productividad ambiental) como estructuradoras de las tramas tróficas en ecosistemas acuáticos de formación reciente (charcos y lagos someros de Groenlandia) y su posible vínculo con el cambio climático.

2.2. Objetivos específicos

1. Determinar la topología de las redes tróficas en lagos y charcos someros de formación reciente en Groenlandia.
2. Analizar la relación entre las métricas de las tramas tróficas (i.e. conectancia, fuerza de interacción, densidad de *links*, superposición de nicho trófico, riqueza de ítems consumidos, nº de posiciones tróficas y nivel trófico máximo) y características ambientales, poniendo a prueba las predicciones de distintos marcos teóricos existentes.

2.3. Hipótesis ecológicas:

H1.: Una mayor edad, por tener mayor probabilidad de colonización y sucesión genera mayor complejidad en las redes tróficas. Esto incrementaría el largo de la red, la cantidad de conexiones por especie (densidad de links) y disminuiría por tanto la conectancia, las fuerzas de interacción y la competencia trófica (superposición de nicho trófico).

H2.: Una mayor área, por tener mayor probabilidad de contener más hábitats heterogéneos y mayor probabilidad de colonización, permite una mayor

diversidad de especies en el sistema. Esto disminuiría la competencia trófica, lo que diversificaría la dieta de los organismos y aumentaría la densidad de links.

H3.: Una mayor productividad potencial (fertilidad) en el ecosistema permite sostener individuos de niveles tróficos altos, y ofrece mayor disponibilidad alimenticia (mayor cantidad y probablemente mayor diversidad de ítems). Esto aumentaría el número de *links* por especie, disminuyendo la conectancia, la competencia trófica y la fuerza de las interacciones.

2.4. Predicciones asociadas

P.1.: La fuerza de interacción y la superposición de nicho trófico entre los diferentes componentes de las tramas tróficas, al igual que la conectancia de los lagos y charcos analizados se relacionarán negativamente con la edad, el área y/o la productividad potencial de los ecosistemas (Fig. 1a).

P2.: La densidad, el número total de *links* y el largo máximo alcanzado en las tramas tróficas de los lagos y charcos analizados se relacionarán positivamente con la edad, el área y/o la productividad potencial de los ecosistemas (Fig. 1b).

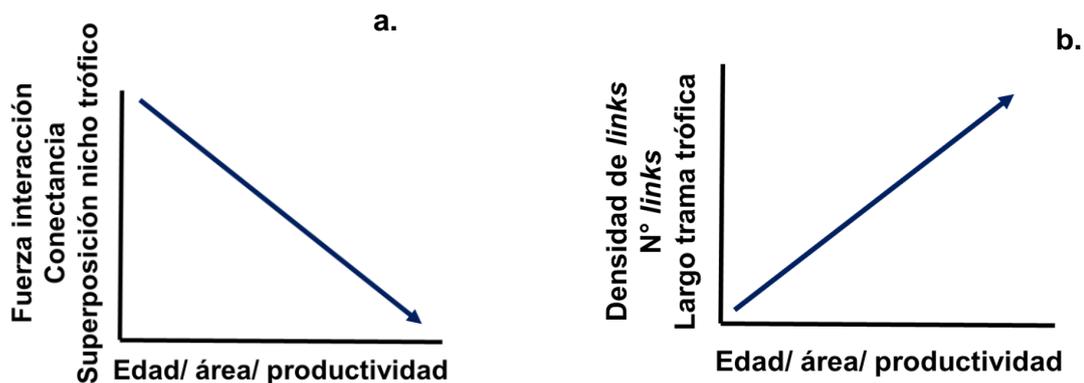


Figura 1. Relaciones cualitativas esperadas según las hipótesis ecológicas analizadas en este trabajo. a. Predicción 1; b. Predicción 2.

3. Metodología

3.1. Área de estudio y muestreo

Los lagos y charcos en el Ártico, y en particular los de Groenlandia se encuentran comúnmente habitados por pocas especies y por lo tanto, la estructura de sus redes tróficas es relativamente simple (Jeppesen *et al.*, 2001; McGowan *et al.*, 2008). El período de desarrollo de la vegetación es muy corto y las biomásas encontradas suelen ser bajas.

Groenlandia cuenta con una gran superficie cubierta de hielo que, como consecuencia del calentamiento global, ha comenzado un proceso de desglaciación ampliamente documentado, principalmente en los últimos 200 años (Weidick *et al.*, 1990; Csatho *et al.*, 2008), observándose el mayor derretimiento en la última década (Moon *et al.*, 2012). Como resultado de la retracción del hielo, se han formado nuevos ecosistemas de agua dulce, tales como pequeños charcos y lagos someros, los cuales poseen redes tróficas en construcción y extremadamente simples. Es común también observar que a muchos sistemas jóvenes o relativamente jóvenes aún no han arribado los peces, o no se han podido mantener. Por ello, los niveles superiores de muchas tramas tróficas de sistemas acuáticos de Groenlandia se encuentran ocupados por macroinvertebrados predadores (Brodersen & Andersen, 2002; Andersen & Stedmon, 2007; González-Bergonzoni *et al.*, 2014, 2017). Estas características hacen que estos ecosistemas sean un modelo de estudio muy interesante para poner a prueba muchas de las hipótesis descritas en la literatura.

Las muestras analizadas fueron obtenidas durante una campaña de muestreo realizada entre los meses de julio y agosto del 2012 en 15 charcos cercanos al pueblo de Ilullisaat, en la costa oeste de Groenlandia (69°5' 27'' N, 49°47'4''W, a 200 km al sur del círculo polar Ártico) (Fig. 2). La elección de los cuerpos de agua se llevó a cabo mediante la previa determinación de un área de muestreo, tomando muestras de todos los cuerpos de agua que la logística y el tiempo permitió, intentando cubrir un amplio rango de áreas. Todos los sistemas analizados son considerados de relativa reciente formación, y clasificados de

acuerdo a análisis de fotografías aéreas midiendo la distancia al frente de hielo como sistemas “nuevos” (con una edad estimada menor a 50 años; n=8) (Fig. 3a y b)) y sistemas “antiguos” (aquellos formados hace más de 150 años; n=7) (Fig. 3c y d). En esta zona no se encuentran sistemas con edades entre las categorías mencionadas, posiblemente debido a que el retroceso del glaciar se dio en momentos puntuales, generando únicamente estas dos categorías de edad. Por otra parte, es importante destacar que los cuerpos de agua de este estudio permanecen congelados en sus capas superficiales, llegando incluso los más someros a congelarse completamente durante la temporada de invierno.

En el muestreo en campo se tomaron medidas de diferentes variables *in situ*: el área de los ecosistemas fue calculada a partir de la medición de largo y ancho para los charcos y a través de mediciones de fotografías aéreas en el caso de los lagos. La profundidad fue tomada por sonda y la profundidad media se calculó a partir de la medición en varios puntos en una transecta longitudinal en cada uno de los sitios de estudio; en todos los casos la cantidad de puntos medidos fue proporcional al largo de la transecta. Por su parte, el pH, la temperatura y conductividad del agua fueron medidos con sonda multiparamétrica en un único punto por sistema. Asimismo, se tomaron muestras para análisis químicos de agua, a partir de los cuales se determinó posteriormente la productividad ambiental potencial utilizando como proxy la concentración de nutrientes en el agua: fósforo total ([PT], $\mu\text{g/L}$) y nitrógeno total ([NT], $\mu\text{g/L}$) y de clorofila-a ([clo-a], $\mu\text{g/L}$) como indicador de la biomasa fitoplanctónica. Las muestras de agua para estos análisis se obtuvieron en un único punto por sistema.

Por otra parte, en cada sistema se colectaron organismos zooplanctónicos y macroinvertebrados bentónicos (al menos n= 5-10 por grupo taxonómico identificado *in situ*). Las muestras de zooplancton fueron colectadas a través de arrastres oblicuos mediante red de plancton de $68\mu\text{m}$ de tamaño de poro. En sistemas más profundos se tomaron muestras de agua con tubos verticales integrando toda la columna, agua que posteriormente fue filtrada por una red de plancton de $68\mu\text{m}$ y concentrados los organismos. Estas muestras fueron

preservadas en alcohol para su posterior análisis en laboratorio. En el caso de los macroinvertebrados se realizaron muestreos cualitativos a partir de la utilización de surber y red de mano, abarcando tanto la zona pelágica como litoral. Todos los organismos fueron fijados en alcohol etílico al 70% para su preservación y posterior análisis en el laboratorio. In situ se verificó también la ausencia de los peces en todos los sistemas muestreados.

Por otra parte, se muestrearon cualitativamente productores primarios bentónicos (perifiton) mediante el raspado de diferentes sustratos encontrados en los sitios de estudio. Se muestrearon también cualitativamente productores primarios planctónicos (fitoplancton) mediante redes de arrastre de plancton de 20µm de malla. Todas las muestras de productores primarios fueron fijadas y preservadas en lugol.

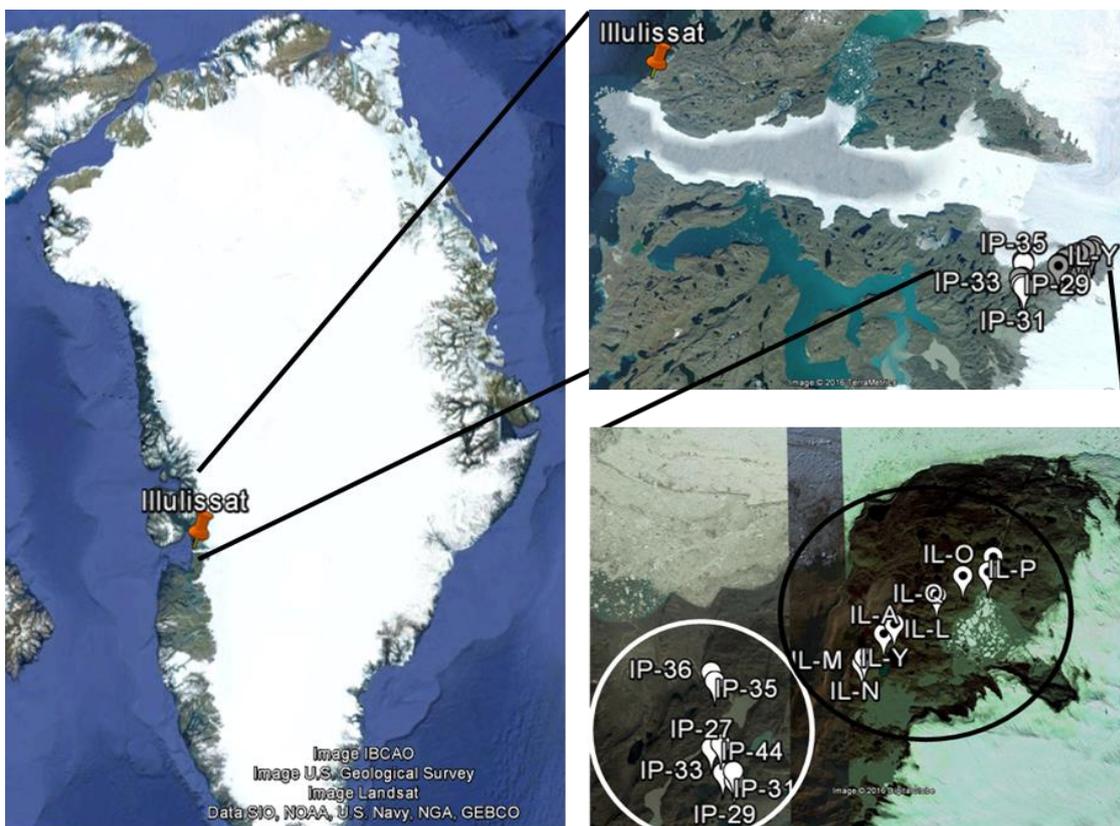


Figura 2. Mapa de Groenlandia con los sitios de estudio indicados en los mapas de la derecha. Las letras representan los códigos de nomenclatura de los cuerpos de agua. Los sitios nuevos (<50 años) se observan dentro del círculo negro (N=8) y los sitios antiguos (>150 años) dentro del círculo blanco (N=7). Se puede observar la mayor cercanía de los ecosistemas nuevos al glaciar. Imágenes tomadas de *Google Earth. Ink.*

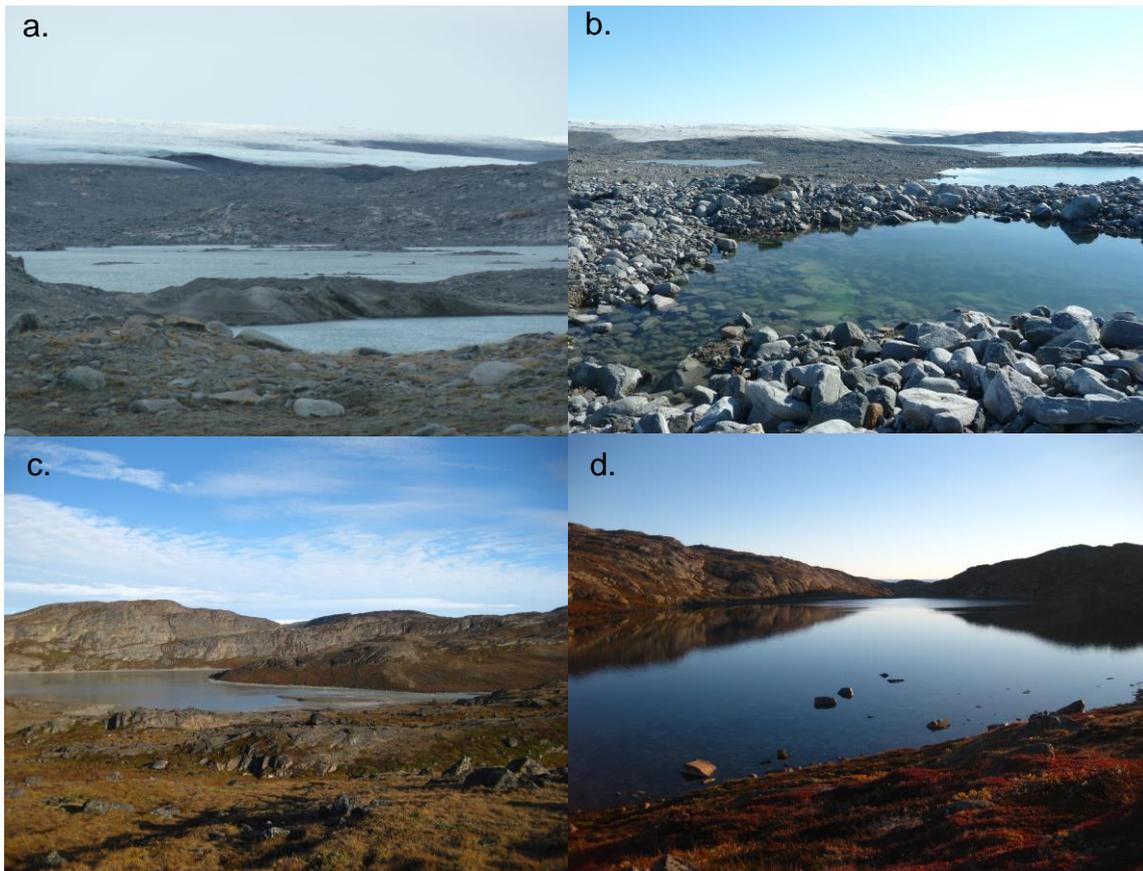


Figura 3. Imágenes de cuerpos de agua del presente estudio. a y b. Sistemas nuevos. Se observa la cercanía al frente de hielo del glaciar y la ausencia de vegetación acuática y en la cuenca. c y d. Sistemas antiguos. Se aprecia la incipiente vegetación en la cuenca.

3.2. Análisis de muestras

En el laboratorio, los organismos colectados fueron identificados hasta el máximo nivel de resolución taxonómica posible, mediante la utilización de lupas y microscopios (según correspondiera) y con el apoyo de claves de identificación adecuadas (e.g. Merrit & Cummins, 1996; Nilsson, 1997).

Para la reconstrucción de las tramas tróficas, se realizaron disecciones y análisis de contenido estomacal de macroinvertebrados y zooplancton. Cuando fue posible, 5 individuos de cada género en cada ecosistema fueron seleccionados al azar, eviscerados (siguiendo la técnica de Muñoz *et al.* 2009) y fotografiados junto con su contenido estomacal con el fin de generar un banco de imágenes para corroboración de identificación, en caso de que fuera necesario. En los macroinvertebrados (quironómidos y oligoquetos), para el

eviscerado fue suficiente con decapitar al animal y exprimirlo para extraer el tracto digestivo completo. En el caso de los coleópteros adultos y de los organismos del zooplancton (cladóceros y anostrácodos) fue necesaria la visualización del tubo digestivo para la posterior extracción del mismo (Tavares-Cromar & Williams, 1996; Muñoz *et al.*, 2009). En todos los casos la extracción del tracto digestivo fue realizada trabajando en lupa binocular.

El contenido de los tractos digestivos fue clasificado en 5 ítems alimenticios de acuerdo a Muñoz *et al.* (2009): detrito (material no identificable), material mineral (partículas de arena), algas (identificadas hasta el máximo nivel de resolución taxonómica posible a partir de claves, e.g. David *et al.*, 2011), vegetal, y animal (identificación de las presas hasta la máxima clasificación taxonómica posible).

El análisis de la dieta se llevó a cabo con el fin de reconstruir las tramas tróficas haciendo especial énfasis en el número de ítems diferentes consumidos por cada organismo (para determinar el número de conexiones), largo de las tramas tróficas (para determinar la posición y niveles tróficos de alimentos y consumidores) y abundancia de cada ítem en la dieta (para determinar las siguientes métricas de redes tróficas: conectancia, densidad de links, fuerzas de interacción, y superposición de nicho trófico).

3.2.1. Cálculo de riqueza de ítems consumidos

Debido a que el número total de estómagos analizados no fue igual en todos los sistemas, se realizó una estandarización de los datos. Para esto, se realizó una curva de rarefacción, donde se tomó al número de estómagos analizados en cada sitio de muestreo como unidad de esfuerzo. Así, se estimó la riqueza total de ítems alimenticios esperada en la comunidad (n° máximo de ítems consumidos, S_n) para cada sistema. Las curvas de rarefacción se construyeron siguiendo el modelo de Clench (Fagan & Kareiva, 1997; Jimenez-Valverde & Hortal, 2003), a partir de la expresión matemática:

$$S_n = \frac{a \times n}{(1 + b \times n)},$$

donde a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario; n es el orden de entrada de las unidades de muestreo; y b es un parámetro relacionado con la forma de la curva. Este método fue descrito por Jiménez-Valverde & Hortal (2003) y para realizarlo se utilizaron los paquetes estadísticos EstimateSWin820 y Statistica 7.0.61.0.

El ajuste de la funciones se realizó mediante estimaciones no lineales, utilizando el algoritmo Simplex & Quasi Newton (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). A partir de esto, se estimó el máximo número de ítems alimenticios que podría encontrarse en cada sistema predicho por el modelo (a/b) (ahora en adelante, **riqueza de ítems predicha**), la pendiente (a partir de la cual se puede dilucidar la fiabilidad del número de estómagos analizados, ya que una pendiente <0.1 indica un inventario razonablemente completo y fiable) y se obtuvo el valor de R^2 (proporción de la varianza explicada) (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados de las curvas de acumulación de especies realizadas para estimar el número máximo de ítems alimenticios esperados en cada sistema. Encabezados de columnas: nombre de sistemas de estudio; N: unidades de esfuerzo de muestreo (estómagos analizados); a: tasa de aumento de nuevas especies al inicio del inventarios y b: parámetro relacionado con la forma de la curva. En negrita se observan los valores que se utilizaron en posteriores análisis (riqueza de ítems predicha).

	IL-A	IL-L	IL-M	IL-N	IL-O	IL-P	IL-Q	IL-Y	IP-27	IP-29	IP-31	IP-33	IP-35	IP-36	IP-44
N	14	20	15	15	15	10	15	20	19	31	29	30	27	22	33
a	6.65	9.92	6.18	6.7	8.7	6.14	6.37	9.61	12.23	9.6	8.75	8.64	10.42	12.97	10.12
b	0.24	0.23	0.14	0.18	0.24	0.22	0.21	0.37	0.12	0.13	0.09	0.08	0.11	0.17	0.12
Pendiente	0.34	0.33	0.66	0.49	0.42	0.58	0.38	0.14	1.07	0.37	0.62	0.76	0.69	0.56	0.39
N° ítems observados	22	37	31	28	30	19	24	24	70	60	69	79	74	60	67
N° ítems estimados (a/b)	27	44	45	37	37	27	31	26	98	73	92	109	97	75	81
% ítems registrados	80.86	84.02	69.15	74.94	81.42	69.56	77.92	91.2	71.5	81.98	74.86	63.3	76.25	80.46	82.63

3.2.2. Cálculo de proporción de ítems consumidos

Para el análisis cuantitativo de los ítems consumidos, se realizaron cálculos de abundancia relativa respecto al área total ocupada por los ítems encontrados en el tracto digestivo de cada uno de los organismos eviscerados (Muñoz *et al.*, 2009). Para esto, se observaron al azar un mínimo de 13 campos del microscopio (observándose 10 campos y luego los campos necesarios hasta que en una secuencia de tres no se encontrara ningún ítem alimenticio nuevo) y mediante una grilla se cuantificó la superficie ocupada por cada ítem. A partir de la siguiente ecuación se calculó la abundancia relativa de cada ítem en la dieta:

$$Ai = \frac{Sup.i}{Sup.Tot.}$$

donde Ai es la abundancia relativa del ítem i , $Sup. i$ es la superficie ocupada por el ítem i y $Sup. Tot.$ es la superficie ocupada por todos los ítems encontrados en el tracto digestivo.

A partir de los datos de abundancias relativas en el tracto digestivo de cada organismo, se calcularon las abundancias relativas de ítems consumidos por cada taxón en cada uno de los sistemas. Finalmente, se construyó una matriz de dieta por cada uno de los sitios de estudio, donde se representaron las interacciones tróficas con sus correspondientes proporciones de consumo.

3.2.3. Métricas de redes tróficas

Para la caracterización de las redes tróficas de los sistemas estudiados, se calcularon diversas métricas utilizadas en la literatura: conectancia, grado medio en nivel trófico máximo y basal, fuerza de interacción (=1/grado medio en nivel trófico superior), densidad de links y solapamiento de nicho trófico (Tabla 2). Todas estas métricas fueron calculadas utilizando el paquete Bipartite (Dorman & Gruber, 2009) e Igraph (Csardi & Nepusz, 2006) del software libre Statistical Software Package R (R Development Core Team).

Para estimar el largo de la trama trófica se utilizó la información de abundancia relativa de los ítems encontrados en los estómagos de cada uno de los invertebrados analizados a partir de la ecuación modificada de Winemiller (1990) y Lazzaro *et al.* (2009):

$$Pos. T = \sum(A_i \times Pos. T_i) + 1$$

donde *Pos. T* es la posición trófica individual estimada a partir del estómago del invertebrado, *A_i* es la abundancia relativa del ítem *i* en el estómago del invertebrado y *Pos. T_i* es la posición trófica estimada del ítem *i*. En los casos en los que en el estómago se encontraron restos animales inidentificables, la *Pos. T_i* fue estimada como 2, debido a que los restos no permitieron identificar al organismo consumido y por tanto no fue posible ni el cálculo ni la revisión bibliográfica de su posición trófica. En todos los casos, se consideraron a los niveles basales (productores primarios: cianobacterias, algas y material vegetal) y al detrito y material mineral como posición trófica 1. La decisión de incluir a las partículas minerales como alimento, se basó en que se ha documentado que este material es utilizado como sustrato para el biofilm que sirve de alimento para invertebrados raspadores y recolectores. Estos organismos, ocasionalmente consumen el complejo mineral-biofilm para poder disociarlo luego en el tracto digestivo (Coffman *et al.*, 1971).

Por otra parte, cuando se encontraron coleópteros adultos, no fue posible el análisis de su dieta debido a que los estómagos se encontraban vacíos. En estos casos, la posición trófica asignada a este grupo fue de 3, ya que la bibliografía consultada clasifica a organismos del mismo género que el encontrado en el presente estudio (*Colymbetes cf. densus*) como carnívoros, consumiendo principalmente larvas de insectos y cladóceros (Frelík, 2014). Posiblemente, la forma de preservación de estos organismos no fue la más correcta, generando la desintegración de los contenidos, explicando así la aparición de los estómagos vacíos.

Esta fórmula fue utilizada para cada uno de los organismos analizados en cada uno de los ecosistemas estudiados. A partir de los resultados de posición trófica de cada organismo, se tomó en cuenta la máxima posición trófica encontrada en el sistema. Este valor fue denominado nivel trófico máximo

alcanzado en cada sitio de estudio y fue utilizado para los subsiguientes análisis.

Por otra parte, para el cálculo del número de posiciones tróficas presentes por sistema, se calculó el 10% del nivel trófico máximo alcanzado en el mismo. Este valor se tomó arbitrariamente como mínima distancia o umbral, contabilizándose una posición trófica diferente cuando las posiciones tróficas estimadas estaban distanciadas por un valor mayor que el umbral. El número de posiciones tróficas contabilizadas a partir de este método fue el utilizado para los análisis posteriores.

3.3. Análisis de datos

Para evaluar la distribución de los ecosistemas de acuerdo a las variables ambientales se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Las variables ambientales utilizadas para este análisis fueron las obtenidas in situ: pH, temperatura (°C), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), área (m^2) y profundidad media (m); así como también las obtenidas en análisis posteriores: [PT] ($\mu\text{g}/\text{L}$), [NT] ($\mu\text{g}/\text{L}$), [Clo-a] ($\mu\text{g}/\text{L}$). Para la realización de este análisis, las variables fueron previamente estandarizadas y centradas.

Por otra parte, previo a los análisis se realizaron estudios exploratorios de todas las variables, tanto de las ambientales como de las métricas de redes tróficas, que incluyeron gráficos de dispersión (para evaluar visualmente las relaciones entre las variables ambientales y métricas de redes tróficas) y análisis de los supuestos de normalidad (tests de Kolmogorov-Smirnov & Lilliefors y de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianza (test de Levene). Cuando los supuestos no se cumplieron, se realizó una transformación de los datos (mediante $\log x$ y $\log x+1$).

El efecto de la edad de los sistemas (variable categórica) sobre las métricas de redes tróficas fue analizado a partir de pruebas U de Mann-Whitney para muestras independientes ($n= 8$ réplicas de sistemas nuevos y $n= 7$ réplicas de sistemas antiguos) en aquellas métricas que a pesar de la transformación no cumplieron con el supuesto de homocedasticidad. En el caso en que las

métricas cumplieron con los supuestos, las diferencias entre grupos etarios fueron evaluadas a través de *t*-tests para muestras independientes.

Se realizaron correlaciones de Spearman para evaluar las relaciones existentes entre las diferentes métricas de las redes tróficas y las variables ambientales que presentaban distribución continua. En los casos en los que las correlaciones fueron altas y significativas se realizaron modelos de correlaciones lineales y no lineales por el método de mínimos cuadrados, utilizando el algoritmo de Levenberg-Marquardt. Para cada relación se eligió el modelo que mostrara el mejor ajuste a partir del método de Akaike. Los modelos fueron generados para los datos sin transformar y luego para los datos logaritmizados. En aquellos modelos en los que la transformación de los datos no incrementó la varianza explicada ni la significancia del ajuste del modelo, a pesar de la no normalidad de los datos se trabajó con los modelos generados a partir de los datos originales. Esta decisión se tomó debido a que los modelos originales son biológicamente más relevantes e interpretables y a que con estos análisis se buscaba entender las respuestas de algunas variables a los cambios en otras y no se buscaba la generación de modelos predictivos.

Finalmente, se estudiaron las respuestas de las métricas de tramas tróficas ante las variables ambientales en los sistemas nuevos y antiguos por separado. El procedimiento de análisis fue igual que cuando se tomaron en cuenta todos los sitios juntos.

Un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$ fue utilizado para determinar la significancia estadística de los resultados obtenidos. Se consideraron significancias marginales para $0.05 < \alpha < 0.10$. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo a partir de la utilización de los programas Statistica versión 7.0.61.0 (StatSoft, Inc. 2007), IBM SPSS Statistics 19.0 (IBM, 2010) y PAST, versión 3.14 (Hammer *et al.*, 2001) y el software libre Statistical Software Package R (R Development Core Team).

Tabla 2. Descripción de las métricas de redes tróficas analizadas en este trabajo: Conectancia (C), Densidad de links (DL), Grado medio de la red (G), Grado medio nivel trófico máximo y basal (GML y GBL, respectivamente) y Solapamiento de nicho trófico (SNT). Se indican también publicaciones de referencia para cada una de las métricas.

Métrica	Descripción/fórmula	Ejemplo de referencia
Conectancia (C)	Número de conexiones efectivas dividido el número total de links posibles (especies ²): $C = 2L/S(S-1)$, donde <i>L</i> es el número de conexiones efectivas y <i>S</i> es el número de especies de la red.	Gardner & Ashby, 1970; Dunne <i>et al.</i> , 2002
Grado medio nivel trófico máximo (GML)	Media del grado de las especies pertenecientes al nivel trófico superior: $GHL = \sum L_{ML}/S$, siendo <i>L_{ML}</i> el número de links de las especies del nivel trófico máximo y <i>S</i> es el número de especies de la red.	Cohen, 1977a.
Grado medio nivel trófico basal (GBL)	Media del grado de las especies pertenecientes al nivel trófico inferior: $GHL = \sum L_{BL}/S$, siendo <i>L_{BL}</i> el número de links de las especies del nivel trófico basal y <i>S</i> es el número de especies de la red.	Cohen, 1977a.
Densidad de links (DL)	Se calcula a partir de las interacciones de cada especie, es decir del número de links por especie y de la abundancia de cada ítem en la dieta. $DL = L/S$, siendo <i>L</i> el número de links en la red y <i>S</i> el número de especies.	Pimm <i>et al.</i> , 1991; Dunne <i>et al.</i> , 2002
Solapamiento de nicho trófico (SNT)	Utilización del mismo alimento por parte de dos o más especies. A nivel global de la red se calcula como la media entre todas las superposiciones existentes.	Cohen, 1977b; Hulbert, 1978; Quevedo <i>et al.</i> , 2009
Fuerza de interacción	1/ Grado medio de la red, Siendo el grado medio $\sum L/S$	

4. Resultados

4.1. Características generales de los cuerpos de agua

Los sistemas de estudio presentaron un gradiente de áreas muy amplio (4-5000 m²) y bajas profundidades (0.4-4m), por lo que fueron catalogados como sistemas someros (Tabla 3). En cuanto al estado trófico, todos los cuerpos de agua analizados presentaron características de ecosistemas oligotróficos. Los niveles de nutrientes (tanto de nitrógeno como de fósforo) fueron bajos, con el nitrógeno mostrando una mayor variabilidad que el fósforo (Tabla 3). El aporte de material alóctono es prácticamente nulo por la escasa o inexistente vegetación en las márgenes. En los sistemas de mayor edad, la vegetación encontrada en la cuenca es incipiente, mientras que se destaca la ausencia de la misma en los sitios más nuevos. Por otra parte, las comunidades biológicas encontradas en los cuerpos de agua fueron extremadamente simples, con ausencia de peces en todos los cuerpos de agua y con escasa o nula presencia de vegetación acuática.

Por otra parte, los cuerpos de agua estudiados se diferenciaron en varias características limnológicas, que tuvieron una asociación clara con la edad de los mismos (Tabla 3). En este sentido, los ecosistemas antiguos presentaron en general concentraciones significativamente mayores de NT, lo que estaría indicando un aumento de la productividad potencial (en agua) a medida que se incrementa la edad de los ecosistemas. El PT y la Clo-a no mostraron diferencias significativas entre las edades de los ecosistemas. Por otra parte, el pH medio fue significativamente más alto en los sistemas de mayor edad. Los ecosistemas nuevos tuvieron conductividades significativamente más altas, indicando mayores concentraciones de sales en el agua. Finalmente, las variables físicas asociadas a los sitios de estudio (área y profundidad) no fueron factores influyentes en la diferenciación de los sistemas (Fig. 4; Tabla 3).

Tabla 3. Características ambientales de los lagos y charcos estudiados: área (m²), profundidad (m), temperatura (°C), conductividad (μS/cm) y pH; Edad (Nuevo= <50 años; antiguo= >150 años), productividad potencial: [NT] (μg/L) = concentración de nitrógeno total en agua, [PT] (μg/L) = concentración de fósforo total en agua y [Clo-a] (μg/L) = concentración de clorofila-a en agua (indicador de biomasa de fitoplancton). En negrita se observan los promedios para cada set de datos de cada categoría de edad.

N° sistema	Sistema	Edad	Área (m ²)	Prof. (m)	T (°C)	Cond. (μS/cm)	pH	NT (μg/L)	PT (μg/L)	Clo-a (μg/L)
1	IL-A	Nuevo	4	0.8	10.74	570.6	7.9	360	17	1.7
2	IL-L	Nuevo	800	1.5	13.4	131.2	8.85	150	3	1.1
3	IL-M	Nuevo	1500	3.5	8.94	325.2	8.29	80	1	0.3
4	IL-N	Nuevo	450	1	8.9	234	8.41	250	19	0.5
5	IL-O	Nuevo	500	1	9.96	791	8.33	280	8	0.5
6	IL-P	Nuevo	64	0.4	12.3	293	8.41	330	3	0.5
7	IL-Q	Nuevo	4000	0.4	11.4	406	8.74	100	1	0.5
8	IL-Y	Nuevo	12	0.8	10.23	793.2	8.31	560	9	0.8
PROMEDIO		NUEVO	916	1.2	10.73	443.0	8.41	264	8	0.7
9	IP-27	Antiguo	350	0.15	16.7	186.2	9.01	1390	16	0.9
10	IP-29	Antiguo	200	2	11.65	279.3	8.86	320	7	0.5
11	IP-31	Antiguo	8	0.1	8.91	267.1	8.63	1200	24	1.3
12	IP-33	Antiguo	400	3.1	10.48	149	8.9	400	8	1.4
13	IP-35	Antiguo	225	4	10.99	25	9.51	430	8	0.3
14	IP-36	Antiguo	140	0.5	10.97	65.5	8.77	590	8	1.4
15	IP-44	Antiguo	5000	3	10.33	134.3	8.76	760	8	0.6
PROMEDIO		ANTIGUO	903	1.8	11.43	158.1	8.92	727	11	0.9

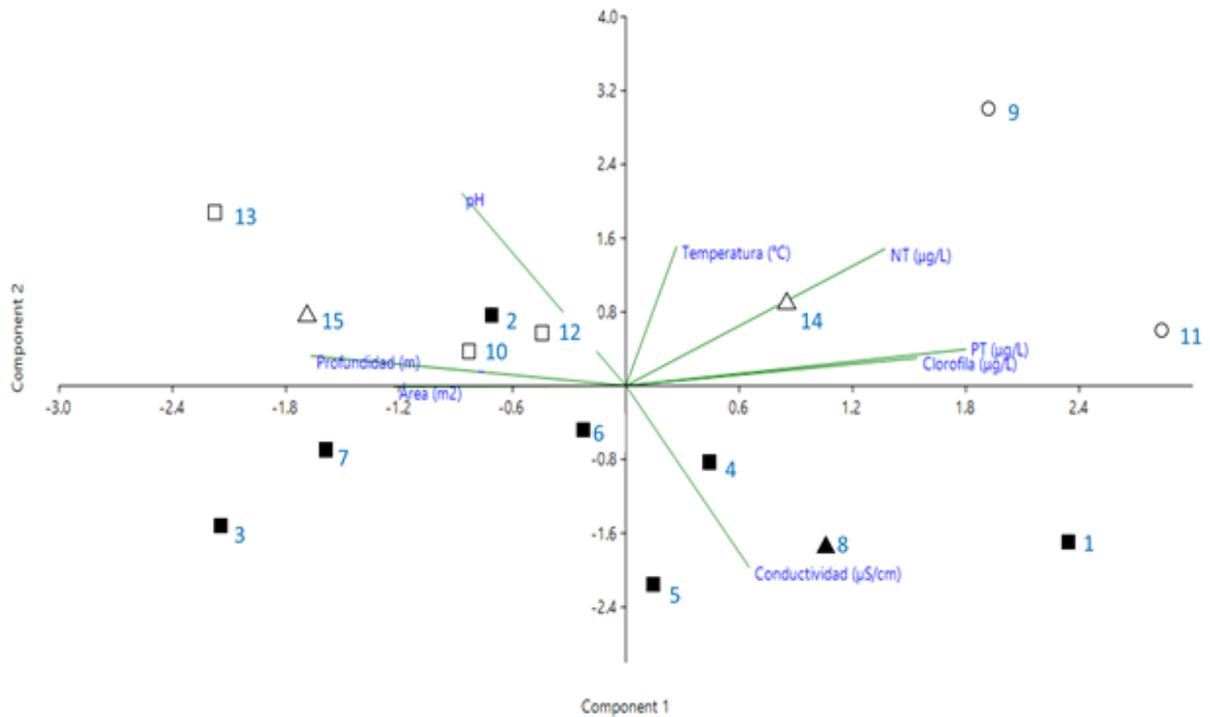


Figura 4. Representación visual del Análisis de Componentes Principales de la asociación entre las variables ambientales y los cuerpos de agua. Los componentes 1 y 2 representan el 59% de la varianza. Los números identifican los ecosistemas analizados (1-8: ecosistemas nuevos en negro; 9-15: ecosistemas antiguos en blanco). Las formas indican diferentes rangos de [NT] en agua: cuadrado= 0-500 µg/L; triángulo = 501-1000 µg/L; círculo: 1001-1500 µg/L.

4.2. Reconstrucción de tramas tróficas

En total se relevó y cuantificó la dieta de 305 individuos pertenecientes a 11 taxa, alcanzando resoluciones taxonómicas diferentes para cada grupo (Tabla 4). Esta clasificación incluyó seis grupos de organismos macroinvertebrados bentónicos pertenecientes a la familia Chironomidae en estado larval (*Psectrocladius* sp., *Pentaneurini* sp., *Chironomini* sp., *Procladius* sp., *Tanytarsus* sp. y *Ablasbemya* sp.), una especie del orden Coleóptera en estado adulto (*Colymbetis* cf. *densus*), un grupo de macroinvertebrados bentónicos de la clase Oligochaeta, y microcrustáceos zooplanctónicos pelágicos, incluyendo dos géneros pertenecientes al orden Cladocera (*Daphnia* sp. y *Alonella* sp.) y una especie perteneciente al orden Anostraca (*Branchinecta* sp.).

La dieta de todos los organismos pudo ser relevada, a excepción de los coleópteros, ya que los estómagos se encontraban vacíos o con pequeños restos inidentificables como se mencionó en la metodología.

En cuanto a los productores primarios encontrados en la dieta de los organismos, se encontraron un total de 97 especies diferentes de microalgas, en su mayoría perifíticas (Material suplementario 1).

Tabla 4. Clasificación taxonómica hasta el máximo nivel de resolución posible de organismos utilizados para el análisis de la dieta. S/i = sin identificar.

Clase	Orden	Suborden	Familia	Género	Especie
Insecta	Diptera	Nematocera	Chironomidae	<i>Psectrocladius</i>	s/i
				<i>Pentaneurini</i>	s/i
				<i>Chironomini</i>	s/i
				<i>Procladius</i>	s/i
				<i>Tanytarsus</i>	s/i
				<i>Ablasbemya</i>	s/i
	Coleoptera	Adephaga	Dytiscidae	<i>Colymbetes</i>	cf. densus
Oligochaeta	s/i	s/i	s/i	s/i	s/i
Brachiopoda	Diplostraca	Cladocera	Daphniidae	<i>Daphnia</i>	s/i
			Chydoridae	<i>Alonella</i>	s/i
			Anostraca	Branchinectidae	<i>Branchinecta</i>

4.3. Topología de redes tróficas

Las métricas de redes tróficas presentaron diferencias de acuerdo a la edad de los ecosistemas. Los ecosistemas antiguos presentaron mayores medias en todas las métricas a excepción de la conectancia y de la fuerzas de interacción, cuyas medias fueron menores que en los ecosistemas más nuevos (Tabla 5).

El grado de las especies de los niveles tróficos superiores e inferiores fueron algunas de las métricas que presentaron mayores diferencias entre cuerpos de agua nuevos y antiguos. En este sentido, cuando se tuvo en cuenta el rango de dispersión de los datos se pudo observar que el valor mínimo observado en los

sistemas de mayor edad no fue alcanzado por el valor máximo de los de menor edad. Lo mismo se puede observar con la densidad de *links* y la riqueza de ítems predicha, siguiendo todos la misma tendencia. Esto estaría indicando una mayor riqueza de especies en las redes tróficas de los sistemas más antiguos (Tabla 5; Fig. 5). En el caso de la conectancia y de las fuerzas de interacción, la tendencia observada fue la opuesta, con valores más altos en sistemas nuevos, sin superposición de rangos (Tabla 5).

Tabla 5. Medias, desvío estándar y rangos (mínimo-máximo) de métricas de redes tróficas por cada clase de edad estudiada. En negrita se observan aquellas métricas en las que no existió superposición de rangos entre las clases de edad.

Métricas de tramas tróficas	Nuevos			Antiguos		
	Media	Desvío	Rango (mín-máx)	Media	Rango (mín-máx)	Desvío
Conectancia	0.06	0.011	0.04-0.08	0.03	0.03-0.04	0.005
Grado medio red	1.55	0.27	1.3-2	2.16	1.84-2.47	0.2
Fuerza de interacción	0.072	0.001	0.050-0.097	0.040	0.035-0.044	0.004
Grado medio nivel superior	14.5	3.35	10.31-20	25.06	22.88-28.6	2.39
Grado medio nivel inferior	3.14	0.47	2.65-3.76	5.32	3.85-6.65	0.98
Densidad de links	3.36	0.51	2.77-4.33	5.34	4.70-5.90	0.48
Superposición nicho trófico	0.57	0.17	0.41-0.88	0.63	0.39-0.83	0.14
Riqueza de ítems	34	7.53	26-45	89	73-109	13.38
Nº posiciones tróficas	3	0.9	2-5	5	5-5	0
Nivel trófico máximo	2.8	0.39	2-3	2.92	2.76-3	0.11

Por otra parte, el grado medio de la red y la superposición de nicho trófico de los organismos de los niveles superiores presentaron medias mayores en los ecosistemas antiguos, pero los rangos no mostraron diferencias, alcanzando valores mínimos y máximos similares entre categorías de edad (Tabla 5).

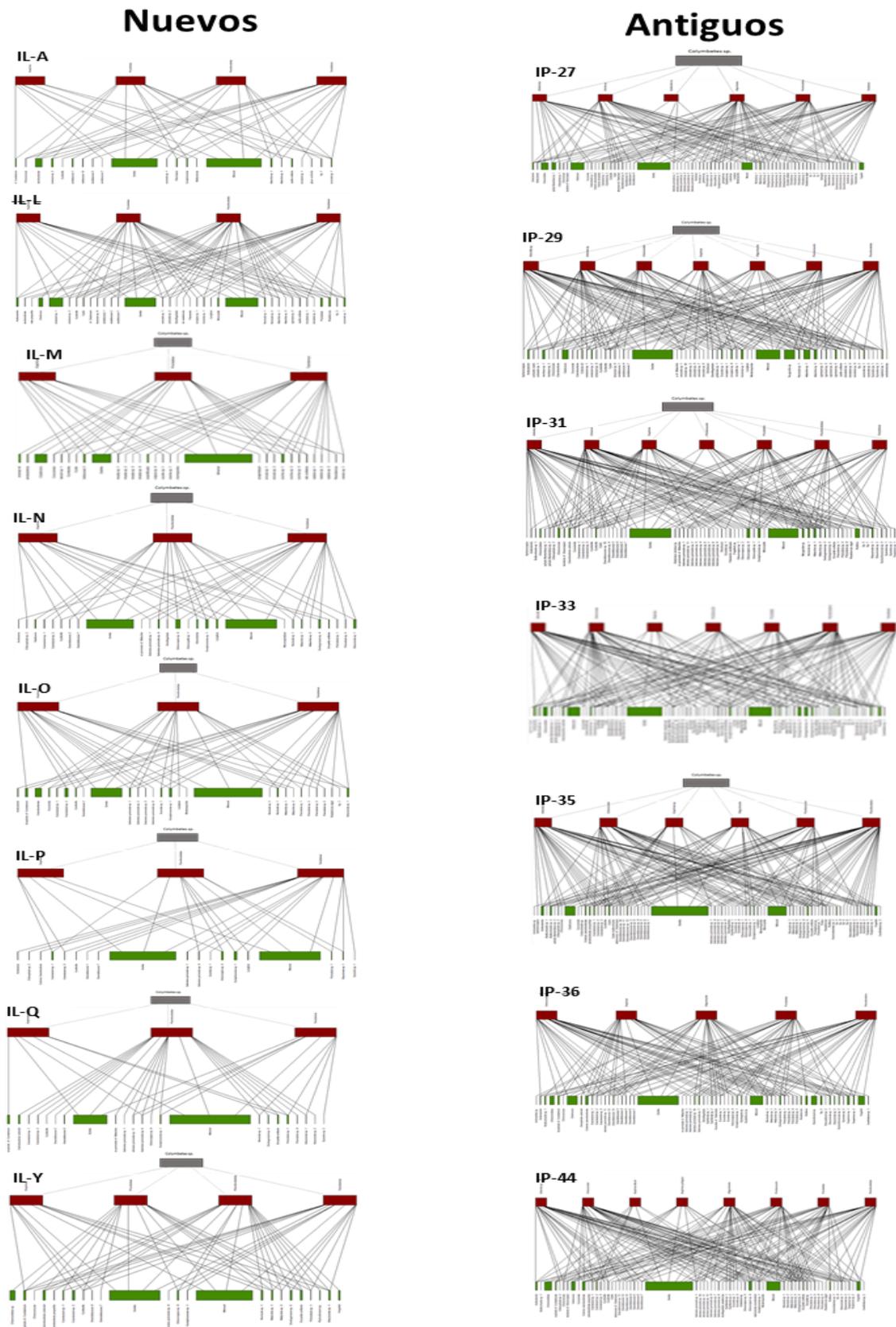


Figura 5. Representación topológica de las redes tróficas para cada categoría de edad. El largo de las bandas en los niveles inferiores representa la proporción consumida en total. En gris se observan los depredadores tope, en rojo los intermedios y en verde los productores primarios.

La media del número de posiciones tróficas alcanzadas en los ecosistemas de mayor edad fue mayor que en los más nuevos. Sin embargo, cabe destacar que en todos los cuerpos de agua antiguos se observó el mismo número de posiciones tróficas, mientras que los ecosistemas más nuevos mostraron mayor variabilidad en esta métrica, alcanzando el mismo rango superior que los antiguos (Tabla 5). Situación similar fue observada en el nivel trófico máximo, donde la media fue superior en los ecosistemas formados hace más de 150 años, así como también el rango mínimo, mientras que el rango máximo fue igual en ambas categorías de edad. Esto se debió a que, tanto en muchos ecosistemas antiguos como en nuevos, estuvieron presentes los escarabajos (coleópteros), organismos que fueron clasificados con la posición trófica 3 (Pos. T =3) en estos sistemas a partir del rol trófico descrito en la bibliografía (Tabla 5; Figura 5). Asimismo, estos organismos resultaron ser los depredadores tope del sistema por poseer el nivel trófico más elevado encontrado.

El número de consumidores diferentes en los ecosistemas nuevos fue menor que en los antiguos. Mientras que en los cuerpos de agua de menor edad se observaron de tres a cuatro depredadores, en los más antiguos se encontraron de cinco a siete, indicando una mayor diversidad de organismos de niveles tróficos de dos o superior (Fig. 5).

4.4. Variables ambientales y métricas de redes tróficas en todos los ecosistemas

Varias variables ambientales parecieron cumplir un rol clave en la estructuración de las tramas tróficas de estos ecosistemas.

Particularmente, la edad, la productividad (en términos de NT y clo-a en agua) y el pH, mostraron una mayor relación con las diferentes métricas de tramas tróficas medidas. Por su parte, el área del ecosistema y la concentración de PT no tuvieron efectos significativos sobre las métricas de redes tróficas. En general, la mayoría de los atributos de las redes fueron explicados por más de un predictor ambiental, a excepción de la superposición de nicho trófico y del

nivel trófico máximo, los cuales solo mostraron relaciones significativas con la concentración de clo-*a* en agua.

La edad mostró diferencias significativas en las conectancias, encontrándose que aquellos ecosistemas más antiguos presentaron menor conectancia que los más nuevos, es decir, hubo un mayor número de conexiones efectivas en función del número de especies en la red en los ecosistemas nuevos (Fig. 6A; Tabla 6). Asimismo, los sitios antiguos presentaron una menor fuerza de interacción con los componentes de los niveles tróficos inferiores que los nuevos (Fig. 6E; Tabla 6). Los cuerpos de agua antiguos presentaron además una densidad de *links* significativamente mayor que los nuevos (Fig. 6M; Tabla 6).

Por su parte, las métricas de redes tróficas que refieren al largo de la cadena también se diferenciaron según la edad. Como se planteó en la hipótesis n°3, los ecosistemas antiguos presentaron mayor riqueza de ítems totales (i.e. riqueza ítems predicha) en la dieta de todos los individuos observados y un incremento del n° de posiciones tróficas presentes en la red con respecto a los ecosistemas más nuevos (Fig. 6Q y U; Tabla 6). Cabe destacar que en los cuerpos de agua de mayor edad, el n° de posiciones tróficas no mostró variación, alcanzándose en todos el mismo número de posiciones (N° Pos.T=5).

Sin embargo, la edad no mostró relación significativa con la superposición de nicho trófico de los niveles superiores ni con el nivel trófico máximo alcanzado (Tabla 6).

Se encontraron también diferencias significativas entre edades de los cuerpos de agua con el grado medio en el nivel trófico inferior (Tabla 6). Debido a las altas correlaciones entre esta métricas y otras métricas analizadas como la densidad de links, se optó por no incorporarlas a los análisis gráficos posteriores.

Al contrario de lo esperado, las correlaciones entre el área de los sistemas y las métricas tróficas fueron bajas y no significativas (Tabla 7).

La concentración de nitrógeno total en agua (uno de los proxi de productividad ambiental considerados en este trabajo), presentó una correlación elevada y significativa únicamente con la densidad de *links* en las redes (Tabla 7). Luego del análisis de varios modelos para evaluar el mejor ajuste, se comprobó que el mejor fue el modelo logarítmico, explicando un 35% de la variabilidad de los datos. Los ecosistemas de mayor edad presentaron mayores concentraciones de este nutriente (Fig. 6N; Tabla anexo 2). Por otra parte, a pesar de que esta variable presentó correlaciones estadísticamente significativas únicamente con una métrica trófica, presentó también correlaciones elevadas, pero marginalmente significativas ($0.05 < P < 0.10$) con la conectancia, con el grado medio en el nivel trófico superior, con las fuerzas de interacción, con la riqueza de ítems predicha y con el n° de posiciones tróficas cuantificadas en la red. Finalmente, no se encontraron relaciones significativas ni con el nivel trófico máximo alcanzado ni con la superposición de nicho trófico (Tabla 7). A pesar de que el NT se correlacionó significativamente con una única métrica, el alto número de correlaciones marginalmente significativas indica relevancia del nitrógeno para la estructura de las tramas tróficas.

Por su parte, en forma opuesta a lo esperado, la concentración de fósforo total en agua (el proxi de productividad ambiental potencial típicamente considerado en limnología) no presentó correlaciones significativas ni marginalmente significativas con ninguna de las métricas consideradas (Tabla 7).

Tabla 6. Diferencias en las métricas de redes tróficas entre charcos nuevos y antiguos de Groenlandia. Se muestran estadísticos de pruebas de Mann-Whitney para aquellas métricas que no presentaron distribución normal y de Test-t para aquellas métricas cuya distribución se ajustaba a la normalidad. En negrita se observan los valores significativos ($P < 0.05$); A= sistemas antiguos, N= sistemas nuevos. N total= 15 sistemas para todos los análisis.

Parámetros test de Mann-Whitney			
Métricas de redes tróficas	N° sistemas	U-Mann Whitney	P
Conectancia	15	0.0	<0.01; A<N
Fuerza de interacción	15	0.0	<0.01; A<N
Riqueza de ítems predicha	15	0.0	<0.01; A>N
N° posiciones tróficas	15	3.5	<0.01; A>N
Nivel trófico máximo	15	26	0.8

Parámetros Test-t			
		t-value	P
Densidad de <i>links</i>	15	7.65	<0.01; A>N
Superposición de nicho trófico	15	0.76	0.4
Grado medio de la red	15	4.87	<0.01; A>N
Grado medio nivel trófico superior	15	5.62	<0.01; A>N
Grado medio nivel trófico inferior	15	6.92	<0.01; A>N

Tabla 7. Relación entre variables ambientales y métricas de tramas tróficas (correlaciones de Spearman) considerando todos los ecosistemas estudiados (N°=15). Los valores representan las correlaciones (R); las relaciones significativas se muestran en negrita ($P < 0.05$); significancia marginalmente significativa se muestra en itálica ($0.05 < P < 0.10$); y NS= correlación no significativa.

	Área (m ²)	PT (µg/L)	NT (µg/L)	Clorofila (µg/L)	pH
Conectancia	NS	NS	<i>-0.507; p=0.06</i>	NS	-0.742; p<0.005
Grado medio nivel trófico superior	NS	NS	<i>0.493; p=0.06</i>	NS	0.783; p<0.001
Fuerza de interacción	NS	NS	<i>-0.5; p= 0.06</i>	NS	-0.795; p<0.01
Densidad de <i>links</i>	NS	NS	0.646; p<0.01	<i>0.404; p=0.09</i>	0.574; p<0.05
Superposición nicho	NS	NS	NS	0.586; p<0.05	NS
Riqueza ítems predicha	NS	NS	<i>0.479; p=0.07</i>	NS	0.774; p<0.05
N° posiciones tróficas	NS	NS	<i>0.490; p=0.06</i>	NS	0.545; p<0.05
Nivel trófico máx.	NS	NS	NS	-0.675; p<0.005	N/S

La clorofila-a (indicador de biomasa fitoplanctónica y también considerado proxy de productividad potencial del sistema), por su parte, mostró una correlación significativa con la superposición de nicho trófico y con el nivel trófico máximo alcanzado en las redes, aunque con sentido inverso. En este sentido, se observó una correlación positiva con la superposición de nicho trófico y negativa con el nivel trófico máximo (Tabla 7). Los modelos que mejor se ajustaron a estas relaciones fueron en ambos casos el logarítmico, explicando un 31% de la variabilidad en el caso de la superposición de nicho trófico (Fig. 6K; Tabla anexo 2) y un 34% en lo que refiere al nivel trófico máximo (Fig. 6AA; Tabla anexo 2). Por otra parte, la clorofila-a mostró una correlación positiva marginalmente significativa con la densidad de links (Tabla 7).

El pH del agua mostró correlaciones significativas con las mismas métricas que la edad, siguiendo la misma tendencia. La conectancia mostró una relación negativa con el pH (Tabla 7), obteniéndose para esta correlación un ajuste exponencial que explicó el 54% de la varianza (Fig. 6D; Tabla anexo 2). Por otra parte, cuando se analizaron las fuerzas de interacción entre los componentes de la red, la correlación con el pH fue elevada, negativa y significativa (Tabla 7), con una regresión exponencial como mejor ajuste (Fig. 6H; Tabla anexo 2). Se observó también una correlación elevada y significativa entre la densidad de *links* y el pH, evidenciando que aquellos sitios con pH más básicos poseen una mayor densidad de links (Tabla 7). El mejor ajuste para esta relación fue el modelo exponencial (Fig. 6P; Tabla anexo 2). Finalmente, aquellos sistemas que presentaron valores de pH más altos, presentaron una mayor riqueza de ítems predicha y mayor número de posiciones tróficas en sus redes (Tabla 7). En el caso de la riqueza de ítems predicha el mejor ajuste fue el lineal, mientras que en el número de posiciones tróficas fue el modelo exponencial. (Fig. 6T y X; Tabla anexo 2).

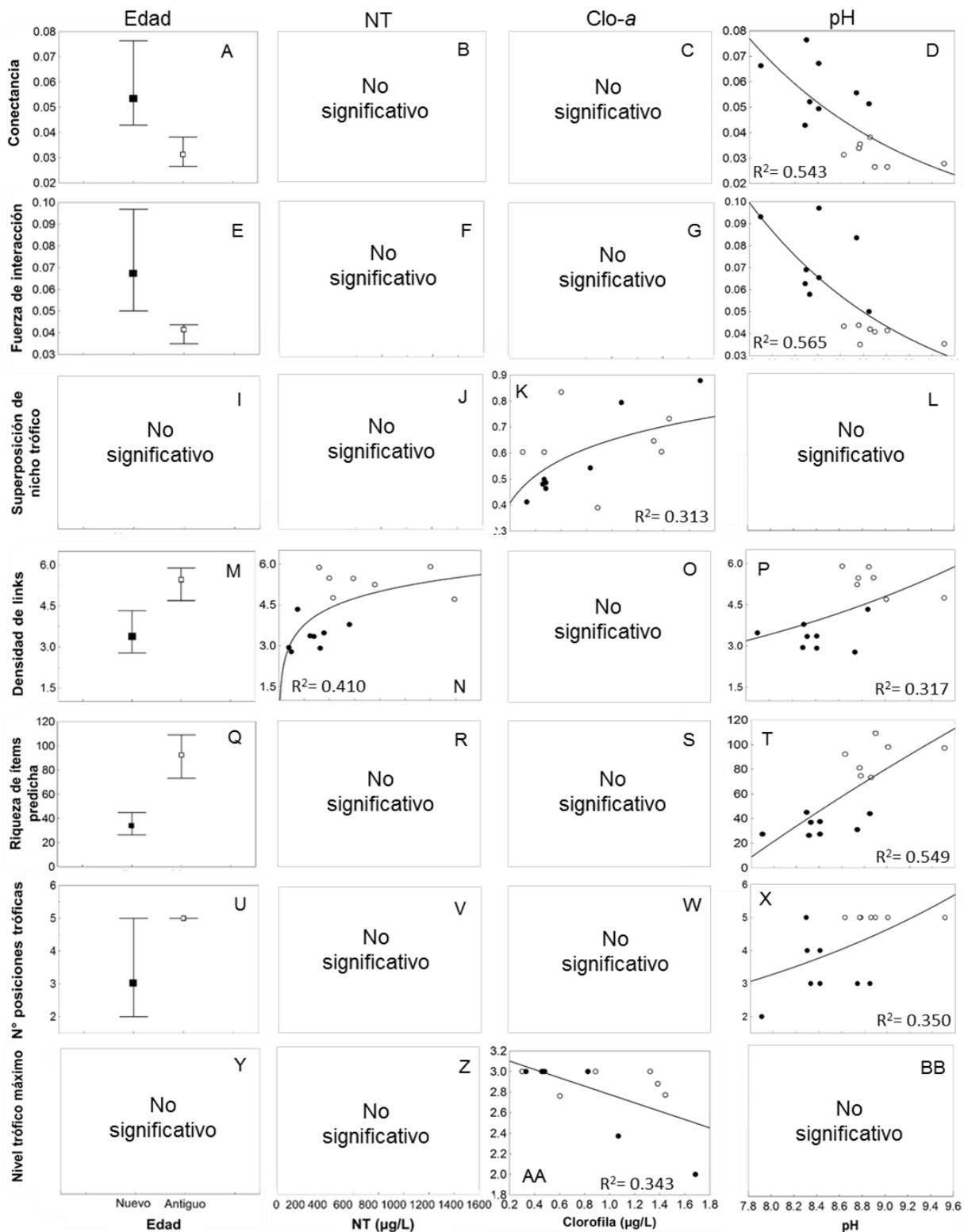


Figura 6. Modelos que muestran el mejor ajuste entre variables ambientales seleccionadas por su nivel de significancia y las métricas de redes tróficas. En el caso de la edad de los cuerpos de agua se muestran la mediana y valores máx. y mín (n= 7 sistemas antiguos; 8 sistemas nuevos). Los puntos negros corresponden a ecosistemas antiguos y los puntos blancos a los nuevos. N total= 15 sistemas.

4.5. Variables ambientales y métricas de redes tróficas según la edad de los ecosistemas

A diferencia de lo que se observó en el estudio de todos los ecosistemas en conjunto, en el análisis discriminando según ambas categorías de edad, solo unas pocas características ambientales tuvieron una relación significativa con la conectancia, superposición de nicho trófico y con las métricas que hacen referencia al largo de la trama trófica (riqueza de ítems predicha y nivel trófico máximo).

En los ecosistemas antiguos, los factores ambientales no mostraron correlación significativa con ninguna de las métricas de las redes tróficas. Sin embargo, en los ecosistemas de formación más reciente (<50 años), se observó que las variables asociadas con la productividad potencial del sistema ([NT] y [Clo-a]) fueron las únicas que se relacionaron de manera significativa con las métricas tróficas analizadas.

En los ecosistemas nuevos, el área apareció como una variable potencialmente relevante para la estructuración de las redes en los ecosistemas. En este sentido, el área tuvo una correlación marginalmente significativa con la riqueza de ítems total en la dieta ($R=0.714$; $P=0.06$) (Tabla 8), sugiriendo una tendencia al aumento de la riqueza de ítems a medida que se incrementa el área del ecosistema acuático (Fig. 7G).

La concentración de NT en agua en los ecosistemas nuevos presentó una correlación significativa y positiva con la conectancia de la red (Tabla 8). Esta correlación se ajustó a un modelo de regresión lineal (Fig. 7B; Tabla anexo 3). Por su parte, el nitrógeno también presentó una correlación negativa con la riqueza de ítems en la dieta (Tabla 8). El modelo de regresión que mejor se ajustó a esta correlación fue el lineal, explicando un 51% de la varianza entre las variables (Fig. 7H; Tabla anexo 3). Las correlaciones con el resto de las métricas no fueron significativas.

En el caso de la otra variable utilizada como proxy de la productividad potencial del ambiente, la concentración de clorofila-a pelágica mostró correlación significativa con la superposición de nicho trófico (Tabla 8). Esta correlación se

ajustó con un modelo de regresión lineal, obteniéndose una explicación del 93% de la varianza (Fig. 7F; Tabla anexo 3). Por su parte, la concentración de clorofila-a y la densidad de *links* de la red tuvieron una correlación positiva marginalmente significativa (Tabla 9). Finalmente, con el nivel trófico máximo alcanzado en las redes, la [clo-a] presentó una correlación negativa con ajuste logarítmico (Tabla 8) (Fig. 7L; Tabla anexo 3).

Tabla 8. Relación entre variables ambientales seleccionadas y métricas de tramas tróficas (correlaciones de Spearman) considerando únicamente los ecosistemas nuevos (N= 8). Los valores representan las correlaciones (R); los valores significativos están marcados en negrita ($P<0.05$); significancia marginalmente significativa se muestra en itálica ($0.05<P<0.10$); NS= correlación no significativa.

	Área (m ²)	PT (µg/L)	NT (µg/L)	Clorofila (µg/L)	pH
Conectancia	NS	NS	0.810; p<0.05	NS	NS
Grado medio nivel trófico superior	NS	NS	NS	NS	NS
Fuerza de interacción	NS	NS	NS	NS	NS
Superposición nicho	NS	NS	NS	0.881; p<0.005	NS
Densidad de <i>links</i>	NS	NS	NS	<i>0.619; p=0.06</i>	NS
Riqueza ítems predicha	<i>0.714; p=0.06</i>	NS	-0.857; p<0.05	NS	NS
N° posiciones tróficas	NS	NS	NS	NS	NS
Nivel trófico máx.	NS	NS	NS	<i>-0.764; p=0.05</i>	NS

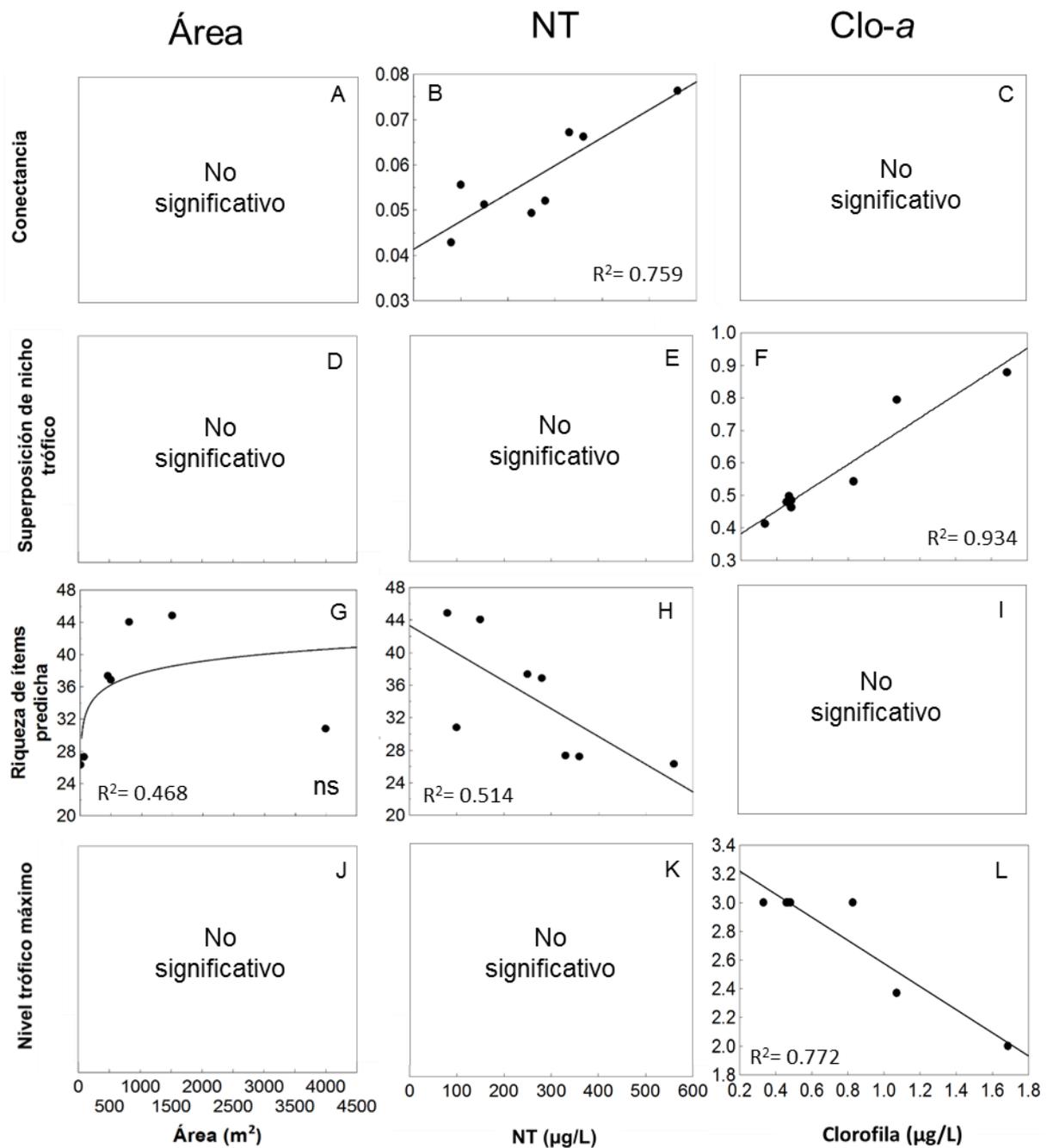


Figura 7. Modelos de mejor ajuste a las correlaciones significativas entre las variables ambientales y las métricas de redes tróficas estudiadas para los ecosistemas nuevos. En el caso del área, se muestra la tendencia de los datos ya que no hubo correlaciones significativas (correlación marginalmente significativa). En todos los casos, N=8 sistemas.

5. Discusión

En el presente trabajo se planteó como objetivo identificar la importancia de variables ambientales, en particular la edad, el área y la productividad como factores estructuradores de las tramas tróficas en cuerpos de agua (charcos y lagos someros) de formación reciente en Groenlandia. La comprensión de estos vínculos permitiría contribuir a entender posibles efectos del cambio climático sobre los ecosistemas acuáticos.

En este sentido, las variables ambientales analizadas tuvieron un efecto significativo en la topología de las redes tróficas de los ecosistemas estudiados. La edad de los cuerpos de agua fue, en conjunto con el pH, la característica que presentó mayores correlaciones con varias de las métricas de redes tróficas. Las fuerzas de interacción entre los componentes disminuyeron al incrementarse la edad de los cuerpos de agua, al igual que la conectancia total de la red. La densidad de *links*, por su parte, fue más alta en los ecosistemas antiguos. El largo de la red (cuantificado a partir de la riqueza de ítems en la dieta y del número de posiciones tróficas encontradas) también aumentó con la edad de los ecosistemas.

La concentración de nitrógeno total en agua y la concentración de clorofila-a pelágica, mostraron correlaciones significativas con varias métricas de las redes, aunque en menor medida que la edad de los sistemas. Por su parte, la concentración de fósforo total, proxy de productividad por excelencia en los ecosistemas de agua dulce, y el área, no tuvieron relación significativa en la estructuración de las redes, en forma contraria a lo esperado por varias teorías.

Al eliminar el efecto de la edad sobre las métricas, analizando la relación de las tramas con variables ambientales dentro de cada categoría de edad, los ecosistemas antiguos no mostraron respuesta ante las variaciones ambientales. Los ecosistemas nuevos, por su parte, cambiaron sus características ante cambios en la concentración de nitrógeno total y clorofila-a, y mostraron tendencias a efectos del área sobre la topología de las redes.

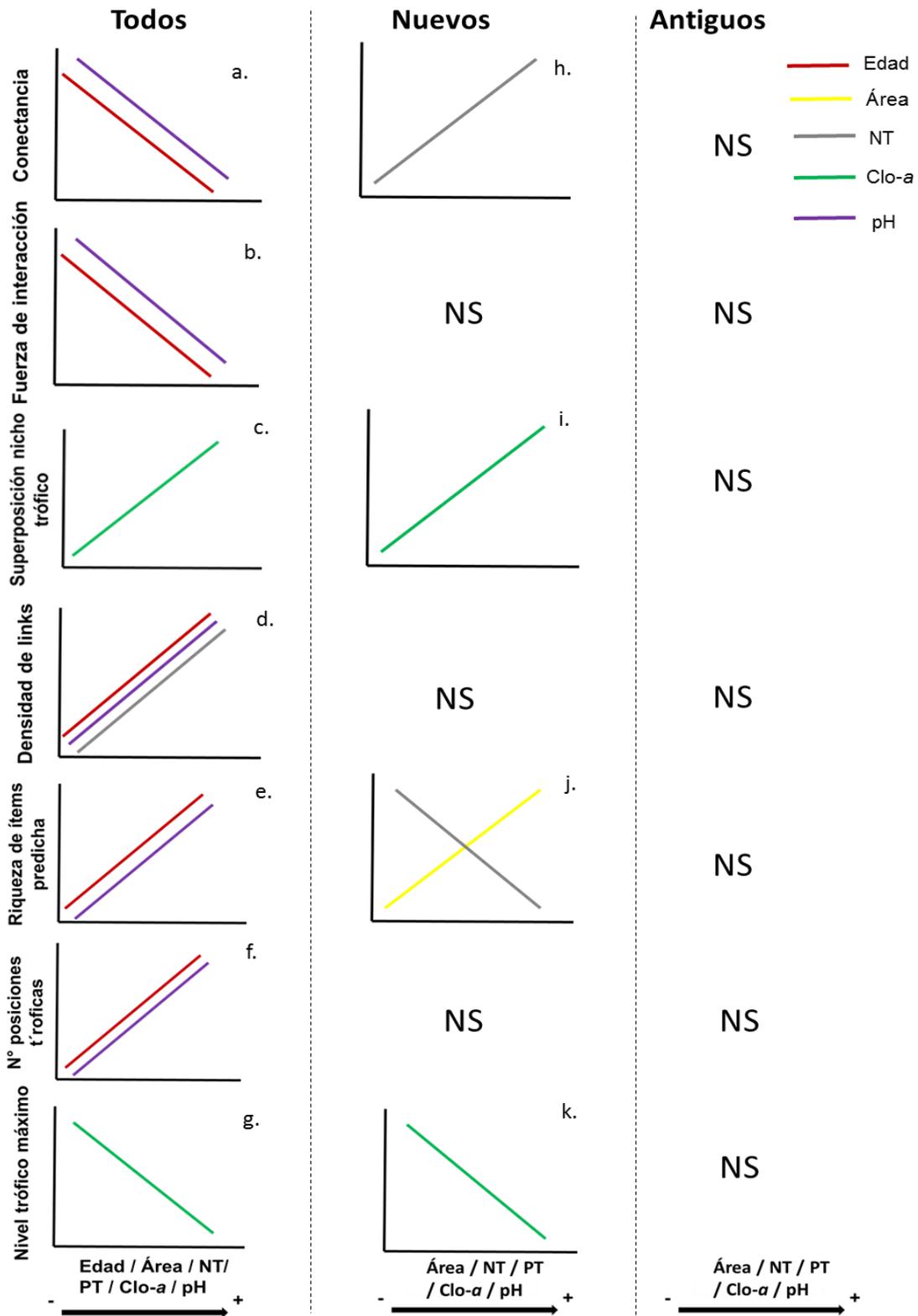


Figura 8. Tendencias observadas entre métricas de redes tróficas y variables ambientales clave cuando son tenidos en cuenta todos los ecosistemas (TODOS, izquierda), y separados por categoría de edad (NUEVOS, medio y ANTIGUOS, derecha respectivamente).

La riqueza de especies es uno de los principales parámetros que se utilizan en ecología para definir las características de una comunidad biológica y de los ecosistemas (Graham & Duda, 2011). Es ampliamente aceptada la idea de que la riqueza de especies está influenciada por la edad (Odum, 1963) y el área de los ecosistemas (Caswell & Cohen, 1993), en ambos casos a través de patrones de colonización (MacArthur & Wilson, 1967), así como por la productividad de los mismos (Graham & Dudda, 2011). Los ecosistemas de mayor edad poseen mayor probabilidad de ser colonizados por nuevas especies, debido a un mayor tiempo evolutivo y de exposición a la colonización (MacArthur & Wilson, 1967). Asimismo, mayores áreas proveen mayor superficie de colonización y potencialmente tienen mayor heterogeneidad ambiental, lo que permite una disminución de la competencia inter-específica. Todo esto genera que la probabilidad de colonización por nuevas especies y el subsecuente éxito en el nuevo ecosistema sean frecuentemente mayores (Dodson *et al.*, 2000). En lagos someros y charcos, sin embargo, una menor área suele estar asociada a mayores riquezas de especies, debido a la frecuente ausencia de los peces (depredadores tope por excelencia) ante eventos de anoxia, y a la frecuente presencia de plantas acuáticas que generan mayor heterogeneidad espacial. En nuestro set de lagos y charcos, no hubo peces ni plantas acuáticas, de forma que estas fuentes de variación no ocurrieron, permitiendo analizar el efecto de la edad y el área *per se*.

La relación de la edad de los ecosistemas con la riqueza de especies fue documentada en Groenlandia para clones de *Daphnia spp.* en un set de sistemas que contienen a los de este estudio (Haileselasie *et al.*, 2016a). En los sistemas antiguos la riqueza de clones fue significativamente mayor que en los sistemas nuevos, tanto en charcos como en lagos (Haileselasie *et al.*, 2016a). En ese estudio, los autores sugieren que al aumentar la edad habría una acumulación de especies (o variedad de clones en ese caso) debido a una mayor probabilidad de colonización. Ese resultado sustenta la hipótesis de incremento en la riqueza de especies al aumentar la edad de los ecosistemas y refuerza los resultados obtenidos en el presente trabajo con otras comunidades.

Por otra parte, la riqueza de especies depende de la productividad ambiental, siguiendo un patrón de joroba (Rosenzweig & Abramsky, 1993). En los ecosistemas oligotróficos de Groenlandia estudiados en este trabajo, es esperable que nos encontráramos en la fase de incremento, y por tanto se esperaría una mayor riqueza de especies al aumentar la productividad.

Desde la hipótesis planteada por Robert May (1972) de que la complejidad (medida como aumentos de diversidad o conectancia) (Thompson *et al.*, 2012) desestabiliza las redes, varios estudios la han puesto a prueba tanto en modelos teóricos como en comunidades naturales, tanto con resultados que la apoyan (e.g. Yodzis, 1981; Warren, 1994) como con resultados opuestos (eg. De Angelis, 1975; Allesina & Pascual, 2008).

En el presente trabajo se observó que la conectancia varió significativamente entre ambos grupos de edad, con los ecosistemas antiguos presentando valores de conectancia más bajos (Fig. 8 a). Los cuerpos de agua más antiguos, además, fueron los que presentaron mayor riqueza de especies y redes más largas, como fue encontrado para varios ecosistemas diferentes por Banasek-Richter *et al.* (2009). Resultados opuestos se encontraron en un estudio de colonización realizado en un río de deshielo en Austria, donde la conectancia de las tramas aumentó con los años (Leonie *et al.*, 2009). Sin embargo, el tiempo tenido en cuenta en ese estudio fue muy corto (cinco años), por lo que posiblemente la red todavía se encontraba en construcción y estructuración, con posible incorporación de especies colonizadoras generalistas que suelen aumentar la conectancia de la red.

Posiblemente, la menor conectancia en los ecosistemas más antiguos del set estudiado en esta tesis sea consecuencia de una mayor especialización en la dieta de los organismos en comparación con los organismos de los ecosistemas más nuevos (Warren 1994; Cagnolo & Valladares, 2011). Asimismo, se ha planteado que en aquellos sistemas con bajas tasas de producción primaria y escaso ingreso de material alóctono, las redes se encontrarían dominadas en abundancia y biomasa por macroinvertebrados con roles generalistas. Esto genera valores de conectancia altos, ya que la invasión por especies generalistas es más probable (Stephens & Krebs, 1986; Warren,

1994). Esto podría estar sucediendo en los cuerpos de agua de menor edad en Groenlandia, los cuales pueden estar aún en proceso de colonización. Apoyando esta sugerencia, se ha reportado en estos mismos sistemas que los sitios nuevos (<50 años) siguen en proceso de evolución y van siendo colonizados por más clones y especies de *Daphnia* a medida que aumenta la edad (Haileselasie *et al.*, 2016).

Otra métrica de redes que se relaciona con la complejidad de los ecosistemas y es comúnmente estudiada es la densidad de *links* (Thompson *et al.*, 2012). En el presente trabajo, en concordancia con la segunda hipótesis planteada, se encontró una mayor densidad de *links* al aumentar la edad y la productividad local (usando como proxy la concentración de nitrógeno en agua) (Fig. 8d) y por tanto al aumentar la riqueza de especies. Otros estudios empíricos también han encontrado que sistemas con mayor número de especies tienen densidades de *links* más altas (Tavares-Cromar & Williams, 1996). Banasek-Ritcher *et al.* (2009) demostraron que en las redes cuantitativas de diferentes tipos de ecosistemas hay una tendencia general a aumentar la densidad de *links* ante incrementos en la riqueza de especies insertas en las redes, indicando una dependencia de escala de la densidad de *links*.

Por otra parte, la relación observada en este trabajo entre la densidad de *links* y la concentración de nitrógeno parece alcanzar una asíntota luego de un valor umbral, sugiriendo que posiblemente la densidad de *links* no aumentaría ante incrementos en la productividad por encima de ese valor en estos sistemas. Se ha propuesto también que la densidad de *links* y la conectancia en comunidades estables deben ser constantes en el tiempo, lo que es importante ya que las métricas de las redes pueden variar temporalmente, al variar la dieta de los organismos con cambios relacionados con la ontogenia y el tamaño corporal (Polis 1991; Tavares-Cromar & Williams, 1996; Dunne, 2006).

Por otra parte, estudios basados en modelos matemáticos y en experimentos, han sugerido que la complejidad incrementa la estabilidad de la red cuando la mayoría de las relaciones son débiles (Woodward & Hildrew, 2002) y esto es lo que mayormente se observa en redes naturales estables (e.g. Tavares-Cromar & Williams, 1996; Wootton, 1997; Berlow, 1999; Neutel *et al.*, 2002). Los

resultados obtenidos en este trabajo son de medidas indirectas de fuerzas de interacción, ya que el parámetro calculado fue el grado medio de los organismos pertenecientes a los niveles tróficos superiores (calculando las fuerzas de interacción como el inverso de esta medida), bajo la hipótesis de que cuando las especies predan sobre más de un tipo de presas, las fuerzas de interacción entre depredador-presa tienden a disminuir (Montoya *et al.*, 2006). Teniendo en cuenta esto, nuestros resultados mostraron que como fue planteado en la Hipótesis 1, las fuerzas de interacción disminuyeron al aumentar la edad de los ecosistemas (Fig. 8 b). Sin embargo, estudios de simulaciones matemáticas no encontraron efectos estabilizadores de las interacciones débiles, proponiendo que este tipo de interacciones cumplen roles clave en los ecosistemas que presentan un bajo número de especies y no en aquellos sistemas estables con gran cantidad de niveles tróficos y riqueza de especies (Allesina & Pascual, 2008). Los ecosistemas en este trabajo poseen redes tróficas simples, con baja riqueza de especies, por lo que se podría esperar redes más estables en los sitios donde se encontraron fuerzas de interacción más débiles, o sea, los cuerpos de agua más antiguos.

Por otra parte, se ha observado que en aquellas redes que presentan depredadores generalistas capaces de conectar distintas cadenas dentro de una red y que presentan interacciones débiles con sus presas, se incrementaría la estabilidad de la trama (Rooney *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que la superposición de nicho trófico solamente se correlacionó significativamente con la concentración de clorofila-a en agua (Fig. 8c). Al aumentar la concentración de clorofila en agua (o sea la biomasa fitoplanctónica), aumentó la superposición de nicho trófico en los depredadores de la red (quironómidos). Dado que las especies de zooplancton presentes en estos sistemas no presentan gran diversidad (como ha sido previamente documentado en otros lagos someros de Groenlandia (e.g. Jeppesen *et al.*, 2003, y verificado en este trabajo), los consumidores carnívoros mostrarían un mayor solapamiento de nicho al consumir las mismas especies de zooplancton. Estos resultados podrían ser coincidentes con un estudio llevado a cabo en un lago en Suecia, donde encontró que en los sitios

donde la diversidad de presas era baja, los depredadores (peces) mostraban comportamientos tróficos similares (Quevedo *et al.*, 2009).

Como era esperado, tanto la riqueza de ítems consumidos por los organismos como el largo de la trama trófica fueron significativamente menores en los ecosistemas nuevos que en los sistemas antiguos (Fig. 8 e y f). La mayor riqueza de ítems en la dieta de los consumidores en los sistemas más antiguos, puede ser consecuencia de una mayor riqueza de especies dentro de los productores primarios. En este sentido, se ha reportado que en los últimos 150 años ha habido un incremento tanto de la productividad primaria como de la diversidad y riqueza de especies de productores primarios acuáticos en diversas regiones del Ártico, debido principalmente a los aumentos de temperatura y mayor duración de las estaciones de crecimiento (Michelutti *et al.*, 2005; Smol *et al.*, 2005), consecuencia del cambio climático. Evidencia de esto se observó en este trabajo, con incrementos de la riqueza de ítems en la dieta y el número de posiciones tróficas.

En lo que refiere particularmente al número de posiciones tróficas, se observó que todos los sistemas antiguos presentaron el mismo número, el cual fue significativamente mayor que los encontrados en los ecosistemas nuevos. Por su parte, los ecosistemas nuevos presentaron valores más variables de posiciones tróficas, con el mismo valor máximo que los antiguos en algunos sistemas. Una posible explicación es que incluso en los ecosistemas más antiguos, a pesar de tener mayores concentraciones de nitrógeno total, la productividad no fue suficientemente alta como para soportar más niveles tróficos, impidiendo el aumento en el largo de la trama. Es de esperar que ante aumentos de la productividad local por diversos mecanismos, como el ingreso de material alóctono, se observen incrementos en el largo de las redes debido a una mayor disponibilidad de alimento para nuevos depredadores que colonicen el ecosistema (Yodzis, 1984; Post *et al.*, 2002). En los ecosistemas nuevos, otras variables ambientales parecen seguir afectando la estructura trófica de las comunidades, mostrando la variabilidad existente entre los sitios.

En ambas categorías de edad se destacó la ausencia de los peces (depredadores tope por naturaleza), siendo los escarabajos los depredadores

tanto en los cuerpos de agua nuevos como en los antiguos. Sin embargo, cabe destacar que la dieta de estos organismos fue estimada a partir de la bibliografía. El estudio de contenido estomacal permite cuantificar los flujos de materia y energía, lo que genera información de suma relevancia para el cálculo de los niveles tróficos (Winemiller, 1990; Muñoz *et al.*, 2009). Es por esta razón, que los datos obtenidos a partir de la inferencia de la dieta pueden generar información sobre la posición trófica de estos organismos no tan precisa como la obtenida para los otros organismos.

Contrariamente a lo planteado en la hipótesis, ni la riqueza de ítems consumidos ni el largo de la red (medida a partir del número de posiciones tróficas y del nivel trófico máximo) se relacionaron con el área de los ecosistemas ni con la productividad local, cuando fueron analizados los ecosistemas en su conjunto. En un estudio realizado sobre 33 lagos con un amplio gradiente de áreas y de diversas regiones del mundo (incluyendo zonas polares de Alaska) se observó que la riqueza de productores primarios no dependía del área de los ecosistemas (Dodson *et al.*, 2000). Sin embargo, en ese y otros estudios se ha planteado que suele existir una interacción entre el área y la productividad, lo que dificulta aislar el efecto de cada una de estas variables, ya que la productividad frecuentemente es dependiente tanto del tamaño del sistema como de la heterogeneidad ambiental (Dodson *et al.*, 2000; Post, 2002). En el análisis de los cuerpos de agua de Groenlandia, separados por categorías de edad, se observó que en los ecosistemas nuevos hubo una tendencia a aumentar la riqueza de ítems ante aumentos del área, aunque la relación no fue significativa (Fig. 8j). Este resultado es congruente con la hipótesis de que al aumentar el área aumenta el largo de la red trófica, posiblemente por incremento de la heterogeneidad ambiental y de hábitats disponibles para la obtención de alimento (Post *et al.*, 2000; Arim *et al.*, 2010). Sin embargo, las otras aproximaciones al largo de la red (n° de posiciones tróficas y nivel trófico máximo), no fueron afectadas por cambios en el área de los cuerpos de agua.

A pesar de no encontrarse relaciones significativas entre la concentración de nitrógeno total en agua y la riqueza de ítems en la dieta, ni con el número de

posiciones tróficas presentes en la red, sí se observaron correlaciones marginalmente significativas y positivas con varias métricas. Este resultado sugiere que el nitrógeno sería el mejor proxy de productividad potencial en estos cuerpos de agua. En este sentido, se observó una relación positiva entre el largo de la trama trófica y la concentración de este nutriente. Otro proxy de productividad potencial utilizado en este estudio fue la concentración de clorofila-a en el agua como indicador de la biomasa fitoplanctónica. Este factor mostró correlaciones negativas con el nivel trófico máximo alcanzado en las redes, tanto cuando se analizaron los ecosistemas en conjunto (Fig 8c) como sólo en los nuevos (Fig. 8k). Los mayores valores de clo-a pueden resultar de efectos en cascada trófica, indicando una alta presión de consumo por parte de los invertebrados carnívoros sobre el zooplacton (Arnér *et al.*, 1998; Polis *et al.*, 2000). Sin embargo, la relación encontrada entre las métricas de redes tróficas y la clorofila-a no presentan mecanismos evidentes que puedan explicarla.

En la literatura pueden encontrarse estudios que utilizan diferentes proxy de productividad ambiental en distintos tipos de ecosistema, tales como la concentración de fósforo total (Post, 2000), la disponibilidad de materia orgánica (Thompson & Townsend, 2005), y la precipitación (Arim *et al.*, 2007), entre otros, ya que el proxy más conveniente depende del tipo de ambiente estudiado. Asimismo, se sugiere que en aquellos sistemas que presentan bajos niveles de productividad (como la mayoría de los que se encuentran en el Ártico) es de esperar que el largo de la cadena trófica se correlacione positivamente con la productividad (Mac Arthur, 1955; Post, 2002). Esto no quedó evidenciado en los resultados de este estudio, pero podría ser un artefacto debido al relativo bajo número de sistemas analizados.

Finalmente, el pH mostró las mismas correlaciones que la edad de los ecosistemas, pero los mecanismos subyacentes a estas relaciones no resultan evidentes.

El análisis de estos ecosistemas de Groenlandia sugiere que el factor ambiental que aparece como mayor determinante en la riqueza de ítems y en el largo de la trama trófica sería la edad de los cuerpos de agua, con los sistemas antiguos presentando redes más largas. El área, por su parte, parece ser

importante en los sitios nuevos, y la concentración de nitrógeno total se postula como un posible factor estructurador.

Los resultados también sugieren que aquellos cuerpos de agua de menor edad presentan comunidades cuya topología de la red trófica aún responde fuertemente a los factores externos analizados. Milner (1987) encontró esta misma relación en sistemas de Alaska, con cambios más bruscos en las comunidades de ecosistemas de aguas corrientes en las primeras etapas de sucesión, los cuales eran determinados por factores abióticos, tales como la temperatura del agua y la productividad, entre otros. El proceso continúa hasta alcanzar comunidades más complejas que dejan de estar controladas por las variables ambientales para pasar a estarlo por controles biológicos internos, como la competencia y la depredación (Milner *et al.*, 2008). Se ha constatado que la dispersión y la colonización de organismos pueden incrementar la diversidad y complejidad de los ecosistemas, a través de diferentes canales energéticos (e.g. loop microbiano y trama trófica clásica), reduciendo las fuerzas de interacción dentro de las redes, lo que le confiere una mayor resistencia a las perturbaciones externas y por tanto mayor estabilidad a los ecosistemas (Rooney & McCann, 2012; Gravel *et al.*, 2016). Por otra parte, la mayor diversidad, consecuencia de un mayor tiempo de colonización incrementa la estabilidad, ya que existe un rango mayor de rasgos adaptativos que pueden afrontar variantes en las condiciones ambientales (Worm & Duffy, 2003). En este sentido, las comunidades de los ecosistemas más antiguos en nuestro estudio parecen haber alcanzado la estabilidad, porque contuvieron mayores riquezas de especies y a pesar de presentar algunas diferencias en la estructura de sus redes tróficas, las métricas analizadas no respondieron ante variaciones de los factores ambientales.

6. Efecto del cambio climático sobre tramas tróficas en sitios centinela

Los ecosistemas utilizados como modelo de estudio en esta tesis, resultan sitios experimentales naturales generados a partir del cambio climático, ya que sirven como ambientes ideales para el análisis del efecto de diferentes factores ambientales, relativamente controlados, sobre las redes tróficas.

El cambio climático ya está generando efectos en la estructura y funcionamiento de ecosistemas de agua dulce en todo el planeta, tanto de preexistentes como de recientemente formados, particularmente en el Ártico (Wrona et al., 2006). Se ha observado, por ejemplo, que aumentos en las precipitaciones y retracción del hielo generan aumentos en la escorrentía e incrementos en la cantidad de material en suspensión en el agua. Además, la disminución o pérdida de hielo genera una menor penetración de luz provocando una disminución de la producción primaria local. Este efecto se propaga y afecta a toda la red trófica, principalmente al número de posiciones tróficas que se puedan alcanzar, generando efectos estabilizadores sobre las redes tróficas locales al generar más vías de flujo de energía (Christoffersen *et al.*, 2008). Por lo tanto, los ecosistemas árticos que experimentarán mayores efectos sobre sus tramas tróficas serán seguramente aquellos que se encuentran más cercanos al frente de hielo, es decir, los ecosistemas más nuevos.

Como fue observado en el presente trabajo, el número de posiciones tróficas depende en gran medida de la riqueza de ítems, es decir de la disponibilidad alimenticia que haya para los consumidores, y los ecosistemas más nuevos presentaron redes menos estables que aquellos que han tenido más tiempo evolutivo para su desarrollo.

Sin embargo, el efecto del cambio global no sólo es observado en el Ártico. Ecosistemas de otras regiones del planeta están siendo afectados a través, por ejemplo, de la fragmentación de hábitats (Layman *et al.*, 2007; Woodward 2009) dada por la alteración de los flujos hidrológicos debido a sequías o grandes inundaciones, entre otros procesos (Woodward *et al.*, 2010).

Con la fragmentación de hábitats se genera una pérdida importante de biodiversidad (Montoya *et al.*, 2006; Tunney *et al.*, 2012). Los taxa que se encuentran en los niveles superiores de las redes tróficas y los que poseen dietas más especializadas son los primeros en perderse ante la fragmentación, ya que tienen mayores requerimientos de disponibilidad de hábitats y de energía (Woodward *et al.*, 2010) que los organismos en niveles más bajos y/o con dieta generalista (Layman *et al.*, 2007).

Como consecuencia de la pérdida de biodiversidad, las redes tróficas de los ecosistemas fragmentados se ven simplificadas y se acorta el número de posiciones tróficas, además de incrementarse la conectancia de la red y de aumentar las fuerzas de interacción entre los componentes (Cagnolo & Valladares, 2011; Valladares *et al.*, 2012). Esto genera que sean más susceptibles a la propagación de perturbaciones y cualquier disturbio que ocurra en el ecosistema se propague más rápidamente por toda la red, desestabilizándola (Pimm, 1984; Montoya *et al.*, 2006). Asimismo, es de esperar un aumento en la frecuencia de invasiones exitosas, así como también un incremento de los impactos cuando los ecosistemas se van simplificando, ya que las comunidades más simples son más vulnerables a las invasiones (McCann, 2000).

Como fue evidenciado en este trabajo desarrollado en una región “centinela” del calentamiento climático, como es considerada Groenlandia, los ecosistemas acuáticos más nuevos son más vulnerables por poseer características de redes tróficas que las hacen menos estables. Esto podría también observarse en ecosistemas nuevos formados por efectos directos e indirectos del cambio climático en otras regiones del mundo, con consecuencias sobre el funcionamiento general y de los servicios ecosistémicos que brindan.

7. Conclusiones y perspectivas

Este trabajo genera evidencias empíricas del efecto de las variables ambientales sobre la estructura de las redes tróficas. Asimismo, estos resultados constituyen información relevante para poder comprender las respuestas de los ecosistemas acuáticos en el contexto actual de cambio climático.

Si bien los lagos y charcos usados como modelo de estudio en este trabajo son considerados sistemas centinela del cambio climático (Adrian *et al.*, 2009), existen algunas limitaciones. En primer lugar, para hacer la generalización de patrones en el análisis de tramas tróficas resulta de suma importancia tener en cuenta la variación temporal. En este sentido, las muestras fueron tomadas en el verano, ya que es una ventana temporal única debido a que el resto del año estos sistemas permanecen congelados total o parcialmente. Es por eso que los resultados únicamente son una “foto” del momento y no incluyen posibles cambios en la ontogenia de los organismos. Por otra parte, es importante también el aumento de la resolución taxonómica en la identificación de la dieta para obtener información más certera del comportamiento de la red en estudio (Tavares-Cromar & Williams, 1996).

Otra limitación fue que la edad apareció como la variable ambiental que estaría afectando más a la estructura de las redes tróficas. Sin embargo, se observó que existe una relación aparente entre la edad, la concentración de nitrógeno en agua y el pH del agua, pero debido a que el rango de las variables continuas (NT y pH) solo se solapa en algunos ecosistemas, resulta difícil identificar posibles efectos de estas variables de forma aislada. Por ello, un aumento en el número de sistemas analizados podría ayudar a verificar o no esas tendencias. En este sentido, sería importante cubrir rangos de área, productividad potencial y pH mayores, con mayor solapamiento entre clases de edades.

Es importante tener en cuenta que, si bien históricamente han sido considerados como microcosmos (Schneider, 2000), los lagos no se encuentran aislados. En este sentido, cobra relevancia la posición de cada uno de los sistemas en la red neural de la metacomunidad y la diversidad local para

actuar como fuente o sumidero de especies o individuos (Gravel *et al.*, 2014). A través de estudios que utilizan aproximaciones de metacomunidades se ha observado que las propiedades de las redes tróficas locales dependen en gran medida de un *pool* regional de especies que van a influenciar la estructura y dinámica de las redes a nivel local (Arii & Parrott, 2004). Los cuerpos de agua de este estudio podrían formar parte de una metacomunidad, debido a que se encuentran en una localización geográfica cercana y sin barreras aparentes entre sitios, lo que facilitaría el intercambio de especies entre ecosistemas. Este mecanismo de intercambio ya ha sido evidenciado en el zooplancton de la zona, el cual ha sido capaz de dispersarse entre los cuerpos de agua cercanos (Haileselasie *et al.*, 2016b).

Por otra parte, sería interesante la incorporación a este análisis de sistemas de Groenlandia u otras zonas árticas que presenten una mayor riqueza de especies y con más niveles tróficos, como por ejemplo aquellos a los que hayan arribado los peces, para analizar si los patrones de las relaciones entre las métricas de tramas tróficas y las variables ambientales se mantienen cuando los sistemas son más complejos. Asimismo, sería interesante la inclusión de más cuerpos de agua con mayores concentraciones de nutrientes, por ejemplo producto de las fecas de las aves migratorias (González-Bergonzoni *et al.*, 2017) ya que también le incorporaría complejidad a los ecosistemas.

Finalmente, aplicar la variable “edad del ecosistema” a la aproximación de la sustitución espacio por tiempo (una de las más usadas en la evaluación de posibles efectos del calentamiento climático, e.g. Pickett, 1989; Meerhoff *et al.*, 2012), comparando ecosistemas de diferentes categorías de edad de otras regiones climáticas que posean características similares a los de Groenlandia en cuanto a riqueza de especies y concentraciones de nutrientes. Este tipo de análisis podría aportar evidencia del rol de la temperatura como un factor determinante en la estructura de las tramas tróficas (como es predicho por la teoría metabólica, entre otras, Brown *et al.*, 2004) y el funcionamiento de los ecosistemas, en interacción con otras variables relevantes identificadas en este trabajo.

8. Referencias bibliográficas

Abrams P. A., 1993. Effect of increased productivity on the abundances of trophic levels. *Am. Nat.* 141:351-371.

Adrian R., O'Reilly C. M., Zagarese H., Baines S. B., Hanssen D. O., Keller W., Livingstone D. M., Sommaruga R., Straile D., Van Donk E., Weyhnmeyer G. A. & Winder M., 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnol. Oceanogr.* 54: 2283-2297.

Adrian R., Hessen D. O., Blenckner T., Hillebrand H., Hilt S., Jeppesen E., Livingstone D. M. & Trolle D., 2016. Environmental Impacts-Lake Ecosystem. En: Quante M. & Colijn F. (Eds.). North Sea Region Climate Change Assessment. *Springer*. 529 pp.

Allesina S. & Pascual M., 2008. Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theor. Ecol.* 1: 15-64.

Alley R. B. & Clarck P. U., 1999. The deglaciation of the Northern Hemisphere: A Global Perspective. *Annu. Rev. Earth Planet Sci.* 27: 149-182.

Andersen N. J. & Stedmon C. A., 2007. The effect of evapoconcentration on dissolved organic carbon concentration and quality in lakes of SW Greenland. *Freshw. Biol.* 52: 280-289.

Anisimov O. A., Vaughan D. G., Callaghan T. V., Furgal C., Marchant H., Prowse T. D. & Walsh J. E., 2007. Polar regions (arctic and antarctic). *Clim. Change.* 15: 653-685.

Arii K. & Parrott L., 2004. Emergence of non-random structure in local food webs generated from randomly structured regional webs. *J. Theor. Biol.* 227: 327-333.

Arim M., Bozinovic F. & Marquet P. A., 2007a. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos.* 116: 1524-1530.

Arim M., Marquet P. A. & Jaksic F. M., 2007b. On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *Am. Nat.* 169: 62-72.

Arim M., Abades S. R., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P. A., 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos.* 119: 147-153.

Arnér M., Koivisto S., Norberg J. & Kautsky N., 1998. Trophic interactions in rockpool food webs: regulation of zooplankton and phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia*. *Freshw. Biol.* 39: 79-90.

Banasek-Richter C., Bersier L-F., Cattin M-F., Baltensperger R., Gabriel J-P., Merz Y., Ulanowicz R. E., Tavares A. F., Williams D. D., Ruitter P. C., Winemiller K. O., & Naisbit R. E., 2009. Complexity in quantitative food webs. *Ecology.* 90: 1470-1477.

Barrett J. E., Virginia R. A., Wall D. H., Dorans P. T., Fountain A. G., Welch K. A. & Lyons W. B., 2008. Persistent effects of a discrete warming event on a polar desert ecosystem. *Glob. Change Biol.* 14: 2249-2261.

Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L., 2006. Ecology from individuals to ecosystems. Fourth edition. *Blakwell Publishing*, Australia.

- Beckerman A. P., Petchey O. L. & Warren P. H., 2006. Foraging biology predicts food web complexity. *PNAS*. 103: 13745-13749.
- Berlow E. L., 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*. 398: 330-334.
- Berlow E. L., Neutel A-J., Cohen J. E., de Ruiter P. C., Ebenman B., Emmerson M., Fox J. W., Jansen V. A., Jones J. I., Kokkoris G. D., Logofet D. O., McKane A. J., Montoya J. M. & Petchey O., 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *J. An. Ecol.* 73: 585-598.
- Bredeveld R. J., Jähnig S. C., Lorenz A. W., Bruznel S. & Soons M. B., 2011. Dispersal as a limiting factor un the colonization of restored mountain streams by plants and macroinvertebrates. *J. Appl. Ecol.* 48: 1241-1250.
- Briand F. & Cohen J. E., 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science*. 238: 956-960.
- Brodersen K. P. & Anderson N. J., 2002. Distribution of chironomids (Diptera) in low arctic West Greenland lakes: trophic conditions, temperature and environmental reconstruction. *Freshw. Biol.* 47: 1137-1157.
- Cagnolo L. & Valladares G., 2011. Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas. *Ecosistemas*. 20:68-78.
- Carpenter S. R., Kitchell J. & Hodgson J. R., 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioSci.* 35: 634-639.
- Carpenter S. R., Caraco N. F., Corell D. L., Howarth R. W., Sharpley A. N. & Smith V. H., 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecol Appl.* 8: 559-568.
- Caswell H. & Cohen J. E., 1993. Local and Regional regulation of species-area relations: A patch-occupancy model. En: Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. Ricklefs R. E. (Ed.). *University of Chicago Press*, Chicago. 414 pp.
- Christoffersen K. S., Amsinck S. L., Landkildehus F., Lauridsen T. L. & Jeppesen E., 2008. Lake flora and fauna in relation to ice-melt, water temperature and chemistry at Zackenberg. *Adv. Ecol. Res.* 40: 371-389.
- Clements, F. E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington*.
- Coffman W. P., Cummins K. W. & Wuycheck J. C., 1971. Energy flow in a woodland stream ecosystem: I. Tissue support trophic structure of the autumnal community. *Archiv fuer Hydrobiol.* 68: 232-276.
- Cohen J.E., 1977a. Ratio of prey to predators in community food webs. *Nature*. 270: 165-167.
- Cohen J.E., 1977b. Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proc. PNAS*. 74: 4533-4536.
- Csardi G. & Nepusz T., 2006. The igraph software package for complex network research. *Int. J. Comp. Syst.* 1695.
- Csatho B., Schenk T., Van der Veen C. J. & Krabill W. B., 2008. Intermittent thinning of Jakobshavn Isbrae, West Greenland, since the Little Ice Age. *J. Glaciol.* 54: 131-144.

- Dale M. R. & Fortin M.-J., 2010. From graphs to spatial graphs. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 41: 21-38.
- David M. J., Whitton B. A. & Brook A. J., 2011. The freshwater algal flora of the British Isles: An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Second edition. *Cambridge University Press*, Cambridge.
- De Angelis D. L., 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecol.* 56: 238-243.
- Dodson S. I., Arnott S. E. & Cottingham K. L., 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecol.* 81: 2661-2679.
- Dormann C. F. & Gruber B., 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological network. *Open Ecol. J.* 2: 7-24.
- Douglas M. S., Smol J. P. & Blake W., 1994. Marked post-18th Century environmental change in high-Arctic ecosystems. *Science.* 266: 416-419.
- Dunne J. A., Williams R. J. & Martinez N. D., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5: 558-567.
- Dunne J. A., Williams R. J. & Martinez N. D., 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273: 291-302.
- Dunne J. A., 2006. The network structure of food webs. En: *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Eds. Pascual M. & Dunne J. A. *Oxford Univ. Press*, Oxford.
- Elton C. S., 1927. *Animal Ecology*. Sigwick and Jackson, London.
- Engstrom D. R., Fritz S. C., Almendinger J. E. & Juggins S., 2000. Chemical and biological trends during lake evolution in recently deglaciated terrain. *Nature.* 408: 161-166.
- Fagan W. F. & Kareiva P. M., 1997. Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biol. Conserv.* 80: 249-259.
- Freeman L. C., 1979. Centrality in social networks. Conceptual clarification. *Soc. Netw.* 1: 215-239.
- Frelik A., 2014. Food of adult diving beetles *Colymbetes fuscus* (LINNAEUS, 1758) and *C. striatus* (LINNAEUS, 1758) (Coleoptera: Dytiscidae) in the Zehlauf Peatbog and in oxbox lakes and dens (the Biebrza Marshes). *Pol. J. Entomol.* 83: 171-180.
- Gardner M. R. & Ashby W. R., 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature.* 228: 784.
- Gleason H. A., 1927. Views on the succession-concept. *Ecol.* 8: 299-326.
- González-Bergonzoni I., Landkildehus F., Meerhoff M., Lauridsen T. L., Özkan K., Davidson T. A., Mazzeo N. & Jeppesen E., 2014. Fish determine macroinvertebrate food web and assemblage structure in Greenland subarctic stream. *Freshw. Biol.* 59: 1830-1842.

González- Bergonzoni I., Johansen K. L., Mosbech A., Landkildehus F., Jeppesen E. & Davidson T. A., 2017. Small birds, big effects: the Little auk (*Alle alle*) transform high Arctic ecosystems. *Proc. R. Soc. B.* 284: 1-10.

Graham J. H., & Duda J. J., 2011. The humpbacked species richness-curve: A contingent rule for community ecology. *Int. J. Ecol.* 2011: 1-16.

Gravel D., Poisot T. & Desjardins-Proulx P., 2014. Using neutral theory to reveal the contribution of meta-community processes to assembly in complex landscapes. *J. Limnol.* 73: 61-73.

Gravel D., Massol F. & Leibold M. A., 2016. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nat. Comm.* 7: 1-8.

Gross J. L. & Yellen J., 2005. Graph theory and its applications. 2nd Edition. *CRC Press*, 800 pp.

Haileselasie T. H., Mergeay J., Weider L. J., Jeppesen E. & De Meester L., 2016a. Colonization history and clonal richness of asexual *Daphnia* in periglacial habitats of contrasting age in West Greenland. *J. An. Ecol.* 85: 1108-1117.

Haileselasie T. H., Mergeay J., Weider L. J., Sommaruga R., Davidson T. A., Meerhoff M., Arndt H., Jürgens K., Jeppesen E. & De Meester L., 2016b. Environment not dispersal limitation drives clonal composition of Arctic *Daphnia* in a recently deglaciated area. *Mol. Ecol.* 25: 5830-5842.

Hammer O., Harper D.A. & Ryan P. D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Pal. Elec.* 4: 1-9.

Holt R. D. & Polis G. A., 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *Am. Nat.* 149: 745–764.

Hulbert S. H., 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecol.* 59: 67-77.

Hutchinson G. E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93:145-159.

IPCC. 2001. Climate Change: The scientific basis. http://www.grida.no/climate/ipcc_tar.

IPCC. 2007. Climate Change: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers. <http://www.ipcc.ch>.

Jacquet C., Moritz C., Morissette L., Legagneux P., Massol F., Archambault P. & Gravel D., 2016. *Nature Commun.* 7: 1-8.

Jenkins B., Kitching R. L. & Pimm S. L., 1992. Productivity, disturbance and food web structure at a local spatial scale in experimental container habitats. *Oikos.* 65: 249-255.

Jeppesen E., Christoffersen K., Landkildehus F., Lauridsen T., Amsinck S. L., Riget F. & Sondergaard M., 2001. Fish and crustaceans in northeast Greenland lakes with special emphasis on interactions between Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and benthic chydorids. *Hydrobiologia.* 442: 329-337.

Jeppesen E., Jensen J. P., Lauridsen T. L., Amsinck S. L., Christoffersen K., Sondergaard M. & Mitchell S. F., 2003. Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. *Hydrobiol.* 491: 321-330.

Jeppesen E., Meerhoff M., Davidson T. A., Trolle D., Sondergaard M., Lauridsen T. L., Beklioglu M., Brucet S., Volta P., González-Bergonzoni I. & Nielsen A., 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *J. Limnol.* 73: 84-107.

Jepsen D. B. & Winemiller K. O., 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos.* 96: 46-55.

Jiménez-Valverde A. & Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología.* 8: 151–161.

Kaunzinger C. M. & Morin P. J., 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature.* 395: 495-497.

Korhola A. A. & Tikkanen M. J., 1991. Holocene development and early extreme acidification in a small hilltop lake in southern Finland. *Boreas.* 20: 333-355.

Krebs C. J., 2009. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Sixth Edition. *Pearson Education Inc.*

Layman C. A., Quattrochi J. P., Peyer C. M. & Allgeier J. E., 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol. Lett.* 10: 937-944.

Lazzaro X., Lacroix G., Gauzens B., Gingnoux J. & Legendre S., 2009. Predator foraging behavior drives food-web topological structure. *J. Anim. Ecol.* 78: 1307-1317.

Lenoir J., Viryanen R., Oksanen J., Oksanen L., Luoto M., Grytnes J. A. & Svenning J. C., 2012. Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 851-860.

Leonie R. C., Carrivick J. L. & Brown L. E., 2013. Food web structure in Harsh Glacier-Fed River. *PLOS ONE.* 8: 1-11.

Levin S. A., 1974. Dispersal and population interactions. *Am. Nat.* 108: 207-228.

Lindeman R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology.* 23: 399-417.

MacArthur R., 1955. Fluctuation of animal population and a measure of community stability. *Ecology.* 36: 533-536.

MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. *Princeton University Press.* New Jersey, USA.

May R. M., 1971. Stability in multispecies community models. *Math. Biosc.* 12: 59-79

May R. M., 1972. Will large complex system be stable? *Nature.* 238: 413-414.

Martinez N. D., 1992. Constant connectance in community food webs. *Am. Nat.* 139: 1208-1218.

McCann K., Hasting A. & Huxel G. R., 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature.* 395: 794-798

McCann K. S., 2000. The diversity-stability debate. *Nature.* 405: 228-233.

- McGowan S., Juhler R. K. & Anderson N. J., 2008. Autotrophic response to lake age, conductivity and temperature in two West Greenland lakes. *J. Paleolimnol.* 39: 301-317.
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., Gonzalez Bergonzoni I., Pacheco J. P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Balmana S. B., Goyenola G., Iglesias C., Mazzeo N., Kosten S. & Jeppesen, E., 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Adv. Ecol. Res.* 46: 259-349.
- Michelutti N., Wolfe A. P., Vinebrooke R. D., Rivard B. & Briner J. P., 2005. Recent primary production increases in arctic lakes. *Geo. Res. Lett.* 32: 1-4.
- Milner A. M., 1987. Colonization and ecological development of new streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshw. Biol.* 18: 53-70.
- Milner A. M., Robertson A. L., Monaghan K. A., Veal A. J. & Flory E. A., 2008. Colonization and development of an Alaskan stream community over 28 years. *Fron. Ecol. Environ.* 6: 413-419.
- Montoya J. M., Pimm S. L. & Solé R. V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature.* 442: 259-264.
- Moon T., Joughin I., Smith B. & Howat I., 2012. 21st-Century evolution of Greenland outlet glacier velocities. *Science.* 336: 576-578.
- Moss B., Kosten S., Meerhoff M., Battarbee R. W., Jeppesen E., Mazzeo N., Havens K., Lacerot G., Liu Z., De Meester L., Paerl H. & Scheffer M., 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters.* 1: 101-105.
- Muñoz I., Ramaní A. M., Rodríguez-Capítulo A., González Esteban J. & García-Berthou E., 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial. En: Elosegi A. & Sabater S. (eds.) Conceptos y técnicas en ecología fluvial. *Fundación BBVA*, Bilbao. 437 pp.
- Neutel A-J., Heesterbeek J. A. & de Ruiter P. C., 2002. Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science.* 296: 1120-1123.
- Odum E. P., 1963. The strategy of ecosystem development. *Science.* 164: 262-270.
- Pace M. L., Cole J. J., Carpenter S. R. & Kitchell J. F., 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *TREE.* 14: 483-488.
- Paine R. T., 1980. Food Webs: Linkage, Interactions Strength and Community Infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49. 666-685.
- Pickett S. T., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. En: Likens G. E. (Ed.). Long-Term studies in Ecology: Approaches and Alternatives. *Springer-Verlag*, New York. 214 pp.
- Pimm S. L., 1982. Food Webs. Chapman and Hall, London.
- Pimm S. L., 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature.* 307: 321-326
- Pimm S. L. & Kitching R. L., 1987. The determinants of food chain lengths. *Oikos.* 50: 302-307.

Pimm S. L., Lawton J. H. & Cohen J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*. 350: 669-74.

Poisot T. & Gravel D., 2014. When is an ecological network complex? Conectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ*. 2: 1-11.

Polis G. A., Sears A. L., Huxel G. R. & Strong D. R., 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *TREE*. 15: 473-475.

Post D. M., Pace M. L. & Hairston N. G., 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*. 405: 1047-1049.

Post D. M., 2002. The long and short of food-chains length. *TREE*. 17: 269-277.

Quevedo M., Svanbäck R. & Eklöv P., 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology*. 90: 2263-2274.

Rockström J., Steffen W., Noone K., Persson A., Chapin F. S., Lambin E., Lenton T. M., Scheffer M., Folke C., Schellnhuber H. J., Nykvist B., de Wit C. A., Hughes T., van der Leeuw S., Rodhe H., Sörlin S., Snyder P. K., Costanza R., Svedin U., Falkenmark M., Karlberg L., Corell R. W., Fabry V. J., Hansen J., Walker B., Liverman D., Richardson K., Crutzen P. & Foley J., 2009. Planetary Boundaries: Exploring the safe operating spaces for humanity. *Ecol. & Soc.* 14: 1-32.

Rooney N., McCann K., Gellner G. & Moore J. C., 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*. 442: 265-269

Rooney N. & McCann K. S., 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *TREE*. 27: 40-46.

Rosenzweig M. L. & Abramsky Z., 1993. How are diversity and productivity related? En: Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. Ricklefs R. E. (Ed.). *University of Chicago Press*, Chicago. 414 pp.

Rouse W. R., Gouglas M. S., Hecky R. E., Hershey A. E., Kling G. W., Lesack L., Marsh P., McDonald M., Nicholson B. J., Roulet N. T. & Smol J. P., 1997. Effects of climate change on the freshwaters of Arctic and Subarctic North America. *Hydro. Process*. 11: 873-902.

Schneider D. W., 2000. Local knowledge, environmental politics, and the founding of ecology in the United States: Stephen Forbes and "the lake as a microcosm" (1887). *Isis*. 91: 681-705.

Schoener T. W., 1989. Food webs from the small to the large: The Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology*. 70:1559-1589.

Scheffer M., Hosper S. H., Meijer M-L., Moss B. & Jeppesen E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *TREE*. 8: 275-279.

Scheffer M., Carpenter S., Folet J. A., Folke C. & Walker B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413: 591-596.

Scheffer M., Van Geest G. J., Zimmer K., Jeppesen E., Soondergaard M., Butler M. G., Hanson M. A., Declerck S. & De Meester L., 2006. *Oikos*. 112: 227-231.

Steffen W., Richardson K., Rockström J., Cornell S. E., Fetzer I., Bennett E. M., Biggs R., Carpenter S. R., de Vries W., de Wit C. A., Folke C., Gerten D., Heinke J., Mace G. M., Persson L. M., Ramanathan V., Reyers B. & Sverker S., 2015. Planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet. *Science*. 347: 1-17.

Smol J. P., Wolfe A. P., Birks H. B., Douglas M. S., Jones V. J., Korhola A., Pienitz R., Rühland K., Sorvari S., Antoniades D., Brooks S. J., Fallu M-A., Hughes M., Keatley B. E., Laing T. E., Michelutti N., Nazarova L., Nyman M., Paterson A. M., Perren B., Quinlan R., Rautio M., Saulnier-Talbot E., Siitonen S., Solovieva N. & Weckström J., 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *PNAS*. 102: 4397-4402.

Stephens D.W. & Krebs J. R., 1986. Foraging Theory. *Princeton Univ. Press*, Princeton. 247 pp.

Strogatz S. H., 2001. Exploring complex networks. *Nature*. 410: 268-276.

Tang S., Pawar S. & Allesina P., 2014. Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecol. Lett.* 17: 1094-1100.

Tavares-Cromar A. F. & Williams D. D., 1996. The importance of temporal resolution in food web analysis: Evidence from a detritus based stream. *Ecol. Monogr.* 66:91–113.

Thébault E. & Fontaine C., 2010. Stability of ecological communities and the Architecture of Mutualistic and trophic networks. *Science*. 329: 853-856.

Thompson R. M. & Townsend C. R., 2005. Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*. 108: 137-148.

Thompson R. M., Dunne J. A. & Woodward G., 2012. Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshw. Biol.* 57: 1329-1341.

Tunney T. D., McCann K. S., Lester N. P. & Shuter B. J., 2012. Food web expansion and contraction in response to changing environmental conditions. *Nat. Commun.* 3: 1-9.

Vander Zanden M. J., Shuter B. J., Lester N. & Rasmussen J. B., 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *Am. Nat.* 154: 406-416. Vetaas, O. R., 1997. Relationships between floristic gradients in a primary succession. *J. Veg. Sci.* 8: 665-676.

Valladares G., Cagnolo L. & Salvo A., 2012. Forest fragmentation leads to food web contraction. *Oikos*. 121: 299-305.

van Altena C. Hemerik L. & de Ruiter P. C., 2016. Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. *Theor. Ecol.* 9: 49-58.

Vitousek P. M., 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*. 75:1861-1876.

Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. & Melillo J. M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*. 277: 494-499.

Walker L. R. & Moral R., 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. *Cambridge University Press*, Cambridge.

Walton D. W., 1990. Colonization of terrestrial habitats-organisms, opportunities and occurrence. En: Kerry K. R. & Hempel G. (Eds.). Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. *Springer-Verlag*, Berlin. Warren P. H., 1994. Making connections in food webs. *TREE*. 9: 136-141.

Weidick A., Oerter H., Reeh N., Thomsen H. H., Thorning L., 1990. The recession of the inland ice margin during the Holocene climatic optimum in the Jakobshavn Isfjord area of West Greenland. *Glob. Plan. Change*. 82: 389-399.

Williams R. J. & Martinez N. D., 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*. 404: 180-183.

Wilson W. G., Lundberg P., Vázquez D. P., Shurin J. B., Smith M. D., Langford W., Gross K. L. & Mittelbach G. G., 2003. Biodiversity and species interactions: extending Lotka-Volterra community theory. *Ecol. Lett.* 6: 944-952.

Winemiller K. O., 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60: 331-367.

Woodward G. & Hildrew A. G., 2002. Food web structure in riverine landscape. *Freshw. Biol.* 47: 777-798.

Woodward G., 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshw. Biol.* 54: 2174-2187.

Woodward G., Perkins D. M. & Brown L. E., 2010. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Phil. Trans. Soc. B.* 365: 2093-2106.

Wootton J. T., 1997. Estimates and test of per capita interaction strength: Diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecol. Monogr.* 67: 45-64.

Wootton K. L. & Stouffer D. B., 2016. Species' traits and food-web complexity interactively affect a food web's response to press disturbance. *Ecosph.* 7: 1-13.

Worm B. & Duffy J. E., 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *TREE*. 18: 628-632.

Yodzis P., 1981. The stability of real ecosystems. *Nature*. 289: 674-676.

Yodzis P., 1984. Energy flow and the vertical structure of real ecosystems. *Oecologia*. 65: 86-88.

9. Material suplementario

9.1. Listado de especies de microalgas y cianobacterias consumidas

Tabla anexo 1. Clasificación taxonómica hasta el máximo nivel de resolución posible de las algas encontradas en la dieta de los organismos. S/i = sin identificar.

Phylum	Clase	
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	Achnantes sp. Cyclotella sp. Diatomea céntrica sp. 1 Diatomea pennada sp. 1 Diatomea pennada sp. 2 Diatomea pennada sp. 3 Diatomea pennada sp. 4 Diatomea pennada sp. 5 Diatomea pennada sp. 6 Diatomea pennada sp. 7 Diatomea pennada sp. 8 Diatomea pennada sp. 9 Diatomea pennada sp. 10 Diatomea pennada sp. 11 Diatomea pennada sp. 12 Diatomea pennada cf. Nitzschia Ephitemia sp. 1 Ephitemia sp. 2 Eunotia sp. 1 Eunotia sp. 2 Eunotia sp. 3 Eunotia sp. 4 Eunotia cf. Tridentula Fragilaria sp. Geissleria sp. Gomphonema acuminatum Gomphonema sp. 1 Gyrosima sp. Navícula sp. 1 Navícula sp. 2 Nitzschia sp. 1 Nitzschia sp. 2 Nitzschia sp. 3 Pinnularia sp. 1 Pinnularia sp. 2

		Pinnularia sp. 3 Pinnularia sp. 4 Pinnularia sp. 5 Stauroneis sp. Synedra sp. 1 Synedra sp. 2 Terpsinoe sp. 1 Terpsinoe sp. 2
Chlorophyta	Chlorophyceae	Bulbochaete sp. 1 cf. Coelastrum Filamentosa sp. 1 Filamentosa sp. 2 Oedogonium sp. 1 Oedogonium sp. 2 Oedogonium sp. 3 Oedogonium sp. 4 Oedogonium sp. 5 Pediastrum sp. Scenedesmus sp. Tetrahedron sp. Oocystis sp. Ryzoclonium sp.
	Trebouxiophyceae	
	Ulvophyceae	
Cyanobacteria	Cyanophyceae	cf. Gloeocapsa Gloeocapsa sp. 1 Gloeocapsa sp. 2 Gloeocapsa sp. 3 Gloeocapsa sp. 4 Gloeocystis sp. 1 Planktolyngbya contorta
Charophyta	Coleochaetophyceae	Coleochaete sp.
	Conjugatophyceae	Cosmarium sp. 1 Cosmarium sp. 2 Cosmarium sp. 3 Cosmarium sp. 4 Desmideaceae sp. 1 Desmideaceae sp. 2 Desmideaceae sp. 3 Desmideaceae sp. 4 Desmideaceae sp. 5 Desmideaceae sp. 6 Desmideaceae cf. Closterium Hyaloteca sp. Mougeotia sp. Staurastrum sp. 1 Staurastrum sp. 2

		Xanthidium sp. 1
		Xanthidium sp. 2
s/i	s/i	Sp. 1
		Sp. 2
		Sp. 3
		Sp. 4
		Sp. 5
		Sp. 6
		Sp. 7

9.2. Tablas de modelos de regresiones entre variables ambientales y métricas de redes

Tabla anexo 2. Regresiones lineales y no lineales significativos entre las variables ambientales y las métricas de redes tróficas para correlaciones significativas, considerando todos los ecosistemas en conjunto (N=15). En negrita se observan los modelos que muestran mejor ajuste. Lineal= Modelo lineal; Log= modelo logarítmico; Exp= Modelo exponencial.

Regresiones	Modelo	N° sistemas	R²	F	P	AIC
NT vs. Densidad de links	Lineal	15	0.306	5.73	<0.05	220.3
	Log	15	0.41	9.03	<0.05	43.29
Clo-a vs. Superposición nicho trófico	Lineal	15	0.377	7.21	<0.05	17.11
	Log	15	0.313	5.92	<0.05	-14.38
Clo-a vs. Nivel trófico máximo	Lineal	15	0.426	9.65	<0.05	15.4
	Log	15	0.343	6.79	<0.05	4.29
pH vs. Conectancia	Lineal	15	0.515	13.79	<0.05	8.11
	Log	15	0.518	14.02	<0.05	-87.52
	Exp	15	0.543	15.43	<0.01	4.5
pH vs. grado medio nivel trófico superior	Lineal	15	0.601	19.62	<0.01	5.15
	Log	15	0.603	19.78	<0.01	88.14
	Exp	15	0.565	16.85	<0.01	2.86
pH vs. Fuerza interacción	Lineal	15	0.509	13.49	<0.01	8.28
	Log	15	0.516	13.88	<0.01	-79.8
	Exp	15	0.565	16.86	<0.01	2.857
pH vs. Densidad de links	Lineal	15	0.309	5.83	<0.05	13.39
	Log	15	0.315	5.98	<0.05	45.52
	Exp	15	0.317	6.04	<0.05	2.62
pH vs. Riqueza de ítems predicha	Lineal	15	0.549	15.81	<0.01	7.01
	Log	15	0.55	15.87	<0.01	137.8
	Exp	15	0.55	16.43	<0.01	16.32
pH vs. N° posiciones tróficas	Lineal	15	0.355	6.53	<0.05	12.84
	Log	15	0.343	6.78	<0.05	42.99
	Exp	15	0.35	6.99	<0.05	4.34

Tabla anexo 3. Regresiones lineales y no lineales para los modelos significativos entre algunas variables ambientales y métricas de redes tróficas en los casos en que hubo correlaciones significativas, considerando únicamente los ecosistemas nuevos (N=8). En negrita se observan los modelos que presentaron el mejor ajuste. Lineal= Modelo lineal; Log= modelo logarítmico; Exp= Modelo exponencial.

Regresiones	Modelo	N° sistemas	R²	F	p	AIC
Área vs. Riqueza de ítems	Log	8	0.468	5.28	0.06	54.88
NT vs. Conectancia	Lineal	8	0.759	18.92	<0.01	97.27
NT vs. Riqueza de ítems	Lineal	8	0.514	6.35	<0.05	102.89
Clo-a vs. Nivel trófico máximo	Lineal	8	0.9	54.54	<0.01	-3.27
	Log	8	0.772	20.34	<0.01	0.735
	Exp	8	0.901	59.08	<0.01	-21.25
Clo-a vs. Superposición nicho trófico	Lineal	8	0.934	84.76	<0.01	-6.53
	Log	8	0.906	57.82	<0.01	-19.63
	Exp	8	0.923	72.37	<0.01	-13.88

9.3. Actividades realizadas durante la tesis

Resultados parciales de esta tesis fueron presentados en distintos eventos científicos, tanto a nivel nacional como internacional:

-“Tamaño del ecosistema como factor estructurador de tramas tróficas en ecosistemas acuáticos de formación reciente: Efecto del cambio climático en sitios centinela (Groenlandia)”. López-Rodríguez, A., González-Bergonzoni, I.; Vidal, N., Davidson, T.A., Landkildehus, F., Jeppesen, E. & Meerhoff, M. 3° Congreso Uruguayo de Zoología, Facultad de Ciencias – 2014.

-“Cambio climático en sitios centinela (Groenlandia): área y productividad como estructuradores de tramas tróficas en ecosistemas acuáticos recientes - Resultados preliminares”. López-Rodríguez A., González-Bergonzoni I., Vidal N., Davidson T. A., Landkildehus F., De Meester L., Jeppesen E. & Meerhoff M. XV Congresso Brasileiro de Limnologia, Maringá, Brasil – 2015.

-“Food web reconstruction in recent aquatic ecosystems: effects of climate change on sentinel sites (Greenland)”. López-Rodríguez A., Jeppesen E., González-Bergonzoni I., Vidal N., Davidson T. A., Landkildehus F., De Meester L. & Meerhoff M. IX International Shallow Lake Conference, Mérida, México – 2017.