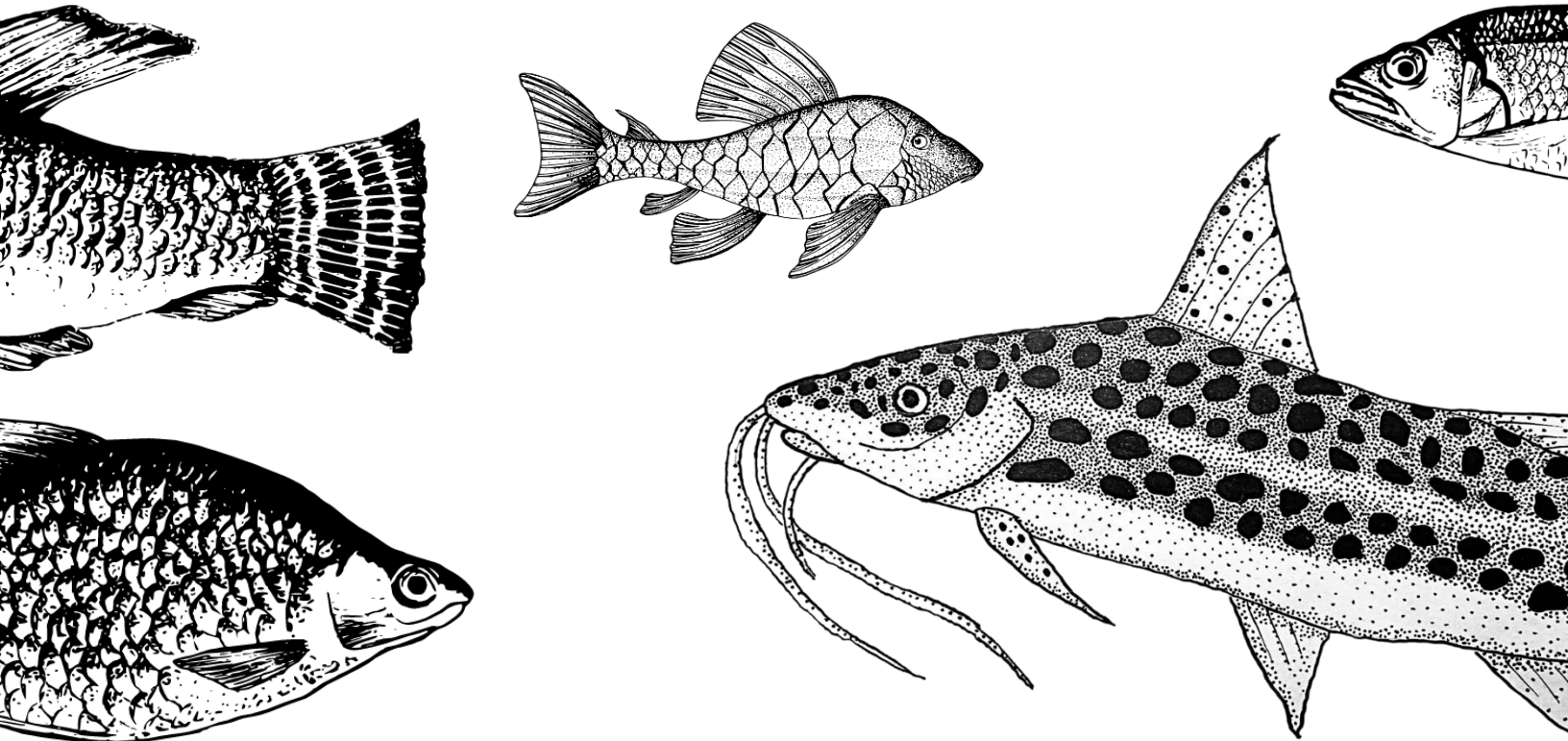




Rol trófico de la comunidad de peces en un sistema léntico
subtropical distrófico: ¿De dónde proviene y cómo es canalizada la
energía en el ecosistema?



Lic Martin Pacheco

Maldonado, Uruguay 2024

Orientadores: Dr Guillermo Goyenola Collazo y Dr Franco Teixeira de Mello

Universidad de la Republica
Centro Universitario Regional Este
Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas
Tesis de Maestría: Área Biología
Subárea: Ecología y Evolución



Índice

Agradecimientos	3
Resumen	4
Introducción general.....	5
Objetivos.....	9
Estrategia y presentación del Estudio:	10
Materiales y métodos	11
Área de estudio	13
Colecta de Peces	15
Flujos de energía predominantes y su dinámica.....	17
Metodología.....	18
Construcción de las redes tróficas	18
Biomasa y eficiencia de asimilación de los peces.....	20
Cálculo de la tasa metabólica de los peces	20
Cálculo de los flujos de energía mensuales en la red trófica.....	20
Análisis de datos.....	22
Resultados.....	23
Variación en la proporción de biomasa y distribución de los flujos de energía en la red trófica	24
Variación en el flujo de energía.....	27
Estructuradores temporales del flujo de energía.....	27
Discusión	28
Origen del sustento y nicho isotópico de la comunidad de peces	32
Metodología.....	33
Colecta de muestras y procesamiento	33
Preparación de las muestras y análisis de isotopos estables.	34
Contribución de los recursos a la dieta de los peces.....	35
Estimación de estructura y diversidad de grupos tróficos	37
Resultados.....	38
Caracterización de los recursos.....	38
Contribución de los recursos a la dieta de los peces.....	39
Estructura y posición trófica de la comunidad	43
Discusión	47
Conclusiones generales	51
Referencias	53





Agradecimientos

Me siento muy afortunado por el grupo humano tan lindo del que formo parte y quiero expresar mi orgullo y admiración hacia ellos, así como agradecerles por todas las cosas que han traído los vínculos forjados.

Llegando al cierre de esta etapa, quiero agradecer a mi gran familia, a los que quiero y admiro muchísimo. Los que se interesan por mis avances, los del aguante incondicional tanto en esta etapa, como en todas. Los que están y lo que ya no, con los que crecí, los que forjaron mi carácter y me formaron en ese hogar que es un cable a tierra muy necesario.

Al grupazo del laboratorio que sin duda hace que las jornadas en campo y laboratorio sean mucho más llevaderas. Que nunca falte la risa, las charlas de café y los planes de último momento que siempre salen bien. Con los que además aprendí un montón. A la barra de Fcien que siempre está. Amigos relativamente recientes con los que compartí estudio, viajes y vacaciones, de esos vínculos que te das cuenta de que van a ser duraderos. Esos que con una charla y un abrazo sincero te arreglan cualquier día. A los gurises de Durazno que hacen el aguante a pesar de las distancias. Son años de amistad que, aunque la vida nos lleva por caminos distintos siempre encontramos la oportunidad de juntarnos a ver cómo andamos.

A Marge y Juan, esa dupla que está para todas, con las que comparto cocinadas, series y charlas varias. Les agradezco por esa tranquilidad necesaria luego de la rutina, los consejos y por la buena onda de siempre.

A la barra del Cisne (Ale, Cesar, Canario GG y FTM) por incluirme en el grupo, por todo el trabajo para llevar adelante el proyecto y la ayuda invaluable para que salga esta tesis. Dieison por la ayuda estadística y en los abordaje de flujos. A PEDECIBA y ANII por la financiación, a Gustavo y os caras de Brasil por recibirme en la pasantía en la Unicamp. A la UdelaR y al CURE por la formación gratuita y de calidad.

A Guille y Franco por todo, por siempre estar y los consejos académicos para que esto salga lo mejor posible. Y a todos los que me crucé en esta linda etapa.

GRACIAS





Resumen

Conocer los flujos de energía predominantes y de donde provienen es un aspecto clave para entender el funcionamiento ecosistémico. El sustento de los ecosistemas acuáticos proviene de dos vías energéticas y su interacción, la vía verde (asociada a la fotosíntesis) y la marrón (asociada al detrito y procesos heterotróficos). En sistemas lacustres limitados por luz donde la productividad primaria pelágica está limitada, el origen del sustento y el rol de los peces no es evidente. El objetivo general de este trabajo es generar conocimiento sobre el rol trófico de la comunidad de peces en sistemas lénticos distróficos, determinar grupos tróficos relevantes, encontrar y cuantificar de donde proviene y cómo es canalizada la energía, así como detectar qué factores resultan determinantes de la estructura y funcionamiento de la red trófica. Considerando un sistema distrófico y con foco en la comunidad de peces, se analizaron las vías energéticas predominantes. También se determinó el origen de su sustento y los cambios en el nicho mediante un abordaje isotópico. Se encontró que los detritívoros son el grupo trófico dominante todo el año, canalizando más del 90% del flujo energético total, poniendo de manifiesto, la relevancia de la vía marrón para la comunidad de peces. Esta dominancia es mayor en épocas cálidas. Cabe destacar que, en el lago estudiado, los peces bentívoros están representados por una sola especie (*Cyphocharax voga*), y su población canaliza la mayor parte de la energía que fluye por vía trófica, lo que es evidencia de su relevancia ecosistémica. Mediante el abordaje isotópico se determinó que las macrófitas fueron el principal sustento los grupos tróficos más abundantes (detritívoros y omnívoros), sin importar la época del año o el nivel del agua considerado. Sin embargo, en grupos tróficos menores como los carnívoros tope y meso carnívoros existió un aumento en la asimilación de peces en el escenario de aguas cálidas y bajas. Otro cambio observado fue el aumento en el nicho isotópico de todos los grupos tróficos (excepto omnívoros) en el escenario de aguas altas. Los patrones observados de dominancia de detritívoros y una red trófica soportada por macrófitas ya ha sido reportado para otros sistemas con su producción primaria pelágica limitada por luz, por lo tanto, esta estructura y funcionamiento pueden tener efectos comunes en la monopolización y en el direccionamiento de los flujos de energía en este tipo de ecosistemas. Por otra parte, los efectos de la temperatura y el nivel de agua en los cambios de nicho comunitario y el aumento de la piscivoría responden a patrones que trasciende a los sistemas limitados por luz. Esta tesis aporta evidencia sobre la estructura y funcionamiento trófico de lagos limitados por luz, brindando información relevante para evaluar las consecuencias de los cambios globales.





Introducción general

Flujos de energía en sistemas acuáticos

Los flujos de energía que involucran a los componentes bióticos dentro de las comunidades pueden concebirse como redes energéticas, donde la fracción que implica interacciones alimenticias se representa como una red trófica (Pimm, 1982; Regi *et al.*, 2020). La estructura de esta red viene dada por el número de componentes y el patrón de conexiones entre estos. Esta estructura puede afectar la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas (Yang *et al.*, 2022).

Conocer el sustento energético (origen de la biomasa) asociado a la estructura de las redes es objetivo frecuente de estudio debido a que permite comprender la dependencia y la capacidad de respuesta de los sistemas frente a cambios ambientales (Hobson, 2023). El sustento energético de los ecosistemas acuáticos puede estar dado por la vía autotrófica, la vía detritívora o combinaciones de ambas (Butler *et al.*, 2008; Wolkovich *et al.*, 2014; Zou *et al.*, 2016). Los sistemas sustentados directamente por la capacidad autotrófica de los productores primarios son aquellos capaces de dar soporte a las poblaciones de herbívoros y sus consumidores. En ese caso, el carbono procedente de la fotosíntesis y otros nutrientes provenientes de las fracciones inorgánicas del sedimento y el agua, la energía fluye por la vía verde (Moore *et al.*, 2004; Buchkowski *et al.*, 2019). Por otro lado, los sistemas soportados por materia orgánica en descomposición (detritos) dan sustento a otro tipo de consumidores especializados, conociéndose estos flujos como vía marrón (Pimm, 1982).

La vía marrón engloba la energía no utilizada por los herbívoros y otros consumidores, que vuelve al sistema procesada parcialmente por descomponedores en forma de detritos, lo que promueve el sustento de las cadenas tróficas (Polis & Strong., 1996; Moore *et al.*, 2004). Los sistemas acuáticos sustentados por esta vía exhiben cadenas tróficas más cortas, menores biomasa, así como posiciones tróficas más bajas por la limitación en la transferencia de energía comparado con las vías verdes. (Lien, 1978; Power *et al.*, 1995; Hoeinghaus *et al.*, 2008). La vía verde adquiere importancia en los procesos de eutrofización, fenómeno generalmente causado por un aumento de la concentración de fósforo en el agua que promueve un incremento de la producción primaria (p. ej. fitoplancton) (Schindler, 1977). Este fenómeno suele estar asociado a una disminución de la calidad del agua (Smith & Schindler., 2009) así como a una simplificación de la red mediante efectos en cascada trófica





(Kuiper *et al.*, 2015). Sin embargo, esta producción primaria puede ser limitada por luz por ejemplo por resuspensión de sedimentos (Jeppesen *et al.*, 2012; Crisci *et al.*, 2017).

Por otro lado, los ecosistemas acuáticos son especialmente sensibles a los aumentos de temperatura porque la mayoría de los organismos son ectotermos (Perkins *et al.*, 2010), lo que implica un mayor gasto metabólico a temperaturas más elevadas (Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004; Ehnes *et al.*, 2011). La teoría Metabólica aborda aspectos que tienen implicancias a diferentes escalas biológicas como son el escalamiento metabólico, el efecto de la temperatura en las tasas metabólicas y el suministro y demanda de recursos (Brown *et al.*, 2004). Asociado a esta teoría se propone que una mayor temperatura implica una mayor actividad de los organismos, lo que repercute en las diferentes vías energéticas de las redes (Brown *et al.*, 2004). Esto tiene efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la alimentación de los peces (Savage *et al.*, 2004; Rall *et al.*, 2010; Vucic-Pestic *et al.*, 2011); pudiendo generar cambios en la estructura de la biomasa de los grupos tróficos y la densidad de interacciones (Wantzen *et al.*, 2002; Yvon-Durocher *et al.*, 2011; Ma *et al.*, 2023). Los factores asociados a la teoría metabólica causan cambios en las tasas y en los flujos ecosistémicos a través de gradientes de temperatura (Schramski *et al.*, 2015). Esto hace que la estacionalidad (a través de cambios en temperatura) sea un factor de estructuración importante en las interacciones tróficas, aunque se sabe poco sobre la respuesta de las redes a este factor (McMeans *et al.*, 2015).

Factores que afectan la alimentación de los peces

Los peces se caracterizan por cubrir un amplio rango de grupos tróficos con una importante plasticidad en su alimentación, donde se ha observado que tanto la disponibilidad de las fuentes autóctonas y alóctonas, así como los regímenes de lluvias-clima y la temperatura determinan la dieta (p.ej. Baker *et al.*, 2014; Quirino *et al.*, 2017; Flood *et al.*, 2023). Además, otros factores exógenos pueden afectar la alimentación como ser el impacto antropogénico por generar modificaciones en la oferta de fuentes alimenticias, y endógenos dados por los requerimientos alimenticios en el periodo reproductivo, y a los cambios ontogenéticos (p.ej. Teixeira de Mello *et al.*, 2006; González-Bergonzoni *et al.*, 2012; Hayden *et al.*, 2014).

Por lo tanto, la generación de biomasa de los peces se sustenta en diversas fuentes autóctonas y alóctonas de carbono que van a ser dependientes de la dinámica de las condiciones ambientales escala-dependientes del ecosistema, y de la historia de vida de los organismos. A





escala local, la precipitación, al incrementar la escorrentía incrementa el transporte de material alóctono a los sistemas acuáticos aumentando la diversidad de fuentes de carbono (que son procesadas por los descomponedores, contribuyendo a la vía marrón) que subvencionan a los productores primarios, así como consumidores primarios (Tsai *et al.*, 2008; Vander Zanden *et al.*, 2011). En este contexto, donde las variaciones en el nivel del agua (cambios en régimen de escorrentía y nivel) promueven cambios en la disponibilidad de material alóctono, se generan cambios en los hábitos tróficos de los peces, visto como proxy de nicho trófico (Wantzen *et al.*, 2002; Oliveira *et al.*, 2006; Da Silva *et al.*, 2017; Mao *et al.*, 2021). Además, los escenarios de niveles bajos de agua podrían aumentar la dependencia de la productividad primaria autóctona y modificar el nicho trófico de los peces (Thorp & Delong, 1994; Zhang *et al.*, 2023). Estos escenarios de bajo nivel de agua también pueden conllevar a aumentos en la densidad de peces (por reducción de área), reforzando las interacciones depredador-presa e impactando en el nivel trófico (Wantzen *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2023). De hecho, varios estudios han encontrado un aumento del nicho trófico de los peces asociado a un mayor aporte alóctono (Quirino *et al.*, 2017; Pool *et al.*, 2017), así como cambios en la estructura trófica (e.j estructura de tallas, biomasa, utilización de recursos) asociados con los cambios en los aportes por escorrentía (Sepúlveda-Lozada *et al.*, 2017; González-Bergonzoni *et al.*, 2019). Asimismo, las precipitaciones pueden estar asociadas a diferentes temperaturas en diferentes estaciones del año donde las diferencias estacionales de nicho pueden depender de los hábitos alimentarios específicos de cada especie (Azevedo *et al.*, 2022), que pueden estar asociados a suplir necesidades metabólicas (p. ej. reproducción) (Xu *et al.*, 2012; Gonzalez-Bergonzoni *et al.*, 2016).

A una escala mayor, existen varios estudios que reportan para lagos subtropicales someros de Sudamérica la presencia de altas densidades y biomasas de detritívoros y omnívoros con una baja representación de carnívoros tope. Por otra parte, los sistemas templados-fríos se caracterizan por presentar comunidades de peces de mayor tamaño y menor omnivoría, con mayor presencia de peces piscívoros (Jeppesen *et al.*, 2005; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Gonzalez-Bergonzoni *et al.*, 2012).

En este contexto, los peces al ser los principales predadores en los ecosistemas acuáticos con una gran plasticidad trófica y con capacidad de afectar a otras comunidades y al funcionamiento del ecosistema a través de interacciones directas e indirectas, pueden ser





considerados como buenos integradores de los flujos de energía del ecosistema (Jeppesen *et al.*, 1990; Quirino *et al.*, 2017; Correa & Winemiller, 2018; Moi *et al.*, 2024).

Sistemas distróficos

Existen otros sistemas donde ocurren discrepancias entre la carga de nutrientes y la productividad observada (Jones, 1992; Solomon *et al.*, 2015), por ejemplo, aquellos con su producción primaria pelágica limitada por luz, como puede suceder con sistemas turbios por sedimentos (González-Sagrario & Ferrero, 2013) o sistemas distróficos por presentar una alta concentración de sustancias húmicas (Arvola, 1983; Wetzel, 1990; Jones, 1992; Calderó-Pascual *et al.*, 2020). Particularmente, los sistemas distróficos incluso con altas concentraciones de nutrientes, la luz es atenuada por estas sustancias disueltas, lo que tiene implicaciones para las interacciones tróficas, así como para las vías de energía y el sustento del ecosistema (Calderó-Pascual *et al.*, 2020). Por lo que, en estos ecosistemas distróficos la fuente primaria de energía debe proceder de vías distintas de las que implican procesos en la columna de agua, por ejemplo, la producción de macrófitas flotantes y emergentes o detritos que pueden tener origen autóctono o alóctono (Miroslaw-Grabowska *et al.*, 2020).

Poco se sabe sobre la estructura trófica de los peces y su papel en los ecosistemas lacustres distróficos, por lo que las características de los flujos de energía relacionados con los peces y las fuentes de recursos basales no son evidentes. La disponibilidad, origen y asimilación de la materia orgánica en los ecosistemas acuáticos es poco conocida, especialmente en los lagos distróficos (Berggren *et al.*, 2015). El estudio del rol de los peces en la transferencia de energía en las tramas tróficas en ecosistemas distróficos subtropicales es escaso, ya que el estudio de estos ecosistemas se ha visto sesgado históricamente a climas fríos (Carpenter & Pace 1997). Los ecosistemas subtropicales distróficos nos brindan la oportunidad de evaluar cuáles son los aspectos más relevantes de su funcionamiento resaltándose una mayor temperatura y una comunidad de peces más diversa y omnívora con relación a los sistemas templados. Si bien es claro y reconocido el rol de los peces en el funcionamiento de los lagos someros, a nivel local se conoce muy poco sobre la dieta de nuestros peces y su variación intra-anual, así como las vías energéticas predominantes y el origen de estas con relación a la biomasa de los peces.





Objetivos

Objetivo General

Evaluar el rol trófico de la comunidad de peces en un sistema léntico distrófico subtropical, poniendo énfasis en la identificación y cuantificación de las fuentes de carbono y el análisis de los flujos de energía.

Objetivos específicos e hipótesis asociadas

OE1, Determinar y cuantificar las vías energéticas de carácter trófico que involucran a la comunidad de peces en una laguna subtropical con producción primaria pelágica controlada por luz y relacionar su dinámica intra-anual con la variabilidad ambiental.

H1 (a) Debido a la baja disponibilidad de luz y la consecuente reducida producción pelágica de los lagos distróficos, se hipotetiza que la vía marrón será una vía importante en el sustento energético de la red trófica de los peces. Por lo tanto, los detritívoros serán el grupo trófico que canalizará la mayor parte del flujo de energía.

H1 (b) Según la teoría metabólica, la demanda energética de los ectotermos es dependiente de la temperatura, por lo que se hipotetiza que el flujo de energía aumentará en los meses cálidos y se verá reducido en los meses fríos.

OE2, Cuantificar el aporte de los principales recursos basales al sustento, así como analizar la variación temporal del nicho trófico de cada grupo trófico de peces.

H2 (a) Considerando la conspicua presencia de plantas acuáticas (y bajo desarrollo de vegetación leñosa circundante), se hipotetiza que la vía verde autóctona asociada a las macrófitas constituya el principal sustento de los peces (particularmente los detritívoros dado que los macro-herbívoros no son comunes en este tipo de sistemas) y soporte a la vía marrón.

H2 (b) Dada la mayor diversidad y disponibilidad de recursos en los periodos con aguas altas, se espera detectar diferencias en el nicho trófico de los peces en situaciones de nivel de agua contrastantes, con un incremento de la amplitud en condiciones de aguas altas. Además,





considerando la dependencia de la temperatura de los ectotermos y la reducción del área en épocas secas y cálidas, se espera observar cambios en la asimilación de recursos y en la posición trófica, un aumento en la piscivoría, así como una especialización de los grupos tróficos de peces, reflejado como una mayor redundancia y similitud trófica de especies en el escenario de aguas bajas.

Estrategia y presentación del Estudio:

Este estudio abarca dos etapas que son presentadas como capítulos, que se desprenden de cada uno de los objetivos específicos de este trabajo. El primer capítulo incluye una descripción trófica comunitaria y la determinación de los flujos de energía predominantes en la comunidad de peces mensualmente a lo largo del año, así como su relación con variables ambientales. El segundo capítulo desarrolla el origen de la biomasa de los peces y la cuantificación de posibles cambios de nicho isotópico. Ambos capítulos constituyen abordajes complementarios al entendimiento de la ecología trófica, contemplando los flujos de energía predominantes y las características del nicho y el origen del sustento de la biomasa de los peces.





Materiales y métodos

Este trabajo abarcará tres abordajes complementarios a la ecología trófica como son el análisis de dieta basado en contenido estomacal, el abordaje de flujos de energía y el análisis isotópico.

Análisis tróficos basados en la dieta de los peces

Los estudios tróficos de contenido estomacal son una herramienta con un gran potencial para describir los hábitos y entender las interacciones tróficas en el sistema, y de esta manera poder generar una estructura potencial de la red trófica (Hyslop, 1980; Goldstein & Simon. 2020). Sin embargo, este método tiene varias limitaciones, incluyendo la tendencia a sobreestimar las contribuciones de los elementos duros, los desafíos en la identificación taxonómica de los elementos blandos digeridos y su limitado alcance temporal (Jørgensen & Jobling, 1988; Baker *et al.*, 2014; Buckland *et al.*, 2017). Sin embargo, es una herramienta ampliamente utilizada y que permite establecer conexiones tróficas como insumo para otros abordajes.

Flujos de energía en las redes tróficas

Un enfoque complementario que ayuda a comprender las relaciones tróficas de las redes y determinar las vías energéticas predominantes es el cálculo de los flujos de energía entre compartimentos, lo que permite avanzar en el planteo de hipótesis sobre el funcionamiento de los ecosistemas y las tasas de los procesos ecológicos (Barnes *et al.*, 2018). Este análisis cuantitativo de redes que considera la teoría metabólica se centra en el cálculo del flujo de materia y energía a través de las conexiones tróficas de las redes (Reuman & Cohen., 2005; Moore & de Ruiter., 2012; Barnes *et al.*, 2018).

Existe un abordaje desarrollado por Gauzens y colaboradores en 2019 que surge con un enfoque terrestre, para evaluar relaciones entre multifuncionalidad y diversidad (Barnes *et al.*, 2018). Este abordaje es una representación matemática que previene de medir cada flujo de energía en sistemas naturales (lo que es muy difícil) y permite cuantificar las interacciones tróficas. Cuantificando los flujos de energía a través de los niveles tróficos de las diferentes especies de peces se puede medir las funciones ecosistémicas en las que participan, integrando la estructura multitrófica





de las redes (Thompson *et al.*, 2012; Gauzens *et al.*, 2019). La energía que fluye a través de depredadores, detritívoros y omnívoros está relacionada con las funciones de control descendente, el ciclo de nutrientes y la estabilización de la red, respectivamente (Zimmer *et al.*, 2006; Fagan, 1997). Estos flujos pueden compararse entre ecosistemas y a lo largo del tiempo, por lo que son útiles para comprender la mecánica de los procesos ecológicos (Barnes *et al.*, 2018; Jochum *et al.*, 2021).

Pocos estudios en la literatura evalúan la importancia del detrito en lagunas someras (Zhang *et al.*, 2023) o ríos (de Guzman *et al.*, 2024; Moi *et al.*, 2024) utilizando enfoques energéticos. Solo se encontró un estudio que aplicó el método energético de Gauzens para conectar las rutas de energía marrón y verde en lagos someros (Yang *et al.*, 2022). Sin embargo, no se encontraron estudios que consideren ambas rutas tróficas en ecosistemas distróficos.

Análisis tróficos basados en isótopos estables

Las aproximaciones mencionadas previamente permiten conocer las vías de interacción y flujos de energía predominantes en el ecosistema, pero no trazan su origen. En este sentido, el uso de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) surge como una alternativa económica e integradora para estudiar la incorporación de la comunidad de peces. La señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ ayuda a inferir el origen de lo que los individuos asimilan en sus tejidos, ya que las señales de los depredadores se asemejan a las de sus presas (DeNiro & Epstein, 1977) (valores más negativos indican un empobrecimiento de C^{13} con relación al C^{12}). Por otra parte, la señal de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) es útil para inferir la posición trófica, con un enriquecimiento de entre el 3 y 4% en cada nivel trófico superior (Minagawa & Wada, 1984). Esta herramienta permite analizar el nicho isotópico de las especies y sus características (proxy del nicho trófico). Se destacan abordajes clásicos como el propuesto por Layman, quien caracterizó al nicho mediante el uso de métricas como son los indicadores de la diversidad de fuentes o rango de carbono (CR) y de la estructura vertical de la red como el rango de nitrógeno (NR). También se considera el área total (TA) que se relaciona con el tamaño del nicho isotópico, la distancia al centroide (CD) que está relacionada positivamente con la diversidad trófica, así como medidas de distancia al vecino más cercano en este espacio isotópico (NND y SDNND), que reflejan el empaquetamiento de especies (Layman *et al.*, 2007). En particular, la utilización de biplots de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, donde cada punto representa la señal de un individuo, ofrece una representación bidimensional del nicho isotópico de la





comunidad (Syväranta *et al.*, 2013). En estos diagramas, la amplitud o tamaño del nicho puede estimarse como el área mínima (polígono convexo) que abarca a todos los individuos de la población. Sin embargo, este enfoque es sensible al tamaño de la muestra, lo que sugiere el uso de elipses bayesianas como una aproximación más robusta (Jackson *et al.*, 2011).

También es posible determinar el origen del sustento energético de los diferentes grupos tróficos mediante uso de señales isotópicas y modelos de mezcla Bayesianos. Estos modelos, mediante la señal de los recursos, un factor de enriquecimiento trófico y la señal de los consumidores, pueden permitir determinar el aporte de los diferentes recursos (mezcla) a la dieta de los consumidores (Schoeller., 2002; Stock *et al.*, 2018; González-Bergonzoni *et al.*, 2019).

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en una laguna subtropical distrófica somera ($Z_{\max} = 3,5$ m, área = 127 ha) denominada Laguna del Cisne. Localizada en el Departamento de Canelones, es parte de la Cuenca del Río de la Plata y el arroyo Pando, recibiendo la escorrentía de un área de cuenca de 50 km² (Fig. 1). Los principales usos de la cuenca son el uso productivo y el residencial, además la laguna sirve de fuente de agua potable para una zona turística que ve incrementada su población a aproximadamente 100.000 personas en el periodo estival (de diciembre a marzo) (Rodríguez-Bolaña *et al.*, 2023).



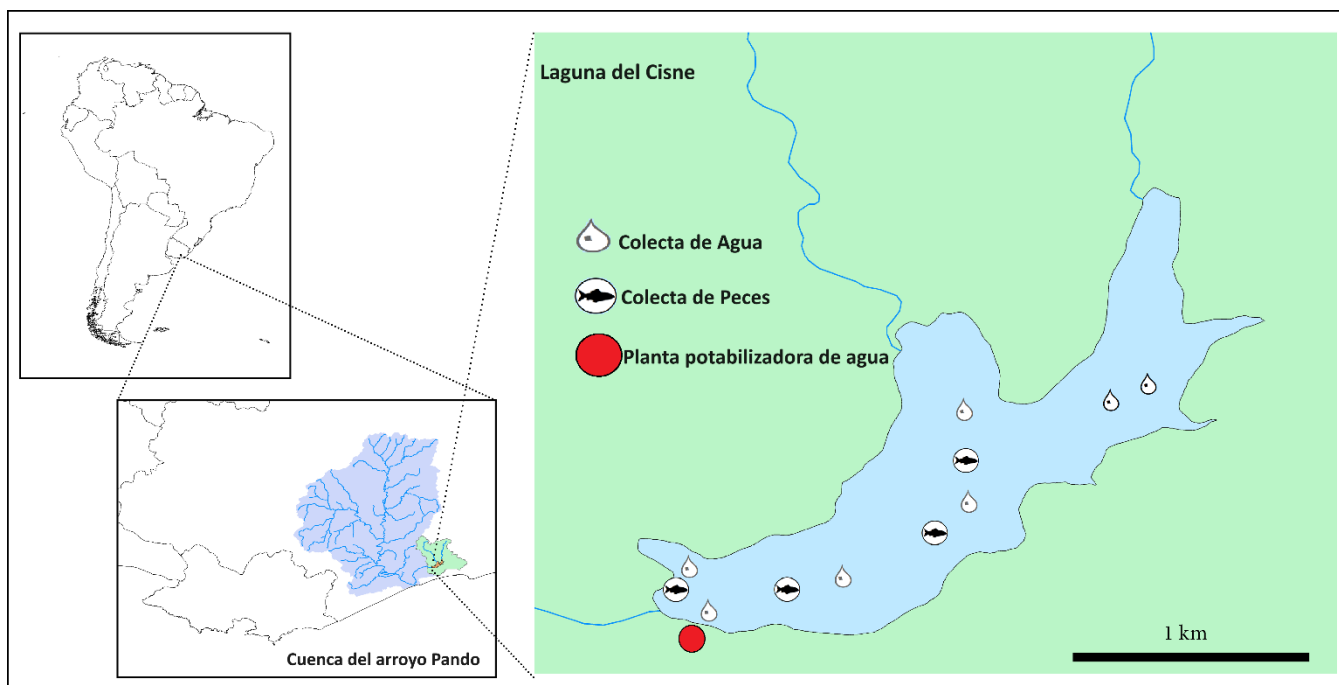


Figura 1. Mapa de la Cuenca de la Laguna del cisne y su ubicación en la cuenca del arroyo Pando (34°45'S; 55°49'W). Los 4 puntos de muestreo de peces, los 7 puntos de monitoreo de agua se marcan en la laguna.

Los muestreos fueron realizados mensualmente desde abril de 2018 hasta marzo de 2019, Las variables ambientales fueron medidas o cuantificadas para cada mes en cada sitio de colecta de agua (Fig. 1). La temperatura en esta laguna somera reflejó valores desde los 10,7 hasta los 24,7°C. El oxígeno disuelto fue bajo ($6,9 \pm 0,9 \text{ mg O}_2, \text{ L}^{-1}$), mientras la conductividad específica resultó de $143,5 \pm 8,9 \text{ } \mu\text{S.cm}^{-1}$, estas tres variables se midieron en cada sitio usando la sonda portable multiparamétrica YSI 6000 (Fig. 1, ver Tabla Suplementaria 1). El agua presenta niveles altos de fósforo total, con concentraciones que oscilan entre los 290 (setiembre) y los 800 $\mu\text{g P.L}^{-1}$ (abril) y además altas concentraciones de nitrógeno total, con concentraciones que van de los 458 (en agosto) a los 1292 $\mu\text{gN.L}^{-1}$ (en febrero). Estas concentraciones de nutrientes fueron cuantificadas en el laboratorio siguiendo el protocolo de Valderrama 1981 (ver Tabla Suplementaria 1). El detrito es abundante en el sedimento, éste está constituido por material particulado muy fino, blando y sin consolidar con un alto contenido de materia orgánica (con valores medios de $15,17 \pm 9,8\%$ de la materia seca) además hay que considerar la importancia de los descomponedores que allí habitan y procesan esta materia orgánica, formando el loop





microbiano (Maltby, 1996). En la década del 80 y 90, el 83% del área total de la laguna se encontraba colonizada por macrófitas flotantes y emergentes (Crosa *et al.*, 1990, Mazzeo *et al.*, 1995; Sommaruga *et al.*, 1993). En ese período, Sommaruga y colaboradores *en* 1993 estudiaron el proceso de descomposición de las macrófitas flotantes. Por otra parte, desde aproximadamente 2005, la laguna se ha caracterizado por un estado de aguas abiertas con casi ausencia de vegetación flotante (Kruk *et al.*, 2006). En estos últimos años, el patrón dominante es la presencia de macrófitas enraizadas con estructuras fotosintéticas flotantes o emergentes (principalmente *Ludwigia peploides* y *Myriophyllum* sp.) estas cubren cerca del 50% del área total del sistema por varios meses del año. Las variaciones en esta cobertura están dadas por fluctuaciones en el nivel de agua, asociadas a las precipitaciones y a la extracción intensa en periodos estivales para consumo.

El agua de la laguna se caracteriza por un distintivo color rojo-amarillento por la presencia de sustancias húmicas disueltas producto de la descomposición de las macrófitas (Rodríguez-Bolaña *et al.*, 2023). Por lo tanto, el carbono orgánico total y disuelto (COT y COD) son altos (>10 mg. L⁻¹), mientras que el color aparente varió entre 308 y 652 unidades Hazen (medido usando un colorímetro HACH DR 900), con las sustancias disueltas representando la mayor parte de la coloración. La transparencia mostró valores acordes con los esperados para un sistema con su producción primaria pelágica limitada por luz con valores de profundidad de Secchi de $51,7 \pm 8,3$ cm. La laguna del Cisne es un sistema de agua dulce que debe ser considerado como distrófico con la productividad primaria de la columna de agua limitada por luz en todo el año (Baladán *et al.*, en revisión).

Colecta de Peces

Las muestras de peces fueron colectadas mensualmente en diferentes sitios de la laguna del Cisne desde abril de 2018 hasta marzo de 2019 (Fig. 1). Se utilizaron ocho redes de enmalle multi-malla nórdicas estandarizadas de 1,5 m de altura y 30 m de longitud (Fig. 2) (Appelberg, 2000). Cada red incluye un tren de 12 paños de 2,5 m de longitud cada uno, con un rango de distancias entrenudos entre 5 y 55 mm (5; 6,25; 8; 10; 12,5; 15,5; 19,5; 24; 29; 35; 43 y 55 mm). El muestreo se realizó con 8 redes, las cuales fueron colocadas en 4 sitios (2 redes por punto) por un periodo de 6 horas desde las 10:00 AM a 4:00 PM (Fig. 1). El muestreo estandarizado facilita la colecta representativa de la comunidad de peces, permitiendo la captura de especies de pequeño a gran





tamaño. Debido a este método de captura pasiva, los cambios en la biomasa y la abundancia están relacionados con la actividad de los peces y la dinámica de la población. Dado que se trata de un sistema cerrado, no se espera que las migraciones de peces contribuyan significativamente a las variaciones estacionales de la población. Todos los peces fueron identificados a nivel de especie y se cuantificaron sus abundancias (número de individuos por unidad de esfuerzo – CPUE: $\text{ind. red}^{-1} 6 \text{ h}^{-1}$) y biomاسas (peso total de los individuos capturados). Se extrajeron los estómagos y se conservaron en formol al 10%. El muestreo de peces se llevó a cabo siguiendo el protocolo número 1176, aprobado por la Comisión Nacional de Experimentación Animal.



Figura 2. Fotos de la colecta de peces. De izquierda a derecha: Navegación a colocar las redes, proceso de levantado de una red, redes luego de extraídas las muestras de peces y 5 ejemplares de *Pimelodus maculatus* capturados.

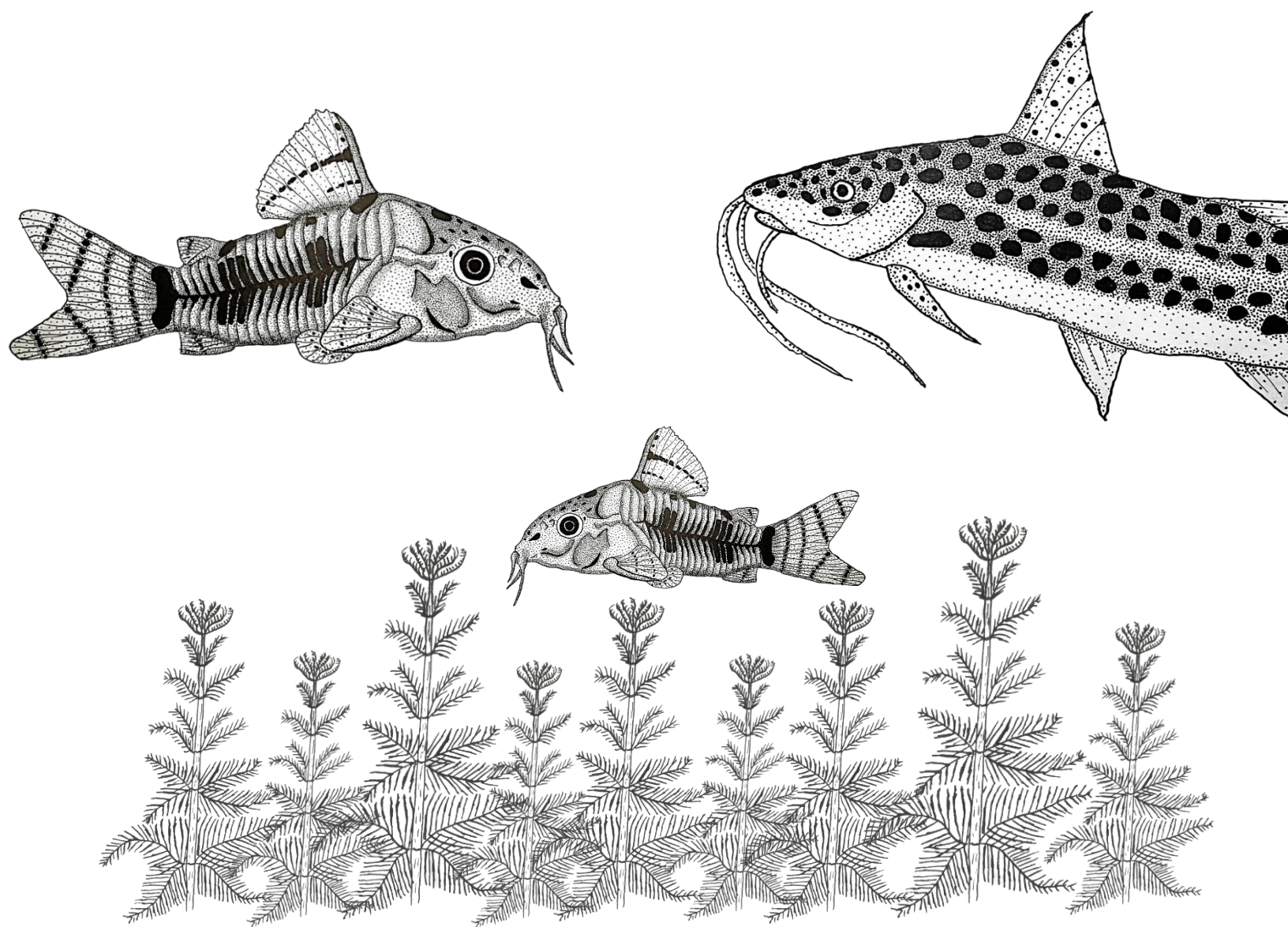




CAPITULO 1

Flujos de energía predominantes y su dinámica

OE1: Determinar y cuantificar las vías energéticas de carácter trófico que involucran a la comunidad de peces en una laguna subtropical con su producción primaria pelágica controlada por luz y relacionar su dinámica intra-anual con la variabilidad ambiental.





Metodología

Construcción de las redes tróficas

Para establecer las interacciones depredador-presa entre los individuos y los niveles tróficos inferiores se analizó el contenido estomacal de todas las especies de peces en el laboratorio para todos los muestreos, totalizando 1.193 muestras (individuos analizados). Se analizó un mínimo de 10 individuos por especie por mes, mientras que, si se capturaron menos individuos, se analizaron todos. Las especies con pocos individuos o con el estómago vacío como *Steindachnerina biornata* (detritívora), *Microglanis cottoides* (omnívora), *Otocinclus arnoldi* (herbívora) e *Hyphessobrycon togoi* (omnívora), se clasificaron tróficamente según bibliografía. En todos los individuos se midió el largo estándar (cm) y la masa corporal en una balanza (precisión de 0,01 g). Para el análisis de contenido estomacal se utilizó el método volumétrico (Hyslop, 1980) que permite cuantificar la dieta de los peces utilizando una cuadrícula milimétrica (Fig. 3). Los ítems alimenticios fueron clasificados al nivel taxonómico más detallado posible y clasificados en 9 categorías: invertebrados terrestres, vertebrados terrestres, moluscos, crustáceos, detrito, artrópodos acuáticos, vegetal, restos de pez y zooplancton (Ver tabla Suplementaria 2).



Figura 3. Proceso de análisis de contenido estomacal. De izquierda a derecha, Apertura de estómago de un individuo de *Rhamdia quelen*, estómago repleto de contenido estomacal, disposición del contenido en una placa de Petri sobre una gradilla milimetrada para su procesamiento, vista de los ítems alimenticios bajo lupa binocular.



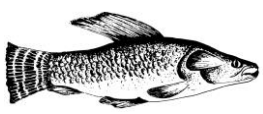


Para comparar la dieta de los peces, se estimó el volumen relativo medio de cada categoría presente en la dieta de cada especie. Este procedimiento se realizó para obtener una descripción cuantitativa temporalmente integrada de la dieta de cada especie ya que los datos utilizados fueron promedio del periodo completo de muestreo. Para clasificarlos en grupos tróficos, se decidió realizar un análisis de Agrupación (Cluster) jerárquico no supervisado utilizando las funciones 'factoextra', 'cluster' y 'pvclust' del software R (Kassambara, 2016; Maechler, 2018; Suzuki & Shimodaira, 2013; R core team. 2020).

La matriz de distancias se calculó utilizando la distancia euclidiana entre las observaciones en función de las variables medidas. Esta métrica es sencilla y muy utilizada, ya que da buenos resultados cuando se trata de datos estandarizados (Wang *et al.*, 2005). Con esta matriz de distancias, se realizó la agrupación jerárquica aglomerativa utilizando el algoritmo de Ward (Peña, 2002), que resultó ser el algoritmo que arrojó los resultados más claros y mostró una salida gráfica clara. Este algoritmo define la pérdida de información según un criterio de error de suma de cuadrados con el objetivo de minimizar la varianza dentro de los grupos, estimando la suma de las distancias euclídeas al cuadrado entre cada elemento y la media de su grupo (Peña, 2002).

Utilizando el contenido estomacal de todos los individuos agrupados en las 9 categorías, la comunidad de peces se agrupó tróficamente (ver Tabla Suplementaria 2). Los carnívoros tope son individuos que se alimentan de otras especies de peces; el rol de herbívoros fue asignado a individuos que se alimentan de plantas y algas; los meso-carnívoros fueron categorizados como individuos que se alimentan de invertebrados acuáticos y terrestres (p. ej. insectos); y los detritívoros se asignaron a individuos que se alimentan exclusivamente de detrito. Detrito fue definido como resultado de descomposición de materia orgánica, usualmente encontrado en el compartimento bentónico, con la microbiota asociada y en parte responsable de estos procesos. Visualmente se identificó al detrito como el material proveniente de material vegetal que experimentó procesos de descomposición, fragmentación y decoloración. Además, algunas especies de peces que consumían más del 10% de plantas o detritos además de invertebrados u otros niveles superiores, fueron asignadas al grupo trófico de los omnívoros (González-Bergonzoni *et al.*, 2012). Fue creada una meta-red anual general que recopila todas las interacciones entre





especies de peces de la red de cada mes utilizando el paquete "cheddar" (Hudson *et al.*, 2013; ver Figura Suplementaria 1 y 2).

Biomasa y eficiencia de asimilación de los peces

La eficiencia de asimilación (e), que representa la proporción de energía asimilada en la biomasa de los peces a partir de la energía total consumida, fue asignada para cada interacción trófica en función de los recursos consumidos y de acuerdo con lo propuesto por Lang *et al.* (2017). La eficiencia de asimilación se asumió de la siguiente manera: 0,158 para peces que consumen detritos, 0,545 para peces que consumen plantas y algas, y 0,906 para peces que consumen otros peces vivos o invertebrados.

Cálculo de la tasa metabólica de los peces

La tasa metabólica se define como la velocidad a la que la energía es absorbida, transformada y asignada al crecimiento y la reproducción (Brown *et al.*, 2004). La tasa metabólica de las especies de peces se cuantificó utilizando las masas corporales y la temperatura específicas medias en cada mes. La tasa metabólica por gramo de los individuos de peces (x) se calculó según Brown *et al.* (2004):

$$\ln(x) = \ln(i_o) + a \times \ln M + \frac{E}{kT}, \quad (1)$$

Donde $\ln(i_o) = 18,47$ es la constante normalizada, $a = (\alpha - 1)$ es el exponente adimensional alométrico donde $\alpha = 0,71$, M es la masa corporal en gramos, $E = -0,69$ es la energía de activación, k es la constante de Boltzmann ($8,617343 \times 10^{-5}$ eV K⁻¹) y T es la temperatura media mensual en Kelvin (Ehnes *et al.*, 2011). Las tasas metabólicas se calcularon en Jules.hora⁻¹ y luego se convirtieron en Jules.mes⁻¹.

Cálculo de los flujos de energía mensuales en la red trófica

Se utilizó el enfoque energético propuesto por Gauzens *et al.* (2019) para calcular los flujos tróficos de energía en Jules. mes⁻¹, entre todos los nodos de la red trófica local de peces (paquete R *fluxweb*). Este método considera un estado estacionario de equilibrio en el que las pérdidas energéticas en los nodos de las redes tróficas son equilibradas con la ingesta de energía





(cuantificada por el consumo de recursos, después de contabilizar la eficiencia de asimilación de energía del recurso ingerido). Los flujos se calcularon a partir de:

$$\sum_i W_{ij} e_i F_j = X_{pj} + \sum_i W_{ji} F_i, \quad (2)$$

Donde F_j representa la suma del flujo entrante a la especie j , W_{ij} la preferencia del consumidor j sobre el recurso i , e_i la eficiencia de asimilación de los consumidores sobre el recurso i y X_{pj} es la tasa metabólica a nivel poblacional de la especie j (i.e. $X_{pj} = x_j \cdot B_j$, donde B_j es la biomasa en gramos para los individuos capturados de la especie j).

Las preferencias se estimaron como:

$$W_{ij} = \frac{w_{ij} B_i}{\sum_k w_{kj} B_k}, \quad (3)$$

Donde w_{ij} define la preferencia independiente de la biomasa del consumidor j sobre el recurso i , k es un iterador que representa a todas las especies ($w_{ij} = 0$ cuando no hay interacción trófica entre i y j) y B_i es la biomasa capturada de la especie i . Por defecto, se consideró que las preferencias de las especies están determinadas únicamente por las biomasa de las presas, estableciendo preferencias iguales para todos los recursos para cada consumidor. En concreto, se asumieron preferencias para especies omnívoras de 0,74 para invertebrados, 0,04 para plantas y 0,22 para detritos. Estos valores se obtuvieron a partir de la proporción de invertebrados, plantas y detritos en el contenido estomacal de los peces omnívoros. Una vez calculadas, las preferencias se normalizan para cada consumidor, como $\sum_i W_{ij} = 1$.

De acuerdo con lo propuesto por Lang *et al.* (2017) se estimó la tasa metabólica a nivel poblacional de la especie i (X_i), como el producto de su tasa metabólica por gramo (x_i) y la biomasa capturada de la especie. La eficiencia de asimilación e_i de los **consumidores** sobre el recurso i depende de la temperatura y del tipo de recurso:

$$e_i = \frac{\exp(e_0 + 0,164kT)}{1 + \exp(e_0 + 0,164kT)}, \quad (4)$$





donde e_0 es una constante que depende del tipo de recurso y corresponde a 2,266, -1,67 y 0,179 para animales, detritos y plantas, respectivamente.

Se calculó el flujo energético de manera mensual para cada grupo trófico de peces, siguiendo el protocolo desarrollado por Moi *et al.* (2024). El flujo total de los carnívoros tope se calculó como la suma de todos los flujos de energía saliente de los peces meso-carnívoros, herbívoros, detritívoros y omnívoros. El flujo total hacia los meso-carnívoros representa la suma de todos los flujos salientes de invertebrados acuáticos y terrestres. El flujo total de los herbívoros es la suma de todos los flujos salientes de plantas y algas. El flujo total de los omnívoros representa la suma de todos los flujos procedentes de detritos, plantas e invertebrados, y el flujo total correspondiente detritívoros es la cantidad total de flujo procedente de detritos.

Análisis de datos

En primer lugar, se aplicaron modelos aditivos generalizados (GAM) (Wood, 2017) para investigar cómo cambia el flujo de energía en cada grupo trófico (detritívoro, meso carnívoros, omnívoros y carnívoros tope) a lo largo de un año. El flujo de energía fue modelado asumiendo un error distribuido como binomial negativo para tener en cuenta la sobre-dispersión de los datos. Este modelo GAM se ajustó utilizando la función "gam" del paquete mgcv del software R (Wood, 2017).

En segundo lugar, para probar vínculo y la potencial importancia de las variables ambientales en la estructuración y dinámica del flujo de energía a través de la red trófica acuática, se aplicaron modelos Random Forest utilizando el paquete 'ranger' (Wright & Ziegler, 2017). A priori, se realizó un análisis de correlación de Pearson para seleccionar las variables ambientales y evitar problemas de colinealidad en el análisis Random Forest. En concreto, para cada par de variables con correlaciones significativas ($r^2 > 0,7$), se eliminó la de menor valor biológico (Dormann *et al.*, 2013). A partir de la correlación, se incluyeron como variables explicativas en el Random Forest: temperatura, transparencia del agua, conductividad, fósforo total, nitrógeno total, oxígeno disuelto y color aparente. Estas variables fueron estandarizadas entre 0 y 1 y se colocaron en la misma escala. El modelo se ajustó utilizando 5.000 árboles de regresión y la importancia de cada variable predictora se evaluó observando un descenso en la precisión de la predicción. Esta disminución viene indicada por un aumento del error cuadrático medio (ECM) entre predictores





cuando los datos de ese predictor se someten a una permutación aleatoria. En consecuencia, a medida que aumenta el error cuadrático medio de una variable de respuesta con un predictor específico, mayor es la importancia estadística de ese predictor para dicha variable de respuesta. La medida de la importancia de la precisión se calculó para cada árbol y luego se promedió para todo el bosque, compuesto por 1.000 árboles. La importancia de las variables y r^2 se obtuvieron mediante validación cruzada realizando 100 permutaciones (utilizando las variables que tenían significación positiva) utilizando el paquete 'A3' (Fortmann-Roe, 2015). La significancia en la importancia de las variables explicativas (predictores) para cada variable dependiente se calculó utilizando el paquete 'rfPermute' (Archer., 2022). Para los predictores de importancia significativa, se obtuvo la dependencia parcial utilizando el paquete 'edarf' (Jones & Linder., 2016). Todos los análisis se realizaron en R 3.4.4 (R Core Team, 2020).

Resultados

Un total de 6.016 individuos de 26 especies pertenecientes a 4 órdenes, fueron capturados a lo largo de un año (ver Tabla Suplementaria 3). Se determinaron 5 grupos tróficos de acuerdo con su dieta los cuales fueron los omnívoros, detritívoros, herbívoros, meso carnívoros y carnívoros tope (Fig. 4). Los Characiformes fueron el orden dominante, representando el 53,8% de las especies (ver Tabla Suplementaria 3). Esta dominancia es más notable si se tiene en cuenta el número de individuos, ya que 5.866 individuos eran Characiformes, lo que representa el 97,5% de los individuos totales capturados. La especie dominante en todos los muestreos fue *Cyphocharax voga* (detritívora), que representó el 33% del total de individuos y el 63% de la biomasa total capturada (ver Tabla suplementaria 3; Fig. 5a).



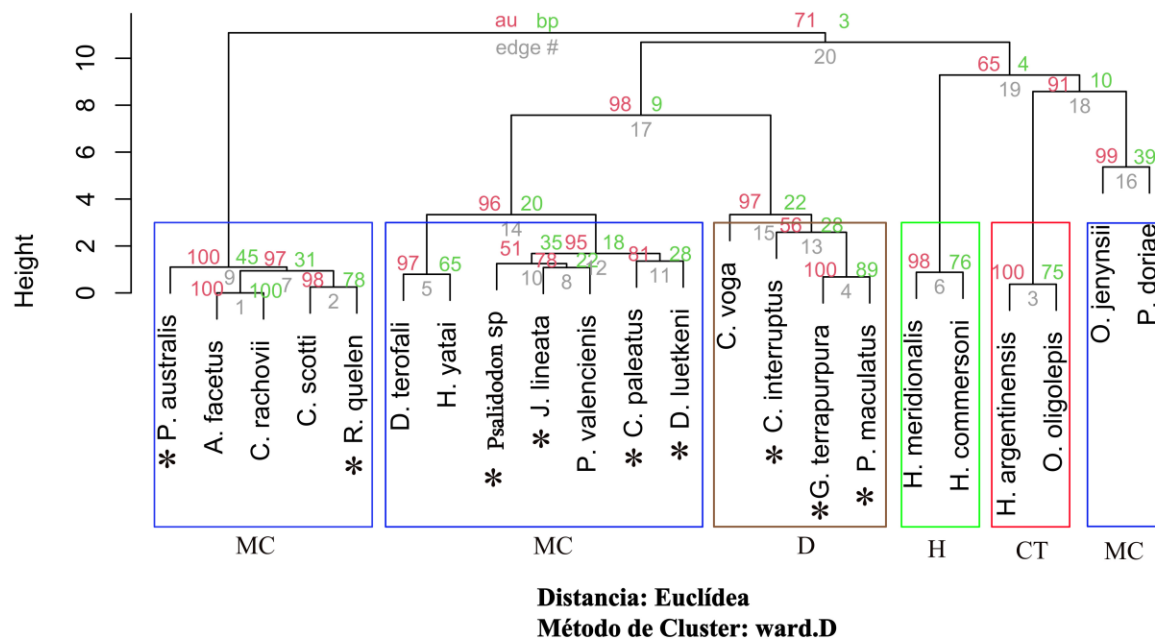


Figura 4. Determinación de gremios tróficos mediante agrupación jerárquica aglomerativa utilizando proporción de la dieta que ocupan cada una de las 9 categorías de ítems ingeridos en la dieta de cada especie de pez. Los 6 recuadros pertenecen a especies con proporciones similares de ciertos ítems en la dieta. Se muestra el valor p sin sesgo %upval (en rojo) y el valor de probabilidad bootstrap (en verde) calculado mediante remuestreo con $n=100$. (*) corresponde a especies omnívoras que son aquellas que incluyeron en su dieta proporciones de material vegetal o detritos superiores al 10% además de incluir otros niveles tróficos superiores (González-Bergonzoni *et al.*, 2012). H=herbívoros CT=carnívoros tope, MC= meso carnívoros y D = detritívoros.

Las especies omnívoras destacadas fueron *Psalidodon sp.* con el 25,9 % de los individuos capturados, mientras que el meso carnívoro dominante resultó ser *Oligosarcus jenynsii* con el 19,4 %. La especie carnívora tope dominante fue *Oligosarcus oligolepis* con el 3,3 % de los individuos (ver Tabla Suplementaria 3).

Variación en la proporción de biomasa y distribución de los flujos de energía en la red trófica

La máxima biomasa total de captura de peces se observó en octubre con 56,09 kg y la mínima en junio con 7,2 kg (Fig. 5a). La biomasa estuvo consistentemente dominada por los





detritívoros, que representaron el 63% de la biomasa total, seguida por los omnívoros con un 14%, los carnívoros tope con un 13% y finalmente los meso carnívoros con un 9% (Fig. 5a).

De forma similar, se detectó que el flujo de energía en la red trófica de peces se encontró altamente concentrado en los detritívoros, y esta tendencia se vio intensificada durante los meses más cálidos (Fig. 5b). En particular, los detritívoros representaron al menos el 93% del flujo total (Fig. 5b). Además, el compartimento de detritívoros acumuló el valor relativo máximo de flujo energético (99%) en diciembre y el mínimo (77, 24%) en junio (Fig. 5b), lo que explica el predominio de la vía marrón a lo largo del tiempo (Fig. 6). Sin embargo, lo más llamativo es que una sola especie detritívora (*Cyphocharax voga*) representó el 92% del flujo total de energía en la red trófica de peces.

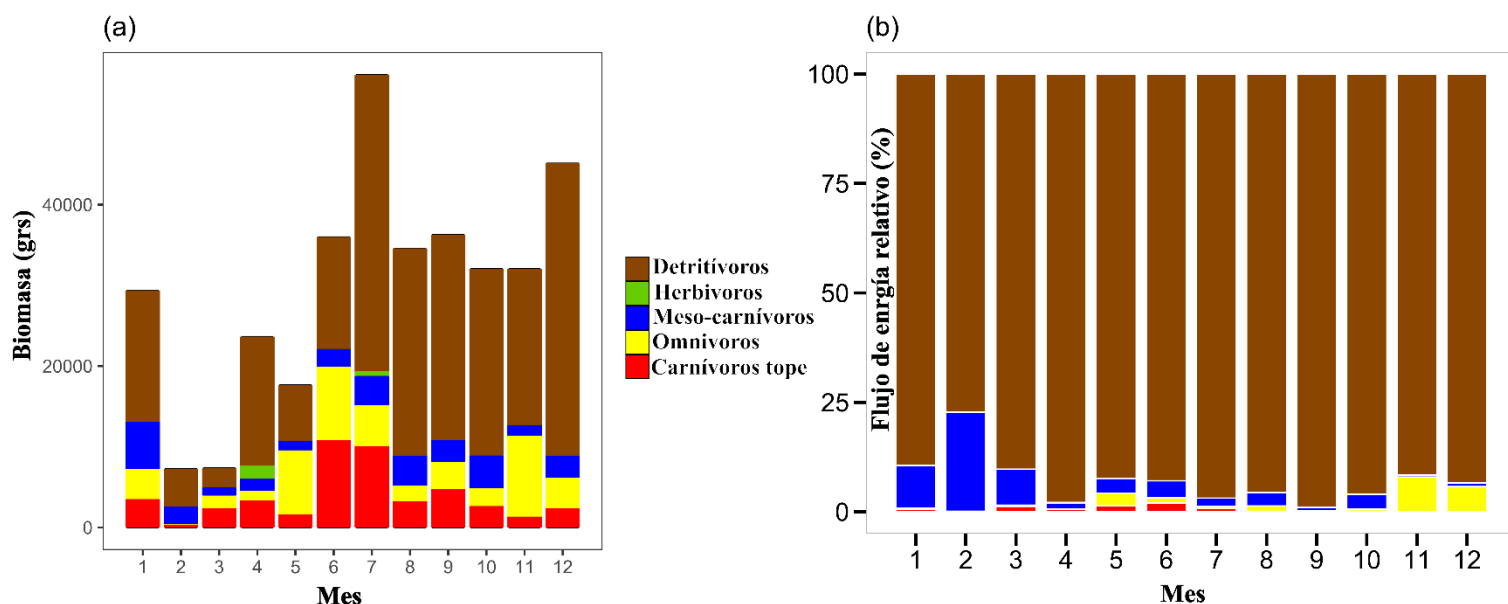


Figura 5. (a) Biomasa (g) para los 5 grupos tróficos en el periodo anual. (b) Proporción del flujo total de energía para los 5 grupos tróficos en el periodo anual calculado siguiendo formula de Gauzens *et al.* (2019). Mes 1 corresponde a abril/2018 mientras que el mes 12 corresponde a marzo/2019.



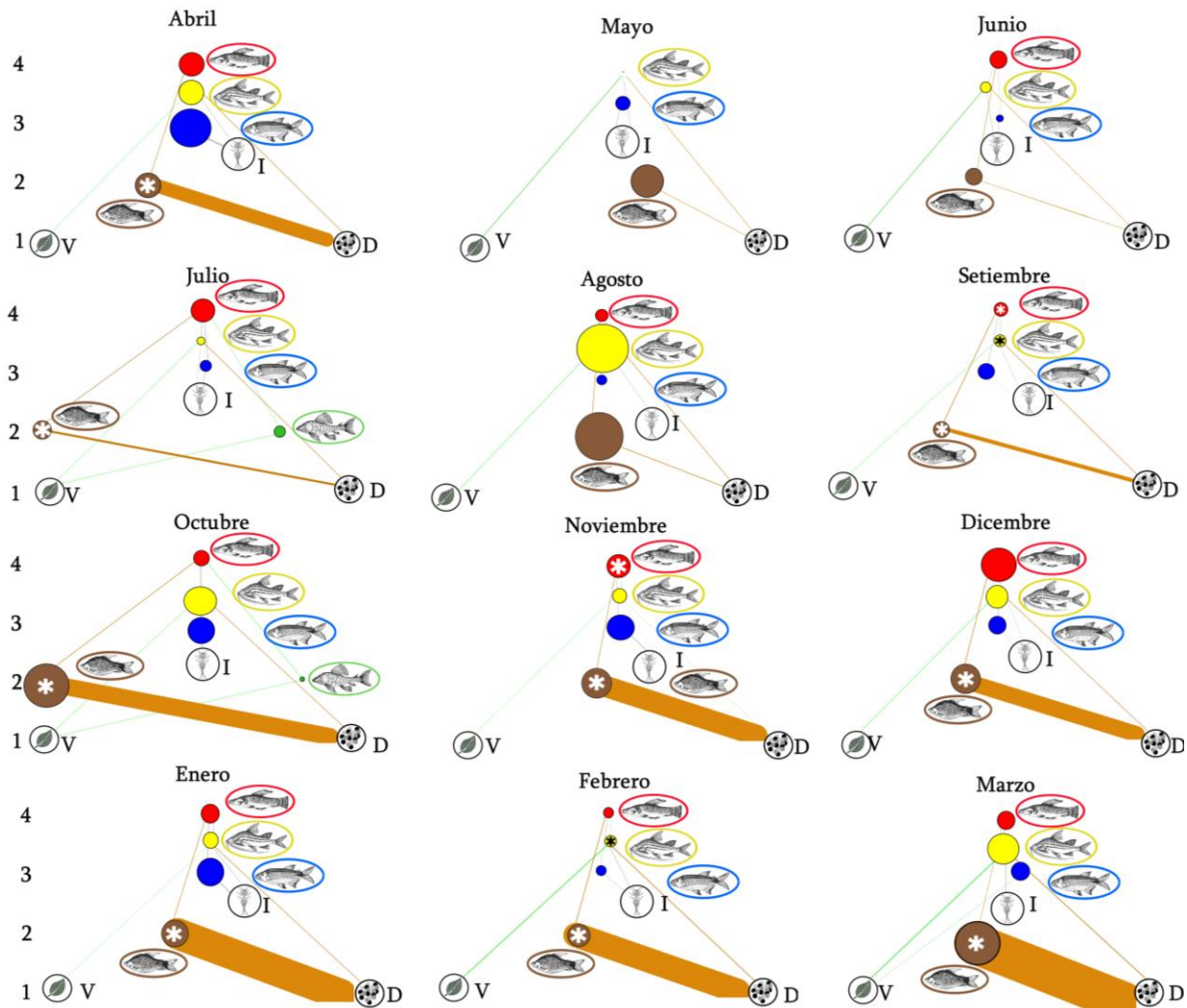


Figura 6. Variación intra-anual de los flujos de energía y biomazas de los distintos gremios de alimentación. Los enlaces de alimentación coloreados en marrón representan la vía marrón, mientras que los coloreados en verde representan la vía verde. El tamaño de los nodos es proporcional a la biomasa de los cinco gremios de alimentación en kilogramos, siendo detritívoros (marrón), meso carnívoros (azul), omnívoros (amarillo), carnívoros tope (rojo) y herbívoros (verde). * La biomasa real capturada es seis veces mayor a la representada. El grosor de los enlaces es relativo a la magnitud del flujo de energía en Jules. mes-1 y el color corresponde a la vía marrón o verde. También se muestran los tres recursos basales: Invertebrados (I), Detritos (D), Vegetal (V). Diseños de peces e invertebrados realizados por Margenny Barrios.





Variación en el flujo de energía

El flujo de energía a través de la red trófica cambió significativamente a lo largo del año, pero tales cambios variaron entre grupos tróficos (Fig. 7). Se encontró que el flujo de energía de los detritívoros y omnívoros aumentó durante los meses más cálidos (noviembre a febrero; Fig. 7a y c). Por el contrario, no se detectaron cambios significativos en el flujo de energía de los meso carnívoros ni los carnívoros tope a lo largo del tiempo, aunque ambos mostraron tendencias decrecientes durante los periodos más cálidos (Fig. 7b y d). El flujo de los herbívoros no fue tenido en cuenta para estos análisis porque sólo se pudo calcular para tres meses debido a la baja frecuencia de captura de especies de este gremio trófico.

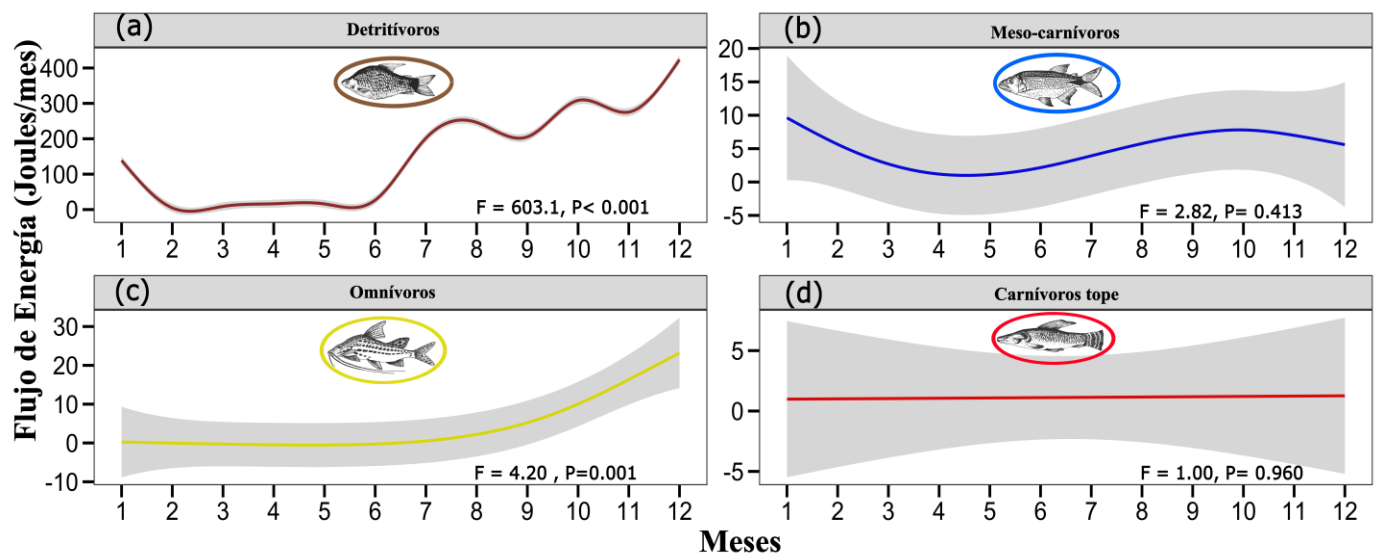


Figura 7. Relación entre el flujo de energía y el tiempo con la curva de suavizado ajustada al modelo correspondiente a cada mes, (a) flujo de energía hacia los detritívoros, (b) flujo de energía hacia los meso carnívoros, (c) flujo de energía de hacia los omnívoros y (d) flujo de energía hacia los carnívoros tope. El mes 1 corresponde a abril y el mes 12 a marzo completando el periodo anual. La curva y el área sombreada representan los valores predichos por los modelos aditivos generalizados (GAM) y el intervalo de confianza del 95% de las estimaciones, respectivamente. Dentro de los gráficos se muestran los valores F y P de los modelos GAM.

Estructuradores temporales del flujo de energía





Los modelos de Random Forest no revelaron una influencia significativa de las variables ambientales en el flujo energético de los gremios de peces omnívoros, meso carnívoros ni carnívoros tope (ver Tabla Suplementaria 4). Por el contrario, sí se encontró importancia y un efecto positivo de la temperatura y la transparencia en el flujo energético de los detritívoros (Fig. 8). En concreto, la temperatura y la transparencia explicaron el 37,1% de la variación en el flujo de energía de detritívoros (ver Tabla Suplementaria 4).

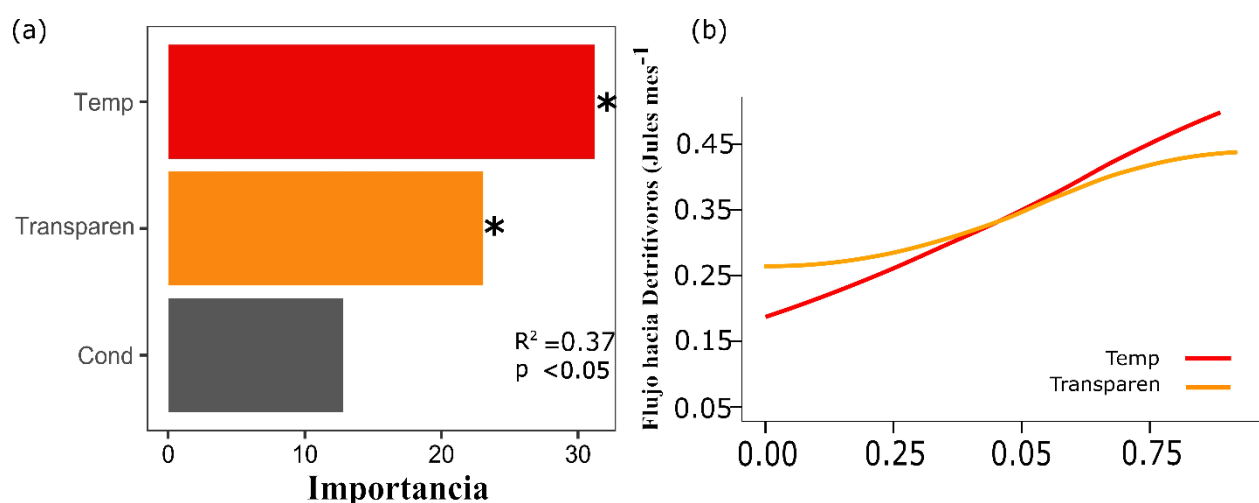


Figura 8. (a) Importancia de los predictores en el modelo de Random forest para el flujo hacia los detritívoros (% de incremento del ECM). También se muestra el valor p del modelo y R^2 . Nivel de significancia de los predictores aceptable ($<0,05$) = *. (b) Los resultados de los modelos Random Forest muestran la dependencia parcial del flujo de energía de detritívoros al aumento de la temperatura y la transparencia. La temperatura y la transparencia fueron escaladas (entre 0 y 1) para permitir las comparaciones.

Discusión

La combinación de conjuntos de datos de redes multitróficas nos permitió desentrañar la importancia de las vías de energía verde y marrón para sostener las redes tróficas de peces de una laguna somera distrófica. Se trata de un enfoque novedoso para este tipo de ecosistemas naturales, que ayuda cuantificar la fuerza de las interacciones y las funciones ecosistémicas (Gauzens *et al.*, 2019). Este abordaje es un proxy matemático que previene de medir cada flujo de energía en sistemas naturales, ganando tiempo y entendimiento ecológico (Gauzens *et al.*, 2019). Este





abordaje energético surgió con un enfoque terrestre, para evaluar relaciones entre multifuncionalidad y diversidad (Barnes *et al.*, 2018).

En coincidencia con la Hipótesis 1a, los hallazgos de este estudio revelan que el compartimento trófico detritívoro dominó y moduló el funcionamiento de toda la red trófica de peces a lo largo del tiempo, concentrando más del 90% del flujo total de energía/biomasa a través de la red trófica de peces. Por el contrario, otros compartimentos tróficos alimentados en parte por la vía verde (p. ej. los gremios de omnívoros y herbívoros) representaron menos del 10% del flujo total de energía (Fig. 5b; Fig. 6).

El predominio del flujo energético en el compartimento de detritívoros evidencia que la vía marrón, a través de la producción y procesamiento de materia orgánica, puede sostener el funcionamiento de las redes tróficas en lagos someros distróficos (Cole *et al.*, 2006; Holgerson *et al.*, 2022). Esto se debe a que los detritívoros pueden recibir un enorme subsidio de carbono a través del aporte de materia orgánica del detrito (González-Bergonzoni *et al.*, 2019).

Los resultados del análisis temporal muestran patrones que llevan a aceptar la hipótesis 1b, ya que el flujo energético de los detritívoros aumentó durante los meses cálidos, con un fuerte efecto positivo de la temperatura sobre el flujo de energía de este grupo trófico. Esto puede explicarse por dos factores: (i) las tasas metabólicas y (ii) la identidad de las especies de detritívoros. En primer lugar, según la teoría metabólica, el metabolismo de los organismos aumenta exponencialmente con la temperatura (Brown *et al.*, 2004). Un incremento en el metabolismo, a su vez, aumenta la actividad, lo que implica que los organismos necesitan de un mayor consumo de alimento (Perkins *et al.*, 2010). Por lo tanto, la ingesta de alimentos aumenta, al igual que el flujo de energía. En segundo lugar, estos resultados muestran que una pequeña-mediana especie detritívora bentónica (Largo estándar $14,1 \pm 3,8$ cm) como *Cyphocharax voga*, domina la red trófica de peces durante los meses cálidos, concentrando más del 60% de la producción total de biomasa de la comunidad de peces durante esos meses. Es bien sabido que las especies pequeñas necesitan un aporte energético muy grande para mantener una elevada producción de biomasa (Jochum *et al.* 2021), lo que puede ayudar a promover este elevado flujo. De hecho, *C. voga* concentró más del 90% de todo el flujo energético en la red trófica de peces durante los meses cálidos. Teniendo en cuenta que la cantidad de detrito en el sistema estudiado





es elevada, *C. voga* dispone de muchos recursos y puede acumular un gran flujo energético durante los meses cálidos, cuando su demanda metabólica aumenta y va acompañada de un incremento en la movilidad de los peces (mayor movilidad equivale a mayor captura en las redes de pesca). Por otra parte, la actividad trófica (depredación) y la transparencia ha sido ampliamente reportada experimentalmente (p. ej. Gutierrez *et al.*, 2021); sin embargo, parece no tener una significancia particular con los detritívoros, considerando los valores bajos, además del bajo rango de variación de la transparencia en el período. Por lo tanto, la explicación estadística del efecto de la transparencia puede no tener una explicación biológica, aunque se debería expandir la investigación en esta dirección.

Estudios anteriores reflejaban la dominancia de *Parapimelodus valenciennis* (Gelós *et al.*, 2010), sin embargo, se capturaron solamente 2 individuos en todo el período actual de estudio. Actualmente *Cyphocharax voga* domina este sistema. La dominancia de *C. voga* en la producción de biomasa y en el flujo energético en la laguna estudiada, pone de manifiesto su papel central en la red trófica ya que soporta las necesidades energéticas de especies de niveles tróficos superiores (carnívoros tope). La presencia de este curimátido en el sistema que casi monopoliza la ruta detritívora entre los peces juega un papel crucial en el ciclo de nutrientes desde el detrito a la cadena trófica superior (González-Sagrario & Ferrero, 2013). Estos resultados sugieren que la eliminación de *C. voga* puede dar lugar a cambios ecológicos significativos (Power *et al.*, 1996) alterando el funcionamiento de toda la red trófica. El predominio de este flujo basado en detrito puede atribuirse a la naturaleza del sistema, donde no se favorece la vía fotosintética pelágica (verde). Las comunidades de peces en otros sistemas, de Uruguay y la región donde la limitación de luz es causada por diferentes factores como la turbidez, también muestran una dominancia de detritívoros y omnívoros (Gelós *et al.*, 2010; Diovisalvi *et al.*, 2010; González-Sagrario & Ferrero, 2013). Por lo tanto, parece que independientemente de la causa específica de la limitación de luz, este grupo trófico puede tener un efecto similar en la concentración y dirección de los flujos de energía en el ecosistema.

A pesar de que el flujo energético de los detritívoros aumenta con la temperatura, el hecho de que una sola especie concentre casi todo el flujo energético de la red trófica sugiere que esta es dependiente en gran medida de una sola especie. Esto puede implicar una inestabilidad de la red trófica de peces ante escenarios de calentamiento (Schwarz *et al.*, 2017), ya que cambios en el





flujo energético de *C. voga* podría representar un declive en las funciones que esta especie lleva a cabo (como procesamiento y acumulación de materia orgánica), así como el funcionamiento de toda la red trófica de peces.

Este enfoque energético de red trófica nos permitió desentrañar la importancia de las vías energéticas verde y marrón para sustentar las redes tróficas de peces en una laguna somera distrófica. Este enfoque multitrófico es útil para evaluar el funcionamiento del ecosistema (Barnes *et al.*, 2018). Con esta información, surge una pregunta: ¿de dónde proviene la cantidad de energía de esta vía marrón? Dado que la laguna sostiene una gran cobertura/biomasa de plantas acuáticas emergentes (Goyenola *et al.*, 2011; Rodríguez-Bolaña *et al.*, 2023; ver Figura Suplementaria 3), es probable que las macrófitas estén proporcionando un gran soporte de detritus autóctonos para alimentar a las especies detritívoras. Además, es necesario evaluar el procesamiento de esta materia orgánica por el loop microbiano que puede biosintetizar ácidos grasos poliinsaturados, aumentando el valor nutricional del detrito (p.e.j. Anderson *et al.*, 2017). Además, se ha probado que la asimilación de los detritívoros es promovida a consecuencia de esta actividad microbiana (Price *et al.*, 2021). Estos hallazgos resaltan la necesidad de considerar la complejidad ecológica, como los diferentes niveles tróficos y los orígenes de los recursos, para comprender mejor cómo el cambio ambiental afecta el flujo de energía a través de la red trófica.

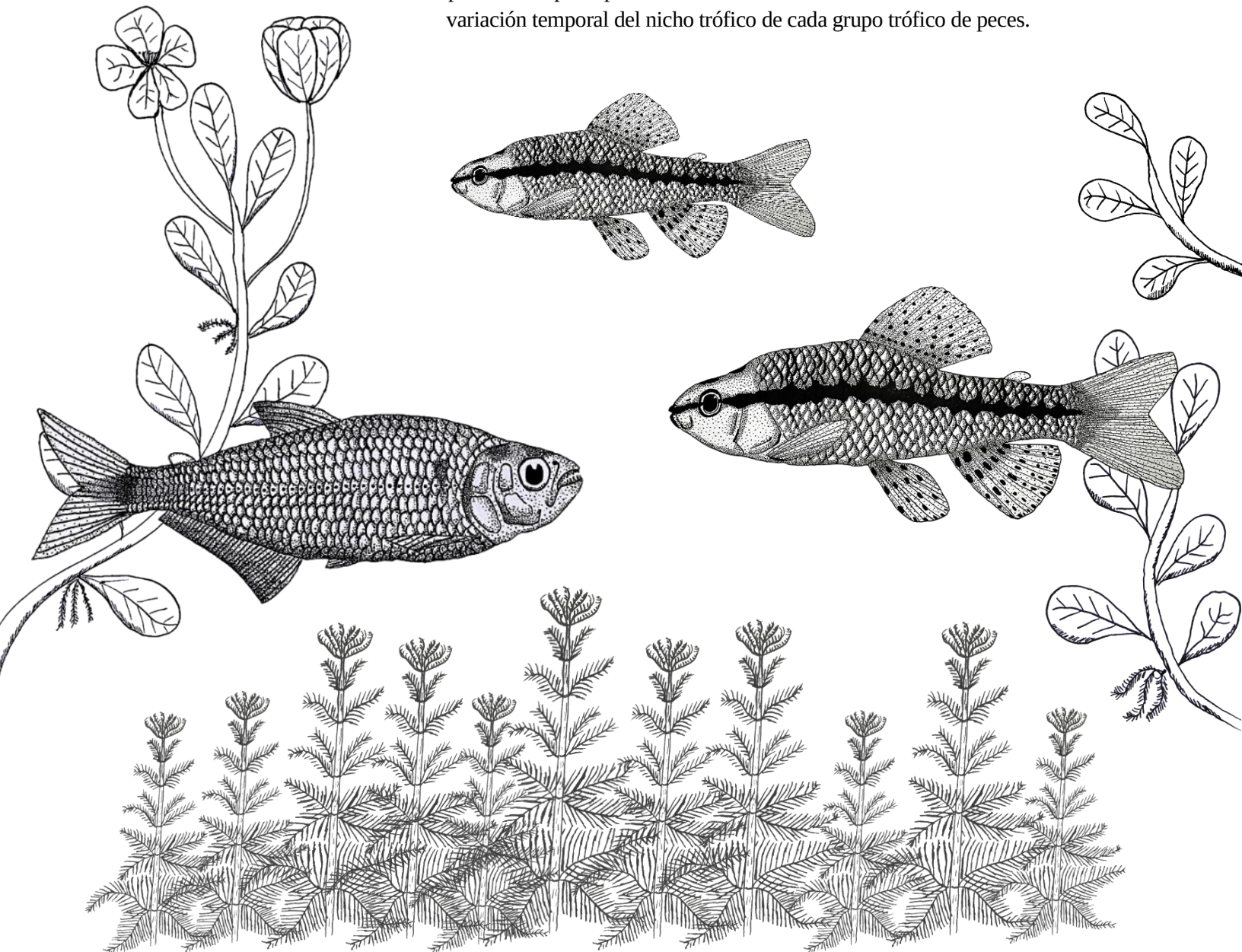




CAPITULO 2

Origen del sustento y nicho isotópico de la comunidad de peces

OE2: Cuantificar el aporte de los principales recursos basales al sustento, así como analizar la variación temporal del nicho trófico de cada grupo trófico de peces.





Metodología

El sistema de estudio está sujeto a cambios en el nivel de agua. La alta variabilidad del nivel del agua es promovida por la interacción de factores naturales y antrópicos (estacionalidad y cambios en la extracción de agua para el consumo humano que se dan principalmente en el periodo estival). Esta variabilidad también se debe al impacto del ciclo ENSO “El Niño Oscilación del Sur” que afecta el régimen de precipitaciones en la zona. En este estudio, se considera un escenario en el cual el invierno (agosto 2018) se caracterizó por niveles de agua más altos y áreas inundadas alrededor del lago aumentando la conectividad del sistema con la cuenca. En verano y otoño, hubo condiciones contrastantes, con altas temperaturas y una menor conexión de la laguna con las áreas circundantes. Las muestras isotópicas fueron colectadas en agosto de 2018 y febrero de 2019, La precipitación acumulada en el mes anterior para febrero de 2018 (verano) fue de 174 mm, mientras que en agosto (invierno) fue de 337 mm (INUMET).

Colecta de muestras y procesamiento

Para caracterizar y determinar cuál es el origen del sustento trófico, así como el nicho isotópico de la comunidad de peces, se emplearon análisis isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). La colecta de muestras de isótopos se realizó en estaciones contrastantes: en un escenario de aguas altas en invierno (agosto de 2018 que será llamado como “aguas altas” o “AA”) y en un escenario de aguas bajas en verano (febrero de 2019 que será llamado como “aguas bajas” o “AB”). Se realizó un muestreo exhaustivo del ecosistema para abarcar la mayor cantidad y variedad de fuentes posibles para los posteriores análisis.

Para la comunidad de peces, el procedimiento de muestreo y colecta fue detallado en secciones anteriores (protocolo CHEA número 1176). Luego se recogieron muestras de tejido muscular para isótopos de carbono y nitrógeno del flanco dorsal de cada especie (de 5 individuos siempre que fue posible). Se colectaron macroinvertebrados presentes en el sedimento, este fue extraído mediante dragas y posteriormente y tamizado a través de una malla de 500 micras de tamaño de poro para separar estos macroinvertebrados y su para posterior identificación. Las muestras de zooplankton fueron colectadas con una red de malla de 68 micras. También se colectaron bivalvos, gasterópodos y otros invertebrados de manera manual.





Considerando los recursos de la vía verde, las muestras de fitoplancton se obtuvieron utilizando una malla de 60 micras. Las macrófitas se colectaron manualmente, seleccionando tallos y hojas de plantas identificadas. El perifiton se recogió raspando la superficie de diferentes sustratos y después se lavó y filtró con una malla de 20 micras. Posteriormente estas muestras de perifiton fueron lavadas y utilizando una lupa se retiraron ejemplares de zooplancton y macroinvertebrados para asegurar una correcta señal.

En el caso de los recursos de la vía marrón, para obtener el Material orgánico particulado grueso (MOPG) y la materia orgánica particulada fina (MOPF), el agua se filtró a través de una malla de 68 micras (lo que queda es MOPG) seguida de una malla de 20 micras quedándonos con la fracción correspondiente entre ambos tamaños de malla (MOPF). Tanto la MOPG como la MOPF se filtraron de nuevo a través de una malla de 20 micras en un tren de filtración, de esta manera se pudo retener el material sólido y concentrar la muestra. Las muestras de detrito fueron colectadas pequeñas porciones del contenido de las dragas directamente. Por último, se recogieron manualmente en la orilla de la laguna muestras de resaca (material vegetal alóctono principalmente gramíneas C4 arrastradas por el agua desde la cuenca).

Preparación de las muestras y análisis de isótopos estables.

Todas estas muestras fueron almacenadas en tubos Eppendorf de 1,5 ml a -20 °C. A continuación, se secaron en un horno (60 °C durante 48 horas). Por último, la muestra fue pulverizada y almacenada en cápsulas de estaño con el peso correspondiente (1,0-1,5 mg para el tejido animal y 3,5-4,5 mg para el resto de las muestras) (Fig. 9). Estas muestras fueron enviadas y procesadas en la Instalación de Isótopos Estables de la UC Davis utilizando un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL conectado a un espectrómetro de masas de relación isotópica PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd., Cheshire, Reino Unido). Los resultados se presentan como valores δ en partes por mil (‰) relativos al estándar de Pee Dee Belemnita de Viena (VPDB) para $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno atmosférico (N^2) para $\delta^{15}\text{N}$.



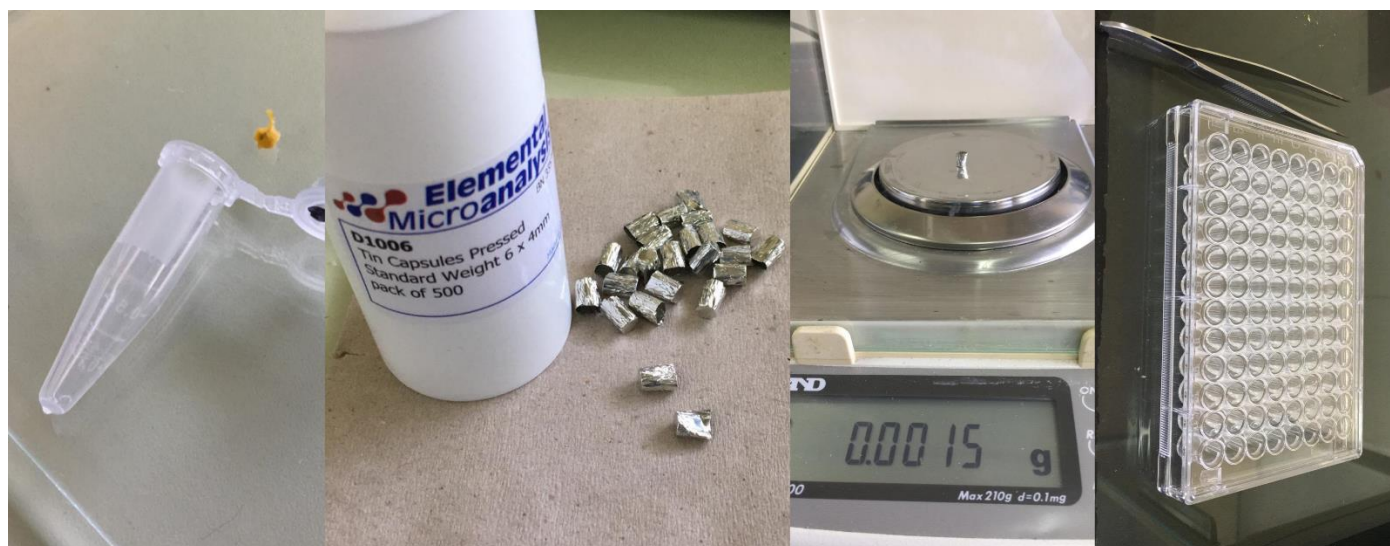


Figura 9. Procesamiento de músculo de pez para análisis isotópico. De izquierda a derecha: Eppendorf con muestra de musculo de pez que previamente fue congelada y secada, capsulas de estaño para contener las muestras, muestra encapsulada sobre la balanza de precisión, rack numerado para ordenar las muestras antes de su envío para análisis.

Para las muestras de animales con una relación $\delta^{13}\text{C} : \delta^{15}\text{N}$ superior a 3,5, la señal isotópica de carbono se corrigió utilizando la fórmula desarrollada por Post y colaboradores en 2007 (5) que corrige el posible enriquecimiento en el contenido lipídico de la muestra, lo que afecta a la señal del carbono.

$$\Delta\delta^{13}\text{C} = -3,32 + 0,99 \times \text{C:N} \quad (5)$$

Los peces fueron clasificados en grupos tróficos en base a su contenido estomacal a partir de análisis previos en el objetivo 1. Para determinar las diferencias en la señal isotópica de los recursos utilizados en los modelos, se aplicaron pruebas de normalidad (Shapiro & Wilk, 1965) y homogeneidad de varianzas (Levene, 1960), evaluando así qué prueba estadística utilizar (ANOVA o Kruskal-Wallis). La señal de recursos isotópicos se detalla en la Tabla Suplementaria 5.

Contribución de los recursos a la dieta de los peces

Para estimar la contribución de diferentes recursos (mezcla) a la dieta del consumidor se utilizaron modelos de mezcla utilizando isótopos de carbono y nitrógeno como trazadores (Stock





et al., 2018). Las tasas o factores de enriquecimiento trófico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se obtuvieron de la bibliografía (Post, 2002; Caut *et al.*, 2009; Canseco *et al.*, 202; Bunn *et al.*, 2013; ver Tabla suplementaria 6). Estos factores varían entre especies y estadios de desarrollo, por lo que se probaron varios factores a la hora de ajustar los modelos (Caut *et al.*, 2009). Antes de ajustar los modelos de mezcla, se realizó un ANOVA con la prueba post hoc de Tukey utilizando el paquete "emmeans" en el software R (Lenth *et al.*, 2021), utilizando las señales isotópicas de carbono y nitrógeno por separado de los 3 recursos para asegurar que eran diferentes (al menos una de ellas), para asegurarse así de que el modelo de mezcla tenga sentido a la hora de determinar la importancia del aporte de cada recurso (ver Tabla Suplementaria 7).

En caso de que no existan diferencias significativas (ANOVA) entre las señales isotópicas, no es posible determinar la proporción soportada por cada recurso a través de este método. Los modelos de mezcla para los diferentes grupos tróficos fueron ajustados utilizando el paquete "MixSIAR" (Stock *et al.*, 2018). Este paquete considera las señales de los consumidores, las señales de los recursos y los Factores de Enriquecimiento Trófico (FET). Estos factores se refieren al enriquecimiento que se produce entre la señal isotópica del recurso y la del consumidor (Jackson *et al.*, 2011). Los FET utilizados para los peces fueron los propuestos por Post (2002), Caut *et al.*, (2009), y Canseco *et al.* (2021). La selección del modelo se realizó utilizando el Criterio de Información de la Desviación (CID) entre diferentes factores de enriquecimiento. Un valor de CID más bajo indica un mejor o un ajuste más plausible del modelo. Además, si dos modelos difieren por más de 3 unidades de CID, los hace plausiblemente diferentes a la hora de contrastarlos (Spiegelhalter *et al.*, 2002). En caso de equivalencia, para las comparaciones se consideró el modelo con menor CID.

La contribución de cada categoría de recursos a la dieta de los grupos tróficos de peces se estimó mediante un modelo JAGS con priors no informativos, utilizando cadenas de Markov de 100.000 iteraciones, cada una con un burnin de 50.000 iteraciones, y una tasa de thinning de 50. Se ejecutó un modelo para cada grupo trófico y para las especies prioritarias en cada estación, utilizando 3 recursos para cada modelo, ya que el número ideal corresponde al número de isótopos (carbono y nitrógeno) +1 (Phillips *et al.*, 2014). La convergencia del modelo se comprobó mediante el criterio Gelman-Rubin considerando la proporción de variables cuyo $\hat{R} < 1,0$, donde valores inferiores indican una convergencia aceptable (Gelman & Rubin, 1992). Las estadísticas





de la contribución de cada recurso a la dieta de los peces fueron calculadas a partir de una distribución de probabilidad posterior de las estimaciones. Los recursos se seleccionaron basándose en el análisis de dieta previo (OE1). Para los grupos dominantes, como los detritívoros y los omnívoros, para el ajuste del modelo se seleccionaron las fuentes de energía externas de la vía marrón, como las muestras de resaca (material vegetal alóctono seco) y las fuentes autóctonas de la vía verde, como las plantas acuáticas y el perifiton. Para los meso carnívoros los recursos seleccionados fueron las larvas de macroinvertebrados detritívoros, el zooplancton y los peces mientras que para los carnívoros tope se seleccionaron los peces detritívoros y omnívoros, los anfípodos y los peces meso carnívoros. Se puso foco en el análisis de las especies que presentaron mayor abundancia de individuos, realizándose para las mismas el mismo abordaje que para el correspondiente grupo trófico. Para la estimación de la contribución a la dieta de los grupos tróficos (importancia), los detritívoros y los omnívoros no mostraron diferencias significativas en su señal isotópica, por lo que fueron considerados como un único grupo (D&O).

Estimación de estructura y diversidad de grupos tróficos

Para la estimación de la estructura y la diversidad trófica de la comunidad, se utilizó el paquete "SIBER" (Jackson *et al.*, 2019) del software R (R Core Team, 2022). Se estimó el área estándar corregida de las elipses isotópicas (SEAc), que sirven como proxy de la diversidad trófica. Estas elipses se calcularon sólo para los grupos tróficos con 5 o más muestras isotópicas.

Para el análisis comparativo de las áreas de elipses estándar, fue utilizado el paquete SIBER en R, construyendo un modelo bayesiano con 2 cadenas y los parámetros establecidos en 200.000 iteraciones, cada una con burnin de 10.000 iteraciones, y una tasa de thinning de 10, basando la prueba de probabilidad en 10.000 elipses (Jackson *et al.*, 2011). Todos los valores de probabilidad son reportados, pero la interpretación se centra en las comparaciones donde los valores de probabilidad superan el 90% (ver Lysenga *et al.*, 2021).

Además, se calcularon las métricas comunitarias de Layman (Layman *et al.*, 2007), que incluyen el rango de carbono y nitrógeno (CR y NR), que ofician de indicadores de la diversidad de fuentes y de la estructura vertical de la red. También se calcularon las métricas de distancia media al centroide (CD), que se refieren al espaciado entre especies (asociado a la diversidad trófica), así como la media y la desviación estándar de la distancia al vecino más cercano (NND y





SDNND), que se refieren al empaquetamiento de especies. En las redes donde muchas especies tienen ecología trófica similar, la NND será menor, lo que indica una elevada redundancia trófica (Layman *et al.*, 2007). Las métricas se calcularon para cada grupo trófico en estos escenarios contrastantes. Además, las posiciones tróficas de las especies analizadas fueron calculados en base a la señal isotópica de nitrógeno utilizando la ecuación de Post (2002) (6):

$$TP = \lambda + ((\delta^{15}N_{\text{Consumidor}} - \delta^{15}N_{\text{Linea de Base}}) / FETN) \quad (6)$$

Donde lambda (λ) representa el nivel trófico de la base, y FETN es el factor de enriquecimiento trófico de nitrógeno. El recurso base es el resultante de los modelos bayesianos ajustados en este estudio. Para *Diapoma terofali* y *O. jenynsii* el recurso base utilizado fueron las larvas detritívoras, mientras que para *O. oligolepis* y *Hoplias argentinensis* fueron los peces detritívoros y omnívoros (ver Tabla Suplementaria 5). Los FETN utilizados para esta fórmula se extrajeron de Bunn *et al.* (2013). Las posiciones tróficas calculadas fueron comparadas usando ANOVA de una vía.

Resultados

Caracterización de los recursos

Los tres recursos utilizados para los períodos contrastantes fueron seleccionados para abarcar la mayor diversidad de fuentes. Los recursos usados para los modelos de mezcla de los Detritívoros y Omnívoros fueron las macrófitas, perifiton y material vegetal alóctono. La señal isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) de las macrófitas se mantuvo relativamente invariable con valores de $-30,16 \pm 1,45$ ‰ en aguas altas (AA) y $-30,87 \pm 0,97$ ‰ en aguas bajas (AB). La señal de carbono del perifiton resultó de $-27,39 \pm 2,82$ ‰ (en AA) y $-28,71 \pm 1,21$ ‰ (en AB). La señal de carbono del material vegetal terrestre resultó más empobrecida en C^{13} en aguas altas ($-24,86 \pm 2,99$ ‰) comparado con el escenario de aguas bajas ($-20,76 \pm 6,56$ ‰) al igual que la señal del detrito ($-28,29 \pm 1,50$ ‰ vs $-27,29 \pm 1,39$ ‰). Los recursos usados para los modelos de mezcla de los meso carnívoros incluyeron zooplancton, larvas detritívoras y peces en general. Mientras que los recursos usados para los Carnívoros tope fueron los peces meso carnívoros, los anfípodos y los peces detritívoros y omnívoros (D&O). Cabe destacar que tanto el zooplancton ($-24,59 \pm 4,32$ ‰), las larvas detritívoras ($-28,96 \pm 2,68$ ‰), los peces en general ($-27,48 \pm 3,56$ ‰), los meso carnívoros ($-25,54 \pm 4,89$ ‰), los anfípodos ($-27,18 \pm 3,11$ ‰) así como los peces detritívoros y omnívoros (-





28,28±2,49‰) mostraron el mismo patrón de enriquecimiento de la señal isotópica de carbono (mayor proporción de C¹³) en el escenario de aguas altas comparado con el de aguas bajas (-37,37±0,32‰ zooplancton, -35,98±3,09‰ larvas detritívoras, -30,04±2,25‰ peces en general, -30,63±2,31‰ meso carnívoros, -29,84±2,88‰ anfípodos y -29,67±2,15‰ D&O) (ver Tabla Suplementaria 5).

Contribución de los recursos a la dieta de los peces

Las macrófitas se posicionan como el principal recurso para los peces detritívoros y omnívoros D&O tanto en el escenario de aguas altas (mediana: 93%, CI: 80,4-98,3%) como bajas (mediana: 86,1%, CI: 67,7-95,9%) basado en la salida de los modelos de mezcla que consideran la contribución de los recursos (Fig. 10 A y B; Ver Tabla Suplementaria 8). En aguas altas, los ANOVAs no diferenciaron entre productores primarios autóctonos (perifiton y plantas acuáticas) (ver Tabla Suplementaria 7). Los recursos autóctonos de la vía marrón como detrito y MOP fueron descartados de los modelos por resultar una mezcla de diferentes orígenes que puede agregar ruido a la hora de trazar el origen del sustento (Ver Tabla Suplementaria 9). Los productores primarios alóctonos (vegetal alóctono) por su parte no representan importantes aportes a la dieta de este grupo trófico en el escenario de aguas altas (mediana: 1,8 %, CI: 0,2-7%), ni en el de aguas bajas (mediana: 2,6%, CI: 0,3-8,3%).



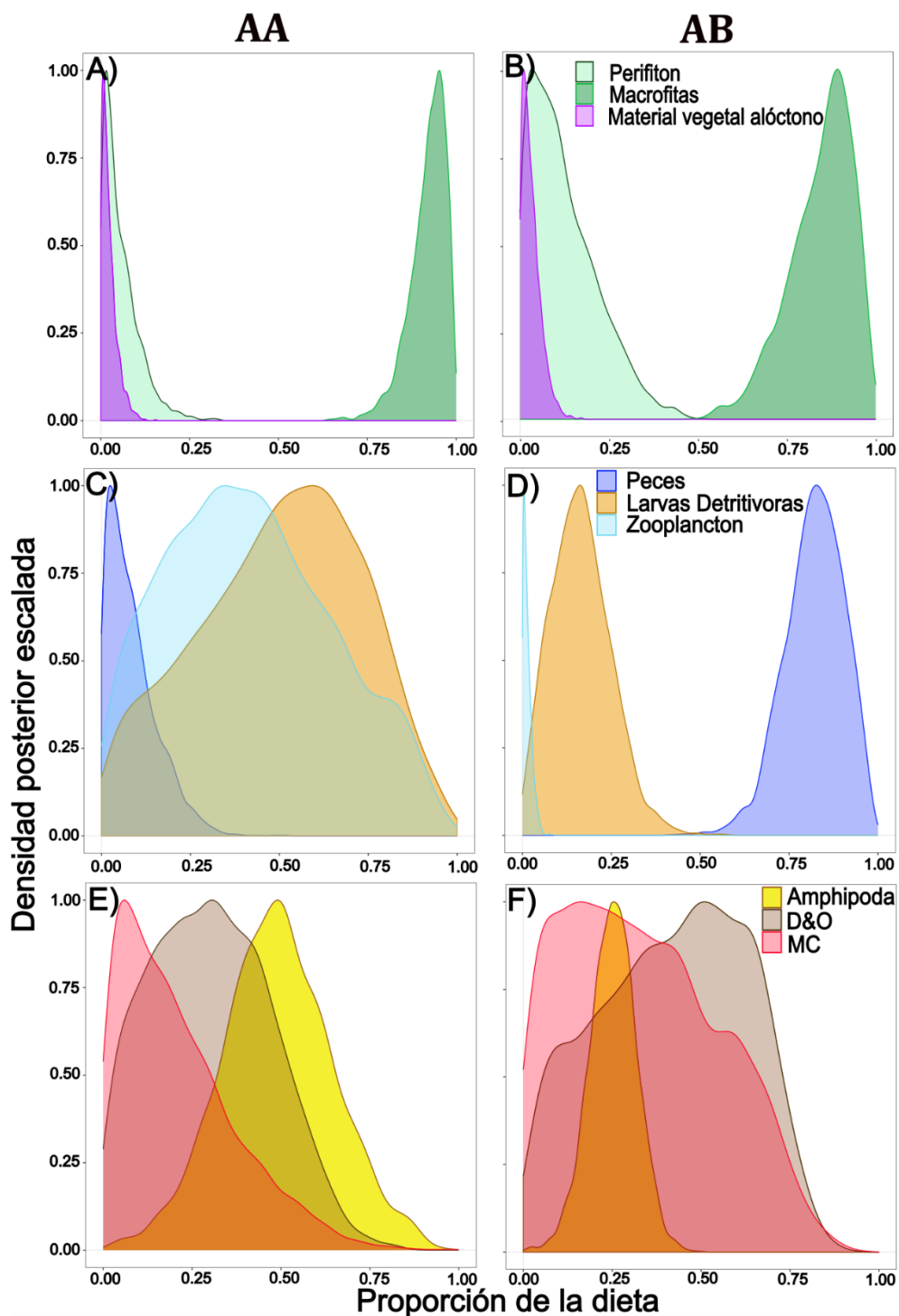


Figura 10. Proporción de la contribución de recursos a la dieta estimada de los grupos tróficos analizados de acuerdo con los modelos Bayesianos de mezcla. Columna de la Izquierda corresponde al escenario de aguas altas (AA) mientras que la columna derecha al de aguas bajas (AB). A) y B) corresponden al grupo Detritívoros y Omnívoros, C) y D) a los meso carnívoros, mientras que E) y F) a los Carnívoros tope. D&O= Detritívoros y Omnívoros, MC = meso carnívoros.





Para los meso carnívoros, las larvas detritívoras fueron importantes en el escenario de aguas altas (mediana: 51,4%, CI: 8,5-83,9%) y el segundo más importante en aguas bajas (mediana: 16,1%, CI: 3,8-31,6%). Sin embargo, el segundo elemento con mayor aporte a la dieta de este grupo en aguas altas fue el zooplancton, con una contribución significativa del 40,4% (CI: 6,8-81,3%). Por el contrario, en aguas bajas, el zooplancton pierde importancia, mientras que los peces se convierten en un recurso predominante, contribuyendo al 82,4% de la dieta (CI: 67-94,5%) (Fig. 10 C y D; Ver Tabla Suplementaria 8).

En cuanto a los Carnívoros tope, los modelos muestran que, en el escenario de aguas altas, el recurso más importante son los anfípodos (mediana: 48,9%, CI: 24,4-76,7%), mientras que en el de aguas bajas, los detritívoros y omnívoros (peces) representan el recurso mayormente incorporado (mediana: 41,6%, CI: 17,8-66,5%) (Fig. 10 E y F; Ver Tabla Suplementaria 8)

En análisis específicos, para *O. jenynsii* (meso-carnívoro), se observó un aumento considerable de la piscivoría desde el escenario de aguas altas (mediana: 28,6%, CI: 2,8-74,8%), al de aguas bajas (mediana: 82,8%, CI: 65,4-94,7%). Este aumento conlleva una disminución de la incorporación de larvas detritívoras (de 38,3 a 14,2%) y zooplancton (de 25,9 a 2,5%) en ese período (Fig. 11 A y B; Ver Tabla Suplementaria 10). Cabe destacar que todos los modelos alcanzaron una convergencia del 100% para el parámetro Gelman-Rubin para la totalidad de los grupos y especies analizadas (0% de $\hat{R} > 1,1$)



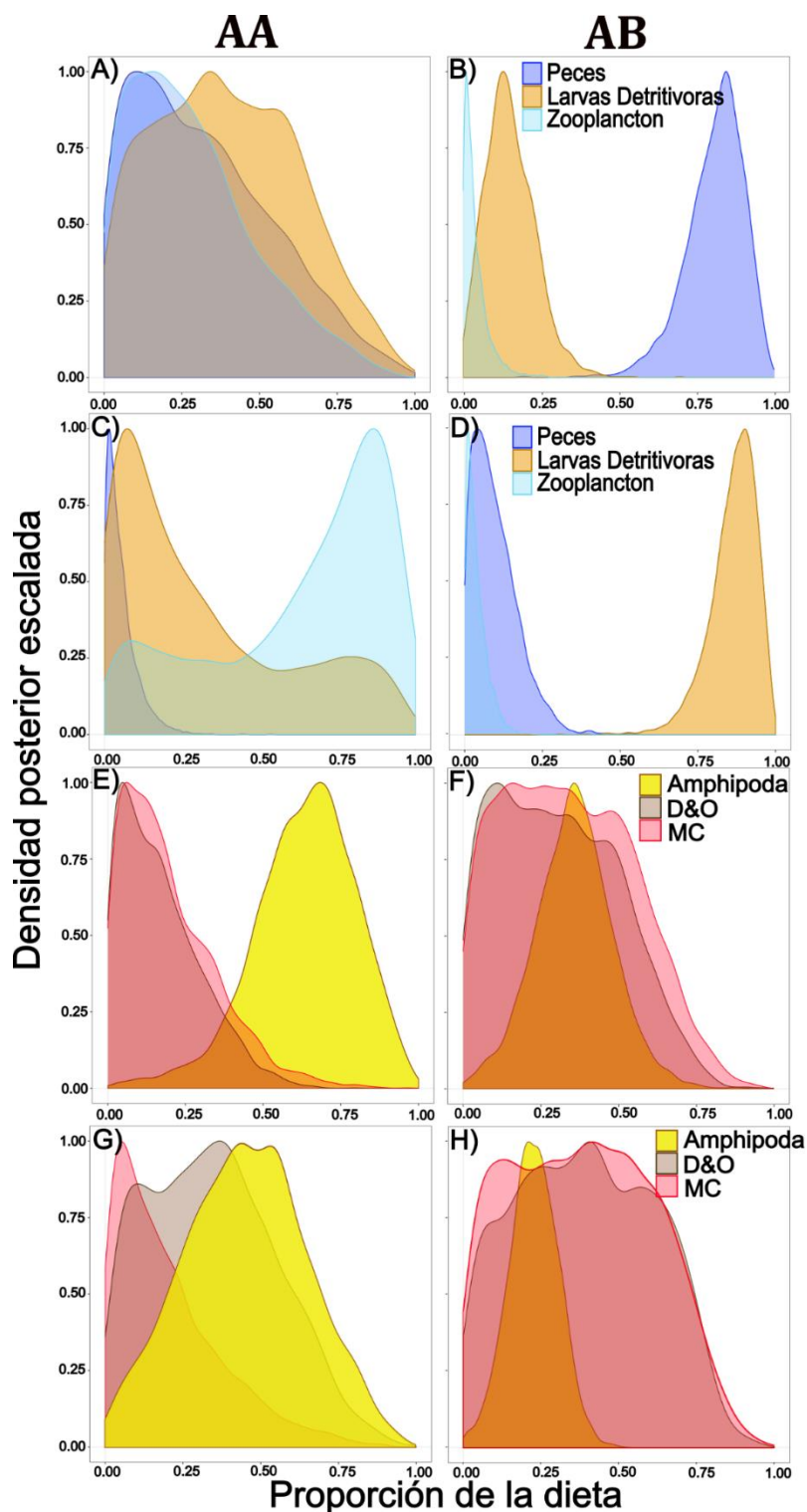


Figura 11. Proporción de la contribución de recursos a la dieta estimada de las especies analizadas de acuerdo con los modelos Bayesianos de mezcla. Columna de la Izquierda corresponde al escenario de aguas altas (AA) mientras que la columna derecha al de aguas bajas (AB). A) y B) corresponden a *O. jenynsii*, C) y D) a *D. terofali*, E) y F) a *H. argentinensis* mientras que G) y H) a *O. oligolepis*. D&O= Detritívoros y Omnívoros, MC = meso carnívoros.





Para *D. terofali* (meso-carnívoro), el recurso principal en el escenario de aguas altas fue el zooplancton (mediana: 73,2%, CI: 6,8-95,3%), seguido de las larvas detritívoras (mediana: 20,5%, CI: 1,4-87,2%). En el escenario de aguas bajas, sin embargo, las larvas detritívoras jugaron un papel fundamental en la dieta (mediana: 86,4%, CI: 72,3-96,4%), con una disminución notable en la asimilación de zooplancton (mediana: 3,8%, CI: 0,3-10,3%) (Fig. 11 C y D; Ver Tabla Suplementaria 10).

Considerando a *H. argentinensis*, un carnívoro tope, los modelos mostraron que una gran proporción de su dieta está constituida por peces detritívoros y omnívoros (D&O) tanto en aguas bajas como altas (mediana: 30,5%, CI: 2,7-64% y mediana: 32,1 %, CI: 0,4-61,4% respectivamente). Además, hay que considerar la proporción que representa la incorporación de peces meso-carnívoros en aguas altas (mediana: 25,4%, CI:2,7-58,3%) tanto como en aguas bajas (median: 34,1%, CI:3,2-69,9%) (Fig. 11 E y F; Ver Tabla Suplementaria 10), ya que la señal de estos recursos alimenticios no difiere estadísticamente de la de los D&O (ver Tabla suplementaria 7). El carnívoro tope que mostró un cambio estacional en su asimilación fue *O. oligolepis* ya que en el escenario de aguas altas presentó una incorporación significativa de anfípodos (mediana: 45,7%, CI:11,8-79,1%), mientras que en el de aguas bajas incorpora principalmente otros peces como detritívoros y omnívoros (D&O) (mediana: 39%, CI: 4,5-73,5%) y peces meso carnívoros (mediana: 38,2% CI: 4,1-74,6%) (Fig. 11 G y H; Ver Tabla Suplementaria 10).

Estructura y posición trófica de la comunidad

A nivel de ecosistema, incluyendo productores primarios e invertebrados, el valor mínimo de nitrógeno para la biota del sistema en el escenario de aguas altas fue de una planta con 0,4‰ (*Typha angustifolia*.), y el máximo de 15,6‰ (pez: *O. oligolepis*), mientras que, para el de aguas bajas, el mínimo fue de 1,32‰ (planta: *Azolla filiculoides*), y el máximo de 19,7‰ (Zooplancton). En cuanto a los valores de carbono, en el escenario de aguas altas oscilaron entre -34,6‰ (*Cheirodon interruptus*) y -14,61‰ (*D. terofali*), mientras que en el de aguas bajas el mínimo fue de -38‰ (fitoplancton) y el máximo fue de -27,22‰ (*Panicum* sp. restos). En cuanto a la comunidad de peces, se obtuvieron 88 muestras isotópicas en el escenario de aguas altas y 95 en el de aguas bajas. El rango de nitrógeno para ambos escenarios fue similar, con 2,54 en AA y 2,51 en AB. Por el contrario, el





rango de carbono en AA (2,86) fue mayor que en AB (1,86). Del mismo modo, en AA, el nicho isotópico de la comunidad de peces es mayor, con un área total de 3,62 vs 1,8 en AB. Esto va acompañado de una mayor distancia centroide (1,28 vs 0,98) en este período, así como de una mayor distancia media entre vecinos más próximos (1,08 vs 0,9) y un mayor desvío de esa distancia (0,63 vs 0,52). En general, en el escenario de aguas altas se observa una mayor amplitud de nicho y un rango de carbono más amplio.

Para los grupos tróficos, se observa que todos muestran un aumento en el rango de carbono en el escenario de aguas altas, lo que involucra elipses isotópicas con un mayor componente horizontal (Tabla 1, Fig. 12). Las comparaciones directas de las distribuciones posteriores del área de las elipses simuladas (realizadas con un mismo grupo trófico en los escenarios contrastantes) revelan >90% de probabilidad de observar un área estándar de elipse corregida (SEA) menor en el escenario de aguas bajas para los meso carnívoros (99,9%), carnívoros tope (99,9%) y detritívoros (99,7%) (Tabla 1, Fig. 13). El gremio de herbívoros no fue considerado en el análisis debido al bajo número de muestras (< 5 individuos). Los omnívoros presentan otro patrón, este revela un 79% de probabilidad de observar mayor área estándar de la elipse (SEA) en el escenario de aguas bajas. Los omnívoros, detritívoros y meso carnívoros muestran una disminución en el rango de nitrógeno en el escenario de aguas altas, mientras que los carnívoros tope muestran un aumento (Tabla 1).



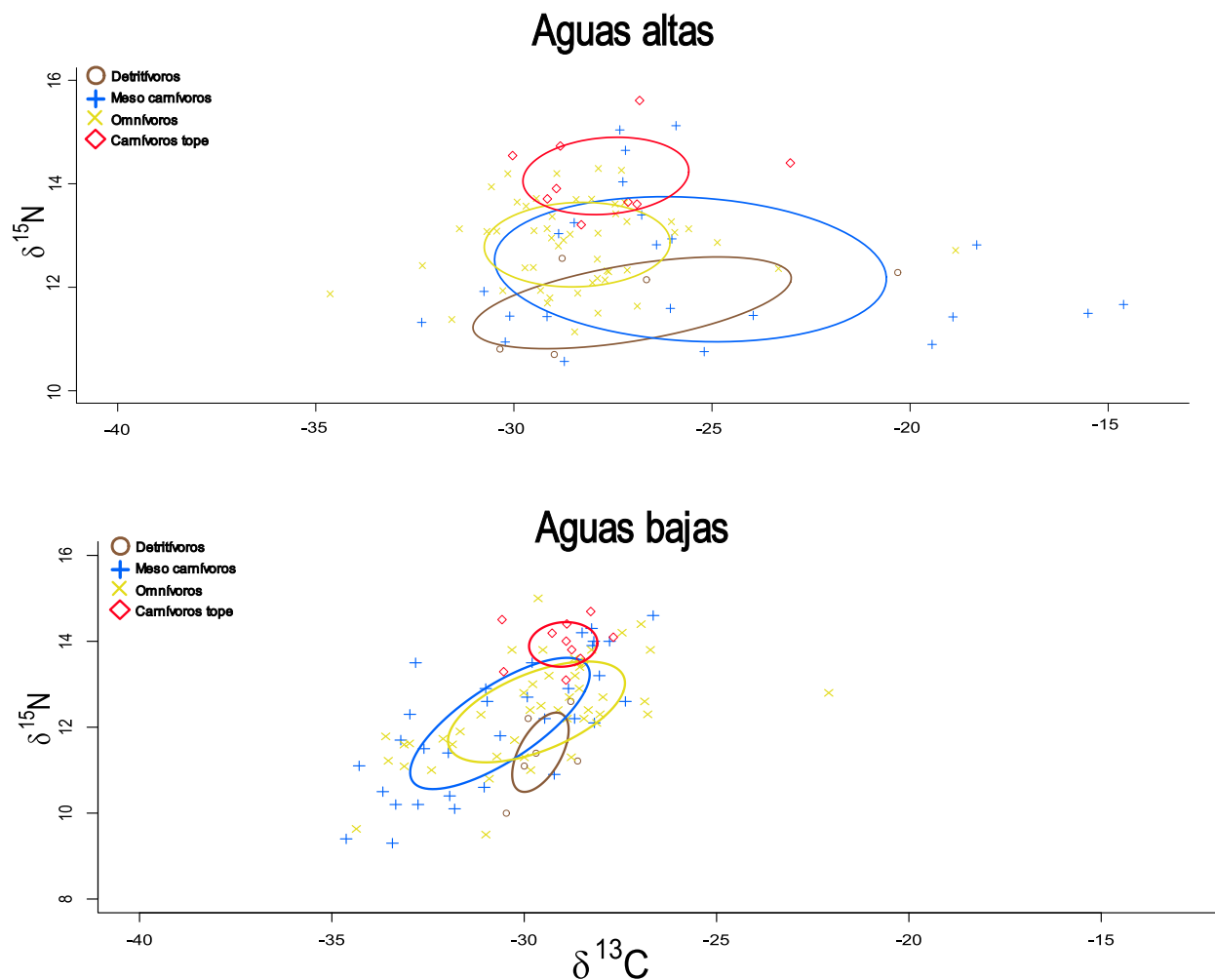


Figura 12. Elipses isotópicas bayesianas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por grupo trófico para el escenario de aguas altas y bajas. Las elipses estándar abarcan $\sim 40\%$ de los datos (SEA Área estándar de la elipse, $\% ^2$), lo que representa la diversidad trófica general de la comunidad.



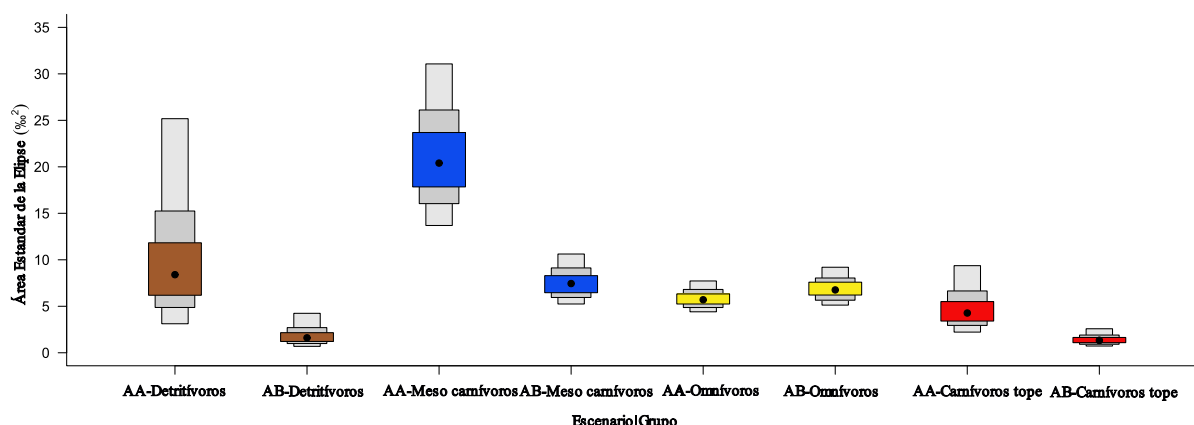


Figura 13. Media del área estándar de las elipses bayesianas (puntos) con sus intervalos de confianza del 50%, 75% y 95% para cada grupo trófico. Marrón: detritívoros, azul: meso carnívoros, amarillo: omnívoros y rojo: carnívoros tope. AA: escenario de aguas altas y AB: escenario de aguas bajas.

En cuanto al rango de carbono, todos los grupos tróficos muestran un aumento en aguas altas (Tabla 1). La distancia centroide, el área total de la elipse, así como la distancia al vecino más próximo son mayores en aguas altas para todos los grupos excepto para los omnívoros (Tabla 1). Relacionado a la posición trófica, se observó un cambio significativo en 3 de las 4 especies analizadas (ver Tabla Suplementaria 11). Para las especies *O. jenynsii* y *O. oligolepis*, la posición trófica disminuye en el escenario de aguas bajas, mientras que en *D. terofali*, aumenta (ver Tabla Suplementaria 11). Por el contrario, *H. argentinensis* no muestra diferencias en la posición trófica entre los diferentes escenarios.

Tabla 1. Métricas para cada grupo trófico y para la comunidad en el escenario de aguas altas (AA) y bajas (AB). NR y CR corresponden al Rango de Nitrógeno y Carbono respectivamente. TA es el área total mientras que CD es la distancia el centroide. MNND y SDNND son la media y el desvío estándar





de la distancia al vecino mas cercano. SEA y SEAc corresponden al área estándar de la elipse y a su versión corregida respectivamente. También se incluye el número de muestras.

	Omnívoros		Meso carnívoros		Carnívoros tope		Detritívoros	
	AB	AA	AB	AA	AB	AA	AB	AA
NR	5,50	3,16	5,30	4,55	1,60	2,40	2,60	1,86
CR	12,28	15,79	7,98	17,72	2,89	7,01	1,85	10,04
TA	35,34	27,80	23,00	45,25	3,41	8,66	2,51	9,18
CD	2,11	1,84	2,49	4,16	0,82	1,74	0,93	2,98
MNND	0,55	0,52	0,64	0,84	0,55	1,11	0,86	2,63
SDNND	0,71	0,70	0,33	0,39	0,40	1,21	0,35	2,11
SEA	6,82	5,88	7,29	21,13	1,41	4,77	1,72	9,22
SEAc	6,97	6,00	7,53	22,14	1,57	5,45	2,15	12,30
Número	46	51	32	23	11	9	6	5

Discusión

Con respecto al aporte a la dieta de los diferentes grupos tróficos, las macrófitas surgen como el principal recurso para los peces en el área de estudio. Esto concuerda con el dominio de *Ludwigia peploides* y *Myriophyllum aquaticum* en amplias zonas de baja profundidad de la laguna, estas plantas superan la limitación de luz disponiendo sus estructuras fotosintéticas en la superficie o fuera de ella (ver Figura Suplementaria 3). Confirmando la hipótesis 2 a, este recurso sustenta a los dos grupos principales (en términos de biomasa) que son los detritívoros y omnívoros sin importar la estación del año, reivindicando la relevancia de las fuentes de la vía verde en el sistema. En este caso, el sustento marrón alóctono no desempeña un papel principal para alimentar a los peces, siendo siempre inferior al 3% de la dieta estimada. En este sistema donde la producción pelágica autóctona es limitada, sería esperable una mayor importancia del carbono alóctono, sin embargo, las plantas acuáticas cumplen el rol predominante en cuanto al sustento energético. Existen reportes de que la presencia de macrófitas promueven la predominancia de detritívoros y omnívoros en lagos subtropicales (Yu *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2017) y en lagunas limitadas por luz (González Sagrario *et al.*, 2018). Estos resultados sugieren que, sin importar la causa de la limitación de luz, las macrófitas (y los procesos de descomposición asociados) son relevantes para el sustento de la comunidad de peces.

Se ha propuesto que la biomasa de peces resulta en su mayor parte de origen alóctono, especialmente por los detritos terrestres que llegan a los ríos (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Humphries





et al., 2014; González-Bergonzoni *et al.*, 2019), llanuras de inundación (p.ej. Lopes *et al.*, 2015) y lagos (p. ej. Carpenter *et al.*, 2005). También existen evidencias que enfatizan la importancia del material de origen autóctono en ríos (p. ej. Thorp & Delong, 1994), llanuras de inundación (p. ej. Humphries *et al.*, 2014) y lagos (p. ej. Saboret *et al.*, 2023). Los resultados de este trabajo se alinean con la importancia del carbono autóctono sustentando un elevado flujo energético de detritívoros. Lo que quiere decir, que la alta concentración de energía en el flujo de los detritívoros en esta laguna somera distrófica puede estar sustentada por detrito autóctono proveniente de macrófitas en descomposición. Esta hipótesis se puede sustentar en base a dos líneas de evidencia: en primer lugar, el sistema en estudio esta desprovisto de una vegetación terrestre caduca desarrollada; en consecuencia, es esperable que el aporte de detrito terrestre sea bajo, en segundo lugar, en el sistema existe una gran cobertura/biomasa de plantas acuáticas emergentes (Goyenola *et al.*, 2011; Rodríguez-Bolaña *et al.*, 2023), que probablemente están siendo la fuente principal del detrito autóctono consumido por las especies detritívoras (ver Figura Suplementaria 3). Como en otras lagunas someras, en este sistema, las plantas acuáticas pueden crecer rápidamente extrayendo nutrientes tanto de la columna de agua como del sedimento. Cuando estas plantas mueren, la materia orgánica pasa a ser componente de los detritos del sedimento, alimentando a los organismos detritívoros (Carpenter & Lodge. 1986; Cazzanelli *et al.*, 2021).

Los cambios en el nivel del agua y los cambios de conectividad asociados a una mayor llegada de materiales por escorrentía pueden jugar un papel estructurante en las comunidades lacustres (Gownaris *et al.*, 2018; Ma *et al.*, 2023). El escenario de aguas altas resultó en el aumento generalizado del área de las elipses, lo que significa un aumento en la amplitud del nicho trófico de la comunidad de peces. Acompañado por los resultados que muestran un aumento en la diversidad de recursos (mayor CR), así como una diversificación entre individuos (mayor CD) y un menor empaquetamiento de especies que acarrea una menor redundancia trófica (mayor MNND). Apoyando la hipótesis 2 b, La comunidad de peces en el escenario de aguas altas explota recursos de una mayor diversidad de fuentes y muestra un mayor grado de diversidad trófica. Este aumento en la amplitud del nicho trófico se observa particularmente en meso carnívoros, carnívoros tope y detritívoros, lo que indica una expansión del nicho trófico en este periodo.

Una explicación para este fenómeno de nicho isotópico más amplio, menor redundancia y mayor diversidad trófica observado generalmente en el escenario de aguas altas es concordante con





la mayor disponibilidad (diversidad) de recursos en esas condiciones, ya reportada para en ríos, llanuras de inundación y lagunas someras (Winemiller, 1990; Strong, 1992; Oliveira *et al.*, 2006; Quirino *et al.*, 2017; González-Bergonzoni *et al.*, 2019; Mao *et al.*, 2021; Flood *et al.*, 2023). La mencionada diversificación trófica, puede sustentarse en la mayor afluencia de material alóctono por escorrentía (p. ej. artrópodos y material vegetal) y el aumento de abundancia de más macroinvertebrados en estado larvario (Wantzen *et al.*, 2002). Además, es relevante considerar que otros factores antrópicos a baja escala como la intensa extracción de agua para potabilización en este sistema de estudio, puede tener impactos en el nivel del agua especialmente en verano (reforzando los efectos en el escenario de aguas bajas). Esta interacción entre clima, y usos antrópicos pueden alterar sustancialmente el funcionamiento de estos ecosistemas, lo que debería ser evaluado.

Tanto meso como carnívoros tope muestran un cambio en su sustento durante el escenario cálido de aguas bajas, donde se encontraron sustentados principalmente por el consumo de otros peces. Esto se explica principalmente por los cambios en la dieta de *O. jenynsii* (meso-carnívoro) y *O. oligolepis* (carnívoro tope) lo que apoya la hipótesis 2 b. Este patrón de aumento de la piscivoría ha sido reportado previamente (Wantzen *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2023) y se explica por el aumento de la densidad de peces, la mayor tasa de interacción y el efecto sinérgico sobre el metabolismo de los ectotermos que tiene la temperatura (Wantzen *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2023). Durante el verano, el mayor consumo de elementos ricos en nutrientes (p. ej. otros peces) también podría tener como objetivo equilibrar las demandas energéticas para el crecimiento y la reproducción de los peces (Xu *et al.*, 2012). Otro cambio en la dieta asociado a este último factor se observó en *D. terofali* (meso-carnívoro), que en el escenario de aguas altas muestra una importante incorporación de una fuente pelágica como el zooplancton, mientras que en aguas bajas incorpora principalmente larvas detritívoras. Estos cambios en la asimilación también se reflejan en cambios en la posición trófica.

Para las dos especies del género *Oligosarcus*, la disminución de la posición trófica en el escenario de aguas bajas puede explicarse por la mayor incorporación a su dieta de otros peces detritívoros y omnívoros. Estas especies presa incorporan una alta proporción de detritus y macrófitas en su dieta por lo que se les asigna una posición trófica baja, repercutiendo a su vez en la posición trófica de sus predadores. En comparación con el escenario de aguas altas, donde *O. oligolepis* y *O. jenynsii* incorporan anfípodos y larvas detritívoras (Ephemeroptera y Chironomidae), que son especies que han demostrado alimentarse tanto de materia orgánica vegetal como animal (Hargrave,





1970; Sartori & Brittain, 2015; Galizzi *et al.*, 2012). El aumento de la posición trófica en el escenario de aguas bajas para *D. terofali* puede explicarse por el mismo factor de la omnivoría de sus presas. Además, en aguas altas, la importante incorporación de zooplancton puede aproximar al nivel basal la posición trófica de dicha especie, ya que este grupo que se alimenta por filtración puede estar incorporando materia orgánica en suspensión. En el caso de *H. argentinensis*, el mayor carnívoro tope del sistema, no se reportaron cambios en la posición trófica entre muestreos, lo que se vincula a la relativamente baja variabilidad de la dieta (la suma de los recursos ícticos siempre es mayor al tercer recurso) en comparación con el otro carnívoro tope y a los meso-carnívoros, que integran vías de diferentes niveles (Woodland *et al.*, 2016; Nolan *et al.*, 2019). Existen estudios isotópicos de gran escala en lagunas someras de Latinoamérica para determinar el sustento y la transferencia vertical de energía en las redes (e.j Mendonça *et al.*, 2013), así como estudios que consideran a las lagunas distróficas con este abordaje en el hemisferio norte (e.j Wilkinson *et al.*, 2013) sin embargo no se encontraron antecedentes de estudios isotópicos en lagunas someras distróficas de Latinoamérica.

En los últimos años, se están registrando cambios ecosistémicos asociados a la temperatura en lagos a nivel global (Jeppesen *et al.*, 2010; Meerhoff *et al.*, 2012; O'Reilly *et al.*, 2015; Yao *et al.*, 2021; Huang *et al.*, 2024). A su vez, en el hemisferio norte se está registrando un aumento del número de lagos distróficos asociado a la presión antropogénica y al cambio climático (Solomon *et al.*, 2015, Leech *et al.*, 2018). También se esperan cambios en régimen hidrológico asociados a esta variabilidad climática (Singh *et al.*, 2022). Por lo tanto, es de interés conocer el origen del sustento, la dinámica y el funcionamiento de estos ecosistemas ante estas mayores presiones climáticas y el papel de los peces en estos procesos.





Conclusiones generales

La dominancia de los detritívoros en biomasa, abundancia y magnitud de flujos de energía canalizados soporta la hipótesis de que la red trófica íctica de los lagos con producción primaria limitada luz está dominada por este grupo trófico. Por lo tanto, la mayor proporción de la energía canalizada por los peces transcurre mediante la vía marrón, los peces se acoplan a esta vía mediante el consumo de detrito, cumpliendo roles en el ciclado de nutrientes, materia orgánica y conexión de los diversos niveles tróficos. Este dominio de la vía marrón se refleja fuertemente en la magnitud de los flujos de energía (Cap. 1). Además, la importancia de la vía marrón aumenta aún más con la temperatura y en este caso corresponden a una única especie detritívora (*C. voga*). Esto sugiere que el funcionamiento de la red trófica en lagos distróficos poco profundos podría depender en gran medida de unas pocas especies dominantes poniendo de manifiesto la fragilidad del funcionamiento de toda la red trófica. La dominancia de los detritívoros destaca el rol de la dinámica de nutrientes y el rol del loop microbiano en el funcionamiento ecosistémico.

Adicionalmente se evidenció mediante análisis isotópico que la biomasa de estos peces es sustentada principalmente por las macrófitas como recurso basal (Cap. 2). Sin embargo, a través de análisis de la dieta de detritívoros y omnívoros, se encontró que no incorporan ese material vegetal directamente sino en forma de detritos. Esto indica que esta vía verde asociada a las macrófitas subvenciona el stock de detritos de la vía marrón para su posterior incorporación por la comunidad de peces, tal como ha sido también sugerido por Barbosa *et al.* (2024). Se desconocen los posibles mecanismos de selección o eficiencias de asimilación diferenciales que pueden tener los detritívoros a la hora de consumir los componentes del detrito, sin embargo, estos resultados indican que este detrito está constituido principalmente por macrófitas que se descomponen. Así mismo el resultado resulta congruente con la gran biomasa de macrófitas presentes en el sistema. Esto evidencia la conexión entre ambas vías (Zou *et al.*, 2016), destacando la importancia de no solo considerarlas como vías independientes.

Estos tipos de ecosistemas resultan comunes a muchos paisajes y se pueden encontrar en la mayoría de los continentes (Xu *et al.*, 2018; Calderó-Pascual *et al.*, 2020; Gray *et al.*, 2022). Los resultados obtenidos proporcionan evidencias sobre cómo se sustentan las redes tróficas de peces en lagos distróficos, lo que puede aportar insumos para la comprensión de mecanismos de





funcionamiento y conservación de estos ecosistemas. Este sistema distrófico, (como todos los otros) se caracteriza por una alta concentración de nutrientes, así como una alta concentración de carbono orgánico disuelto (COD) durante todo el año; esto impide la penetración de luz y resulta en una baja productividad primaria del fitoplancton. Por lo tanto, es esperable que los mecanismos que impulsan los patrones de flujos de energía predominantes, las principales fuentes y la estructura trófica de la comunidad de peces sea similar a la de otros sistemas distróficos. Yendo aún más allá en el análisis, esperamos que los peces bentívoros tengan efectos similares en la monopolización y en el direccionamiento de los flujos de energía en otros tipos de lagos con limitaciones de luz independientemente de la causa que la genere.

En los últimos años, los lagos poco profundos de todo el mundo han experimentado cambios ambientales asociados a la temperatura (e.j. Meerhoff *et al.*, 2012). Además, en el hemisferio norte se ha observado una aceleración de los procesos de “browning” de los lagos, atribuido a la presión antropogénica y al cambio climático (Leech *et al.*, 2018). En esta línea, se encontró que los flujos de energía están positivamente relacionados con la temperatura, lo que evidencia un efecto sinérgico entre la magnitud de los flujos (particularmente de detritívoros) y la temperatura. También se evidenciaron cambios estacionales en la incorporación de recursos basales y el nicho asociados a la temperatura y al nivel del agua. A nivel comunitario se observó una reducción en el nicho isotópico en el escenario de aguas bajas, donde el sistema no fue subsidiado por los aportes de esorrentía y el aumento en la piscivoría de algunos grupos por reducción en el volumen del sistema y efectos metabólicos del aumento de temperatura. Estos efectos de la temperatura y el nivel de agua parecen ser generalizables a otro tipo de ecosistemas y no solo a los limitados por luz ya que trascienden a las características particulares estos ecosistemas limitados por luz.

Cabe destacar la importancia de la complementariedad entre los estudios de dieta y los enfoques isotópicos. Mientras el análisis del contenido estomacal y de flujos de energía por sí solo pone de manifiesto la importancia del detrito en el sustento de este lago, el enfoque complementario reveló que el detrito procede de macrófitas emergentes que dominan el sistema. En este contexto, se espera que el cambio climático provoque inundaciones y sequías más frecuentes (Singh *et al.*, 2022), por lo que comprender los cambios en la asimilación en estos diferentes escenarios será útil para evaluar los cambios en el sustento y los flujos de energía predominantes de la comunidad de peces de los lagos de aguas limitados por luz. Además, entender el funcionamiento de los sistemas distróficos





ayuda a entender los mecanismos subyacentes en el desacople entre productividad pelágica esperada y observada que ocurre en estos sistemas. Esto adquiere más relevancia en el contexto actual de “browning” y calentamiento global (Evans *et al.*, 2005; Meerhoff *et al.*, 2022). Los resultados obtenidos proporcionan evidencia sobre los principales flujos de energía y mecanismos de soporte de las redes alimentarias de peces en lagunas con producción primaria pelágica controlada por luz, así como sobre los cambios asociados a escenarios contrastantes de temperatura y nivel de agua.

Referencias

- Anderson, T. R., Pond, D. W., & Mayor, D. J. (2017). The role of microbes in the nutrition of detritivorous invertebrates: a stoichiometric analysis. *Frontiers in Microbiology*, 7, 2113. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02113>
- Appelberg, M. (2000). Swedish standard methods for sampling freshwater fish with multi-mesh gillnets: stratified random sampling with Nordic multi-mesh gillnets provide reliable whole-lake estimates of the relative abundance and biomass of freshwater temperate lakes. *Fiskeriverket Information* (Sweden).
[URI:http://hdl.handle.net/2077/49088](http://hdl.handle.net/2077/49088)
- Araujo-Lima, C. A., Forsberg, B. R., Victoria, R., & Martinelli, L. (1986). Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234(4781), 1256-1258, DOI: 10.1126/science.234.4781.1256
- Archer, E. (2022). *rfPermute: Estimate Permutation p-Values for Random Forest Importance Metrics*. R package version 2.5.1,
- Arvola, L. (1983). Primary production and phytoplankton in two small, polyhumic forest lakes in southern Finland. *Hydrobiologia*, 101, 105-110.
<https://doi.org/10.1007/BF00008661>
- Baladán, C., Teixeira de Mello, F., y Goyenola, G. (2024) Phytoplankton productivity for subtropical dystrophic shallow lakes: disentangling the role of potential control factors. under review.
- Baker, R., Buckland, A., & Sheaves, M. (2014). Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. *Fish and Fisheries*, 15(1), 170-177,
<https://doi.org/10.1111/faf.12026>.
- Barbosa, M., Lefler, F. W., Berthold, D. E., Gettys, L. A., Leary, J. K., & Laughinghouse IV, H. D. (2024). Macrophyte coverage drives microbial community structure and interactions in a shallow sub-tropical lagoon. *Science of The Total Environment*, 923, 171414,
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171414>
- Barnes, A. D., Jochum, M., Lefcheck, J. S., Eisenhauer, N., Scherber, C., O'Connor, M. I., de Ruiter, P. C., & Brose, U. (2018). Energy flux: The link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 186–197,
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.007>
- Berggren, M., Bergström, A. K., & Karlsson, J. (2015). Intraspecific autochthonous and allochthonous resource use by zooplankton in a humic lagoon during the





- transitions between winter, summer and fall. *PLoS One*, 10(3), e0120575, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120575>
- Buchkowski, R. W., Leroux, S. J., & Schmitz, O. J. (2019). Microbial and animal nutrient limitation change the distribution of nitrogen within coupled green and brown food chains. *Ecology*, 100(5), e02674, <https://doi.org/10.1002/ecy.2674>
- Buckland, A., Baker, R., Loneragan, N., & Sheaves, M. (2017). Standardizing fish stomach content analysis: The importance of prey condition. *Fisheries Research*, 196, 126-140. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.08.003>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771-1789, <https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Calderó-Pascual, M., de Eyto, E., Jennings, E., Dillane, M., Andersen, M. R., Kelly, S., ... & McCarthy, V. (2020). Effects of consecutive extreme weather events on a temperate dystrophic lake: A detailed insight into physical, chemical and biological responses. *Water*, 12(5), 1411, <https://doi.org/10.3390/w12051411>
- Carpenter, S. R., & Pace, M. L. (1997). Dystrophy and eutrophy in lake ecosystems: implications of fluctuating inputs. *Oikos*, 3-14, <https://doi.org/10.2307/3545794>
- Carpenter, S. R., & Lodge, D. M. (1986). Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic botany*, 26, 341-370. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(86\)90031-8](https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90031-8)
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., Van de Bogert, M., Bade, D. L., Bastviken, D., & Kritzbeg, E. S. (2005). Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from ^{13}C addition to contrasting lakes. *Ecology*, 86(10), 2737-2750. <https://doi.org/10.1890/04-1282>
- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443-453, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Cazzanelli, M., Soria-Barreto, M., Castillo, M. M., & Rodiles-Hernández, R. (2021). Seasonal variations in food web dynamics of floodplain lakes with contrasting hydrological connectivity in the Southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 848, 773-797, <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04468-8>
- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., Van de Bogert, M. C., Kitchell, J. L., & Hodgson, J. R. (2006). Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters*, 9(5), 558-568, <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00898.x>
- Correa, S. B., & Winemiller, K. (2018). Terrestrial-aquatic trophic linkages support fish production in a tropical oligotrophic river. *Oecologia*, 186(4), 1069-1078, <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4093-7>
- Crisci, C., Terra, R., Pacheco, J. P., Ghattas, B., Bidegain, M., Goyenola, G., ... & Mazzeo, N. (2017). Multi-model approach to predict phytoplankton biomass and composition dynamics in a eutrophic shallow lake governed by extreme meteorological events. *Ecological Modelling*, 360, 80-93, <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.017>
- Crosa, D., Gorga, J., Ferrando, J., & Mazzeo, N. (1990). Aspectos morfológicos y físicos del Embalse del Cisne





- (Canelones-Uruguay). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 21(1), 81-90.
- de Guzman, I., Montoya, J. M., Eloise, A., Pérez-Calpe, A. V., von Schiller, D., González, J. M., & Larrañaga, A. (2024). Food-web energy fluxes, energy transfer efficiency, and diversity respond distinctively to pollution and water diversion in rivers. *Freshwater Biology*, 69(3), 351-364, <https://doi.org/10.1111/fwb.14215>
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197(4300), 261-263, DOI: 10.1126/science.327543
- Diovisalvi, N., Berasain, G., Unrein, F., Colautti, D., Fermani, P., Llamas, M. E., & Zagarese, H. E. (2010). Chascomús: estructura y funcionamiento de una laguna pampeana turbia. *Ecología austral*, 20(2), 115-127, https://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1314,
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46, <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Ehnes, R. B., Rall, B. C. & Brose, U. (2011). Phylogenetic grouping, curvature and metabolic scaling in terrestrial invertebrates. *Ecol. Lett.* 14, 993–1000. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01660.x>
- Evans, C. D., Monteith, D. T., & Cooper, D. M. (2005). Long-term increases in surface water dissolved organic carbon: observations, possible causes and environmental impacts. *Environmental pollution*, 137(1), 55-71, <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.12.031>
- Flood, P. J., Loftus, W. F., & Trexler, J. C. (2023). Fishes in a seasonally pulsed wetland show spatiotemporal shifts in diet and trophic niche but not shifts in trophic position. *Food Webs*, 34, e00265, <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2022.e00265>
- Fortmann-Roe, S. (2015). Consistent and Clear Reporting of Results from Diverse Modeling Techniques: The A3 Method. *Journal of Statistical Software*, 66(7), 1-23, DOI:10.18637/jss.v066.i07
- Gao, J., Zhong, P., Ning, J., Liu, Z., & Jeppesen, E. (2017). Herbivory of omnivorous fish shapes the food web structure of a Chinese tropical eutrophic lagoon: Evidence from stable isotope and fish gut content analyses. *Water*, 9(1), 69, <https://doi.org/10.3390/w9010069>
- Gauzens, B., Barnes, A., Gilling, D. P., Hines, J., Jochum, M., Lefcheck, J. S., ... & Brose, U. (2019). fluxweb: An R package to easily estimate energy fluxes in food webs. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(2), 270-279, <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13109>
- Gelós, M., Teixeira de Mello, F., Goyenola, G., Iglesias, C., Fosalba, C., García-Rodríguez, F., & Meerhoff, M. (2010). Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hydrobiologia*, 646(1), 173-185, <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0170-6>
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M. & Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293, 2248–2251, DOI:10.1126/science.1061967,
- Goldstein, R. M., & Simon, T. P. (2020). Toward a united definition of guild structure for feeding ecology of North





- American freshwater fishes. In Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities (pp. 123-202). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781003068013>
- González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T. A., Teixeira de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A., & Jeppesen, E. (2012). Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*, 15, 492-503, <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9524-4>.
- González-Bergonzoni, I., Jeppesen, E., Vidal, N., Teixeira-de Mello, F., Goyenola, G., López-Rodríguez, A., & Meerhoff, M. (2016). Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia*, 768, 183-196, <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2546-0>
- González-Bergonzoni, I., D'Anatro, A., Vidal, N., Stebniki, S., Tesitore, G., Silva, I., & Teixeira de Mello, F. (2019). Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: An allochthonic-supported biomass increase following flood pulses. *Ecosystems*, 22, 1736-1753, <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00370-0>
- González-Sagrario, M. G., & Ferrero, L. (2013). The trophic role of *Cyphocharax voga* (Hensel 1869) according to foraging area and diet analysis in turbid shallow lakes. *Fundamental and applied limnology*, 183(1), 75-88, <http://dx.doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0385>
- González-Sagrario, M. A., Rodríguez Golpe, D., La Sala, L., Sanchez Vuichard, G., Minotti, P., & Panarello, H. O. (2018). Lake size, macrophytes, and omnivory contribute to food web linkage in temperate shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia*, 818, 87-103. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3594-z>
- Goyenola, G., Acevedo, S., Machado, I., Mazzeo, N. (2011). Diagnóstico del Estado Ambiental de los Sistemas Acuáticos Superficiales del Departamento de Canelones, Volumen III: Laguna del Cisne. Plan Estratégico Departamental de Calidad de Agua. Intendencia de Canelones, Uruguay. https://www.imcanelones.gub.uy/sites/default/files/pagina_sitio/archivos_adjuntos/2011-pedca_iii_-cisne-2011edicion_revisada_28-6-171.pdf
- Gutierrez, M. F., Molina, F. R., Teixeira-de-Mello, F., Frau, D., & Antoniazzi, C. (2021). Influence of fish predation on the dynamic of zooplankton and macroinvertebrates in floodplain lakes under different turbidity conditions: an experimental study. *Aquatic Sciences*, 83(3), 48, <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00805-8>
- Gray, E., Cappelli, G., Gammell, M. P., Roden, C. M., & Lally, H. T. (2022). A review of dystrophic lake and pool habitat in Europe: An Irish perspective. *Journal for Nature Conservation*, 68, 126189, <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2022.126189>
- Hayden, B., Harrod, C., & Kahilainen, K. K. (2014). Dual fuels: Intra-annual variation in the relative importance of benthic and pelagic resources to maintenance, growth and reproduction in a generalist salmonid fish. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1501-1512, <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12233>
- Hobson, K. A. (2023). Stable isotopes and a changing world. *Oecologia*, 203(3), 233-250. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05387-w>
- Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., & Agostinho, A. A. (2008). Hydrogeomorphology and river impoundment affect food-chain length of diverse Neotropical food webs. *Oikos*,





- 117(7), 984-995. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16459.x>
- Holgerson, M. A., Hovel, R. A., Kelly, P. T., Bortolotti, L. E., Brenttrup, J. A., Bellamy, A. R., ... & Reisinger, A. J. (2022). Integrating ecosystem metabolism and consumer allochthony reveals nonlinear drivers in lake organic matter processing. *Limnology and Oceanography*, 67, S71-S85, <https://doi.org/10.1002/lno.11907>
- Huang, L., Woolway, R. I., Timmermann, A., Lee, S. S., Rodgers, K. B., & Yamaguchi, R. (2024). Emergence of lake conditions that exceed natural temperature variability. *Nature Geoscience*, 1-7. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01491-5>
- Hudson, L. N., Emerson, R., Jenkins, G. B., Layer, K., Ledger, M. E., Pichler, D. E., ... & Reuman, D. C. (2013). Cheddar: analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1), 99-104. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12005>
- Humphries, P., Keckeis, H., & Finlayson, B. (2014). The river wave concept: integrating river ecosystem models. *BioScience*, 64(10), 870-882, <https://doi.org/10.1093/biosci/biu130>.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17(4), 411-429, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- INUMET, Instituto Uruguayo de Meteorología. Available at: <https://www.inumet.gub.uy/>.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jackson, A., Parnell, A., & Jackson, M. A. (2019). Package ‘SIBER’. R package version, 2(4).
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, O. Sortkjoær, E. Mortensen & P. Kristensen. (1990). Interactions between phytoplankton, zooplankton and fish in a shallow, hypertrophic lake: a study of phytoplankton collapses in Lake Søbygaard, Denmark. *Hydrobiologia* 191: 149–164, Corpus ID:33011959
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Branco, C., Huszar V. & Scasso, F. (2005). Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. – In: Reddy, V. (ed.): *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*. – Science Publishers, Enfield, pp. 331–359,
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira de Mello, F., Declerck, S. A., & Lazzaro, X. (2010). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 646, 73-90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., & Christoffersen, K. (Eds.). (2012). *The structuring role of submerged macrophytes in lakes* (Vol. 131). Springer Science & Business Media.
- Jochum, M., Barnes, A.D., Brose, U., Gauzens, B., Sünemann, M., Amyntas, A., Eisenhauer, N. (2021). For flux's sake: General considerations for energy-flux calculations in ecological communities. *Ecology & Evolution*, 11, 12948–12969, <https://doi.org/10.1002/ece3.8060>





- Jones, R.I. (1992). The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia* 229:73–91, <https://doi.org/10.1007/BF00006992>
- Jones, Z. M., & Linder, F. J. (2016). edarf: Exploratory Data Analysis using Random Forests. *Journal of Open-Source Software*, 1(6), 92, DOI: 10.21105/joss.00092
- Jørgensen, E., & Jobling, M. (1988). Use of radiographic methods in feeding studies: a cautionary note. *Journal of fish biology*, 32(3), 487-488, DOI : 10.1111/j.1095-8649.1988.tb05386.x
- Kassambara, A. (2016). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version, 1,
- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Quintans, F., Lacerot, G., Scasso, F., Mazzeo, N., . . . Paggi, J. C. (2006). Biodiversidad y calidad de agua de 18 pequeñas lagunas en la costa sureste de Uruguay. In R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino, & D. Conde (Eds.), *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* (pp. 599-610). Montevideo: Vida Silvestre Uruguay.
- Kuiper, J. J., Van Altena, C., De Ruiter, P. C., Van Gerven, L., Janse, J. H., & Mooij, W. M. (2015). Food-web stability signals critical transitions in temperate shallow lakes. *Nature communications*, 6(1), 1-7, <https://doi.org/10.1038/ncomms8727>
- Lang, B., Ehnes, R. B., Brose, U., & Rall, B. C. (2017). Temperature and consumer type dependencies of energy flows in natural communities. *Oikos*, 126(12), 1717-1725, <https://doi.org/10.1111/oik.04419>
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1), 42-48, [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Leech, D. M., Pollard, A. I., Labou, S. G., & Hampton, S. E. (2018). Fewer blue lakes and more murky lakes across the continental US: Implications for planktonic food webs. *Limnology and Oceanography*, 63(6), 2661-2680. <https://doi.org/10.1002/lno.10967>
- Lien, L. (1978). The energy budget of the brown trout population of Øvre Heimdalsvatn. *Ecography*, 1(2-3), 279-300. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1978.tb00963.x>
- Lopes, C. A., Manetta, G. I., Figueiredo, B. R., Martinelli, L. A., & Benedito, E. (2015). Carbon from littoral producers is the major source of energy for bottom-feeding fish in a tropical floodplain. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 1081-1088, <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0343-7>
- Lyasenga, T. J., Mwijage, A. P., Shilla, D. J., Mahugija, J. A. M., Gaspare, L., Shilla, D. A., & Mfilinge, P. L. (2021). Diet and isotopic metrics of predatory and prey fish in two estuaries with different degrees of anthropogenic disturbances: the case study of Wami and Pangani rivers in Tanzania. *Advances in Oceanography and Limnology*, 12(2). <https://doi.org/10.4081/aiol.2021.9987>
- Ma, J., Chen, W., Chen, M., Zhong, K., Yao, N., Zhang, X., ... & Zhou, Q. (2023). Water level fluctuations associated with hydrological connectivity consolidate the food web stability of the largest Chinese freshwater lake via mediating trophodynamics and trophic structure. *Ecological Indicators*, 153, 110372, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110372>
- Maechler, M. (2018). Cluster: cluster analysis basics and extensions. R package version 2.0. 7–1,





- Maltby, L. (1996). Detritus processing. *River Biota: Diversity and Dynamics*, 145-167.
- Mao, Z., Gu, X., Cao, Y., Luo, J., Zeng, Q., Chen, H., & Jeppesen, E. (2021). Pelagic energy flow supports the food web of a shallow lagoon following a dramatic regime shift driven by water level changes. *Science of the Total Environment*, 756, 143642, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143642>
- Mazzeo, N., Gorga, J., Crosa, D., Ferrando, J., & Pintos, W. (1995). Spatial and temporal variation of physicochemical parameters in a shallow reservoir seasonally covered by *Pistia stratiotes* L. in Uruguay. *Journal of Freshwater Ecology*, 10(2), 141-149, <https://doi.org/10.1080/02705060.1995.9663429>
- McMeans, B. C., McCann, K. S., Humphries, M., Rooney, N., & Fisk, A. T. (2015). Food web structure in temporally-forced ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 30(11), 662-672, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.001>
- Meerhoff, M., Teixeira de Mello, F., Kruk, C., Alonso, C., Gonzalez-Bergonzoni, I., Pacheco, J. P., & Jeppesen, E. (2012). Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in ecological research*, 46, 259-349, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00004-6>
- Meerhoff, M., Audet, J., Davidson, T. A., De Meester, L., Hilt, S., Kosten, S., ... & Jeppesen, E. (2022). Feedback between climate change and eutrophication: revisiting the allied attack concept and how to strike back. *Inland Waters*, 12(2), 187-204, <https://doi.org/10.1080/20442041.2022.2029317>
- Mendonça, R., Kosten, S., Lacerot, G., Mazzeo, N., Roland, F., Ometto, J. P., ... & Scheffer, M. (2013). Bimodality in stable isotope composition facilitates the tracing of carbon transfer from macrophytes to higher trophic levels. *Hydrobiologia*, 710, 205-218. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1366-8>
- Mirosław-Grabowska, J., Obremska, M., Zawisza, E., Radzikowska, M., & Stańczak, J. (2020). Towards a dystrophic lake: The history of Smolak Lake (northern Poland) on the basis of geochemical and biological data. *Catena*, 187, 104262, <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104262>
- Moi, D. A., D'Anatro, A., González- Bergonzoni, I., Vidal, N., Silva, I., Gauzens, B., Romero, G. Q., Cardinale, B. J., Bonecker, C. C., Carvalho-Rocha, V., & Teixeira de Mello, F. (2024). Long-term changes in multi- trophic diversity alter the functioning of river food webs. *Functional Ecology*, 00, 1–12, <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14593>
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., & Wall, D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology letters*, 7(7), 584-600. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Moore, J.C. and de Ruiter, P.C. (2012) *Energetic Food Webs: An Analysis of Real and Model Ecosystems*, Oxford University Press.
- Oliveira, A. C. B., Soares, M. G. M., Martinelli, L. A., & Moreira, M. Z. (2006). Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lagoon. *Aquatic Sciences*, 68, 229-238, <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0808-7>





- O'Reilly, C. M., Sharma, S., Gray, D. K., Hampton, S. E., Read, J. S., Rowley, R. J., & Zhang, G. (2015). Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters*, 42(24), 10-773, <https://doi.org/10.1002/2015GL066235>
- Peña, D. (2002). *Análisis de Datos Multivariantes*. McGraw-Hill Interamericana de España. McGraw-Hill Interamericana de España ISBN: 84-481-3610-1, pp 245,
- Perkins, D. M., Reiss, J., Yvon-Durocher, G., & Woodward, G. (2010). Global change and food webs in running waters. *Hydrobiologia*, 657, 181-198, <https://doi.org/10.1007/s10750-009-0080-7>
- Pimm, S. L. (1982). Food webs. In *Food webs* (pp. 1-11). Springer, Dordrecht.
- Polis, G. A., & Strong, D. R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846, <https://doi.org/10.1086/285880>
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montana, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152, 179-189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- Power, M. E., Sun, A., Parker, G., Dietrich, W. E., & Wootton, J. T. (1995). Hydraulic food-chain models. *BioScience*, 45(3), 159-167. <https://doi.org/10.2307/1312555>
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., ... & Paine, R. T. (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 46(8), 609-620. <https://doi.org/10.2307/1312990>
- Price, T. L., Harper, J., Francoeur, S. N., Halvorson, H. M., & Kuehn, K. A. (2021). Brown meets green: light and nutrients alter detritivore assimilation of microbial nutrients from leaf litter. <https://doi.org/10.1002/ecy.3358>
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Guglielmetti, R., & Fugi, R. (2017). Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lagoon. *Limnologia*, 62, 126-131, <https://doi.org/10.1016/j.limno.2016.10.005>
- Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Emmerson, M. & Brose, U. (2010). Temperature, predator-prey interaction strength and population stability. *Glob. Change Biol.* 16, 2145–2157, DOI:10.1111/j.1365-2486.2009.02124.x
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Regi, S. R., Smrithi, R., & Biju Kumar, A. (2020). Trophic Web Structure and Ecological Network Analysis of Sasthamkotta Lake, A Ramsar Site in Kerala, India. *Journal of Aquatic Biology & Fisheries*, 8, 67-75,
- Reuman, D.C. and Cohen, J.E. (2005) Estimating relative energy fluxes using the food web, species abundance, and body size. *Adv. Ecol. Res.* 36, 137–182 27,
- Rodríguez-Bolaña, C., Pérez-Parada, A., Tesitore, G., Goyenola, G., Kröger, A., Pacheco, M., & Teixeira de Mello, F. (2023). Multicompartmental monitoring of legacy and currently used pesticides in a subtropical lake used as a drinking water source (Laguna del Cisne, Uruguay). *Science of The Total Environment*, 162310. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162310>





- Saboret, G., Stalder, D., Matthews, B., Brodersen, J., & Schubert, C. J. (2023). Autochthonous production sustains food webs in large perialpine lakes, independent of trophic status: Evidence from amino acid stable isotopes. *Freshwater Biology*, 68(5), 870-887, <https://doi.org/10.1111/fwb.14071>
- Savage, V. M., Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B. & Charnov, E. (2004). Effects of body size and temperature on population growth. *Am. Nat.* 63, 429–441, DOI:10.1086/381872
- Schindler, D. W. (1977). Evolution of phosphorus limitation in lakes: natural mechanisms compensate for deficiencies of nitrogen and carbon in eutrophied lakes. *Science*, 195(4275), 260-262, DOI: 10.1126/science.195.4275.260
- Schoeller, D. A. (2002). Uses of stable isotopes in the assessment of nutrient status and metabolism. *Food and nutrition bulletin*, 23(3_suppl1), 17-20. <https://doi.org/10.1177/15648265020233S103>
- Schramski, J. R., Dell, A. I., Grady, J. M., Sibly, R. M., & Brown, J. H. (2015). Metabolic theory predicts whole-ecosystem properties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(8), 2617-2622, <https://doi.org/10.1073/pnas.1423502112>
- Schwarz, B., Barnes, A. D., Thakur, M. P., Brose, U., Ciobanu, M., Reich, P. B., ... & Eisenhauer, N. (2017). Warming alters energetic structure and function but not resilience of soil food webs. *Nature climate change*, 7(12), 895-900. <https://doi.org/10.1038/s41558-017-0002-z>
- Sepúlveda-Lozada, A., Saint-Paul, U., Mendoza-Carranza, M., Wolff, M., & Yáñez-Arancibia, A. (2017). Flood pulse induced changes in isotopic niche and resource utilization of consumers in a Mexican floodplain system. *Aquatic Sciences*, 79, 597-616. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0520-9>
- Singh, J., Ashfaq, M., Skinner, C. B., Anderson, W. B., Mishra, V., & Singh, D. (2022). Enhanced risk of concurrent regional droughts with increased ENSO variability and warming. *Nature Climate Change*, 12(2), 163-170. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01276-3>
- Solomon, C. T., Jones, S. E., Weidel, B. C., Buffam, I., Fork, M. L., Karlsson, J., & Saros, J. E. (2015). Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: current knowledge and future challenges. *Ecosystems*, 18, 376-389, <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9848-y>
- Sommaruga, R., Crosa, D., & Mazzeo, N. (1993). Study on the decomposition of *Pistia stratiotes* L. (Araceae) in Cisne Reservoir, Uruguay. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 78(2), 263-272, <https://doi.org/10.1002/iroh.19930780211>.
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096, <https://doi.org/10.7717/peerj.5096>
- Strong, D. R. (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73(3), 747-754, <https://doi.org/10.2307/1940154>
- Suzuki, R., & Shimodaira, H. (2013). Hierarchical clustering with P-values via multiscale bootstrap resampling. *R package*.
- Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Borthagaray, A. I., Mazzeo, N., Vilches, J., Larrea, D., & Ballabio, R. (2006). Ontogenetic allometric coefficient changes: implications of diet shift





- and morphometric traits in *Hoplias malabaricus* (Bloch)(Characiforme, Erythrinidae). *Journal of Fish biology*, 69(6), 1770-1778, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01245.x>
- Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z., & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 54(6), 1202-1215, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02167.x>
- Thompson, R. M., U. Brose, J. A. Dunne, R. O. Hall, S. Hladyz, R. L. Kitching, N. D. Martinez, H. Rantala, T. N. Romanuk, D. B. Stouffer & J. M. Tylianakis, (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27:689-697. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.005>
- Thorp, J. H., & DeLong, M. D. (1994). The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos*, 305-308, <https://doi.org/10.2307/3545642>
- Valderrama, J. C. (1981). The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine chemistry*, 10(2), 109-122, [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(81\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0304-4203(81)90027-X)
- Vucic-Pestic, O., Ehnes, R., Rall, B. C. & Brose, U. (2011). Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Glob. Change Biol.* 17, 1301–1310. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2010.02329.x
- Wang, L., Zhang, Y., & Feng, J. (2005). On the Euclidean distance of images. *IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence*, 27(8), 1334-1339, DOI: 10.1109/TPAMI.2005.165,
- Wantzen, K. M., de Arruda Machado, F., Voss, M., Boriss, H., & Junk, W. J. (2002). Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 64, 239-251, <https://doi.org/10.1007/PL00013196>
- Wetzel, R. G. (1990). Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 24(1), 6-24, <https://doi.org/10.1080/03680770.1989.11898687>
- Wilkinson, G. M., Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., & Yang, C. (2013). Terrestrial support of pelagic consumers: patterns and variability revealed by a multilake study. *Freshwater Biology*, 58(10), 2037-2049. <https://doi.org/10.1111/fwb.12189>
- Winemiller, K. O. (1990). Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological monographs*, 60(3), 331-367, <https://doi.org/10.2307/1943061>
- Wolkovich, E. M., Allesina, S., Cottingham, K. L., Moore, J. C., Sandin, S. A., & de Mazancourt, C. (2014). Linking the green and brown worlds: the prevalence and effect of multichannel feeding in food webs. *Ecology*, 95(12), 3376-3386, <https://doi.org/10.1890/13-1721.1>
- Wood, S. N. (2017). Generalized additive models: an introduction with R. CRC press. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>
- Wright, M. N., & Ziegler, A. (2017). ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in C++ and R. arXiv preprint arXiv:1508.04409, <https://doi.org/10.48550/arXiv.1508.04409>





Xu, J., Wen, Z., Gong, Z., Zhang, M., Xie, P., & Hansson, L. A. (2012). Seasonal trophic niche shift and cascading effect of a generalist predator fish. *PLoS One*, 7(12), e49691, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049691>

Xu, J., Morris, P. J., Liu, J., & Holden, J. (2018). PEATMAP: Refining estimates of global peatland distribution based on a meta-analysis. *Catena*, 160, 134-140. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.09.010>

Yang, W., Fu, X., Li, X., & Yang, Y. (2022). Temporal changes of the food web structure and function driven by changes in hydrological regimes and water quality in a large shallow lake. *Frontiers in Environmental Science*, 10, 987600. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2022.987600>

Yao, F., Livneh, B., Rajagopalan, B., Wang, J., Cretaux, J. F., Wada, Y., ... & Pitcher, L. H. (2021). Multi-decadal global lake volume variability impacted by climate and human activities. In *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 2021, pp. GC55K-0553).

Yvon-Durocher, G., Montoya, J. M., Trimmer, M. & Woodward, G. (2011). Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Glob. Change Biol.* 17, 1681–1694, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02321.x>

Zhang, X., Yi, Y., Cao, Y., & Yang, Z. (2023). Disentangling the effects of phosphorus loading on food web stability in a large shallow lake. *Journal of Environmental Management*, 328, 116991, <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.116991>



Rol trófico de la comunidad de peces en un sistema léntico subtropical distrófico: ¿De dónde proviene y cómo es canalizada la energía en el ecosistema?

Material Suplementario

Tablas

Tabla 1. Media y desvío estándar de los valores de las 7 variables ambientales medidas en los sitios de la laguna para cada mes.

	Nitrógeno Total	Fosforo Total (µgP/L)	Temperatura (°C)	Transparencia (Secchi, cm)	Conductividad (µS/cm)	Color aparente (Pt-Co)	Oxígeno Disuelto (mg/L)
Abr	602,4±448,3	800,6±149,6	21,9±0,4	47,8±6,2	138,4±13	499,7±166,3	3,2±1,2
May	963,8±502,7	633,6±68,2	18,8±0,3	57,2±11,7	146,1±14,4	412±124,7	5,9±1,6
Jun	1038,8±50,3	405±49,5	11,5±0,3	52,4±12,7	169,6±7,4	467,5±116,7	8,3±0,7
Jul	667,5±150,8	350,8±104,9	10,7±0,1	37,9±14,4	124,3±16,2	652±390,3	10,3±0,8
Ago	458,2±11,2	379,2±29,5	11,5±0,1	29,2±3,4	88±3,4	637±24	7,9±0,9
Set	795,8±62,8	290,9±22,7	15,1±0,2	39,2±2,9	119,3±3,1	528,5±17,7	8,9±0,3
Oct	772,2±80,8	316,1±50,7	16,1±1	53,1±11,3	121,5±18,2	491±157	7,2±0,9
Nov	985,4±125,5	412,3±92,1	22,5±0,4	61,3±4,8	161,9±3,5	350,5±4,9	6,1±1,1
Dic	589,2±168,5	359,6±3,6	18,3±1,1	55,7±5,3	156,9±4,3	308,5±3,5	8,7±0,4
Ene	606,2±12	514,9±170,2	24,3±0,3	69,6±8	160,9±6,9	442,5±65,8	4,2±1,2
Feb	1292±125,5	657,6±25	24,7±1,8	59,2±9,2	167,6±9,8	400±39,6	5,1±1,4
Mar	763,5±74,2	384,2±106,9	21,2±0,7	58,2±9,7	168±6	400±67,9	6,9±0,5

Tabla 2. Proporción de la dieta ocupada por cada alimento en las 21 especies analizadas mediante cuantificación de su contenido estomacal. Las categorías de alimentos son: IT= Invertebrados terrestres, VT= Vertebrados terrestres AA= Artrópodos acuáticos, RP= Restos de peces y Zoo=zooplancton. MC= Meso- Carnívoros, CT= Carnívoros Tope, O= Omnívoros, D= Detritívoros y H= Herbívoros. También se muestra la clasificación del gremio alimentario de los peces según este análisis y el número de estómagos analizados N.

Species	IT	VT	Moluscos	Crustaceos	Detrito	AA	Vegetal	RP	Zoo	N	Grupo trófico
<i>Australoheros facetus</i>	0	0	0,21	0,79	0	0	0	0	0	1	MC
<i>Psalidodon spp</i>	0,04	0	0,07	0,04	<0,01	0,19	0,09	0,02	0,54	214	O
<i>Cheirodon interruptus</i>	0,07	0	0,16	<0,01	0,42	0	0,04	0	0,32	8	O
<i>Corydoras paleatus</i>	0	0	0,04	0,12	0,15	0,47	<0,01	0	0,24	3	O
<i>Characidium rachovii</i>	0	0	0	0,45	0	0,55	0	0	0	6	MC
<i>Crenicichla scotti</i>	0	0	0,40	<0,01	0	0,47	0,01	0,12	0	23	MC
<i>Diapoma terofali</i>	0,01	0	0	0,02	0	0,16	<0,01	0	0,81	52	MC
<i>mnogepagus terrapurple</i>	0	0	0,34	<0,01	0,52	0,11	0,02	<0,01	0,01	32	O
<i>Hoplias argentinensis</i>	0	0	0	<0,01	0	<0,01	0,01	0,98	0	28	CT
<i>Deuterodon luetkeni</i>	0,01	0	0	0,12	0,22	0,13	0,19	0	0,34	19	O
<i>lyphessobrycon meridionalis</i>	0	0	0	0	0,16	0	0,84	0	0,01	4	H
<i>Heterocheirodon yatai</i>	0	0	0	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01	0	0,98	70	MC
<i>Hypostomus commersoni</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	H
<i>Jenynsia lineata</i>	0	0	0	<0,01	0,18	0,22	0	0	0,60	1	O
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	0,09	<0,01	<0,01	0,10	<0,01	0,34	<0,01	0,30	0,17	266	MC
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	<0,01	0	0	0,05	0	0,03	<0,01	0,91	<0,01	89	CT
<i>Pimelodella australis</i>	0,03	0	<0,01	0,06	0	0,83	0,07	0,01	0	17	O
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	0,18	0	0	0,08	0	0,72	0	0	0,03	1	MC
<i>Pimelodus maculatus</i>	<0,01	0	<0,01	0,02	0,38	0,56	0,02	0,02	0	30	O
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	0	0	0	0	0	0,49	0	0	0,51	2	MC
<i>Rhamdia quelen</i>	<0,01	0	0,72	0,02	0,01	0,11	0,05	0,07	0	35	O
<i>Cyphocharax voga</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	290	D

Tabla 3. Abundancia (Número de individuos) por especies y su respectivo orden junto con el número de individuos para cada mes.

Especie	Orden	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	total
<i>Psalidodon spp</i>	Characiformes	30	6	6	0	12	0	114	192	263	103	461	372	1559
<i>Cheirodon Interruptus</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	4	0	1	2	0	2	9
<i>Characidium rachovii</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	6	0	8
<i>Cyphocharax voga</i>	Characiformes	185	30	40	75	38	77	212	237	240	270	274	344	2022
<i>Diapoma terofali</i>	Characiformes	8	0	0	0	0	0	26	75	106	0	39	89	343
<i>Hoplias argentinensis</i>	Characiformes	3	0	3	4	1	12	8	2	4	3	3	1	44
<i>Deuterodon luetkenii</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	3
<i>Hyphessobrycon togoi</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Heterocheirodon yatai</i>	Characiformes	33	0	21	0	0	0	3	202	234	13	0	0	506
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Characiformes	245	89	44	37	25	83	139	129	78	176	51	74	1170
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	Characiformes	30	5	5	13	16	16	45	11	13	14	11	18	197
<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	Characiformes	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Steindachnerina biornata</i>	Characiformes	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Jenynsia lineata</i>	Cyprinodontiformes	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Australoheros facetus</i>	Perciformes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Crenicichla scotti</i>	Perciformes	8	2	0	0	1	0	1	8	1	5	1	2	29
<i>Gymnogephus terrapurpura</i>	Perciformes	0	0	0	0	0	0	0	2	0	13	16	16	47
<i>Corydoras paleatus</i>	Siluriformes	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Hypostomus commersoni</i>	Siluriformes	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	3	0	5
<i>Microglanis cottoides</i>	Siluriformes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Otocinclus arnoldi</i>	Siluriformes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Pimelodella australis</i>	Siluriformes	1	0	0	0	0	0	1	2	2	5	8	0	19
<i>Pimelodus maculatus</i>	Siluriformes	6	0	1	2	4	1	2	1	1	0	5	0	23
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	Siluriformes	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Rhamdia quelen</i>	Siluriformes	1	0	1	0	5	8	2	0	1	1	0	0	19
Total		551	132	121	132	103	197	566	863	944	606	883	918	6016

Tabla 4. Modelo Random Forest para cada grupo trófico, incluidos los valores p para el modelo completo y para cada variable con importancia positiva en la construcción del modelo, La significancia de las variables se obtuvo mediante validación cruzada de los predictores, R² representa el poder explicativo del modelo, Los valores p ausentes indican que una variable no tenía importancia positiva en el modelo y no se tuvo en cuenta para este grupo trófico.

	R ²	Modelo completo	Temperatura	Transparencia	Oxígeno disuelto	Conductividad
Omnívoros	13,4	0,07	0,18	0,06	-	-
Meso carnívoros	30,5	<0,05	0,07	-	0,07	-
Detritívoros	37,1	<0,05	0,05	0,05	-	0,18
Carnívoros Tope	6,3	0,22	0,29	-	-	-

Tabla 5. Valor isotópico medio $\pm$ desviación estándar de las fuentes en los escenarios de aguas altas (AA) y aguas bajas (AB), representados como valores δ en partes por mil (‰). Las muestras de macrófitas emergentes incluyen *Ludwigia sp*, *Azolla filiculoides*, *Hydrocotyle sp*, *Potamogeton pusillus*, *Myriophyllum aquaticum* y *Ceratophyllum sp*, Las larvas detritívoras incluyen muestras de Trichoptera, Ephemeroptera (*Campsurus*) y Chironomidae, D&O=detritívoros y omnívoros y Meso-Carnívoros se detallan en Pacheco *et al*, 2024 en revisión, RPT= Restos de plantas terrestres (alóctono) N es el número de muestras.

	AA			AB		
	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	N
Detrito	6,10 $\pm$ 2,90	-28,29 $\pm$ 1,50	24	6,22 $\pm$ 1,03	-27,29 $\pm$ 1,39	41
R P T	6,18 $\pm$ 1,35	-24,86 $\pm$ 2,99	18	4,4 $\pm$ 1,20	-20,76 $\pm$ 6,56	7
Perifiton	8,31 $\pm$ 1,08	-27,39 $\pm$ 2,82	14	8,0 $\pm$ 0,46	-28,71 $\pm$ 1,21	9
Macrófitas	9,06 $\pm$ 2,26	-30,16 $\pm$ 1,45	42	8,28 $\pm$ 4,01	-30,87 $\pm$ 0,97	17
Amphipoda	10,4 $\pm$ 1,09	-27,18 $\pm$ 3,11	5	8,35 $\pm$ 0,52	-29,84 $\pm$ 2,88	3
DYO	12,72 $\pm$ 0,87	-28,28 $\pm$ 2,49	56	12,25 $\pm$ 1,17	-29,67 $\pm$ 2,15	52
Meso-Carnívoros	12,35 $\pm$ 1,39	-25,54 $\pm$ 4,89	23	12,1 $\pm$ 1,51	-30,63 $\pm$ 2,31	32
Peces	12,61 $\pm$ 1,05	-27,48 $\pm$ 3,56	79	12,19 $\pm$ 1,3	-30,04 $\pm$ 2,25	84
Larvas Detritívoras	9,66 $\pm$ 1,25	-28,96 $\pm$ 2,68	12	6,71 $\pm$ 1,04	-35,98 $\pm$ 3,09	13
Zooplankton	10,49 $\pm$ 1,58	-24,59 $\pm$ 4,32	6	17,45 $\pm$ 2,56	-37,37 $\pm$ 0,32	5

Tabla 6. Factores de enriquecimiento trófico de cada autor para el nitrógeno y el carbono, LD= Larvas detritívoras, Zoo= Zooplancton.

Autor	Carbono	Nitrógeno	
Post, 2002	0,4±1,3	3,4±1	
Caut <i>et al</i> , 2009	0,75±0,11	2,75±0,1	
Canseco <i>et al</i> , 2021	2,1±1,4	3,1±1,6	
Bunn <i>et al</i> , 2013 D&O	0,4±1,3	3,4±1	
Bunn <i>et al</i> , 2013	0,4±1,3	Peces	0,4±1,6
Bunn <i>et al</i> , 2013	0,4±1,3	Amphipoda	3,7±2,2
Bunn <i>et al</i> , 2013	0,4±1,3	LD	3,8±2,4
Bunn <i>et al</i> , 2013	0,4±1,3	Zoo	3,8±2,4

Tabla 7. Resultados de la prueba post hoc Tukey emparejada para comparar las señales de Carbono y Nitrógeno de los recursos en los escenarios de aguas altas (AA) y bajas (AB) y febrero, $p < 0,05$ refiere a diferencias significativas entre esos recursos para ese elemento.

		Estimate	SE	Df	t.ratio	p.value		estimate	SE	df	t.ratio	p.value	
AA	Perifiton - Macrófitas	2,77	0,68	71	4,09	<0,001	N	Perifiton - Macrófitas	-0,75	0,59	71	-1,28	0,41
	Perifiton – Alóctono	-2,53	0,78	71	-3,24	<0,05		Perifiton - Alóctono	2,13	0,68	71	3,15	<0,05
	Macrófitas – Alóctono	-5,3	0,62	71	-8,58	<,0001		Macrófitas - Alóctono	2,88	0,54	71	5,38	<,0001
	Peces - Larvas detritívoras	1,48	1,09	94	1,36	0,37		Peces - Larvas detritívoras	2,96	0,34	94	8,60	<,0001
	Peces – Zoo	-2,89	1,49	94	-1,94	0,13		Peces – Zoo	2,13	0,47	94	4,53	<0,001
	Larvas detritívoras – Zoo	-4,37	1,76	94	-2,49	<0,05		Larvas detritívoras - ZOO	-0,83	0,56	94	-1,49	0,30
	Amphipoda – DYO	1,1	1,56	81	0,71	0,76		Amphipoda - DYO	-2,33	0,49	81	-4,77	<,0001
	Amphipoda – Meso carnívoro	-1,63	1,65	81	-0,99	0,59		Amphipoda - Meso carnívoro	-1,95	0,52	81	-3,78	<0,001
C	DYO – Meso carnívoro	-2,74	0,83	81	-3,30	<0,05	N	DYO - Meso carnívoro	0,38	0,26	81	1,45	0,32
	Perifiton - Macrófitas	2,16	1,27	30	1,70	0,22		Perifiton - Macrófitas	-0,28	1,23	30	-0,23	0,97
	Perifiton – Alóctono	-7,95	1,55	30	-5,12	<,0001		Perifiton - Alóctono	3,6	1,5	30	2,39	0,05
	Macrófitas - Alóctono	-10,11	1,38	30	-7,31	<,0001		Macrófitas - Alóctono	3,88	1,34	30	2,89	<0,05
	Peces - Larvas detritívoras	5,95	0,69	99	8,59	<,0001		Peces - Larvas detritívoras	5,48	0,40	99	13,62	<,0001
	Peces – Zoo	7,33	1,07	99	6,85	<,0001		Peces – Zoo	-5,27	0,62	99	-8,48	<,0001
	Larvas detritívoras – Zoo	1,38	1,22	99	1,13	0,50		Larvas detritívoras - Zoo	-10,74	0,71	99	-15,13	<,0001
	Amphipoda – DYO	-0,18	1,32	84	-0,13	0,99		Amphipoda - DYO	-3,9	0,77	84	-5,07	<,0001
AB	Amphipoda – Meso carnívoro	0,79	1,35	84	0,58	0,83	Amphipoda - Meso carnívoro	-3,74	0,78	84	-4,78	<,0001	
	DYO – Meso carnívoro	0,96	0,5	84	1,92	0,14	DYO - Meso carnívoro	0,16	0,29	84	0,55	0,85	

Tabla 8. Comparación de los diferentes modelos de estimación de la contribución de los recursos a la dieta de los diferentes grupos tróficos de peces. Se consideran los diferentes factores de enriquecimiento trófico (ver FET), considerando escenarios de alto (AA) y bajo nivel de agua (AB). La proporción de contribución a la dieta de cada grupo trófico (GT) de peces de cada uno de los tres recursos considerados se refleja como la mediana y el intervalo de confianza del 90%. Se calculó como la distribución de probabilidad posterior de 3 cadenas de 10.000 iteraciones de Markov. La convergencia del modelo se evaluó a partir de la proporción de variables con un diagnóstico de Gelman-Rubin ($\hat{R}$) > 1,01, El ajuste de cada modelo utilizando diferentes Factores de Enriquecimiento Trófico (FET) se evaluó utilizando el Criterio de Información de Desviación (CID). Considerando equivalentes los modelos con menos de 3 unidades de diferencia en el parámetro CID (Spiegelhalter *et al.*, 2002), en negrita se marca el modelo seleccionado (con el menor CID). Larvas detritívoras (LD), Peces detritívoros y omnívoros (D&O), (CT) carnívoros tope, (MC) meso-carnívoros.

GT	Escenario	FET	CID	$\hat{R} > 1,1$	Alóctono	Macrófitas	Perifiton
D&O	AA	(Post 2002)	182,7	0%	5,3(0,4-17)	69,9(47,8-85,6)	24,1(3,4-49,7)
		(Canseco 2021)	181	0%	1,8(0,2-7)	93(80,4-98,3)	4,2(0,4-15,2)
		(Caut 2009)	185,8	0%	3,2(0,3-10,7)	86,6(73,4-96)	8,6(0,8-24)
		(Bunn 2013)	-	-	-	-	-
	AB	(Post 2002)	126,8	0%	4(0,4-11,4)	77,4(53,1-92,2)	17,6(1,6-44,8)
		(Canseco 2021)	137,2	0%	0,8(0,1-3,6)	95,2(84,7-99)	3,5(0,3-14)
		(Caut 2009)	126,1	0%	2,6(0,3-8,3)	86,1(67,7-95,9)	10,3(1-30,2)
		(Bunn 2013)	-	-	-	-	-
					Amphipoda	D&O	Meso-carnívoros
	CT	(Post 2002)	40	0%	68,7(45,3-89)	14,4(1,4-38,6)	12,6(1,1-40,5)
		(Canseco 2021)	43,91	0%	64,7(38,3-88,6)	20,1(2-48,6)	10,6(0,7-38,1)
		(Caut 2009)	39,72	0%	48,9(24,4-76,7)	29,6(4,1-58,5)	17(1,5-51,7)
		(Bunn 2013)	41,1	0%	63,7(28,3-88,9)	20,7(2,1-57,1)	11,3(0,4-37,1)
MC	AA	(Post 2002)	28,49	0%	42,4(31-53,7)	32,1(4,3-58,1)	25,6(1,8-55,3)
		(Canseco 2021)	30,27	0%	34,3(22,2-45,6)	24,6(1,8-56,2)	41,1(7,8-70,1)
		(Caut 2009)	27,97	0%	25,4(14,8-36)	41,6(5,5-73,1)	33,1(3,1-69,7)
		(Bunn 2013)	48,93	0%	17,2(0,8-52,9)	50(4,4-91,2)	32,9(1,8-81,5)
					Peces	LD	Zooplankton
	AB	(Post 2002)	150,4	0%	3,9(0,3-15,2)	46,2(5,0-89)	49,3(5,5-89,6)
		(Canseco 2021)	146,2	0%	4,9(0,4-16,8)	74,1(20,1-93,7)	19,5(1,7-72,2)
		(Caut 2009)	145,2	0%	7,0(0,6-22,9)	51,4(8,5-83,9)	40,4(6,8-81,3)
		(Bunn 2013)	150,7	0%	53,2(5,6-90,3)	17,3(1,3-68)	17,7(1,2-72,7)
	AB	(Post 2002)	130,8	0%	30,6(17,5-41,3)	68(57,9-79,6)	1,1(0,1-4,5)
		(Canseco 2021)	117,4	0%	38,1(24,1-48,7)	59,8(49,9-71,1)	1,9(0,2-7,6)
		(Caut 2009)	124,5	0%	44,6(31,8-54,7)	54(44,6-65,2)	1,1(0,1-4,5)
		(Bunn 2013)	116,1	0%	82,4(67-94,5)	16,1(3,8-31,6)	1,1(0,1-3,6)

Tabla 9. Resultados de la prueba post hoc Tukey emparejada para comparar las señales de Carbono y Nitrógeno del detrito comparado con otros recursos basales en los escenarios de aguas altas (AA) y bajas (AB) y febrero, $p < 0,05$ refiere a diferencias significativas entre esos recursos para ese elemento.

		estimate	SE	df	t.ratio	p.value			estimate	SE	df	t.ratio	p.value
AA	Detrito - Perifiton	-0,904	0,689	94	-1,313	0,5569	N	Detrito - Perifiton	-22,193	0,736	94	-3,015	0,0171
	Detrito - Macrófitas	1,868	0,524	94	3,566	0,0032		Detrito - Macrófitas	-29,692	0,56	94	-5,302	<,0001
	Detrito - Alóctono	-3,435	0,638	94	-5,380	<,0001		Detrito - Alóctono	-0,0909	0,682	94	-0,133	0,9991
AB	Detrito - Perifiton	1,42	0,853	66	1,665	0,3503	N	Detrito - Perifiton	-1,78	0,539	66	-3,309	0,0081
	Detrito - Macrófitas	3,77	0,738	66	5,106	<,0001		Detrito - Macrófitas	-3,48	0,466	66	-7,471	<,0001
	Detrito - Alóctono	-6,53	0,948	66	-6,890	<,0001		Detrito - Alóctono	1,82	0,599	66	3,033	0,0178

Tabla 10. Comparación de los diferentes modelos de estimación de la contribución de los recursos a la dieta de las especies ícticas más abundantes. Se consideran los diferentes factores de enriquecimiento trófico (ver FET), considerando los escenarios de Alto (AA) y Bajo nivel de agua (AB). La contribución de cada uno de los tres recursos considerados a cada una de las especies se refleja como la mediana con un intervalo de confianza del 90%. Se calculó como la distribución de probabilidad posterior de 3 cadenas de 10.000 iteraciones de Markov. La convergencia del modelo se evaluó en función de la proporción de variables con un diagnóstico de Gelman-Rubin ($\hat{R}$) > 1,01, El ajuste de cada modelo utilizando diferentes factores de enriquecimiento trófico (FET) se evaluó utilizando el criterio de información de desviación (CID). El modelo más plausible se resaltó en negrita, considerando equivalentes los modelos con menos de 3 unidades de diferencia en el parámetro CID (Spiegelhalter *et al.*, 2002). Larvas detritívoras (DL) Peces detritívoros y omnívoros (D&O).

Especie	Escenario	FET	CID	$\hat{R} > 1,1$	Peces	LD	Zooplankton
<i>O. jenynsii</i>	AA	(Post 2002)	14,8	0%	23,6(2,9-52,1)	46,3(9,2-79,5)	26,6(3,1-68,4)
		(Canseco 2021)	17,4	0%	32,2(5-64,4)	47,2(10,2-80,5)	14,5(1-58,8)
		(Caut 2009)	15	0%	41,3(8,1-71,7)	34,1(5,5-68,4)	19,9(2,4-61,1)
		(Bunn 2013)	14,7	0%	28,6(2,8-74,8)	38,3(5-78,2)	25,9(3-66,9)
	AB	(Post 2002)	25,5	0%	83,5(54,3-96,3)	12,2(1,4-36,7)	3,1(0,2-16,1)
		(Canseco 2021)	17	0%	82,8(65,4-94,7)	14,2(2,8-29,1)	2,5(0,2-11,1)
		(Caut 2009)	22,7	0%	88,8(67,4-97,5)	7,3(0,6-24,2)	2,8(0,2-13,4)
		(Bunn 2013)	25,3	0%	85,5(61,6-96,1)	4,6(0,4-23,4)	8,2(1,1-23,3)
<i>D. terofali</i>	AA	(Post 2002)	73,9	0%	3,4(0,3-15,5)	17(0,9-89,3)	77,8(4,9-96,7)
		(Canseco 2021)	63,7	0%	3,3(0,2-14,6)	21,6(1,4-91,7)	73,2(3,6-95,5)
		(Caut 2009)	59	0%	3,9(0,3-16,1)	20,5(1,4-87,2)	73,2(6,8-95,3)
		(Bunn 2013)	68,1	0%	37,5(2,6-87,3)	19,5(1,2-73,4)	23,7(1,5-88,1)
	AB	(Post 2002)	29,7	0%	12,8(1,1-32)	83,8(63,6-96,4)	3,4(0,2-10,7)
		(Canseco 2021)	19,9	0%	9,9(0,9-23,8)	86,4(72,3-96,4)	3,8(0,3-10,3)
		(Caut 2009)	23,3	0%	16(2,1-33,7)	80,3(63,3-94)	3,7(0,2-10,5)
		(Bunn 2013)	25,6	0%	33,8(5,5-66,4)	63,2(29,7-91,9)	2,9(0,1-9)
					Amphipoda	D&O	Meso carnívoros
<i>H. argentinensis</i>	AA	(Post 2002)	21,7	0%	41,1(20,9-58,9)	32,1(0,4-61,4)	25,4(2,7-58,3)
		(Canseco 2021)	25,4	0%	39,3(18,7-59,4)	43(9,5-69,3)	14,9(1,2-51,4)
		(Caut 2009)	22	0%	28,7(10,7-46,5)	48,8(9,7-75,3)	21,1(1,9-61,3)
		(Bunn 2013)	28	0%	4,9(0,4-21,5)	72,3(18,1-94,6)	20,2(1,6-72,1)
	AB	(Post 2002)	12,2	0%	46,4(22-68,1)	29,6(3,4-59,3)	24(2-54,6)
		(Canseco 2021)	10,1	0%	35,4(12,9-56,3)	30,5(2,7-64)	34,1(3,2-69,9)
		(Caut 2009)	11	0%	30,8(10,1-52,4)	39,1(4,3-74,2)	30,1(2,4-68,1)
		(Bunn 2013)	16	0%	10,3(0,5-31,1)	52,8(7,2-91,2)	36,8(2,6-83)
<i>O. oligolepis</i>	AA	(Post 2002)	25	0%	63,5(25,3-88,7)	18,4(1,6-52,2)	13,6(1,1-46,4)
		(Canseco 2021)	29,8	0%	55,9(11,6-87,4)	26,6(2,5-68,5)	11,3(0,8-49,6)
		(Caut 2009)	25	0%	45,7(11,8-79,1)	33,1(4,2-69)	15,9(1,2-55)
		(Bunn 2013)	29,3	0%	8,5(0,5-37,3)	67,7(16,1-93,6)	19(1,4-68,7)
	AB	(Post 2002)	23,2	0%	39,8(26,7-53,2)	31,4(3,5-58,9)	28,9(2,6-60)
		(Canseco 2021)	27	0%	32,1(15,7-46,9)	24,4(2,1-57,9)	43,6(6,7-73,5)
		(Caut 2009)	22,4	0%	22,8(9,5-35,6)	39(4,5-73,5)	38,2(4,1-74,6)
		(Bunn 2013)	38,3	0%	4,5(0,2-14,2)	52,4(5,5-92,7)	43,1(3,6-90,3)

Tabla

11. Posición trófica calculada según la ecuación de Post 2002 con resultados de la prueba de normalidad y significación de la diferencia entre los escenarios de aguas altas (AA) y aguas bajas (AB).

Posición Trófica	AA	AB	W	p Shaphiro-Wilk	p two sample t-test
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	3,54±0,33	2,63±0,08	0,83	0,04	<0,05
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	3,36±0,35	2,64±0,21	0,95	0,67	<0,05
<i>Diapoma terofali</i>	2,44±0,22	3,10±0,24	0,94	0,39	<0,05
<i>Hoplias argentinensis</i>	2,53±0,18	2,54±0,13	0,94	0,63	0,89

Figuras

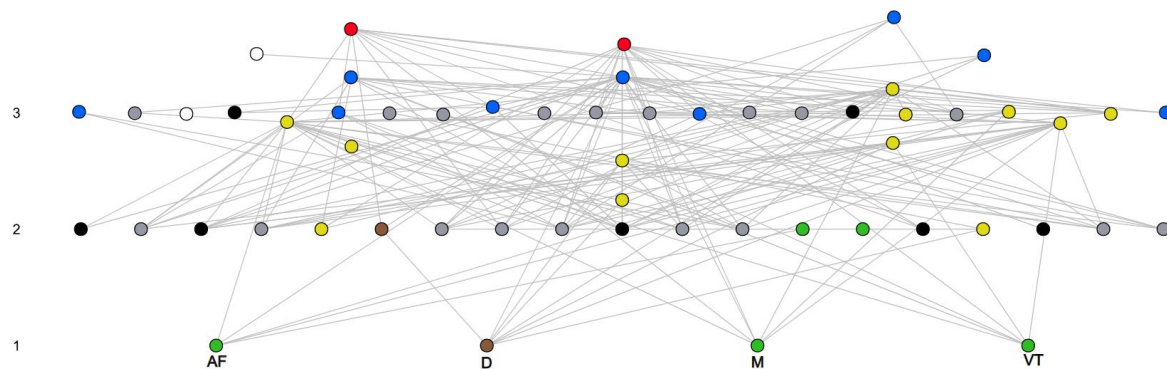


Figura 1. Meta-red que muestra las interacciones entre especies a lo largo del año, Los cuatro recursos basales fueron Algas filamentosas (AF), Detritus (D), Macrófitos (M) y Vegetación terrestre (VT), Gris= invertebrados acuáticos, negro= invertebrados terrestres y blanco= vertebrados terrestres, En relación con la comunidad de peces, rojo= Carnívoros Tope, azul= Meso-carnívoros, amarillo= Omnívoros, marrón=Detritívoros y verde= Herbívoros.

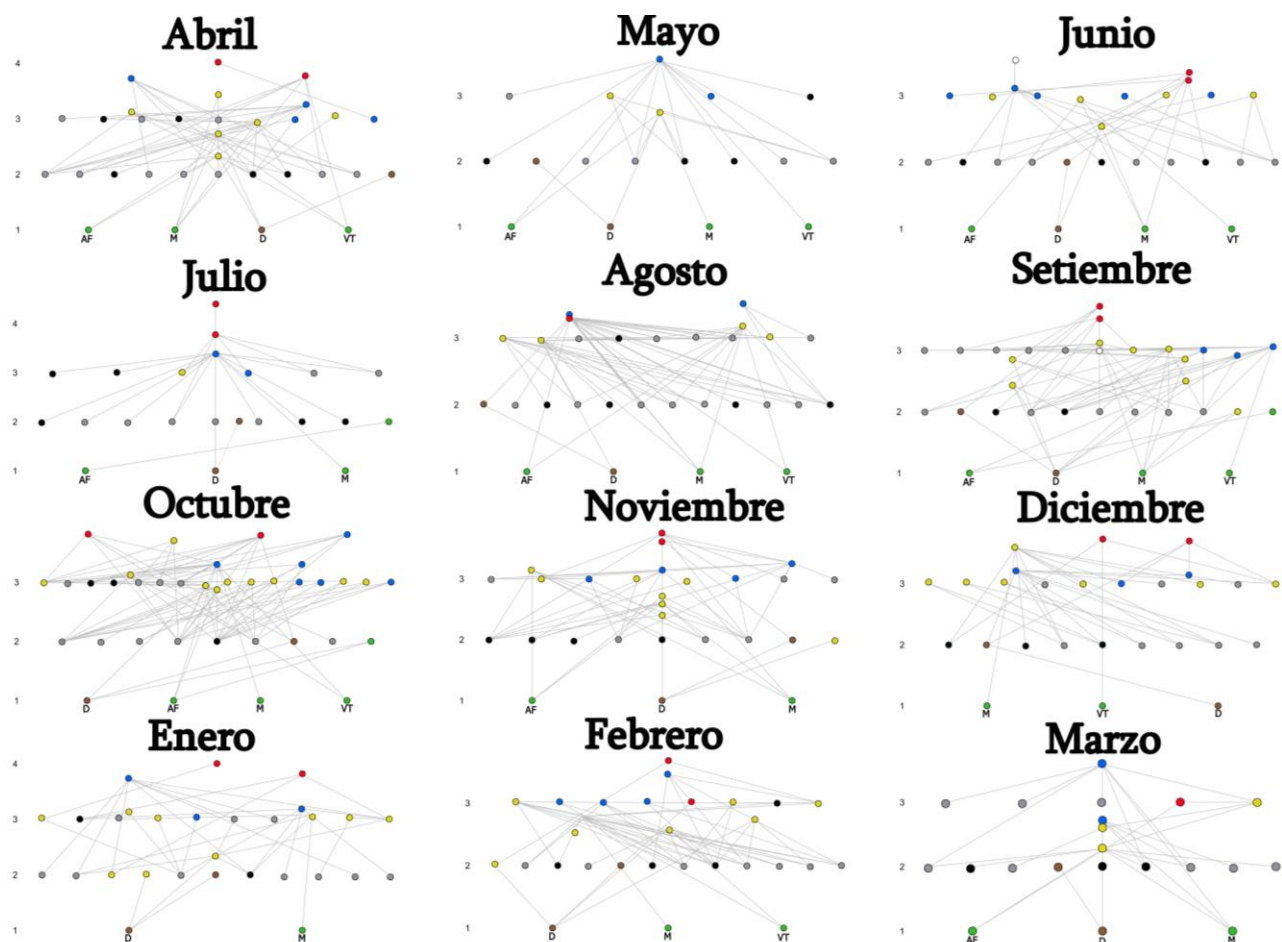


Figura 2. Redes tróficas correspondientes a los 12 meses de estudio, los recursos basales están representados en negro, La altura en la red corresponde a la posición trófica de cada elemento, Los cuatro recursos basales fueron: Detrito (D), Algas filamentosas (AF), Vegetación terrestre (VT) y Macrófitas (M), Negro= invertebrados terrestres, blanco= vertebrados terrestres y gris= invertebrados acuáticos, En relación con la comunidad de peces, marrón=Detritívoros, azul= Meso- Carnívoros, rojo= Carnívoros tope, amarillo= Omnívoros y verde= Herbívoros.



Figura 3. Dominancia de macrófitas emergentes en todas las zonas litorales de la laguna, con *Ludwigia peploides* (izquierda) y *Myriophyllum aquaticum* (derecha), Fotos tomadas por Guillermo Goyenola.