

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

*Respuesta de las redes de interacciones marinas costeras
a las perturbaciones originadas
por el cambio climático global y actividades antrópicas:
Una comparación entre sistemas antárticos y subantárticos*

Trabajo de tesis para optar por el título de Doctor en Ciencia y Tecnología de la Universidad
Nacional de General Sarmiento

Autor: **Iara Diamela Rodriguez**

Director: Leonardo Ariel Saravia

Fecha: Junio, 2024

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución Nº 1178/11. Calificación "B".

m. Temas tratados en la Tesis: Redes tróficas, estabilidad, complejidad, ecosistemas polares, cambio climático, perturbaciones antropogénicas, Antártida, Subantártida.

n. Resumen en español (hasta 1000 caracteres):

La estructura de las redes tróficas (depredador-presa) influye en la respuesta de los ecosistemas ante perturbaciones. Los ecosistemas marinos de caleta Potter en la Península Antártica se ven afectados por el cambio climático, mientras que el canal Beagle de la región Subantártica sufre alteraciones por las actividades humanas. Esta tesis compara las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle. Se aplican análisis cualitativos y cuantitativos, estáticos y dinámicos para estudiar la estructura y complejidad de estas redes y su relación con la estabilidad. Se encontró que la red del canal Beagle es más diversa, pero menos compleja y estable que la red de la caleta Potter, menos compleja, es más estable.

Esta investigación destaca la importancia de integrar distintos enfoques para entender cómo las interacciones tróficas afectan la estabilidad de los ecosistemas, esencial para estrategias de conservación ante el cambio climático y la actividad humana en los ecosistemas polares.

o. Resumen en portugués (hasta 1000 caracteres):

The structure of food webs (predator-prey) influences the response of ecosystems to disturbances. The marine ecosystems of Potter Cove on the Antarctic Peninsula are affected by climate change, while the Beagle Channel in the Subantarctic region is being altered by human activities. This thesis compares the food webs of Potter Cove and the Beagle Channel. Qualitative and quantitative, static and dynamic analyzes are applied to study the structure and complexity of these networks and their relationship with stability. The Beagle Channel network was found to be more diverse, but less complex and stable than the less complex but more stable Potter Cove network.

This research highlights the importance of integrating different approaches to understand how trophic interactions affect the stability of ecosystems, essential for conservation strategies in the face of climate change and human activity in polar ecosystems.

p. Resumen en inglés (hasta 1000 caracteres):

A estrutura das cadeias alimentares (predador-presa) influencia a resposta dos ecossistemas às perturbações. Os ecossistemas marinhos de Potter Cove, na Península Antártica, são afetados pelas alterações climáticas, enquanto o Canal de Beagle, na região Subantártica, está a ser alterado pelas atividades humanas. Esta tese compara as teias alimentares de Potter Cove e do Canal Beagle. Análises qualitativas e quantitativas, estáticas e dinâmicas são aplicadas para estudar a estrutura e complexidade dessas redes e sua relação com a estabilidade. A rede do Canal Beagle foi considerada mais diversificada, mas menos complexa e estável do que a rede Potter Cove, menos complexa e mais estável.

Esta investigação destaca a importância de integrar diferentes abordagens para compreender como as interações tróficas afetam a estabilidade dos ecossistemas, essenciais para estratégias de conservação face às alterações climáticas e à atividade humana nos ecossistemas polares.

q. Aprobado por (Apellidos y Nombres del Jurado):

- Dr. Ricardo Sahade - Dra. Luciana Riccialdelli - Dra. Luz Allende

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

Firma y aclaración de la firma del Presidente del Jurado:


LOZ ALLENDE

Firma del autor de la tesis:



DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

*Respuesta de las redes de interacciones marinas costeras
a las perturbaciones originadas
por el cambio climático global y actividades antrópicas:
Una comparación entre sistemas antárticos y subantárticos*

Publicaciones:

Rodríguez I.D., Marina T.I., Schloss I.R., & Saravia L.A. (2022). Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174, 105561. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>

Rodríguez I.D. & Saravia L.A. (2024). Potter Cove's Heavyweights: Estimation of species' interaction strength of an Antarctic food web. *Ecology and Evolution* (aceptado en revisión). <https://doi.org/10.32942/X2BC9X> (pre-print)

Marina T.I., Saravia L.A., **Rodríguez I.D.**, Funes M, Cordone G., Silvetto A., Galván D.E., Kortsch S. & Momo F. (2024). The response of trophic interaction networks to multiple stressors along a large-scale latitudinal range in the Southern Hemisphere. *Environmental Reviews*. <https://doi.org/10.1139/er-2023-0132>

Aportes Originales:

Esta tesis analiza y compara la estructura y complejidad de las redes tróficas marinas en dos ecosistemas de alta latitud: caleta Potter en la Península Antártida y el canal Beagle en la región subantártica. Hasta donde se sabe, es la primera comparación exhaustiva entre ecosistemas Antárticos y Subantárticos, aplicando diversos enfoques de redes, tanto cualitativos como cuantitativos, estáticos y dinámicos, para evaluar la estabilidad a perturbaciones.

Se encontró que la red trófica de caleta Potter sería más compleja y estable, en contraste con la red del canal Beagle, menos compleja y menos estable, a pesar de su mayor diversidad de especies e interacciones. Esto tiene implicancias en la vulnerabilidad a las perturbaciones ambientales que sufre cada ecosistema. Específicamente, se señalan especies claves en la estructura y estabilidad que, si se vieran afectadas, tendrían efectos catastróficos en el funcionamiento de los ecosistemas.

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluable y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

Además, se profundiza y hacen aportes al debate teórico entre la complejidad y estabilidad de las redes tróficas, propuesto por Robert May (1972, 1973), y en el concepto multidimensional de la estabilidad.

En resumen, esta investigación aporta significativamente al campo de la ecología y la teoría de redes, destacando la importancia de integrar enfoques topológicos, cuantitativos y dinámicos para obtener una comprensión más profunda de cómo la estructura de las interacciones tróficas afecta la estabilidad de los ecosistemas. Este conocimiento es esencial para desarrollar estrategias de manejo y conservación que protejan la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, y para mitigar los efectos del cambio climático global y las actividades humanas en los ecosistemas marinos polares.



Instituto de Ciencias (ICI)

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGÍA

Evaluado y acreditado por la Comisión Nacional de Evaluación y Acreditación Universitaria (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B"

**RESPUESTA DE LAS REDES DE INTERACCIONES MARINAS COSTERAS
A LAS PERTURBACIONES ORIGINADAS
POR EL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL Y ACTIVIDADES ANTRÓPICAS:
UNA COMPARACIÓN ENTRE SISTEMAS ANTÁRTICOS Y SUBANTÁRTICOS**

Iara Diamela Rodriguez

Director Dr. Leonardo A. Saravia

Junio, 2024

RESUMEN

La estructura de las complejas redes de interacciones tróficas (depredador–presa) determina la respuesta de los ecosistemas ante perturbaciones. Los ecosistemas marinos de altas latitudes están experimentando significativos cambios debido a los cambios ambientales e invasiones biológicas. En la Península Antártica, estas transformaciones están impulsadas principalmente por el cambio climático, mientras que, en la región subantártica, las actividades humanas juegan un papel predominante. Es fundamental comprender las diferencias entre estas áreas para monitorear los cambios que están ocurriendo y se esperan se incrementen en las próximas décadas.

En esta tesis se analiza y compara la estructura y complejidad de las redes tróficas marinas en dos ecosistemas de alta latitud: caleta Potter en la Península Antártica y el canal Beagle en la región subantártica. Mediante la aplicación de diversos enfoques, tanto cualitativos como cuantitativos, estáticos y dinámicos, se evalúa la estabilidad de estas redes de interacciones entre especies a perturbaciones, en el contexto del cambio climático global y las presiones antropogénicas.

Inicialmente, se describe la estructura topológica de las redes tróficas mediante la recopilación y análisis de las interacciones depredador-presa en ambos ecosistemas. Usando métricas de estructura, complejidad y estabilidad, los resultados muestran que la red trófica del canal Beagle es estructuralmente más compleja que la de la caleta Potter. El canal Beagle alberga un mayor número de especies e interacciones, presenta un nivel trófico medio más alto y mayor omnivoría. No obstante, es menos estable y más vulnerable a la pérdida de especies altamente conectadas. A pesar de esta vulnerabilidad, la prevalencia de especies omnívoras y una estructura modular sugiere que el ecosistema subantártico posee cierta capacidad de adaptación flexible, lo que le permite amortiguar las perturbaciones antes de colapsar. En contraste, la red trófica de la caleta Potter, aunque menos compleja en términos de número de especies e interacciones, nivel trófico medio y omnivoría, muestra una mayor estabilidad. Su estructura más simple parece conferirle una mayor capacidad de recuperación ante perturbaciones. Esta relación inversa entre complejidad y estabilidad, observada en estas redes, apoya las ideas propuestas por May (1972, 1973), que sugieren que una mayor complejidad estructural conduce a una menor estabilidad.

Para profundizar en el funcionamiento de estas redes, se aplicó un modelo dinámico estocástico de Lotka-Volterra Generalizado (LVG) con colonización. Este modelo permitió simular la dinámica poblacional de las especies y analizar cómo las interacciones afectan la estabilidad de la red a lo largo del tiempo. Se descubrió que la red de la caleta Potter tiene una mayor conectancia cuantitativa en comparación con la red del canal Beagle, lo que indica una estructura más compleja y una distribución más uniforme de la fuerza de interacción entre sus especies. Esto sugiere que, aunque la red del canal Beagle sea más diversa en términos de especies e interacciones, su menor complejidad se define por la distribución más sesgada de la fuerza de estas interacciones. En términos de estabilidad dinámica, la caleta Potter mostró una menor variabilidad en la abundancia total de las especies, lo que la hace más estable que el canal Beagle. La mayor proporción de especies omnívoras en el ecosistema subantártico podría estar contribuyendo a su menor conectancia cuantitativa, reduciendo así su estabilidad dinámica y capacidad de recuperación frente a

perturbaciones. Estos hallazgos desafían la hipótesis de May, sugiriendo que, al incorporar información más realista, cuantitativa y dinámica en los modelos de redes tróficas, la complejidad puede promover la estabilidad.

Para entender mejor la estabilidad de estas redes, se estimó la fuerza de las interacciones tróficas en la red de la caleta Potter. El método aplicado permite transformar una red topológica cualitativa en una red cuantitativa, proporcionando una medida más precisa de cómo las interacciones afectan el funcionamiento y la estabilidad del ecosistema. Se encontró que la red de la caleta Potter está dominada por interacciones débiles, con algunas pocas interacciones fuertes que son críticas para la estructura y estabilidad del sistema. Las especies clave suelen ser aquellas en niveles tróficos más bajos, como los detritos y las macroalgas, fundamentales para el flujo de energía y materia en el ecosistema. Las simulaciones de extinciones revelaron el papel esencial del pez *Notothenia coriiceps* en la estructura y funcionamiento de este ecosistema; su pérdida podría llevar a una fragmentación significativa de la red, subrayando su importancia para la estabilidad del ecosistema.

Esta investigación aporta significativamente al campo de la ecología y la teoría de redes, destacando la importancia de integrar enfoques topológicos, cuantitativos y dinámicos para obtener una comprensión más profunda de cómo la estructura de las interacciones tróficas afecta la estabilidad de los ecosistemas. Este conocimiento es esencial para desarrollar estrategias de manejo y conservación que protejan la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, y para mitigar los efectos del cambio climático global y las actividades humanas en los ecosistemas marinos polares.

Palabras clave: Redes tróficas, estabilidad, complejidad, ecosistemas polares, cambio climático, perturbaciones antropogénicas, Antártida, Subantártida.

ABSTRACT

The structure of complex trophic interaction networks (predator-prey) determines ecosystem responses to disturbances. High-latitude marine ecosystems are undergoing significant changes due to environmental stressors and biological invasions. In the Antarctic Peninsula, these transformations are primarily driven by climate change, whereas in the subantarctic region, human activities play a predominant role. Understanding the differences between these areas is crucial for monitoring the ongoing changes, which are expected to intensify in the coming decades.

This thesis analyzes and compares the structure and complexity of marine trophic networks in two high-latitude ecosystems: Potter Cove in the Antarctic Peninsula and the Beagle Channel in the subantarctic region. By applying various approaches, both qualitative and quantitative, static and dynamic, the stability of these species' interaction networks is evaluated in the context of global climate change and anthropogenic pressures.

Initially, the topological structure of the trophic networks is described through the collection and analysis of predator-prey interactions in both ecosystems. Using metrics of structure, complexity, and stability, the results show that the trophic network in the Beagle Channel is structurally more complex than that of Potter Cove. The Beagle Channel hosts a higher number of species and interactions, exhibits a higher average trophic level, and greater omnivory. However, it is less stable and more vulnerable to the loss of highly connected species. Despite this vulnerability, the prevalence of omnivorous species and a modular structure suggest that the subantarctic ecosystem possesses some flexible adaptive capacity, allowing it to buffer disturbances before collapsing. In contrast, the trophic network in Potter Cove, although less complex in terms of the number of species and interactions, average trophic level, and omnivory, demonstrates greater stability. Its simpler structure seems to confer a higher capacity for recovery from disturbances. This inverse relationship between complexity and stability, observed in these networks, supports the ideas proposed by May (1972, 1973), suggesting that greater structural complexity leads to lower stability.

To deepen into the functioning of these networks, a stochastic dynamic model of Generalized Lotka-Volterra (GLV) with colonization was applied. This model allowed for the simulation of species population dynamics and analysis of how interactions affect the network's stability over time. It was found that the Potter Cove network has higher quantitative connectance compared to the Beagle Channel network, indicating a more complex structure and a more uniform distribution of interaction strength among its species. This suggests that, although the Beagle Channel network is more diverse in terms of species and interactions, its lower complexity is defined by a more skewed distribution of interaction strength. In terms of dynamic stability, Potter Cove exhibited less variability in the total abundance of species, making it more stable than the Beagle Channel. The higher proportion of omnivorous species in the subantarctic ecosystem might be contributing to its lower quantitative connectance, thus reducing its dynamic stability and recovery capacity in the face of disturbances. These findings challenge May's hypothesis, suggesting that incorporating more realistic, quantitative, and dynamic information into trophic network models can show that complexity may promote stability.

To better understand the stability of these networks, the strength of trophic interactions in the Potter Cove network was estimated. The applied method allows converting a qualitative topological network into a quantitative one, providing a more precise measure of how interactions affect the ecosystem's functioning and stability. It was found that the Potter Cove network is dominated by weak interactions, with a few strong interactions that are critical to the system's structure and stability. Key species are often those at lower trophic levels, such as detritus and macroalgae, which are fundamental for energy and matter flow within the ecosystem. Extinction simulations revealed the essential role of the fish *Notothenia coriiceps* in the structure and functioning of this ecosystem; its loss could lead to significant network fragmentation, highlighting its importance for ecosystem stability.

This research significantly contributes to the field of ecology and network theory, emphasizing the importance of integrating topological, quantitative, and dynamic approaches to gain a deeper understanding of how the structure of trophic interactions affects ecosystem stability. This knowledge is crucial for developing management and conservation strategies that protect biodiversity and ecosystem services, and for mitigating the effects of global climate change and human activities on polar marine ecosystems.

Keywords: Food networks, ecological stability, complexity, polar ecosystems, climate change, anthropogenic disturbances, Antarctic, Subantarctic.

AGRADECIMIENTOS

A este suelo bendito con Universidad Nacional, pública, gratuita & de calidad.

Al CONICET & la Ciencia Argentina. A todos sus defensores.

A mis guías académicos Leonardo Saravia, Irene Schloss & Fernando Momo, con una mención especial a Tomás Marina & Santiago Doyle. Científicos de excelencia, pero aún mejores personas.

A mis colegas, a lo largo y ancho del mundo, porque la ciencia es colectiva y soy mejor científica gracias a ustedes.

A Alexandra Elbakyan. No todos los héroes llevan capa. Gracias por hacer del mundo un lugar más justo.

A lo único inalterable en este mundo de cambios, mis dos pilares: mi mamá Analía & mi papá José.

A Maite & Noelia, mi hogar en movimiento. Sin ellas esta tesis no existiría.

A mi abuela Nilda. Sueño con ser tan grandiosa como lo soy a tus ojos.

A las personas que siguen haciendo del camino el mejor paisaje: mis amigas & amigos.

A Imanol.

Gracias.

DEDICATORIA

A mi patria.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|---|-----------|
| RESUMEN | 3 |
| ABSTRACT | 5 |
| AGRADECIMIENTOS | 7 |
| DEDICATORIA | 8 |
| ÍNDICE DE CONTENIDOS | 9 |
| ÍNDICE DE FIGURAS | 11 |
| ÍNDICE DE TABLAS | 16 |
| CAPÍTULO 1 Introducción general | 19 |
| 1. Redes complejas | 20 |
| 2. Ecosistemas de altas latitudes | 22 |
| 2.1. Antártida: Caleta Potter | 25 |
| 2.2. Subantártida: Canal Beagle | 28 |
| 3. Estructura de la tesis | 31 |
| CAPÍTULO 2 Comparación topológica | 33 |
| Resumen | 34 |
| 1. Introducción | 35 |
| 2. Materiales & métodos | 36 |
| 2.1. Sitios de estudio | 36 |
| 2.2. Compilación de las redes tróficas | 37 |
| 2.3. Topología de las redes tróficas | 38 |
| 2.4. Modularidad & roles topológicos de las especies | 40 |
| 2.5. Estabilidad | 42 |
| 2.6. Comparación mediante un algoritmo de aleatorización | 43 |
| 2.7. Análisis de datos | 44 |
| 3. Resultados | 44 |
| 3.1. Topología de las redes tróficas | 44 |
| 3.2. Modularidad & roles topológicos de las especies | 46 |
| 3.3. Comparación mediante un algoritmo de aleatorización | 48 |
| 4. Discusión | 48 |
| 4.1. Diferencias entre las redes tróficas | 48 |
| 4.2. Similitudes entre las redes tróficas | 50 |
| 4.3. El impacto de las especies invasoras en la estructura de las redes tróficas. | 51 |
| 5. Conclusiones | 52 |
| Anexo 2 | 53 |
| CAPÍTULO 3 Comparación dinámica | 60 |
| Resumen | 61 |
| 1. Introducción | 62 |
| 2. Materiales & métodos | 63 |
| 2.1. Modelo dinámico estocástico de Lotka–Volterra Generalizado con colonización | 63 |
| Descripción del modelo | 63 |
| Ajuste del modelo | 64 |
| Modelo final | 66 |
| 2.2. Propiedades de las redes tróficas | 66 |
| Complejidad | 66 |

| | |
|--|------------|
| Estabilidad dinámica | 68 |
| 2.3. Influencia de la colonización | 68 |
| 2.4. Análisis de datos | 68 |
| 3. Resultados | 69 |
| 3.1. Complejidad | 69 |
| 3.2. Estabilidad dinámica | 71 |
| 3.3. Influencia de la colonización | 72 |
| 4. Discusión | 73 |
| 4.1. Robustez del modelo | 74 |
| 4.2. Complejidad y estabilidad dinámica | 74 |
| 4.3. Influencia de la colonización | 76 |
| 4.4. Aportes al debate complejidad-estabilidad | 77 |
| 5. Conclusiones | 79 |
| Anexo 3 | 80 |
| CAPÍTULO 4 Fuerza de interacción | 81 |
| Resumen | 82 |
| 1. Introducción | 83 |
| 2. Materiales & métodos | 84 |
| 2.1. Estimación de la fuerza de la interacción | 84 |
| 2.2. Propiedades de las especies | 86 |
| 2.3. Impacto de las especies en la estabilidad & fragmentación de la red trófica | 86 |
| 2.4. Análisis de datos | 88 |
| 3. Resultados | 88 |
| 3.1. Distribución de la fuerza de interacción | 88 |
| 3.2. Propiedades ponderadas y no ponderadas de especies | 89 |
| 3.3. Impacto de las especies en la estabilidad de la red trófica | 91 |
| 4. Discusión | 93 |
| 5. Conclusiones | 95 |
| Anexo 4 | 96 |
| CAPÍTULO 5 Conclusión general | 101 |
| Estructura, complejidad y estabilidad de redes tróficas | 102 |
| 5.1. Redes tróficas antárticas y subantárticas | 102 |
| 5.2. Debate complejidad-estabilidad | 104 |
| Reflexiones finales en un mundo de cambios | 105 |
| BIBLIOGRAFÍA | 107 |

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1** Mapa de Königsberg en la época de Leonhard Euler, que muestra dónde se encontraban los siete puentes y las ramas del río (en celeste). Superpuesta a la imagen de la ciudad el esquema simplificado (grafo) desarrollado por Euler. 20
- Figura 1.2.** Mapa de la ubicación de las regiones Antárticas y Subantárticas y sus límites. Adaptado de Leppe et al. (2007), Talley et al. (2011) & Moon et al. (2017). 24
- Figura 1.3.** Mapa de caleta Potter y su ubicación en la isla 25 de Mayo (islas Shetland del Sur, Península Antártica). **(a)** El mapa bicontinental y su batimetría se dibujó utilizando el paquete de R '*marmap*' (Pante & Simon-Bouhet, 2013) **(b)** El archivo de forma de contorno para la isla 25 de Mayo se obtuvo del Instituto Geográfico Nacional (www.ign.gob.ar). **(c)** Mapa de caleta Potter adaptado de Rückamp et al. (2011) & Neder et al. (2022). Las líneas punteadas grises indican morfologías submarinas que delimitan la caleta en zonas interna, media y externa, desde el glaciar hacia el mar abierto, correspondientemente. Las líneas coloreadas indican la posición del glaciar entre los años 1956 y el 2010. 26
- Figura 1.4.** Vista de caleta Potter durante la campaña de verano 2022-2023. **(a)** Fotografía aérea donde se observa la base Carlini, el frente del glaciar Fourcade, su actual ubicación sobre tierra, y la caleta interna. **(b)** Fotografía de la zona media de la caleta con aguas superficiales marrones, correspondientes a agua dulce de deshielo. **(c)** Fotografía donde se observa la base Carlini y la apertura de caleta externa hacia mar abierto. Fotografías: I. D. Rodríguez. 27
- Figura 1.5.** Mapa del canal Beagle y su ubicación en la isla de Tierra del Fuego (Argentina, América del Sur). **(a)** El mapa bicontinental se dibujó utilizando el paquete R '*marmap*' (Pante & Simon-Bouhet, 2013). Los archivos de forma de contorno de **(b)** Tierra del Fuego y **(c)** el canal Beagle fueron adaptados de Aguirre et al. (2012) & Iachetti et al. (2021), correspondientemente. 29
- Figura 1.6.** Vista del canal Beagle en primavera de los años 2022 y 2023. **(a)** Fotografías área donde se observan la ciudad y bahía Ushuaia. **(b)** 30

Fotografía desde el centro del canal donde se observan bosques de macroalgas sobresaliendo por la superficie del agua. Fotografías: I. D. Rodríguez.

- Figura 2.1.** (a) Representación de una matriz de adyacencia (A) binaria arbitraria donde cada celda es un elemento a_{ij} , las especies de la columna representa los depredadores j y las especies de las filas las presas i . (b) Grafo resultante dirigido y no ponderado, ordenado según el nivel trófico de las especies. En este caso, el número de nodos es $S = 6$ y el de interacciones $L = 7$. 38
- Figura 2.2.** Histogramas del (a) nivel trófico medio, (b) omnivoría, (c) modularidad, y (d) estabilidad de las redes simuladas para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Los valores empíricos de las métricas están representados por flechas y el valor se muestra debajo de la flecha. Las barras pequeñas de color más oscuro son los intervalos de confianza superior e inferior del 95 % de las aleatorizaciones. Se encontraron diferencias estadísticas ($p < 0.05$) entre las redes tróficas en todas las métricas analizadas. 45
- Figura 2.3.** Representación gráfica de las redes tróficas de (a) caleta Potter y (b) canal Beagle. Cada círculo (nodo) representa una especie trófica y las líneas (enlaces) representan interacciones presa–depredador entre especies. La posición vertical de los nodos indica la posición trófica de una especie y la posición horizontal indica la afiliación al módulo de una especie. El tamaño de los nodos es proporcional al grado (número de interacciones totales) de una especie. El color del nodo indica el rol topológico de la especie: violeta oscuro = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), violeta claro = conector de módulo (especies con pocos enlaces principalmente entre módulos), verde claro = especialista de módulo (especies con pocos enlaces dentro de su propio módulo). 46
- Figura 2.4.** Gráficos de barras del número de especies dentro de cada módulo de (a) caleta Potter y (b) canal Beagle coloreados por hábitat: verde = pelágico, amarillo = bentopelágico, violeta = bentónico; se encontraron diferencias significativas entre ellos (Caleta Potter: Chi-cuadrado = 34.43, $p = < 0.01$. Canal Beagle: Chi-cuadrado = 33.03, $p = < 0.01$). Gráficos de barras de (c) caleta Potter y (d) canal Beagle que muestran la frecuencia de afiliación de grupos funcionales de especies: 47

verde oscuro = taxones basales, verde claro = zooplancton, amarillo = nodos no vivos, violeta claro = bentos, violeta oscuro = peces; se encontraron diferencias significativas entre ellos (Caleta Potter: Chi-cuadrado = 76.53, $p < 0.01$. Canal Beagle: Chi-cuadrado = 115.15, $p < 0.01$). Gráficos circulares de porcentaje de especies dentro de cada tipo de hábitat para **(e)** caleta Potter y **(f)** canal Beagle; y grupos funcionales para **(g)** caleta Potter y **(h)** canal Beagle; se encontraron diferencias significativas solo en el porcentaje de grupos funcionales de zooplancton y peces (Zooplancton: Chi-cuadrado = 9.43, $p < 0.01$. Peces: Chi-cuadrado = 5.89, $p = 0.01$).

- Figura 3.1.** Índices topológicos de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). **(a)** Gráfico del número de especies e interacciones, donde cada punto representa los valores de las métricas calculados a partir de las simulaciones y las elipses el intervalo de confianza del 95% basado en una distribución t multivariada. Histogramas de frecuencia de **(b)** conectancia topológica, **(c)** el nivel trófico medio y **(d)** la omnivoría calculadas de las redes simuladas. Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices topológicos de las simulaciones. Los * en el eje x indican los valores empíricos de los índices topológicos, obtenidos en el [Capítulo 2](#) de esta tesis. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de todas las métricas analizadas entre ecosistemas. 70
- Figura 3.2.** **Figura 3.2.** Histogramas de frecuencia de conectancia cuantitativa (C_q) calculadas a partir de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices en las simulaciones. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de ambas métricas analizadas entre ecosistemas. 70
- Figura 3.3.** Índices de estabilidad temporal de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Histogramas de frecuencia de **(a)** la variabilidad del número de especies, **(b)** el logaritmo de la variabilidad de la abundancia y **(c)** la permanencia de especies. Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices en las 71

simulaciones. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de la variabilidad de la abundancia entre ecosistemas.

- Figura 3.4.** Efecto de la tasa de colonización en la complejidad y la estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Gráficos de caja para **(a)** la conectancia cuantitativa (C_q), **(b)** la variabilidad del número de especies (vS), **(c)** la variabilidad de la abundancia de las especies (vA) y **(d)** la permanencia de especies según tasas de colonización de 0.05, 0.2, 0.5 y 0.8. Los valores 0.8, 0.5 y 0.2, ubicados arriba o abajo de los gráficos de caja, indican proporciones de las diferencias significativas (mayor al 80%) en la distribución métricas para el nivel de tasa de colonización, comparadas con las tasas correspondientes de 0.8, 0.5 y 0.2. 72
- Figura A.3.1.** Efecto de la tasa de colonización en la complejidad y la estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Gráficos de caja para **(a)** el número de especies, **(b)** el número de interacciones, **(c)** la conectancia, **(d)** el nivel trófico medio, y **(e)** la omnivoría según tasas de colonización de 0.05, 0.2, 0.5 y 0.8. 80
- Figura 4.1.** **(a)** Representación de una matriz de adyacencia (A) arbitraria donde cada celda es un elemento a_{ij} y representa la fuerza de interacción, las especies de la columna representan los depredadores j y las especies de las filas las presas i . **(b)** Grafo resultante dirigido y ponderado, donde el grosor de las flechas es proporcional a la fuerza de interacción, ordenado según el nivel trófico de las especies. En este caso, el número de nodos es $S = 6$ y el de interacciones $L = 7$. 83
- Figura 4.3.** Distribución de frecuencia de la fuerza de interacción mediana para la red trófica de caleta Potter. Número total de interacciones = 649. La distribución se ajustó mejor a un modelo gamma ($media = 0.149$, $SE = 0.006$). 88
- Figura 4.2.** Representación gráfica de la red trófica de caleta Potter. Las especies (nodos) están dispuestas verticalmente y coloreadas por nivel trófico. El tamaño de los nodos es proporcional al número total de interacciones (grado). Las interacciones depredador–presa están representadas por flechas, de presa a depredador, y el grosor de la flecha es proporcional a la fuerza de la interacción. 89

- Figura 4.4.** Relaciones entre la fuerza de interacción total (propiedad ponderada) y propiedades no ponderadas de la red trófica de caleta Potter. Se ajustaron regresiones de cuantiles (línea verde claro = cuantil 25, línea verde media = cuantil 50, línea verde oscuro = cuantil 75) para mostrar la tendencia entre el logaritmo de la fuerza de interacción total y **(a)** nivel trófico, **(b)** logaritmo del grado, **(c)** omnivoría, y **(d)** similitud trófica. 90
- Figura 4.5.** Efectos sobre la estabilidad (autovalor máximo medio o QSS) al eliminar especies secuencialmente en función de la disminución de las propiedades ponderadas y no ponderadas de la red trófica de caleta Potter: **(a)** fuerza de interacción, **(b)** nivel trófico, **(c)** grado, **(d)** omnivoría y **(e)** similitud trófica. Las líneas grises continuas representan valores de estabilidad intercuartil. La línea vertical punteada de color gris más oscuro representa las especies cuya extinción resulta en la fragmentación de la red trófica en más de un compartimento. 92

ÍNDICE DE TABLAS

| | | |
|--------------------|---|----|
| Tabla 2.1 | Resumen de las características ambientales de los ecosistemas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida). | 37 |
| Tabla 2.2. | Lista de métricas de red analizadas, definiciones e implicaciones ecológicas relevantes relacionadas con la estructura y complejidad de las redes tróficas. | 39 |
| Tabla 2.3. | Valores de métricas de red para las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle. | 45 |
| Tabla 2.4. | Ajuste de las distribuciones de grado a los de modelos exponencial, Log-normal, Poisson, ley potencial, ley potencial con cola exponencial y uniforme para de las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle. AICc = valores del criterio de información de Akaike corregidos para tamaños de muestra pequeños, AICΔ = diferencia con el mejor ajuste para cada modelo candidato. * Indica el modelo que mejor se ajusta a los datos. | 46 |
| Tabla 2.5. | Valores D y p de la prueba de Kolmogórov-Smirnov para la comparación de métricas simuladas de caleta Potter y canal Beagle. * Indica valores de p significativamente diferentes (<0.05). | 48 |
| Tabla A1.1. | Lista de especies tróficas (en orden creciente de nivel trófico dentro de la afiliación del módulo) incluidas en la red trófica de caleta Potter, su módulo, rol topológico, grupo funcional, hábitat, grado (número de interacciones tróficas) y nivel trófico (TL). Los colores indican el rol topológico de la especie: violeta oscuro = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), violeta claro = conector de módulo (especies con pocos vínculos principalmente entre módulos), verde claro = especialista de módulos (especies con pocos vínculos dentro de su propio módulo). Ninguna especie fue identificada como núcleo de módulo (especies con un gran número de enlaces principalmente dentro de su propio módulo). | 53 |
| Tabla A1.2. | Lista de especies tróficas (en orden creciente de nivel trófico dentro de la afiliación del módulo) incluidas en la red trófica del canal Beagle, su módulo, rol topológico, grupo funcional, hábitat, grado (número de interacciones tróficas) y nivel trófico (TL). Los colores indican el rol | 55 |

topológico de la especie: violeta oscuro = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), violeta claro = conector de módulo (especies con pocos vínculos principalmente entre módulos), verde claro = especialista de módulos (especies con pocos vínculos dentro de su propio módulo). Ninguna especie fue identificada como núcleo de módulo (especies con un gran número de enlaces principalmente dentro de su propio módulo).

| | | |
|-------------------|---|----|
| Tabla 3.1. | Rango de valores mínimos y máximos utilizados para el muestreo aleatorio de los parámetros en el ajuste ABC en las cuatro corridas del modelo estocástico LVG con colonización para ambos ecosistemas. | 66 |
| Tabla 3.2. | Valores de los parámetros del modelo estocástico LVG con colonización para caleta Potter y canal Beagle. | 66 |
| Tabla 3.1. | Proporción de la diferencias positivas y negativas entre las distribuciones de las métricas topológicas, de flujo y estabilidad dinámica obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para caleta Potter y el canal Beagle. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución de las métricas entre ecosistemas. | 69 |
| Tabla 3.2. | Proporción de las diferencias positivas ($P > 0$) y negativas ($P < 0$) entre las distribuciones de las distintas tasas de colonización para la conectancia cuantitativa (C_q), la variabilidad en el número de especies (vS), la variabilidad en la abundancia de las especies (vA) y la permanencia de especies obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para el canal Beagle. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución entre los niveles de migración. | 73 |
| Tabla 3.3. | Proporción de las diferencias positivas ($P > 0$) y negativas ($P < 0$) entre las distribuciones de las distintas tasas de colonización para la conectancia cuantitativa (C_q), la variabilidad en el número de especies (vS), la variabilidad en la abundancia de las especies (vA) y la permanencia de especies obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para caleta Potter. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución entre los niveles de migración. | 73 |
| Tabla 4.1. | Comparación de modelos para la distribución de la fuerza de interacción de la red trófica de caleta Potter, ordenados por mejor ajuste. AIC = valores del criterio de información de Akaike, $\Delta AIC =$ | 89 |

diferencia con el mejor ajuste para cada modelo candidato. * Indica el modelo que mejor se ajusta a los datos.

| | | |
|--------------------|---|-----|
| Tabla 4.2. | Resultados del análisis de regresión de cuantiles, coeficientes y niveles de significancia para el logaritmo de fuerza de interacción total y las propiedades topológicas (nivel trófico, grado, omnivoría y similitud trófica) en los cuantiles 0.25, 0.5 y 0.75. * Indica significación estadística ($p < 0.05$). | 90 |
| Tabla A3.1. | Efecto de la extinción de especies según el orden decreciente de (a) fuerza de interacción (propiedad ponderada), (b) nivel trófico, (c) grado, (d) omnivoría y (e) similitud trófica (propiedades no ponderadas) en la estabilidad y fragmentación de la red trófica de caleta Potter. Estabilidad = autovalor máximo medio (QSS), Q1 = primer cuartil de la distribución de estabilidad, Q3 = tercer cuartil de la distribución de estabilidad, Tamaño = tamaño de la red trófica después de la eliminación de especies. En verde oscuro especies que cuando se eliminan tienen un gran impacto en la estabilidad de la red trófica. En verde claro especies que al eliminarlas fragmentaron la red trófica. | 95 |
| Tabla 5.1 | Tabla de resumen de los resultados de la comparación topológica y dinámica entre las redes tróficas de los ecosistemas marinos de caleta Potter (Antártida) y canal Beagle (Subantártida). | 102 |

CAPÍTULO 1

Introducción general

1. Redes complejas

"I think the next century will be the century of complexity."

– Stephen Hawking, enero de 2000

La complejidad es un fenómeno natural que se manifiesta en una amplia variedad de sistemas y en todos los diferentes niveles de organización. Sin embargo, la palabra "complejidad" es intrínsecamente ambigua y altamente dependiente del contexto. Definir qué constituye un sistema complejo representa un desafío en sí mismo. Tradicionalmente, un sistema complejo se define como un conjunto de numerosos componentes que interactúan de forma no lineal, dando lugar a propiedades emergentes que no pueden ser comprendidas únicamente mediante el análisis de los componentes individuales. Aunque las condiciones necesarias y suficientes para la constitución de un sistema complejo no están claras, la no-linealidad, la multiplicidad de elementos y la emergencia son características clave que diferencian estos sistemas de los llamados sistemas simples (Ladyman et al., 2013).

Pocos campos de investigación pueden rastrear su nacimiento hasta un único momento y lugar de la historia. El origen de la ciencia de redes se remonta a 1736, cuando el matemático Leonard Euler resolvió el problema de los siete puentes de Königsberg (actualmente Kaliningrado, Rusia). La ciudad se encontraba atravesada por el río Pregel, de forma tal que el terreno quedaba dividido en cuatro regiones conectadas por siete puentes (Figura 1.1). El desafío consistía en encontrar un recorrido que cruzara cada puente exactamente una vez, regresando al punto de partida. Euler demostró a través de un esquema simplificado de la ciudad (Figura 1.1), que posteriormente sería conocido como grafo, que tal camino no era posible y, lo más interesante, que esta imposibilidad era una propiedad intrínseca de la arquitectura de la ciudad (o grafo). Esta demostración sentó las bases de la teoría de grafos, la base matemática de la ciencia de redes actual (Newman, 2003).

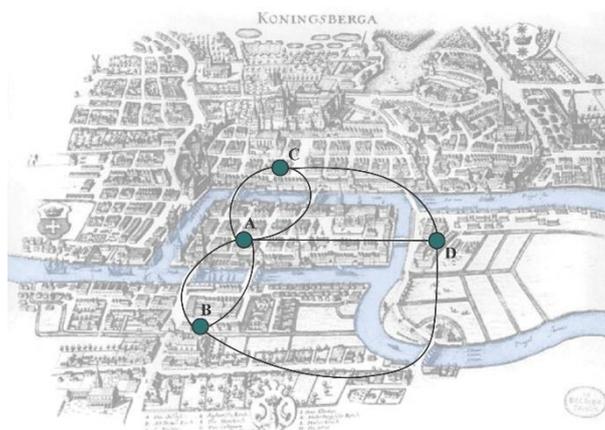


Figura 1.1 Mapa de Königsberg en la época de Leonhard Euler, que muestra dónde se encontraban los siete puentes y las ramas del río (en celeste). Superpuesta a la imagen de la ciudad el esquema simplificado (grafo) desarrollado por Euler.

Los grafos o redes son herramientas fundamentales para comprender el complejo mundo que nos rodea. Dado que los sistemas complejos suelen estar formados por múltiples componentes interaccionando, pueden ser representados mediante redes donde los nodos representan los componentes y los enlaces sus interacciones. Esta estructura les otorga a los grafos una gran versatilidad, lo que permite su adaptación a una infinidad de sistemas y la adopción de diversas formas (Albert & Barabási, 2002). Por ejemplo, en las redes sociales, los nodos pueden representar distintas características individuales, mientras que los enlaces reflejan las relaciones entre los individuos. Estos enlaces pueden ser dirigidos, como en el caso de las redes metabólicas, donde indican el flujo de reacciones químicas, o ser no dirigidos, como en el problema de los puentes de Königsberg. Además, los enlaces pueden tener asignado un peso, lo que permite representar la importancia o la fuerza de las interacciones, como el tráfico en una red de transporte. Los grafos pueden ser caracterizados por una amplia gama de propiedades, cuantitativas y cualitativas, asociadas tanto a los nodos como a los enlaces. Esta flexibilidad proporciona la capacidad de incorporar múltiples niveles de detalle, generando así una gran variedad de combinaciones posibles. Esta representación ofrece una manera eficiente de simplificar sistemas complejos, preservando la información esencial de su estructura, facilitando el análisis de fenómenos emergentes.

En la naturaleza, las especies se encuentran formando complejas redes de interacciones entre ellas y el ambiente, a lo que Darwin, en el último párrafo de *El origen de las especies* (1859), se refirió como un banco enmarañado (“*entangled bank*”) y nosotros llamamos redes ecológicas. Las redes ecológicas pueden representar distintos tipos de interacciones entre especies: tróficas (de alimentación), mutualistas (de polinización, dispersión de semillas), de competencia (interferencia por el uso de los recursos comunes), amensalistas y comensalistas. En particular, una red trófica es un modelo conceptual de la estructura de una comunidad, donde los nodos representan especies y los enlaces, las interacciones depredador–presa entre ellas. Los enlaces pueden describirse cualitativamente mediante una variable binaria (1 ó 0, presencia o ausencia de interacción) o cuantitativamente mediante un número real que caracteriza el peso (o fuerza) de la interacción. En el primer caso la red se denomina “no ponderada” y, en el segundo, “ponderada” (Landi et al., 2018). Las interacciones de alimentación entre especies subyacen al flujo de materia y energía de un ecosistema y median las respuestas de las especies a perturbaciones naturales y antropogénicas. Entender los fenómenos ecológicos y matemáticos detrás de las redes tróficas y, más ampliamente, de las redes ecológicas, es central para entender el destino de la biodiversidad y los ecosistemas en respuesta a perturbaciones (Pascual & Dunne, 2005).

El estudio de las redes tróficas implica describir su estructura, es decir, la forma en que las especies están conectadas entre sí, comprender las reglas que gobiernan esta estructura y evaluar cómo la estructura de la red impulsa la dinámica ecológica. A la luz del cambio climático, la pérdida de biodiversidad, la contaminación y otros estresores antropogénicos, los estudios de redes tróficas se han enfocado en responder una pregunta que se remonta a los fundamentos de la ecología: ¿Cuál es la relación entre la estructura de una comunidad ecológica y su funcionamiento y estabilidad? Tradicionalmente, se creía que la diversidad de un ecosistemas conducía a una mayor estabilidad hasta que, en 1972, Robert May desafió esta noción intuitiva mediante un enfoque matemático riguroso, demostrando que la diversidad podía ser

desestabilizante (May, 1972, 1973; McCann, 2000). Este hallazgo fue desconcertante, ya que los ecosistemas reales son, sin duda, complejos, diversos y aparentemente estables, e inició un debate duradero sobre la "complejidad–estabilidad" en la comunidad científica, que continúa hasta nuestros días (Landi et al., 2018). En este contexto, la complejidad asociada a la estructura de una comunidad está definida por su riqueza (número de especies), la densidad de interacciones (enlaces tróficos promedio por especie) y conectancia (densidad de interacciones dividida por la riqueza, que representa la proporción de interacciones establecidas en relación con el número total de interacciones posibles) (Gardner & Ashby, 1970). De esta manera, una red trófica es considerada más compleja cuanto mayor es la cantidad de especies y el número de interacciones entre ellas. Sin embargo, el verdadero avance radicó en la aproximación al problema. May buscaba establecer una relación entre las métricas estructurales (también llamadas topológicas) de las redes tróficas y la estabilidad de las comunidades, marcando el surgimiento de lo que hoy conocemos como la teoría de redes tróficas. Desde entonces, han sido propuestos muchos patrones estructurales estabilizadores: la presencia de compartimentos o módulos (grupos de especies que interactúan más fuertemente entre ellas que con especies de otros grupos), la predominancia de interacciones débiles sobre fuertes (Saint-Béat et al., 2015), entre otros (ver Tabla 2.2 en el [Capítulo 2](#) para más métricas de redes y su relación con la estabilidad).

Es importante destacar que la teoría de redes tróficas ha sido desarrollada principalmente a partir de estudios en ecosistemas terrestres y dulceacuícolas, siendo escasos los estudios que logran compilar redes tróficas marinas de alta resolución (Link, 2002). Aún más, la mayoría fueron desarrolladas para regiones templadas y tropicales (por ej., Link, 2002; Dunne et al., 2004; Miller et al., 2010; Navia et al., 2016; Bornatowski et al., 2017; Funes et al., 2022). En los últimos años, las regiones polares y subpolares han adquirido gran relevancia como laboratorios modelo para evaluar los efectos del cambio climático global y las perturbaciones de origen antrópico y el enfoque de redes complejas ha aportado significativamente a la comprensión de la respuesta de las comunidades a estos cambios (McMeans et al., 2013; De Santana et al., 2013; Kortsch et al., 2021; López-López et al., 2022; Marina et al., 2024).

2. Ecosistemas de altas latitudes

Los ecosistemas de altas latitudes se diferencian notablemente del resto por sus características climáticas, físicas y ambientales únicas. La dinámica de las variables ambientales en estas regiones está regida por el fotoperiodo estacional, lo que resulta en variaciones extremas en la radiación solar y en la longitud del día y la noche a lo largo del año. Como resultado, estos entornos se caracterizan por ser fríos y estar fuertemente influenciados por la nieve y el hielo (Clarke & Harris, 2003). En estas latitudes, abundan los fiordos, originados por la inundación marina de antiguos valles excavados por glaciares. Constituyen estuarios en términos oceanográficos, ya que están muy influenciados por la descarga de agua dulce proveniente del deshielo de los glaciares que los rodean (Syvitski et al., 1987). Esta descarga altera las condiciones fisicoquímicas, tales como la temperatura y salinidad, con consecuencias en la estratificación de la columna de agua, que varía tanto en distancia al glaciar como estacionalmente, siendo más pronunciada en los meses de primavera y verano. Estos ecosistemas son considerados puntos calientes (o, por su término en idioma

inglés, *hotspots*) de biodiversidad (Grange & Smith, 2013). Las características que confieren singularidad a las regiones polares también las vuelven altamente susceptibles a los cambios ambientales. Los ecosistemas polares del sur del planeta han permanecido relativamente aislados, prístinos y lejos de las presiones antropogénicas. Sin embargo, estos ecosistemas están cada vez más expuestos a múltiples estresores regionales o locales, como el calentamiento global, las invasiones biológicas, la explotación antropogénica de los recursos naturales, entre otros (Clarke & Harris, 2003; IPCC, 2022).

Rodeando al continente antártico se encuentran las expresiones australes de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico caracterizada por presencia de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA), considerada la más intensa e importante del planeta. Circula sin interrupción de oeste a este aproximadamente entre las latitudes 45-60°S, debido a la existencia de un gradiente de presión, que aumenta desde latitudes medias a altas en el hemisferio sur, provocando vientos desde el oeste de gran velocidad, haciendo que las aguas superficiales circulen en el mismo sentido alrededor de la Antártida. La CCA tiene una gran influencia en el clima regional y global, así como en la distribución de nutrientes, en la dinámica productiva de todos los océanos y en la biodiversidad marina. Se pueden distinguir en distintos “frentes”, masas de agua que se diferencian por sus propiedades fisicoquímicas, asociados a la divergencia y convergencia de aguas (Figura 1.2): hacia el norte de la CCA se ubica el Frente Polar (FP), que es considerado el límite de la región Antártica; a continuación, se ubica una zona transicional llamada Zona Frontal Polar, limitada por el FP hacia el sur y el Frente Subantártico (FSA) al norte; y, por último, el Frente Subtropical (FST) delimita la región Subantártica (Talley et al., 2011).

La Antártida, el continente más austral de la Tierra, se encuentra aislada de las plataformas continentales adyacentes, y la CCA sostiene el aislamiento biológico a nivel continental (Barnes et al., 2006; Chown et al., 2015). El continente antártico abarca una superficie de 14 millones de km², con aproximadamente el 98% de su territorio cubierto por hielo (Peck, 2018). Destaca por registrar las temperaturas y la humedad atmosférica promedio más baja, convirtiéndola en el desierto más extenso del planeta, así como por ser notablemente ventoso y tener la altitud media más alta de todos los continentes.

La Antártida es una de las regiones más severamente afectadas por los fenómenos asociados al cambio climático global, aunque este impacto no es homogéneo en todo el continente (Turner et al., 2005). Desde la segunda mitad del siglo XX, el norte de la Península Antártica ha experimentado el mayor incremento de la temperatura media anual del aire (Turner et al., 2020). Este aumento ha sido acompañado por eventos anómalos de temperatura media regional, conocidos como olas de calor, alcanzando niveles sin precedentes durante los veranos antárticos (González-Herrero et al., 2022). Se estima que, hacia finales del siglo, el número de estos eventos se duplicará en la mayor parte de la Antártida (Feron et al., 2021). Como consecuencia, el clima en la Península Antártica está atravesando una transición, pasando de un clima polar, frío y seco, a uno de tipo subantártico, caracterizado por temperaturas más cálidas y mayor humedad (Montes-Hugo et al., 2009). Esto ha tenido severas consecuencias en la criósfera: la mayoría de los glaciares que actualmente bordean fiordos se encuentran en un dramático y acelerado retroceso, con reducción del área cubierta de hielo y una expansión de las costas (Cook et al., 2016). Además, la extensión y duración

del hielo marino ha mostrado una variación interanual y regional sustancial (Loeb et al., 1997; Stammerjohn et al., 2008). Las formas de vida marinas que habitan la región antártica están altamente adaptadas y las características de su historia de vida están intrínsecamente ligadas a la dinámica del hielo de esta región. Es por ello por lo que los efectos del cambio climático están modificando notablemente la productividad, la biodiversidad y el funcionamiento general de los ecosistemas marinos de la Península Antártica (Peck, 2018).

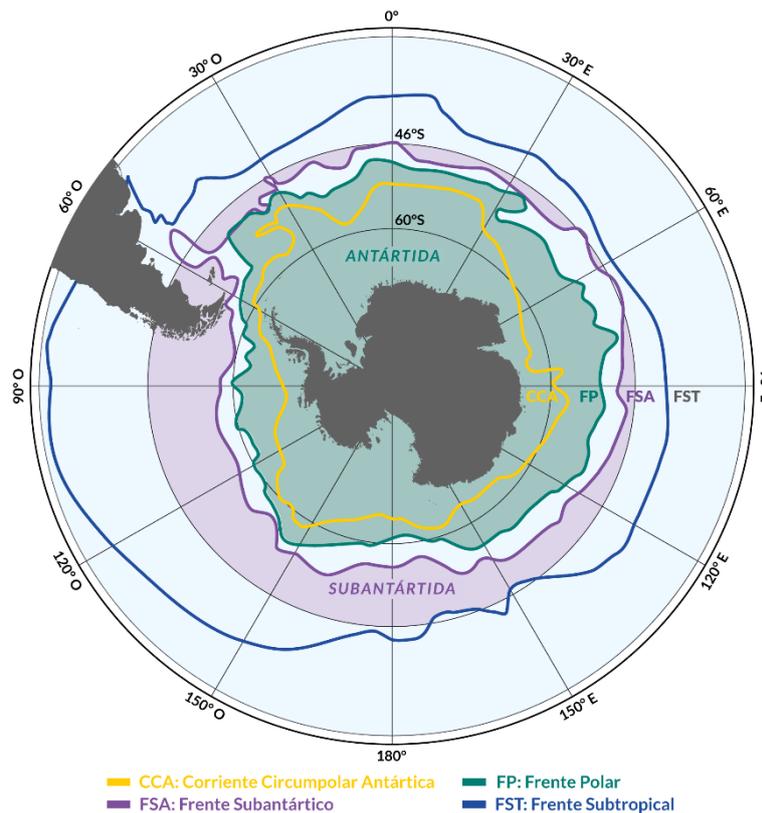


Figura 1.2. Mapa de la ubicación de las regiones Antárticas y Subantárticas y sus límites. Adaptado de Leppe et al. (2007), Talley et al. (2011) & Moon et al. (2017).

La delimitación de la región Subantártica es más difícil de determinar (Terauds et al., 2012) y depende desde qué disciplina se la defina (Selkirk, 2007). Tradicionalmente se considera que la región incluye las aguas entre el Frente Polar (FP) y el Frente Subtropical (FST) (Talley et al., 2011; Moon et al., 2017), abarcando latitudes que van desde los 60°S hasta los 46°S aproximadamente (Pendlebury & Barnes-Keoghan, 2007) (Figura 1.2). Esta área incluye el extremo sur de Sudamérica, siendo la zona continental más cercana a la Antártida y con la que comparte una historia biogeográfica más reciente. Hace aproximadamente 34 millones de años ocurrió la apertura del pasaje de Drake y el establecimiento de la CCA (Barker & Thomas, 2004), convirtiendo a estas dos regiones en zonas biogeográficas distintas, con diferentes características ambientales y biodiversidad (Downey et al., 2012; Griffiths & Waller, 2016).

La región Subantártica está sujeta a complejas interacciones entre el ambiente (la atmósfera, la tierra, la criósfera y el océano), la flora y fauna locales y las actividades humanas. El clima subantártico se caracteriza

por un rango de temperatura relativamente bajo y estable entre -5°C y $+15^{\circ}\text{C}$. Al experimentar condiciones menos severas en comparación con la Antártida, presenta una mayor diversidad biológica (Griffiths & Waller, 2016). En su vasta extensión, unos $132,291\text{ km}^2$ (Giesecke et al., 2021), se encuentran los últimos vestigios de la última glaciación, convirtiéndolo en uno de los reservorios de agua dulce más importante del mundo. Dada su ubicación, es un centro clave de acoplamiento océano-atmosférico y de la circulación de la masa de agua del océano, con consecuencias en la distribución regional y global del calor, los gases disueltos y, a través del transporte de nutrientes, la productividad global de los océanos.

Junto con la Antártida, la región Subantártica es considerada una de las más sensibles al cambio climático. Los registros climáticos, desde mitad del siglo XX, han mostrado una tendencia al calentamiento de la temperatura del aire en esta región (Pendlebury & Barnes-Keoghan, 2007; Nel et al., 2023), y se proyecta que seguirá calentándose durante el siglo XXI (IPCC, 2023). Además, está ocurriendo una intensificación de los vientos en la región Subantártica que estarían afectando a la CCA, aumentando su fuerza de circulación y generando una migración gradual hacia el sur de la corriente y sus frentes asociados (D. W. J. Thompson & Solomon, 2002; Gillett & Thompson, 2003; Gille, 2008). Acoplado al cambio climático, la intensificación de las actividades y el transporte humano, principalmente entre la región Subantártica y la Península Antártica, están reduciendo las barreras de aislamiento del continente antártico, y planteando un serio peligro ante la invasión y el establecimiento de especies no nativas, con el potencial de provocar homogeneización de las biotas marinas y reducir el carácter endémico de la fauna antártica (Aronson et al., 2007; Chown et al., 2012; Griffiths & Waller, 2016; Fraser et al., 2018; McCarthy et al., 2019; Hughes et al., 2020; Grant et al., 2021).

2.1. Antártida: Caleta Potter

Caleta Potter ($62^{\circ}14'S$, $58^{\circ}38'O$) es un fiordo tributario de la bahía Guardia Nacional, con una extensión aproximada de 9 km^2 , situado al sudeste de la isla 25 de Mayo del archipiélago de las islas Shetland del Sur, en la Península Antártica (Figura 1.3). Desde 1953, se encuentra asentada la Base Científica Argentina Carlini, que ha permitido que este sea uno de los ecosistemas más largamente monitoreados en toda la Península Antártica (Wiencke et al., 1998, 2008; Schloss et al., 2012; Kim et al., 2018; Antoni et al., 2024).

El glaciar Fourcade, que rodea la caleta hacia el norte y el este, cubrió una parte significativa de este fiordo hasta la década de 1950. Desde entonces, ha experimentado un proceso acelerado de retracción, con una velocidad de retroceso de 40 m año^{-1} (Rückamp et al., 2011), alcanzando su posición actual sobre tierra en 2016 (Figura 1.4.a). Esta retracción ha dado lugar a la formación de morfologías submarinas, como morrenas, marcas de roca y de erosión por hielo, que delimitan zonas con diferentes características en términos de sustrato, profundidad y topografía. Combinado con las condiciones ambientales actuales asociadas a la influencia del agua de deshielo, se pueden delimitar tres áreas (Wöflf et al., 2014; Jerosch et al., 2018; Neder et al., 2022) (Figura 1.3 y 1.4): (1) la caleta externa ($\sim 2.5\text{ km}^2$), libre de hielo hace al menos 60 años, es la zona con menos influencia glaciar y que conecta con aguas abiertas, presenta profundidades máximas de 185 m y sustrato arenoso con rocas hacia las costas colonizadas por grandes biomásas de macroalgas; (2) la caleta interna ($\sim 1.45\text{ km}^2$), es la zona de mayor influencia glaciar, con

profundidades que no superan los 50 m, caracterizado por sustrato fangoso inhabitado principalmente por especies bentónicas filtradoras (ascidias, esponjas, etc.); y (3) la caleta media ($\sim 1.65 \text{ km}^2$), que actúa como una zona de transición, combina sustrato rocoso y blando, y posee profundidades intermedias. La distribución de agua dulce cargada de sedimentos está condicionada por los vientos, siguiendo una circulación ciclónica. El agua entra desde la bahía Guardia Nacional, fluyendo desde la parte externa hacia la media por la costa noroeste. Luego, se produce un giro en la caleta más interna frente al glaciar. Esto crea un gradiente de turbidez, con niveles bajos en la costa norte, altos frente al glaciar y niveles intermedios en la costa sur (Roese & Drabble, 1998; Monien et al., 2017).

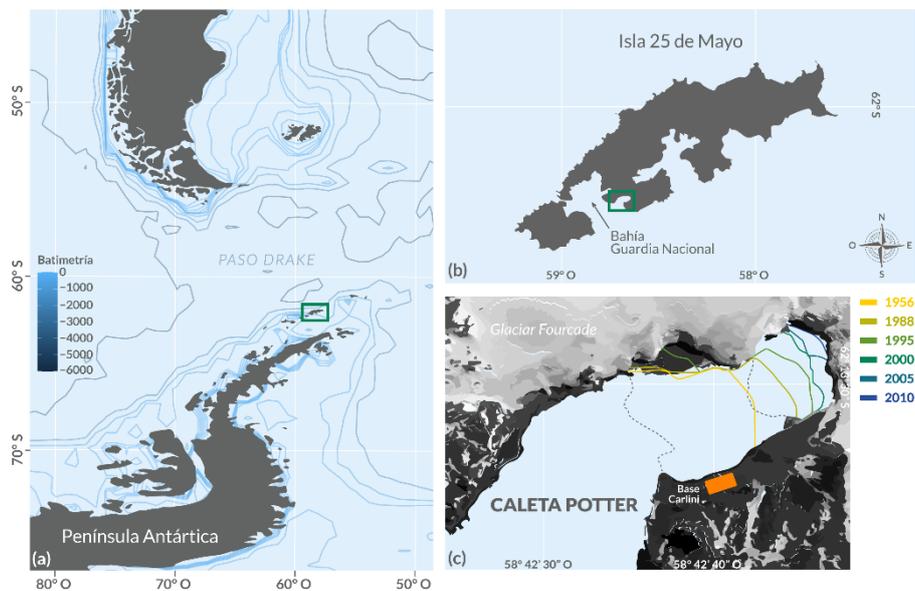


Figura 1.3. Mapa de caleta Potter y su ubicación en la isla 25 de Mayo (islas Shetland del Sur, Península Antártica). **(a)** El mapa bicontinental y su batimetría se dibujó utilizando el paquete de R 'marmap' (Pante & Simon-Bouhet, 2013) **(b)** El archivo de forma de contorno para la isla 25 de Mayo se obtuvo del Instituto Geográfico Nacional (www.ign.gob.ar). **(c)** Mapa de caleta Potter adaptado de Rückamp et al. (2011) & Neder et al. (2022). Las líneas punteadas grises indican morfologías submarinas que delimitan la caleta en zonas interna, media y externa, desde el glaciar hacia el mar abierto, correspondientemente. Las líneas coloreadas indican la posición del glaciar entre los años 1956 y el 2010.

Caleta Potter es a menudo considerada un ejemplo del posible futuro de los ecosistemas del sur de la Península Antártica. El marcado calentamiento regional, especialmente durante los meses de primavera-verano, ha resultado en un aumento de la temperatura superficial del agua y una reducción de la salinidad (Bers et al., 2013); se ha observado un aumento en la descarga de agua de deshielo glaciar y sedimentos, debido al retroceso glaciar (Meredith et al., 2018), una tendencia a la reducción en la cobertura de hielo marino (Schloss et al., 2012) así como un aumento en los disturbios asociados al impacto por hielo (Quartino et al., 2013; Pasotti, Manini, et al., 2015; Deregibus et al., 2017). Estos cambios han desencadenado respuestas biológicas tanto a nivel de especies como de comunidades, incluyendo cambios

en la abundancia, diversidad y distribución de especies, alterando la estructura y el funcionamiento de este ecosistema.

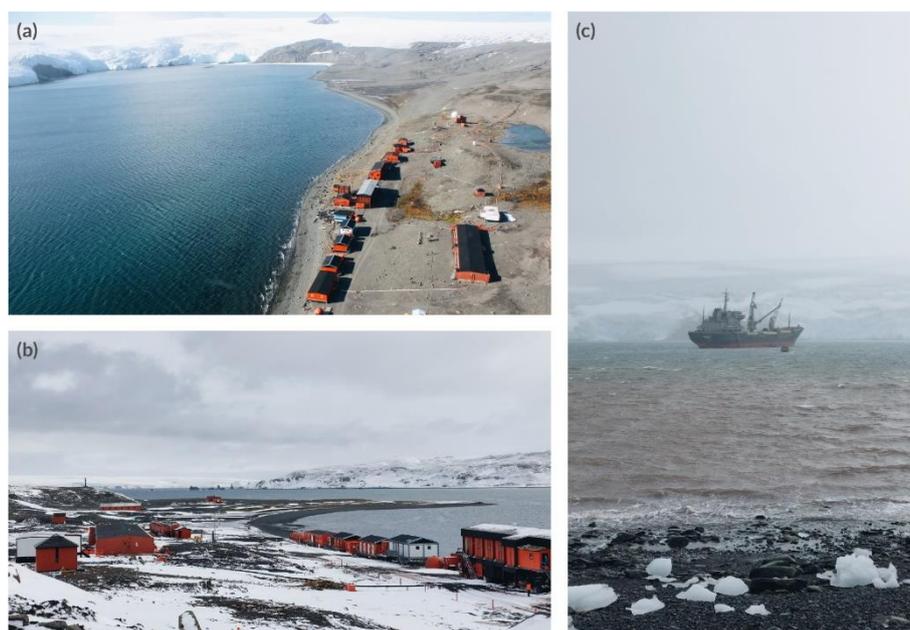


Figura 1.4. Vista de caleta Potter durante la campaña de verano 2022-2023. **(a)** Fotografía aérea donde se observa la base Carlini, el frente del glaciar Fourcade, su actual ubicación sobre tierra, y la caleta interna. **(b)** Fotografía de la zona media de la caleta con aguas superficiales marrones, correspondientes a agua dulce de deshielo. **(c)** Fotografía donde se observa la base Carlini y la apertura de caleta externa hacia mar abierto. Fotografías: I. D. Rodríguez.

A nivel de la base de la red trófica, los productores primarios, se distinguen distintas respuestas de las comunidades pelágicas (fitoplancton) y bentónicas (micro y macroalgas). El derretimiento glaciar afecta la producción primaria fitoplanctónica al reducir la salinidad del agua, la estratificación de la columna de agua, la penetración de la luz y la disponibilidad de nutrientes (Schloss et al., 2012). En el contexto del aumento de la temperatura y olas de calor, se observaron cambios en la biomasa y la composición de la comunidad de fitoplancton, con una transición de microplancton a nanoplancton (Antoni et al., 2020, 2024; Latorre et al., 2023). Esto se traduce a que, en áreas fuertemente influenciadas por el derretimiento glaciar (caleta interna), la red trófica planctónica está dominada por el bucle microbiano en lugar de ser predominantemente herbívora (García et al., 2016, 2019). Por otro lado, las macroalgas bentónicas están siendo influenciadas por la disminución de la capa de hielo marino (mayor disponibilidad de luz), el aumento de los niveles de sedimentos en la columna (menor penetración de luz) y la liberación de nuevas áreas libre de hielo disponibles para la colonización asociadas al retroceso de los glaciares (Deregibus et al., 2016). El cambio climático parecería estar afectando positivamente la distribución y producción neta de macroalgas bentónicas (Deregibus et al., 2023; Iken et al., 2023) y el detrito derivado de ellas (Braeckman et al., 2019). Por último, el aumento de la escorrentía de los glaciares ha conducido a una disminución de la producción primaria de microalgas bentónicas (Hoffmann et al., 2019; Braeckman et al., 2021), alterando

el equilibrio de las fuentes de alimento para los consumidores secundarios hacia el consumo de detritos de macroalgas (Braeckman et al., 2024).

Además, en la comunidad bentónica se ha observado un cambio en la estructura y distribución de las especies. En áreas con frecuentes desprendimientos de hielo y afectadas por el aporte de sedimentos como en la caleta interna, se ha registrado un cambio en la dominancia de especies, pasando de especies filtradoras, como las ascidias, a un conjunto más diverso, con una mayor presencia de especies carroñeras y oportunistas (Pasotti et al., 2015; Sahade et al., 2015). Sin embargo, al mismo tiempo y como sucede con las macroalgas, hubo una expansión del bentos hacia áreas nuevas libres de hielo formando ensambles con una alta riqueza de especies, diversidad y complejidad estructural (Lagger et al., 2017, 2018). Por otro lado, se han informado eventos de mortalidad masiva del krill antártico *Euphasia superba* y el tunicado *Salpa thompsoni* en caleta Potter, vinculados a la elevada presencia de material particulado litogénico asociado al deshielo del Glaciar Fourcade (Fuentes et al., 2016).

2.2. Subantártida: Canal Beagle

El canal Beagle (54° 53'S, entre 66° 30'O y 70°O, Figura 1.5) es un valle glaciario inundado por una ingresión marina hace aproximadamente 8000 años (Rabassa et al., 2000; Bujalesky, 2011). Conecta los océanos Pacífico y Atlántico, con agua fluyendo desde el primero hacia el segundo, es decir, de oeste a este (Martín et al., 2023). Las aguas transportadas desde el Pacífico hacia el canal son abastecidas principalmente por la corriente del Cabo de Hornos, que transporta agua del Frente Subantártico a lo largo de los ~270 km de la costa sur de la Isla Grande de Tierra del Fuego, la más grande del Archipiélago Fueguino. En su recorrido va formando un sistema de complejos canales con un ancho promedio de ~4 km y una profundidad muy variable en todo su trayecto, alcanzando un máximo de 644 m (Balestrini et al., 1998). Esta región constituye un ecosistema único donde el mar se encuentra con densos bosques subantárticos de lenga (*Nothofagus pumilio*) y extensas turberas.

El canal Beagle responde a una dinámica fiordo-estuarina controlada por ingresos estacionales (principalmente en primavera-verano) y significativos de fuentes de agua dulce (ríos, arroyos, glaciares, descargas urbanas), acompañado de nutrientes y material particulado de origen terrestre (Amin et al., 2011; Garzón Cardona et al., 2016; Rodríguez-Flórez et al., 2023). De esta manera, se genera un gradiente oeste-este de menor a mayor salinidad (Rodríguez-Flórez et al., 2023). Aunque se caracteriza por una alta concentración de nutrientes, es considerado de baja concentración de clorofila, siendo la irradiancia solar el factor limitante para el inicio de la producción fitoplanctónica (Amin et al., 2011).

Geopolíticamente, este canal tiene la particularidad de ser compartido por dos naciones: Argentina y Chile. La parte occidental del canal pertenece exclusivamente a Chile, mientras que la parte oriental es compartida, con Argentina al norte y Chile al sur, marcando la frontera entre ambos países (Figura 1.5.c). El tramo argentino del canal Beagle se extiende desde bahía Lapataia (54° 51'S, 68° 34'O), dentro del Parque Nacional Tierra del Fuego, hasta su salida al Atlántico, con una profundidad máxima de 200 m (Balestrini et al., 1998). En esta área, la isla Gable representa un punto de separación en las características batimétricas

y oceanográficas, definiendo lo que se conoce como el canal interno y el canal externo. El canal interno, al oeste de la isla, es más profundo y con un sustrato principalmente lodoso (Brambati et al., 1991). La presencia de morrenas glaciares someras limita el intercambio de aguas con los océanos circundantes (Antezana, 1999) y recibe mayor aporte de agua dulce, resultando en aguas de menor salinidad y temperatura (Iachetti et al., 2021). Por otro lado, el canal externo, al este de la isla, es más somero, con un sustrato arenoso (Brambati et al., 1991), y recibe una mayor influencia de aguas del Atlántico. Dada la extensión y heterogeneidad del canal Beagle, en esta tesis vamos a enfocarnos en el canal interno.

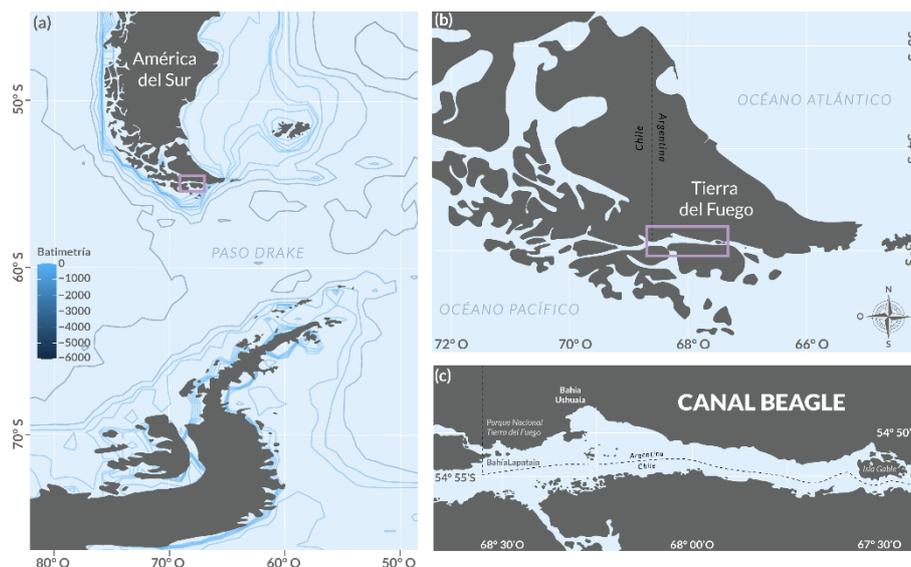


Figura 1.5. Mapa del canal Beagle y su ubicación en la isla de Tierra del Fuego (Argentina, América del Sur). **(a)** El mapa bicontinental se dibujó utilizando el paquete R '*marmap*' (Pante & Simon-Bouhet, 2013). Los archivos de forma de contorno de **(b)** Tierra del Fuego y **(c)** el canal Beagle fueron adaptados de Aguirre et al. (2012) & Iachetti et al. (2021), correspondientemente.

A pesar de que existe una tendencia al calentamiento en la región Subantártica (Pendlebury & Barnes-Keoghan, 2007; Olivares-Contreras et al., 2019; Nel et al., 2023), actualmente se desconoce la magnitud y dirección de los cambios proyectados en el sur de Sudamérica, incluido el canal Beagle (Calvin et al., 2023). Sin embargo, este ecosistema se encuentra amenazado por una amplia variedad de presiones antropogénicas.

En la costa del canal interno, específicamente en la bahía que lleva su nombre, se ubica la ciudad de Ushuaia ($54^{\circ} 49'S$, $68^{\circ} 19'O$), la más austral del mundo, fundada en 1884 y en constante crecimiento poblacional durante los últimos 40 años (de 11.443 en 1980 a 80.371 en 2022; INDEC, 2022), relacionado principalmente con el desarrollo industrial y el turismo. Desafortunadamente, este crecimiento demográfico no siempre ha estado acompañado de planificación urbana, lo que ha resultado en una gestión insuficiente de los residuos sólidos y de los efluentes urbanos e industriales (Gil et al., 2011; Diodato et al., 2020). Además, se identificó un aumento en la cantidad de nutrientes inorgánicos asociados al tráfico industrial,

turístico y marítimo (Amin et al., 1996). Este aumento de nutrientes, asociado a la contaminación, tiene graves consecuencias para el ecosistema del canal Beagle, especialmente para una especie clave: el cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*), una alga parda que forma densos bosques en el litoral rocoso del canal. Estos bosques submarinos, que asombraron a Darwin por su tamaño y compleja morfología, actúan como ingenieros ecosistémicos al alterar las condiciones del agua y proporcionar hábitat y refugio contra la depredación para diversas especies, aumentando la diversidad local (Adami & Gordillo, 1999; Graham et al., 2007; Bruno et al., 2018). Sin embargo, las descargas de sedimentos y nutrientes a la columna de agua pueden reducir la penetración de la luz y afectar el crecimiento y la morfología del cachiyuyo. Esto podría llevar a la sustitución de los bosques de algas por comunidades menos diversas y complejas, como los céspedes de algas, con implicaciones críticas para la fauna y el ecosistema a largo plazo si los niveles de contaminación continúan aumentando (Kaminsky et al., 2024).



Figura 1.6. Vista del canal Beagle en primavera de los años 2022 y 2023. **(a)** Fotografías área donde se observan la ciudad y bahía Ushuaia. **(b)** Fotografía desde el centro del canal donde se observan bosques de macroalgas sobresaliendo por la superficie del agua. Fotografías: I. D. Rodríguez.

Una de las mayores amenazas a la biodiversidad nativa y al funcionamiento del ecosistema del canal Beagle es la introducción de especies exóticas. Desde hace varias décadas, se ha observado la presencia de salmónidos, como el salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), en lagos y ríos de la Patagonia, tanto del lado argentino como chileno (Figuroa-Muñoz et al., 2023). La invasión de esta especie está asociada a la introducción intencional para la pesca recreativa (Astorga et al., 2008) y a la accidental asociada al cultivo de salmónidos en Chile. Uno de los problemas asociados a esta actividad industrial es el escape de individuos desde las jaulas de cultivo al ambiente natural pudiendo afectar a la biodiversidad local a través de la depredación, la competencia y la propagación de enfermedades y parásitos, entre otros (Quiñones et al., 2019). El establecimiento y expansión de poblaciones del salmón Chinook en bahías y ríos que

descargan en el canal Beagle (Fernández et al., 2010; Chalde & Fernández, 2017; Nardi et al., 2019) supone un grave peligro, ya que al ser un depredador superior que vive en el mar y solo migra a los ríos para reproducirse, se alimentaría de múltiple especies de peces nativas, como los nototénidos, e invertebrados de relevancia económica, como la centolla (*Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*), el recurso pesquero más importante de esta zona, y ecológica como la langostilla (*Grimothea gregaria*), la especie más abundante del ecosistema (Arntz & Gorny, 1996; G. D. James & Unwin, 1996; Fernández et al., 2010).

Otra actividad industrial que pone en peligro el ecosistema es la presión pesquera de especies económicamente importantes como la centolla (*Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa*), actividad para la cual existe una estricta regulación, pero no tan estricto control (Lovrich, 1997).

3. Estructura de la tesis

En la [Introducción](#) de esta tesis, se destaca el extenso conocimiento acumulado sobre la respuesta de ciertas especies o grupos funcionales (productores primarios, krill, especies bentónicas filtradoras, etc.) a diversos estresores asociados al cambio climático y a las perturbaciones humanas en ecosistemas de altas latitudes australes. Sin embargo, es un desafío determinar el efecto neto de estos disturbios sobre las ya de por sí complejas redes de interacciones entre especies, como las redes tróficas, y su impacto en el funcionamiento y estabilidad de estos ecosistemas. Por esta razón, es esencial comprender las diferencias (y similitudes) entre los ecosistemas de las regiones Antártica y Subantártica para monitorear los cambios en curso y anticipar los que esperan que se produzcan en las próximas décadas.

El **objetivo** de esta tesis es, mediante enfoques topológicos y dinámicos, **analizar y comparar la estructura y estabilidad de las redes de interacciones tróficas de ecosistemas marinos Antárticos (caleta Potter) y Subantárticos (canal Beagle)**, en el marco de las crecientes alteraciones del ambiente derivadas del cambio climático global y las perturbaciones antropogénicas.

Se describe a continuación la estructura general de este trabajo de tesis. En el [Capítulo 2](#), se presenta el marco conceptual y práctico del análisis topológico de redes. Se explora la estructura, y se comparan la complejidad y estabilidad de las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle. En el [Capítulo 3](#), se profundiza en esta comparación considerando la dinámica poblacional de las especies que constituyen las redes tróficas. Para ello, se ajusta y aplica un modelo dinámico estocástico de Lotka-Volterra Generalizado con colonización. A través de numerosas simulaciones de la dinámica poblacional, se comparan la complejidad y estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle. Aún más, se explora la influencia de la tasa de colonización en la complejidad y estabilidad dinámica de ambas redes. En el [Capítulo 4](#), se presentan las bases metodológicas para estimar la fuerza de interacción trófica entre especies de un ecosistema, lo que permite pasar de una red topológica cualitativa a una cuantitativa. Esta metodología se aplica a la red trófica de caleta Potter, y a partir de las estimaciones obtenidas, se evalúa el rol de las especies en la estructura, estabilidad y fragmentación de la red mediante simulaciones de extinción. Finalmente, en el [Capítulo 5](#), se realiza una integración de los resultados obtenidos en los capítulos anteriores de este trabajo de tesis. Se discute la noción de Robert May (1972, 1973) sobre la

relación entre complejidad y estabilidad en el contexto de los hallazgos obtenidos para las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle. Se reflexiona sobre la relevancia de los aportes del presente trabajo en el marco de las alteraciones del ambiente producidas por el cambio climático global y las perturbaciones antropogénicas en los ecosistemas de estudio.

CAPÍTULO 2

Comparación topológica

Este capítulo ha sido publicado como:

Rodriguez I.D., Marina T.I., Schloss I.R., & Saravia L.A. (2022).
Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in
Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions.
Marine Environmental Research, 174, 105561.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>

Resumen

La estructura de las redes de interacciones tróficas (depredador–presa) juega un papel importante en la determinación de la estabilidad de los ecosistemas frente a perturbaciones. Los ecosistemas marinos de altas latitudes se están viendo afectados por factores de estrés ambiental e invasiones biológicas. En la Península Antártica, estas transformaciones son impulsadas principalmente por el cambio climático, mientras que, en la región Subantártica, las actividades antropogénicas son las principales responsables de los cambios observados. Comprender las diferencias entre estos ecosistemas es esencial para anticipar y monitorear los cambios en estas áreas. Este Capítulo explora y compara la estructura y estabilidad de las redes tróficas marinas en dos regiones de altas latitudes: caleta Potter en la Antártida y el canal Beagle en la región subantártica. Para ello, se recopiló las interacciones tróficas entre especies y se calcularon diversas métricas de complejidad, estructura y estabilidad. La red trófica del canal Beagle resultó ser más compleja que la de caleta Potter, con un mayor número de especies e interacciones entre ellas, un nivel trófico medio más alto y mayor omnivoría. Sin embargo, es menos estable y más vulnerable a la pérdida de especies altamente conectadas. A pesar de esta vulnerabilidad, la prevalencia de especies omnívoras y una mayor modularidad sugiere que el canal Beagle posee cierta capacidad de adaptación flexible, permitiendo amortiguar las perturbaciones antes de colapsar. En contraste, la red trófica de caleta Potter, aunque menos compleja, con menos especies e interacciones, nivel trófico medio y omnivoría menores, presentó mayor estabilidad. Su estructura más simple le estaría confiriendo una mayor capacidad de recuperación ante perturbaciones. Esta relación inversa entre complejidad y estabilidad observada en estas redes apoya las ideas propuestas por May (1972, 1973), que sugieren que una mayor complejidad estructural conduce a una menor estabilidad. No obstante, la existencia y persistencia de redes complejas en la naturaleza, como la del canal Beagle, indican que diferentes características estructurales pueden proporcionar mecanismos alternativos que optimizan la resiliencia de los ecosistemas frente a las perturbaciones. Este estudio subraya cómo las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle reflejan la diversidad de estrategias evolutivas en respuesta a distintas dinámicas ambientales y ofrecen una idea de cómo las redes tróficas marinas pueden adaptarse y persistir en un mundo en constante cambio.

1. Introducción

Las redes tróficas son representaciones de las interacciones depredador–presa que se producen en un ecosistema. Estas interacciones son fundamentales para comprender los flujos de materia y energía entre los organismos, y son impulsoras clave de la estructura, función y estabilidad de los ecosistemas (Pascual & Dunne, 2005). Sin embargo, la ocurrencia, intensidad y frecuencia de estas interacciones pueden y están viéndose alteradas por el cambio climático y estresores de origen antropogénico, al modificar los patrones de distribución y abundancia de las especies (Blois et al., 2013).

A pesar de que la estructura de las redes tróficas muestra algunas generalidades comunes entre distintos hábitats (Mora et al., 2018), se espera que condiciones ambientales y biogeográficas particulares moldeen la arquitectura de las redes de diferentes maneras (Song & Saavedra, 2020). Por ejemplo, la temperatura ha sido positivamente asociada con la complejidad de una red trófica, el número de niveles tróficos, de especies basales y el nivel de omnivoría (Gibert, 2019). Se espera que ecosistemas de regiones más templadas estén dominados por especies generalistas y que la heterogeneidad del hábitat promueva la complejidad de la red trófica en términos de número de especies e interacciones tróficas, niveles tróficos y omnivoría (Kortsch et al., 2019). Además, los ecosistemas con mayor productividad pueden sustentar más especies (Duffy et al., 2017) y cadenas tróficas más largas (Young et al., 2013).

Existe un extenso debate sobre la relación entre la complejidad y la estabilidad de una red. May (1972, 1973) fue el primero en proponer que cuanto más compleja es una red trófica, menos estable es. Desde entonces, muchos autores han probado y argumentado que la complejidad topológica por sí sola no afecta la estabilidad (James et al., 2015; Namba, 2015; Grilli et al., 2016; Landi et al., 2018). Recientemente, Wootton (2015) descubrió que a medida que las comunidades aumentaban en complejidad se volvían menos estables ante las perturbaciones, pero que los rasgos de las especies también afectaban el resultado de la perturbación. En particular, las perturbaciones que afectan a especies generalistas provocan extinciones secundarias, mientras que cuando se perturba a una especie especializada, la red es capaz de resistir una perturbación mayor antes de que ocurra una extinción.

Los ecosistemas marinos de altas latitudes se están viendo afectados por drásticas transformaciones ambientales y ecológicas, impulsadas por el cambio climático y las actividades antropogénicas (Clarke & Harris, 2003; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Meredith et al., 2018). La Península Antártica tuvo las tasas de calentamiento más altas registradas en todo el mundo en el último medio siglo (Steig et al., 2009; Turner et al., 2014). Se considera que esta zona está atravesando una transición de un clima de tipo polar frío-seco a un clima de tipo subantártico cálido-húmedo (Montes-Hugo et al., 2009), mientras se intensifican las actividades humanas (McCarthy et al., 2019; IAATO, 2023). Como consecuencia, existe un número creciente de observaciones acerca de cambios físicos y químicos (ej., retroceso de los glaciares, aumento de la entrada de sedimentos, reducción estacional del hielo marino, disminución de la salinidad superficial) y de las respuestas biológicas a los mismos (Cook et al., 2005; Schloss et al., 2012; Ducklow et al., 2013; Fuentes et al., 2016). Los cambios en la composición de las comunidades, la distribución de especies y la

abundancia (Pasotti et al., 2015; Sahade et al., 2015; Lager et al., 2017) respaldan dicha hipótesis de transición climática.

En el extremo sur de América del Sur se ubica el canal Beagle, un valle glacial subantártico inundado. Es la zona costera más cercana a la Antártida y comparte una historia biogeográfica relativamente reciente, de alrededor de 30 millones de años, cuando se estableció la Corriente Circumpolar Antártica (Barker & Thomas, 2004). Como resultado, estas áreas se convirtieron en dos regiones biogeográficas distintas, con diferentes características ambientales y de biodiversidad (Griffiths & Waller, 2016). Hoy en día, las perturbaciones que afectan a dichos ecosistemas tienen diferentes orígenes. El canal Beagle está amenazado principalmente por presiones antropogénicas: niveles crecientes de contaminación (aguas residuales urbanas, actividades industriales, tráfico marítimo y turismo) (Amin et al., 1996; Gil et al., 2011), la introducción de especies exóticas de salmón para la acuicultura (Fernández et al., 2010; Nardi et al., 2019) y la presión pesquera de especies económicamente importantes (Lovrich, 1997). Aunque no hay pruebas claras de que esta zona esté siendo afectada actualmente por el cambio climático debido a la falta de datos a largo plazo, se prevé que las temperaturas marinas aumenten a nivel mundial en los próximos 100 años (IPCC, 2023) y que esto afecte al sur de Sudamérica. Se espera que la distribución de las especies se desplace hacia los polos con el calentamiento, para que las mismas puedan seguir en ambientes que presenten su rango de temperatura preferido (Hickling et al., 2006). Ya existen informes de especies exóticas subantárticas en caleta Potter y la Península Antártica (Fraser et al., 2018; Cárdenas et al., 2020) y se ha propuesto que muchas tienen el potencial de invadir la Antártida (Diez & Lovrich, 2010; Hughes et al., 2020; López-Farrán et al., 2021). En este contexto, es necesario comprender las diferencias (y similitudes) entre las áreas subantárticas y antárticas para monitorear los cambios que están ocurriendo y que se espera que aumenten en las próximas décadas (Gutt et al., 2015; Griffiths et al., 2017). El desarrollo de modelos nos ayuda a predecir las respuestas de estos ecosistemas.

El **objetivo** de este capítulo es **explorar y comparar la estructura y estabilidad de las redes tróficas de los ecosistemas antárticos (caleta Potter) y subantárticos (canal Beagle) utilizando un enfoque topológico**. La hipótesis es que el canal Beagle, relativamente más cálido y productivo (Tabla 2.1), presentará una red trófica más compleja. En consecuencia, se espera que presente una menor estabilidad para hacer frente a las perturbaciones. Por otro lado, caleta Potter, fuertemente estacional, cubierta de hielo y menos productiva (Tabla 2.1), presentará una red trófica menos compleja y más estable.

2. Materiales & métodos

2.1. Sitios de estudio

Caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida) son dos sistemas marinos que presentan dinámicas fiordo-estuarinas, es decir, ambientes en los cuales el aporte de agua dulce tiene una gran influencia en las condiciones de la columna de agua. Al ser ecosistemas ubicados en altas latitudes, presentan una gran variabilidad estacional en la radiación incidente, factor que controla la temperatura del

aire y del agua, e indirectamente, la salinidad, la profundidad de la capa de mezcla, las partículas en suspensión de la columna de agua y la concentración de nutrientes. Dado que ambos sitios tienen alta disponibilidad de nutrientes, el principal factor limitante que condiciona la producción primaria es la irradiancia solar (Schloss et al., 2002; Amin et al., 2011). A pesar de sus similitudes, las características ambientales son marcadamente más extremas en Caleta Potter dada su ubicación antártica (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Resumen de las características ambientales de los ecosistemas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida).

| Características | Caleta Potter | Canal Beagle | Referencias |
|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|--|
| Temperatura del agua | | | Schloss et al., 2012; |
| Invierno (min) | -2.5 °C | 5 °C | Iachetti et al., 2021; |
| Verano (max) | 2 °C | 8.82 °C | Antoni et al., 2024 |
| Profundidad máxima | 200 m | 140 m | |
| Producción primaria (Chl a) | 0.615 µg L ⁻¹ * | 1.945 µg L ⁻¹ ** | Schloss et al., 2012; Iachetti et al., 2021 |

* Se calculó como el promedio de la concentración de Chl a de la caleta interna y externa, para los años 1991–2009.

** Se calculó como el promedio de la concentración de Chl a de dos sitios (bahía Lapataia y al sur de bahía Ushuaia) del canal interno, para los años 2012–2014.

2.2. Compilación de las redes tróficas

Se realizó una recolección y compilación bibliográfica de las interacciones tróficas (depredador–presa) de las especies presentes en cada sitio. Para caleta Potter, se actualizó la red trófica publicada por (Marina et al., 2018), manteniendo los mismos criterios que se utilizaron en su construcción: considerar solo vínculos tróficos confirmados por estudios de contenido estomacal y/u observaciones de campo, no teniendo en cuenta estudios experimentales y de biomarcadores (isótopos y ácidos grasos). No se consideraron peces pelágicos, aves marinas ni mamíferos debido a que, en primer lugar, la comunidad de caleta Potter se caracteriza por una alta densidad y biomasa de especies bentónicas, las cuales obtienen su energía principalmente de la producción primaria bentónica (micro y macroalgas) (Graeve et al., 2008; Pasotti et al., 2015; Braeckman et al., 2021), por lo que su contribución no es relevante para el flujo de materia y energía en dicha comunidad (Barrera-Oro, 2002), y, en segundo lugar, hasta donde se sabe, no existen registros publicados de mamíferos y aves marinas que ingresen a la caleta para alimentarse. La mayoría de los datos fueron tomados durante los meses de verano austral, cuando son llevadas a cabo la mayoría de las campañas de investigación antártica.

Dada la menor disponibilidad de datos sobre la dieta de las especies para el canal Beagle en comparación con caleta Potter, se incluyó información de estudios de biomarcadores (Ricciardelli et al., 2017), asegurando corroborar las interacciones con información bibliográfica. Cuando no se encontró información suficiente sobre la dieta de las especies presentes en el canal, se incluyeron enlaces tróficos reportados en ecosistemas subantárticos cercanos, tales como la región de Magallanes y la isla Navarino en la parte chilena del canal Beagle (Moreno & Jara, 1984; Castilla, 1985; Andrade Díaz, 2016). También se tuvo en cuenta la información sobre la dieta recopilada en estaciones distintas al verano, ya que en el canal Beagle

las interacciones tróficas no fluctúan significativamente durante el año, sino más bien la abundancia de las especies (Adami & Gordillo, 1999; Almandoz et al., 2011; Aguirre et al., 2012). Tampoco se consideraron mamíferos y aves marinas, aunque incluimos peces pelágicos dada su abundancia e importancia como presa en el canal Beagle (Ricciardelli et al., 2020).

2.3. Topología de las redes tróficas

Las redes tróficas se definen mediante una matriz de adyacencia (A) de interacciones por pares, en la que cada elemento $a_{ij} = 1$ cuando la especie j se alimenta de la especie i , y $a_{ij} = 0$ en caso contrario (Figura 2.1.a). A partir de esta matriz se puede obtener un grafo dirigido con L enlaces tróficos que conectan S nodos o especies tróficas (Figura 2.1.b). Las especies tróficas pueden corresponder a: grupos de especies biológicas, grupos taxonómicos por encima del nivel de especie debido a la falta de resolución de la dieta (género, familia), organismos que comparten los mismos conjuntos de depredadores y presas, y compartimentos de materia no viva (ej., detrito, necromasa). De ahora en adelante se utilizará el término “especie” como sinónimo de “especie trófica” (Briand & Cohen, 1984).

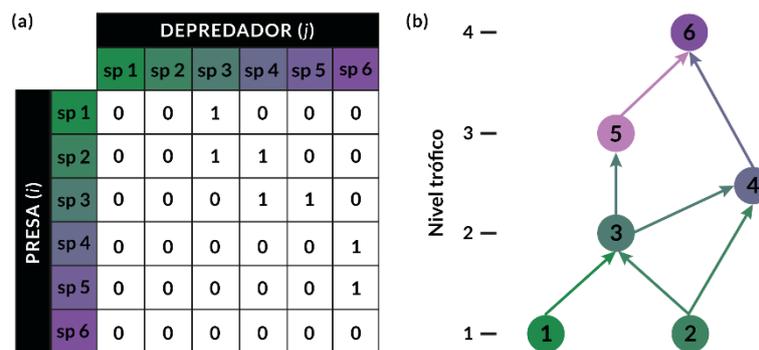


Figura 2.1. (a) Representación de una matriz de adyacencia (A) binaria arbitraria donde cada celda es un elemento a_{ij} , las especies de la columna representa los depredadores j y las especies de las filas las presas i . (b) Grafo resultante dirigido y no ponderado, ordenado según el nivel trófico de las especies. En este caso, el número de nodos es $S = 6$ y el de interacciones $L = 7$.

La estructura y complejidad de las redes fue descrita con métricas ampliamente utilizadas en estudios de redes tróficas (J. M. Montoya et al., 2006; Landi et al., 2018; Delmas et al., 2019), como densidad de interacciones, conectancia, porcentaje de especies basales/intermedias/superiores, nivel trófico medio y omnivoría (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Lista de métricas de red analizadas, definiciones e implicaciones ecológicas relevantes relacionadas con la estructura, complejidad y estabilidad de las redes tróficas.

| Métrica de red | Definición y significado ecológico | Referencia |
|--|--|---|
| Número de especies (<i>S</i>) | Número de especies tróficas (nodos) en una red trófica. Representa la diversidad de especies y tiene implicaciones para la persistencia del ecosistema. | May, 1973; Tilman, 1996 |
| Número de interacciones (<i>L</i>) | Número de interacciones tróficas (enlaces) en una red trófica. Representa el número de vías por las que pueden fluir la materia y la energía. | Dunne et al., 2002 |
| Conectancia (<i>C</i>) | Proporción de interacciones establecidas entre las especies, en relación con todas las interacciones posibles. Estimador de la robustez de la red trófica ante perturbaciones y estabilidad del ecosistema. Ver Ecuación 2.1. | May, 1973; Dunne et al., 2002; Saint-Béat et al., 2015; Delmas et al., 2019 |
| Porcentaje de especies basales (% Basales) | Proporción de nodos que no se alimentan de ninguna otra especie (p. ej., productores primarios, nodos no vivos). Las especies basales definen la forma de la base de la red trófica. | Briand & Cohen, 1984 |
| Porcentaje de especies superiores (% Superiores) | Proporción de especies sin depredadores. Los depredadores superiores pueden controlar la estructura del ecosistema mediante el control de los niveles tróficos inferiores. | Briand & Cohen, 1984; Frank et al., 2005 |
| Porcentaje de especies intermedias (% Intermedias) | Proporción de especies con al menos una presa y un depredador. Las especies intermedias determinan la conectividad entre los niveles tróficos superior e inferior y se correlacionan positivamente con la omnivoría. | Briand & Cohen, 1984 |
| Nivel trófico medio (TL_{medio}) | El nivel trófico (TL) de una especie representa el número de interacciones que la separan de la base de la red trófica e indica la posición que ocupa la especie en la red. El TL_{medio} de una red trófica representa la eficiencia en la transferencia de energía desde las especies basales a los depredadores superiores y está relacionada con la estabilidad. Ver Ecuación 2.2. | Thompson et al., 2007; Borrelli & Ginzburg, 2014 |
| Omnivoría (<i>Omn</i>) | Proporción de especies que se alimentan de recursos en diferentes niveles tróficos. Confiere flexibilidad trófica a un ecosistema y tiene implicaciones en la estabilidad de la red dependiendo de la distribución de la fuerza de interacción. Ver Ecuación 2.3. | McCann & Hastings, 1997; Gellner & McCann, 2012; Saint-Béat et al., 2015; Wootton, 2017 |

La conectancia (C) se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$C = \frac{L}{S^2} \quad (\text{Eq. 2.1})$$

Donde L es el número de interacciones tróficas y S el número de especies.

El nivel trófico se calculó para cada especie en función de su posición en la red trófica utilizando la “técnica de promediación de presas” (*prey-averaged technique* en inglés). Esta métrica se basa en la posición trófica de todas las presas en la dieta de un consumidor, donde a los productores primarios se les asigna un $TL = 0$, y supone que todos los enlaces son cuantitativamente equivalentes (cada especie come la misma cantidad de cada presa). El TP se calcula para el taxón i a partir de la matriz binaria de interacciones tróficas como:

$$TP_i = \frac{\sum_j TP_j}{n_i} + 1 \quad (\text{Eq. 2.2})$$

donde n_i es el número total de presas consumidas por la especie i , y TP_j representa la posición trófica de todas las presas (j) de la especie i (Thompson et al., 2007).

La omnivoría se calcula como la varianza de los niveles tróficos de las presas de un consumidor. Para la especie i :

$$Omn = \sum_{j=1}^n (TL_j - TL)^2 DC_{ij} \quad (\text{Eq. 2.3})$$

donde n es el número total de especies, TL_j es el nivel trófico de la presa j , TL es el nivel trófico promedio de las presas y DC_{ij} es la fracción de presa (j) en la dieta promedio del depredador (i) (Libralato, 2008).

Además, como resumen de la topología de las redes, se estudió cómo se distribuyen las interacciones tróficas entre todas las especies de la red, llamada distribución de grado acumulativo. Para esto, el grado de cada nodo se calculó como la suma de todas las interacciones tróficas entrantes (número de presas) y salientes (número de depredadores). Luego, se ajustó la distribución de grado acumulativo a los siguientes modelos: exponencial, log-normal, Poisson, ley potencial, ley potencial con cola exponencial y uniforme. El ajuste del modelo se realizó utilizando la máxima verosimilitud (McCallum, 1999) y la selección mediante el criterio de información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (Burnham & Anderson, 2002).

2.4. Modularidad & roles topológicos de las especies

Las redes tróficas tienden a organizarse naturalmente en patrones modulares no aleatorios (Grilli et al., 2016). Esto significa que grupos de presas y depredadores interactúan más fuertemente entre sí que con especies que pertenecen a otros grupos. La modularidad es una métrica que mide la fuerza con la que estos subgrupos de especies, llamados módulos, interactúan entre sí en comparación con las especies de otros módulos. La organización modular se asocia positivamente con la estabilidad y mejora la persistencia de

una red trófica, ya que las perturbaciones pueden retenerse dentro de los módulos, limitando la propagación al resto de la red (Stouffer & Bascompte, 2011; Gilarranz et al., 2017).

La modularidad se calcula como la diferencia entre las interacciones realizadas y las esperadas dentro de los módulos, dividida por el número total de interacciones. Utilizamos un algoritmo estocástico llamado “*simulated annealing*” (Kirkpatrick et al., 1983; Guimerà & Nunes Amaral, 2005b), que supone que los nodos del mismo módulo tienen más enlaces de los que uno esperaría en una red aleatoria. Los módulos se obtienen dividiendo todos los nodos de la red para maximizar la modularidad. De esta forma, el índice de modularidad se define como:

$$M = \sum_s \left(\frac{I_s}{L} - \left(\frac{d_s}{2L} \right)^2 \right)$$

Donde s es el número de módulos, I_s es el número de interacciones entre especies en los módulos, d_s es la suma de los grados de todas las especies en el módulo s y L es el número total de interacciones.

Las especies pueden desempeñar diferentes roles con respecto a la modularidad según el patrón de interacciones tróficas que tienen dentro de su propio módulo y/o entre módulos. Se espera que los nodos con el mismo rol tengan propiedades topológicas similares (Guimerà & Nunes Amaral, 2005a, 2005b; Kortsch et al., 2015). Para evaluar la similitud/disimilitud del rol de las especies entre caleta Potter y canal Beagle, calculamos el rol topológico de cada especie utilizando el método de cartografía funcional (Guimerà & Nunes Amaral, 2005a, 2005b). Los roles se determinan según dos parámetros:

1) El grado estandarizado dentro del módulo (dz), una puntuación z que refleja qué tan conectada está una especie con otras especies dentro del módulo, en relación a las demás especies dentro de su propio módulo:

$$dz_i = \frac{k_{is} - \bar{k}_s}{\sigma_{k_s}}$$

donde k_{is} es el número de interacciones de la especie i dentro de su propio módulo s , \bar{k}_s y σ_{k_s} son el promedio y la desviación estándar de k_{is} sobre todas las especies en s , respectivamente.

2) El coeficiente de participación (PC), estima la distribución de interacciones de la especie i entre módulos:

$$PC_i = 1 - \sum_s \frac{k_{is}}{k_i}$$

donde k_i es el número total de vínculos de la especie i y k_{is} es el número de vínculos de la especie i con las especies en el módulo s .

Para determinar el rol de cada especie, el espacio de parámetros $dz - PC$ se dividió en cuatro regiones (Kortsch et al., 2015), con dos valores umbral: $dz = 2,5$ y $PC = 0,625$. Así, las especies fueron clasificadas de la siguiente manera:

- **Núcleo de módulo** ($dz \geq 2.5, PC < 0.625$): especies con un número relativamente alto de enlaces, pero la mayoría (al menos el 60%) dentro de su propio módulo.
- **Especialista de módulo** ($dz < 2.5, PC < 0.625$): especies con relativamente pocos enlaces y la mayoría dentro de su propio módulo.
- **Conector de módulo** ($dz < 2.5, PC \geq 0.625$): especie con relativamente pocos enlaces principalmente entre módulos.
- **Conector de red** ($dz < 2.5, PC \geq 0.625$): especie con alta conectividad entre y dentro de los módulos.

Se combinaron el rol topológico con el nivel trófico de cada especie y la membresía al módulo correspondiente en una figura para proporcionar una visualización integrada de estas propiedades de la red trófica.

También se recopiló información sobre la biología y el comportamiento alimentario de las especies, las cuales fueron clasificadas según su hábitat (pelágico, bentopelágico y bentónico) y grupo funcional (no vivos, taxones basales, zooplancton, bentos y peces), para determinar si la afiliación al módulo estaba asociada con estos rasgos, como se observa en otras redes tróficas marinas (Rezende et al., 2009; Kortsch et al., 2015). Se empleó la prueba de Chi-cuadrado de Pearson para determinar si las proporciones de especies por rasgos variaban entre módulos y distintas categorías de los rasgos dentro de cada red trófica. Además, se graficó el número de especies por hábitat y afiliación a grupos funcionales dentro de cada módulo, así como el porcentaje de especies por categoría de los rasgos.

2.5. Estabilidad

La estabilidad es un concepto multidimensional (Donohue et al., 2013) y puede ser caracterizado por diversas medidas, como variabilidad, resistencia, persistencia y robustez, que juntas capturan la respuesta dinámica del sistema a las perturbaciones. Tradicionalmente, se concibe como la capacidad de un ecosistema de mantener su estado en el tiempo, frente a fuerzas externas e internas que lo alejan de ese estado (Saint-Béat et al., 2015).

Una forma ampliamente estudiada de estabilidad, que data desde la publicación de May (1972, 1973), es la estabilidad local, que evalúa cómo responde un sistema a una perturbación cerca de un punto de equilibrio. El sistema está descrito por un conjunto de ecuaciones diferenciales, que se obtienen de la matriz de adyacencia (ver Figura 2.1), y representan la dinámica de las especies. Los puntos de equilibrio son aquellos en los que no hay cambios en los tamaños poblaciones. La evaluación se realiza mediante la introducción de una perturbación, generalmente la sustracción o adición de un pequeño número de individuos a las poblaciones de las especies que componen la red trófica. Se considera que una comunidad es estable si, tras

la perturbación, todas las poblaciones vuelven a los valores anteriores a la misma. Matemáticamente, esta información se obtiene de la parte real máxima de los autovalores de la matriz comunitaria o jacobiana, que consiste en las derivadas parciales del sistema dinámico, evaluados en los puntos de equilibrio: si este valor es menor que cero, el equilibrio es estable; si es mayor que cero, el equilibrio es inestable. En la ecología de redes tróficas, la matriz jacobiana juega un papel central. No solo porque a partir de ella se puede determinar la estabilidad de la red trófica, sino también porque los elementos de la matriz, las derivadas parciales evaluadas en equilibrio son interesantes en sí mismos. Estos elementos representan los efectos *per cápita* de una especie sobre otra especie, lo que se conoce como fuerza de interacción (Laska & Wootton, 1998; Berlow et al., 2004).

En esta tesis, para evaluar y comparar la estabilidad de las redes tróficas de caleta Potter y el canal Beagle, se utilizó la métrica *Quasi Sign–Stability* (QSS) (Allesina & Pascual, 2008), que evalúa la estabilidad basándose en el patrón particular de signos de los elementos de la matriz jacobiana (tipo de interacción) independientemente de su magnitud (fuerza de interacción) (Borrelli & Ginzburg, 2014). Para calcular el QSS, se construyó la matriz jacobiana, a partir de la matriz de adyacencia, y se aleatorizaron la magnitud de los elementos siguiendo una distribución asimétrica, preservando el signo de las interacciones depredador–presa (negativos para los recursos, positivos para los consumidores) (Allesina & Pascual, 2008; Grilli et al., 2016; Saravia et al., 2022). La distribución asimétrica de la fuerza de interacción implica que el impacto de los depredadores sobre las presas es mayor que el impacto de las presas sobre los depredadores (Borrelli & Ginzburg, 2014). En su fórmula original, el QSS se define como la proporción de matrices jacobianas con el autovalor máximo negativo. Para facilitar el análisis y la visualización, se calculó como la media de la parte real del autovalor máximo de las matrices jacobianas aleatorias. De esta manera, se obtuvo una distribución de autovalores máximos para cada aleatorización de la matriz jacobiana. El autovalor máximo describe la velocidad en la que una pequeña perturbación decae o se amplifica con el tiempo cerca de un punto de equilibrio (Allesina & Pascual, 2008; Grilli et al., 2016; Saravia et al., 2022). Una distribución de autovalores máximos con una densidad mayor en valores menores que cero (negativos) sugiere una red trófica más estable, con una probabilidad reducida de amplificación de la perturbación.

2.6. Comparación mediante un algoritmo de aleatorización

Para realizar una comparación estadísticamente rigurosa entre las redes tróficas, se utilizó el algoritmo de (Strona et al., 2014), llamado *curveball*, para generar una distribución ecológicamente significativa de las métricas (Kéfi et al., 2016; Cordone et al., 2020). Dicho algoritmo aleatoriza la estructura de la red manteniendo el número de presas y depredadores para cada especie, lo que significa que las especies tienen el mismo grado, pero les permite interactuar con especies diferentes que en la red trófica original. Se realizaron 1000 aleatorizaciones para cada red trófica y se calcularon métricas de estructura y estabilidad (nivel trófico medio, omnivoría, modularidad, QSS). Las métricas de complejidad (número de especies, densidad de enlaces, conectividad) no se calcularon ya que no presentan variaciones debido a las restricciones del algoritmo. Si los valores empíricos para cada métrica se encontraban dentro de la distribución de las redes tróficas aleatorias simuladas, se consideró que las simulaciones se ajustaban a los

valores empíricos permitiendo la comparación de redes. Luego, se calculó el intervalo de confianza del 95% y se comparó las distribuciones obtenidas para cada métrica utilizando la prueba bilateral de Kolmogórov-Smirnov (Massey, 1951).

2.7. Análisis de datos

Todos los análisis, simulaciones y gráficos se realizaron en R versión 4.0.3 (R Core Team, 2024), utilizando el paquete de R '*PowerLaw*' para ajustar las distribuciones (Gillespie, 2015) y el paquete '*multiweb*' para calcular todas las métricas de las redes y realizar las simulaciones (Saravia, 2024b).

El código fuente y los datos que respaldan los hallazgos de este estudio están disponibles abiertamente en GitHub en <https://github.com/123iamela/foodweb-comparison> y Zenodo en <https://doi.org/10.5281/zenodo.4688715>.

3. Resultados

3.1. Topología de las redes tróficas

Las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle difirieron en cuanto a la complejidad y sus propiedades estructurales. La red trófica de caleta Potter incluyó un total de 110 presas y depredadores, mientras que 145 especies caracterizaron la red trófica del canal Beagle. Ambas redes estaban constituidas por 3 nodos no vivos (detrito fresco, detritos envejecidos y necromasa). El canal Beagle presentó casi el doble de interacciones totales (1115) que caleta Potter (649), pero el mismo valor de conectividad (0.05). Cabe señalar que, a pesar de tener diferente número de especies, ambas redes tróficas presentaron una distribución de especies muy similar en las posiciones basales (27% Potter, 25% Beagle) y superior (6% Potter, 8% Beagle), siendo la mayoría de ellas especies intermedias (67% para ambos ecosistemas) (Tabla 2.3). La red trófica del canal Beagle mostró un nivel trófico medio más alto (2.3) y así como también un mayor porcentaje de omnivoría (55%) que caleta Potter (2.2 nivel trófico medio y 46% omnivoría) (Figura 2.2.a, b).

El análisis de la distribución de grado acumulativo mostró distribuciones fuertemente sesgadas hacia la derecha para ambas redes tróficas, con la mayoría de las especies con pocas interacciones y pocas especies con muchas interacciones. El mejor ajuste fue el modelo exponencial y la ley potencial con cola exponencial para las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle, respectivamente, según el análisis del AICc (Tabla 2.4). La distribución de ley potencial con cola exponencial es menos pronunciada que la exponencial, lo que se traduce en que la red trófica del canal Beagle tiene más especies con mayor grado que la de caleta Potter.

Tabla 2.3. Valores de métricas de red para las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle.

| Métrica de red | Caleta Potter | Canal Beagle |
|-----------------------------|---------------|--------------|
| Número de especies (S) | 110 | 145 |
| Número de interacciones (L) | 649 | 1115 |
| Conectancia (C) | 0.05 | 0.05 |
| Especies basales (%) | 27 | 25 |
| Especies superiores (%) | 6 | 8 |
| Especies intermedias (%) | 67 | 67 |

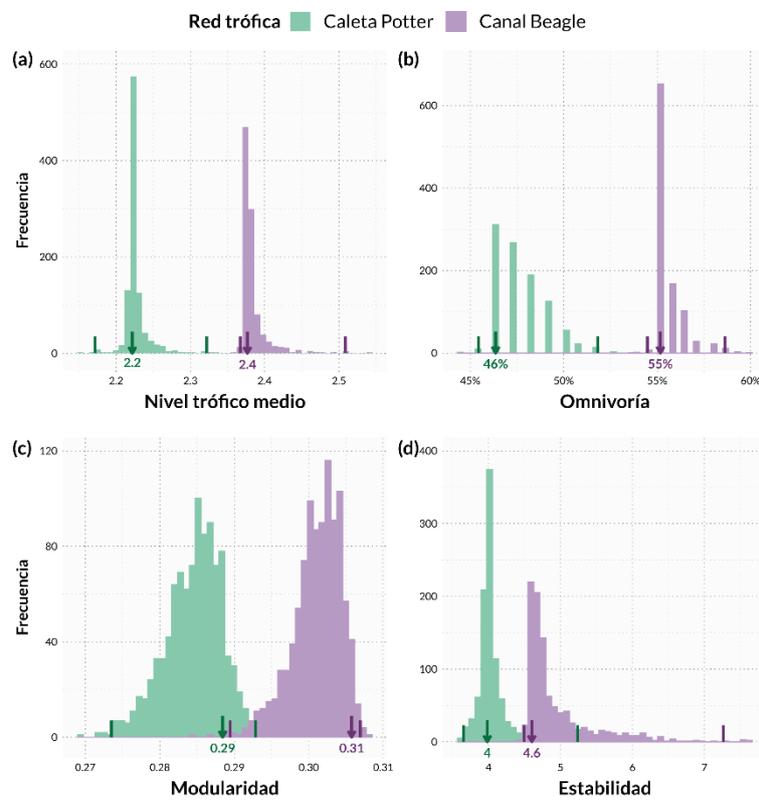


Figura 2.2. Histogramas del (a) nivel trófico medio, (b) omnivoría, (c) modularidad, y (d) estabilidad de las redes simuladas para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Los valores empíricos de las métricas están representados por flechas y el valor se muestra debajo de la flecha. Las barras pequeñas de color más oscuro son los intervalos de confianza superior e inferior del 95 % de las aleatorizaciones. Se encontraron diferencias estadísticas ($p < 0.05$) entre las redes tróficas en todas las métricas analizadas.

Tabla 2.4. Ajuste de las distribuciones de grado a los de modelos exponencial, Log-normal, Poisson, ley potencial, ley potencial con cola exponencial y uniforme para de las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle. AICc = valores del criterio de información de Akaike corregidos para tamaños de muestra pequeños, AICΔ = diferencia con el mejor ajuste para cada modelo candidato. * Indica el modelo que mejor se ajusta a los datos.

| Red trófica | Modelo | AICc | AICΔ |
|----------------------|-----------------------------|---------|--------|
| Caleta Potter | Exponencial* | 755.51 | 0.00 |
| | Log-normal | 768.04 | 12.53 |
| | Poisson | 1296.27 | 540.76 |
| | Ley potencial | 888.60 | 133.09 |
| | Ley potencial/exponencial | 756.55 | 1.04 |
| | Uniforme | 927.16 | 171.65 |
| Canal Beagle | Exponencial | 1075.05 | 0.30 |
| | Log-normal | 1089.87 | 16.48 |
| | Poisson | 1979.96 | 906.56 |
| | Ley potencial | 1280.73 | 207.33 |
| | Ley potencial/exponencial * | 1073.40 | 0.00 |
| | Uniforme | 1238.29 | 164.89 |

3.2. Modularidad & roles topológicos de las especies

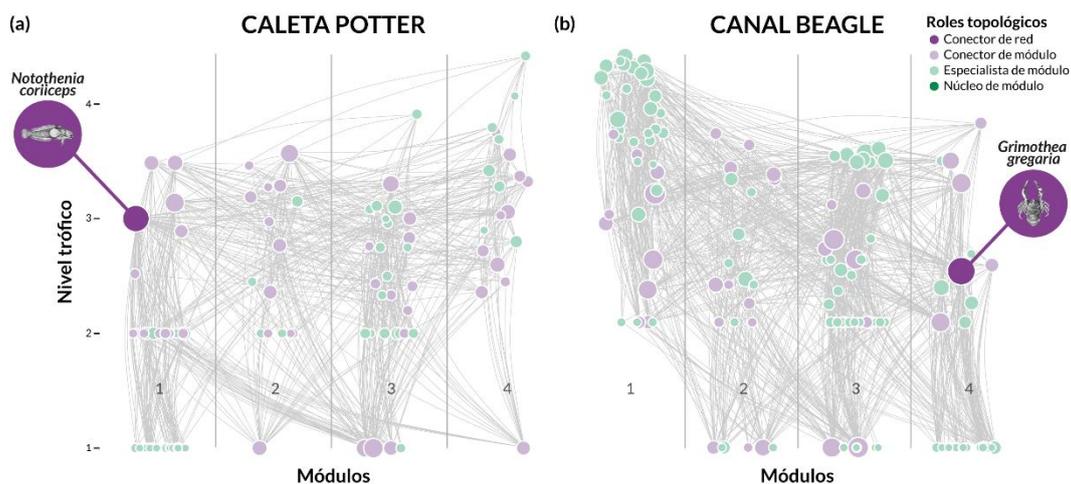


Figura 2.3. Representación gráfica de las redes tróficas de **(a)** caleta Potter y **(b)** canal Beagle. Cada círculo (nodo) representa una especie trófica y las líneas (enlaces) representan interacciones depredador-presa entre especies. La posición vertical de los nodos indica la posición trófica de una especie y la posición horizontal indica la afiliación al módulo de una especie. El tamaño de los nodos es proporcional al grado (número de interacciones totales) de una especie. El color del nodo indica el rol topológico de la especie: violeta oscuro = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), violeta claro = conector de módulo (especies con pocos enlaces principalmente entre módulos), verde claro = especialista de módulo (especies con pocos enlaces dentro de su propio módulo).

El análisis del rol topológico de las especies mostró que en ambas redes tróficas la mayoría de las especies son conectores o especialistas de módulos (especies con pocos enlaces, entre módulos o dentro de su propio módulo), sin ningún núcleo de módulo (especies con muchos enlaces dentro de su propio módulo) y solo un conector de red (especie con muchos enlaces entre y dentro de los módulos), pero con diferente identidad y posición trófica: el pez depredador superior *Notothenia coriiceps* para caleta Potter, con un nivel trófico = 3.0; y la langostilla *Grimothea gregaria* para el canal Beagle, con un nivel trófico = 2.4 (Figura 2.3).

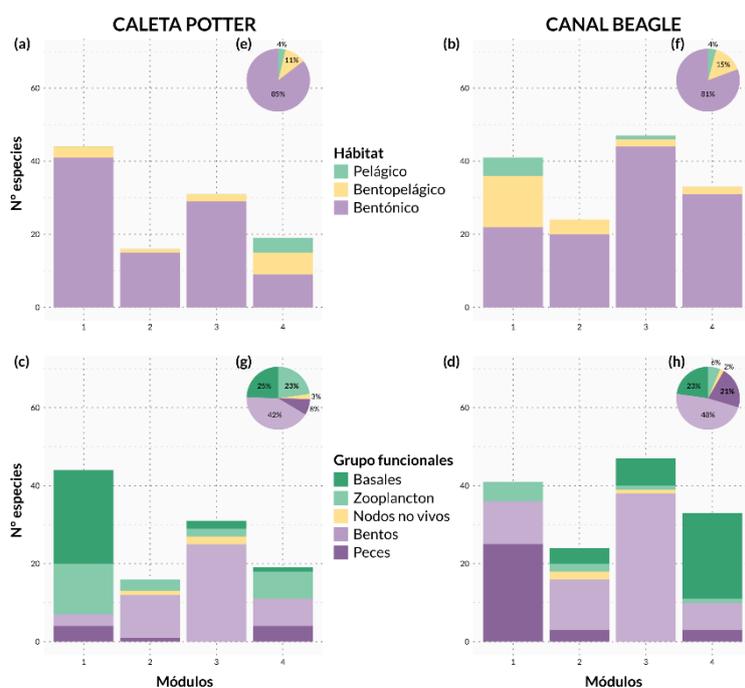


Figura 2.4. Gráficos de barras del número de especies dentro de cada módulo de **(a)** caleta Potter y **(b)** canal Beagle coloreados por hábitat: verde = pelágico, amarillo = bentopelágico, violeta = bentónico; se encontraron diferencias significativas entre ellos (Caleta Potter: Chi-cuadrado = 34.43, $p < 0.01$. Canal Beagle: Chi-cuadrado = 33.03, $p < 0.01$). Gráficos de barras de **(c)** caleta Potter y **(d)** canal Beagle que muestran la frecuencia de afiliación de grupos funcionales de especies: verde oscuro = taxones basales, verde claro = zooplancton, amarillo = nodos no vivos, violeta claro = bentos, violeta oscuro = peces; se encontraron diferencias significativas entre ellos (Caleta Potter: Chi-cuadrado = 76.53, $p < 0.01$. Canal Beagle: Chi-cuadrado = 115.15, $p < 0.01$). Gráficos circulares de porcentaje de especies dentro de cada tipo de hábitat para **(e)** caleta Potter y **(f)** canal Beagle; y grupos funcionales para **(g)** caleta Potter y **(h)** canal Beagle; se encontraron diferencias significativas solo en el porcentaje de grupos funcionales de zooplancton y peces (Zooplancton: Chi-cuadrado = 9.43, $p < 0.01$. Peces: Chi-cuadrado = 5.89, $p = 0.01$).

A pesar de tener una modularidad significativamente diferente (lo que indica qué tan fuertemente están unidos los módulos) (Figura 2.2.c), el análisis de modularidad dividió ambas redes tróficas en cuatro módulos distintos (Figura 2.3). La proporción de rasgos de las especies (hábitat y grupo funcional) cambió

significativamente entre los módulos de las redes tróficas. Un dato llamativo es que la red trófica del canal Beagle presentó tres veces más especies de peces (31) que caleta Potter (9), pero una proporción de zooplancton más baja (0.23 caleta Potter, 0.06 canal Beagle) (Figura 2.4.g, h) debido a una menor resolución taxonómica para este grupo funcional.

Se puede encontrar una lista detallada de todas las especies, su afiliación de módulo, rol topológico, grupo funcional, hábitat, grado y nivel trófico en la Tabla A1.1 del [Anexo 1](#) para caleta Potter y la Tabla A1.2 para canal Beagle.

3.3. Comparación mediante un algoritmo de aleatorización

Todas las métricas analizadas de estructura y estabilidad mostraron diferencias estadísticas ($p < 0.01$, Tabla 2.5) entre sitios. Una observación importante es que todos los valores empíricos de las métricas se encontraron dentro de las distribuciones de las redes aleatorias simuladas. La red trófica del Canal Beagle presentó valores más altos para todas las métricas analizadas que la de caleta Potter (Figura 2.2).

Tabla 2.5. Valores D y p de la prueba de Kolmogórov-Smirnov para la comparación de métricas simuladas de caleta Potter y canal Beagle. * Indica valores de p significativamente diferentes (< 0.05).

| Métrica de red | D | p |
|---------------------|------|------------|
| Nivel trófico medio | 0.99 | $< 0.01^*$ |
| Omnivoría | 1 | $< 0.01^*$ |
| Modularidad | 0.97 | $< 0.01^*$ |
| QSS | 0.93 | $< 0.01^*$ |

4. Discusión

La comparación presentada muestra que las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle tienen estructuras diferentes, con importantes consecuencias para su estabilidad. Como se planteó en la hipótesis, la red trófica subantártica es más compleja, pero menos estable localmente, y la antártica exhibe una menor complejidad, lo que parece proporcionar estabilidad frente a las perturbaciones.

4.1. Diferencias entre las redes tróficas

La red trófica del canal Beagle mostró un mayor número de especies tróficas (principalmente debido a una mayor riqueza de peces), casi el doble de interacciones, un nivel trófico medio más alto y mayor omnivoría que la red de caleta Potter, lo que se traduce a una estructura más compleja, como planteamos en la hipótesis. Se espera que ecosistemas más grandes y productivos, como el del canal Beagle, en comparación con caleta Potter, promuevan la complejidad de la red trófica. Pueden sustentar un mayor número de especies y cadenas tróficas más largas, lo que se correlaciona positivamente con la omnivoría, ya que las especies tienen una mayor probabilidad de encontrar presas en diferentes hábitats y en una gama más amplia de posiciones tróficas (Thompson et al., 2007; Kortsch et al., 2019).

El ajuste a diferentes distribuciones de grados acumulados muestra que el canal Beagle presenta un mayor número de especies generalistas que la red trófica de caleta Potter, sustentadas por una mayor proporción de especies omnívoras, principalmente peces. Por el contrario, se sabe que la red trófica marina costera de la Antártida contiene muchas especies de peces bentónicos con dietas especializadas (Barrera-Oro, 2002). La distribución del número de interacciones de las especies en la red trófica también puede determinar la vulnerabilidad del sistema a la pérdida de las especies más conectadas. La distribución de ley potencial presentada por la red del canal Beagle sugiere que este ecosistema es altamente sensible a las perturbaciones que afectan a las especies con alto grado, lo que podría llevar al sistema al colapso (Albert et al., 2000; Estrada, 2007). El creciente interés comercial por la langostilla (*Grimothea gregaria*), la presa más conectada y la especie más abundante del ecosistema (Arntz & Gorny, 1996; Varisco et al., 2015), podría presentar una seria amenaza a la estabilidad de esta red trófica subantártica si no se lleva a cabo una gestión adecuada (Tapella et al., 2002).

En teoría, las redes exponenciales, como la de caleta Potter, pueden fragmentarse catastróficamente mediante la eliminación aleatoria de nodos (Albert et al., 2000). Sin embargo, Cordone et al. (2018, 2020) simularon la extinción de especies en caleta Potter y no observaron el colapso de la red trófica, lo que sugiere una aparente solidez ante la pérdida de especies. El análisis de estabilidad respalda su conclusión, ya que la red trófica de caleta Potter mostró una estabilidad significativamente mayor (QSS más bajo), lo que significa que tiene una mayor probabilidad de recuperarse después de una perturbación, como la pérdida local de una especie, que la red trófica del canal Beagle.

La menor estabilidad de la red trófica del canal Beagle, en comparación con caleta Potter, podría atribuirse a su mayor complejidad, tal como sugerían los modelos ecológicos de May (1972, 1973). Este resultado además corrobora empíricamente la hipótesis de que la estabilidad disminuye a medida que aumenta el número de niveles tróficos y la omnivoría (Borrelli & Ginzburg, 2014). Las redes tróficas con muchas especies generalistas, como la del canal Beagle, son menos resistentes a las perturbaciones porque, cuando se ven afectadas, tienden a causar extinciones secundarias (Wootton, 2015). Esto se debe a que los generalistas tienen muchas interacciones débiles que son importantes para la estabilidad (McCann et al., 1998).

Aunque la omnivoría no es una medida directa de estabilidad, actúa como amortiguador de los cambios, ya que el ecosistema presenta vías de energía alternativas ante las perturbaciones. Las especies omnívoras son capaces de adaptarse más rápidamente a una amplia gama de condiciones ambientales al ajustar sus hábitos alimenticios para consumir las presas más abundantes (Fagan, 1997), y se ha demostrado que este cambio en las preferencias de la presa tiene un fuerte efecto estabilizador en las redes (Gutgesell et al., 2022). En este sentido, la proporción altamente significativa de omnivoría en la red trófica del canal Beagle sugiere que la red podría ser más robusta a las variaciones en la abundancia de presas que caleta Potter. Estudios de redes tróficas han encontrado que el efecto de la omnivoría sobre la estabilidad y las medidas de estabilidad local (como el QSS) está influenciado por la fuerza de la interacción entre las especies (Gellner

& McCann, 2012). Por lo tanto, una evaluación exhaustiva de este efecto requeriría conocimiento sobre la distribución de la fuerza de las interacciones.

La modularidad fue diferente entre las redes tróficas analizadas, e incluso diferentes mecanismos de compartimentación parecen ser responsables de determinar la estructura de cada red. Ha sido propuesto que la compartimentación surge como resultado de una combinación de la heterogeneidad del hábitat dentro del ambiente, el grupo funcional de las especies y/o la dependencia de cada nodo de la energía derivada de distintos recursos basales (Krause et al., 2003; Rezende et al., 2009; Zhao et al., 2018; Eskuche-Keith et al., 2023). Caleta Potter presentó cada uno de los cuatro módulos asociados a un tipo independiente de recurso basal (1–macroalgas, 2–detritos envejecidos, 3–detritos frescos/necromasa/diatomeas, y 4–fitoplancton) con diferentes hábitats. Estos resultados respaldan el importante papel que desempeñan las vías energéticas y el tipo de hábitat en la estructuración de las redes tróficas antárticas (Cordone et al., 2020). Este patrón no fue evidente para la red del canal Beagle. Curiosamente, esta última presentó un módulo sin recursos basales, lo que significa que depende energéticamente de otros módulos, y estaba formado por todos los depredadores superiores (peces). La mayor modularidad de la red trófica subantártica probablemente esté asociada con un hábitat más heterogéneo y complejo creado por el cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*), una macroalga que crece formando extensos bosques (Teagle et al., 2017; Kaminsky et al., 2024). Esta especie tiene fuertes interacciones no tróficas (mutualismo, competencia) con otras especies (invertebrados, peces, otras macroalgas), ya que no es un recurso alimentario tan importante como lo es como refugio y hábitat (Riccialdelli et al., 2017; Miller et al., 2018), con consecuencias indirectas para las interacciones depredador–presa (Kéfi et al., 2012). Para comprender completamente los procesos que dan forma a la estructura de este ecosistema subantártico para trabajos futuros, se sugiere la incorporación de interacciones no tróficas a la red.

4.2. Similitudes entre las redes tróficas

Se esperaría que la diferente historia biogeográfica, climática y evolutiva entre caleta Potter y canal Beagle se reflejara en una estructura de red trófica marcadamente diferente, aunque se encontraron varias similitudes. Las redes tróficas estudiadas mostraron el mismo valor de conectancia (0.05) y proporciones similares de especies basales, intermedias y superiores. Las redes tróficas marinas tienden a parecerse entre sí (Dunne et al., 2004), en comparación con los ecosistemas no marinos; y en latitudes altas, suelen presentar valores bajos de conectancia (entre 0.01 y 0.05) (De Santana et al., 2013; Kortsch et al., 2015). En este sentido, estos resultados respaldan estudios previos sobre la complejidad de las redes tróficas polares.

La conectancia generalmente covaría con la productividad primaria del ecosistema y la proporción de especies basales (Vermaat et al., 2009). Las similitudes en los valores de la conectancia, relacionadas con la presencia de una proporción muy similar de especies basales, pueden explicarse aún más por la importancia de las macroalgas como fuente de energía en ambos ecosistemas. Las macroalgas proporcionan una vía directa de energía y materia hacia los organismos que se alimentan de ellas e indirectamente a través de las vías detriticas (Riccialdelli et al., 2017; Momo et al., 2020).

Las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle están además compartimentalizadas de manera similar en términos de número de módulos. En ambos casos, la distribución de los roles topológicos de las especies mostró que solo hay una especie responsable de vincular módulos y conectar toda la red trófica. Sin embargo, estas especies tienen identidades y posiciones tróficas muy diferentes en cada ecosistema. En caleta Potter el conector es un nototénido, *Notothenia coriiceps*, un pez demersal, generalista, omnívoro y un depredador tope (Zamzow et al., 2011; Barrera-Oro et al., 2019). Para el canal Beagle es la langostilla, *Grimothea gregaria*, generalista en términos de hábitat y presas (Romero et al., 2004; Vinuesa & Varisco, 2007; Pérez-Barros et al., 2010). Esta especie ha sido propuesta como especie *wasp-waist* (especie con un nivel trófico intermedio que tiene alta importancia ecológica al regular la transferencia de energía entre los niveles tróficos inferior y superior) para el canal Beagle y áreas adyacentes (Ricciardelli et al., 2020). Al alimentarse de muchos niveles tróficos y, en el caso de la langostilla, en hábitats pelágicos y bentónicos, estas especies tienen un fuerte efecto en la conectividad, la modularidad y, por lo tanto, la estabilidad de la red trófica. Cualquier perturbación que afecte a esta especie podría tener efectos catastróficos en la estructura de la red trófica.

4.3. El impacto de las especies invasoras en la estructura de las redes tróficas.

Las especies invasoras pueden alterar el funcionamiento de ecosistemas enteros (Anderson & Rosemond, 2010; Ehrenfeld, 2010; Convey & Peck, 2019). Aunque se está prestando gran atención a la prevención de invasiones biológicas en la Antártida mediante la gestión y regulación de las vías de introducción (Chown & Brooks, 2019), las especies aún podrían cambiar su distribución impulsadas por el cambio climático, o llegar transportadas por actividades humanas e invadir nuevos hábitats (Hughes et al., 2020). Aún más, se ha propuesto que los ecosistemas con redes tróficas de baja conectancia ($C \sim 0.05$), como caleta Potter y canal Beagle, son muy vulnerables a las invasiones (Romanuk et al., 2009; Smith-Ramesh et al., 2017). En la Península Antártica se reportó la presencia de especies exóticas generalistas, muchas de las cuales habitan el canal Beagle. Un caso particularmente preocupante es el descubrimiento de especies de centolla (familia Lithodidae) en el talud continental de la Península Antártica (Thatje & Arntz, 2004). Se considera que la biota marina contemporánea de la Antártida ha estado fuertemente determinada por la ausencia de depredadores durófagos (que aplastan esqueletos calcáreos) durante millones de años (Aronson et al., 2007). Poblaciones viables de depredadores generalistas y durófagos de la centolla (Lovrich & Vinuesa, 2016) alterarían radicalmente la estructura de las redes tróficas marinas antárticas. Aumentaría la conectividad, ya que estas especies interactúan con múltiples presas en el espacio y el tiempo, al tiempo que reduciría la compartimentación (modularidad) de la red trófica y, como resultado, la resiliencia del ecosistema a las perturbaciones (Stouffer & Bascompte, 2011). Además, recientemente se ha identificado un asentamiento del bivalvo *Mytilus sp.* en las islas Shetland del Sur (Cárdenas et al., 2020), evidenciando una invasión lo suficientemente exitosa como para permitir el desarrollo de la especie bajo temperaturas antárticas. Se sabe que este mejillón es un invasor notable y un fuerte competidor, que puede desplazar a las especies sésiles nativas, reduciendo la biodiversidad (Branch & Steffani, 2004; Thomsen et al., 2014), modificando la estructura y complejidad de la red trófica. En el canal Beagle, la invasión del salmón chinook podría cambiar toda la estructura del ecosistema. Esta especie, al potencialmente preñar sobre

peces tope (Fernández et al., 2010) y la langostilla (James & Unwin, 1996), podría causar una rápida cascada de extinciones secundarias (Donohue et al., 2017).

5. Conclusiones

La comparación topológica de las redes tróficas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida) reveló diferencias y características particulares que refleja la diferente historia biogeográfica, climática y evolutiva de los respectivos ambientes antártico y subantártico. La red trófica del canal Beagle se destaca por su mayor complejidad estructural, manifestada en un número más alto de especies e interacciones tróficas, nivel trófico medio y omnivoría, lo que sugiere una mayor diversidad y una red de flujos de materia y energía más intrincada. No obstante, esta complejidad también tendría su contraparte negativa en la estabilidad del sistema. La red del Canal Beagle es menos estable localmente y más vulnerable a la pérdida de especies que son altamente conectadas y generalistas. Esto implica que la desaparición de unas pocas especies clave puede desencadenar efectos en cascada que desestabilicen el sistema en su conjunto.

A pesar de esta vulnerabilidad, el canal Beagle presenta características que sugiere le confieren cierta capacidad de adaptación flexible. El alto grado de omnivoría – la tendencia de las especies a alimentarse en múltiples niveles tróficos – y una mayor modularidad en su estructura sugieren que esta red puede soportar ciertos impactos antes de colapsar. La omnivoría proporciona una flexibilidad en las dietas que puede ayudar a amortiguar los efectos de la pérdida de especies específicas, mientras que la modularidad puede aislar los efectos negativos de las perturbaciones a partes específicas de la red, evitando que se propaguen ampliamente.

En contraste, la red trófica de caleta Potter, aunque menos compleja, demuestra una robustez significativa frente a perturbaciones. Esta red es más sencilla, con menos especies e interacciones tróficas, menor nivel trófico medio y omnivoría. Sin embargo, su simplicidad estructural le otorgaría una mayor probabilidad de recuperarse después de una perturbación y es menos susceptible a extinciones secundarias.

La relación inversa encontrada entre la complejidad y la estabilidad de las redes tróficas antárticas y subantárticas aporta evidencias que sustentan las ideas originales de que la complejidad conduce a la inestabilidad (May, 1972, 1973). Sin embargo, es un hecho que en la naturaleza las redes complejas existen y persisten. Las diferencias encontradas en las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle sugieren que estas han evolucionado de manera tal que distintas características en su arquitectura proporcionan mecanismos alternativos que optimizan sus capacidades para hacer frente a las perturbaciones y mantener la funcionalidad del ecosistema en condiciones adversas. En resumen, estas redes reflejan la diversidad de estrategias evolutivas en respuesta a las dinámicas ambientales y ofrecen una visión rica de cómo los ecosistemas marinos pueden adaptarse y persistir en un mundo en constante cambio.

Tabla A1.1. Lista de especies tróficas (en orden creciente de nivel trófico dentro de la afiliación del módulo) incluidas en la red trófica de **caleta Potter**, su módulo, rol topológico, grupo funcional, hábitat, grado (número de interacciones tróficas) y nivel trófico (TL). Los colores indican el rol topológico de la especie: **violeta oscuro** = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), **violeta claro** = conector de módulo (especies con pocos vínculos principalmente entre módulos), **verde claro** = especialista de módulos (especies con pocos vínculos dentro de su propio módulo). Ninguna especie fue identificada como núcleo de módulo (especies con un gran número de enlaces principalmente dentro de su propio módulo).

| Especie trófica | Módulo | Rol topológico | Grupo funcional | Hábitat | Grado | TL |
|-----------------------------------|--------|------------------------|-----------------|-----------|-------|------|
| <i>Adenocystis utricularis</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Ascoseira mirabilis</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Callophyllis atrosanguinea</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Curdiea racovitzae</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Desmarestia anceps</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Desmarestia antarctica</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Desmarestia menziesii</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| <i>Geminocarpus geminatus</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Georgiella confluens</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Gigartina skottsbergii</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 8 | 1,00 |
| <i>Iridaea cordata</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Lambia antarctica</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Monostroma hariotii</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Myriogramme manginii</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 4 | 1,00 |
| <i>Neuroglossum delesseriae</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Palmaria decipiens</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 11 | 1,00 |
| <i>Pantoneura plocamioides</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Phaeurus antarcticus</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Picconiella plumosa</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Porphyra plocamiestris</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Trematocarpus antarcticus</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Ulothrix sp.</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Urospora penicilliformis</i> | 1 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Djerboa furcipes</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Eurymera monticulosa</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Gitanopsis squamosa</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Gondogeneia antarctica</i> | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 20 | 2,00 |
| <i>Laevilacunaria antarctica</i> | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 11 | 2,00 |
| <i>Margarella antarctica</i> | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| <i>Nacella concinna</i> | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 10 | 2,00 |
| <i>Oradarea bidentata</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 7 | 2,00 |

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|------------------------|--------------|---------------|----|------|
| <i>Paradexamine fissicauda</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 10 | 2,00 |
| <i>Paradexamine sp.</i> | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 5 | 2,00 |
| <i>Pariphimedia integricauda</i> | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Probolisca ovata</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 6 | 2,00 |
| <i>Prostebbingia gracilis</i> | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 17 | 2,00 |
| <i>Prostebbingia sp.</i> | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 18 | 2,00 |
| <i>Cheirimedon femoratus</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 9 | 2,52 |
| <i>Bovallia gigantea</i> | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 20 | 2,89 |
| <i>Notothenia coriiceps</i> | 1 | Conector de red | peces | bentopelágico | 67 | 3,00 |
| <i>Notothenia rossii</i> | 1 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 41 | 3,14 |
| <i>Trematomus newnesi</i> | 1 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 26 | 3,49 |
| <i>Harpagifer antarcticus</i> | 1 | Conector de módulo | peces | bentónico | 28 | 3,49 |
| Aged detritus | 2 | Conector de módulo | nodo no vivo | bentónico | 26 | 1,00 |
| Cumacea | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,00 |
| <i>Hippomedon kergueleni</i> | 2 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 6 | 2,00 |
| Oligochaeta | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,00 |
| <i>Pseudorchomene plebs</i> | 2 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 4 | 2,00 |
| Spionidae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| Gammaridea | 2 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 22 | 2,36 |
| Terebellidae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,45 |
| Nereididae | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 22 | 2,77 |
| <i>Aglaophamus trissophyllus</i> | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,97 |
| Nemertea | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 14 | 3,15 |
| Polynoidae | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 18 | 3,19 |
| Priapulida | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 5 | 3,28 |
| Hydrozoa | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 19 | 3,29 |
| <i>Barrukia cristata</i> | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 7 | 3,46 |
| <i>Trematomus bernacchii</i> | 2 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 37 | 3,57 |
| Bentónico Diatomea | 3 | Conector de módulo | taxón basal | bentónico | 36 | 1,00 |
| Epiphytic Diatomea | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| Fresh detritus | 3 | Conector de módulo | nodo no vivo | bentopelágico | 42 | 1,00 |
| Necromass | 3 | Conector de módulo | nodo no vivo | bentopelágico | 25 | 1,00 |
| Bryozoa | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 11 | 2,00 |
| Chalinidae | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Dendrilla antarctica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 3 | 2,00 |
| <i>Laternula elliptica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,00 |
| Porifera | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 18 | 2,00 |
| <i>Rosella antartica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,00 |
| <i>Rosella sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,00 |
| Stylo-Myca | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 11 | 2,00 |
| Tanaidacea | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,00 |
| <i>Charcotia obesa</i> | 3 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 9 | 2,20 |
| <i>Eatoniella sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,33 |
| Polyplacophora | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 10 | 2,33 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 12 | 2,41 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 3 | Conector de módulo | zooplancton | bentónico | 11 | 2,43 |
| <i>Neobuccinum eatoni</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,50 |

| | | | | | | |
|--------------------------------------|---|------------------------|-------------|---------------|----|------|
| <i>Doris kerguelensis</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,75 |
| <i>Perknaster fuscus antarcticus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,75 |
| <i>Hemiarthrum setulosum</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,76 |
| Gastropoda | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 18 | 2,83 |
| <i>Diplasterias brucei</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,96 |
| <i>Perknaster aurorae</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 1 | 3,00 |
| <i>Sterechinus neumayeri</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 21 | 3,00 |
| <i>Odontaster meridionalis</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 3,08 |
| <i>Odontaster validus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 24 | 3,10 |
| <i>Parborlasia corrugatus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 13 | 3,11 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 32 | 3,30 |
| <i>Urticinopsis antarctica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 10 | 3,91 |
| Phytoplankton | 4 | Conector de módulo | taxón basal | pelágico | 23 | 1,00 |
| Ostracoda | 4 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 20 | 2,36 |
| Ascidiacea | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,45 |
| Copepoda | 4 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 27 | 2,60 |
| Mysida | 4 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 16 | 2,72 |
| Zooplancton | 4 | Especialista de módulo | zooplancton | bentopelágico | 17 | 2,80 |
| <i>Malacobelemnion daytoni</i> | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 2 | 2,90 |
| <i>Serolis sp.</i> | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 7 | 3,03 |
| Polychaeta | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 27 | 3,06 |
| Salpidae | 4 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 13 | 3,28 |
| <i>Gobionotothen gibberifrons</i> | 4 | Conector de módulo | peces | bentónico | 15 | 3,32 |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 15 | 3,37 |
| <i>Euphausia superba</i> | 4 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 17 | 3,42 |
| <i>Lindbergichthys nudifrons</i> | 4 | Conector de módulo | peces | bentónico | 21 | 3,56 |
| Cephalopoda | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentopelágico | 8 | 3,69 |
| Octopoda | 4 | Conector de módulo | bentos | bentopelágico | 8 | 3,75 |
| Hyperiidea | 4 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 10 | 3,80 |
| <i>Parachaenichthys charcoti</i> | 4 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 3 | 4,07 |
| <i>Chaenocephalus aceratus</i> | 4 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 9 | 4,42 |

Tabla A1.2. Lista de especies tróficas (en orden creciente de nivel trófico dentro de la afiliación del módulo) incluidas en la red trófica del **canal Beagle**, su módulo, rol topológico, grupo funcional, hábitat, grado (número de interacciones tróficas) y nivel trófico (TL). Los colores indican el rol topológico de la especie: **violeta oscuro** = conector de red (especies con alta conectividad entre y dentro de los módulos), **violeta claro** = conector de módulo (especies con pocos vínculos principalmente entre módulos), **verde claro** = especialista de módulos (especies con pocos vínculos dentro de su propio módulo). Ninguna especie fue identificada como núcleo de módulo (especies con un gran número de enlaces principalmente dentro de su propio módulo).

| Especie trófica | Módulo | Rol topológico | Grupo funcional | Hábitat | Grado | TL |
|-----------------|--------|--------------------|-----------------|---------------|-------|------|
| Crustacea | 1 | Conector de módulo | bentos | bentopelágico | 21 | 2,00 |
| Porifera | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 17 | 2,00 |

| | | | | | | |
|---|---|------------------------|--------------|---------------|----|------|
| <i>Campylonotus vagans</i> | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 4 | 2,00 |
| Ctenophora | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 5 | 2,00 |
| Echiura | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| Holothuroidea | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,00 |
| <i>Careproctus pallidus</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 1 | 2,10 |
| Copepoda | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 42 | 2,11 |
| Amphipoda | 1 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 40 | 2,20 |
| Euphausiacea | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 25 | 2,49 |
| <i>Zygochlamys patagonica</i> | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 10 | 2,70 |
| Polychaeta | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 47 | 2,74 |
| Gastropoda | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 26 | 2,80 |
| <i>Sprattus fuegensis</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | pelágico | 17 | 2,88 |
| <i>Galaxias maculatus</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 6 | 2,89 |
| Ophiuroidea | 1 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 24 | 2,95 |
| <i>Congiopodus peruvianus</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 4 | 3,05 |
| <i>Patagonotothen longipes</i> | 1 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 14 | 3,17 |
| Hyperiidia | 1 | Especialista de módulo | zooplancton | pelágico | 11 | 3,18 |
| <i>Stromateus brasiliensis</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 6 | 3,21 |
| <i>Patagonotothen sp.</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 9 | 3,24 |
| <i>Patagonotothen sima</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 7 | 3,29 |
| <i>Odontesthes nigricans</i> | 1 | Conector de módulo | peces | pelágico | 11 | 3,30 |
| Cephalopoda | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentopelágico | 23 | 3,35 |
| <i>Merluccius hubbsi</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 22 | 3,38 |
| <i>Patagonotothen ramsayi</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 32 | 3,42 |
| <i>Myxine glutinosa</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 13 | 3,48 |
| <i>Patagonotothen breviceauda breviceauda</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 8 | 3,51 |
| Priapulida | 1 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 3,53 |
| <i>Schroederichthys bivius</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 23 | 3,62 |
| <i>Bathyraja albomaculata</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 19 | 3,63 |
| <i>Macruronus magellanicus</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 22 | 3,69 |
| <i>Bathyraja scaphiops</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 6 | 3,70 |
| <i>Bathyraja brachyurops</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 25 | 3,72 |
| <i>Salilota australis</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 25 | 3,74 |
| <i>Bathyraja griseocauda</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 20 | 3,75 |
| <i>Dissostichus eleginoides</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 28 | 3,77 |
| <i>Genypterus blacodes</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 33 | 3,78 |
| <i>Cottoperca gobio</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 31 | 3,83 |
| <i>Raja (Dipturus) chilensis</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentónico | 21 | 3,83 |
| <i>Champscephalus esox</i> | 1 | Especialista de módulo | peces | bentopelágico | 7 | 3,91 |
| Diatomea | 2 | Conector de módulo | taxón basal | bentopelágico | 33 | 1,00 |
| Necromass | 2 | Conector de módulo | nodo no vivo | bentopelágico | 21 | 1,00 |
| <i>Polysiphonia sp.</i> | 2 | Conector de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| Aged detritus | 2 | Especialista de módulo | nodo no vivo | bentónico | 19 | 1,00 |
| <i>Desmarestia sp.</i> | 2 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Porphyra sp.</i> | 2 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 4 | 1,00 |
| Cumacea | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 10 | 2,00 |
| <i>Exosphaeroma gigas</i> | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 11 | 2,00 |

CAPÍTULO 2

| | | | | | | |
|-----------------------------------|---|------------------------|--------------|---------------|----|------|
| Tanaidacea | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,00 |
| Oligochaeta | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| <i>Laevitorina caliginosa</i> | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 15 | 2,09 |
| Terebellidae | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,11 |
| Gammaridea | 2 | Especialista de módulo | zooplancton | bentónico | 28 | 2,13 |
| Cirratulidae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,15 |
| Ostracoda | 2 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 27 | 2,20 |
| Nereididae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 19 | 2,32 |
| <i>Glabrastrer antarctica</i> | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,40 |
| Hydrozoa | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 26 | 2,65 |
| Glyceridae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,77 |
| Polynoidae | 2 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 21 | 2,85 |
| Nemertea | 2 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 22 | 2,87 |
| <i>Patagonotothen cornucola</i> | 2 | Conector de módulo | peces | bentónico | 23 | 3,20 |
| <i>Paranotothenia magellanica</i> | 2 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 14 | 3,28 |
| <i>Harpagifer bispinis</i> | 2 | Conector de módulo | peces | bentónico | 15 | 3,30 |
| Fresh detritus | 3 | Conector de módulo | nodo no vivo | bentopelágico | 45 | 1,00 |
| Macroalgae | 3 | Conector de módulo | taxón basal | bentónico | 21 | 1,00 |
| Phytoplankton | 3 | Conector de módulo | taxón basal | pelágico | 42 | 1,00 |
| <i>Blidingia minima</i> | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Cladophora sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Codium sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Derbesia sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Ulothrix sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| Bryozoa | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 14 | 2,00 |
| Bivalvia | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 19 | 2,00 |
| <i>Calliostoma nudum</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,00 |
| <i>Chthamalus sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 4 | 2,00 |
| <i>Eurhomalea exalbida</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 2 | 2,00 |
| <i>Fissurella oriens</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 4 | 2,00 |
| <i>Gaimardia trapesina</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,00 |
| <i>Hiatella arctica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,00 |
| <i>Margarella violacea</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 13 | 2,00 |
| <i>Membranipora isabelleana</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 10 | 2,00 |
| <i>Nacella mytilina</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| <i>Notobalanus flosculus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 4 | 2,00 |
| <i>Pareuthria fuscata</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,00 |
| <i>Plaxiphora sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,00 |
| Serpulidae | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,00 |
| Spirorbinae | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,00 |
| Zooplankton | 3 | Conector de módulo | zooplancton | bentopelágico | 42 | 2,02 |
| <i>Fissurella picta</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 13 | 2,13 |
| <i>Crepidatella dilatata</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 2,15 |
| <i>Mytilus edulis chilensis</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 21 | 2,16 |
| Asciadiacea | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,16 |
| <i>Aulacomya atra</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 15 | 2,20 |
| Cirripedia | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,25 |

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|------------------------|-------------|---------------|----|------|
| <i>Perumytilus purpuratus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 8 | 2,25 |
| <i>Notochthamalus scabrosus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 7 | 2,34 |
| <i>Halicarcinus planatus</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 26 | 2,42 |
| <i>Pseudechinus magellanicus</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 45 | 2,58 |
| <i>Tonicia sp.</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 6 | 2,67 |
| <i>Pagurus comptus</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 27 | 2,85 |
| <i>Arbacia dufresnii</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 23 | 2,85 |
| <i>Acanthocyclus albatrossis</i> | 3 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 11 | 2,89 |
| <i>Paralomis granulosa</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 26 | 3,16 |
| <i>Peltarion spinosulum</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 25 | 3,16 |
| <i>Trophon geversianus</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 16 | 3,19 |
| <i>Lithodes santolla</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 30 | 3,22 |
| <i>Eurypodius latreillii</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 25 | 3,23 |
| <i>Anasterias antarctica</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 39 | 3,25 |
| <i>Asterina fimbriata</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 14 | 3,26 |
| <i>Cosmasterias lurida</i> | 3 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 25 | 3,31 |
| <i>Ulva sp.</i> | 4 | Conector de módulo | taxón basal | bentónico | 17 | 1,00 |
| <i>Adenocystis utricularis</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 9 | 1,00 |
| <i>Ballia sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Bostrychia sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 4 | 1,00 |
| <i>Callophyllis pinnata</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| <i>Ceramium diaphanum</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 8 | 1,00 |
| <i>Ceramium sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 5 | 1,00 |
| Delesseriaceae | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 3 | 1,00 |
| <i>Ectocarpus sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Griffithsia sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Halopteris sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 4 | 1,00 |
| <i>Hincksia sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Hymenena sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Macrocystis pyriferia</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 21 | 1,00 |
| <i>Monostroma sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Myriogramme sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Nothogenia fastigiata</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 8 | 1,00 |
| <i>Rhizoclonium sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 6 | 1,00 |
| <i>Scytothamus fasciculatus</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| <i>Sphacelaria sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 2 | 1,00 |
| <i>Trailliella sp.</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 1 | 1,00 |
| <i>Ulva rigida</i> | 4 | Especialista de módulo | taxón basal | bentónico | 7 | 1,00 |
| Isopoda | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 41 | 2,00 |
| <i>Siphonaria lessonii</i> | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 18 | 2,00 |
| <i>Loxechinus albus</i> | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 5 | 2,18 |
| Polyplacophora | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 23 | 2,19 |
| <i>Nacella deaurata</i> | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 30 | 2,27 |
| <i>Grimothea gregaria</i> | 4 | Conector de red | zooplancton | bentopelágico | 71 | 2,37 |
| <i>Nacella magellanica</i> | 4 | Conector de módulo | bentos | bentónico | 22 | 2,43 |
| <i>Eleginops maclovinus</i> | 4 | Conector de módulo | peces | bentónico | 42 | 3,02 |
| <i>Xymenopsis muriciformis</i> | 4 | Especialista de módulo | bentos | bentónico | 9 | 3,21 |

CAPÍTULO 2

| | | | | | | |
|----------------------------------|---|--------------------|-------|---------------|----|------|
| <i>Patagonotothen tessellata</i> | 4 | Conector de módulo | peces | bentopelágico | 35 | 3,23 |
| <i>Austrolycus depressiceps</i> | 4 | Conector de módulo | peces | bentónico | 17 | 3,50 |

CAPÍTULO 3

Comparación dinámica

Resumen

Comprender la dinámica de las interacciones tróficas es un paso inicial esencial para adquirir una comprensión integral de la estructura, funcionamiento y estabilidad de los ecosistemas. En este capítulo, se desarrolla, ajusta y aplica un modelo dinámico estocástico de Lotka-Volterra Generalizado con colonización para comparar la topología, complejidad y estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida). Además, se evalúa el efecto de la colonización en la estructura y estabilidad dinámica de estas redes. Los resultados revelaron diferencias significativas en la dinámica de los dos ecosistemas. La red trófica de caleta Potter se caracteriza por una mayor complejidad, con una mayor conectancia tanto topológica como cuantitativa, y muestra una mayor estabilidad dinámica en comparación con la red más simple y menos estable del canal Beagle. Estos hallazgos desafían la hipótesis de May, que sostiene que la complejidad conduce a la inestabilidad, sugiriendo que, al incorporar información más realista y cuantitativa en los modelos de redes tróficas, la complejidad puede promover la estabilidad. Esto es consistente con la idea de MacArthur (1955) de que "*la complejidad engendra estabilidad*". Además, aunque ambos ecosistemas muestran coherencia entre su estabilidad topológica y dinámica, la mayor complejidad de caleta Potter se correlaciona directamente con una estabilidad dinámica superior. Este estudio subraya la necesidad de integrar perspectivas tanto topológicas como dinámicas para comprender de manera integral la estabilidad de los ecosistemas frente a las crecientes perturbaciones antropogénicas y aquellas asociadas al cambio climático global.

1. Introducción

Las redes tróficas, que describen las relaciones de alimentación entre las especies de un ecosistema, juegan un papel crucial en la dinámica y persistencia de las poblaciones. Estas interacciones no solo afectan la disponibilidad de recursos y la mortalidad por depredación, sino que también están profundamente entrelazadas con procesos ecosistémicos, como la transferencia de materia y energía, estructurando así la base funcional de los ecosistemas.

Tradicionalmente, la investigación sobre redes tróficas ha adoptado un enfoque estático, retratando estas redes como una instantánea o como una amalgama en el espacio y tiempo, donde todas las especies están presentes e interactuando simultáneamente. Sin embargo, en la naturaleza, estas redes son dinámicas espacial y temporalmente, tanto en su riqueza de especies como en su topología, influenciadas por una miríada de factores bióticos y abióticos, impactos antropogénicos y eventos estocásticos (De Ruiter et al., 2005; Poisot et al., 2015). El enfoque estático se debe, principalmente, a la escasez y la dificultad de obtención de datos cuantitativos sobre series temporales que indiquen quién se alimenta de quién y a qué ritmo. Es así como las preguntas más básicas sobre la relación entre la estructura y la variación y estabilidad temporal (dinámica) de las redes tróficas aún permanecen sin respuestas (May, 2009). Sabiendo que la arquitectura (topología) de las redes tróficas por sí sola no es suficiente para realizar predicciones confiables sobre los efectos de las perturbaciones (Berlow et al., 2009; Montoya et al., 2009), la exploración de la dinámica de las especies y sus interacciones es crucial para predecir con mayor precisión la respuesta de los ecosistemas.

Modelos teóricos han sido fundamentales para estudiar la dinámica de las redes tróficas. Sin embargo, el espacio de modelos de simulación y parámetros es vasto y complejo, por lo que investigadores han tenido que recurrir a extensas simulaciones numéricas para abordar el problema (por ej., Brose et al., 2006; Sailley et al., 2013; Grilli et al., 2017), dejando un gran margen de incertidumbre en las predicciones teóricas (Barbier et al., 2018). Para abordar esta complejidad, aparecieron recientemente enfoques novedosos, inspirados por avances en bioinformática, que parten de la premisa de que los ecosistemas complejos y diversos existen, y luego caracterizan las interacciones que podrían llevar a tal configuración (Gellner et al., 2023). De esta manera, consideran restricciones biológicas y energéticas realistas de las interacciones depredador–presa, proporcionando un marco teórico y práctico robusto para entender la dinámica de los ecosistemas. Además, Barbier y colegas (2018) comprobaron que muchos modelos dinámicos de redes exhiben un comportamiento genérico predecible a partir de unos pocos parámetros emergentes, que controlan el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas, especialmente cuando el número de especies es alto. Esta robustez permite reducir el espacio de posibilidades, y facilita el ajuste y la predicción.

El **objetivo** de este capítulo es **evaluar y comparar la relación entre la complejidad y la estabilidad dinámica de las redes tróficas de los ecosistemas antárticos (caleta Potter) y subantárticos (canal Beagle)**. Para ello, se desarrolló un modelo estocástico de Lotka-Volterra Generalizado (LVG) con colonización (ver [Sección 2.1](#) de este Capítulo). Además, se analizó cómo la tasa de colonización influye

en la complejidad y estabilidad dinámica de las redes mediante simulaciones bajo distintos escenarios de colonización. Se espera que los resultados se alineen con los obtenidos en la [comparación topológica](#) y muestren que la mayor complejidad estructural de la red trófica del canal Beagle le confiere menor estabilidad dinámica, en comparación con la estructura más simple pero más estable dinámicamente de caleta Potter.

2. Materiales & métodos

2.1. Modelo dinámico estocástico de Lotka–Volterra Generalizado con colonización

Descripción del modelo

La manera más sencilla de simular matemáticamente las dinámicas de una comunidad de especies que interactúan es mediante el modelo de Lotka–Volterra Generalizado (LVG). El mismo describe la tasa de cambio en el tiempo de la densidad o biomasa de una población de una especie i (N_i) de la siguiente manera:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(r_i + \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j \right)$$

Donde S es la diversidad del sistema, r_i es la tasa intrínseca de crecimiento de la especie i , y a_{ij} es el coeficiente de interacción, que representa el efecto per cápita de la especie j en el crecimiento de especie i y el signo determina el tipo de interacción. Dado que en esta tesis nos centramos en las interacciones tróficas, la especie j es consumidora de la especie i , entonces $a_{ij} = -e_j a_{ij}$ donde e_j es la eficiencia ecológica, que representa la fracción de biomasa perdida debido a la asimilación y la ineficiencia de la producción (Emmerson & Raffaelli, 2004).

A este modelo básico de ecología se le incorporó la teoría trófica de biogeografía de islas (Gravel et al., 2011). Esta teoría explica que la riqueza de especies en una comunidad es el resultado de un equilibrio dinámico entre los procesos de colonización y extinción, los cuales están influenciados por el área que abarca la comunidad local y, además, por las interacciones ecológicas, en particular, las tróficas. De esta manera, se definió un modelo de ensamblaje que supone que una comunidad local es una muestra aleatoria de especies extraídas de una metacomunidad. La metacomunidad, en este caso, está definida por la red trófica que contiene todas las potenciales interacciones tróficas entre especies, que llamaremos metared (Poisot et al., 2012), y son las redes tróficas de caleta Potter (110 especies y 649 interacciones tróficas) y canal Beagle (145 especies y 1115 interacciones tróficas) descritas en el [Capítulo 2](#).

En este modelo, como en el de biogeografía de islas (R. H. MacArthur & Wilson, 1967), las especies pueden migrar, con una tasa de colonización c , desde la metared hacia la comunidad o red local y establecer las interacciones tróficas especificadas en la metared, y pueden extinguirse localmente con una probabilidad definida e . Además, se agrega la extinción debido a la ausencia de presas en la red local, llamada extinción

secundaria se , y solo aplica a especies no basales, ya que necesitan presas para sobrevivir. Cuando una especie se extingue localmente puede producir extinciones secundarias moduladas por la probabilidad se (Saravia et al., 2022).

De esta manera, el modelo determinístico LVG queda definido incorporando la tasa de colonización:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(r_i + \sum_{j=1}^s a_{ij} N_j \right) + c_i$$

Para representar la variabilidad estocástica (aleatoria) introducida por factores ambientales en la dinámica poblacional de las especies de las redes tróficas, se aplicaron procesos de Markov de un paso, que permite especificar las tasas de transición para que la población de cada especie i aumente o disminuya 1 (Black & McKane, 2012). A partir de estas tasas de transición, se puede construir una ecuación maestra multivariada para describir la evolución temporal de la densidad de probabilidad de la población de S especies $n = (N_1, \dots, N_S)$. Las soluciones analíticas a la ecuación maestra generalmente no son factibles, lo que requiere el uso de simulaciones estocásticas para la exploración. Si bien existe un método exacto para esto (D. T. Gillespie, 1976), resulta demasiado lento para sistemas con muchas poblaciones y un gran número de individuos. Por lo tanto, se aplicó el método de aproximación del salto τ (D. T. Gillespie, 2001), el cual supone que las tasas de transición T son la realización de una variable aleatoria de Poisson con una tasa que depende de la suma de eventos para cada especie en un pequeño intervalo de tiempo τ .

$$T_i = N_i \left(r_i + \sum_{j=1}^s a_{ij} N_j \right) + c_i$$

$$\Delta_i \sim \text{Poisson}(T_i | \tau)$$

Para simular el modelo se extrae un número aleatorio Δ_i con la distribución especificada, como este valor es siempre positivo se debe sumar o restar individuos a la población de acuerdo al signo de la tasa. De esta manera, si $T_i > 0$ entonces $N_i(t + \tau) = N_i(t) + \Delta_i$; y si $T_i < 0$ entonces $N_i(t + \tau) = N_i(t) - \Delta_i$.

Ajuste del modelo

Para realizar el ajuste del modelo, se empleó el método de Computación Bayesiana Aproximada (ABC) (Csilléry et al., 2010). ABC permite inferir los parámetros de un modelo de tal manera que pueda generar conjuntos de datos artificiales que se asemejen lo más posible a los datos reales observados. El procedimiento se desarrolla en tres repetitivos:

1) Generación de parámetros aleatorios

Los valores de fuerza de interacción (a_{ij} , para $i \neq j$) fueron seleccionados aleatoriamente de una distribución gamma (asimétrica), de manera tal que existan pocos enlaces fuertes y muchos débiles, fenómeno descrito para redes tróficas (Wootton & Stouffer, 2016; Gellner & McCann, 2016).

Las tasas de colonización específicas de cada especie i se determinan en función del nivel trófico (McCann et al., 2005; Rooney et al., 2008), como $c_i = \frac{t_i c}{\sum_{i=1}^S (t_i/S)}$, produciendo un vector de tasas de colonización con un promedio c . De esta manera, las especies con mayor probabilidad de colonización son las especies basales.

Para las tasas intrínsecas de crecimiento (r_i) se utilizó una estimación a partir de datos empíricos sobre la esperanza de vida máxima de cada especie, utilizando la fórmula $r_i = \frac{1}{\text{esperanza de vida}}$ (Metcalf & Monaghan, 2003). Este parámetro toma valores entre 0 y 1, siendo negativos para los consumidores.

La autorregulación de las especies (a_{ii}), tanto basales como consumidoras, se tomaron aleatoriamente de una distribución uniforme. Estos coeficientes tienen límites superiores distintos para especies basales y consumidores, pero siempre son menores que 1.

2) Simulación del modelo

Se utilizó el conjunto de parámetros generados por ABC para simular el modelo. En este caso, se realizaron 40.000 simulaciones.

3) Cálculo de estadísticas resumen del modelo

Para evaluar la similitud entre las simulaciones y los datos observados, se utilizó la distancia euclidiana simple entre el número de especies (S) y la conectividad (C) del modelo (S_m, C_m) y la red empírica (S_e, C_e):

$$\text{distancia} = \sqrt{(S_m - S_e)^2 + (C_m - C_e)^2}$$

Para asegurarnos que las simulaciones que se asemejen suficientemente a los datos observados, se seleccionó el 1% con la menor distancia euclidiana. Utilizando los valores medios de los parámetros obtenidos en estas simulaciones, se repitieron los pasos 2 y 3. Este procedimiento se realizó cuatro veces, que fue cuando los valores paramétricos alcanzaron el equilibrio, es decir, cuando los parámetros ya no cambiaban significativamente en relación con la simulación previa.

Tabla 3.1. Rango de valores mínimos y máximos utilizados para el muestreo aleatorio de los parámetros en el ajuste ABC en las cuatro corridas del modelo estocástico LVG con colonización para ambos ecosistemas.

| Parámetros | Mínimo | Máximo |
|---------------------------------|---------|--------|
| Fuerza interacción (a_{ij}) | 0.00001 | 0.1 |
| SD fuerza interacción | 0.00001 | 0.3 |
| Tasa colonización (c_i) | 0.00001 | 0.9 |
| Autorregulación (a_{ii}) | | |
| Basales | 0.0001 | 0.001 |
| Consumidores | 0.0001 | 0.1 |

Modelo final

Para el modelo final estocástico LVG con colonización se utilizaron los valores paramétricos obtenidos por ABC y estimados a partir de datos empíricos (Tabla 3.2). Las simulaciones se ejecutaron durante 300 pasos de tiempo. Los valores de S_m y C_m se calcularon como promedio de los últimos 100 pasos de tiempo. Solo se consideraron especies con un promedio $N_i > 4$ para excluir especies que colonizan rápidamente y luego se extinguen.

Tabla 3.2. Valores de los parámetros del modelo estocástico LVG con colonización para caleta Potter y canal Beagle.

| Parámetros | Caleta Potter | Canal Beagle |
|---------------------------------|---------------|--------------|
| Fuerza interacción (a_{ij}) | 0.0186 | 0.0129 |
| SD fuerza interacción | 0.226 | 0.190 |
| Tasa colonización (c_i) | 0.783 | 0.828 |
| Tasa de crecimiento (r_i) | | |
| Basales | $1/EV$ | $1/EV$ |
| Consumidores | $-1/EV$ | $-1/EV$ |
| Autorregulación (a_{ii}) | | |
| Basales | 0.000017 | 0.0000385 |
| Consumidores | 0.00683 | 0.00349 |

EV = esperanza de vida máxima de las especies.

2.2. Propiedades de las redes tróficas

Complejidad

Se analizaron diversas métricas topológicas derivadas de las redes simuladas y se las compararon con las métricas de las redes tróficas empíricas. Entre las métricas calculadas se incluyen: número de especies, número de interacciones, conectancia, nivel trófico medio, y omnivoría (definidas en el [Capítulo 2](#)). Se contrastaron gráficamente el número de especies y de interacciones de redes empíricas y simuladas para evaluar el ajuste del modelo.

Se introduce una nueva métrica que sirve como complemento teórico de la información que proporciona la conectancia topológica tradicional (C), la **conectancia cuantitativa** (C_q) (Ulanowicz & Wolff, 1991; Bersier et al., 2002). Mientras la conectancia topológica considera que todas las interacciones tróficas son igualmente importantes en la red, C_q asigna peso a los nodos (especies) mediante el índice de entropía de Shannon, en función tanto de la cantidad como de la magnitud de sus interacciones. De esta manera, para calcular C_q , se utiliza la fórmula de Shannon que describe la diversidad en los pesos de los flujos ($F_{ij} \neq 0$):

$$H = - \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} \left(\frac{F_{ij}}{F} \right) \ln \left(\frac{F_{ij}}{F} \right)$$

donde F es la suma total de los flujos y F_{ij} es el flujo entre el recurso i y el consumidor j . Luego, se calcula el promedio del índice de información mutua, A :

$$A = \sum_{\substack{i,j \\ i \neq j}} \left(\frac{F_{ij}}{F} \right) \ln \left(\frac{F_{ij} F}{\sum_k F_{ik} \sum_m F_{mj}} \right)$$

Estas medidas se utilizan para calcular la "conectancia efectiva por nodo", m (Ulanowicz, 1997).

$$m = \exp \left(\frac{H - A}{2} \right)$$

Finalmente, la conectancia cuantitativa, C_q se obtiene dividiendo m por el número de especies S .

$$C_q = \frac{m}{S}$$

Para ilustrar la utilidad de C_q , consideremos una red trófica como un conducto para el flujo de energía. Supongamos que cuando una unidad de energía llega a un nodo específico, la probabilidad de que atraviese cualquier enlace hacia otros nodos es proporcional al flujo de ese enlace. Los nodos que presentan numerosos enlaces de flujos similares se describen como de "alta entropía", ya que introducen mayor incertidumbre en el camino de la energía a través de la red. Por el contrario, los nodos con menos enlaces o con flujos muy desiguales aportan menos incertidumbre, ya que la energía tiende a fluir principalmente a través de uno de los pocos enlaces fuertes. Por lo tanto, en el cálculo de C_q se asigna mayor importancia a los nodos de alta entropía en comparación con los de baja entropía. Un nodo alcanza la máxima entropía cuando todos sus enlaces entrantes y salientes tienen la misma ponderación, similar a la red no ponderada utilizada para calcular la conectividad topológica. En consecuencia, C_q alcanza su valor máximo y equivale a C cuando todos los enlaces tienen el mismo peso, y es menor en caso contrario (Ulanowicz, 2004; Fahimipour & Hein, 2014).

Estabilidad dinámica

Para evaluar y comparar la estabilidad dinámica de los ecosistemas modelados, se calcularon las siguientes métricas basadas en los últimos 100 pasos de tiempo de cada simulación:

- **Variabilidad del número de especies (vS):** determinada como la desviación estándar en el número de especies, normalizada por el número máximo de especies observadas en los datos empíricos. Esta métrica evalúa la volatilidad en la composición de especies.
- **Variabilidad de la abundancia de las especies (vA):** calculada como el coeficiente de variación de la abundancia total. Esto proporciona una medida normalizada de cómo fluctúa la abundancia total de las especies a lo largo del tiempo.

En términos generales, la variabilidad es considerada una medida negativa de estabilidad, es decir, cuanto menor es la variabilidad, mayor la estabilidad, y viceversa (McCann, 2000). Además, se calculó:

- **Permanencia de las especies:** definida como el número medio de especies presentes durante los últimos 100 pasos de tiempo, escalado por el número máximo de especies. Esto cuantifica la estabilidad dinámica en la composición de especies y es una medida directa de estabilidad (Law & Morton, 1993, 1996; McCann, 2000).

2.3. Influencia de la colonización

Para evaluar la influencia de la colonización en la complejidad y estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter y canal Beagle, se llevaron a cabo simulaciones utilizando el modelo estocástico GLV con colonización descrito en secciones anteriores. Se realizaron múltiples simulaciones variando los niveles de colonización en cada una. Los parámetros de fuerza de interacción, desviación estándar de la fuerza de interacción, así como los coeficientes de autorregulación para especies basales y consumidores, se mantuvieron de acuerdo a los valores obtenidos por el ajuste con ABC. Para cada red, se simuló escenarios con tasas de colonización del 0.8 (valor obtenido por el ajuste con ABC), 0.5, 0.2 y 0.05, ejecutando 100 simulaciones por escenario.

2.4. Análisis de datos

Debido a que el gran número de simulaciones provoca que todas las pruebas estadísticas tradicionales den significativos valores de p (<0.05), para evaluar las diferencias entre las métricas de estructura y estabilidad dinámica obtenidas del modelo estocástico GLV con colonización para caleta Potter y el canal Beagle, se el cálculo de la proporción de las diferencias entre las distribuciones de las métricas. Si las distribuciones de las diferencias se centran en cero, es decir, presentan igual proporción de diferencias positivas que negativas, indica una alta similitud entre los valores obtenidos para cada ecosistema. A medida que las distribuciones se desvían de cero y se hacen más asimétricas entre la proporción de diferencias positivas y negativas, las diferencias entre los ecosistemas se vuelven más pronunciadas. Se consideró diferencias

significativas cuando se encontraron más del 80% de diferencias en la distribución de las métricas entre ecosistemas.

Todos los análisis, simulaciones y gráficos se realizaron en R versión 4.0.3 (R Core Team, 2024), utilizando el paquete de R '*meweasmo*' para el ajuste del modelo con ABC (Saravia, 2024a) y '*multiweb*' para el cálculo de las métricas de las redes (Saravia, 2024b).

El código fuente y los datos que respaldan los hallazgos de este estudio están disponibles abiertamente en GitHub en <https://github.com/123iamela/dynamic-fw-comparison>.

3. Resultados

3.1. Complejidad

Las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización, en la mayoría de los casos, presentaron número de especies e interacciones por debajo de su contraparte empírica (Figura 3.1.a), lo cual se refleja a su vez en su conectancia (Figura 3.1.b). Los demás índices topológicos, como el nivel trófico medio y la omnivoría (Figura 3.1.c y d), presentaron el mismo patrón. En todos los casos, se mantiene la relación observada en el análisis topológicos entre las redes, donde el canal de Beagle presenta mayores valores medios que caleta Potter en todas las métricas, a excepción de la conectancia, que es mayor para la red del ecosistema antártico en el modelo dinámico (Figura 3.1). Todas las métricas topológicas presentaron diferencias de más del 90% en la distribución entre ecosistemas (Tabla 3.1). La distribución de la conectancia cuantitativa (C_q) fue significativamente (mayor al 80%) distinta entre los ecosistemas, siendo menor para el canal de Beagle que para caleta Potter (Figura 3.2, Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Proporción de la diferencias positivas y negativas entre las distribuciones de las métricas topológicas y estabilidad dinámica obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para caleta Potter y el canal Beagle. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución de las métricas entre ecosistemas.

| Métrica | Proporción negativa – positiva |
|---------------------------------------|-----------------------------------|
| Complejidad | |
| Número de especies (S) | 1.00 – 0.00 * |
| Número de interacciones (L) | 1.00 – 0.00 * |
| Conectancia (C) | 0.07 – 0.93 * |
| Nivel trófico medio | 1.00 – 0.00 * |
| Omnivoría | 0.97 – 0.03 * |
| Conectancia cuantitativa (C_q) | 0.00 – 1.00 * |
| Estabilidad dinámica | |
| Variabilidad en el número de especies | 0.59 – 0.41 |
| Variabilidad en la abundancia | 0.13 – 0.87 * |
| Permanencia | 0.59 – 0.41 |

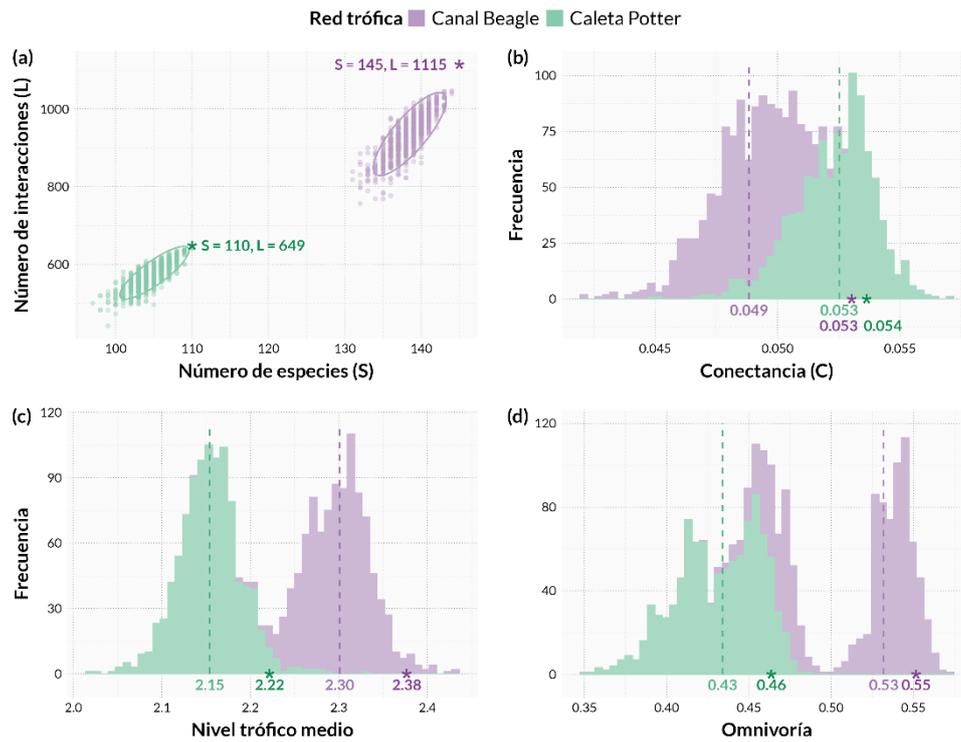


Figura 3.1. Índices topológicos de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). **(a)** Gráfico del número de especies e interacciones, donde cada punto representa los valores de las métricas calculados a partir de las simulaciones y las elipses el intervalo de confianza del 95% basado en una distribución t multivariada. Histogramas de frecuencia de **(b)** conectancia topológica, **(c)** el nivel trófico medio y **(d)** la omnivoría calculadas de las redes simuladas. Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices topológicos de las simulaciones. Los * en el eje x indican los valores empíricos de los índices topológicos, obtenidos en el [Capítulo 2](#) de esta tesis. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de todas las métricas analizadas entre ecosistemas.

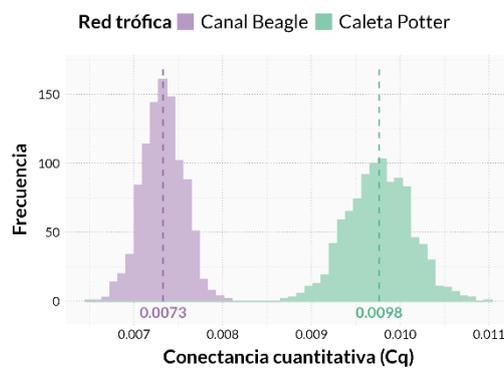


Figura 3.2. Histogramas de frecuencia de conectancia cuantitativa (C_q) calculadas a partir de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta

Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices en las simulaciones. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de ambas métricas analizadas entre ecosistemas.

3.2. Estabilidad dinámica

Al analizar la estabilidad dinámica de las simulaciones del modelo estocástico LVG con colonización, se encontraron solo diferencias en la distribución de la variabilidad en la abundancia de las especies, exhibiendo la red trófica de caleta Potter un mayor valor para esta métrica que la red trófica del canal Beagle (Figura 3.3.b, Tabla 3.1). Sin embargo, tanto la variabilidad en el número como la permanencia de las especies presentó proporciones de diferencias positivas y negativas muy similares, sugiriendo una alta similitud entre los valores de estas métricas obtenidos para los ecosistemas (Figura 3.3.a y c, Tabla 3.1).

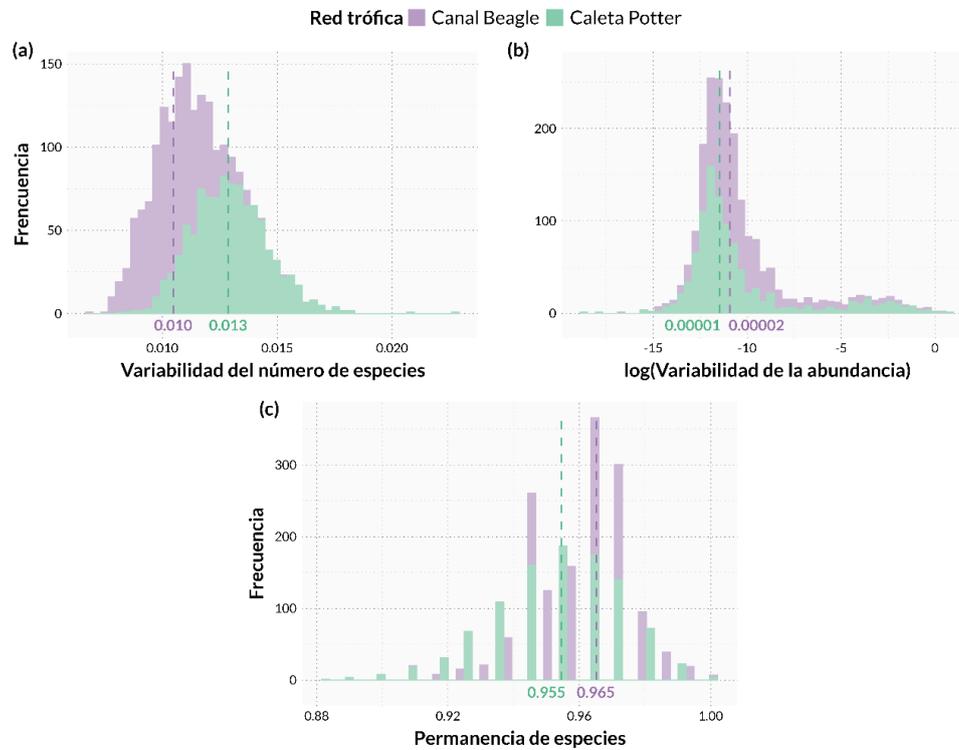


Figura 3.3. Índices de estabilidad temporal de las redes simuladas con el modelo estocástico de LVG con colonización para las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Histogramas de frecuencia de **(a)** la variabilidad del número de especies, **(b)** el logaritmo de la variabilidad de la abundancia y **(c)** la permanencia de especies. Las líneas punteadas representan el valor mediano de los índices en las simulaciones. Se encontraron diferencias mayores al 80% en la distribución de la variabilidad de la abundancia entre ecosistemas.

3.3. Influencia de la colonización

Los escenarios de colonización influyeron de manera diversa en la complejidad y estabilidad dinámica de las redes tróficas del canal Beagle y la caleta Potter, según el modelo estocástico de LVG. Todas las métricas topológicas (número de especies e interacciones, conectancia, nivel trófico medio y omnivoría) aumentaron con los crecientes niveles de tasa de colonización (Figura A.3.1).

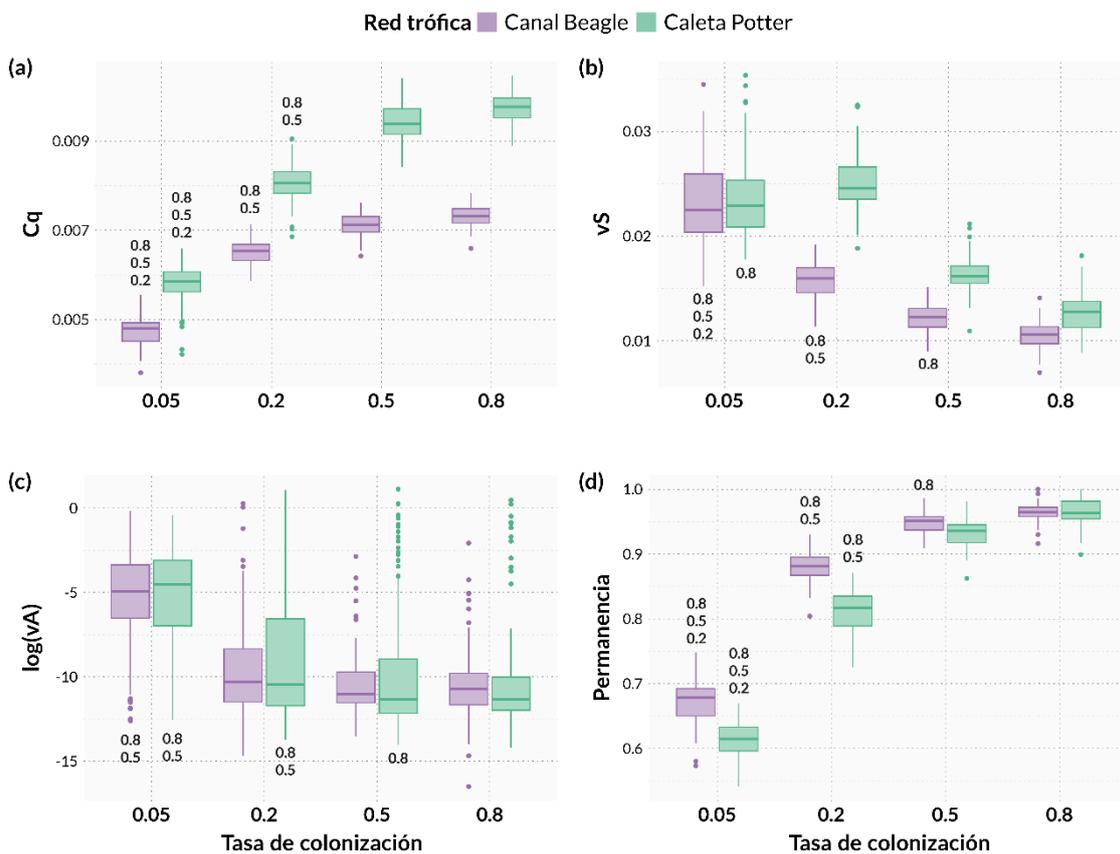


Figura 3.4. Efecto de la tasa de colonización en la complejidad y la estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Gráficos de caja para (a) la conectancia cuantitativa (C_q), (b) la variabilidad del número de especies (vS), (c) la variabilidad de la abundancia de las especies (vA) y (d) la permanencia de especies según tasas de colonización de 0.05, 0.2, 0.5 y 0.8. Los valores 0.8, 0.5 y 0.2, ubicados arriba o abajo de los gráficos de caja, indican proporciones de las diferencias significativas (mayor al 80%) en la distribución métricas para el nivel de tasa de colonización, comparadas con las tasas correspondientes de 0.8, 0.5 y 0.2.

La tasa de colonización, especialmente a niveles bajos (0.05 y 0.2), tuvo un impacto significativo en la conectancia cuantitativa (C_q), mostrando una relación positiva entre estas variables (Figura 3.4.a, Tabla 3.2 y 3.3). En general, la variabilidad en el número (vS) y la abundancia (vA) de especies tendió a disminuir significativamente con el aumento de la colonización (Figura 3.4.b y c, Tabla 3.2 y 3.3). En el canal Beagle,

la disminución en la variabilidad del número de especies fue significativa en todos los niveles de colonización, mientras que en la caleta Potter sólo se observó a niveles bajos de colonización (0.05) (Figura 3.4.b). Por otro lado, la variabilidad en la abundancia de especies mostró una disminución significativa en todos los niveles de colonización en la red antártica, pero sólo en el nivel de 0.05 en la red subantártica (Figura 3.4.c). Finalmente, la permanencia de especies aumentó significativamente con la tasa de colonización en ambos ecosistemas (Figura 3.4.d, Tabla 3.2 y 3.3).

Tabla 3.2. Proporción de las diferencias positivas ($P > 0$) y negativas ($P < 0$) entre las distribuciones de las distintas tasas de colonización para la conectancia cuantitativa (C_q), la variabilidad en el número de especies (vS), la variabilidad en la abundancia de las especies (vA) y la permanencia de especies obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para el **canal Beagle**. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución entre los niveles de migración.

| Métrica | Tasa de colonización | | | | | |
|-------------|--------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | 0.8 | | 0.5 | | 0.2 | |
| | 0.05 | 0.2 | 0.5 | 0.05 | 0.2 | 0.05 |
| | Proporción negativa – positiva | | | | | |
| C_q | 0.99 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.24 – 0.76 | 0.00 – 1.00 * | 0.04 – 0.96 * | 0.00 – 1.00 * |
| vS | 1.00 – 0.00 * | 1.00 – 0.00 * | 0.83 – 0.17 * | 1.00 – 0.00 * | 0.94 – 0.06 * | 0.98 – 0.02 * |
| vA | 0.88 – 0.12 * | 0.56 – 0.44 | 0.44 – 0.56 | 0.87 – 0.13 * | 0.62 – 0.38 | 0.78 – 0.22 |
| Permanencia | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.13 – 0.80 * | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * |

Tabla 3.3. Proporción de las diferencias positivas ($P > 0$) y negativas ($P < 0$) entre las distribuciones de las distintas tasas de colonización para la conectancia cuantitativa (C_q), la variabilidad en el número de especies (vS), la variabilidad en la abundancia de las especies (vA) y la permanencia de especies obtenidas por el modelo estocástico GLV con colonización para **caleta Potter**. * Indica diferencias mayores al 80% en la distribución entre los niveles de migración.

| Métrica | Tasa de colonización | | | | | |
|-------------|--------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | 0.8 | | 0.5 | | 0.2 | |
| | 0.05 | 0.2 | 0.5 | 0.05 | 0.2 | 0.05 |
| | Proporción negativa - positiva | | | | | |
| C_q | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.28 – 0.72 | 0.00 – 1.00 * | 0.01 – 0.99 * | 0.00 – 1.00 * |
| vS | 0.83 – 0.17 * | 0.60 – 0.40 | 0.56 – 0.44 | 0.79 – 0.21 | 0.63 – 0.37 | 0.75 – 0.25 |
| vA | 1.00 – 0.00 * | 1.00 – 0.00 * | 0.91 – 0.09 * | 1.00 – 0.00 * | 0.99 – 0.01 * | 0.35 – 0.65 |
| Permanencia | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.14 – 0.78 | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 * | 0.00 – 1.00 |

4. Discusión

El análisis comparativo de la dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida) utilizando un modelo estocástico de Lotka–Volterra Generalizado con colonización reveló diferencias significativas entre estos ecosistemas, con importantes consecuencias para su estabilidad. Sin embargo, en contraposición a la hipótesis inicial y a los resultados obtenidos en la [comparación topológica](#)

del [Capítulo 2](#) de esta tesis, la red trófica subantártica mostró ser menos compleja, en términos de estructura cuantitativa, y menos estable dinámicamente, que la red antártica más compleja y estable.

4.1. Robustez del modelo

El modelo estocásticos de Lotka–Volterra Generalizado con colonización aplicado en este Capítulo, aunque simple, incorpora la variabilidad poblacional de las especies y potenciales modificaciones en las interacciones entre estas, proporcionando un marco sólido para la evaluación de la resiliencia de las redes tróficas frente a perturbaciones ambientales. Por otro lado, estos modelos puede servir como un paso preliminar hacia marcos más complejos que incorporen más información empírica, como por ejemplo la fuerza de interacción entre las especies (Pawar et al., 2012), y/o que tengan en cuenta explícitamente las respuestas fisiológicas de cada especie a los cambios ambientales (Beauchesne et al., 2021). Adicionalmente, puede ser adaptado a cualquier ecosistema con los datos mínimos disponibles. Esto es una gran ventaja cuando, como suele ser el caso, carecemos de conocimiento suficiente sobre los valores precisos de los parámetros de interacción en redes ecológicas complejas.

El hecho de que tanto el número de especies como el número de interacciones en las redes simuladas se mantengan por debajo de los valores observados empíricamente concuerda con la metodología utilizada para construir las redes tróficas. Estas redes se diseñan como una hoja de ruta integral de las interacciones potenciales, en lugar de una instantánea de las interacciones actualmente activas (Paine, 1988). Debido a la naturaleza dinámica del modelo, que integra la colonización y extinción de especies como elementos fundamentales, es coherente que el número de especies en las redes simuladas no supere el de las observaciones empíricas, reforzando la validez del modelo. Además, todas las métricas topológicas evaluadas (conectancia, nivel trófico medio y omnivoría) se encontraron dentro del rango de los valores empíricos ([Capítulo 2](#)), lo que respalda aún más la precisión y fiabilidad del modelo. Estas observaciones indican que el modelo no solo es robusto en términos de su capacidad para replicar la estructura de las redes tróficas, sino que también ofrece una herramienta fiable para entender la dinámica de las interacciones ecológicas.

4.2. Complejidad y estabilidad dinámica

Las métricas topológicas obtenidas de las redes tróficas simuladas con el modelo dinámico de LVG con colonización reflejaron consistentemente las relaciones observadas en el análisis topológico descrito en el [Capítulo 2](#). Específicamente, la red del canal Beagle mostró valores superiores en todas las métricas (número de especies y de interacciones, nivel trófico medio y omnivoría) comparadas con las de la caleta Potter. La única excepción fue la conectancia topológica (C), donde el canal Beagle registró un valor significativamente menor en comparación con su contraparte antártica. A pesar de que el análisis previo sugería conectancias equivalentes entre ambos ecosistemas, en la comparación con el modelo dinámico se observaron diferencias en C .

Una posible explicación para esta discrepancia es que el ecosistema subantártico tiene una mayor proporción de especies omnívoras, con un alto grado de conexión y, aún más, su especie clave, que conecta la red trófica, ocupa una posición intermedia (como se observó en el [Capítulo 2](#)). En las simulaciones, cuando estas especies con un alto grado de conexión no logran colonizar o se extinguen de la red local, la conectancia de la simulación disminuye, reduciendo el valor promedio de la conectancia en las simulaciones dinámicas de este ecosistema. Este contraste entre los resultados topológicos y dinámicos resalta la utilidad de emplear análisis dinámicos de las interacciones entre especies para revelar diferencias sutiles que no se perciben en el análisis estático (topológico) (Zhao et al., 2016; López et al., 2018; Kortsch et al., 2021).

El valor de conectancia topológica superior para caleta Potter coincide con un valor significativamente más alto de la conectancia cuantitativa (C_q), sugiriendo una mayor complejidad estructural cualitativa y cuantitativa en sus interacciones. En términos prácticos, esto indica la presencia de un mayor número de nodos con alta entropía (interacciones de igual magnitud), es decir, una distribución más uniforme de fuerza de interacción entre especies en comparación con la red del canal Beagle. Por el contrario, la red trófica subantártica sería menos compleja, con una distribución de fuerza interacción más sesgada hacia unos pocos fuertes y muchos débiles. Sin embargo, es importante recordar que una de las restricciones del ajuste del modelo dinámico era que las fuerzas de interacciones fueran tomadas de una distribución asimétrica, por lo que un menor C_q indica flujos más o menos asimétricos, pero nunca del todo uniformes.

Al analizar comparativamente la estabilidad dinámica de las red tróficas modeladas para caleta Potter y el canal Beagle, no se observaron diferencias significativas en la variabilidad del número de especies y la permanencia, sugiriendo que ambas redes tróficas son similares en términos de la estabilidad temporal en la composición de especies. Sin embargo, la diferencia en la variabilidad de la abundancia total de las especies, siendo mayor en el ecosistema subantártico que en el antártico, indica que, aunque la composición de especies es estable, la cantidad de individuos dentro de esas especies fluctúa de manera distinta y significativa entre las dos redes tróficas. Esto sugiere que caleta Potter es más estable dinámicamente, ya que la frecuencia y magnitud de las fluctuaciones en el tamaño de la población son más pequeñas (Harrison, 1979; McCann, 2000). En contraste, la red trófica del canal Beagle sería menos estable, con especies más susceptibles a perturbaciones y mayor riesgo de extinción (Pimm & Redfearn, 1988; Lande, 1993; Borrvall & Ebenman, 2008).

Múltiples autores han encontrado una relación positiva entre C_q y la estabilidad de las redes tróficas, desafiando la noción de May (1972, 1973), la cual sostiene que la conectancia restringe la estabilidad (Haydon, 2000; Van Altena et al., 2016; Zhao et al., 2016). Además, este hallazgo contrasta con la teoría que postula que las redes con distribuciones sesgadas hacia interacciones débiles tienden a ser más estables (McCann et al., 1998; Drossel et al., 2004; Bascompte et al., 2005). Van Altena y colegas (2016) sugieren que una distribución de la fuerza de interacción excesivamente sesgada hacia interacciones débiles puede resultar en una red trófica escasamente conectada, proponiendo la existencia de un óptimo en la asimetría de las interacciones. A la luz de esta teoría y en relación con los resultados obtenidos, la red trófica de la

caleta Potter sería más compleja y estable, cuando se considera la distribución y fuerza de las interacciones entre las especies y la dinámica de estas, en contraste con la red del canal Beagle, menos compleja y menos estable.

Las distribuciones asimétricas de las interacciones tróficas son una propiedad emergente de las comunidades con especies omnívoras y generalistas. Estas especies interactúan con muchas otras a través de varios niveles tróficos, estableciendo en su mayoría interacciones débiles y unas pocas fuertes (Emmerson & Yearsley, 2004; Wootton & Stouffer, 2016). La red trófica del canal Beagle se caracteriza por una alta proporción de especies omnívoras, en comparación a la red trófica de caleta Potter, como se ha observado tanto en los resultados del modelo dinámico como en el [análisis topológico](#). La omnivoría puede tener una influencia positiva o negativa en la estabilidad de las redes alimentarias, dependiendo de la fuerza de interacción, aunque valores altos de omnivoría siempre son desestabilizadores (Gellner & McCann, 2012; Kratina et al., 2012). En este caso, la mayor prevalencia de omnivoría podría ser la responsable, en parte, de la distribución más sesgada de la fuerza de interacción y, por ende, la menor conectancia cuantitativa, complejidad y estabilidad de la red trófica de este ecosistema. Por otra parte, la mayor diversidad de especies del canal Beagle podría estar contribuyendo a aumentar el sesgo en la distribución de las fuerzas de interacción (Banašek-Richter et al., 2009) y a reducir su estabilidad dinámica (Borrvall & Ebenman, 2008; Kaneryd et al., 2012; Zhao et al., 2016). La presencia de nodos (especies) altamente conectados de forma asimétrica disminuye la robustez de las redes tróficas, ya que enfrentan un mayor riesgo de extinción, desde un enfoque cuantitativo y dinámico, ya que una especie no puede persistir si recibe energía insuficiente, aunque todavía tenga recursos (Zhao et al., 2016). Además, la abundancia de interacciones débiles pueden ser perjudiciales para la estabilidad de las redes tróficas, aumentando el tiempo de retorno al equilibrio, retrasando la recuperación de los ecosistemas, haciéndolos más susceptible a perturbaciones (Emmerson & Yearsley, 2004; Allesina & Tang, 2012).

4.3. Influencia de la colonización

Las simulaciones dinámicas del modelo estocástico de LVG bajo distintos escenarios de colonización mostraron que, independientemente de las diferencias particulares entre las redes tróficas, todas las métricas estructurales aumentaron con la colonización. Este resultado es esperable ya que, en las redes tróficas empíricas, se anticipa que una creciente colonización de especies promueva la diversidad e incremente el número de interacciones entre ellas. Este proceso conduce a una acumulación vertical de especies e interacciones, aumentando el nivel trófico promedio de la red hasta alcanzar un punto de estabilidad (Pillai et al., 2011).

Se observó una relación positiva entre la conectancia cuantitativa y la tasa de colonización, independientemente de nivel de colonización y la red trófica. Esto implica que cuando pocas especies pueden migrar hacia la red local, la mayoría de los flujos entre las especies presentes son débiles y sólo unos pocos fuertes dominan la red trófica y, que a medida que aumenta la tasa de colonización, los flujos de energía se distribuyen más uniformemente entre las especies (Boit & Gaedke, 2014).

Por otro lado, la variabilidad en el número de especies (vS) y la abundancia de estas (vA) tiende a disminuir con el aumento de la colonización, mientras que la permanencia de las especies en la red local aumenta, indicando una estabilización en la composición y abundancia de las especies en ambas redes tróficas. Interesantemente, esta estabilización parece estar impulsada por una compensación (*trade-off*) entre distintas dimensiones de la estabilidad dinámica (Donohue et al., 2013; Yang et al., 2019). En la red trófica de caleta Potter, la composición en el número de especies se estabiliza “rápidamente”. Esto se manifiesta en que solo se observan diferencias significativas a niveles bajos de colonización; a medida que la colonización aumenta, las diferencias en la composición de especies desaparecen. Sin embargo, la abundancia de las especies en esta red requiere niveles más altos de colonización para estabilizarse, lo cual se evidencia por diferencias significativas en todos los niveles de colonización. La red trófica del canal Beagle presenta el mismo patrón, pero inverso: la variabilidad en el número de especies necesita mayores niveles de colonización para estabilizarse, mientras que la abundancia de las especies se estabiliza con niveles bajos de colonización. Este análisis muestra que la estabilización en estas redes tróficas estaría influenciada por un equilibrio dinámico entre el número de especies y su abundancia, modulada por el grado de colonización.

El estudio del fenómeno de colonización en el ensamblaje de redes tróficas es fundamental para entender la dinámica de los ecosistemas, ya que las comunidades ecológicas se forman y se mantienen a través de la llegada e integración de nuevas especies. Además, las especies no están en interacción constante; pueden migrar, abandonar un área, reducir su abundancia o incluso extinguirse localmente. Esta dinámica es especialmente relevante en los ambientes polares, donde cambios en las variables ambientales, como la estacionalidad, y el creciente impacto del cambio climático y las perturbaciones antropogénicas, tienen un efecto significativo en las especies y sus interacciones. En particular, en caleta Potter, el calentamiento global ha provocado un acelerado retroceso glaciar, creando nuevas áreas libres de hielo. Estas áreas recientemente expuestas están siendo colonizadas por especies del ecosistema, lo que constituye un fenómeno emergente en este entorno polar (Quartino et al., 2013; Lagger et al., 2018). Además, la llegada de especies invasoras es un problema creciente en ambientes polares, como en caleta Potter y el canal Beagle. Comprender cómo estas especies invasoras pueden alterar las redes de interacciones entre las especies preexistentes y, en consecuencia, afectar el funcionamiento del ecosistema, es crucial para el desarrollo de estrategias de conservación efectivas.

4.4. Aportes al debate complejidad-estabilidad

En la **comparación topológica** de las redes tróficas de los ecosistemas antárticos y subantárticos estudiados, no se encontraron diferencias en la conectancia topológica. Sin embargo, se observaron variaciones en todas las demás medidas de estructura y complejidad. Con base en el mayor número de especies, interacciones, nivel trófico medio y omnivoría, se concluyó que la red trófica del canal Beagle es más compleja que la de la caleta Potter. A pesar de mantener estas características estructurales, al incorporar el análisis de la conectancia cuantitativa, que considera no solo la estructura de las interacciones (quién se alimenta de quién) sino también cómo se distribuye la fuerza de estas interacciones (con qué intensidad se alimentan),

se evidencia que la red trófica del canal Beagle es, en realidad, menos compleja, en términos de conectancia, que la de la caleta Potter.

Estas observaciones plantean la pregunta de cómo se define la complejidad de la estructura de las redes, en general, y en particular, de las redes de interacciones depredador-presa. Desde los análisis de May (1972, 1973), se utiliza la conectancia (topológica) como un descriptor de la complejidad de las redes tróficas y se ha vuelto central en los trabajos que debaten la relación entre la complejidad y estabilidad de estas. A pesar de ello, se ha observado una contradicción (Landi et al., 2018), o incluso la ausencia de relación (Van Altena et al., 2016; Zhao et al., 2016), entre la conectancia topológica y la estabilidad de las redes. Sin embargo, May utilizó como medida de complejidad $\sigma\sqrt{CS}$ (donde σ es el desvío estándar de la fuerza de interacción, C la conectancia y S el número de especies). De esta manera, si bien la conectancia topológica es un *proxy* de complejidad, la relación no es lineal. Los resultados obtenidos sugieren que la conectancia, calculada a partir de redes binarias, cualitativas y estáticas, no refleja adecuadamente la complejidad de una red, y que la utilización de métricas cualitativas (o no-ponderadas) no son suficientes para describir el funcionamiento de los ecosistemas (Kortsch et al., 2021). Incluso, muchos autores han argumentado que la complejidad topológica por sí sola no afecta la estabilidad (James et al., 2015; Namba, 2015; Grilli et al., 2016). Es necesaria la incorporación complementaria de información cuantitativa y dinámica en los modelos topológicos de redes para describir con mayor precisión la estructura y el funcionamiento de las redes tróficas y, aún más, establecer su relación con la estabilidad frente a perturbaciones.

Por otro lado, en este capítulo, se analizó estabilidad utilizando una medida global, mientras que en la [comparación topológica](#) se evaluó la estabilidad local de los ecosistemas. Los resultados revelaron que ambos enfoques son consistentes entre sí proporcionando evidencia de que la red trófica del ecosistema antártico de la caleta Potter es más estable que la del ecosistema subantártico del canal Beagle. Retomando el concepto de multidimensionalidad de la estabilidad ecológica (Donohue et al., 2013), estos hallazgos resaltan la idea de que los distintos componentes de la estabilidad no son independientes entre sí y que, para evaluar adecuadamente la robustez de los ecosistemas frente a las perturbaciones, es necesaria la medición de diferentes dimensiones de la estabilidad.

En resumen y a la luz de los análisis cuantitativos y dinámicos, la red trófica de caleta Potter sería más compleja y estable, en contraste con la red del canal Beagle, menos compleja y menos estable. Las características estructurales particulares de la red trófica del canal Beagle (mayor diversidad de especies e interacciones, nivel trófico medio, omnivoría y distribución más sesgada de la fuerza de sus interacciones) la estarían haciendo más susceptible a las perturbaciones, en comparación con caleta Potter. Estos resultados establecen una relación positiva entre la complejidad (medida como conectancia cuantitativa) de las redes tróficas con la estabilidad en los ecosistemas antárticos y subantárticos. De esta manera, cuestionan la noción tradicional de May, y respaldan la idea original propuesta por MacArthur en 1955 de que "*la complejidad promueve la estabilidad*".

Para confirmar estas conclusiones obtenidas teóricamente a partir de las simulaciones del modelo estocástico LVG con colonización, sería necesario estimar la fuerza de las interacciones basándose en

relaciones metabólicas y alométricas entre las especies (Pawar et al., 2012). Esto ayudaría a validar los resultados y a comprender mejor la complejidad y estabilidad de estos ecosistemas.

5. Conclusiones

El estudio de la dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (Antártida) y el canal Beagle (Subantártida), utilizando un modelo estocástico de Lotka–Volterra Generalizado (LVG) con colonización, reveló diferencias significativas en su complejidad y estabilidad dinámica. Contrariamente a la hipótesis inicial y a los análisis topológicos (Capítulo 2), la red de caleta Potter mostró una mayor conectancia cuantitativa en comparación con la red del canal Beagle, indicando una estructura más compleja y una distribución más uniforme de la fuerza de interacción entre sus especies. Esto sugiere que, aunque la red del canal Beagle sea más diversa en términos de especies e interacciones, su menor complejidad se ve definida por la distribución más sesgada de la fuerza de estas interacciones. En términos de estabilidad dinámica, caleta Potter mostró una menor variabilidad en la abundancia total de las especies, lo que la hace más estable que el canal Beagle. La mayor proporción de especies omnívoras en el ecosistema subantártico posiblemente esté contribuyendo a su menor conectancia cuantitativa, reduciendo así su estabilidad dinámica y capacidad de recuperación frente a perturbaciones.

Adicionalmente, la incorporación de la tasa de colonización en el modelo permitió identificar que este factor juega un papel importante en la dinámica de las redes tróficas y cómo diferentes medidas de estabilidad pueden compensarse para obtener la estabilidad general del sistema. En general, la colonización tiene un efecto estabilizador sobre las redes tróficas, incrementando la conectancia cuantitativa y reduciendo la variabilidad dinámica, lo que contribuye a una mayor permanencia de las especies en el ecosistema. El estudio de estos procesos es particularmente relevante en ambientes polares, donde la colonización de nuevas áreas por el retroceso de glaciares y la llegada de especies invasoras están alterando la dinámica de las comunidades.

En conclusión, los resultados obtenidos en este capítulo señalan como una mayor complejidad cuantitativa y dinámica en las redes tróficas puede contribuir a una mayor estabilidad, desafiando la noción tradicional que asocia a la conectancia con la inestabilidad. En lugar de basarse únicamente en la estructura cualitativa, binaria y estática, los análisis cuantitativos y dinámicos proporcionan una perspectiva más precisa de la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de los ecosistemas.

Estos hallazgos no solo profundizan en la relación teórica entre la complejidad-estabilidad de las redes de interacciones entre especies, sino que además proporcionan un marco de información sobre el potencial impacto del cambio climático global y otras perturbaciones de origen antrópico en las redes tróficas de los ecosistemas de caleta Potter y canal Beagle. En particular, tienen importantes implicaciones para el desarrollo de estrategias de conservación y manejo adaptativo de los ecosistemas de regiones sensibles como la Antártida y Subantártida.

Anexo 3

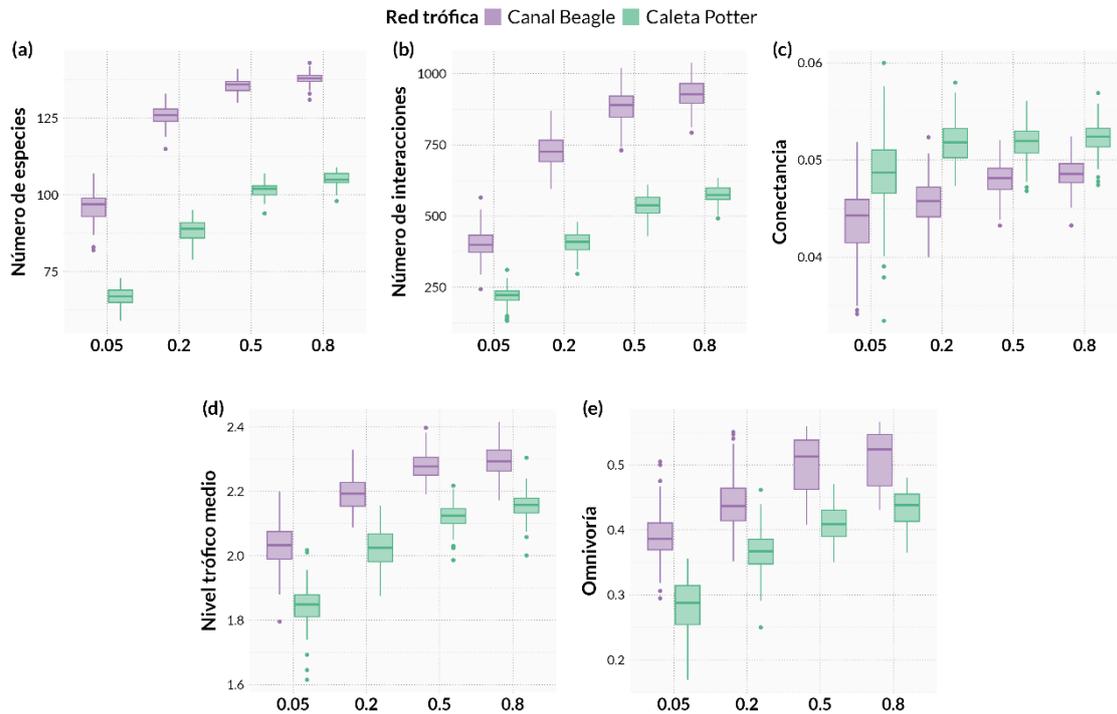


Figura A.3.1. Efecto de la tasa de colonización en la complejidad y la estabilidad dinámica de las redes tróficas de caleta Potter (verde) y canal Beagle (violeta). Gráficos de caja para (a) el número de especies, (b) el número de interacciones, (c) la conectancia, (d) el nivel trófico medio, y (e) la omnivoría según tasas de colonización de 0.05, 0.2, 0.5 y 0.8.

CAPÍTULO 4

Fuerza de interacción

Este capítulo está en proceso de revisión en la revista *Ecology and Evolution*
y ha sido publicado como pre-print:

Rodriguez I.D. & Saravia L.A. (2024).
Potter Cove's Heavyweights: Estimation of species' interaction strength of an Antarctic food web.

EcoEvoRxiv.

<https://doi.org/10.32942/X2BC9X>

Resumen

Comprender la compleja interacción entre la estructura y la estabilidad de las redes tróficas marinas es crucial para evaluar la resiliencia de los ecosistemas, particularmente en el contexto de los cambios ambientales en curso. En la Península Antártica, el calentamiento global ha provocado graves alteraciones en la composición de las comunidades, la distribución de las especies y la abundancia durante las últimas décadas. En este capítulo, se estimó la fuerza de interacción dentro de la red trófica de caleta Potter (Península Antártica) para dilucidar el papel de las especies en su estructura y funcionamiento. Estas estimaciones se utilizaron para calcular la estabilidad de la red trófica en respuesta a perturbaciones, simulando extinciones secuenciales para cuantificar la importancia de especies individuales y su influencia en la estabilidad y fragmentación de la red trófica. Se exploraron las conexiones entre la fuerza de la interacción y las propiedades topológicas clave de la red trófica. Los hallazgos revelan una distribución asimétrica de la fuerza de la interacción, con una prevalencia de interacciones débiles sobre unas pocas fuertes, indicando que no todas las especies tienen el mismo impacto en la red. Las especies que ejercieron una mayor influencia dentro de la red trófica mostraron un mayor grado de conectividad y similitud trófica, aunque tendían a ocupar niveles tróficos más bajos (ej., macroalgas y detritos) y mostraron menor niveles de omnivoría. Las simulaciones de extinción subrayan el papel crucial de determinadas especies, como los anfipodos y el pez *Notothenia coriiceps*, cuya eliminación provocó cambios significativos en la estabilidad y fragmentación de la red trófica. Este estudio destaca la importancia de considerar la fuerza de la interacción de las especies al evaluar la estabilidad de los ecosistemas marinos de alta latitud. Los conocimientos obtenidos son cruciales para guiar las estrategias de seguimiento y conservación destinadas a preservar la integridad de los ecosistemas marinos antárticos en tiempos de rápidos cambios climáticos y ambientales.

1. Introducción

Dentro de un ecosistema, las especies están interconectadas a través de relaciones tróficas, que dan forma a los flujos de energía y crean redes tróficas complejas. La exploración de las redes tróficas ha mejorado significativamente nuestra comprensión de los roles ecológicos de las especies y su impacto en el funcionamiento y resiliencia de los ecosistemas (Belgrano et al., 2005; Landi et al., 2018). La mayoría de los estudios sobre redes tróficas se han centrado en representaciones binarias, examinando principalmente la presencia o ausencia de especies y sus interacciones (Dunne et al., 2002; Kortsch et al., 2015; Olivier & Planque, 2017; Marina et al., 2018). Sin embargo, una comprensión más profunda reconoce que las redes tróficas poseen complejidades inherentes en forma de interacciones ponderadas, donde la fuerza de las interacciones entre especies varía. La integración de interacciones ponderadas basadas en las fuerza de esas interacciones en los estudios de la red tróficas ofrece información ecológica valiosa, especialmente al examinar la función y la estabilidad de los ecosistemas. Comprender el patrón de estas fuerzas de interacción se vuelve fundamental para evaluar y predecir la estabilidad de la red trófica.

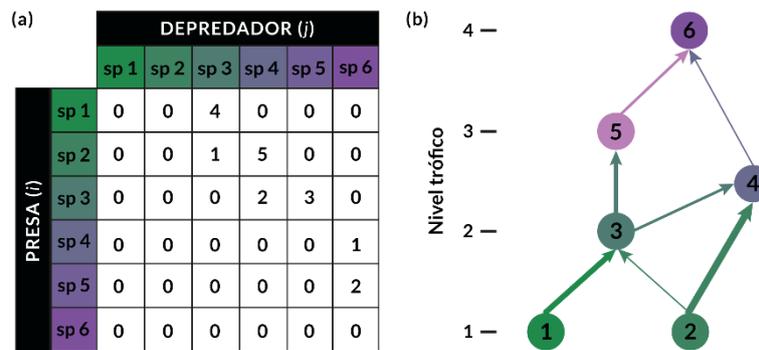


Figura 4.1. (a) Representación de una matriz de adyacencia (A) arbitraria donde cada celda es un elemento a_{ij} y representa la fuerza de interacción, las especies de la columna representan los depredadores j y las especies de las filas las presas i . (b) Grafo resultante dirigido y ponderado, donde el grosor de las flechas es proporcional a la fuerza de interacción, ordenado según el nivel trófico de las especies. En este caso, el número de nodos es $S = 6$ y el de interacciones $L = 7$.

La fuerza de la interacción en las redes tróficas estima la magnitud del efecto de una especie sobre otra y permite diferenciar la importancia de las distintas interacción entre especies. Existen múltiples metodologías para estimar la fuerza de interacción en redes tróficas que pueden requerir una gran variedad de datos empíricos, utilizando, la mayoría de ellos, la biomasa de las especies (Gauzens et al., 2019; Calizza et al., 2021; Gellner et al., 2023). Aquí, se aplicó el método propuesto por Pawar et al. (2012) que combina datos sobre la masa corporal de los consumidores y recursos, la densidad de los recursos y el espacio de búsqueda del consumidor (también llamada dimensionalidad de la interacción) para obtener estimaciones de la fuerza de interacción para cada par de interacciones depredador–presa. La novedad de este método es que cambia los coeficientes que relacionan el tamaño corporal con el metabolismo, según si la especie se

mueve en un espacio de dos o tres dimensiones (2D o 3D), y tiene la ventaja de que la densidad de recursos y la biomasa o densidad de las especies no son obligatorias y pueden ser estimadas.

Uno de los mayores desafíos es predecir el efecto de la actividad humana en las complejas redes de interacciones entre especies. Las interacciones entre especies median cómo se desarrollan los cambios en el entorno físico y químico en todo el ecosistema. Los impactos que afectan a una especie pueden tener efectos en cascada sobre otras, ya sea directa o indirectamente, dependiendo del patrón de fuerza de estas conexiones. Ante el aumento de la temperatura media global causado por el cambio climático global, comprender el efecto de las especies en la estabilidad de las comunidades ecológicas es una cuestión apremiante.

La Península Antártica ha experimentado el calentamiento más intenso del planeta en los últimos cincuenta años (Ducklow et al., 2013; Turner et al., 2020), con impactos directos sobre la criósfera. Como resultado, el glaciar que rodea caleta Potter ha estado retrocediendo rápidamente desde 1950 (Rückamp et al., 2011), lo que ha generado efectos en cascada en términos de entrada de agua dulce con escorrentía de sedimentos (Schloss et al., 2012), lo que ha llevado a cambios profundos en las comunidades bentónicas y pelágicas (Sahade et al., 2015; Garcia et al., 2019; Braeckman et al., 2021; Deregibus et al., 2023).

Si bien la estructura, complejidad y estabilidad de la red trófica de caleta Potter ha sido ampliamente estudiada (Marina et al., 2018; Marina et al., 2018; Cordone et al., 2018, 2020; Rodriguez et al., 2022; Salinas et al., 2023), este estudio pretende ir más allá de una evaluación puramente topológica (presencia/ausencia) de “quién se come a quién” en el ecosistema de caleta Potter. El **objetivo** de este capítulo es **analizar cuantitativamente la estructura de la red trófica del ecosistema antártico (caleta Potter) estimando la fuerza de interacción para cada interacción trófica, y evaluar el papel de las especies en la estructura y estabilidad de la red trófica**, considerando la fuerza de interacción.

2. Materiales & métodos

Debido a la falta de datos disponibles sobre el peso corporal de las especies que habitan el ecosistema del canal Beagle, el método de estimación de la fuerza de interacción se aplicó solo a la red trófica de caleta Potter descrita en el [Capítulo 2](#), la cual documenta 649 vínculos alimentarios entre 110 especies que habitan el ecosistema.

2.1. Estimación de la fuerza de la interacción

La fuerza de cada interacción por pares en la red trófica se estimó considerando la masa corporal del consumidor (depredador) y del recurso (presa) y la dimensionalidad de la interacción (*DI*) (Pawar et al., 2012). Primero, se llevó a cabo la recopilación de la información de la masa corporal de los recursos y los consumidores. Luego, la *DI* se clasificó en 2 o 3 dimensiones según el espacio y el hábitat de movimiento de las especies. Se asignó 2D cuando tanto el depredador como la presa se mueven en 2D (por ej., ambos son bentónicos) o si un depredador se mueve en 3D y una presa en 2D (por ejemplo, un depredador pelágico

preda sobre una presa bentónica). La *DI* se clasificó como 3D cuando tanto el depredador como la presa se mueven en 3D (por ej., ambos son pelágicos) o si el depredador se mueve en 2D y la presa en 3D (por ej., depredador bentónico, presa pelágica) (Pawar et al., 2012).

La ecuación principal que utilizamos para estimar la fuerza de interacción (*IS*) fue:

$$IS = \frac{\alpha x_R m_R}{m_c}$$

donde α es la tasa de búsqueda, x_R es la densidad del recurso, y m_R y m_c la masa corporal del recurso y del consumidor, respectivamente (Pawar et al., 2012). Se emplearon las estimaciones para la tasa de búsqueda (α) obtenidas por Pawar et al. (2012) con diferentes coeficientes para ambos espacios de búsqueda dimensional (2 y 3D), determinados mediante regresión de mínimos cuadrados ordinarios en relación con la masa de los consumidores. Se supuso el caso en el que los recursos son escasos porque se asemeja a las condiciones de campo (ver Figura 3.e y f y Ecuación 3 de Pawar et al. (2012). De manera tal que la tasa de búsqueda de las interacciones en 2D se calcula como:

$$\alpha = \alpha_{2D} m_c^{0.68 \pm 0.12}$$

Para interacciones en 3D se calcula como:

$$\alpha = \alpha_{3D} m_c^{1.05 \pm 0.08}$$

Donde $\alpha_{2D} = 10^{-3.08}$ y $\alpha_{3D} = 10^{-1.77}$ son los interceptos para cada dimensionalidad de las interacciones.

Cuando estuvo disponible en la bibliografía, se utilizó el dato empírico de la densidad de los recursos (x_R). De lo contrario, se estimó de acuerdo con la ecuación S18 y las figuras complementarias 2.i y j (individuos/m² – m³) de Pawar et al. (2012):

$$x_R = x_0 m_R^{-p_x}$$

donde p_x es -0.79 ± 0.08 para 2D y -0.86 ± 0.07 para 3D.

Para recursos tales como macroalgas, esponjas, necromasa y detritos, donde la masa y/o densidad corporal son independientes del consumidor, se asignó un valor de 1 a m_R y m_c . De esta manera la fuerza de la interacción dependía únicamente de la biomasa del consumidor (Pawar et al., 2012).

Considerando que los exponentes reportados por Pawar et al. (2012) tienen asociadas desviaciones estándar derivadas de la estimación mediante regresiones lineales, se utilizó estas incertidumbres para cuantificar la variabilidad en las estimaciones de la fuerza de interacción. Se generaron 1000 muestras aleatorias de los exponentes suponiendo una distribución normal con una media basada en el exponente estimado y una desviación estándar igual al error estándar informado. Posteriormente, se calcularon los valores de fuerza de interacción para cada muestra, lo que dio como resultado distribuciones de estimaciones de *IS* para cada

interacción por pares entre especies. Como estas distribuciones de la *IS* exhibieron tendencias sesgadas hacia la derecha, se empleó la mediana de la *IS* para caracterizar la tendencia central.

Se ajustó la distribución de la *IS* (es decir, medianas para cada interacción) a los modelos exponencial, gamma, log-normal, normal, ley potencial y uniforme usando máxima verosimilitud (McCallum, 1999) y se realizó la selección del modelo mediante el criterio de información de Akaike (Burnham & Anderson, 2002).

2.2. Propiedades de las especies

Para caracterizar el rol de las especies en la estructura y estabilidad de la red trófica de caleta Potter, se calcularon propiedades no ponderadas de la red. Las propiedades no ponderadas son métricas basadas en la topología aplicadas a redes tróficas binarias que solo describen la presencia/ausencia de especies, donde todos los enlaces tróficos se consideran igualmente importantes en la red. Se calcularon cuatro propiedades topológicas de las especies: nivel trófico, grado, omnivoría, descritas y aplicadas en el [Capítulo 2](#) de esta tesis, y similitud trófica. Esta última es un índice de superposición en las relaciones de alimentación de las especies, tanto como recursos y consumidores, representando el nicho trófico de la especie (Morlon et al., 2014; Delmas et al., 2019). La similitud trófica (*TS*) entre cada par de especies en la red trófica se calculó utilizando el siguiente algoritmo:

$$TS = \frac{c}{a+b+c} \quad (\text{Eq. 2.1})$$

En esta ecuación *c* es el número de depredadores y presas comunes a las dos especies, *a* es el número de depredadores y presas exclusivos de una especie y *b* es el número de depredadores y presas exclusivos de la otra especie. Cuando las dos especies tienen el mismo conjunto de presas y depredadores, $TS = 1$; cuando las dos especies no tienen depredadores ni presas comunes, $TS = 0$ (Martinez, 1991).

Para estudiar la relación entre las propiedades topológicas de las especies y la fuerza de interacción, se realizaron regresiones de cuantiles en el cuantil 0.25, 0.5 (la mediana) y 0.75 entre el logaritmo de la fuerza total de interacción, que representa la suma de la fuerza de interacción para todas las interacciones (tanto entrantes como salientes) que involucra una especie dada, y cada una de las propiedades topológicas de la especie. La importancia de la pendiente de las regresiones de cuantiles se evaluó mediante el método bootstrap (Koenker, 2005).

2.3. Impacto de las especies en la estabilidad & fragmentación de la red trófica

Para analizar el impacto individual de las especies en la estabilidad de la red trófica, se realizaron simulaciones de extinción de especies, eliminando secuencialmente las primeras 50 especies en orden decreciente de fuerza total de interacción, nivel trófico, grado, omnivoría y similitud trófica. Después de la extinción de cada especie, se examinó el impacto en la estabilidad y fragmentación de la red trófica. No se analizaron las extinciones secundarias después de la eliminación de una especie.

Para evaluar la estabilidad, se empleó la misma métrica utilizada en el [Capítulo 2](#), el QSS. Este índice, cuanto más negativo se vuelve representa una red trófica más estable, con menos probabilidad de que una perturbación se amplifique. En las redes depredador–presa, la estabilidad del sistema puede lograrse mediante la reducción del tamaño de la red o su conectividad, o aumentando la autorregulación de las especies, definida como aquellos mecanismos regulatorios de la tasa de crecimiento poblacional en relación a su abundancia (Allesina & Tang, 2012; Barabás et al., 2017). En este estudio, los términos de autorregulación de las especies, representados en la diagonal de la matriz jacobiana, son 0 debido a la falta de información completa sobre las tasas de crecimiento y las biomásas poblacionales para todas las especies. En este contexto, esta medida de estabilidad podría interpretarse como el grado de autorregulación necesario para que la red trófica alcance la estabilidad (Grilli et al., 2016). Las especies cuya eliminación resulta en una fuerte disminución del autovalor máximo y, por ende, un aumento significativo de la estabilidad, pueden ser identificadas como especies clave. Su presencia indica un mayor nivel de autorregulación necesario para alcanzar la estabilidad de la red, lo que sugiere un impacto mayor en toda la red trófica. Las especies que producen un aumento importante del autovalor máximo, son especies que tienen un efecto estabilizador por sí mismas y también podrían ser consideradas especies clave.

Las redes tróficas tienden a organizarse en patrones modulares, donde los grupos de especies interactúan más intensamente entre sí que con especies de otros grupos. Dentro de esta organización modular, las especies pueden asumir varios roles, determinados por el patrón de interacciones tróficas tanto dentro de su propio módulo como entre módulos, como se estudió en el [Capítulo 2](#). Por lo general, unas pocas especies clave, altamente conectadas tanto entre módulos como dentro de ellos, desempeñan un papel crucial en la cohesión de toda la red trófica. Para medir la cohesión de la red trófica, calculamos el número de componentes conectados después de eliminar una especie. Estos componentes conectados representan especies o subgrupos que están desconectados de otros y pueden considerarse una forma extrema de modularidad. Cuando una red ecológica se divide en componentes más pequeños, crea diferentes canales de flujo de energía e interacciones entre especies. Esta característica puede ser ventajosa en escenarios de perturbaciones, ya que evita que los efectos de las perturbaciones se propaguen a otros componentes (Stouffer & Bascompte, 2011; Gilarranz et al., 2017). Sin embargo, un número elevado de componentes puede ser perjudicial para la red, produciendo vías de energía fragmentadas, una transferencia de energía reducida e interacciones limitadas entre especies. Consideramos que una red trófica está fragmentada cuando tiene más de un componente, y la especie responsable de la fragmentación se considera una especie clave que contribuye a mantener una estructura cohesiva en la red trófica.

Se realizaron 1000 simulaciones de la eliminación de cada especie, calculando el autovalor máximo de la red trófica en cada caso. Se graficaron los resultados de las extinciones secuenciales de acuerdo con las diferentes propiedades de las especies y su efecto sobre la estabilidad y fragmentación de la red trófica.

2.4. Análisis de datos

Todos los análisis, simulaciones y gráficos se realizaron en R versión 4.3.1 (R Core Team, 2024), utilizando los paquetes de R ‘*igraph*’ (Csardi & Nepusz, 2005), ‘*cheddar*’ (Hudson et al., 2013) y ‘*multiweb*’ para calcular todas las métricas y simulaciones de la red (Saravia, 2024b).

El código fuente y los datos que respaldan los hallazgos de este estudio están disponibles abiertamente en GitHub en <https://github.com/123iamela/pottercove-IS> y Zenodo en <https://doi.org/10.5281/zenodo.10790590>.

3. Resultados

3.1. Distribución de la fuerza de interacción

El análisis de la distribución de la fuerza de interacción de la red trófica de caleta Potter mostró que el modelo gamma ($media = 0.149, SE = 0.006$) era el que mejor se ajustaba, según el análisis AIC, con una alta proporción de interacciones débiles y solo unas pocas interacciones fuertes (Figura 4.2 y 4.3, Tabla 4.1).

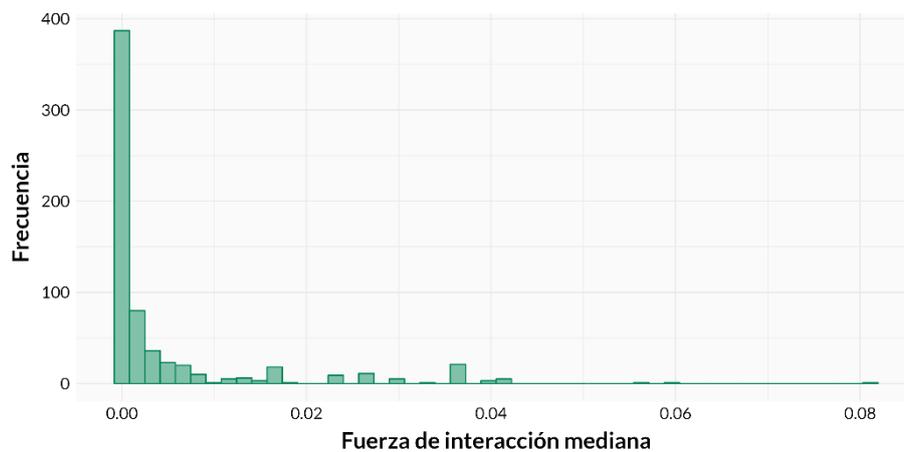


Figura 4.3. Distribución de frecuencia de la fuerza de interacción mediana para la red trófica de caleta Potter. Número total de interacciones = 649. La distribución se ajustó mejor a un modelo gamma ($media = 0.149, SE = 0.006$).

Tabla 4.1. Comparación de modelos para la distribución de la fuerza de interacción de la red trófica de caleta Potter, ordenados por mejor ajuste. AIC = valores del criterio de información de Akaike, Δ AIC = diferencia con el mejor ajuste para cada modelo candidato. * Indica el modelo que mejor se ajusta a los datos.

| Modelo | AIC | Δ AIC |
|---------------|----------|--------------|
| Gamma* | -9703.21 | 0 |
| Ley potencial | -9645.35 | 57.85 |
| Log-normal | -9431.38 | 271.82 |
| Exponencial | -5654.65 | 4048.56 |
| Normal | -4095.24 | 5607.96 |
| Uniforme | -3251.24 | 6451.97 |

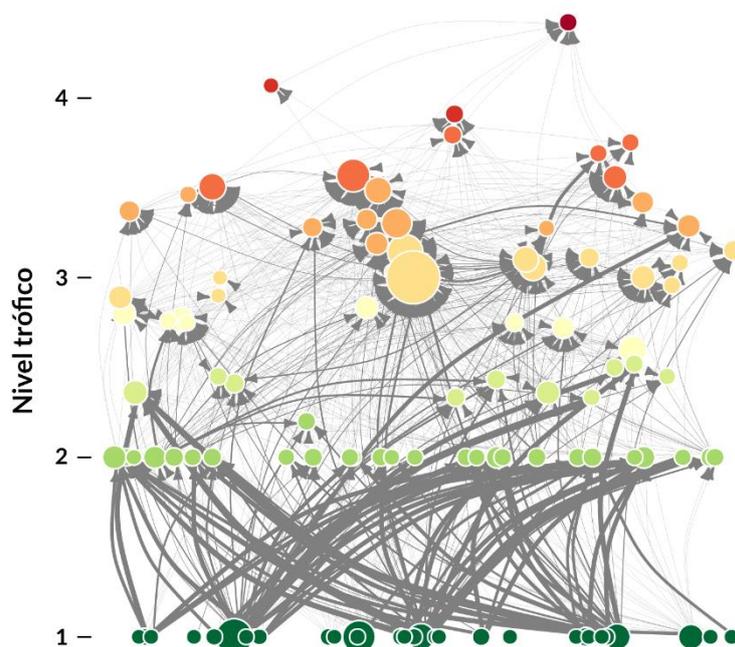


Figura 4.2. Representación gráfica de la red trófica de caleta Potter. Las especies (nodos) están dispuestas verticalmente y coloreadas por nivel trófico. El tamaño de los nodos es proporcional al número total de interacciones (grado). Las interacciones depredador-presa están representadas por flechas, de presa a depredador, y el grosor de la flecha es proporcional a la fuerza de la interacción.

3.2. Propiedades ponderadas y no ponderadas de especies

La fuerza de interacción total de las especies se asoció positivamente con el grado y la similitud trófica en las tres regresiones de cuantiles (Figura 4.4.b y d, Tabla 4.2). El nivel trófico de las especies y la omnivoría mostraron una relación negativa con la fuerza de interacción total para la regresión del cuantil 75 (Figura

4.4.a y c, Tabla 4.2). Sin embargo, no se observó una relación significativa para las regresiones en los cuantiles 25 y 50 para ambas propiedades no ponderadas de las especies (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Resultados del análisis de regresión de cuantiles, coeficientes y niveles de significancia para el logaritmo de fuerza de interacción total y las propiedades topológicas (nivel trófico, grado, omnivoría y similitud trófica) en los cuantiles 0.25, 0.5 y 0.75. * Indica significación estadística ($p < 0.05$).

| | | Nivel trófico | Grado | Omnivoría | Similitud trófica |
|-----|--------------|---------------|--------|-----------|-------------------|
| q25 | Coefficiente | 0.228 | 0.970 | -1.865 | 13.974 |
| | Valor p | 0.680 | 0.000* | 0.588 | 0.243 |
| q50 | Coefficiente | -0.143 | 0.864 | -0.145 | 12.756 |
| | Valor p | 0.648 | 0.009* | 0.942 | 0.002* |
| q75 | Coefficiente | -0.749 | 0.822 | -3.885 | 11.535 |
| | Valor p | 0.001* | 0.007* | 0.018* | 0.109* |

Esto sugiere que las especies que exhiben la mayor fuerza de interacción tienden a exhibir un mayor grado y una mayor superposición de dieta y depredadores, ocupan posiciones tróficas más bajas y muestran niveles más bajos de omnivoría. La identidad de las especies que ejercen la influencia más sustancial en la red trófica de caleta Potter son las especies basales (detritos y algunas especies de macroalgas) y los herbívoros (principalmente anfipodos) (Tabla A3.1.a).

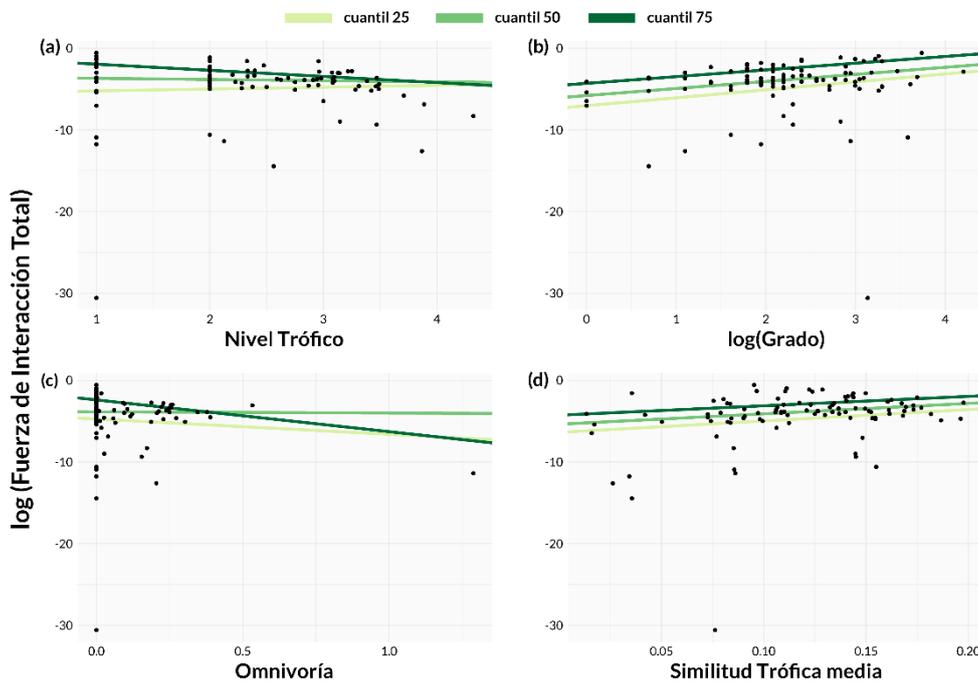


Figura 4.4. Relaciones entre la fuerza de interacción total (propiedad ponderada) y propiedades no ponderadas de la red trófica de caleta Potter. Se ajustaron regresiones de cuantiles (línea verde claro = cuantil 25, línea verde media = cuantil 50, línea verde oscuro = cuantil 75) para mostrar la tendencia entre el logaritmo de la fuerza de interacción total y (a) nivel trófico, (b) logaritmo del grado, (c) omnivoría, y (d) similitud trófica.

3.3. Impacto de las especies en la estabilidad de la red trófica

Los análisis de extinción revelaron que la eliminación realizada por diferentes propiedades de las especies tiene distintos efectos sobre la estabilidad de la red trófica (Figura 4.5). Si bien no surgió un patrón claro en la estabilidad al eliminar especies por orden decreciente de nivel trófico y omnívora (Figura 4.5.b y d), se observó que la estabilidad de la red aumentó después de la eliminación de especies con mayor fuerza de interacción, grado y similitud trófica (Figura 4.5. a, c y e).

Cuando las extinciones se realizaron por fuerza de interacción decreciente, se encontró que la eliminación de los anfípodos *Prostebbingia sp.* y *Prostebbingia gracilis*, la tercera y cuarta especies con mayor fuerza de interacción, aumentaron sustancialmente la estabilidad de la red trófica (Figura 4.5.a, Tabla A3.1.a). En eliminaciones secuenciales de especies de alto grado, los anfípodos *Gondogenia antarctica* y *Prostebbingia gracilis* provocaron un aumento importante en la estabilidad de la red trófica (Figura 4.5.c, Tabla A3.1.c).

Con respecto a la fragmentación de la red, se observó que la eliminación del pez *Notothenia coriiceps*, en extinciones por nivel trófico, grado y omnivoría (Figura 4.5.b–d, Tabla A3.1.d–b), fue responsable de la fragmentación de la red trófica en 9 compartimentos. Para las extinciones realizadas por fuerza de interacción, el anfípodo *Paradexamine fissicauda* provocó la fragmentación de la red trófica en 2 compartimentos, que permaneció sin cambios hasta que se eliminó *N. coriiceps*, dividiendo la red en 14 compartimentos (Figura 4.5.a, Tabla A3.1.a). En las simulaciones realizadas por similitud trófica decreciente, *N. coriiceps* no contribuyó a la fragmentación de la red. En cambio, fue la lapa *Nacella concinna* la responsable de la fragmentación de la red (Figura 4.5.e, Tabla A3.1.e). Es importante destacar que la fragmentación de la red no parece estar relacionada con la estabilidad, ya que los puntos de fragmentación no se alinean con cambios significativos en la estabilidad.

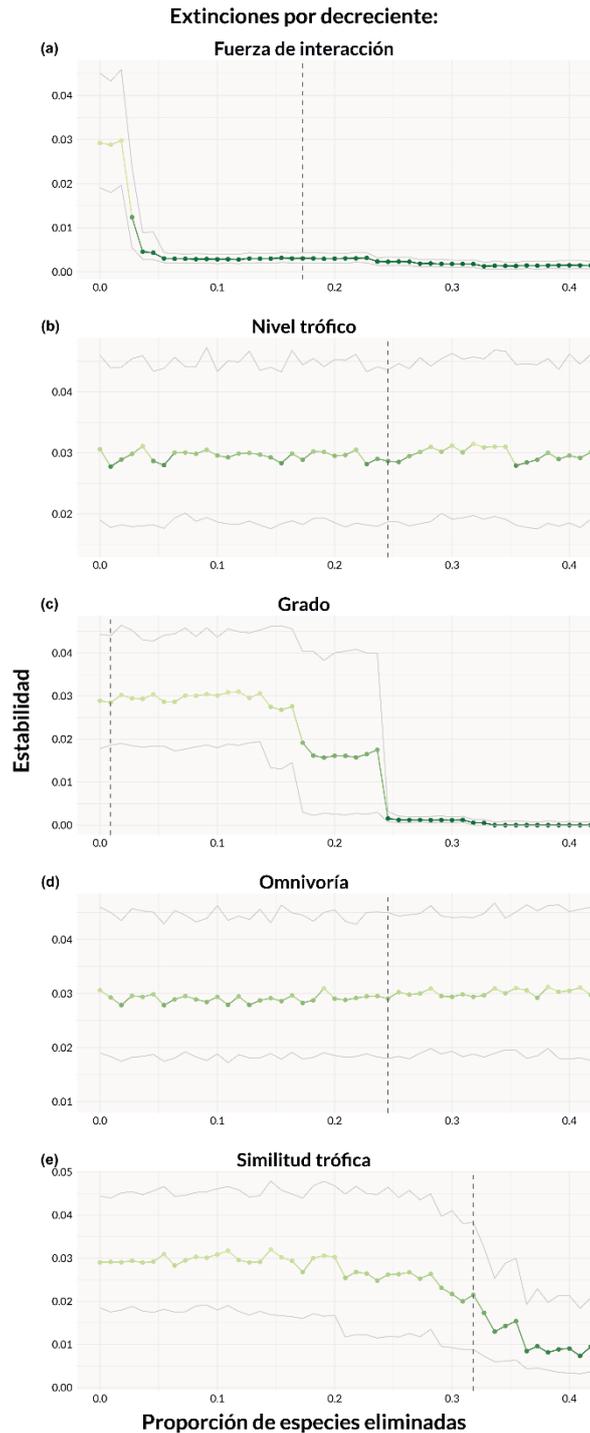


Figura 4.5. Efectos sobre la estabilidad (autovalor máximo medio o QSS) al eliminar especies secuencialmente en función de la disminución de las propiedades ponderadas y no ponderadas de la red trófica de caleta Potter: **(a)** fuerza de interacción, **(b)** nivel trófico, **(c)** grado, **(d)** omnivoría y **(e)** similitud trófica. Las líneas grises continuas representan valores de estabilidad intercuartil. La línea vertical punteada de color gris más oscuro representa las especies cuya extinción resulta en la fragmentación de la red trófica en más de un compartimento.

4. Discusión

La estimación de la fuerza de interacción de las especies del ecosistema de caleta Potter ha permitido comprender mejor el rol de las especies en la estabilidad de la red trófica. Como era de esperarse, se observó que la distribución de la fuerza de la interacción estaba sesgada hacia unos pocos enlaces fuertes y muchos débiles, como se ha evidenciado en extensos estudios teóricos y empíricos (Drossel et al., 2004; Wootton & Stouffer, 2016; Kortsch et al., 2021; Marina et al., 2024). Este patrón asimétrico se ha propuesto que promueve la persistencia y estabilidad del ecosistema (McCann et al., 1998; Bascompte et al., 2005; Drossel et al., 2004; Emmerson & Yearsley, 2004).

Se emplearon una variedad de descriptores, incluyendo métricas ponderadas y no ponderadas, para dilucidar qué es lo que hace que una especie sea importante en la red trófica de caleta Potter. Los hallazgos revelaron una correlación positiva entre la fuerza de interacción de una especie y su grado, así como la similitud trófica. Por el contrario, el nivel trófico y la omnivoría exhibieron una correlación negativa con los niveles más altos de fuerza de interacción. Las especies que ejercen una influencia más sustancial en la red trófica de caleta Potter son las especies basales (detritos y algunas especies de macroalgas) y herbívoras (principalmente anfípodos), con un alto número de interacciones y redundancia trófica. Este marco teórico se alinea con la evidencia empírica de que las macroalgas de gran biomasa que dominan las comunidades bentónicas poco profundas, junto con los detritos derivados de ellas, desempeñan un papel fundamental como base energética de la red trófica de caleta Potter (Gómez & Huovinen, 2020) y sustentan un ensamble de alta densidad de invertebrados, especialmente anfípodos (Huang et al., 2007). Si bien las macroalgas tienen una gran influencia en la configuración de la estructura de la red trófica de caleta Potter, el impacto directo que ejercen en su estabilidad parece ser menos importante. La pérdida local de especies de macroalgas pareciera no desestabilizar inmediatamente la red trófica; más bien, exhiben una relativa robustez hasta que se supera un umbral crítico. Más allá de este punto, los efectos negativos se propagan rápidamente por toda la red trófica, provocando su colapso (Cordone et al., 2018, 2020).

Tal como se esperaba, la red trófica de caleta Potter tiende a ser más estable y menos conectada tras la eliminación de especies. Este estudio subraya que las especies que exhiben una alta fuerza de interacción total, grado y similitud trófica deben considerarse con especial atención al intentar predecir los efectos de las perturbaciones en el ecosistema de caleta Potter. Las simulaciones de extinción revelan un comportamiento umbral en la estabilidad (lo que significa que no aumenta gradualmente) cuando las especies se eliminan por la fuerza de la interacción, el grado y, en menor medida, por la similitud trófica. Esto es significativo ya que sugiere efectos no lineales y confirma la existencia de especies clave que producen estos umbrales. Este patrón no se observa con el nivel trófico ni la omnivoría. Contrariamente a lo esperado, las especies con mayor grado o fuerza de interacción no son necesariamente las más importantes. En cambio, los resultados sugieren que la fuerza de interacción y el grado dan forma predominantemente a la estructura de la red, influyendo en la estabilidad de la red trófica de caleta Potter.

La estabilidad parece no estar relacionada con la fragmentación de la red, ya que las extinciones que causan fragmentación no corresponden a especies que provoquen cambios en la estabilidad. La fragmentación está ligada a la modularidad, ya que las especies que causan la fragmentación son las encargadas de conectar diferentes módulos (Melián & Bascompte, 2004). Si estas especies conectoras se extinguen, los módulos se desconectan. Estudios previos, como el de Grilli et al. (2016), han demostrado que los efectos de la estructura modular de las redes tróficas sobre la estabilidad pueden ser nulos o variar en magnitud dependiendo de la distribución de las fuerzas de interacción y el grado de autorregulación. Por lo tanto, los resultados observados se alinean con estas expectativas.

Los hallazgos muestran algunas discrepancias con los de Marina et al. (2024), quienes aplicaron el mismo método para calcular la fuerza de interacción para la red trófica del mar de Weddell (Antártida), sin incorporar valores empíricos de densidad/biomasa. Encontraron una relación positiva entre la fuerza de interacción de las especies, el nivel trófico y el grado. Identificaron que las especies que poseen posiciones clave, en términos de estabilidad de la red trófica, se caracterizan por una alta fuerza de interacción, un nivel trófico medio a alto, un gran número de interacciones y una similitud trófica media a baja. Las discrepancias entre sus resultados y los de este estudio destacan la naturaleza compleja de la relación entre los índices topológicos y la fuerza de la interacción. Esto destaca porque es inadecuado considerar solo índices no ponderados como indicadores confiables de la fuerza de la interacción. Por el contrario, el uso de estimaciones de la fuerza de interacción aplicadas al estudio de la estabilidad de redes tróficas parece ser una herramienta valiosa para identificar especies clave dentro de un ecosistema, considerando las características y la estructura única de las redes tróficas individuales.

Los hallazgos revelaron que *Notothenia coriiceps*, un pez depredador superior, omnívoro y generalista con el grado más alto, contribuye consistentemente a la fragmentación de la red trófica de caleta Potter en la mayoría de las simulaciones de extinción (al disminuir la fuerza de interacción, el nivel trófico, el grado y omnivoría). Esto respalda aún más su estatus potencial como especie clave en este ecosistema. Investigaciones anteriores, incluidas las desarrolladas en el [Capítulo 2](#) de esta tesis, que examinan las características topológicas de la red trófica de caleta Potter han destacado el papel central de *N. coriiceps* en la conectividad general de la red (Marina et al., 2018). Salinas et al. (2024) observaron que la eliminación de *N. coriiceps* produce efectos en cascada en métricas como la conectividad, la modularidad y la estabilidad.

Además, los diferentes análisis señalan consistentemente a los herbívoros, como la lapa *Nacella conncina* y los anfípodos *Paradexamine fissicauda*, *Gondogenia antarctica* y especies del género *Prostebbingia*, como otro grupo de especies clave que influyen en la estructura y estabilidad de la red trófica de caleta Potter. Los anfípodos constituyen un componente importante y abundante de las comunidades bentónicas antárticas y, junto con las macroalgas, representan las principales fuentes de alimento para los peces antárticos, como *N. coriiceps* (Barrera–Oro et al., 2019).

El calentamiento inducido por el cambio climático en caleta Potter está alterando sustancialmente la composición de la comunidad, la distribución de las especies y la abundancia. Este calentamiento ha

provocado el retroceso de los glaciares, la creación de nuevos hábitats para la colonización de macroalgas y un aumento de la escorrentía de sedimentos de los glaciares, lo que ha afectado las tasas fotosintéticas de los productores primarios e intensificado la competencia entre especies (Deregibus et al., 2016). Simultáneamente, Barrera–Oro et al. (2019) observaron cambios en la selectividad trófica de *N. coriiceps* en anfípodos, lo que se correlaciona con cambios en la comunidad de anfípodos asociada a macroalgas. Estos cambios están relacionados con alteraciones en la salinidad y cambios en los procesos de mezcla de la columna de agua, que regulan la acumulación de biomasa de fitoplancton (Schloss et al., 2002, 2012). Sin embargo, los efectos netos del cambio climático sobre las macroalgas y otras especies clave, como los anfípodos y los peces, siguen siendo inciertos y representan un desafío difícil de dilucidar.

5. Conclusiones

En este capítulo, el análisis cuantitativo de la red trófica de Caleta Potter, que incorpora la fuerza de interacción de las especies, ha permitido identificar características estructurales críticas y potenciales especies clave que ejercen una influencia significativa sobre la estructura y la estabilidad del ecosistema.

Los hallazgos del estudio resaltan la importancia de estas especies clave debido a su alta conectividad y rol central en la red trófica, indicando que su pérdida podría desestabilizar significativamente el ecosistema y reducir su capacidad para resistir y recuperarse de perturbaciones. Los efectos no lineales observados en el análisis de estabilidad destacan la necesidad urgente de proteger estas especies para mantener la robustez y la resiliencia del ecosistema. Este enfoque no solo proporciona una visión más clara de las dinámicas ecológicas subyacentes, sino que también facilita la identificación de las especies y relaciones tróficas más vulnerables a los cambios ambientales y a las intervenciones humanas.

Por otro lado, el desarrollo de esta metodología representa un avance inicial crucial para la integración de estimaciones de la fuerza de interacción en modelos dinámicos considerando las limitaciones metabólicas y alométricas entre las especies. Este enfoque, aplicado al modelo dinámico desarrollado en el [Capítulo 3](#) de esta tesis, tiene el potencial de mejorar significativamente la precisión de las predicciones sobre el comportamiento dinámico de las especies dentro de las redes tróficas, acercándonos cada vez más a modelos que nos ayuden a entender cómo los ecosistemas podrían responder a las perturbaciones y cambios ambientales y así guiar estrategias de monitoreo y conservación más precisas y efectivas.

Anexo 4

Tabla A3.1. Efecto de la extinción de especies según el orden decreciente de **(a)** fuerza de interacción (propiedad ponderada), **(b)** nivel trófico, **(c)** grado, **(d)** omnivoría y **(e)** similitud trófica (propiedades no ponderadas) en la estabilidad y fragmentación de la red trófica de caleta Potter. Estabilidad = autovalor máximo medio (QSS), Q1 = primer cuartil de la distribución de estabilidad, Q3 = tercer cuartil de la distribución de estabilidad, Tamaño = tamaño de la red trófica después de la eliminación de especies. En **verde oscuro** especies que cuando se eliminan tienen un gran impacto en la estabilidad de la red trófica. En **verde claro** especies que al eliminarlas fragmentaron la red trófica.

| Ultima especies eliminada | Estabilidad | Q1 | Q3 | Tamaño | Componentes | Proporción de especies eliminadas |
|---|--------------|--------------|--------------|------------|-------------|-----------------------------------|
| (a) EXTINCCIONES POR FUERZA DE INTERACCIÓN DECRECIENTE | | | | | | |
| Total | 0,029 | 0,019 | 0,045 | 110 | 1 | 0,00 |
| Fresh detritus | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 109 | 1 | 0,01 |
| Aged detritus | 0,030 | 0,020 | 0,046 | 108 | 1 | 0,02 |
| <i>Prostebbingia sp.</i> | 0,012 | 0,005 | 0,024 | 107 | 1 | 0,03 |
| <i>Prostebbingia gracilis</i> | 0,005 | 0,003 | 0,009 | 106 | 1 | 0,04 |
| Necromass | 0,004 | 0,003 | 0,009 | 105 | 1 | 0,05 |
| <i>Gondogeneia antarctica</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 104 | 1 | 0,05 |
| <i>Palmaria decipiens</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 103 | 1 | 0,06 |
| <i>Laevilacunaria antarctica</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 102 | 1 | 0,07 |
| Gammaridea | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 101 | 1 | 0,08 |
| Polychaeta | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 100 | 1 | 0,09 |
| <i>Desmarestia menziesii</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 99 | 1 | 0,10 |
| <i>Desmarestia anceps</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 98 | 1 | 0,11 |
| <i>Desmarestia antarctica</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 97 | 1 | 0,12 |
| <i>Gigartina skottsbergii</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 96 | 1 | 0,13 |
| <i>Iridaea cordata</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 95 | 1 | 0,14 |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 94 | 1 | 0,15 |
| <i>Cheirimedon femoratus</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 93 | 1 | 0,15 |
| Porifera | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 92 | 1 | 0,16 |
| <i>Myriogramme manginii</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 91 | 1 | 0,17 |
| <i>Pariphimedia integricauda</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 90 | 1 | 0,18 |
| <i>Paradoxamine fissicauda</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 89 | 2 | 0,19 |
| Oligochaeta | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 88 | 2 | 0,20 |
| <i>Oradarea bidentata</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 87 | 2 | 0,21 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 86 | 2 | 0,22 |
| <i>Eatoniella sp.</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 85 | 2 | 0,23 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 84 | 2 | 0,24 |
| Priapulida | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 83 | 2 | 0,25 |
| <i>Eurymera monticulosa</i> | 0,002 | 0,002 | 0,003 | 82 | 2 | 0,25 |
| <i>Notothenia coriiceps</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 81 | 14 | 0,26 |
| <i>Odontaster validus</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 80 | 14 | 0,27 |
| <i>Adenocystis utricularis</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 79 | 13 | 0,28 |
| Polynoidae | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 78 | 13 | 0,29 |
| Hydrozoa | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 77 | 13 | 0,30 |
| <i>Charcotia obesa</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 76 | 13 | 0,31 |
| Cumacea | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 75 | 13 | 0,32 |
| Stylo_Myca | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 74 | 14 | 0,33 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 73 | 14 | 0,34 |
| <i>Hippomedon kergueleni</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 72 | 14 | 0,35 |
| Polyplacophora | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 71 | 14 | 0,35 |

| | | | | | | |
|---|--------------|--------------|--------------|-----------|----------|-------------|
| <i>Laternula elliptica</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 70 | 14 | 0,36 |
| <i>Notothenia rossii</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 69 | 15 | 0,37 |
| Tanaidacea | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 68 | 15 | 0,38 |
| <i>Phaeurus antarcticus</i> | 0,001 | 0,001 | 0,003 | 67 | 14 | 0,39 |
| Cephalopoda | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 66 | 14 | 0,40 |
| Nereididae | 0,001 | 0,001 | 0,003 | 65 | 14 | 0,41 |
| <i>Serolis sp.</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 64 | 14 | 0,42 |
| <i>Georgiella confluens</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 63 | 13 | 0,43 |
| <i>Curdiea racovitzae</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 62 | 12 | 0,44 |
| <i>Monostroma hariotii</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 61 | 11 | 0,45 |
| Mysida | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 60 | 11 | 0,45 |
| (b) EXTINCCIONES POR NIVEL TRÓFICO DECRECIENTE | | | | | | |
| Total | 0,031 | 0,019 | 0,046 | 110 | 1 | 0,00 |
| <i>Chaenocephalus aceratus</i> | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 109 | 1 | 0,01 |
| <i>Urticinopsis antarctica</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 108 | 1 | 0,02 |
| <i>Parachaenichthys charcoti</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 107 | 1 | 0,03 |
| Octopoda | 0,031 | 0,018 | 0,046 | 106 | 1 | 0,04 |
| <i>Trematomus bernacchii</i> | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 105 | 1 | 0,05 |
| <i>Lindbergichthys nudifrons</i> | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 104 | 1 | 0,05 |
| Cephalopoda | 0,030 | 0,019 | 0,046 | 103 | 1 | 0,06 |
| Hyperiidea | 0,030 | 0,020 | 0,044 | 102 | 1 | 0,07 |
| <i>Harpagifer antarcticus</i> | 0,030 | 0,019 | 0,044 | 101 | 1 | 0,08 |
| <i>Trematomus newnesi</i> | 0,031 | 0,019 | 0,047 | 100 | 1 | 0,09 |
| <i>Barrukia cristata</i> | 0,030 | 0,019 | 0,043 | 99 | 1 | 0,10 |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 98 | 1 | 0,11 |
| <i>Gobionotothen gibberifrons</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 97 | 1 | 0,12 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 0,030 | 0,019 | 0,047 | 96 | 1 | 0,13 |
| Priapulida | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 95 | 1 | 0,14 |
| <i>Euphausia superba</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 94 | 1 | 0,15 |
| Hydrozoa | 0,028 | 0,018 | 0,043 | 93 | 1 | 0,15 |
| Polynoidae | 0,030 | 0,019 | 0,047 | 92 | 1 | 0,16 |
| <i>Parborlasia corrugatus</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 91 | 1 | 0,17 |
| <i>Notothenia rossii</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 90 | 1 | 0,18 |
| Nemertea | 0,030 | 0,019 | 0,044 | 89 | 1 | 0,19 |
| Salpidae | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 88 | 1 | 0,20 |
| <i>Odontaster meridionalis</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 87 | 1 | 0,21 |
| <i>Odontaster validus</i> | 0,031 | 0,018 | 0,046 | 86 | 1 | 0,22 |
| <i>Perknaster aurorae</i> | 0,028 | 0,018 | 0,043 | 85 | 1 | 0,23 |
| <i>Serolis sp.</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 84 | 1 | 0,24 |
| <i>Notothenia coriiceps</i> | 0,029 | 0,019 | 0,044 | 83 | 9 | 0,25 |
| Polychaeta | 0,029 | 0,019 | 0,045 | 82 | 9 | 0,25 |
| <i>Diplasterias brucei</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 81 | 9 | 0,26 |
| <i>Sterechinus neumayeri</i> | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 80 | 9 | 0,27 |
| <i>Aglaophamus trissophyllus</i> | 0,031 | 0,019 | 0,044 | 79 | 9 | 0,28 |
| <i>Bovallia gigantea</i> | 0,030 | 0,020 | 0,045 | 78 | 9 | 0,29 |
| Gastropoda | 0,031 | 0,019 | 0,046 | 77 | 9 | 0,30 |
| <i>Doris kerguelensis</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 76 | 9 | 0,31 |
| <i>Perknaster fuscus antarcticus</i> | 0,031 | 0,020 | 0,046 | 75 | 9 | 0,32 |
| Nereididae | 0,031 | 0,019 | 0,045 | 74 | 9 | 0,33 |
| <i>Hemiarthrum setulosum</i> | 0,031 | 0,020 | 0,047 | 73 | 9 | 0,34 |
| Mysida | 0,031 | 0,019 | 0,047 | 72 | 9 | 0,35 |
| <i>Malacobelemnion daytoni</i> | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 71 | 9 | 0,35 |
| <i>Neobuccinum eatoni</i> | 0,028 | 0,018 | 0,045 | 70 | 9 | 0,36 |
| <i>Cheirimedon femoratus</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 69 | 9 | 0,37 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 68 | 9 | 0,38 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 67 | 9 | 0,39 |
| Copepoda | 0,030 | 0,019 | 0,046 | 66 | 9 | 0,40 |
| Polyplacophora | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 65 | 9 | 0,41 |
| <i>Eatoniella sp.</i> | 0,030 | 0,019 | 0,046 | 64 | 9 | 0,42 |

| | | | | | | |
|--|--------------|--------------|--------------|------------|-----------|-------------|
| Gammaridea | 0,026 | 0,015 | 0,045 | 63 | 9 | 0,43 |
| Asciacea | 0,028 | 0,016 | 0,045 | 62 | 9 | 0,44 |
| Terebellidae | 0,027 | 0,015 | 0,043 | 61 | 9 | 0,45 |
| Ostracoda | 0,028 | 0,016 | 0,047 | 60 | 9 | 0,45 |
| (c) EXTINCIONES POR GRADO DECRECIENTE | | | | | | |
| Total | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 110 | 1 | 0,00 |
| <i>Notothenia coriiceps</i> | 0,028 | 0,019 | 0,044 | 109 | 9 | 0,01 |
| Fresh detritus | 0,030 | 0,019 | 0,046 | 108 | 9 | 0,02 |
| <i>Notothenia rossii</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 107 | 9 | 0,03 |
| <i>Trematomus bernacchii</i> | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 106 | 9 | 0,04 |
| Benthic Diatomea | 0,030 | 0,018 | 0,043 | 105 | 9 | 0,05 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 104 | 9 | 0,05 |
| Polychaeta | 0,029 | 0,017 | 0,044 | 103 | 9 | 0,06 |
| Copepoda | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 102 | 9 | 0,07 |
| <i>Harpagifer antarcticus</i> | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 101 | 9 | 0,08 |
| Aged detritus | 0,030 | 0,019 | 0,046 | 100 | 9 | 0,09 |
| <i>Trematomus newnesi</i> | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 99 | 10 | 0,10 |
| Necromass | 0,031 | 0,019 | 0,046 | 98 | 10 | 0,11 |
| <i>Odontaster validus</i> | 0,031 | 0,019 | 0,045 | 97 | 10 | 0,12 |
| Phytoplankton | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 96 | 11 | 0,13 |
| Nereididae | 0,031 | 0,019 | 0,045 | 95 | 11 | 0,14 |
| Gammaridea | 0,027 | 0,013 | 0,046 | 94 | 11 | 0,15 |
| <i>Lindbergichthys nudifrons</i> | 0,027 | 0,013 | 0,046 | 93 | 12 | 0,15 |
| <i>Sterechinus neumayeri</i> | 0,028 | 0,015 | 0,046 | 92 | 12 | 0,16 |
| <i>Gondogeneia antarctica</i> | 0,019 | 0,003 | 0,040 | 91 | 14 | 0,17 |
| Ostracoda | 0,016 | 0,002 | 0,040 | 90 | 14 | 0,18 |
| <i>Bovallia gigantea</i> | 0,016 | 0,003 | 0,038 | 89 | 16 | 0,19 |
| Zooplankton | 0,016 | 0,003 | 0,040 | 88 | 18 | 0,20 |
| Hydrozoa | 0,016 | 0,002 | 0,040 | 87 | 18 | 0,21 |
| Polynoidae | 0,016 | 0,003 | 0,041 | 86 | 19 | 0,22 |
| Gastropoda | 0,016 | 0,003 | 0,040 | 85 | 20 | 0,23 |
| Porifera | 0,018 | 0,003 | 0,040 | 84 | 23 | 0,24 |
| <i>Prostebbingia gracilis</i> | 0,002 | 0,001 | 0,003 | 83 | 23 | 0,25 |
| <i>Prostebbingia sp.</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 82 | 26 | 0,25 |
| <i>Euphausia superba</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 81 | 27 | 0,26 |
| Mysida | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 80 | 28 | 0,27 |
| <i>Gobionotothen gibberifrons</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 79 | 30 | 0,28 |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 78 | 30 | 0,29 |
| Nemertea | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 77 | 32 | 0,30 |
| Salpidae | 0,001 | 0,001 | 0,002 | 76 | 33 | 0,31 |
| <i>Parborlasia corrugatus</i> | 0,001 | 0,000 | 0,001 | 75 | 34 | 0,32 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 74 | 34 | 0,33 |
| Stylo_Myca | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 73 | 35 | 0,34 |
| Bryozoa | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 72 | 35 | 0,35 |
| <i>Palmaria decipiens</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 71 | 37 | 0,35 |
| <i>Laevilacunaria antarctica</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 70 | 45 | 0,36 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 69 | 44 | 0,37 |
| Polyplacophora | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 68 | 45 | 0,38 |
| <i>Nacella concinna</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 67 | 47 | 0,39 |
| <i>Paradexamine fissicauda</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 66 | 48 | 0,40 |
| Hyperiidea | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 65 | 47 | 0,41 |
| <i>Urticinopsis antarctica</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 64 | 48 | 0,42 |
| <i>Charcotia obesa</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 63 | 47 | 0,43 |
| <i>Neobuccinum eatoni</i> | 0,000 | 0,000 | 0,001 | 62 | 49 | 0,44 |
| <i>Rosella antartica</i> | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 61 | 50 | 0,45 |
| Tanaidacea | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 60 | 49 | 0,45 |
| (d) EXTINCIONES POR OMNIVORÍA DECRECIENTE | | | | | | |
| Total | 0,031 | 0,019 | 0,046 | 110 | 1 | 0,00 |
| Zooplankton | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 109 | 1 | 0,01 |

| | | | | | | |
|--|--------------|--------------|--------------|-----------|----------|-------------|
| Hydrozoa | 0,028 | 0,017 | 0,044 | 108 | 1 | 0,02 |
| <i>Diplasterias brucei</i> | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 107 | 1 | 0,03 |
| Nemertea | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 106 | 1 | 0,04 |
| <i>Aglaophamus trissophyllus</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 105 | 1 | 0,05 |
| <i>Gobionotothen gibberifrons</i> | 0,028 | 0,017 | 0,043 | 104 | 1 | 0,05 |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 103 | 1 | 0,06 |
| <i>Odontaster validus</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 102 | 1 | 0,07 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 101 | 1 | 0,08 |
| Polynoidae | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 100 | 1 | 0,09 |
| Gastropoda | 0,029 | 0,019 | 0,046 | 99 | 1 | 0,10 |
| Polyplacophora | 0,028 | 0,017 | 0,044 | 98 | 1 | 0,11 |
| <i>Serolis sp.</i> | 0,029 | 0,019 | 0,044 | 97 | 1 | 0,12 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 96 | 1 | 0,13 |
| <i>Neobuccinum eatoni</i> | 0,029 | 0,018 | 0,046 | 95 | 1 | 0,14 |
| <i>Charcotia obesa</i> | 0,029 | 0,019 | 0,043 | 94 | 1 | 0,15 |
| <i>Sterechinus neumayeri</i> | 0,029 | 0,018 | 0,046 | 93 | 1 | 0,15 |
| <i>Barrukia cristata</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 92 | 1 | 0,16 |
| <i>Parachaenichthys charcoti</i> | 0,028 | 0,018 | 0,045 | 91 | 1 | 0,17 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 90 | 1 | 0,18 |
| <i>Perknaster fuscus antarcticus</i> | 0,031 | 0,019 | 0,045 | 89 | 1 | 0,19 |
| <i>Chaenocephalus aceratus</i> | 0,029 | 0,019 | 0,045 | 88 | 1 | 0,20 |
| Hyperiidea | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 87 | 1 | 0,21 |
| <i>Doris kerguelenensis</i> | 0,029 | 0,018 | 0,043 | 86 | 1 | 0,22 |
| <i>Trematomus bernacchii</i> | 0,029 | 0,019 | 0,045 | 85 | 1 | 0,23 |
| <i>Notothenia rossii</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 84 | 1 | 0,24 |
| <i>Notothenia coriiceps</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 83 | 9 | 0,25 |
| <i>Parborlasia corrugatus</i> | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 82 | 9 | 0,25 |
| <i>Eatoniella sp.</i> | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 81 | 9 | 0,26 |
| <i>Trematomus newnesi</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 80 | 9 | 0,27 |
| Nereididae | 0,031 | 0,020 | 0,046 | 79 | 9 | 0,28 |
| <i>Harpagifer antarcticus</i> | 0,030 | 0,019 | 0,044 | 78 | 9 | 0,29 |
| <i>Urticinopsis antarctica</i> | 0,029 | 0,019 | 0,044 | 77 | 9 | 0,30 |
| <i>Euphausia superba</i> | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 76 | 9 | 0,31 |
| <i>Bovallia gigantea</i> | 0,029 | 0,019 | 0,044 | 75 | 9 | 0,32 |
| Polychaeta | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 74 | 9 | 0,33 |
| Octopoda | 0,031 | 0,019 | 0,047 | 73 | 9 | 0,34 |
| <i>Lindbergichthys nudifrons</i> | 0,030 | 0,020 | 0,044 | 72 | 9 | 0,35 |
| Salpidae | 0,031 | 0,019 | 0,045 | 71 | 9 | 0,35 |
| <i>Cheirimedon femoratus</i> | 0,031 | 0,018 | 0,046 | 70 | 9 | 0,36 |
| <i>Odontaster meridionalis</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 69 | 9 | 0,37 |
| Aged detritus | 0,031 | 0,020 | 0,046 | 68 | 9 | 0,38 |
| Benthic Diatomea | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 67 | 12 | 0,39 |
| Fresh detritus | 0,031 | 0,018 | 0,045 | 66 | 19 | 0,40 |
| Phytoplankton | 0,031 | 0,018 | 0,046 | 65 | 25 | 0,41 |
| Copepoda | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 64 | 26 | 0,42 |
| Porifera | 0,030 | 0,018 | 0,045 | 63 | 26 | 0,43 |
| <i>Eurymera monticulosa</i> | 0,030 | 0,018 | 0,044 | 62 | 26 | 0,44 |
| <i>Gitanopsis squamosa</i> | 0,031 | 0,019 | 0,046 | 61 | 26 | 0,45 |
| <i>Gondogeneia antarctica</i> | 0,024 | 0,010 | 0,043 | 60 | 27 | 0,45 |
| (e) EXTINCIONES POR SIMILITUD TRÓFICA DECRECIENTE | | | | | | |
| Total | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 110 | 1 | 0,00 |
| <i>Orchomenella sp.</i> | 0,029 | 0,018 | 0,044 | 109 | 1 | 0,01 |
| <i>Djerboa furcipes</i> | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 108 | 1 | 0,02 |
| Ascidacea | 0,029 | 0,019 | 0,045 | 107 | 1 | 0,03 |
| Ostracoda | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 106 | 1 | 0,04 |
| <i>Aequiyoldia eightsii</i> | 0,029 | 0,017 | 0,046 | 105 | 1 | 0,05 |
| <i>Cheirimedon femoratus</i> | 0,031 | 0,018 | 0,047 | 104 | 1 | 0,05 |
| Tanaidacea | 0,028 | 0,018 | 0,044 | 103 | 1 | 0,06 |
| Hydrozoa | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 102 | 1 | 0,07 |

| | | | | | | |
|----------------------------------|--------------|--------------|--------------|-----------|----------|-------------|
| <i>Charcotia obesa</i> | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 101 | 1 | 0,08 |
| Mysida | 0,030 | 0,019 | 0,045 | 100 | 1 | 0,09 |
| <i>Gitanopsis squamosa</i> | 0,031 | 0,018 | 0,046 | 99 | 1 | 0,10 |
| <i>Eurymera monticulosa</i> | 0,032 | 0,019 | 0,047 | 98 | 1 | 0,11 |
| <i>Pariphimedia integricauda</i> | 0,030 | 0,018 | 0,046 | 97 | 1 | 0,12 |
| <i>Probolisca ovata</i> | 0,029 | 0,017 | 0,044 | 96 | 1 | 0,13 |
| Nereididae | 0,029 | 0,018 | 0,045 | 95 | 1 | 0,14 |
| <i>Oradarea bidentata</i> | 0,032 | 0,017 | 0,048 | 94 | 1 | 0,15 |
| <i>Margarella antarctica</i> | 0,030 | 0,017 | 0,046 | 93 | 1 | 0,15 |
| Copepoda | 0,029 | 0,016 | 0,045 | 92 | 1 | 0,16 |
| <i>Bovallia gigantea</i> | 0,027 | 0,016 | 0,044 | 91 | 1 | 0,17 |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | 0,030 | 0,017 | 0,047 | 90 | 1 | 0,18 |
| Gastropoda | 0,031 | 0,017 | 0,048 | 89 | 1 | 0,19 |
| Salpidae | 0,030 | 0,017 | 0,047 | 88 | 1 | 0,20 |
| Gammaridea | 0,025 | 0,012 | 0,045 | 87 | 1 | 0,21 |
| <i>Laternula elliptica</i> | 0,027 | 0,012 | 0,047 | 86 | 1 | 0,22 |
| <i>Neuroglossum delesseriae</i> | 0,026 | 0,012 | 0,045 | 85 | 1 | 0,23 |
| <i>Trematocarpus antarcticus</i> | 0,025 | 0,011 | 0,045 | 84 | 1 | 0,24 |
| <i>Urospora penicilliformis</i> | 0,026 | 0,012 | 0,046 | 83 | 1 | 0,25 |
| Hyperiidea | 0,026 | 0,012 | 0,044 | 82 | 1 | 0,25 |
| <i>Hippomedon kergueleni</i> | 0,027 | 0,013 | 0,046 | 81 | 1 | 0,26 |
| <i>Euphausia superba</i> | 0,025 | 0,012 | 0,044 | 80 | 1 | 0,27 |
| <i>Iridaea cordata</i> | 0,026 | 0,014 | 0,045 | 79 | 1 | 0,28 |
| <i>Plocamium cartilagineum</i> | 0,023 | 0,010 | 0,040 | 78 | 1 | 0,29 |
| Polychaeta | 0,022 | 0,009 | 0,041 | 77 | 1 | 0,30 |
| <i>Desmarestia menziesii</i> | 0,020 | 0,009 | 0,038 | 76 | 1 | 0,31 |
| <i>Nacella concinna</i> | 0,021 | 0,009 | 0,038 | 75 | 2 | 0,32 |
| <i>Desmarestia anceps</i> | 0,017 | 0,007 | 0,032 | 74 | 2 | 0,33 |
| <i>Desmarestia antarctica</i> | 0,013 | 0,006 | 0,025 | 73 | 2 | 0,34 |
| <i>Paradexamine fissicauda</i> | 0,014 | 0,006 | 0,029 | 72 | 3 | 0,35 |
| <i>Aglaophamus trissophyllus</i> | 0,015 | 0,006 | 0,030 | 71 | 3 | 0,35 |
| <i>Gigartina skottsbergii</i> | 0,008 | 0,004 | 0,019 | 70 | 3 | 0,36 |
| Bryozoa | 0,010 | 0,005 | 0,023 | 69 | 3 | 0,37 |
| Polyplacophora | 0,008 | 0,004 | 0,020 | 68 | 3 | 0,38 |
| <i>Ophionotus victoriae</i> | 0,009 | 0,004 | 0,021 | 67 | 3 | 0,39 |
| Nemertea | 0,009 | 0,003 | 0,021 | 66 | 3 | 0,40 |
| Polynoidae | 0,007 | 0,003 | 0,018 | 65 | 3 | 0,41 |
| Cumacea | 0,009 | 0,004 | 0,021 | 64 | 3 | 0,42 |
| <i>Pseudorchomene plebs</i> | 0,008 | 0,003 | 0,020 | 63 | 3 | 0,43 |
| <i>Prostebbingia gracilis</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 62 | 3 | 0,44 |
| <i>Sterechinus neumayeri</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 61 | 3 | 0,45 |
| <i>Curdiea racovitzae</i> | 0,003 | 0,002 | 0,004 | 60 | 3 | 0,45 |

CAPÍTULO 5

Conclusión general

Algunas de las conclusiones de este capítulo & tesis fueron publicadas en el review:

**Marina T.I., Saravia L.A., Rodriguez I.D., Funes M,
Cordone G., Silvetto A., Galván D.E., Kortsch S. & Momo F. (2024).**

The response of trophic interaction networks to multiple stressors
along a large-scale latitudinal range in the Southern Hemisphere.

Environmental Reviews.

<https://doi.org/10.1139/er-2023-0132>

Estructura, complejidad y estabilidad de redes tróficas

5.1. Redes tróficas antárticas y subantárticas

La comparación de las redes tróficas de los ecosistemas antárticos (caleta Potter) y subantárticos (canal Beagle) realizada en esta tesis reveló diferencias significativas en términos de estructura, complejidad y estabilidad, en todas las dimensiones analizadas: cualitativa y cuantitativa, estática y dinámica, resumidas en la siguiente tabla:

Tabla 5.1 Tabla de resumen de los resultados de la comparación topológica y dinámica entre las redes tróficas de los ecosistemas marinos de caleta Potter (Antártida) y canal Beagle (Subantártida).
* Indican las métricas con diferencias significativas entre ecosistemas.

| Métrica | Antártida | Subantártida |
|---|--------------------------------|--------------------------------|
| | Caleta Potter | Canal Beagle |
| Comparación topológica | | |
| Número de especies (<i>S</i>) | 110 | 145 |
| Numero de interacciones (<i>L</i>) | 649 | 1115 |
| Conectancia topológica (<i>C</i>) | 0.054 | 0.053 |
| Especies basales (%) | 27 | 25 |
| Especies superiores (%) | 6 | 8 |
| Especies intermedias (%) | 67 | 67 |
| Nivel trófico medio * | 2.22 | 2.38 |
| Omnivoría (%) * | 46 | 55 |
| Modularidad * | 0.29 | 0.31 |
| Estabilidad (QSS) * | 4 | 4.6 |
| | ↓ Complejidad ↑ Estabilidad | ↑ Complejidad ↓ Estabilidad |
| Comparación dinámica | | |
| Nivel trófico medio * | 2.15 | 2.30 |
| Omnivoría (%) * | 43 | 53 |
| Conectancia topológica (<i>C</i>) * | 0.053 | 0.049 |
| Conectancia cuantitativa (<i>C_q</i>) * | 0.0098 | 0.0073 |
| Variabilidad en el número de especies (<i>vS</i>) | 0.013 | 0.010 |
| Variabilidad en la abundancia (<i>vA</i>) * | 0.000001 | 0.000002 |
| Permanencia de especies | 0.955 | 0.965 |
| | ↑ Complejidad ↓ Estabilidad | ↓ Complejidad ↑ Estabilidad |

El ecosistema antártico de caleta Potter, caracterizado por una fuerte estacionalidad y dependencia de la dinámica del hielo, sustenta un menor número de especies con menos interacciones, con un menor nivel trófico medio y omnivoría. La distribución del número de interacciones entrantes y salientes (grado) y la fuerza de sus flujos tróficos, aunque asimétrica y con más interacciones débiles que fuertes, es más uniforme entre las especies que su contraparte subantártica. Este ecosistema presenta una estructura modular, con subgrupos de especies que interactúan más entre sí que con especies de otros grupos. Cada uno de estos subgrupos o módulos está asociado a una fuente de energía basal distinta (macroalgas, detritos envejecidos, detritos frescos-necromasa-diatomeas, y fitoplancton). Esta compartimentalización proporciona robustez al

ecosistema antes perturbaciones, no sólo porque estas pueden quedar retenidas dentro de los módulos, sino porque, además, los módulos serían energéticamente independientes entre sí. La cohesión de esta estructura modular, y de la red trófica en general, se mantiene gracias al pez *Notothenia coriiceps*, un depredador superior, omnívoro y generalista con el mayor grado de conexión. Todas estas características de la arquitectura de la red trófica de caleta Potter le confieren mayor estabilidad local (QSS) y global (variabilidad en la abundancia de las especies) frente a perturbaciones. Sin embargo, perturbaciones que afecten a sus especies más conectadas y cuyas interacciones son más fuertes podría tener efectos catastróficos en este ecosistema.

El ecosistema subantártico del canal Beagle, con su mayor productividad primaria y extensión territorial, sustenta una mayor cantidad de especies y sus interacciones. Esto da lugar a cadenas tróficas más largas, correlacionadas positivamente con una mayor omnivoría. Consecuentemente, esta red presenta una distribución del grado de conexión y la fuerza de interacción más asimétrica (mayor conectancia cuantitativa) en comparación con el ecosistema antártico. En otras palabras, existen muchas especies con pocas y débiles conexiones, y unas pocas con muchas y fuertes conexiones. Similar a la red trófica de caleta Potter, su estructura está fuertemente compartimentalizada en cuatro módulos, aunque no todos son energéticamente independientes. La langostilla (*Grimothea gregaria*), generalista en términos de hábitat y presas, es la responsable de vincular módulos y conectar toda la red trófica. Esta especie ocupa una posición intermedia en la red trófica, siendo fundamental para la transferencia de energía entre los niveles tróficos inferiores y superiores. Las características estructurales de esta red hacen que sea más sensible a las perturbaciones, evidenciado por su menor estabilidad local y global, especialmente ante la pérdida de sus especies más conectadas y con mayores flujos tróficos.

El efecto de la omnivoría en la estabilidad de las redes tróficas ha sido un objeto de extenso debate. Uno de los pocos consensos es que su impacto depende de la fuerza de las interacciones entre las especies (Gellner & McCann, 2012; Kratina et al., 2012). Los resultados de esta tesis sugieren un efecto desestabilizador, especialmente en la red trófica del canal Beagle. No obstante, en la naturaleza, la omnivoría puede actuar como un amortiguador de los cambios, ofreciendo rutas alternativas de flujo de energía y permitiendo a las especies omnívoras adaptarse rápidamente a diferentes condiciones ambientales al ajustar su dieta hacia las presas más abundantes (Fagan, 1997). Para esclarecer el rol de la omnivoría en la red trófica del canal Beagle, sería fundamental aplicar el método de estimación de la fuerza de interacción utilizado en la red antártica en el [Capítulo 4](#). Este enfoque podría proporcionar una comprensión más clara de cómo la omnivoría influye en las interacciones entre las especies y en la estabilidad del ecosistema subantártico.

Aunque es evidente, es importante señalar que las diferencias en la estabilidad entre las redes tróficas antárticas y subantárticas son relativas, y no implican que la red del canal Beagle carezca de estabilidad. No hay duda de que los ecosistemas son complejos, en tanto cumplen con las reglas de multiplicidad de elementos, la no-linealidad y la emergencia, y son robustos en virtud de su existencia continua en escalas de tiempo evolutivas. Los resultados de este estudio subrayan que, a pesar de tener arquitecturas diferentes, las redes tróficas de la caleta Potter y el canal Beagle han evolucionado de maneras que diferentes

características estructurales pueden proporcionar mecanismos para hacer frente a las perturbaciones. Específicamente, en el canal Beagle, la evolución ha favorecido una red más simple en la organización de interacciones y flujos tróficos, pero con una cierta flexibilidad que le permitiría adaptarse a cambios antes de colapsar. Por otro lado, la red de la caleta Potter la red ha evolucionado hacia una estructura más simple, pero inherentemente más estable. Sin embargo, comprender qué es exactamente lo que hace que los sistemas ecológicos sean estables y cómo responderán ante una perturbación sigue siendo uno de los mayores desafíos de la ecología en el contexto actual de cambio global.

5.2. Debate complejidad-estabilidad

La relación entre la complejidad y la estabilidad de los ecosistemas es un tema tan fascinante como controvertido en la ecología. A lo largo de esta tesis, se ha explorado esta relación en los ecosistemas marinos de altas latitudes, específicamente en las redes tróficas de caleta Potter en la Antártida y el canal Beagle en la Subantártida. La esperanza de la autora era arrojar luz sobre el interrogante fundamental de si la complejidad engendra estabilidad o inestabilidad en las redes tróficas, pero la respuesta es más matizada de lo que podría sugerir una ley simple y universal. Y aunque la pregunta permanezca abierta, esta tesis aspira a echar chispazos que enciendan nuevas mechas de interrogantes e iluminen senderos hacia una comprensión más profunda. La búsqueda de respuestas a través del método científico es, en efecto, una tarea que no escapa a la complejidad.

La teoría de Robert May (1972, 1973) propone que la complejidad es desestabilizante en las redes ecológicas. Este estudio confirma que dicha teoría parece aplicarse solo cuando consideramos la complejidad de las redes tróficas binarias, cualitativas y estáticas. Sin embargo, una comprensión más profunda reconoce que en la naturaleza las redes tróficas poseen un comportamiento dinámico espacial y temporalmente, donde la riqueza de especies y las interacciones, tanto en estructura como en fuerza, varían. Al incorporar información dinámica y cuantitativa en los modelos de redes, la percepción de que la complejidad lleva a la inestabilidad se ve desafiada. Esto sugiere que la estructura, el funcionamiento y la estabilidad de un ecosistema no puede ser plenamente comprendida sin tener en cuenta la dinámica y la fuerza de las interacciones entre las especies.

La estabilidad es un concepto multidimensional, y puede ser caracterizado por diversas medidas, como variabilidad, resistencia, persistencia y robustez, que juntas capturan la respuesta dinámica del sistema a las perturbaciones (Donohue et al., 2013). En la comparación topológica de las redes tróficas antártica y subantártica se aplicó una medida de estabilidad local, la misma que utilizó May en sus análisis, la cual asume que todas las poblaciones del ecosistema están en equilibrio. Por este motivo los análisis de estabilidad local han sido criticados ya que, tanto la naturaleza estocástica del medio ambiente, como la variedad de dinámicas complejas que se pueden observar en los ecosistemas naturales, sugieren que las comunidades rara vez pueden estar cerca del equilibrio. Sin embargo, en el análisis dinámico se aplicaron medidas de estabilidad global, la variabilidad y permanencia, las cuales no tienen supuestos sobre el equilibrio de las poblaciones y son ampliamente utilizadas en estudios empíricos en ecología. Los resultados obtenidos destacan la naturaleza multidimensional de la estabilidad. Aunque las medidas de

estabilidad local y global son diferentes, juntas ofrecen una visión complementaria y coherente de la robustez de las redes tróficas en la caleta Potter y el canal Beagle frente a las perturbaciones.

Reflexiones finales en un mundo de cambios

La era actual se caracteriza por rápidos cambios climáticos e impactos significativos provocados por la actividad humana. Para lograr la conservación efectiva de los ecosistemas, no basta con comprender cómo responden las especies individuales a estas perturbaciones; es igualmente crucial entender la compleja red de interacciones en la que están inmersas. El impacto de factores estresantes en las comunidades y los ecosistemas depende de la estructura de las redes ecológicas y de las posiciones y roles de las especies afectadas en ellas. Por ello, es esencial, en primer lugar, describir la estructura de las redes ecológicas, es decir, cómo están interconectadas las especies; en segundo lugar, comprender las reglas que rigen estas conexiones; y, por último, evaluar cómo la estructura de la red influye en la respuesta dinámica de los ecosistemas frente a las perturbaciones.

Los ecosistemas de altas latitudes no escapan a los desafíos de esta era, y las características que hacen únicas a las regiones polares también las vuelven altamente susceptibles a los cambios ambientales. En la Península Antártica se han registrado las tasas de calentamiento más altas del mundo en el último medio siglo. Este calentamiento ha provocado un acelerado retroceso glaciar en el ecosistema de caleta Potter, generando cambios en la composición de las comunidades y en la distribución y abundancia de las especies. Aunque la red de interacciones tróficas de este ecosistema ha demostrado ser más estable y probablemente capaz de adaptarse mejor a los cambios antes de colapsar, hay un riesgo significativo. Si estos cambios afectan a las especies con mayor número de conexiones, como *Nothenia coriiceps*, se espera un fuerte efecto en cascada debido a su alta posición trófica. Esto aumentaría la fragilidad del ecosistema frente a otras perturbaciones.

El ecosistema subantártico del canal Beagle enfrenta amenazas significativas, principalmente debido a presiones antropogénicas. A diferencia de su contraparte antártica, la red trófica de este ecosistema es mucho más vulnerable a las perturbaciones. En particular, la depredación de especies exóticas y la presión pesquera sobre especies clave, especialmente aquellas que ocupan posiciones intermedias, con muchas conexiones y fuertes interacciones, como la langostilla (*Grimothea gregaria*), podrían tener consecuencias catastróficas en la estructura y funcionamiento del ecosistema. Esto alteraría por completo la transferencia de energía entre los niveles inferiores y superiores. Además, la polución podría estar afectando a la especie basal con mayor biomasa e ingeniera ecosistémica, *Macrocystis pyrifera*, lo que agrava aún más la situación.

Esta tesis aporta de manera significativa a la investigación de redes y la ecología, proporcionando una visión detallada de cómo la estructura de las interacciones tróficas influye en la estabilidad de los ecosistemas. Integra perspectivas cualitativas y cuantitativas, así como enfoques estáticos y dinámicos, destacando el valor del análisis de redes como una poderosa herramienta para evaluar la resiliencia de los ecosistemas frente a perturbaciones. Aunque los modelos ecológicos estén actualmente lejos de ser verdaderamente

predictivos, ayudan a identificar importantes factores estabilizadores y desestabilizadores para las comunidades ecológicas en un mundo que cambia rápidamente. Estos conocimientos son fundamentales para desarrollar estrategias de manejo y conservación que preserven la biodiversidad y los servicios ecosistémicos vitales para la humanidad, y así mitigar los efectos del cambio climático global y otros impactos provocados por la actividad humana.

BIBLIOGRAFÍA

- Adami, M. L., & Gordillo, S. (1999). Structure and dynamics of the biota associated with *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Scientia Marina*, 63(S1), 183-191. <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s1183>
- Aguirre, G. E., Capitanio, F. L., Lovrich, G. A., & Esnal, G. B. (2012). Seasonal variability of metazooplankton in coastal sub-Antarctic waters (Beagle Channel). *Marine Biology Research*, 8(4), 341-353. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.627922>
- Albert, R., & Barabási, A.-L. (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1), 47-97. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.74.47>
- Albert, R., Jeong, H., & Barabási, A.-L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(6794), 378-382. <https://doi.org/10.1038/35019019>
- Allesina, S., & Pascual, M. (2008). Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1(1), 55-64. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0007-8>
- Allesina, S., & Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483(7388), 205-208. <https://doi.org/10.1038/nature10832>
- Almandoz, G. O., Hernando, M. P., Ferreyra, G. A., Schloss, I. R., & Ferrario, M. E. (2011). Seasonal phytoplankton dynamics in extreme southern South America (Beagle Channel, Argentina). *Journal of Sea Research*, 66(2), 47-57. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.03.005>
- Amin, O., Comoglio, L., Spetter, C., Duarte, C., Asteasuain, R., Freije, R. H., & Marcovecchio, J. (2011). Assessment of land influence on a high-latitude marine coastal system: Tierra del Fuego, southernmost Argentina. *Environmental Monitoring and Assessment*, 175(1-4), 63-73. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1493-5>
- Amin, O., Ferrer, L., & Marcovecchio, J. (1996). Heavy metal concentrations in littoral sediments from the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Environmental Monitoring and Assessment*, 41(3), 219-231. <https://doi.org/10.1007/BF00419743>

- Anderson, C. B., & Rosemond, A. D. (2010). Beaver invasion alters terrestrial subsidies to subantarctic stream food webs. *Hydrobiologia*, 652(1), 349-361. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0367-8>
- Andrade Díaz, C. (2016). *Trophic structures and flows in marine benthic communities of the Magellan Region, southern Chile*. University Bremen.
- Antezana, T. (1999). Hydrographic features of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent Subantarctic waters. *Scientia Marina*, 63(S1), 23-34. <https://doi.org/10.3989/scimar.1999.63s123>
- Antoni, J. S., Almandoz, G. O., Ferrario, M. E., Hernando, M. P., Varela, D. E., Rozema, P. D., Buma, A. G. J., Paparazzo, F. E., & Schloss, I. R. (2020). Response of a natural Antarctic phytoplankton assemblage to changes in temperature and salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 532, 151444. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151444>
- Antoni, J. S., Almandoz, G. O., Goldsmit, J., Garcia, M. D., Flores-Melo, X., Hernando, M. P., & Schloss, I. R. (2024). Long-term studies on West Antarctic Peninsula phytoplankton blooms suggest range shifts between temperate and polar species. *Global Change Biology*, 30(3), e17238. <https://doi.org/10.1111/gcb.17238>
- Arntz, W., & Gorny, M. (1996). *Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan «Victor Hensen» Campaign in 1994*.
- Aronson, R. B., Thatje, S., Clarke, A., Peck, L. S., Blake, D. B., Wilga, C. D., & Seibel, B. A. (2007). Climate Change and Invasibility of the Antarctic Benthos. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 129-154. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095525>
- Astorga, M. P., Valenzuela, C., Arismendi, I., & Iriarte, J. L. (2008). Naturalized Chinook salmon in the northern Chilean Patagonia: Do they originate from salmon farming? *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3). <https://doi.org/10.4067/S0718-19572008000300025>
- Balestrini, C., Manzella, G., & Lovrich, G. A. (1998). *Simulación de Corrientes en el Canal Beagle y Bahía Ushuaia, mediante un Modelo Bidimensional*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1196.2729>

- Banašek-Richter, C., Bersier, L.-F., Cattin, M.-F., Baltensperger, R., Gabriel, J.-P., Merz, Y., Ulanowicz, R. E., Tavares, A. F., Williams, D. D., Ruiters, P. C., Winemiller, K. O., & Naisbit, R. E. (2009). Complexity in quantitative food webs. *Ecology*, *90*(6), 1470-1477. <https://doi.org/10.1890/08-2207.1>
- Barabás, G., Michalska-Smith, M. J., & Allesina, S. (2017). Self-regulation and the stability of large ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, *1*(12), 1870-1875. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0357-6>
- Barbier, M., Arnoldi, J.-F., Bunin, G., & Loreau, M. (2018). Generic assembly patterns in complex ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(9), 2156-2161. <https://doi.org/10.1073/pnas.1710352115>
- Barker, P. F., & Thomas, E. (2004). Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews*, *66*(1-2), 143-162. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2003.10.003>
- Barnes, D. K. A., Hodgson, D. A., Convey, P., Allen, C. S., & Clarke, A. (2006). Incursion and excursion of Antarctic biota: Past, present and future. *Global Ecology and Biogeography*, *15*(2), 121-142. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00216.x>
- Barrera-Oro, E. (2002). The role of fish in the Antarctic marine food web: Differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, *14*(4), 293-309. <https://doi.org/10.1017/S0954102002000111>
- Barrera-Oro, E., Moreira, E., Seefeldt, M. A., Valli Francione, M., & Quartino, M. L. (2019). The importance of macroalgae and associated amphipods in the selective benthic feeding of sister rockcod species *Notothenia rossii* and *N. coriiceps* (Nototheniidae) in West Antarctica. *Polar Biology*, *42*(2), 317-334. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2424-0>
- Bascompte, J., Melián, C. J., & Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(15), 5443-5447. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501562102>

- Beauchesne, D., Cazelles, K., Archambault, P., Dee, L. E., & Gravel, D. (2021). On the sensitivity of food webs to multiple stressors. *Ecology Letters*, *24*(10), 2219-2237. <https://doi.org/10.1111/ele.13841>
- Belgrano, A., Scharler, U. M., Dunne, J., & Ulanowicz, R. E. (Eds.). (2005). *Aquatic Food Webs: An ecosystem approach*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198564836.001.0001>
- Berlow, E. L., Dunne, J. A., Martinez, N. D., Stark, P. B., Williams, R. J., & Brose, U. (2009). Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(1), 187-191. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806823106>
- Berlow, E. L., Neutel, A., Cohen, J. E., De Ruiter, P. C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Iwan Jones, J., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. M., & Petchey, O. (2004). Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, *73*(3), 585-598. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00833.x>
- Bers, A. V., Momo, F., Schloss, I. R., & Abele, D. (2013). Analysis of trends and sudden changes in long-term environmental data from King George Island (Antarctica): Relationships between global climatic oscillations and local system response. *Climatic Change*, *116*(3-4), 789-803. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0523-4>
- Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., & Cattin, M.-F. (2002). QUANTITATIVE DESCRIPTORS OF FOOD-WEB MATRICES. *Ecology*, *83*(9), 2394-2407. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2394:QDOFWM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2394:QDOFWM]2.0.CO;2)
- Black, A. J., & McKane, A. J. (2012). Stochastic formulation of ecological models and their applications. *Trends in Ecology & Evolution*, *27*(6), 337-345. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.014>
- Blois, J. L., Zarnetske, P. L., Fitzpatrick, M. C., & Finnegan, S. (2013). Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, *341*(6145), 499-504. <https://doi.org/10.1126/science.1237184>
- Boit, A., & Gaedke, U. (2014). Benchmarking Successional Progress in a Quantitative Food Web. *PLoS ONE*, *9*(2), e90404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090404>

- Bornatowski, H., Barreto, R., Navia, A. F., & De Amorim, A. F. (2017). Topological redundancy and ‘small-world’ patterns in a food web in a subtropical ecosystem of Brazil. *Marine Ecology*, 38(2), e12407. <https://doi.org/10.1111/maec.12407>
- Borrelli, J. J., & Ginzburg, L. R. (2014). Why there are so few trophic levels: Selection against instability explains the pattern. *Food Webs*, 1(1-4), 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2014.11.002>
- Borrvall, C., & Ebenman, B. (2008). Biodiversity and persistence of ecological communities in variable environments. *Ecological Complexity*, 5(2), 99-105. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2008.02.004>
- Braeckman, U., Pasotti, F., Hoffmann, R., Vázquez, S., Wulff, A., Schloss, I. R., Falk, U., Deregibus, D., Lefaible, N., Torstensson, A., Al-Handal, A., Wenzhöfer, F., & Vanreusel, A. (2021). Glacial melt disturbance shifts community metabolism of an Antarctic seafloor ecosystem from net autotrophy to heterotrophy. *Communications Biology*, 4(1), 148. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01673-6>
- Braeckman, U., Pasotti, F., Vázquez, S., Zacher, K., Hoffmann, R., Elvert, M., Marchant, H., Buckner, C., Quartino, M. L., Mác Cormack, W., Soetaert, K., Wenzhöfer, F., & Vanreusel, A. (2019). Degradation of macroalgal detritus in shallow coastal Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography*, 64(4), 1423-1441. <https://doi.org/10.1002/lno.11125>
- Braeckman, U., Soetaert, K., Pasotti, F., Quartino, M. L., Vanreusel, A., Saravia, L. A., Schloss, I. R., & Van Oevelen, D. (2024). Glacial melt impacts carbon flows in an Antarctic benthic food web. *Frontiers in Marine Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1359597>
- Brambati, A., Fontolan, G., & Simeoni, U. (1991). Recent sediments and sedimentological processes in the Strait of Magellan. *Bollettino di Oceanologia Teorica ed Applicata*, IX(2-3).
- Branch, G. M., & Steffani, C. N. (2004). Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300(1-2), 189-215. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.12.007>
- Briand, F., & Cohen, J. E. (1984). Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307.

- Brose, U., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9(11), 1228-1236. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00978.x>
- Bruno, D. O., Victorio, M. F., Acha, E. M., & Fernández, D. A. (2018). Fish early life stages associated with giant kelp forests in sub-Antarctic coastal waters (Beagle Channel, Argentina). *Polar Biology*, 41(2), 365-375. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2196-y>
- Bujalesky, G. G. (2011). The flood of the Beagle Valley (11,000 YR B.P.), Tierra del Fuego. *Anales Del Instituto de La Patagonia*, 39(1), 5-21. <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2011000100001>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (Eds.). (2002). Statistical Theory and Numerical Results. En *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (pp. 352-436). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5_7
- Calizza, E., Rossi, L., Careddu, G., Sporta Caputi, S., & Costantini, M. L. (2021). A novel approach to quantifying trophic interaction strengths and impact of invasive species in food webs. *Biological Invasions*, 23(7), 2093-2107. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02490-y>
- Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P. W., Trisos, C., Romero, J., Aldunce, P., Barrett, K., Blanco, G., Cheung, W. W. L., Connors, S., Denton, F., Diongue-Niang, A., Dodman, D., Garschagen, M., Geden, O., Hayward, B., Jones, C., ... Péan, C. (2023). *IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. (First). Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
- Cárdenas, L., Leclerc, J.-C., Bruning, P., Garrido, I., Détrée, C., Figueroa, A., Astorga, M., Navarro, J. M., Johnson, L. E., Carlton, J. T., & Pardo, L. (2020). First mussel settlement observed in Antarctica reveals the potential for future invasions. *Scientific Reports*, 10(1), 5552. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62340-0>
- Castilla, J. C. (1985). Food Webs and Functional Aspects of the Kelp, *Macrocystis pyrifera*, Community in the Beagle Channel, Chile. En W. R. Siegfried, P. R. Condy, & R. M. Laws (Eds.), *Antarctic*

Nutrient Cycles and Food Webs (pp. 407-414). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_57

Chalde, T., & Fernández, D. A. (2017). Early migration and estuary stopover of introduced chinook salmon population in the Lapataia River Basin, southern Tierra del Fuego Island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 199, 49-58. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.09.030>

Chown, S. L., & Brooks, C. M. (2019). The State and Future of Antarctic Environments in a Global Context. *Annual Review of Environment and Resources*, 44(1), 1-30. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-101718-033236>

Chown, S. L., Clarke, A., Fraser, C. I., Cary, S. C., Moon, K. L., & McGeoch, M. A. (2015). The changing form of Antarctic biodiversity. *Nature*, 522(7557), 431-438. <https://doi.org/10.1038/nature14505>

Chown, S. L., Huiskes, A. H. L., Gremmen, N. J. M., Lee, J. E., Terauds, A., Crosbie, K., Frenot, Y., Hughes, K. A., Imura, S., Kiefer, K., Lebouvier, M., Raymond, B., Tsujimoto, M., Ware, C., Van De Vijver, B., & Bergstrom, D. M. (2012). Continent-wide risk assessment for the establishment of nonindigenous species in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(13), 4938-4943. <https://doi.org/10.1073/pnas.1119787109>

Clarke, A., & Harris, C. M. (2003). Polar marine ecosystems: Major threats and future change. *Environmental Conservation*, 30(1), 1-25. <https://doi.org/10.1017/S0376892903000018>

Convey, P., & Peck, L. S. (2019). Antarctic environmental change and biological responses. *Science Advances*, 5(11), eaaz0888. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0888>

Cook, A. J., Fox, A. J., Vaughan, D. G., & Ferrigno, J. G. (2005). Retreating Glacier Fronts on the Antarctic Peninsula over the Past Half-Century. *Science*, 308(5721), 541-544. <https://doi.org/10.1126/science.1104235>

Cook, A. J., Holland, P. R., Meredith, M. P., Murray, T., Luckman, A., & Vaughan, D. G. (2016). Ocean forcing of glacier retreat in the western Antarctic Peninsula. *Science*, 353(6296), 283-286. <https://doi.org/10.1126/science.aae0017>

- Cordone, G., Marina, T. I., Salinas, V., Doyle, S. R., Saravia, L. A., & Momo, F. R. (2018). Effects of macroalgae loss in an Antarctic marine food web: Applying extinction thresholds to food web studies. *PeerJ*, 6, e5531. <https://doi.org/10.7717/peerj.5531>
- Cordone, G., Salinas, V., Marina, T. I., Doyle, S. R., Pasotti, F., Saravia, L. A., & Momo, F. R. (2020). Green vs brown food web: Effects of habitat type on multidimensional stability proxies for a highly-resolved Antarctic food web. *Food Webs*, 25, e00166. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00166>
- Csardi, G., & Nepusz, T. (2005). *The igraph software package for complex network research*.
- Csilléry, K., Blum, M. G. B., Gaggiotti, O. E., & François, O. (2010). Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(7), 410-418. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.04.001>
- De Ruiter, P. C., Wolters, V., & Moore, J. C. (Eds.). (2005). *Dynamic food webs: Multispecies assemblages, ecosystem development, and environmental change*. Academic Press.
- De Santana, C., Rozenfeld, A., Marquet, P., & Duarte, C. (2013). Topological properties of polar food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 474, 15-26. <https://doi.org/10.3354/meps10073>
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M., Gravel, D., Guimarães, P. R., Hembry, D. H., Newman, E. A., Olesen, J. M., Pires, M. M., Yeakel, J. D., & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Deregibus, D., Campana, G. L., Neder, C., Barnes, D. K. A., Zacher, K., Piscicelli, J. M., Jerosch, K., & Quartino, M. L. (2023). Potential macroalgal expansion and blue carbon gains with northern Antarctic Peninsula glacial retreat. *Marine Environmental Research*, 189, 106056. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106056>
- Deregibus, D., Quartino, M. L., Campana, G. L., Momo, F. R., Wiencke, C., & Zacher, K. (2016). Photosynthetic light requirements and vertical distribution of macroalgae in newly ice-free areas

- in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 39(1), 153-166.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1679-y>
- Deregibus, D., Quartino, M. L., Zacher, K., Campana, G. L., & Barnes, D. K. A. (2017). Understanding the link between sea ice, ice scour and Antarctic benthic biodiversity—the need for cross-station and international collaboration. *Polar Record*, 53(2), 143-152.
<https://doi.org/10.1017/S0032247416000875>
- Diez, M. J., & Lovrich, G. A. (2010). Reproductive biology of the crab *Halicarcinus planatus* (Brachyura, Hymenosomatidae) in sub-Antarctic waters. *Polar Biology*, 33(3), 389-401.
<https://doi.org/10.1007/s00300-009-0716-0>
- Diodato, S., González Garraza, G., Mansilla, R., Moretto, A., Escobar, J., Méndez-López, M., Gómez-Armesto, A., Marcovecchio, J., & Nóvoa-Muñoz, J. C. (2020). Quality changes of fluvial sediments impacted by urban effluents in Ushuaia, Tierra del Fuego, southernmost Patagonia. *Environmental Earth Sciences*, 79(20), 481. <https://doi.org/10.1007/s12665-020-09236-4>
- Donohue, I., Petchey, O. L., Kéfi, S., Génin, A., Jackson, A. L., Yang, Q., & O'Connor, N. E. (2017). Loss of predator species, not intermediate consumers, triggers rapid and dramatic extinction cascades. *Global Change Biology*, 23(8), 2962-2972. <https://doi.org/10.1111/gcb.13703>
- Donohue, I., Petchey, O. L., Montoya, J. M., Jackson, A. L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N. E., & Emmerson, M. C. (2013). On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters*, 16(4), 421-429. <https://doi.org/10.1111/ele.12086>
- Downey, R. V., Griffiths, H. J., Linse, K., & Janussen, D. (2012). Diversity and Distribution Patterns in High Southern Latitude Sponges. *PLoS ONE*, 7(7), e41672.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041672>
- Drossel, B., McKane, A., & Quince, C. (2004). *The impact of non-linear functional responses on the long-term evolution of food web structure* (arXiv:q-bio/0401025). arXiv. <http://arxiv.org/abs/q-bio/0401025>

- Ducklow, H., Fraser, W., Meredith, M., Stammerjohn, S., Doney, S., Martinson, D., Sailley, S., Schofield, O., Steinberg, D., Venables, H., & Amsler, C. (2013). West Antarctic Peninsula: An Ice-Dependent Coastal Marine Ecosystem in Transition. *Oceanography*, 26(3), 190-203. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2013.62>
- Duffy, G. A., Coetzee, B. W. T., Latombe, G., Akerman, A. H., McGeoch, M. A., & Chown, S. L. (2017). Barriers to globally invasive species are weakening across the Antarctic. *Diversity and Distributions*, 23(9), 982-996. <https://doi.org/10.1111/ddi.12593>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Dunne, J., Williams, R., & Martinez, N. (2004). Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 291-302. <https://doi.org/10.3354/meps273291>
- Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 59-80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
- Emmerson, M. C., & Raffaelli, D. (2004). Predator-Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 399-409. <http://www.jstor.org/stable/3505650>
- Emmerson, M., & Yearsley, J. M. (2004). Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1537), 397-405. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2592>
- Eskuche-Keith, P., Hill, S. L., Hollyman, P., Taylor, M. L., & O’Gorman, E. J. (2023). Trophic structuring of modularity alters energy flow through marine food webs. *Frontiers in Marine Science*, 9, 1046150. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1046150>

- Estrada, E. (2007). Food webs robustness to biodiversity loss: The roles of connectance, expansibility and degree distribution. *Journal of Theoretical Biology*, 244(2), 296-307. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.08.002>
- Fagan, W. F. (1997). Omnivory as a Stabilizing Feature of Natural Communities. *The American Naturalist*, 150(5), 554-567. <https://doi.org/10.1086/286081>
- Fahimipour, A. K., & Hein, A. M. (2014). The dynamics of assembling food webs. *Ecology Letters*, 17(5), 606-613. <https://doi.org/10.1111/ele.12264>
- Fernández, D. A., Ciancio, J., Ceballos, S. G., Riva-Rossi, C., & Pascual, M. A. (2010). Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*, Walbaum 1792) in the Beagle Channel, Tierra del Fuego: The onset of an invasion. *Biological Invasions*, 12(9), 2991-2997. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9731-x>
- Feron, S., Cordero, R. R., Damiani, A., Malhotra, A., Seckmeyer, G., & Llanillo, P. (2021). Warming events projected to become more frequent and last longer across Antarctica. *Scientific Reports*, 11(1), 19564. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98619-z>
- Figuerola-Muñoz, G., Olivos, J. A., Arismendi, I., Fabiano, G., Laporta, M., Silveira, S., González-Bergonzoni, I., Pavez, G., Ernst, B., Ciancio, J. E., Harrod, C., Di Prinzio, C. Y., Chalde, T., Murphy, C. A., & Gomez-Uchida, D. (2023). Contemporary distribution of non-native Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in South America. *Biological Invasions*, 25(9), 2727-2735. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03083-7>
- Frank, K. T., Petrie, B., Choi, J. S., & Leggett, W. C. (2005). Trophic Cascades in a Formerly Cod-Dominated Ecosystem. *Science*, 308(5728), 1621-1623. <https://doi.org/10.1126/science.1113075>
- Fraser, C. I., Morrison, A. K., Hogg, A. M., Macaya, E. C., Van Sebille, E., Ryan, P. G., Padovan, A., Jack, C., Valdivia, N., & Waters, J. M. (2018). Antarctica's ecological isolation will be broken by storm-driven dispersal and warming. *Nature Climate Change*, 8(8), 704-708. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0209-7>

- Fuentes, V., Alurralde, G., Meyer, B., Aguirre, G. E., Canepa, A., Wöfl, A.-C., Hass, H. C., Williams, G. N., & Schloss, I. R. (2016). Glacial melting: An overlooked threat to Antarctic krill. *Scientific Reports*, 6(1), 27234. <https://doi.org/10.1038/srep27234>
- Funes, M., Saravia, L. A., Cordone, G., Iribarne, O. O., & Galván, D. E. (2022). Network analysis suggests changes in food web stability produced by bottom trawl fishery in Patagonia. *Scientific Reports*, 12(1), 10876. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14363-y>
- García, M. D., Fernández Severini, M. D., Spetter, C., López Abbate, M. C., Tartara, M. N., Nahuelhual, E. G., Marcovecchio, J. E., Schloss, I. R., & Hoffmeyer, M. S. (2019). Effects of glacier melting on the planktonic communities of two Antarctic coastal areas (Potter Cove and Hope Bay) in summer. *Regional Studies in Marine Science*, 30, 100731. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100731>
- García, M. D., Hoffmeyer, M. S., Abbate, M. C. L., Barría De Cao, M. S., Pettigrosso, R. E., Almandoz, G. O., Hernando, M. P., & Schloss, I. R. (2016). Micro- and mesozooplankton responses during two contrasting summers in a coastal Antarctic environment. *Polar Biology*, 39(1), 123-137. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1678-z>
- Gardner, M. R., & Ashby, W. R. (1970). Connectance of Large Dynamic (Cybernetic) Systems: Critical Values for Stability. *Nature*, 228(5273), 784-784. <https://doi.org/10.1038/228784a0>
- Garzón Cardona, J. E., Martínez, A. M., Barrera, F., Pfaff, F., Koch, B. P., Freije, R. H., Gómez, E. A., & Lara, R. J. (2016). The Pacific-Atlantic connection: Biogeochemical signals in the southern end of the Argentine shelf. *Journal of Marine Systems*, 163, 95-101. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.07.008>
- Gauzens, B., Barnes, A., Giling, D. P., Hines, J., Jochum, M., Lefcheck, J. S., Rosenbaum, B., Wang, 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>
- Gellner, G., & McCann, K. (2012). Reconciling the Omnivory-Stability Debate. *The American Naturalist*, 179(1), 22-37. <https://doi.org/10.1086/663191>

- Gellner, G., McCann, K., & Hastings, A. (2023). Stable diverse food webs become more common when interactions are more biologically constrained. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(31), e2212061120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2212061120>
- Gellner, G., & McCann, K. S. (2016). Consistent role of weak and strong interactions in high- and low-diversity trophic food webs. *Nature Communications*, 7(1), 11180. <https://doi.org/10.1038/ncomms11180>
- Gibert, J. P. (2019). Temperature directly and indirectly influences food web structure. *Scientific Reports*, 9(1), 5312. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41783-0>
- Giesecke, R., Martín, J., Piñones, A., Höfer, J., Garcés-Vargas, J., Flores-Melo, X., Alarcón, E., Durrieu De Madron, X., Bourrin, F., & González, H. E. (2021). General Hydrography of the Beagle Channel, a Subantarctic Interoceanic Passage at the Southern Tip of South America. *Frontiers in Marine Science*, 8, 621822. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.621822>
- Gil, M. N., Torres, A. I., Amin, O., & Esteves, J. L. (2011). Assessment of recent sediment influence in an urban polluted subantarctic coastal ecosystem. Beagle Channel (Southern Argentina). *Marine Pollution Bulletin*, 62(1), 201-207. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.10.004>
- Gilarranz, L. J., Rayfield, B., Liñán-Cembrano, G., Bascompte, J., & Gonzalez, A. (2017). Effects of network modularity on the spread of perturbation impact in experimental metapopulations. *Science*, 357(6347), 199-201. <https://doi.org/10.1126/science.aal4122>
- Gille, S. T. (2008). Decadal-Scale Temperature Trends in the Southern Hemisphere Ocean. *Journal of Climate*, 21(18), 4749-4765. <https://doi.org/10.1175/2008JCLI2131.1>
- Gillespie, C. S. (2015). Fitting Heavy Tailed Distributions: The powerLaw Package. *Journal of Statistical Software*, 64(2), 1-16. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i02>
- Gillespie, D. T. (1976). A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions. *Journal of Computational Physics*, 22(4), 403-434. [https://doi.org/10.1016/0021-9991\(76\)90041-3](https://doi.org/10.1016/0021-9991(76)90041-3)

- Gillespie, D. T. (2001). Approximate accelerated stochastic simulation of chemically reacting systems. *The Journal of Chemical Physics*, 115(4), 1716-1733. <https://doi.org/10.1063/1.1378322>
- Gillett, N. P., & Thompson, D. W. J. (2003). Simulation of Recent Southern Hemisphere Climate Change. *Science*, 302(5643), 273-275. <https://doi.org/10.1126/science.1087440>
- Gómez, I., & Huovinen, P. (Eds.). (2020). *Antarctic Seaweeds: Diversity, Adaptation and Ecosystem Services*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-39448-6>
- González-Herrero, S., Barriopedro, D., Trigo, R. M., López-Bustins, J. A., & Oliva, M. (2022). Climate warming amplified the 2020 record-breaking heatwave in the Antarctic Peninsula. *Communications Earth & Environment*, 3(1), 122. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00450-5>
- Graeve, M., Sahade, R., Fuentes, V., Tatián, M., & Kattner, G. (2008). Benthic-pelagic coupling at Potter Cove, Antarctica: A fatty acid approach. *The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo)*, 147.
- Graham, M. H., Vásquez, J. A., & Buschmann, A. H. (2007). *GLOBAL ECOLOGY OF THE GIANT KELP MACROCYSTIS: FROM ECOTYPES TO ECOSYSTEMS*.
- Grange, L. J., & Smith, C. R. (2013). Megafaunal Communities in Rapidly Warming Fjords along the West Antarctic Peninsula: Hotspots of Abundance and Beta Diversity. *PLoS ONE*, 8(12), e77917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077917>
- Grant, S. M., Waller, C. L., Morley, S. A., Barnes, D. K. A., Brasier, M. J., Double, M. C., Griffiths, H. J., Hughes, K. A., Jackson, J. A., Waluda, C. M., & Constable, A. J. (2021). Local Drivers of Change in Southern Ocean Ecosystems: Human Activities and Policy Implications. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 624518. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624518>
- Gravel, D., Massol, F., Canard, E., Mouillot, D., & Mouquet, N. (2011). Trophic theory of island biogeography: Trophic theory of island biogeography. *Ecology Letters*, 14(10), 1010-1016. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01667.x>

- Griffiths, H. J., Meijers, A. J. S., & Bracegirdle, T. J. (2017). More losers than winners in a century of future Southern Ocean seafloor warming. *Nature Climate Change*, 7(10), 749-754. <https://doi.org/10.1038/nclimate3377>
- Griffiths, H. J., & Waller, C. L. (2016). The first comprehensive description of the biodiversity and biogeography of Antarctic and Sub-Antarctic intertidal communities. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1143-1155. <https://doi.org/10.1111/jbi.12708>
- Grilli, J., Adorisio, M., Suweis, S., Barabás, G., Banavar, J. R., Allesina, S., & Maritan, A. (2017). Feasibility and coexistence of large ecological communities. *Nature Communications*, 8(1), 14389. <https://doi.org/10.1038/ncomms14389>
- Grilli, J., Rogers, T., & Allesina, S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7(1), 12031. <https://doi.org/10.1038/ncomms12031>
- Guimerà, R., & Nunes Amaral, L. A. (2005a). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028), 895-900. <https://doi.org/10.1038/nature03288>
- Guimerà, R., & Nunes Amaral, L. A. N. (2005b). Cartography of complex networks: Modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2005(02), P02001. <https://doi.org/10.1088/1742-5468/2005/02/P02001>
- Gutgesell, M. K., McCann, K. S., Gellner, G., Cazelles, K., Greyson-Gaito, C. J., Bieg, C., Guzzo, M. M., Warne, C. P. K., Ward, C. A., O'Connor, R. F., Scott, A. M., Graham, B. C., Champagne, E. J., & McMeans, B. C. (2022). On the Dynamic Nature of Omnivory in a Changing World. *BioScience*, 72(5), 416-430. <https://doi.org/10.1093/biosci/biab144>
- Gutt, J., Bertler, N., Bracegirdle, T. J., Buschmann, A., Comiso, J., Hosie, G., Isla, E., Schloss, I. R., Smith, C. R., Tournadre, J., & Xavier, J. C. (2015). The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses - an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology*, 21(4), 1434-1453. <https://doi.org/10.1111/gcb.12794>
- Harrison, G. W. (1979). Stability under Environmental Stress: Resistance, Resilience, Persistence, and Variability. *The American Naturalist*, 113(5), 659-669. <https://doi.org/10.1086/283424>

- Haydon, D. T. (2000). MAXIMALLY STABLE MODEL ECOSYSTEMS CAN BE HIGHLY CONNECTED. *Ecology*, 81(9), 2631-2636. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2631:MSMECB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2631:MSMECB]2.0.CO;2)
- Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., Fox, R., & Thomas, C. D. (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12(3), 450-455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x>
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523-1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hoffmann, R., Al-Handal, A. Y., Wulff, A., Deregibus, D., Zacher, K., Quartino, M. L., Wenzhöfer, F., & Braeckman, U. (2019). Implications of Glacial Melt-Related Processes on the Potential Primary Production of a Microphytobenthic Community in Potter Cove (Antarctica). *Frontiers in Marine Science*, 6, 655. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00655>
- Huang, Y. M., Amsler, M. O., McClintock, J. B., Amsler, C. D., & Baker, B. J. (2007). Patterns of gammaridean amphipod abundance and species composition associated with dominant subtidal macroalgae from the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 30(11), 1417-1430. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0303-1>
- Hudson, L. N., Emerson, R., Jenkins, G. B., Layer, K., Ledger, M. E., Pichler, D. E., Thompson, M. S. A., O'Gorman, E. J., Woodward, G., & 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>
- Hughes, K. A., Pescott, O. L., Peyton, J., Adriaens, T., Cottier-Cook, E. J., Key, G., Rabitsch, W., Tricarico, E., Barnes, D. K. A., Baxter, N., Belchier, M., Blake, D., Convey, P., Dawson, W., Frohlich, D., Gardiner, L. M., González-Moreno, P., James, R., Malumphy, C., ... Roy, H. E. (2020). Invasive non-native species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the Antarctic Peninsula region. *Global Change Biology*, 26(4), 2702-2716. <https://doi.org/10.1111/gcb.14938>

- IAATO. (2023). *IAATO Overview of Antarctic Tourism: The 2022-23 Season, and Preliminary Estimates for 2023-24*.
- Iachetti, C. M., Lovrich, G., & Alder, V. A. (2021). Temporal variability of the physical and chemical environment, chlorophyll and diatom biomass in the euphotic zone of the Beagle Channel (Argentina): Evidence of nutrient limitation. *Progress in Oceanography*, *195*, 102576. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102576>
- Iken, K., Amsler, C., Gorman, K., Klein, A., Galloway, A., Amsler, M., Heiser, S., Whippo, R., Lowe, A., Schram, J., Schneider, Z., & McClintock, J. (2023). Macroalgal input into the coastal food web along a gradient of seasonal sea ice cover along the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, *718*, 1-22. <https://doi.org/10.3354/meps14388>
- INDEC. (2022). *Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2022. Resultados provisionales*.
- IPCC. (2022). *The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (1.^a ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157964>
- IPCC (Ed.). (2023). Future Global Climate: Scenario-based Projections and Near-term Information. En *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 553-672). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.006>
- James, A., Plank, M. J., Rossberg, A. G., Beecham, J., Emmerson, M., & Pitchford, J. W. (2015). Constructing Random Matrices to Represent Real Ecosystems. *The American Naturalist*, *185*(5), 680-692. <https://doi.org/10.1086/680496>
- James, G. D., & Unwin, M. J. (1996). Diet of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Canterbury coastal waters, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, *30*(1), 69-78. <https://doi.org/10.1080/00288330.1996.9516697>
- Jerosch, K., Pehlke, H., Monien, P., Scharf, F., Weber, L., Kuhn, G., Braun, M. H., & Abele, D. (2018). Benthic meltwater fjord habitats formed by rapid glacier recession on King George Island,

Antarctica. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2122), 20170178. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0178>

Kaminsky, J., Bagur, M., Schloss, I. R., Diodato, S., Rodríguez, M., Buschmann, A. H., & Quartino, M. L. (2024). Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) morphological and reproductive strategies in two contrasting sub-Antarctic forests. *Marine Biology*, 171(1), 9. <https://doi.org/10.1007/s00227-023-04341-x>

Kaneryd, L., Borrvall, C., Berg, S., Curtsdotter, A., Eklöf, A., Hauzy, C., Jonsson, T., Münger, P., Setzer, M., Säterberg, T., & Ebenman, B. (2012). Species-rich ecosystems are vulnerable to cascading extinctions in an increasingly variable world. *Ecology and Evolution*, 2(4), 858-874. <https://doi.org/10.1002/ece3.218>

Kéfi, S., Berlow, E. L., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., Petchey, O. L., Wood, S. A., Boit, A., Joppa, L. N., Lafferty, K. D., Williams, R. J., Martinez, N. D., Menge, B. A., Blanchette, C. A., Iles, A. C., & Brose, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15(4), 291-300. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01732.x>

Kéfi, S., Miele, V., Wieters, E. A., Navarrete, S. A., & Berlow, E. L. (2016). How Structured Is the Entangled Bank? The Surprisingly Simple Organization of Multiplex Ecological Networks Leads to Increased Persistence and Resilience. *PLOS Biology*, 14(8), e1002527. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002527>

Kim, H., Ducklow, H. W., Abele, D., Ruiz Barlett, E. M., Buma, A. G. J., Meredith, M. P., Rozema, P. D., Schofield, O. M., Venables, H. J., & Schloss, I. R. (2018). Inter-decadal variability of phytoplankton biomass along the coastal West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2122), 20170174. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0174>

Kirkpatrick, S., Gelatt, C. D., & Vecchi, M. P. (1983). Optimization by Simulated Annealing. *Science*, 220(4598), 671-680. <https://doi.org/10.1126/science.220.4598.671>

- Koenker, R. (2005). *Quantile Regression*. Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511754098>
- Kortsch, S., Frelat, R., Pecuchet, L., Olivier, P., Putnis, I., Bonsdorff, E., Ojaveer, H., Jurgensone, I., Strāķe, S., Rubene, G., Krūze, Ē., & Nordström, M. C. (2021). Disentangling temporal food web dynamics facilitates understanding of ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology*, *90*(5), 1205-1216.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13447>
- Kortsch, S., Primicerio, R., Aschan, M., Lind, S., Dolgov, A. V., & Planque, B. (2019). Food-web structure varies along environmental gradients in a high-latitude marine ecosystem. *Ecography*, *42*(2), 295-308. <https://doi.org/10.1111/ecog.03443>
- Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V., & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151546.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1546>
- Kratina, P., LeCraw, R. M., Ingram, T., & Anholt, B. R. (2012). Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern? *Ecosphere*, *3*(6), 1-18. <https://doi.org/10.1890/ES12-00121.1>
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, *426*(6964), 282-285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Ladyman, J., Lambert, J., & Wiesner, K. (2013). What is a complex system? *European Journal for Philosophy of Science*, *3*(1), 33-67. <https://doi.org/10.1007/s13194-012-0056-8>
- Lagger, C., Nime, M., Torre, L., Servetto, N., Tatián, M., & Sahade, R. (2018). Climate change, glacier retreat and a new ice-free island offer new insights on Antarctic benthic responses. *Ecography*, *41*(4), 579-591. <https://doi.org/10.1111/ecog.03018>
- Lagger, C., Servetto, N., Torre, L., & Sahade, R. (2017). Benthic colonization in newly ice-free soft-bottom areas in an Antarctic fjord. *PLOS ONE*, *12*(11), e0186756.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186756>

- Lande, R. (1993). Risks of Population Extinction from Demographic and Environmental Stochasticity and Random Catastrophes. *The American Naturalist*, 142(6), 911-927. <http://www.jstor.org/stable/2462690>
- Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, Å., Hui, C., & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60(4), 319-345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Laska, M. S., & Wootton, J. T. (1998). THEORETICAL CONCEPTS AND EMPIRICAL APPROACHES TO MEASURING INTERACTION STRENGTH. *Ecology*, 79(2), 461-476. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0461:TCAEAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0461:TCAEAT]2.0.CO;2)
- Latorre, M. P., Iachetti, C. M., Schloss, I. R., Antoni, J., Malits, A., De La Rosa, F., De Troch, M., Garcia, M. D., Flores-Melo, X., Romero, S. I., Gil, M. N., & Hernando, M. (2023). Summer heatwaves affect coastal Antarctic plankton metabolism and community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 567, 151926. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2023.151926>
- Law, R., & Morton, R. D. (1993). Alternative Permanent States of Ecological Communities. *Ecology*, 74(5), 1347-1361. <https://doi.org/10.2307/1940065>
- Law, R., & Morton, R. D. (1996). Permanence and the Assembly of Ecological Communities. *Ecology*, 77(3), 762-775. <https://doi.org/10.2307/2265500>
- Leppe, M., Domínguez D., E., Olave, C., & Rodrigo, C. (2007). REVISION DE LAS ISLAS SUBANTÁRTICAS DE CHILE AUSTRAL. VI SIMPOSIO ARGENTINO Y III LATINOAMERICANO SOBRE INVESTIGACIONES ANTÁRTICAS.
- Libralato, S. (2008). System Omnivory Index. En S. E. Jørgensen & B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 3472-3477). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00135-X>
- Link, J. (2002). Does food web theory work for marine ecosystems? *Marine Ecology Progress Series*, 230, 1-9. <https://doi.org/10.3354/meps230001>

- Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W., & Trivelpiece, S. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387(6636), 897-900. <https://doi.org/10.1038/43174>
- López, D. N., Camus, P. A., Valdivia, N., & Estay, S. A. (2018). Food webs over time: Evaluating structural differences and variability of degree distributions in food webs. *Ecosphere*, 9(12), e02539. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2539>
- López-Farrán, Z., Guillaumot, C., Vargas-Chacoff, L., Paschke, K., Dulière, V., Danis, B., Poulin, E., Saucède, T., Waters, J., & Gérard, K. (2021). Is the southern crab *Halicarcinus planatus* (Fabricius, 1775) the next invader of Antarctica? *Global Change Biology*, 27(15), 3487-3504. <https://doi.org/10.1111/gcb.15674>
- López-López, L., Genner, M. J., Tarling, G. A., Saunders, R. A., & O’Gorman, E. J. (2022). Ecological Networks in the Scotia Sea: Structural Changes Across Latitude and Depth. *Ecosystems*, 25(2), 457-470. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00665-1>
- Lovrich, G. A. (1997). La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones marinas*, 25. <https://doi.org/10.4067/S0717-71781997002500004>
- Lovrich, G. A., & Vinuesa, J. H. (2016). *Biología de las centollas (Anomura: Lithodidae)*.
- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology*, 36(3), 533-536. <https://doi.org/10.2307/1929601>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography* (REV-Revised). Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2>
- Marina, T. I., Salinas, V., Cordone, G., Campana, G., Moreira, E., Deregibus, D., Torre, L., Sahade, R., Tatián, M., Barrera Oro, E., De Troch, M., Doyle, S., Quartino, M. L., Saravia, L. A., & Momo, F. R. (2018). The Food Web of Potter Cove (Antarctica): Complexity, structure and function. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 200, 141-151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.015>

- Marina, T. I., Saravia, L. A., Cordone, G., Salinas, V., Doyle, S. R., & Momo, F. R. (2018). Architecture of marine food webs: To be or not be a 'small-world'. *PLOS ONE*, *13*(5), e0198217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>
- Marina, T. I., Saravia, L. A., & Kortsch, S. (2024). New insights into the Weddell Sea ecosystem applying a quantitative network approach. *Ocean Science*, *20*(1), 141-153. <https://doi.org/10.5194/os-20-141-2024>
- Martín, J., Alonso, G., Dragani, W., Meyerjürgens, J., Giesecke, R., Cucco, A., & Fenco, H. (2023). General circulation and tidal wave propagation along the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, *240*, 103889. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103889>
- Martinez, N. D. (1991). Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. *Ecological Monographs*, *61*(4), 367-392. <https://doi.org/10.2307/2937047>
- Massey, F. J. (1951). The Kolmogorov-Smirnov Test for Goodness of Fit. *Journal of the American Statistical Association*, *46*(253), 68-78. <https://doi.org/10.1080/01621459.1951.10500769>
- May, R. M. (1972). Will a Large Complex System be Stable? *Nature*, *238*(5364), Article 5364. <https://doi.org/10.1038/238413a0>
- May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*.
- May, R. M. (2009). Food-web assembly and collapse: Mathematical models and implications for conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1524), 1643-1646. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0280>
- McCallum, H. (1999, diciembre 15). *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. <https://doi.org/10.1002/9780470757468>
- McCann, K., & Hastings, A. (1997). Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *264*(1385), 1249-1254. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0172>

- McCann, K., Hastings, A., & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395(6704), 794-798. <https://doi.org/10.1038/27427>
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228-233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- McCann, K. S., Rasmussen, J. B., & Umbanhowar, J. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8(5), 513-523. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00742.x>
- McCarthy, A. H., Peck, L. S., Hughes, K. A., & Aldridge, D. C. (2019). Antarctica: The final frontier for marine biological invasions. *Global Change Biology*, 25(7), 2221-2241. <https://doi.org/10.1111/gcb.14600>
- McMeans, B., Rooney, N., Arts, M., & Fisk, A. (2013). Food web structure of a coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. *Marine Ecology Progress Series*, 482, 17-28. <https://doi.org/10.3354/meps10278>
- Melián, C. J., & Bascompte, J. (2004). FOOD WEB COHESION. *Ecology*, 85(2), 352-358. <https://doi.org/10.1890/02-0638>
- Meredith, M. P., Falk, U., Bers, A. V., Mackensen, A., Schloss, I. R., Ruiz Barlett, E., Jerosch, K., Silva Busso, A., & Abele, D. (2018). Anatomy of a glacial meltwater discharge event in an Antarctic cove. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2122), 20170163. <https://doi.org/10.1098/rsta.2017.0163>
- Metcalfe, N. B., & Monaghan, P. (2003). Growth versus lifespan: Perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology*, 38(9), 935-940. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(03\)00159-1](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(03)00159-1)
- Miller, R. J., Lafferty, K. D., Lamy, T., Kui, L., Rassweiler, A., & Reed, D. C. (2018). Giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, increases faunal diversity through physical engineering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874), 20172571. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2571>

- Miller, T., Brodeur, R., Rau, G., & Omori, K. (2010). Prey dominance shapes trophic structure of the northern California Current pelagic food web: Evidence from stable isotopes and diet analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 420, 15-26. <https://doi.org/10.3354/meps08876>
- Momo, F. R., Cordone, G., Marina, T. I., Salinas, V., Campana, G. L., Valli, M. A., Doyle, S. R., & Saravia, L. A. (2020). Seaweeds in the Antarctic Marine Coastal Food Web. En I. Gómez & P. Huovinen (Eds.), *Antarctic Seaweeds: Diversity, Adaptation and Ecosystem Services* (pp. 293-307). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-39448-6_15
- Monien, D., Monien, P., Brünjes, R., Widmer, T., Kappenberg, A., Silva Busso, A. A., Schnetger, B., & Brumsack, H.-J. (2017). Meltwater as a source of potentially bioavailable iron to Antarctica waters. *Antarctic Science*, 29(3), 277-291. <https://doi.org/10.1017/S095410201600064X>
- Montes-Hugo, M., Doney, S. C., Ducklow, H. W., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S. E., & Schofield, O. (2009). Recent Changes in Phytoplankton Communities Associated with Rapid Regional Climate Change Along the Western Antarctic Peninsula. *Science*, 323(5920), 1470-1473. <https://doi.org/10.1126/science.1164533>
- Montoya, J. M., Pimm, S. L., & Solé, R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259-264. <https://doi.org/10.1038/nature04927>
- Montoya, José M., Woodward, G., Emmerson, M. C., & Solé, R. V. (2009). Press perturbations and indirect effects in real food webs. *Ecology*, 90(9), 2426-2433. <https://doi.org/10.1890/08-0657.1>
- Moon, K. L., Chown, S. L., & Fraser, C. I. (2017). Reconsidering connectivity in the sub-Antarctic. *Biological Reviews*, 92(4), 2164-2181. <https://doi.org/10.1111/brv.12327>
- Mora, B. B., Gravel, D., Gilarranz, L. J., Poisot, T., & Stouffer, D. B. (2018). Identifying a common backbone of interactions underlying food webs from different ecosystems. *Nature Communications*, 9(1), 2603. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05056-0>
- Moreno, C., & Jara, H. (1984). Ecological studies on fish fauna associated with *Macrocystis pyrifera* belts in the south of Fuegoian Islands, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 15, 99-107. <https://doi.org/10.3354/meps015099>

- Morlon, H., Kefi, S., & Martinez, N. D. (2014). Effects of trophic similarity on community composition. *Ecology Letters*, *17*(12), 1495-1506. <https://doi.org/10.1111/ele.12356>
- Namba, T. (2015). Multi-faceted approaches toward unravelling complex ecological networks. *Population Ecology*, *57*(1), 3-19. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0482-5>
- Nardi, C. F., Fernández, D. A., Vanella, F. A., & Chalde, T. (2019). The expansion of exotic Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the extreme south of Patagonia: An environmental DNA approach. *Biological Invasions*, *21*(4), 1415-1425. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1908-8>
- Navia, A. F., Cruz-Escalona, V. H., Giraldo, A., & Barausse, A. (2016). The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecological Modelling*, *328*, 23-33. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.009>
- Neder, C., Fofonova, V., Androsov, A., Kuznetsov, I., Abele, D., Falk, U., Schloss, I. R., Sahade, R., & Jerosch, K. (2022). Modelling suspended particulate matter dynamics at an Antarctic fjord impacted by glacier melt. *Journal of Marine Systems*, *231*, 103734. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103734>
- Nel, W., Hedding, D. W., & Rudolph, E. M. (2023). The sub-Antarctic islands are increasingly warming in the 21st century. *Antarctic Science*, *35*(2), 124-126. <https://doi.org/10.1017/S0954102023000056>
- Newman, M. E. J. (2003). The Structure and Function of Complex Networks. *SIAM Review*, *45*(2), 167-256. <https://doi.org/10.1137/S003614450342480>
- Olivares-Contreras, V. A., Mattar, C., Gutiérrez, A. G., & Jiménez, J. C. (2019). Warming trends in Patagonian subantarctic forest. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *76*, 51-65. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2018.10.015>
- Olivier, P., & Planque, B. (2017). Complexity and structural properties of food webs in the Barents Sea. *Oikos*, *126*(9), 1339-1346. <https://doi.org/10.1111/oik.04138>
- Paine, R. T. (1988). Road Maps of Interactions or Grist for Theoretical Development? *Ecology*, *69*(6), 1648-1654. <https://doi.org/10.2307/1941141>

- Pante, E., & Simon-Bouhet, B. (2013). marmap: A Package for Importing, Plotting and Analyzing Bathymetric and Topographic Data in R. *PLoS ONE*, 8(9), e73051. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073051>
- Pascual, M., & Dunne, J. A. (Eds.). (2005). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press New York, NY. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195188165.001.0001>
- Pasotti, F., Manini, E., Giovannelli, D., Wölfel, A., Monien, D., Verleyen, E., Braeckman, U., Abele, D., & Vanreusel, A. (2015). Antarctic shallow water benthos in an area of recent rapid glacier retreat. *Marine Ecology*, 36(3), 716-733. <https://doi.org/10.1111/maec.12179>
- Pasotti, F., Saravia, L. A., De Troch, M., Tarantelli, M. S., Sahade, R., & Vanreusel, A. (2015). Benthic Trophic Interactions in an Antarctic Shallow Water Ecosystem Affected by Recent Glacier Retreat. *PLOS ONE*, 10(11), e0141742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141742>
- Pawar, S., Dell, A. I., & Van M. Savage. (2012). Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths. *Nature*, 486(7404), 485-489. <https://doi.org/10.1038/nature11131>
- Peck, L. S. (2018). Antarctic Marine Biodiversity: Adaptations, Environments and Responses to Change. En S. J. Hawkins, A. J. Evans, A. C. Dale, L. B. Firth, & I. P. Smith (Eds.), *Oceanography and Marine Biology* (1.^a ed., pp. 105-236). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9780429454455-3>
- Pendlebury, S., & Barnes-Keoghan, I. (2007). Climate and climate change in the sub-Antarctic. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 67-81. <https://doi.org/10.26749/rstpp.141.1.67>
- Pérez-Barros, P., Romero, M. C., Calcagno, J. A., & Lovrich, G. A. (2010). Similar feeding habits of two morphs of *Munida gregaria* (Decapoda) evidence the lack of trophic polymorphism. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(3), 461-470. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572010000300011>
- Pillai, P., Gonzalez, A., & Loreau, M. (2011). Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(48), 19293-19298. <https://doi.org/10.1073/pnas.1106235108>

- Pimm, S. L., & Redfearn, A. (1988). The variability of population densities. *Nature*, 334(6183), 613-614.
<https://doi.org/10.1038/334613a0>
- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., & Gravel, D. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 15(12), 1353-1361. <https://doi.org/10.1111/ele.12002>
- Poisot, T., Stouffer, D. B., & Gravel, D. (2015). Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124(3), 243-251. <https://doi.org/10.1111/oik.01719>
- Quartino, M. L., Deregibus, D., Campana, G. L., Latorre, G. E. J., & Momo, F. R. (2013). Evidence of Macroalgal Colonization on Newly Ice-Free Areas following Glacial Retreat in Potter Cove (South Shetland Islands), Antarctica. *PLoS ONE*, 8(3), e58223. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058223>
- Quiñones, R. A., Fuentes, M., Montes, R. M., Soto, D., & León-Muñoz, J. (2019). Environmental issues in Chilean salmon farming: A review. *Reviews in Aquaculture*, 11(2), 375-402. <https://doi.org/10.1111/raq.12337>
- R Core Team. (2024). *R: The R Project for Statistical Computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Rabassa, J., Coronato, A., Bujalesky, G., Salemme, M., Roig, C., Meglioli, A., Heusser, C., Gordillo, S., Roig, F., Borrromei, A., & Quattrocchio, M. (2000). Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: An updated review. *Quaternary International*, 68-71, 217-240. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(00\)00046-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(00)00046-X)
- Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A., & Bascompte, J. (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12(8), 779-788. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01327.x>
- Riccialdelli, L., Becker, Y., Fioramonti, N., Torres, M., Bruno, D., Raya Rey, A., & Fernández, D. (2020). Trophic structure of southern marine ecosystems: A comparative isotopic analysis from the Beagle Channel to the oceanic Burdwood Bank area under a wasp-waist assumption. *Marine Ecology Progress Series*, 655, 1-27. <https://doi.org/10.3354/meps13524>

- Riccialdelli, L., Newsome, S. D., Fogel, M. L., & Fernández, D. A. (2017). Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biology*, 40(4), 807-821. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2007-x>
- Rodriguez, I. D., Marina, T. I., Schloss, I. R., & Saravia, L. A. (2022). Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174, 105561. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>
- Rodríguez-Flórez, C. N., Paczkowska, J., Martín, J., Gil, M. N., Flores-Melo, X., & Malits, A. (2023). Terrigenous dissolved organic matter input and nutrient-light-limited conditions on the winter microbial food web of the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, 239, 103860. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103860>
- Roese, M., & Drabble, M. (1998). Wind-driven circulation in Potter Cove. *Berichte zur polarforschung*, 299, 40-46.
- Romanuk, T. N., Zhou, Y., Brose, U., Berlow, E. L., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2009). Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1743-1754. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0286>
- Romero, M. C., Lovrich, G. A., Tapella, F., & Thatje, S. (2004). Feeding ecology of the crab *Munida subrugosa* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84(2), 359-365. <https://doi.org/10.1017/S0025315404009282h>
- Rooney, N., McCann, K. S., & Moore, J. C. (2008). A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, 11(8), 867-881. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01193.x>
- Rückamp, M., Braun, M., Suckro, S., & Blindow, N. (2011). Observed glacial changes on the King George Island ice cap, Antarctica, in the last decade. *Global and Planetary Change*, 79(1-2), 99-109. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2011.06.009>

- Sahade, R., Lagger, C., Torre, L., Momo, F., Monien, P., Schloss, I., Barnes, D. K. A., Servetto, N., Tarantelli, S., Tatián, M., Zamboni, N., & Abele, D. (2015). Climate change and glacier retreat drive shifts in an Antarctic benthic ecosystem. *Science Advances*, *1*(10), e1500050. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500050>
- Sailley, S. F., Vogt, M., Doney, S. C., Aita, M. N., Bopp, L., Buitenhuis, E. T., Hashioka, T., Lima, I., Le Quéré, C., & Yamanaka, Y. (2013). Comparing food web structures and dynamics across a suite of global marine ecosystem models. *Ecological Modelling*, *261-262*, 43-57. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.006>
- Saint-Béat, B., Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Bacher, C., Pacella, S. R., Johnson, G. A., David, V., Vézina, A. F., & Niquil, N. (2015). Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecological Indicators*, *52*, 458-471. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.12.017>
- Salinas, V., Cordone, G., Marina, T. I., & Momo, F. R. (2023). *Impact of Biodiversity Loss on the Structure and Stability of a Marine Antarctic Food Web* [Preprint]. Biology and Life Sciences. <https://doi.org/10.20944/preprints202312.1132.v1>
- Salinas, V., Cordone, G., Marina, T. I., & Momo, F. R. (2024). *Estimating the Impact of Biodiversity Loss in a Marine Antarctic Food Web*. <https://doi.org/10.3390/d16010063>
- Saravia, L. A. (2024a). *meweasmo: MEta-WEb ASsembly MOdels* (v0.1.6) [Software]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7263516>
- Saravia, L. A. (2024b). *multiweb: Ecological network analyses including multiplex networks* [R]. <https://github.com/lSaravia/multiweb>
- Saravia, L. A., Marina, T. I., Kristensen, N. P., De Troch, M., & Momo, F. R. (2022). Ecological network assembly: How the regional metaweb influences local food webs. *Journal of Animal Ecology*, *91*(3), 630-642. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13652>
- Schloss, I. R., Abele, D., Moreau, S., Demers, S., Bers, A. V., González, O., & Ferreyra, G. A. (2012). Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991–2009) climate trends in Potter Cove

- (Antarctica). *Journal of Marine Systems*, 92(1), 53-66.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2011.10.006>
- Schloss, I. R., Ferreyra, G. A., & Ruiz-Pino, D. (2002). Phytoplankton biomass in Antarctic shelf zones: A conceptual model based on Potter Cove, King George Island. *Journal of Marine Systems*, 36(3-4), 129-143. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00183-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00183-5)
- Selkirk, P. (2007). The nature and importance of the sub-Antarctic. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 1-6. <https://doi.org/10.26749/rstpp.141.1.1>
- Smith-Ramesh, L. M., Moore, A. C., & Schmitz, O. J. (2017). Global synthesis suggests that food web connectance correlates to invasion resistance. *Global Change Biology*, 23(2), 465-473. <https://doi.org/10.1111/gcb.13460>
- Song, C., & Saavedra, S. (2020). Telling ecological networks apart by their structure: An environment-dependent approach. *PLOS Computational Biology*, 16(4), e1007787. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007787>
- Stammerjohn, S. E., Martinson, D. G., Smith, R. C., & Iannuzzi, R. A. (2008). Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18-19), 2041-2058. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.04.026>
- Steig, E. J., Schneider, D. P., Rutherford, S. D., Mann, M. E., Comiso, J. C., & Shindell, D. T. (2009). Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. *Nature*, 457(7228), 459-462. <https://doi.org/10.1038/nature07669>
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648-3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Strona, G., Nappo, D., Boccacci, F., Fattorini, S., & San-Miguel-Ayanz, J. (2014). A fast and unbiased procedure to randomize ecological binary matrices with fixed row and column totals. *Nature Communications*, 5(1), 4114. <https://doi.org/10.1038/ncomms5114>

- Syvitski, J. P. M., Burrell, D. C., & Skei, J. M. (1987). *Fjords: Processes and Products*. Springer New York.
<https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4632-9>
- Talley, L. D., Pickard, G. L., Emery, W. J., & Swift, J. H. (2011). Southern Ocean. En *Descriptive Physical Oceanography* (pp. 437-471). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-7506-4552-2.10013-7>
- Tapella, F., Romero, M. C., Lovrich, G. A., & Chizzini, A. (2002). Life history of the galatheid crab *Munida subrugosa* in subantarctic waters of the Beagle Channel, Argentina. *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management, and Economics*, 115-134. <https://doi.org/10.4027/ccwr/bme.2002.11>
- Teagle, H., Hawkins, S. J., Moore, P. J., & Smale, D. A. (2017). The role of kelp species as biogenic habitat formers in coastal marine ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 492, 81-98. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.01.017>
- Terauds, A., Chown, S. L., Morgan, F., J. Peat, H., Watts, D. J., Keys, H., Convey, P., & Bergstrom, D. M. (2012). Conservation biogeography of the Antarctic. *Diversity and Distributions*, 18(7), 726-741. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00925.x>
- Thatje, S., & Arntz, W. E. (2004). Antarctic reptant decapods: More than a myth? *Polar Biology*, 27(4), 195-201. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0583-z>
- Thompson, D. W. J., & Solomon, S. (2002). Interpretation of Recent Southern Hemisphere Climate Change. *Science*, 296(5569), 895-899. <https://doi.org/10.1126/science.1069270>
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). TROPHIC LEVELS AND TROPHIC TANGLES: THE PREVALENCE OF OMNIVORY IN REAL FOOD WEBS. *Ecology*, 88(3), 612-617. <https://doi.org/10.1890/05-1454>
- Thomsen, M., Byers, J., Schiel, D., Bruno, J., Olden, J., Wernberg, T., & Silliman, B. (2014). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39-47. <https://doi.org/10.3354/meps10566>
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability. *Ecology*, 77(2), 350-363. <https://doi.org/10.2307/2265614>

- Turner, J., Barrand, N. E., Bracegirdle, T. J., Convey, P., Hodgson, D. A., Jarvis, M., Jenkins, A., Marshall, G., Meredith, M. P., Roscoe, H., Shanklin, J., French, J., Goosse, H., Guglielmin, M., Gutt, J., Jacobs, S., Kennicutt, M. C., Masson-Delmotte, V., Mayewski, P., ... Klepikov, A. (2014). Antarctic climate change and the environment: An update. *Polar Record*, *50*(3), 237-259. <https://doi.org/10.1017/S0032247413000296>
- Turner, J., Colwell, S. R., Marshall, G. J., Lachlan-Cope, T. A., Carleton, A. M., Jones, P. D., Lagun, V., Reid, P. A., & Iagovkina, S. (2005). Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*, *25*(3), 279-294. <https://doi.org/10.1002/joc.1130>
- Turner, J., Marshall, G. J., Clem, K., Colwell, S., Phillips, T., & Lu, H. (2020). Antarctic temperature variability and change from station data. *International Journal of Climatology*, *40*(6), 2986-3007. <https://doi.org/10.1002/joc.6378>
- Ulanowicz, R. (1997). *Limitations on the connectivity of ecosystem flow networks* (pp. 125-143).
- Ulanowicz, R. E. (2004). Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry*, *28*(5-6), 321-339. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2004.09.001>
- Ulanowicz, R. E., & Wolff, W. F. (1991). Ecosystem flow networks: Loaded dice? *Mathematical Biosciences*, *103*(1), 45-68. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(91\)90090-6](https://doi.org/10.1016/0025-5564(91)90090-6)
- Van Altena, C., Hemerik, L., & De Ruiter, P. C. (2016). Food web stability and weighted connectance: The complexity-stability debate revisited. *Theoretical Ecology*, *9*(1), 49-58. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0291-7>
- Varisco, M., Vinuesa, J. H., & Góngora, M. E. (2015). Bycatch of the squat lobster *Munida gregaria* in bottom trawl fisheries in San Jorge Gulf, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, *50*(2), 249-259. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572015000300004>
- Vermaat, J. E., Dunne, J. A., & Gilbert, A. J. (2009). Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology*, *90*(1), 278-282. <https://doi.org/10.1890/07-0978.1>

- Vinuesa, J. H., & Varisco, M. (2007). Trophic ecology of the lobster krill *Munida gregaria* in San Jorge Gulf, Argentina. *Investigaciones Marinas*, 35(2). <https://doi.org/10.4067/S0717-71782007000200003>
- Wiencke, C., Ferreyra, G. A., Abele, D., & Marensi, S. (2008). The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo): Synopsis of research performed 1999-2006 at the Dallmann Laboratory and Jubany Station. En *Berichte zur Polar- und Meeresforschung = Reports on Polar and Marine Research* (1.0, p. 411 pages) [Application/pdf]. [object Object]. https://doi.org/10.2312/BZPM_0571_2008
- Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., & Rinaldi, C. (1998). *The Potter Cove coastal ecosystem, Antarctica: Synopsis of research performed within the frame of Argentinean-German Cooperation at the Dallmann Laboratory and Jubany Station (King George Island, Antarctica, 1991-1997)*.
- Wölfel, A.-C., Lim, C. H., Hass, H. C., Lindhorst, S., Tosonotto, G., Lettmann, K. A., Kuhn, G., Wolff, J.-O., & Abele, D. (2014). Distribution and characteristics of marine habitats in a subpolar bay based on hydroacoustics and bed shear stress estimates—Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Geo-Marine Letters*, 34(5), 435-446. <https://doi.org/10.1007/s00367-014-0375-1>
- Wootton, K. L. (2015). *Fitting species into the complexity-stability debate*. University of Canterbury New Zealand.
- Wootton, K. L. (2017). Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology*, 62(5), 821-832. <https://doi.org/10.1111/fwb.12908>
- Wootton, K. L., & Stouffer, D. B. (2016). Many weak interactions and few strong; food-web feasibility depends on the combination of the strength of species' interactions and their correct arrangement. *Theoretical Ecology*, 9(2), 185-195. <https://doi.org/10.1007/s12080-015-0279-3>
- Yang, Q., Fowler, M. S., Jackson, A. L., & Donohue, I. (2019). The predictability of ecological stability in a noisy world. *Nature Ecology & Evolution*, 3(2), 251-259. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0794-x>

- Young, H. S., McCauley, D. J., Dunbar, R. B., Hutson, M. S., Ter-Kuile, A. M., & Dirzo, R. (2013). The roles of productivity and ecosystem size in determining food chain length in tropical terrestrial ecosystems. *Ecology*, *94*(3), 692-701. <http://www.jstor.org/stable/23436272>
- Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., & Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, *Notothenia coriiceps* (Richardson), from two macroalgal communities. *Antarctic Science*, *23*(2), 107-116. <https://doi.org/10.1017/S095410201000091X>
- Zhao, L., Zhang, H., O’Gorman, E. J., Tian, W., Ma, A., Moore, J. C., Borrett, S. R., & Woodward, G. (2016). Weighting and indirect effects identify keystone species in food webs. *Ecology Letters*, *19*(9), 1032-1040. <https://doi.org/10.1111/ele.12638>
- Zhao, L., Zhang, H., Tian, W., & Xu, X. (2018). Identifying compartments in ecological networks based on energy channels. *Ecology and Evolution*, *8*(1), 309-318. <https://doi.org/10.1002/ece3.3648>