

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

Evaluated and accredited by the National Commission of Evaluation and Accreditation of Universities (CONEAU).
Resolución N° 1178/11. Calificación "B".

Estructura, dinámica y estabilidad de redes tróficas marinas antárticas: estudio mediante modelos matemáticos

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

Autor: **Tomás Ignacio Marina**

Director: Fernando R. Momo
Directora: Irene R. Schloss

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

Fecha: 19 de mayo 2020

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

FORMULARIO "E" TESIS DE POSGRADO

Niveles de acceso al documento autorizados por el autor

El autor de la tesis puede elegir entre las siguientes posibilidades para autorizar a la UNGS a difundir el contenido de la tesis: a)

- a) *Liberar el contenido de la tesis para acceso público.*
- b) *Liberar el contenido de la tesis solamente a la comunidad universitaria de la UNGS:*
- c) *Retener el contenido de la tesis por motivos de patentes, publicación y/o derechos de autor por un lapso de cinco años.*

- a. Título completo del trabajo de Tesis: Estructura, dinámica y estabilidad de redes tróficas marinas antárticas: estudio mediante modelos matemáticos.
- b. Presentado por: Marina, Tomás Ignacio.
- c. E-mail del autor: tomasimarina@gmail.com
- d. Estudiante del Posgrado: Doctorado en Ciencia y Tecnología.
- e. Institución o Instituciones que dictaron el Posgrado: Universidad Nacional de General Sarmiento.
- f. Para recibir el título de:
 - a) Grado académico que se obtiene: Doctor.
 - b) Nombre del grado académico: Doctor en Ciencia y Tecnología.
- g. Fecha de la defensa: 19/05/2020
- h. Directores de la Tesis: Momo, Fernando R. y Schloss, Irene R.
- i. Tutor de la Tesis: Saravia, Leonardo A.
- j. Colaboradores con el trabajo de Tesis:
- k. Descripción física del trabajo de Tesis: 150 páginas, 41 figuras, 11 tablas.
- l. Alcance geográfico y/o temporal de la Tesis: Península Antártica.
- m. Temas tratados en la Tesis: redes tróficas, estructura, dinámica, estabilidad, Antártida.

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

n. Resumen en español:

Las redes tróficas son modelos que representan las interacciones presa-depredador en un ecosistema. El estudio de su estructura, dinámica y estabilidad surge como una perspectiva de investigación precisa para comprender la respuesta de las comunidades al cambio climático. Aquí se aplicaron modelos estáticos y dinámicos para estudiar las propiedades de las redes tróficas antárticas en un contexto de cambio climático. Se utilizaron la teoría de grafos (modelos estáticos) y ecuaciones diferenciales (modelos dinámicos). El caso de estudio fue caleta Potter, un fiordo antártico sometido al impacto del derretimiento glaciar. En la sección I se utilizó la teoría de grafos para caracterizar la red trófica haciendo hincapié en la complejidad, estructura y funcionamiento de la red. En la sección II se aplicaron ecuaciones diferenciales para evaluar el derretimiento glaciar. La variación de la salinidad se representó como un factor de mortalidad para el fitoplancton. En conclusión, esta tesis demuestra el uso de modelos matemáticos como una estrategia precisa para comprender el impacto de las variaciones ambientales en las redes tróficas antárticas.

o. Resumen en portugués:

Redes alimentares são modelos que representam interações presa-predador em um ecossistema. O estudo de sua estrutura, dinâmica e estabilidade surge como uma perspectiva de pesquisa precisa para entender a resposta das comunidades às mudanças climáticas. Aqui, modelos estáticos e dinâmicos foram aplicados para estudar as propriedades das teias alimentares da Antártica em um contexto de mudança climática. Foram utilizadas teoria de grafos (modelos estáticos) e equações diferenciais (modelos dinâmicos). O estudo de caso foi Potter Cove, um fiorde Antártico sujeito ao impacto do degelo glaciar. Na seção I, a teoria dos grafos foi usada para caracterizar a teia alimentar, enfatizando a complexidade, estrutura e funcionamento da teia. Na seção II, equações diferenciais foram aplicadas para avaliar o derretimento glaciar. A variação da salinidade foi representada como fator de mortalidade para o fitoplâncton. Em conclusão, esta tese demonstra o uso de modelos matemáticos como uma estratégia precisa para entender o impacto das variações ambientais nas cadeias alimentares da Antártica.

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

p. Resumen en inglés:

Food webs are models that represent prey-predator interactions in an ecosystem. The study of its structure, dynamics and stability emerges as a precise research perspective to understand the responses of communities to climate change. In this study, static and dynamic models were applied to study the properties of Antarctic marine food webs in a climate change context. Graph theory tools (static models) and differential equations (dynamic models) were used. The case study was Potter Cove, an Antarctic fjord subjected to the impact of the glacial melting. In section I, graph theory was used to characterize the food web of Potter Cove ecosystem, emphasizing on the complexity, structure and functioning properties of the network. In section II, differential equations were applied to evaluate one of the main effects of climate change, glacial melting, in the food web. Salinity variation was represented as a mortality factor for phytoplankton populations. In conclusion, this thesis demonstrates the complementary use of mathematical models as a precise strategy to understand how environmental variations can impact Antarctic food webs.

q. Aprobado por: Aparicio, Juan Pablo; Flombaum, Pedro; Giorgi, Adonis David Nazareno

Firma y aclaración de la firma del Presidente del Jurado: Pedro Flombaum

Firma del autor de la tesis: Tomás Ignacio Marina

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

Estructura, dinámica y estabilidad de redes tróficas marinas antárticas: estudio mediante modelos matemáticos

Publicaciones:

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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 200, 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.01>

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, e0198217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>

Aportes Originales:

El presente trabajo de investigación aporta conocimiento sobre diversas redes tróficas marinas antárticas, con énfasis en el ecosistema de Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Península Antártica). Las contribuciones específicas a la estructura y dinámica de las relaciones tróficas que ocurren en el mencionado ecosistema son:

- La red trófica de Caleta Potter se compone de 91 especies (S) y 307 interacciones tróficas. Dicha red presenta un tamaño medio ($S \approx 100$) en comparación con otras redes marinas, baja densidad de interacción y conectividad, bajo porcentaje de omnivoría, corta distancia mínima entre los nodos o especies y bajo coeficiente de compartimentación.

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

- Con respecto al funcionamiento del ecosistema de Caleta Potter, el análisis de los grafos secundarios derivados del grafo primario o red trófica sugiere que existen vías alternativas de energía a través de las cuales la energía fluye desde los productores primarios hasta los depredadores tope. Los principales flujos de energía surgen desde el fitoplancton, las diatomeas bentónicas y epífitas y el detrito primario o materia orgánica en descomposición.
- Las propiedades de estructura y funcionamiento de la red de Caleta Potter sugieren fragilidad y posibles efectos en cascada, aunque las múltiples vías de energía podrían disminuir dichos efectos. Las especies que participan en un gran número de interacciones, como el pez demersal *Notothenia corriceps*, el ofiuro *Ophionotus victoriae* y el anfípodo *Gondogeneia antarctica*, podrían considerarse especies clave para la robustez del ecosistema.

Además, se estudió en detalle el patrón estructural conocido como “mundo pequeño”, que se asocia a redes en las cuales existen distancias mínimas cortas entre sus nodos y altos coeficientes de compartimentación. En este caso el trabajo se llevó a cabo teniendo en cuenta redes tróficas marinas de diversas latitudes, no solo redes antárticas. Luego de realizar un análisis riguroso estadísticamente de este patrón estructural y sus características asociadas en la compilación más amplia de redes tróficas marinas complejas examinadas hasta la fecha se concluye que el fenómeno de mundo pequeño no es frecuente ni se maximiza en las redes tróficas marinas; por lo tanto, probablemente no sea un modelo eficaz para estudiar la robustez, la estabilidad y la viabilidad de los ecosistemas marinos.

La estabilidad de las redes tróficas marinas antárticas se analizó asimismo estudiando la respuesta a una perturbación. Para esto se tomó como caso la comunidad de plancton y la influencia del derretimiento glaciar como fuente de variación de salinidad en las relaciones tróficas de dicha comunidad. Aquí se construyó un modelo dinámico simple considerando como variables de estado: nutrientes, dos clases de talla de fitoplancton y zooplancton. Los aportes originales de este estudio son:

- La representación del efecto de la salinidad como un factor de mortalidad en el fitoplancton.
- Los resultados asociados a la tasa de crecimiento del fitoplancton como principal parámetro de control en su dinámica, tanto en condiciones óptimas (34 ups) como no óptimas (30 ups) de salinidad.
- La estabilidad evaluada en un amplio rango de valores de tasa de crecimiento (0.10 – 1.50 día⁻¹) muestra que el fitoplancton pequeño ($\leq 20 \mu\text{m}$) alcanza el estado de equilibrio con valores más bajos con respecto al fitoplancton de mayor tamaño ($< 20 \mu\text{m}$).

DOCTORADO EN CIENCIA Y TECNOLOGIA

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

- El punto de equilibrio del modelo evaluado analíticamente exhibe que el incremento en la biomasa de fitoplancton no se traduce en un incremento de su propia biomasa, sino que contribuye a la biomasa del zooplancton, sugiriendo una estrategia de depredador moderado para el zooplancton.

Siguiendo con el estudio de la influencia del estrés ocasionado por el derretimiento glaciar como fuente de variación de salinidad en la comunidad de plancton, este trabajo de investigación realiza aportes originales utilizando un modelo que considera los principales procesos físicos que ocurren en la columna de agua (1D) y las relaciones tróficas en los niveles tróficos bajos. El efecto negativo por la exposición del fitoplancton a salinidades no óptimas (< 34 ups) se ve contrarrestado por las condiciones favorables de estratificación de la columna de agua originadas por la descarga glaciar de agua dulce. En este contexto, los cambios de salinidad y la velocidad del viento surgen como factores determinantes de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta, incidiendo sobre la comunidad de plancton. Mientras que la entrada de agua dulce por un lado afecta negativamente a determinados grupos del fitoplancton (tal como se demostró en el modelo anterior) y estratifica la columna de agua favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, la turbulencia ocasionada por el estrés del viento genera condiciones menos favorables para su desarrollo y compensa el daño ocasionado al fitoplancton bajo el efecto de la salinidad reducida.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis directores de tesis, Fernando e Irene, porque este trabajo de investigación no hubiera sido posible sin su supervisión y guía. También agradezco a mi consejero de estudios, Leo.

Agradezco a mis directores, Fernando e Irene, porque no solo se dedicaron a desarrollar mi lado académico sino también mi lado humano.

Agradezco al grupo de Ecología Trófica Marina de la Universidad Nacional de General Sarmiento (UNGS): Leo, Vanesa, Georgina y Santiago. Porque con ellos hice mis primeros pasos como joven investigador.

Agradezco a mis colegas docentes de la Universidad Nacional de Luján (UNLu): Lili, Patricia, Moni, Gaby, Laura, Carlos, Virginia, Andrés. Porque con ellos hice mis primeros pasos como docente universitario y porque creo que investigar sin poder transmitir no tiene sentido.

Agradezco a mi papá, a mi mamá y a mis hermanos, Rosario y Santiago, porque mis logros como adulto tienen mucho que ver con una infancia plena.

ÍNDICE

Agradecimientos	
Aportes originales	
Índice	
Introducción general	1
Resumen general	5
Sección I	
Introducción	9
Capítulo 1: La red trófica de Caleta Potter (Antártida): complejidad, estructura y función	13
Resumen	13
Introducción	14
Materiales y métodos	15
Área de estudio	15
Construcción de la red trófica	15
Análisis de la red trófica	16
Resultados	19
Discusión	26
Complejidad y estructura de la red trófica	26
Distribución de grado y grafos secundarios: implicancias en el funcionamiento del ecosistema	29
Conclusión	31
Anexo 1	32
Capítulo 2: Arquitectura de redes tróficas marinas: el fenómeno de mundo pequeño ('small-world')	48
Resumen	48
Introducción	49
Materiales y métodos	50
Resultados	52
Discusión	57
Conclusión	60
Anexo 2	61
Sección II	
Introducción	62
Capítulo 3: Efectos del derretimiento glaciar en la comunidad de plancton de la Península Antártica: un modelo simple NPZ	64
Resumen	64
Introducción	65
Materiales y métodos	66

Modelo conceptual	66
Formulación matemática	68
Bondad de ajuste, análisis de sensibilidad y estabilidad	70
Resultados	73
Bondad de ajuste y estabilidad: modelo N-Ps-PI	73
Equilibrio y estabilidad: modelo Ps-PI-Z	76
Discusión	79
Conclusión	82
Anexo 3	83
Capítulo 4: Respuesta de la comunidad de plancton a cambios de salinidad en la Península Antártica: aplicación de un modelo físico-biológico	87
Resumen	87
Introducción	88
Materiales y métodos	89
Área de estudio	89
Modelo físico-biológico	90
Calibración del modelo	97
Escenarios de cambio climático	98
Resultados	102
Calibración del modelo	102
Escenarios de cambio climático	106
Discusión	113
Conclusión	116
Anexo 4	117
Conclusión general	118
Bibliografía	120

Introducción general

Las redes tróficas son sistemas ecológicos complejos que se componen de relaciones presa-depredador entre diversas especies en ecosistemas (Dunne, 2009). De manera genérica se entiende por sistema complejo un conjunto de elementos simples que interactúan de forma no lineal en donde no existe un control central y cuyo resultado es más que la suma de sus interacciones. Finalmente, las redes tróficas son modelos matemáticos que representan la vasta complejidad de los ecosistemas.

Entender el flujo de carbono y las interacciones tróficas (presa-depredador) en el contexto de redes ecológicas complejas es un requisito fundamental para determinar los posibles cambios en la estructura y funcionamiento de una comunidad (Polis, 1994). Este requisito es particularmente imperativo en la Antártida, donde se espera que el cambio climático altere variables ambientales clave como la temperatura del agua y del aire a una gran escala espacial.

El impacto del cambio climático en la Antártida no es homogéneo. La Península Antártica es la región que se ha calentado más intensamente y más rápidamente que el resto del continente en los últimos 60 años, registrándose un aumento promedio de la temperatura atmosférica cinco veces el incremento global del Planeta (Turner et al., 2009). En las últimas décadas, uno de los principales motivos de las investigaciones en los ecosistemas antárticos ha sido comprender los efectos de estos cambios ambientales en las comunidades biológicas, desde los niveles tróficos más bajos hasta los depredadores tope (e.g. Schloss et al., 2014; Pasotti et al., 2015b; Sahade et al., 2015; Deregibus et al., 2016; Fuentes et al., 2016; Campana et al., 2018).

En la Península Antártica predominan los ecosistemas de fiordos, antiguos valles excavados por glaciares que luego fueron invadidos por mar. El interés por entender la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de fiordos radica en su alta biodiversidad, mucho mayor que cualquier otro ecosistema antártico (Grange y Smith, 2013; Lagger et al., 2017). La mayoría de los glaciares que actualmente bordean los fiordos en la Península Antártica se encuentran en un dramático retroceso consecuencia del aumento de la temperatura del aire (Turner et al., 2016). Se ha demostrado que este derretimiento glaciar es capaz de generar no solo cambios a nivel poblacional (Torre et al., 2012; Fuentes et al., 2016) sino también a nivel de comunidad en los ecosistemas de fiordos (Sahade et al., 2015).

Caleta Potter es un fiordo antártico localizado en la Isla 25 de Mayo, la isla de mayor tamaño del archipiélago de las islas Shetland del Sur. El aumento en las tasas de derretimiento del glaciar Fourcade, que rodea la caleta en su extremo noreste, ha provocado que dicha masa de hielo disminuya significativamente su volumen y que el frente del glaciar termine sobre tierra y no sobre mar en el año 2016 (Schloss, comunicación personal). Esta diferencia en la caracterización del frente glaciar, además de alterar la dinámica del glaciar *per se*, influye en la abundancia y el tipo de material que llega a la zona marina-costera producto del derretimiento (Meredith et al., 2018). Los principales aportes del derretimiento glaciar son: material litogénico y partículas orgánicas y agua dulce.

Entre los efectos del aumento de partículas inorgánicas (material litogénico) se pueden citar: restricción en el crecimiento del fitoplancton y, por ende, la productividad primaria (Schloss et al., 2002); pérdida de diversidad de productores primarios como las macroalgas (Campana et al., 2018); mortandad masiva de krill (Fuentes et al., 2016); cambios estructurales en la comunidad bentónica (Sahade et al., 2015). Particularmente, existen numerosos estudios que se han enfocado en entender los efectos de la descarga glaciaria litogénica en poblaciones y grupos de especies filtradoras (e.g. Pasotti et al., 2015b; Fuentes et al., 2016; Campana et al., 2018).

La gran cantidad de descarga glaciaria en Caleta Potter, 20700 m³ día⁻¹ aprox. durante el verano, genera condiciones físicas y biogeoquímicas totalmente nuevas en la columna de agua y en el fondo marino (Falk et al., 2016). Estas condiciones se traducen en perturbaciones y presiones ambientales no solo para las comunidades de productores primarios y especies filtradoras, sino para las diversas comunidades que habitan la caleta. A pesar del vasto conocimiento que se tiene sobre la respuesta de ciertas especies o grupos funcionales, es poca la comprensión que existe sobre cómo dichas perturbaciones impactarán en el resto de las especies que interactúan con aquellas más afectadas. En este contexto, el enfoque de comunidades como un conjunto de especies que interactúan en una red trófica compleja puede ayudar a completar el panorama sobre el impacto de las mencionadas perturbaciones en el ecosistema.

Es así como la teoría de redes aplicada a ecosistemas marinos puede ser utilizada para evaluar el impacto de los efectos del cambio climático (e.g. derretimiento glaciario) y su dispersión en las especies que conforman la comunidad del sistema (Link et al., 2005). Caleta Potter comprende uno de los ecosistemas más largamente monitoreados en toda la Península Antártica (Wiencke et al., 1998; 2008; Kim et al., 2018). Sin embargo, hasta la fecha no se ha estudiado la complejidad, estructura y funcionamiento de la red trófica del ecosistema mediante un enfoque de modelado matemático. Con el objetivo de realizar una investigación de base sobre las propiedades emergentes de dicho sistema complejo, se construyó la primera red trófica para el ecosistema de Caleta Potter. Luego se analizaron la complejidad y estructura de la red en el contexto de las redes tróficas marinas más estudiadas y se utilizaron diversas herramientas de la teoría de redes para mejorar la comprensión de la dinámica y funcionamiento del ecosistema (Capítulo 1).

En el contexto de cambio climático al cual están actualmente sometidas las comunidades biológicas de la Península Antártica es esencial entender no solo la respuesta de las especies mayormente afectadas, sino también la manera en que las perturbaciones ambientales van a dispersarse en un entramado complejo de interacciones como es un ecosistema natural. Históricamente, la topología de mundo pequeño o “small-world” ha sido utilizada como un modelo en redes tróficas para comprender mejor el alcance y rapidez de propagación de las perturbaciones. Dicha topología es un patrón estructural que ofrece una visión general clara de la organización y la resiliencia en redes tróficas (Bornatowski et al., 2016). Este patrón topológico ha sido difícil de detectar en redes tróficas empíricas debido a la incompatibilidad en los enfoques utilizados y al pobre rigor metodológico (Montoya y Solé, 2002; Gaichas y Francis, 2008; Navia et al., 2016). Con el objetivo de robustecer la metodología utilizada para estudiar la mencionada topología en redes tróficas, se aplicaron herramientas estadísticas para analizar su preva-

lencia en ecosistemas marinos. Este particular estudio abarcó no solo el ecosistema de Caleta Potter, sino también redes tróficas de otros sistemas ecológicos marinos antárticos y ecosistemas de latitudes bajas y medias. Así se estudió la prevalencia del fenómeno de mundo pequeño en el mayor número de redes tróficas marinas complejas compiladas hasta el presente. De esta manera, se espera generar conocimiento sobre la estructura general de las redes tróficas marinas y su respuesta (resiliencia) a perturbaciones (Capítulo 2).

Como se mencionó anteriormente, una de las mayores perturbaciones ambientales en la Península Antártica es la descarga de material a los ambientes costeros consecuencia del creciente derretimiento glaciar. A pesar de la vasta cantidad de estudios sobre los efectos en las comunidades biológicas de uno de los productos de descarga, material litogénico (ver referencias anteriores), es poco lo que se conoce sobre el impacto de la entrada de agua dulce (Hernando et al., 2015; Höfer et al., 2019). Es sabido que la entrada de agua dulce en un cuerpo de agua de mar genera nuevas condiciones hidrográficas y biogeoquímicas. En la Península Antártica, durante los meses de deshielo (noviembre-marzo) los ecosistemas de fiordos se ven impactados por la entrada de agua dulce que altera la estabilidad de la columna de agua, la concentración de micronutrientes (hierro) y la salinidad (Meredith et al., 2018; Höfer et al., 2019). En Caleta Potter existen importantes escorrentías glaciales que aportan agua dulce a la zona costera (Monien et al., 2017). Recientemente, se han llevado a cabo experimentos de microcosmos para estudiar el efecto de la variación de salinidad en el fitoplancton (Hernando et al., 2015; 2018). Estas investigaciones encontraron que las condiciones de salinidad promovidas por la entrada de agua dulce (baja salinidad, < 34 ups), altera completamente la estructura de la comunidad de fitoplancton. Los ecosistemas costeros de la Península Antártica, tales como Caleta Potter, muestran un importante acoplamiento entre el fitoplancton y los niveles tróficos superiores, lo que indica que el sistema es autótrofo y controlado de abajo hacia arriba (*bottom-up*) (Hoffmann et al., 2018; Kim et al., 2018). Como consecuencia, la dinámica del fitoplancton impacta significativamente en otros componentes de la red trófica a través de las interacciones tróficas y no tróficas.

A pesar de que son los forzantes de escala local (e.g. descarga glaciar) los que determinan el comportamiento del fitoplancton en los ecosistemas de fiordos antárticos, son escasos los estudios de modelado ecológico aplicados en este sentido. En este contexto, se construyó un modelo matemático simple NPZ (*Nutrients, Phytoplankton, Zooplankton*, por sus siglas en inglés) con el objetivo de estudiar el efecto de la variación de salinidad en la comunidad de plancton, haciendo énfasis en el impacto sobre el fitoplancton. La novedad del modelo planctónico se basa en la representación matemática del efecto de la salinidad como un factor de mortalidad para el fitoplancton. Esto aporta realismo a lo que verdaderamente sucede a nivel individual en estas células autótrofas (Aziz y Lahrer, 1998). El modelo aplicado fue calibrado con datos observados de Caleta Potter (Hernando et al., 2015) y se estudiaron sus puntos de equilibrio, estabilidad y sensibilidad (Capítulo 3).

La respuesta del fitoplancton a la variabilidad climática está fuertemente modulada por las condiciones físicas de las capas superficiales del océano (Kim et al., 2018). Como un paso necesario para comprender mejor el efecto de la salinidad en la comunidad de plancton, es imprescindible incluir explícitamente la física de la columna de agua. Para esto, se utilizó un modelo unidimensional (1D) físico-biológico

que se basa en los procesos termodinámicos e hidrodinámicos relacionados a la mezcla vertical de agua (GOTM: *General Ocean Turbulence Model*, por sus siglas en inglés). Esta aproximación matemática supone un enfoque en donde todos los factores de control de la dinámica de la red trófica de plancton, considerando diversos grupos funcionales, desde bacterias hasta zooplancton están considerados (Capítulo 4).

En la presente tesis se incluyen diferentes aproximaciones matemáticas con el objetivo de aportar conocimiento a la estructura, funcionamiento y estabilidad de las redes tróficas marinas antárticas en ambientes costeros. Desde modelos estáticos, como son las redes tróficas binarias aplicadas en los capítulos 1 y 2, a modelos dinámicos como los que se estudiaron en los capítulos 3 y 4. Desde escalas que abarcan la compleja diversidad de comunidades en un ecosistema a escalas poblacionales o de grupos funcionales donde pocas interacciones tróficas son consideradas.

Es así como se dividió el trabajo de tesis en dos secciones con base en las herramientas matemáticas utilizadas y los objetivos específicos planteados. En la Sección I se hace uso de la teoría de grafos para la construcción y análisis de las redes tróficas marinas. Aquí se plantean modelos estáticos donde el objetivo de investigar la complejidad, estructura y funcionamiento de las redes. La Sección II comprende la utilización de modelos dinámicos. El objetivo de este apartado es el estudio del impacto del derretimiento glaciar (i.e. entrada de agua dulce) en las comunidades planctónicas, mediante el análisis de sistemas de ecuaciones diferenciales (puntos fijos, estabilidad, bifurcaciones) y la utilización de un modelo acoplado físico-biológico.

Resumen general

Las redes tróficas son modelos que representan las interacciones presa-depredador que ocurren en un ecosistema. El estudio de su estructura, dinámica y estabilidad utilizando herramientas matemáticas surge como una perspectiva de investigación precisa para comprender las respuestas de las comunidades al cambio climático en la Península Antártica. En este estudio se aplicaron modelos matemáticos estáticos y dinámicos con el objetivo de estudiar las propiedades de las redes tróficas marinas antárticas en un contexto de cambio climático. Se usaron herramientas de la teoría de grafos (modelos estáticos) y sistemas de ecuaciones diferenciales (modelos dinámicos). Se tomó como caso de estudio Caleta Potter (Islas Shetland del Sur, Antártida), un fiordo antártico sometido al impacto del derretimiento del glaciar Fourcade. En la sección I de la presente investigación se hizo uso de la teoría de grafos para caracterizar la red trófica del ecosistema de Caleta Potter, haciendo énfasis en las propiedades de complejidad, estructura y funcionamiento de la red. Los resultados indican fragilidad y posibles efectos en cascada para el ecosistema, aunque las múltiples vías de energía sugeridas podrían disminuir dichos efectos. Las especies que participan en un gran número de interacciones (*Notothenia corriceps*, *Ophionotus victoriae*, *Gondogeneia antarctica*) podrían considerarse especies clave para la robustez del ecosistema de Caleta Potter. Asimismo, el estudio del patrón estructural “mundo pequeño” en un compilado de redes tróficas marinas antárticas y no antárticas, incluyendo la del ecosistema de Caleta Potter, señala que dicha topología no es frecuente ni se maximiza en las redes tróficas marinas; por lo tanto, probablemente no sea un modelo trófico eficaz para estudiar la robustez, la estabilidad y la viabilidad de los ecosistemas marinos. En la sección II se aplicaron sistemas de ecuaciones diferenciales para evaluar uno de los principales efectos del cambio climático, el derretimiento glaciar, en los niveles tróficos inferiores de la red trófica de Caleta Potter. Se representó matemáticamente la variación de salinidad como un factor de mortalidad para las poblaciones de fitoplancton. Como primer paso, se aplicó un modelo N-Ps-Pl-Z (Nutrientes, Fitoplancton pequeño, Fitoplancton grande, Zooplancton) que fue calibrado mediante datos experimentales y se estudió su equilibrio. Los resultados sugieren que la tasa de crecimiento del fitoplancton es el principal parámetro de control en su dinámica, tanto en condiciones óptimas como no óptimas de salinidad (34 y 30 ups, respectivamente) y que la población de fitoplancton pequeño alcanza el estado de equilibrio con valores más bajos con respecto al fitoplancton de mayor tamaño. Esto le confiere cierta ventaja adaptativa a las poblaciones de fitoplancton pequeño en condiciones de salinidad no óptimas, siendo las posibles dominadoras en ambientes afectados por descargas glaciares. En una etapa de modelado posterior, se utilizó una aproximación físico-biológica donde se consideró un módulo biológico de 8 compartimentos acoplado a un modelo físico unidimensional (profundidad). Los resultados indican que, en un marco en el que las características físicas de la columna de agua son explícitamente incluidas, el efecto negativo por salinidades no óptimas en el fitoplancton se ve contrarrestado por las condiciones favorables de estratificación originadas por la descarga glaciar de agua dulce, lo que le permite permanecer a profundidades en donde las condiciones de radiación solar son adecuadas para su crecimiento y así compensar las eventuales pérdidas ocasionadas por las variaciones de salinidad. Aquí confirmamos la importancia de la salinidad y el viento como factores deter-

minantes de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta. Mientras que la entrada de agua dulce estratifica la columna de agua favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, la turbulencia ocasionada por el estrés del viento sobre las capas superficiales del agua genera condiciones menos favorables para su desarrollo. En conclusión, se demostró que la utilización de diferentes modelos matemáticos complementarios es una estrategia precisa para comprender cómo las significativas variaciones ambientales pueden impactar en la estructura, dinámica y estabilidad de las redes tróficas marinas antárticas.

Food webs are models that represent prey-predator interactions that occur in an ecosystem. The study of its structure, dynamics and stability using mathematical tools emerges as a precise research perspective to understand the responses of communities to climate change in the Antarctic Peninsula. In this study, static and dynamic mathematical models were applied in order to study the properties of Antarctic marine food webs in a context of climate change. Graph theory tools (static models) and systems of differential equations (dynamic models) were used. The case study was Potter Cove (South Shetland Islands, Antarctica), an Antarctic fjord subjected to the impact of the melting of the Fourcade glacier. In section I of the present investigation, graph theory was used to characterize the food web of Potter Cove ecosystem, emphasizing on the complexity, structure and functioning properties of the network. Results indicate fragility and possible cascading effects for the ecosystem, although the multiple suggested energy pathways could diminish these effects. Species that participate in a large number of interactions (*Notothenia corriceps*, *Ophionotus victoriae*, *Gondogeneia antarctica*) could be considered key species for the robustness of the Potter Cove ecosystem. Likewise, the study of the “small world” structural pattern in a compilation of Antarctic and non-Antarctic marine food webs, including that of Potter Cove, points out that such topology is not frequent or maximized in marine food webs; therefore, it is probably not an effective trophic model to study robustness and stability of marine ecosystems. In section II, systems of differential equations were applied to evaluate one of the main effects of climate change, glacial melting, at the lower trophic levels of Potter Cove food web. Salinity variation was represented mathematically as a mortality factor for phytoplankton populations. As a first step, an N-Ps-Pl-Z model (Nutrients, Small Phytoplankton, Large Phytoplankton, Zooplankton) was applied, which was calibrated using experimental data and its equilibrium was studied. Results suggest that the growth rate of phytoplankton is the main control parameter in its dynamics, both in optimal and non-optimal salinity conditions (34 and 30 psu, respectively) and that the small phytoplankton population reaches an equilibrium state with lower values with respect to the larger phytoplankton. This confers a certain adaptive advantage to small phytoplankton populations in non-optimal salinity conditions, being the possible dominators in environments affected by glacial discharges. In a later modeling stage, a physical-biological approach was used where an 8-compartment biological module coupled to a one-dimensional physical model (depth) was considered. The results indicate that, in a framework in which the physical characteristics of the water column are explicitly included, the negative effect due to non-optimal salinities in the phytoplankton is offset by the favorable stratification conditions caused by the freshwater glacier discharge, which allows phytoplankton to remain at depths where solar radiation conditions are suitable for growth and thus compensate for any losses caused by salinity variations.

Here we confirm the importance of salinity and wind as determining factors for the depth of the turbulent mixture layer: while the entry of fresh water stratifies the water column favoring phytoplankton growth, the turbulence caused by wind stress on the surface layers of the water generates less favorable conditions for its development. In conclusion, this thesis demonstrates that the use of different complementary mathematical models is a precise strategy to understand how significant environmental variations can impact the structure, dynamics and stability of Antarctic marine food webs.

Redes tróficas são modelos que representam interações predatório-predatórias que ocorrem em um ecossistema. O estudo de sua estrutura, dinâmica e estabilidade usando ferramentas matemáticas surge como uma perspectiva precisa da pesquisa para entender as respostas das comunidades às mudanças climáticas na Península Antártica. Neste estudo, modelos matemáticos estáticos e dinâmicos foram aplicados para estudar as propriedades das redes tróficas marinhas da Antártica em um contexto de mudanças climáticas. Foram utilizadas ferramentas da teoria dos grafos (modelos estáticos) e sistemas de equações diferenciais (modelos dinâmicos). Foi realizado um estudo de caso de Caleta Potter (Ilhas Shetland do Sul, Antártica), um fiorde antártico sujeito ao impacto do derretimento da geleira Fourcade. Na seção I da presente investigação, a teoria dos grafos foi utilizada para caracterizar a rede trófica do ecossistema Caleta Potter, enfatizando a complexidade, estrutura e propriedades funcionais da rede. Os resultados indicam fragilidade e possíveis efeitos em cascata para o ecossistema, embora as múltiplas vias de energia sugeridas possam diminuir esses efeitos. Espécies que participam de um grande número de interações (*Notothenia corriceps*, *Ophionotus victoriae*, *Gondogeneia antarctica*) podem ser consideradas espécies-chave para a robustez do ecossistema Caleta Potter. Da mesma forma, o estudo do padrão estrutural do “mundo pequeno” em uma compilação de redes tróficas marinhas antárticas e não antárticas, incluindo a do ecossistema Caleta Potter, aponta que essa topologia não é frequente ou maximizada nas redes tróficas marinhas; portanto, provavelmente não é um modelo trófico eficaz estudar a robustez, estabilidade e viabilidade dos ecossistemas marinhos. Na seção II, sistemas de equações diferenciais foram aplicados para avaliar um dos principais efeitos das mudanças climáticas, o derretimento glacial, nos níveis tróficos mais baixos da rede trófica de Caleta Potter. A variação da salinidade foi representada matematicamente como fator de mortalidade para populações fitoplanctônicas. Como primeiro passo, foi aplicado um modelo N-Ps-Pl-Z (Nutrientes, Fitoplâncton Pequeno, Fitoplâncton Grande, Zooplâncton), o qual foi calibrado com dados experimentais e seu equilíbrio foi estudado. Os resultados sugerem que a taxa de crescimento do fitoplâncton é o principal parâmetro de controle em sua dinâmica, tanto em condições de salinidade ótimas quanto não ótimas (34 e 30 ups, respectivamente) e que a pequena população de fitoplâncton atinge o estado estacionário com valores mais baixos em relação ao maior fitoplâncton. Isso confere alguma vantagem adaptativa às populações pequenas de fitoplâncton em condições de salinidade não ideais, sendo os possíveis dominadores em ambientes afetados por descargas glaciais. Em uma etapa de modelagem posterior, foi utilizada uma abordagem fisiológica em que foi considerado um módulo biológico de 8 compartimentos acoplado a um modelo físico unidimensional (profundidade). Os resultados indicam que, em uma estrutura na qual as características físicas da coluna d'água são explicitamente incluídas, o efeito negativo de salinidades não ideais no fitoplâncton é compensado pelas condições favoráveis de estratificação

causadas pela descarga da geleira de água doce , que permite permanecer em profundidades onde as condições de radiação solar são adequadas para o crescimento e, assim, compensam quaisquer perdas causadas por variações de salinidade. Aqui, confirmamos a importância da salinidade e do vento como fatores determinantes para a profundidade da camada de mistura turbulenta. Enquanto a entrada de água doce estratifica a coluna d'água, favorecendo o crescimento do fitoplâncton, a turbulência causada pelo estresse do vento nas camadas superficiais da água gera condições menos favoráveis ao seu desenvolvimento. Em conclusão, foi demonstrado que o uso de diferentes modelos matemáticos complementares é uma estratégia precisa para entender como variações ambientais significativas podem impactar a estrutura, dinâmica e estabilidade das redes tróficas marinhas da Antártica.

SECCIÓN I

Introducción

La caracterización de las redes tróficas es esencial en ecología como una forma de describir y cuantificar la complejidad de los ecosistemas identificando las interacciones tróficas entre las especies (Bascompte, 2009). El marco de análisis de redes ecológicas puede ser utilizado también para cuantificar los efectos del ambiente y estudiar cómo los efectos indirectos de dichas interacciones influyen en las propiedades del ecosistema (Brose y Dunne, 2009).

A partir de la década del 2000, las investigaciones en redes ecológicas de ecosistemas marinos han incrementado en número como consecuencia de la necesidad enfatizada por Raffaelli de mayor cantidad de estudios en sistemas marinos (2000). En este sentido, índices derivados del análisis de redes ecológicas (*Ecological Network Analysis*), metodología orientada a analizar las interacciones del sistema (Fath et al., 2007), se han utilizado para investigar las redes tróficas en los ecosistemas marinos (Baird et al., 2007; Ulanowicz, 2011; Heymans et al., 2014). En las últimas dos décadas, las redes tróficas polares han empezado a ser consideradas en el marco de la teoría de redes tróficas (e.g. Jacob et al., 2006; Bodini et al., 2009; de Santana et al., 2013). Recientemente, algunos estudios sugieren impactos del calentamiento global en redes tróficas marinas del Ártico y la Antártida resaltando mayor vulnerabilidad a la extinción local de especies clave en el ecosistema antártico (de Santana et al., 2013; Kortsch et al., 2015).

El cambio climático se manifiesta con especial énfasis en las zonas polares. Un ejemplo de los ambientes afectados es Caleta Potter, un fiordo antártico sujeto al impacto de las altas tasas de calentamiento que ocurren en el oeste de la Península Antártica (Quartino et al., 2013; Deregibus et al., 2016). Su abundante y rica fauna epibentónica está cambiando por la influencia de considerables entradas de sedimentos a la columna de agua y otros efectos derivados del derretimiento glaciar (Pasotti et al., 2015a; Sahade et al., 2015). La manera en la cual las propiedades de las redes tróficas pueden ser modificadas bajo las condiciones actuales de cambio climático es pobremente conocida, existiendo escasas investigaciones (Petchey et al., 2010; Walther, 2010; Woodward et al., 2010). Para entender las consecuencias del rápido calentamiento polar a nivel comunitario, Wirta et al. (2015) plantean la necesidad de cambiar el foco de estudio de poblaciones, conjunto de poblaciones o de relaciones presa-depredador aisladas a un análisis integral de todas las especies interactuantes de una comunidad. Si las especies que son afectadas por determinadas perturbaciones poseen roles claves en la red trófica, entonces los efectos indirectos de dichas perturbaciones en las demás especies de la red pueden ser dramáticos (Kortsch et al., 2015). Bajo las premisas de que los efectos del cambio climático están ocurriendo en el ecosistema de Caleta Potter y que los ecosistemas responden a las perturbaciones como un sistema integrado, el enfoque de redes complejas puede contribuir a comprender los cambios potenciales que sucederán en las propiedades de resiliencia y estabilidad de los ecosistemas.

A pesar de que gran parte de los estudios de redes tróficas se basan en redes binarias que solo indican la presencia de las interacciones sin proveer datos sobre la frecuencia de la interacción o el flujo de biomasa, el análisis de los grafos secundarios (e.g. grafos de competencia o depredadores y de enemigo común o presas) puede generar información acerca de la fuerza de interacción indirecta entre depredadores y presas. Los efectos indirectos en los ensamblajes de depredadores y presas pueden ser estudiados mediante la evaluación de dichos grafos. La fuerza de las interacciones depredador-depredador y presa-presa son extremadamente difíciles de medir, pero si su prevalencia es probada pueden ser determinantes controladores de la dinámica y funcionamiento del ecosistema (Woodward et al., 2005). El análisis de la distribución de grado (frecuencia del número de interacciones) de los grafos secundarios, herramienta raramente utilizada en estudios de redes tróficas, podrían ser de gran utilidad para identificar depredadores especialistas y generalistas (grafo de competencia o depredadores) y para evaluar los canales de energía más importantes en el ecosistema (grafo de enemigo común o presas).

Los estudios que caracterizan y modelan la estructura de las redes tróficas han sugerido la existencia de patrones generales (Link, 2002; Vermaat et al., 2009), así como modelos simples que predicen la estructura de estas redes complejas (Cohen et al., 1985; Williams y Martinez, 2000; Allesina et al., 2008; Digel et al., 2014; Johnson et al., 2014).

En este sentido, la presencia de la topología de mundo pequeño es un patrón estructural estudiado en redes tróficas. Esta topología, inspirada en el experimento sociológico de seis grados de separación de Milgram (Milgram, 1967), se ha convertido en un modelo muy utilizado para estudiar la estructura global de redes tróficas (Amaral et al., 2000). Dos propiedades se asocian con dicha topología: la distancia mínima, una propiedad global que se refiere a la distancia más corta promedio entre pares de nodos; y el coeficiente de compartimentación, una propiedad local definida por la fracción promedio de los pares de especies conectados a la misma especie y que a su vez están conectados entre sí (Watts y Strogatz, 1998). Estas características generalmente se comparan con redes homólogas aleatorias (de igual tamaño y densidad de interacción o conectividad), con el objetivo de determinar cuánto se desvía la red trófica empírica de la aleatoria (Watts, 1999). La red que presente la topología de mundo pequeño será aquella que muestre una corta distancia mínima y un alto coeficiente de compartimentación en comparación con un sus pares aleatorios. Es la propiedad de distancia mínima la que le da el nombre de "mundo pequeño" a estas redes, porque es posible conectar dos nodos de la red (= especies) a través de pocas interacciones (Amaral et al., 2000).

Además de las mencionadas características asociadas a la topología de mundo pequeño, la distribución de grado es otra propiedad estructural global comúnmente analizada en estos casos. En este sentido, las redes de mundo pequeño pueden presentar tres de los siguientes patrones de escala: libre de escala, amplitud de escala o escala única (Amaral et al., 2000). El primero describe una red con muy pocos nodos altamente conectados y muchos nodos poco conectados, siguiendo una distribución de grado potencial (Barabási et al., 2000; Montoya y Solé, 2002). El segundo patrón de escala se caracteriza por describir una distribución de grado potencial truncada o potencial seguida de una cola de caída abrupta (Montoya et al., 2006). Finalmente, las redes de escala única presentan una distribución de grado con una cola de caída rápida, como exponencial o gaussiana (Amaral et al., 2000). La mayoría de los estu-

dios de redes tróficas empíricas muestran que las distribuciones de grado rara vez difieren de cualquiera de estos patrones de escala (Camacho et al., 2002; Dunne et al., 2002a,c; Montoya y Solé, 2003; Stouffer et al., 2005), lo que significa que esta característica estructural no sería esencial para determinar si las redes tróficas exhiben la topología de mundo pequeño o no.

Más allá del hábitat en cuestión (marino, de agua dulce o terrestre), varios estudios han considerado la prevalencia de la topología de mundo pequeño en redes tróficas, sumándose a los análisis de otro tipo de redes ecológicas (Camacho et al., 2002; Dunne et al., 2002a; Montoya y Solé 2002; Bornatowski et al., 2016; Navia et al., 2016). La mayoría de estas investigaciones han explorado redes tróficas marinas individuales o considerado unas pocas redes marinas. Así como algunos de estos estudios en redes particulares sugieren la presencia de la topología de mundo pequeño (Montoya y Solé 2002; Gaichas y Francis 2008; Bornatowski et al., 2016; Navia et al., 2016), otros proponen que las redes tróficas no poseen dicha topología (Camacho et al., 2002; Dunne et al., 2002c). Aquí existe, pues, un debate que es fundamental resolver para entender mejor el funcionamiento de los ecosistemas marinos y la respuesta a eventuales perturbaciones.

¿Por qué es importante explorar la topología de mundo pequeño en las redes tróficas marinas? No hay duda de que dicho patrón estructural puede tener implicancias importantes en el funcionamiento de la red (Strogatz, 2001). Conocer de manera detallada la topología de la red trófica en los ecosistemas marinos ayudará a comprender la dinámica de los sistemas complejos históricamente sometidos a una intensa presión (pesquera u otra) y los subsiguientes cambios y colapso estructural (Pauly et al., 1998; Jackson et al., 2001; Rocha et al., 2015; Gårdmark et al., 2015; Gilarranz et al., 2016). Las consecuencias del fenómeno de mundo pequeño en las redes tróficas son de gran importancia para reconocer los caminos evolutivos y la vulnerabilidad a las perturbaciones (Montoya y Solé, 2002). Cortas distancias mínimas en las redes tróficas implican propagación del impacto (e.g. invasión, cambios poblacionales, extinción local) en toda la red, pero a su vez respuestas rápidas a las perturbaciones, resultando en alta resiliencia. Un alto coeficiente de compartimentación está asociado con una alta vulnerabilidad a extinciones de especies muy conectadas, aunque también los compartimentos podrían ayudar a retener las perturbaciones (Solé y Montoya, 2001; Montoya y Solé, 2002; Williams et al., 2002).

Recientemente, investigaciones sobre el efecto de extinciones en redes tróficas de mundo pequeño presentaron resultados opuestos con respecto a la fragilidad de la pérdida de especies altamente conectadas (Gaichas y Francis, 2008; Bornatowski et al., 2016; Navia et al., 2016). En este sentido, el análisis de los grandes depredadores móviles podría arrojar luz sobre este tema, ya que son especies altamente conectadas, acopladores de canales de energía y se encuentran afectados por perturbaciones antropogénicas (Rooney et al., 2008). Por lo tanto, no se sabe con certeza si la topología de mundo pequeño es un patrón común en las redes tróficas marinas, ni si las especies más conectadas en dichas redes (especies de interés comercial, depredadores tope) deben protegerse para evitar impactos estructurales y funcionales en los ecosistemas que cubren más del 70% de la superficie del planeta.

Como se indicó anteriormente, el análisis de redes tróficas marinas de manera individual ha generado abundante información sobre la complejidad, estructura y funcionamiento de ecosistemas particulares.

Sin embargo, son escasos los estudios topológicos que analizan la estructura global en grandes conjuntos de redes tróficas marinas de alta resolución taxonómica (Dunne et al., 2004; Riede et al., 2010).

Capítulo 1

La red trófica de Caleta Potter (Península Antártica): complejidad, estructura y funcionamiento

Resumen

El conocimiento de la complejidad y estructura de las redes tróficas es central para comprender el funcionamiento de los ecosistemas. La aproximación de redes ecológicas complejas incluye las especies y los flujos de energía entre ellas, generando un marco para caracterizar el rol de las especies y los mecanismos mediante los cuales la biodiversidad influye en el funcionamiento del ecosistema. Aquí se presenta, por primera vez, la red trófica de alta resolución del ecosistema marino de Caleta Potter (isla 25 de Mayo, Península Antártica). Se analizaron 11 características de complejidad y estructura con el objetivo de describir las propiedades emergentes de la red trófica. Los resultados muestran bajos valores en la densidad de interacción (3,40), conectividad (0,04) y porcentaje de omnivoría (45), así como una corta distancia mínima promedio entre los nodos (1,80) y un bajo coeficiente de compartimentación (0,08). La distribución de grado de la red ajustó a un modelo exponencial ($AIC_c=94,90$; $AIC_\Delta=0,00$). Esta combinación de características sugiere que la red de Caleta Potter es sensible a extinciones de las especies más conectadas. Con el objetivo de estudiar el funcionamiento de la red trófica, se realizaron grafos secundarios de depredadores para dos de los tres grupos funcionales más conectados. El grafo de los peces demersales muestra alta densidad de interacción (8), mientras que el de los anfípodos exhibe una marcada especialización de nicho de acuerdo a las estrategias de alimentación. Por otro lado, el grafo secundario de presas expone canales alternativos de energía entre los hábitats bentónico y pelágico en el ecosistema de Caleta Potter. A pesar de que las diversas fuentes de energía provean robustez a la red trófica, las propiedades de complejidad y estructura (bajos valores de densidad de interacción, conectividad y omnivoría) sugieren fragilidad y posibles efectos tróficos en cascada.

Referir a artículo:

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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 200, 141–151. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.015>

Introducción

En el capítulo 1 se presenta un análisis detallado de la red trófica del ecosistema de Caleta Potter (islas Shetland del Sur, Península Antártica). En los últimos años el estudio de redes tróficas marinas en regiones particulares de la Antártida ha sido una herramienta exitosamente utilizada para entender la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. Aquí se pueden citar los siguientes casos de estudio: mar de Weddell (Jacob et al., 2011), mar de Ross (Rossi et al., 2019), bahía Pridz (McCormack et al., 2019). Sin embargo, la presente investigación es la primera realizada en la región de la Península Antártica.

Los objetivos de este estudio son: 1) analizar la complejidad y estructura de la red en el contexto de las redes tróficas marinas más estudiadas; y 2) examinar su distribución de grado y grafos secundarios para mejorar la comprensión de la dinámica y funcionamiento del ecosistema.

Materiales y métodos

Área de estudio

Caleta Potter es un fiordo antártico de 4 km de largo y 2,5 km de ancho, localizado en la isla 25 de Mayo (62°140 S, 58° 400 O islas Shetland del Sur) (Figura 1.1). Una región somera (< 30 m) separa el fiordo en zonas interna y externa. La caleta interna, de menor profundidad, está caracterizada por fondos blandos, mientras que la caleta externa (100 m) se compone de fondos rocosos. Las costas rocosas de la caleta están colonizadas por altas biomásas de macroalgas (Quartino et al., 2005), mientras que la caleta interna está densamente habitada por especies bentónicas filtradoras (Tatián et al., 2004). Esta conjunción de hábitats hace de este fiordo un ecosistema de alta biodiversidad.

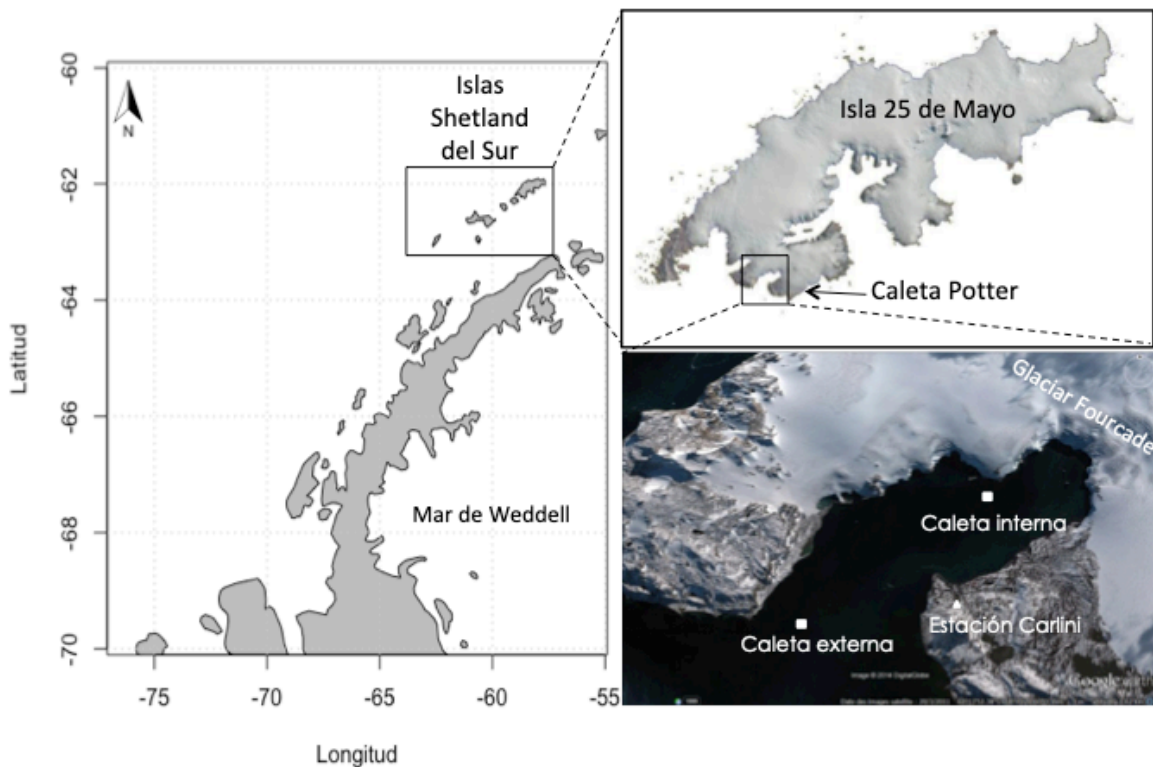


Figura 1.1. Mapa de Caleta Potter y su localización en la isla 25 de Mayo (Shetland del Sur, Península Antártica).

Construcción de la red trófica de Caleta Potter

La red trófica del ecosistema de Caleta Potter se construyó principalmente en base a información sobre las especies que habitan allí y sus estrategias de alimentación a partir de estudios previamente realizados en el marco de la cooperación internacional entre Argentina y Alemania iniciada en 1994 y que aún continúa (Wiencke et al., 1998, 2008).

Se colectaron datos sobre las interacciones tróficas mediante una exhaustiva búsqueda bibliográfica (> 500 artículos e informes científicos). Para el ensamble de la red solo se consideraron aquellas interacciones confirmadas por estudios de contenido estomacal y/u observaciones, tales como las observaciones directas de los investigadores y buzos en las campañas llevadas a cabo en Caleta Potter. Estudios experimentales de laboratorio donde la selectividad del alimento, su palatabilidad o el comportamiento del individuo fueron evaluados, no se consideraron por entenderlos como menos confiables que aquellos confirmados por datos de campo. De la misma manera, las investigaciones sobre biomarcadores (e.g. isótopos estables y ácidos grasos) tampoco se tuvieron en cuenta ya que en estos casos las interacciones tróficas son establecidas mediante el muestreo de unos pocos individuos ($n \approx 10 - 100$) y los grupos involucrados suelen estar muy agregados, es decir que incluyen gran cantidad de especies biológicas en un único grupo. Más detalles sobre las relaciones de alimentación (referencias y metodología usada para confirmar las relaciones presa-depredador) se encuentran en el Anexo 1.1.

Las especies tróficas o trofo-especies, grupos de taxa agregados, fueron consideradas cuando no se encontró información de la dieta para una determinada especie biológica o cuando los taxa compartían el mismo conjunto de presas y depredadores. Tampoco se consideraron los depredadores vertebrados tope (e.g. pingüinos, focas, ballenas), ya que son especies que esporádicamente entran en la caleta para alimentarse. Con el mismo argumento, los peces pelágicos (típicamente alimento de pingüinos y focas) tampoco se incluyeron en la red trófica (Barrera-Oro y Casaux, 2008). Es de destacar que se incluyeron tres nodos no vivos: detritos primario y secundario y necromasa. El detrito primario se compone de restos de macroalgas desprendidas por corrientes y/u oleaje, en diferentes estados de descomposición. El nodo detrito secundario incluye productos de excreción o heces.

Con el objetivo de confirmar y validar las relaciones tróficas relevadas en la literatura para el ecosistema de Caleta Potter, se consultó a diversos expertos en los principales grupos incluidos (e.g. peces demersales, anfípodos, invertebrados bentónicos, macroalgas).

Análisis de la red trófica

Se construyó una matriz binaria de interacciones o matriz de adyacencia, donde se asignó el valor 1 o 0 para cada elemento a_{ij} de la matriz dependiendo si la especie j predaba o no sobre la especie i , respectivamente. De acuerdo a la teoría de grafos, una red trófica se define como un grafo dirigido con L conexiones tróficas entre S nodos o especies. La dirección de las conexiones representa el sentido del flujo de materia y energía en un ecosistema, desde la presa hacia el depredador (Figura 1.2). El grafo de la red trófica fue realizado a partir de la matriz de interacciones usando el programa Visone versión 2.9.2 (Brandes y Wagner, 2004).

	A	B	C	D	E
A	0	1	0	0	0
B	0	0	1	0	0
C	0	0	0	1	0
D	1	0	0	0	0
E	0	0	1	1	0

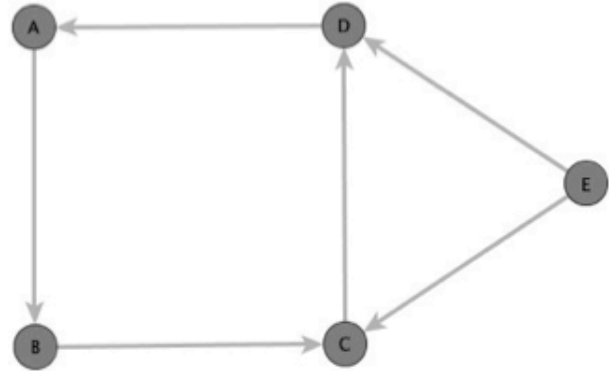


Figura 1.2. Ejemplo de matriz de adyacencia y su respectivo grafo dirigido (red trófica). Cada celda es un elemento a_{ij} donde la especie de la columna representa el depredador j y la especie de la fila la presa i . En este caso, el número de nodos es $S = 5$ y el de interacciones, $L = 6$.

Se calcularon diversas propiedades para describir la complejidad y estructura de la red trófica, comúnmente utilizadas en estudios de este tipo (Dunne et al., 2002b; de Santana et al., 2013): 1) número de especies, S ; 2) número total de interacciones tróficas, L ; 3) número de interacciones por especie o densidad de conexiones, L/S ; 4) conectividad, $C = L/S^2$; porcentaje de 5) especies tope (sin depredadores), 6) especies intermedias (con presas y depredadores), 7) especies basales (sin presas); y 8) porcentaje de omnívoros (especies que se alimentan en más de un nivel trófico).

Los niveles o posiciones tróficas de las especies (NT_j) fueron calculados usando la fórmula de Williams y Martínez (2004), que se define como el promedio de las presas del depredador + 1:

$$NT_j = 1 + \sum_{i=1}^S l_{ij} \frac{NT_i}{n_j}$$

donde NT_j es la posición trófica de la especie j ; S es el número total de especies en la red trófica; l_{ij} es la matriz de interacciones con S filas y S columnas, donde para cada columna j y fila i , l_{ij} es 1 si la especie j consume la especie i y es 0 si no la consume; y n_j es el número de presas en la dieta de la especie j . De esta manera, se asume un valor de 1 para las especies basales. Finalmente, se calculó el nivel trófico medio de la red promediando todas las posiciones tróficas de las especies.

Para el grafo primario o red trófica se construyeron los grafos secundarios de competencia o depredadores y de enemigo común o presas. El primero conecta depredadores que comparten una o más presas, mientras que el último conecta presas que comparten uno o más depredadores (Pimm et al., 1991). Los resultados de los grafos secundarios de depredadores fueron discutidos considerando la información recabada sobre las dietas para cada depredador involucrado. Para examinar una posible estructura de organización entre las especies depredadoras o presas, se estudió de manera separada la distribución de grado $P(k)$ para cada grafo secundario.

Además, se evaluó la topología de la red trófica a través de tres propiedades emergentes: 9) la distancia mínima (DM) o el promedio de las distancias más cortas entre todos los pares de especies; 10) el coeficiente de compartimentación (CC) o la fracción promedio de los pares de especies conectados a la misma especie y que a su vez están conectados entre sí; y 11) la distribución de grado $P(k)$ o la fracción de especies que tienen k o más interacciones tróficas (considerando depredadores y presas) (Albert y Barabási, 2002). Para el cálculo de la distancia mínima y el coeficiente de compartimentación, las conexiones se consideraron no dirigidas ya que los efectos de propagación a través de la red pueden ser en ambas direcciones: mediante cambios tanto hacia los depredadores como hacia las presas (Watts y Strogatz, 1998). La distancia mínima (DM) se calculó como el número promedio de nodos en el camino más corto $DM_{Min}(i,j)$ entre todos los pares de nodos $S(i,j)$ en una red promediada de $S*(S-1)/2$ nodos (Montoya y Solé, 2002):

$$DM = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S DM_{Min}(i, j)$$

El coeficiente de compartimentación (CC) se determinó como el promedio de los coeficientes de compartimentación individuales CC_i de todos los nodos de la red. Los CC_i individuales se determinaron como:

$$CC_i = \frac{2E_i}{K_i(K_i - 1)}$$

donde E_i es el número efectivo de interacciones entre los nodos K_i más cercanos al nodo i y el número máximo posible de tales interacciones (Albert y Barabasi, 2002; Newman, 2003).

Los resultados de las mencionadas propiedades para la red trófica de Caleta Potter fueron comparadas con otras redes tróficas marinas de similares características: tamaño de la red ($S > 25$), era temporal (cuarta era, ver Link et al., 2005) y calidad de los datos (i.e. redes tróficas construidas con base en biomarcadores fueron excluidas).

Las distribuciones de grado de la red trófica y de sus grafos secundarios fueron evaluadas y ajustadas mediante análisis de regresión no lineal (Xiao et al., 2010). La selección del modelo se realizó a través del criterio de Akaike corregido para muestras de menor tamaño (AICc; Burnham y Anderson, 2002). El paquete de R *nls* (*nonlinear least squares*) se usó para realizar los ajustes de los modelos exponencial y potencial (R Core Team, 2016).

Resultados

La red trófica de Caleta Potter incluye 91 especies, 71 de las cuales son especies biológicas, 17 especies tróficas (i.e. especies biológicas agregadas por similitud trófica) y 3 nodos no vivos (i.e. detritos primario y secundario y necromasa) (Figura 1.3). Las macroalgas (24 especies) se componen de algas rojas (13 spp.), pardas (7 spp.) y verdes (4 spp.). Los siguientes niveles tróficos consisten en 13 especies de anfípodos, 3 isópodos, 4 esponjas de mar, 5 gasterópodos, 2 bivalvos, 7 equinodermos y 9 peces demersales. La lista exhaustiva de especies, su posición trófica, el grado (interacciones entrantes -como depredadores- y salientes -como presas), y la filiación taxonómica y funcional (e.g. alga, plancton, pez, anfípodo) se encuentran en el Anexo 1.2.

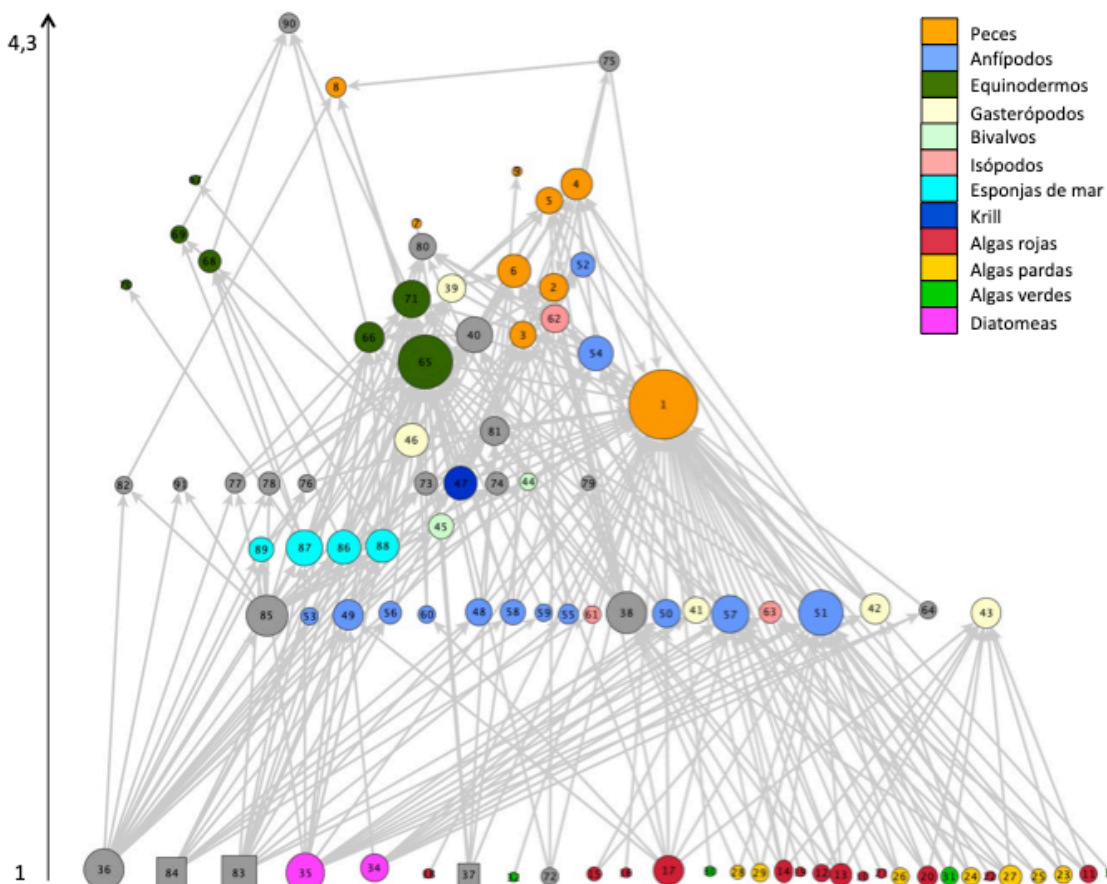


Figura 1.3. Representación gráfica de la red trófica de Caleta Potter (grafo primario) ordenada en la vertical de acuerdo al nivel trófico. El diámetro de los nodos es proporcional al grado (número total de interacciones). Ver referencias sobre identificación de especies en Anexo 1.2. Los nodos cuadrados son no vivos (detritos primario y secundario y necromasa). La red fue graficada con Visone (versión 2.9.2).

Las principales características de complejidad para la red trófica de Caleta Potter indican un total de 307 interacciones, densidad de interacción = 3,40 y conectividad = 0,04. La mayoría de las especies

(47%) están en posiciones tróficas intermedias, lo que implica que dichas especies están involucradas en interacciones como presas y depredadores (Tabla 1.1). Es también importante resaltar que existen especies mucho más conectadas que otras (i.e. 9 especies con grado > 15), si contabilizamos las conexiones entrantes (depredadores) y las salientes (presas) (Figura 1.3, ver nodos de mayor diámetro).

Tabla 1.1 Propiedades de complejidad y estructura de la red trófica de Caleta Potter. S = número de especies; L/S = densidad de interacción; C = conectividad; T, I y B = porcentaje de especies tope, intermedias y basales; Omn = porcentaje de omnivoría; NT = nivel trófico medio; DM = distancia mínima; CC = coeficiente de compartimentación.

Red trófica	S	L/S	C	T	I	B	Omn	NT	DM	CC
Caleta Potter	91	3,40	0,04	19	47	34	45	2,10	1,80	0,08

A pesar de que las especies de nivel intermedio sobrepasan en número a las especies tope y basales, la proporción de estas últimas es elevada (34%). Asimismo, casi la mitad de las especies son omnívoras (45%), porcentaje similar al de las especies intermedias. El nivel trófico medio de la red es de 2,10, lo que sugiere una relativamente alta proporción de especies basales que tiende a disminuir el valor promedio.

Las propiedades topológicas, como la distancia mínima y el coeficiente de compartimentación dieron valores de 1,80 y 0,08, respectivamente. La distribución de grado se ajustó al modelo exponencial, de acuerdo al análisis de regresión lineal y al criterio de Akaike (Tabla 1.2, Figura 1.8). Las tres especies con mayor grado (= más conectadas) fueron: *Notothenia coriiceps* (pez demersal, 48 interacciones), *Ophiototus victoriae* (equinodermo ofiuro, 33 interacciones) y *Gondogeneia antarctica* (anfípodo, 20 interacciones).

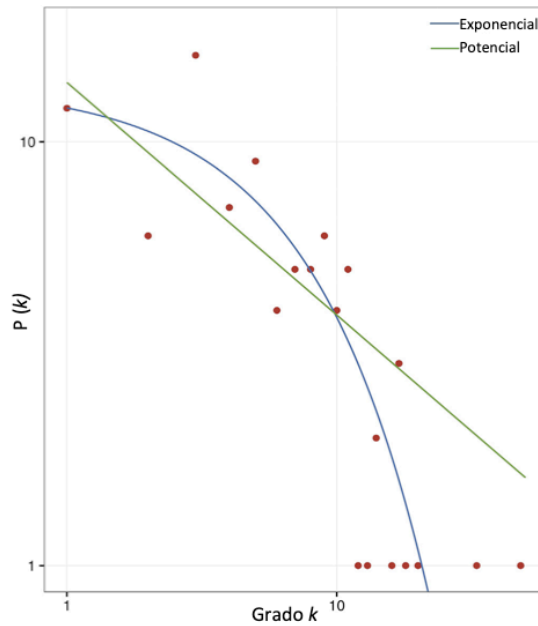


Figura 1.4. Distribución de grado k (log-log) de la red trófica de Caleta Potter (grafo primario). El modelo exponencial (línea azul) presenta el mejor ajuste (ver Tabla 1.2).

Tabla 1.2. Ajuste de los modelos exponencial y potencial a las distribuciones de grado del grafo primario y los grafos secundarios (depredadores y presas) de la red trófica de Caleta Potter. AIC_c y AIC_Δ son los criterios de Akaike corregidos para muestras de menor tamaño y los valores delta para cada modelo. * indica el mejor ajuste.

	Modelo	AIC_c	AIC_Δ
Grafo primario	Exponencial *	94,90	0,00
	Potencial	101,70	6,76
Grafo secundario depredadores	Exponencial *	72,56	0,00
	Potencial	76,31	3,75
Grafo secundario presas	Exponencial *	76,16	0,00
	Potencial	82,00	5,84

El grafo secundario de depredadores resultó estar altamente conectado: incluye 60 especies y 478 interacciones indirectas y muestra que gran cantidad de depredadores comparten varias presas (Figura 1.6). Por ejemplo, todas las especies de esponjas forman un grupo más conectado que con el resto de los depredadores. Además, algunas especies de equinodermos, anfípodos y peces demersales están compitiendo intensamente por las fuentes de alimentos comunes (ver ancho de conexión y color, Figura 1.5). Para estudiar la fuerza de estas interacciones indirectas, se construyeron grafos particularmente para dos grupos funcionales: peces demersales y anfípodos (Figura 1.6). El grafo de peces incluye 9 es-

pecies biológicas y 28 interacciones competitivas. Cabe destacar que dos especies, *Notothenia coriiceps* y *Harpagifer antarcticus*, presentaron dietas altamente superpuestas. En general, *N. coriiceps* comparte muchas de sus presas con otros peces, lo que implicaría competencia (Figura 1.6 A). Por otro lado, el grafo secundario de anfípodos sugiere una baja superposición de recursos entre las especies. Sin embargo, *Gondogeneia antarctica* y *Prostebbingia gracilis* tienen muchas presas en común (Figura 1.6 B).

El grafo secundario de presas muestra una estructura donde la mayoría de las especies están conectadas. Contiene 74 especies de presas y 1497 interacciones indirectas (Figura 1.7, arriba a la izquierda). La mayoría de las especies están conectadas debido a que solo tienen un depredador en común. Para dilucidar los grupos de especies que tienen interacciones indirectas más fuertes, eliminamos aquellos enlaces con valor 1 (= comparten un solo depredador). Este nuevo grafo muestra grupos de especies conectadas por interacciones fuertes: esponjas (excepto *Dendrilla antarctica*), diatomeas bentónicas - detrito primario, diatomeas bentónicas - diatomeas epífitas, zooplancton - fitoplancton, algunas especies de anfípodos (*Gondogeneia antarctica* - *Paradexamine sp.* - *Prostebbingia sp.* - *Eurymera meticulosa*) y especies de algas rojas y pardas (*Gigartina skottsbergii* - *Desmarestia menziesii* - *Iridaea cordata*) (Figura 1.7). Las distribuciones de grado de los grafos secundarios se ajustaron mejor al modelo exponencial (Tabla 1.2, Figura 1.8).

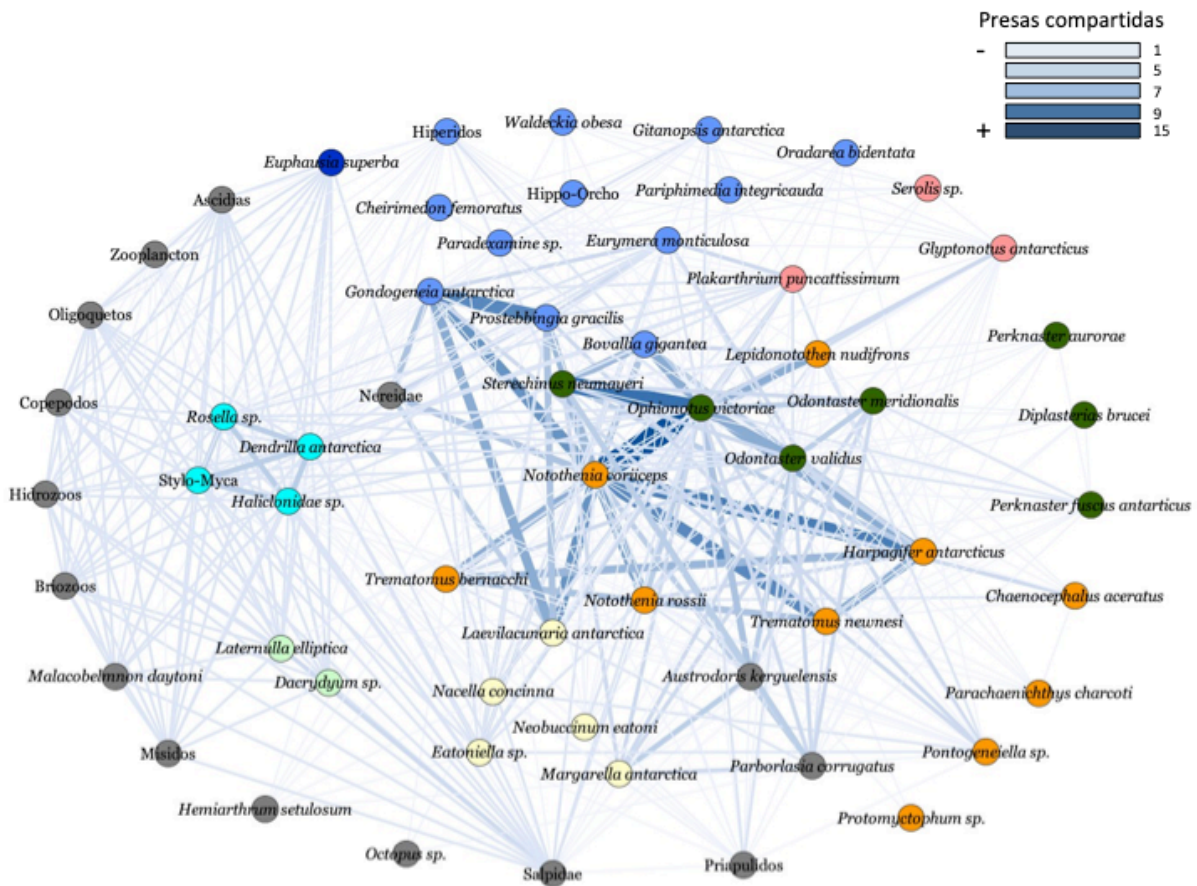


Figura 1.5. Grafo secundario de depredadores. Colores de los nodos (como en Figura 1.3): grupos funcionales. Ancho y color de las conexiones: número de presas compartidas.

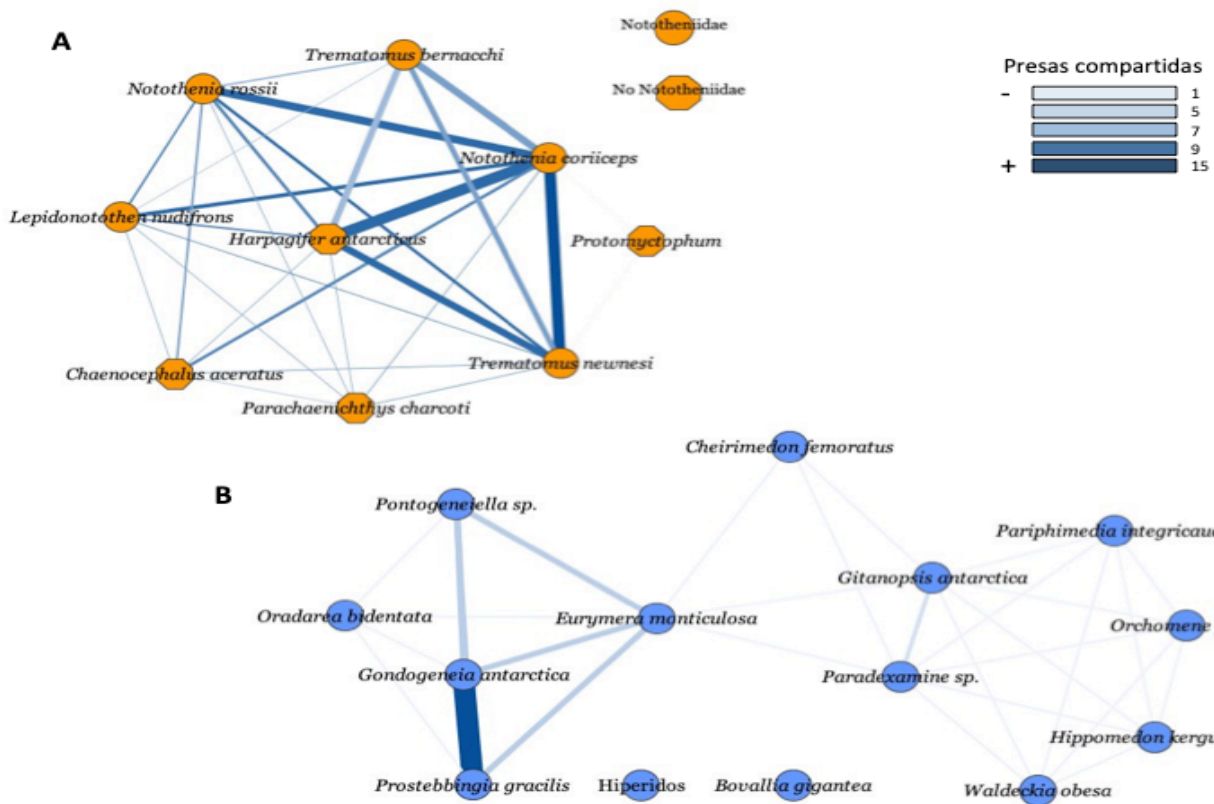


Figura 1.6. Grafos secundarios de peces demersales (A) y anfípodos (B). Ancho y color de las conexiones: número de presas compartidas.

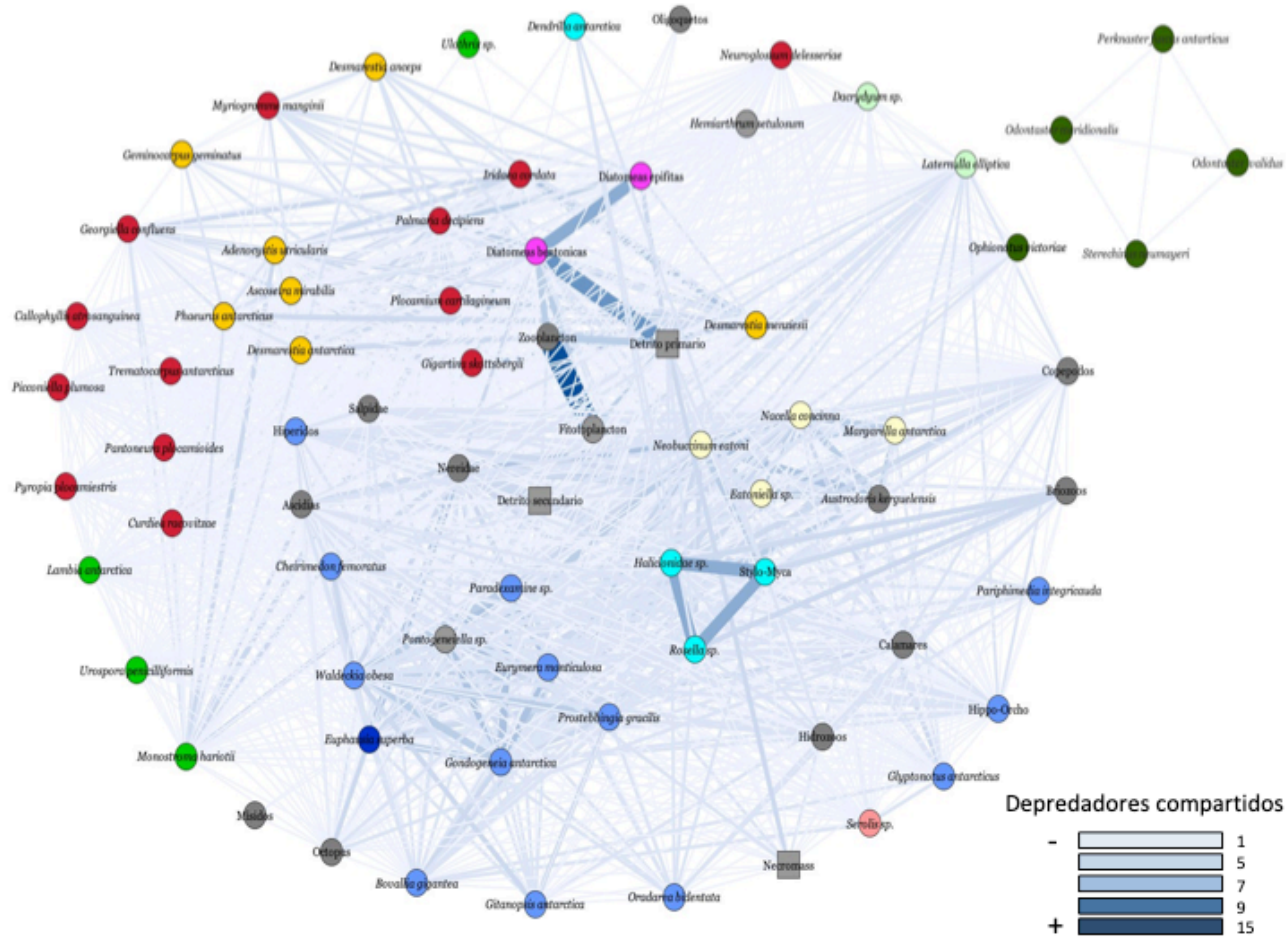


Figura 1.7. Grafo secundario de presas. Ancho y color de las conexiones: número de depredadores compartidos.

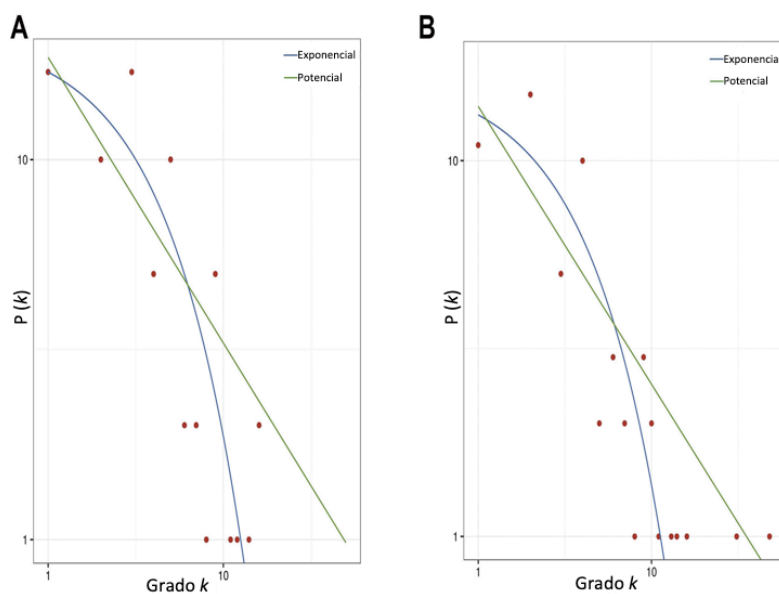


Figura 1.8. Distribución de grado k de los grafos secundarios de depredadores (A) y presas (B). El mejor ajuste para ambos es el modelo exponencial (ver Tabla 1.2).

La comparación entre la red trófica de Caleta Potter y otras redes marinas mostró que la densidad de interacción (L/S) y la conectividad (C) son relativamente más bajas en Caleta Potter. Las proporciones de especies tope y basales fueron relativamente altas, mientras que el porcentaje de omnivoría fue el segundo más bajo entre todas las redes comparadas. Si bien la distancia mínima (DM) en Caleta Potter fue similar al resto de las redes, el coeficiente de compartimentación (CC) fue un orden de magnitud inferior (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Comparación de propiedades de complejidad y estructura de la red trófica de Caleta Potter con otras redes tróficas marinas. S = número de especies; L/S = densidad de interacción; C = conectividad; T, I y B = porcentaje de especies tope, intermedias y basales; Omn = porcentaje de omnivoría; NT = nivel trófico medio; DM = distancia mínima; CC = coeficiente de compartimentación. NA = dato no disponible.

Red trófica	S	L/S	C	T	I	B	Omn	NT	DM	CC	Fuente
<i>Redes tróficas no polares</i>											
<i>Car. Reef (s)</i>	50	11,10	0,22	0	94	6	86	2,90	1,60	0,36	Opitz (1996)
Benguela	29	7,00	0,24	0	93	7	76	3,20	1,60	0,30	Yodzis (1998)
<i>NE US Shelf</i>	79	17,80	0,22	4	94	3	62	3,10	1,60	0,31	Link (2002)
<i>Carib. (I)</i>	249	13,30	0,05	NA	NA	NA	NA	NA	1,90	0,16	Rezende et al. (2009)
<i>Lough Hyne</i>	350	14,70	0,04	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	Riede et al. (2010)
<i>Redes tróficas polares</i>											
<i>Arctic I</i>	140	6,80	0,05	40	56	14	80,70	2,30	NA	NA	Bodini et al. (2009)
<i>Arctic II</i>	159	8,60	0,05	NA	NA	NA	52	2,70	2,30	0,25	Kortsch et al. (2015)
<i>Antarctic</i>	586	6,80	0,01	23	21	56	41,10	2,20	3,00	0,14	de Santana et al. (2013)
<i>Weddell Sea</i>	491	33,20	0,07	6,50	80	13,50	67	2,50	NA	NA	Jacob (2005)
<i>Caleta Potter</i>	91	3,40	0,04	19	47	34	45	2,10	1,80	0,08	Este estudio

Discusión

Complejidad y estructura de la red trófica de Caleta Potter

Las propiedades de complejidad y estructura de la red de Caleta Potter demuestran varias singularidades. La complejidad de la red se evaluó principalmente por la densidad de interacción (L/S) y la conectividad (C). Se encontró que estas dos propiedades son relativamente bajas en la red de Caleta Potter: $L/S = 3,40$ y $C = 0,04$. Las comparaciones directas de la densidad de interacción y los valores de conectividad sugieren que las redes marinas tienden a parecerse entre sí y que son fundamentalmente diferentes de otros tipos de redes tróficas, mostrando valores altos en las mencionadas propiedades (Dunne et al., 2004). En contraposición a esta hipótesis de similitud de las redes tróficas marinas, de Santana et al. (2013) encontraron que la conectividad en la red marina del Ártico es 5 veces más grande que la de la Antártida (0,05 contra 0,01). Entre las redes marinas, las redes polares tienden a mostrar valores bajos de densidad de interacción (de Santana et al., 2013). En este sentido, la complejidad exhibida en la red de Caleta Potter se aproxima a lo que se conoce para las redes tróficas de regiones polares.

¿Podrían estos valores bajos de densidad de interacción y conectividad en la red de Caleta Potter ser consecuencia de aspectos metodológicos? Dunne et al. (2002b) sugirieron que tanto las redes tróficas de muy baja y muy alta conectividad son inusuales, y que estos valores extremos se generan por artefactos en los procedimientos de construcción de la red. Los autores sugieren que las redes con conectividades más bajas analizadas por ellos ($C \approx 0,03$: *Grassland* y *Scotch Broom*), similares al valor de conectividad para Caleta Potter, son “redes fuente”. Este tipo de redes tróficas se genera al construir redes a partir de una o pocas especies basales. La red trófica de Caleta Potter es una red ecológica rica en especies y no una red fuente, ya que no se construyó a partir de una o pocas especies basales (i.e. > 30% de especies basales). Por lo tanto, no hay evidencia que sugiera que los bajos valores de densidad de interacción y conectividad sean consecuencia del procedimiento de ensamble de la red. Este resultado plantea una incógnita sobre la relación entre la manera de ensamblar las redes tróficas y las sugeridas consecuencias que esto traería en su complejidad, tal como fue planteado anteriormente (Dunne et al., 2002b).

El hecho de que las redes tróficas presenten valores bajos de L/S y C es crucial para comprender mejor las propiedades emergentes del ecosistema, como la robustez. Los análisis empíricos de las redes tróficas respaldan la hipótesis de que la robustez de una red aumenta con su densidad de interacción y conectividad (De Angelis, 1975; Dunne et al., 2002a; Montoya y Solé, 2003). Los valores bajos de L/S y C encontrados en Caleta Potter, combinados con los efectos del cambio climático en las comunidades bentónicas en el área (Pasotti et al., 2015b; Sahade et al., 2015), sugieren una alarmante fragilidad del ecosistema.

Por otro lado, la comparación directa de propiedades como el porcentaje de especies tope, intermedias y basales, indica que la red de Caleta Potter presenta grandes diferencias estructurales y muestra características únicas en comparación con otros ecosistemas marinos. En este sentido, se encontraron diferencias importantes en los valores de las especies tope y basales, ya que la red de Caleta Potter mues-

tra una mayor proporción de estas especies tróficas. Después de comparar 19 propiedades, Dunne et al. (2004) concluyeron que el porcentaje excesivamente bajo de taxones basales en las redes tróficas marinas en comparación con otros sistemas es claramente un artefacto de la resolución deficiente de los productores primarios y las interacciones de los consumidores con ellos. Una de las fortalezas metodológicas de la red de Caleta Potter es la alta resolución taxonómica de los nodos basales. Una buena resolución taxonómica de los niveles tróficos inferiores, como la comunidad macroalgal, es esencial para entender el funcionamiento del ecosistema de Caleta Potter, ya que parece haber un consumo selectivo específico de la especie (Barrera-Oro y Casaux, 1990; Iken et al., 1997, 1998). Además, las especies de macroalgas muestran un patrón marcado de distribución de profundidad y estructura tridimensional (Quartino et al., 2005; Huang et al., 2007). Las macroalgas son uno de los principales productores primarios en Caleta Potter y probablemente soporten una gran parte de la producción secundaria de la comunidad bentónica (Quartino et al., 2008). La comprensión del funcionamiento y la estabilidad de un ecosistema son solo posibles de dilucidar en las redes tróficas donde las especies involucradas en los procesos de transferencia de energía y materia están adecuadamente representadas.

Los porcentajes de especies intermedias (I) y omnivoría (Omn) de la red de Caleta Potter son relativamente bajos en comparación con otras redes marinas, pero son similares a los valores de las redes antárticas estudiadas por de Santana et al. (2013). Los niveles de especies intermedias y omnivoría suelen estar correlacionados en los estudios de redes tróficas, ya que la mayoría de las especies que actúan como depredadores y presas (especies intermedias) también se alimentan en más de un nivel trófico (omnívoros). La importancia de la omnivoría para la estructura y dinámica de las redes tróficas es un debate que comenzó hace varias décadas en ecología (Burns, 1989; Polis, 1991) y no hay consenso sobre si la omnivoría es un factor que provee o no estabilidad (Vandermeer, 2006; Namba et al., 2008; Johnson et al., 2014). En la Antártida, un estudio sugiere que la omnivoría es un rasgo beneficioso, ya que permite una utilización más sensible y flexible de las fuentes de alimento que pueden ser limitadas temporal y espacialmente e imprevisibles (Norkko et al., 2007). El valor de omnivoría para la red de Caleta Potter es el segundo porcentaje más bajo entre las redes marinas incluidas en el presente estudio, sugiriendo una baja estabilidad para dicha red. Este resultado genera hipótesis para los ecosistemas marinos antárticos sobre el probable rol estabilizador de la omnivoría en grandes comunidades, ya que se ha demostrado que el riesgo de extinciones secundarias después de la pérdida primaria de especies depende de la posición trófica de las especies extintas (Borrvall et al., 2000) y de la diversidad de ese nivel trófico (Yachi y Loreau, 1999). Aquí el siguiente paso lógico para realmente dilucidar el rol de esta estrategia alimentaria en la estabilidad de las redes sería realizar investigaciones en donde se lleven a cabo simulaciones de extinciones en redes tróficas empíricas que abarquen un amplio rango de omnivoría.

El nivel trófico medio para la red de Caleta Potter (2,10) también es relativamente bajo, lo que podría deberse a varias singularidades presentes en la red. En primer lugar, como ya se mencionó, el número de especies tróficas basales es alto, superando el 30% del total de especies. Además, el nivel trófico máximo fue 4,27, más bajo que la mayoría de las redes estudiadas (Dunne et al., 2002b, 2004), lo que implica que las especies tope y basales están separadas por pocos taxa intermedios. Vale la pena acla-

rar aquí que los principales depredadores en la Antártida, por ejemplo, mamíferos marinos, podrían aumentar el nivel trófico máximo de la red, pero no se incluyeron, ya que rara vez ingresan en la caleta. Por lo tanto, la transferencia de energía o nutrientes desde la base hasta los niveles tróficos superiores se realiza en pocos pasos, por lo que la cantidad de veces que la energía química se transforma de la dieta de un consumidor a la biomasa del consumidor a lo largo de la red trófica es baja. Otra razón por la que el nivel trófico promedio es bajo es el hecho de que la mayoría de los depredadores en niveles intermedios (e.g. anfípodos, isópodos, bivalvos, *Notothenia coriiceps*) se alimenta principalmente de especies de macroalgas y/o detrito (Iken et al., 1998; Huang et al., 2006; Quartino et al., 2008). El detrito primario, compuesto mayoritariamente por macroalgas muertas, se descompone y es consumido por especies detritívoras y suspensívoras (e.g. esponjas, ascidias, briozoos, cnidarios), lo que soporta una cantidad importante de la producción secundaria (Tatián et al., 2004). Estas características tienen un alto impacto en el funcionamiento del ecosistema, como el ciclo de nutrientes y carbono y las cascadas tróficas (Post, 2002).

La corta distancia mínima para la red trófica de Caleta Potter (menor a dos grados de separación) es similar a las distancias encontradas en otras redes marinas. La distancia entre pares de especies dentro de las redes marinas suele ser baja ($\approx 1,60$ interacciones) en comparación con otros tipos de redes tróficas, con valores que oscilan entre 1,30 y 3,70 (Dunne et al., 2002b). Esto sugiere que la mayoría de las especies en la red de Caleta Potter son vecinos muy cercanos y que los efectos negativos podrían propagarse rápida y ampliamente en toda la red (Dunne et al., 2002a). Además, el coeficiente de compartimentación en esta red (0,08) fue un orden de magnitud inferior a los reportados para otras redes tróficas marinas (Link, 2002; Dunne et al., 2004). Un coeficiente bajo indica que la mayoría de las especies están conectadas de manera similar entre sí, indicando que no hay subgrupos de especies que interactúen más densamente entre sí. En particular, el resultado de compartimentación en la red de Caleta Potter podría ser consecuencia de que los nodos muy conectados están conectados con la mayoría de las especies de la red y no con un grupo particular de especies. Las especies más conectadas, *N. coriiceps* (pez demersal) y *Ophionotus victoriae* (equinodermo ofiuero), presentan nichos ecológicos de gran amplitud, siendo generalistas y omnívoros. Al alimentarse en varios niveles tróficos y de manera horizontal en la red (de especies del mismo nivel trófico), estas especies influyen de gran manera en el coeficiente de compartimentación. En este sentido, *Notothenia coriiceps* representa una especie clave en el proceso de acoplamiento bento-pelágico promoviendo la transferencia de materia y energía entre hábitats (Barrera-Oro y Casaux, 2008). Al mismo tiempo, estas especies muy conectadas son esenciales para entender la propagación de las perturbaciones (i.e. pérdida de biodiversidad) en la red trófica.

Distribución de grado y grafos secundarios: implicancias en el funcionamiento del ecosistema

En redes de baja conectividad ($C \approx 0.03$), como Caleta Potter, lo más probable es que la distribución de grado sea potencial (Dunne et al., 2002a; Montoya y Solé, 2002), en consonancia con la topología de mundo pequeño. Estas son redes que combinan altos coeficientes de compartimentación y distancias mínimas cortas (Watts y Strogatz, 1998). Siguiendo esta lógica, la red trófica de Caleta Potter, con una

conectividad baja ($C = 0,04$), debería presentar una distribución de grado potencial. Sin embargo, su distribución de grado se ajusta mejor a una distribución exponencial. La existencia de un modelo universal en la distribución de grado en las redes tróficas está aún en debate, aunque Stouffer et al. (2005) han demostrado que las distribuciones de grado exponenciales se pueden derivar de dos modelos diferentes: modelo de jerarquía anidada y modelo cascada generalizada. La influencia de la distribución de grado en la vulnerabilidad de las redes complejas frente a extinciones aleatorias y ataques intencionales se ha estudiado desde el trabajo de Albert et al. (2000). Teniendo en cuenta esta relación entre la distribución de grado y la vulnerabilidad, la red de Caleta Potter sería muy frágil a la eliminación de las especies más conectadas, pero no tanto como en el caso de las redes de distribución potencial (Albert et al., 2000; Dunne et al., 2002a; Estrada, 2007). De Santana et al. (2013) sugirieron que las comunidades menos conectadas deberían ser más sensibles a la pérdida de especies basales que las comunidades más complejas ya que los consumidores de comunidades simples dependen de pocas especies y no sobreviven a la pérdida de éstas. Aunque la red de Caleta Potter muestra una conectividad baja, es probable que sea robusta a las extinciones de los nodos basales debido al alto porcentaje de estas especies tróficas. Esta hipótesis fue confirmada en un posterior trabajo realizado por Cordone et al. (2018), en donde se vio que la red trófica de Caleta Potter es robusta a la extinción de las especies de macroalgas. La robustez del ecosistema de Caleta Potter frente a extinciones de macroalgas se debe al porcentaje de omnivoría (casi la mitad de los depredadores son omnívoros) y a la redundancia de la red, que alude a la superposición de roles funcionales en múltiples especies de la comunidad.

La distribución de grado de los grafos secundarios de depredadores mostró que la mayoría de las especies tienen dietas limitadas, que se alimentan exclusivamente de pocas presas, mientras que pocas especies se alimentan de diversas fuentes de alimento. Dicho grafo sugiere que varias especies de depredadores tienen una alta superposición de presas y, por lo tanto, el potencial de interactuar fuertemente y competir por presas comunes. Este es el caso de las esponjas, los peces demersales y los anfípodos. Enfocamos el análisis en peces y anfípodos por el importante papel que desempeñan en el ecosistema marino antártico (Barrera-Oro y Casaux, 1998; Momo et al., 1998; Barrera-Oro, 2002; Huang et al., 2006). Los datos de peces reflejan que hay una superposición entre *N. coriiceps* y *H. antarcticus* por un lado y entre *Trematomus newnesi* y *N. rossii* por otro lado. La mayoría de las comparaciones de dieta para las comunidades demersales de peces antárticos han abordado la superposición de presas entre pares de especies de peces (Barrera-Oro, 2003). El índice de superposición de dieta (índice "S" de Linton et al., 1981) entre *N. coriiceps* y *N. rossii* según lo estimado por Barrera-Oro (2003) en Caleta Potter fue del 55%, lo que significa que estas especies podrían competir por más de la mitad de sus fuentes de alimento. El mismo estudio estimó el índice para *N. coriiceps* y *T. newnesi* (18%), y *N. coriiceps* y *H. antarcticus* (19%). Barrera-Oro (2003) concluye que no hay evidencia de competencia alimentaria entre las comunidades de peces de aguas frías poco profundas en el ecosistema de Caleta Potter. Sin embargo, nuestros resultados muestran que *N. coriiceps* y *H. antarcticus* tienen gran cantidad de presas en común, con un alto grado de superposición. Debido a las diferencias en movilidad, uso del hábitat y tamaño del adulto entre estas dos especies (longitud total = 45 y 13 cm, respectivamente), es probable que la competencia sea relativamente baja (Casaux, 1998; Barrera-Oro, 2003). Aunque el primero es un generalista y el segundo un especialista, ambas especies pueden agruparse bajo la misma estrategia de

alimentación ya que se alimentan de especies bentónicas, anfípodos (e.g. *Gondogeneia antarctica*, *Paradexamine* sp., *Prostebbingia* sp., *Eurymera monticulosa*), gasterópodos (e.g. *Margarella antarctica*, *Nacella concinna*, *Eatoniella* sp., *Neobuccinum eatoni*), poliquetos (Nereidae) y krill (*Euphausia superba*). Por otro lado, el grafo de depredadores de anfípodos exhibe baja superposición en la dieta entre estas especies. Vale la pena mencionar que las especies tróficas Hiperidos y *Bovallia gigantea* no están conectadas, lo que indica que no comparten presas con ningún otro anfípodo, ni entre ellos. Hiperidos y *B. gigantea* son carnívoros, aunque este último se alimenta principalmente de otras especies de anfípodos, como *E. monticulosa*, *Prostebbingia* sp. y *G. antarctica* (Richard, 1977). Por el contrario, los Hiperidos se alimentan principalmente de presas planctónicas, como copépodos (Pakhomov y Perissinotto, 1996). El resultado más importante de este grafo de depredadores es que las especies claramente se separan según sus estrategias de alimentación: herbívoros (*P. gracilis*, *G. antarctica*, *O. bidentata* y *Prostebbingia* sp.), detritívoros (*C. femoratus* y *Paradexamine* sp.) y carroñeros (*W. obesa*, *H. kergueleni*, *O. plebs* y *P. integricauda*). Esto demuestra la importancia y la utilidad del análisis de los grafos secundarios de depredadores, a fin de comprender mejor el nicho ecológico de cada especie y las rutas alternativas de energía dentro de los gremios tróficos, análisis que podría consolidarse al adicionar información sobre cada especie depredadora (tamaño corporal, masa).

El grafo secundario de presas mostró un grafo muy conectado donde la mayoría de las presas comparten al menos un depredador. El hecho de que dicho grafo presente alta conectividad y distribución de grado exponencial tiene implicaciones en el funcionamiento del ecosistema. Los pares de presas más conectadas en la red trófica de Caleta Potter son: fitoplancton - zooplancton, diatomeas bentónicas - diatomeas epífitas, y detrito primario - diatomeas bentónicas. Esto muestra que existen varias fuentes de alimentación y vías alternativas de energía en el ecosistema de Caleta Potter: fitoplancton (Ahn et al., 1993), producción de microalgas bentónicas (Dayton et al., 1986; Gilbert, 1991) y advección horizontal de partículas de alimentos alóctonos (Dunbar et al., 1989). Estas fuentes de materia orgánica son esenciales para los organismos marinos que viven en los ecosistemas costeros antárticos.

Conclusión

La comparación de las propiedades de complejidad y estructura reveló una combinación particular de características en la red trófica de Caleta Potter: tamaño medio ($S \approx 100$) en comparación con otras redes marinas, baja densidad de interacción y conectividad (sin evidencia de ser un artefacto de resolución o procedimiento de ensamble), bajo porcentaje de omnivoría, corta distancia mínima y bajo coeficiente de compartimentación. De acuerdo con los grafos secundarios y sus distribuciones de grado, y la consistencia con las observaciones e investigaciones de campo, se sugiere que estos análisis son herramientas útiles para comprender mejor el funcionamiento del ecosistema. De manera interesante, el grafo secundario de presas mostró la existencia de vías alternativas de energía consistentes con los estudios de campo en Caleta Potter. Como también se sugirió para la red trófica del este antártico (Gillies et al., 2012), el flujo de carbono entre la fauna bentónica en Caleta Potter es complejo y se utilizan múltiples fuentes de carbono, lo que se puede afirmar dada la buena resolución basal de la red construida.

Las propiedades emergentes de la red de Caleta Potter sugieren fragilidad y posibles efectos en cascada, aunque las múltiples vías de energía podrían disminuir dichos efectos. Los resultados sugieren que las especies que participan en un gran número de interacciones (*Notothenia corriceps*, *Ophionotus victoriae*, *Gondogeneia antarctica*) podrían considerarse especies clave para la robustez del ecosistema de Caleta Potter.

Anexo 1

Anexo 1.1. Referencias bibliográficas de cada interacción trófica utilizada para construir la red trófica de Caleta Potter.

Depredador	Presa	Referencia	Método
Ascidias	Zooplankton	Gili, J. M., Coma, R., Orejas, C., López-González, P. J. y Zabala, M. (2002). Are Antarctic suspension-feeding communities different from those elsewhere in the world? (pp. 104-116). Springer Berlin Heidelberg.	Contenido estomacal
Ascidias	Fitoplancton	Tatián, M., Sahade, R., y Esnal, G. B. (2004). Diet components in the food of Antarctic ascidians living at low levels of primary production. <i>Antarctic Science</i> , 16, 123-128.	Contenido estomacal
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	<i>Rosella antarctica</i>	McClintock, J. B., Amsler, C. D., Baker, B. J., y Van Soest, R. W. (2005). Ecology of Antarctic marine sponges: an overview. <i>Integrative and Comparative Biology</i> , 45, 359-368.	Observación in situ
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	<i>Rosella sp.</i>	McClintock, J. B., Amsler, C. D., Baker, B. J., y Van Soest, R. W. (2005). Ecology of Antarctic marine sponges: an overview. <i>Integrative and Comparative Biology</i> , 45, 359-368.	Observación in situ
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	<i>Mycale acerata</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	Haliclonidae	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	<i>Dendrilla antarctica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Paradexamine sp.</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Eurymera monticulosa</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Pontogeneiella sp.</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Gondogeneia antarctica</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Gitanopsis antarctica</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Prostebbingia gracilis</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Bovallia gigantea</i>	<i>Waldeckia obesa</i>	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	<i>Euphausia superba</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidae) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26(10), 631-637.	Contenido estomacal

<i>Chaenocephalus aceratus</i>	<i>Euphausia superba</i>	Flores, H., Kock, K. H., Wilhelms, S., y Jones, C. D. (2004). Diet of two icefish species from the South Shetland Islands and Elephant Island, <i>Champsocephalus gunnari</i> and <i>Chaenocephalus aceratus</i> . <i>Polar Biology</i> , 27, 119-129.	Contenido estomacal
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	<i>Ophionotus victoriae</i>	Flores, H., Kock, K. H., Wilhelms, S., y Jones, C. D. (2004). Diet of two icefish species from the South Shetland Islands and Elephant Island, <i>Champsocephalus gunnari</i> and <i>Chaenocephalus aceratus</i> . <i>Polar Biology</i> , 27, 119-129.	Contenido estomacal
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	Mysida	Flores, H., Kock, K. H., Wilhelms, S., y Jones, C. D. (2004). Diet of two icefish species from the South Shetland Islands and Elephant Island, <i>Champsocephalus gunnari</i> and <i>Chaenocephalus aceratus</i> . <i>Polar Biology</i> , 27, 119-129.	Contenido estomacal
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kock, K. H., Barrera-Oro, E., Belchier, M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hanchet, S., ... y Williams, R. (2012). The role of fish as predators of krill (<i>Euphausia superba</i>) and other pelagic resources in the Southern Ocean. <i>CCAMLR Science</i> , 19, 115-169	Contenido estomacal
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	<i>Octopus sp.</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
Copepodos	Fitoplancton	Hopkins, T. L. (1985). Food web of an Antarctic midwater ecosystem. <i>Marine Biology</i> , 89, 197-212.	Contenido estomacal
Copepodos	Zooplancton	Hopkins, T. L. (1985). Food web of an Antarctic midwater ecosystem. <i>Marine Biology</i> , 89, 197-212.	Contenido estomacal
<i>Dendrilla antarctica</i>	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Dendrilla antarctica</i>	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Diplasterias brucei</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Caspers, H. (1979). <i>Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie</i> , 64, 839-840.	Observación in situ
<i>Euphausia superba</i>	Fitoplancton	Mauchline, J. (1979). <i>Studies on Patches of Krill: Euphausia Superba Dana</i> . publisher not identified.	Contenido estomacal
<i>Euphausia superba</i>	Zooplancton	Price, H. J., Boyd, K. R., y Boyd, C. M. (1988). Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill <i>Euphausia superba</i> . <i>Marine Biology</i> , 97, 67-77.	Observación in vitro
<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Nereidae	Dearborn, J. H. (1967). Food and reproduction of <i>Glyptonotus antarcticus</i> (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica. <i>Transactions Roy. Soc. NZ</i> , 8, 163-168.	Observación in situ
<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Necromasa	Dearborn, J. H. (1967). Food and reproduction of <i>Glyptonotus antarcticus</i> (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica. <i>Transactions Roy. Soc. NZ</i> , 8, 163-168.	Observación in situ
<i>Glyptonotus antarcticus</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Bone, D. G. (1972). Aspects of the biology of the Antarctic amphipod <i>Bovallia gigantea</i> Pfeffer at Signy Island, South Orkney Islands.	Contenido estomacal
<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Necromasa	Presler, P. (1986). Necrophagous invertebrates of the Admiralty Bay of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). <i>Polish Polar Research/Polskie Badania Polarne</i> , 7, 25-61.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Myriogramme manginii</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro

<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia anceps</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Phaeurus antarcticus</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine ecology. Progress series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Gigartina skottsbergii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of Observación in vitro Marine Biology and Ecology</i> , 329(1), 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Myriogramme manginii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia anceps</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro

<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia anceps</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2011). Changes in amphipod densities among macroalgal habitats in day versus night collections along the Western Antarctic Peninsula. <i>Marine biology</i> , 158, 1879-1885.	Observación in vitro
<i>Gondogeneia antarctica</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Bucolo, P., Amsler, C. D., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2011). Palatability of the Antarctic rhodophyte <i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) RW Ricker and its endo/epiphyte <i>Elachista antarctica</i> Skottsberg to sympatric amphipods. <i>Journal of Observación in vitro Marine Biology and Ecology</i> , 396, 202-206.	Observación in vitro
Haliclonidae	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
Haliclonidae	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Harpagifer antarcticus</i>	Nereidae	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Margarella antarctica</i>	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Eatoniella sp.</i>	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Nacella concinna</i>	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Gondogeneia antarctica</i>	Casaux, R. (1998). The contrasting diet of <i>Harpagifer antarcticus</i> (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. <i>Polar Biology</i> , 19, 283-285.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	Nereidae	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Euphausia superba</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Harpagifer antarcticus</i>	<i>Gondogeneia antarctica</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
Hidrozoa	Zooplancton	Gili, J. M., Alvö, V., Coma, R., Orejas, C., Pags, F., Ribes, M., ... y Hughes, R. G. (1998). The impact of small benthic passive suspension feeders in shallow marine ecosystems: the hydroids as an example. <i>Zoologische verhandlungen</i> , 323, 99-105.	Observación in vitro
Hiperidos	<i>Euphausia superba</i>	Pakhomov, E. A., y Perissinotto, R. (1996). Trophodynamics of the hyperiid amphipod <i>Themisto gaudichaudi</i> in the South Georgia region during late austral summer. <i>Marine ecology progress series</i> . Oldendorf, 134, 91-100.	Contenido estomacal

Hiperidos	Copepodos	Pakhomov, E. A., y Perissinotto, R. (1996). Trophodynamics of the hyperiid amphipod Themisto gaudichaudi in the South Georgia region during late austral summer. Marine ecology progress series. Oldendorf, 134, 91-100.	Contenido estomacal
Hiperidos	Zooplancton	Pakhomov, E. A., y Perissinotto, R. (1996). Trophodynamics of the hyperiid amphipod Themisto gaudichaudi in the South Georgia region during late austral summer. Marine ecology progress series. Oldendorf, 134, 91-100.	Contenido estomacal
<i>Hippomedon kergueleni</i>	Necromasa	Ja_d_ewska, A. (2009). Antarctic necrophagous lysianassoids from a stranded fur seal carcass. Polish Polar Research, 30, 29-36.	Contenido estomacal
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Curdiea racovitzae</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Georgiella confluens</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Gigartina skottsbergii</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	<i>Monostroma hariotii</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Laternulla elliptica</i>	Fitoplancton	Ahn, I. Y. (1993). Enhanced particle flux through the biodeposition by the Antarctic suspension-feeding bivalve <i>Laternula elliptica</i> in Marian Cove, King George Island. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 171, 75-90.	Observación in vitro
<i>Laternulla elliptica</i>	Detrito secundario	Ahn, I. Y. (1993). Enhanced particle flux through the biodeposition by the Antarctic suspension-feeding bivalve <i>Laternula elliptica</i> in Marian Cove, King George Island. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 171, 75-90.	Observación in vitro
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	Nereidae	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-588.	Contenido estomacal
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	<i>Euphausia superba</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590.	Contenido estomacal
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	<i>Euphausia superba</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. Antarctic Record, 42, 227-243.	Observación in vitro
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	<i>Waldeckia obesa</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. Antarctic Record, 42, 227-243.	Observación in vitro

<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kock, K. H., Barrera-Oro, E., Belchier, M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hanchet, S., ... y Williams, R. (2012). The role of fish as predators of krill (<i>Euphausia superba</i>) and other pelagic resources in the Southern Ocean. <i>CCAMLR Science</i> , 19, 115-169.	Contenido estomacal
<i>Malacobelmnon daytoni</i>	Fitoplancton	Best, B. A. (1988). Passive suspension feeding in a sea pen: effects of ambient flow on volume flow rate and filtering efficiency. <i>The Biological Bulletin</i> , 175, 332-342.	Observación in vitro
<i>Malacobelmnon daytoni</i>	Zooplancton	Kozloff, E. N. (1990). <i>Invertebrates</i> . Saunders College Pub.	Observación in situ
<i>Mycale acerata</i>	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Mycale acerata</i>	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Nacella concinna</i>	Diatomeas bentónicas	Brthes, J. C., Ferreyra, G., y De La Vega, S. (1994). Distribution, growth and reproduction of the limpet <i>Nacella</i> (<i>Patinigera</i>) <i>concinna</i> (Strebel 1908) in relation to potential food availability, in Esperanza Bay (Antarctic Peninsula). <i>Polar Biology</i> , 14, 161-170.	Observación in situ
<i>Nacella concinna</i>	Diatomeas epifitas	Davenport, J. O. H. N. (1997). Comparisons of the biology of the intertidal subantarctic limpets <i>Nacella concinna</i> and <i>Kerguelenella lateralis</i> . <i>Journal of Molluscan Studies</i> , 63, 39-48.	Contenido estomacal
<i>Nacella concinna</i>	<i>Ascoseira mirabilis</i>	Iken, K., Quartino, M. L., Barrera-Oro, E., Palermo, J., Wiencke, C., y Brey, T. (1998). Trophic relations between macroalgae and herbivores. <i>Reports on polar and marine research</i> , 299, 258-262.	Contenido estomacal
<i>Nacella concinna</i>	<i>Ulothrix sp.</i>	Iken, K., Quartino, M. L., Barrera-Oro, E., Palermo, J., Wiencke, C., y Brey, T. (1998). Trophic relations between macroalgae and herbivores. <i>Reports on polar and marine research</i> , 299, 258-262.	Contenido estomacal
<i>Neobuccinum eatoni</i>	Necromasa	Presler, P. (1986). Necrophagous invertebrates of the Admiralty Bay of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). <i>Polish Polar Research/Polskie Badania Polarne</i> , 7, 25-61.	Observación in vitro
<i>Neobuccinum eatoni</i>	<i>Laternulla elliptica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Margarella antarctica</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Nacella concinna</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Paradexamine sp.</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Eurymera monticulosa</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Pontogeneiella sp.</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Cheirimonon femoratus</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. <i>Br Antarct Surv Bull</i> , 41, 113-120.	Contenido estomacal

<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Serolis sp.</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. Br Antarct Surv Bull, 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. Br Antarct Surv Bull, 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Nereidae	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Laternulla elliptica</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Euphausia superba</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Eurymera monticulosa</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Pontogeneiella sp.</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Cheirimedon femoratus</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Waldeckia obesa</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Hippomedon kergueleni</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Orchomene plebs</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Serolis sp.</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Copepodos	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal

<i>Notothenia coriiceps</i>	Ascidias	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Salpidae	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Curdia racovitzae</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Georgiella confluens</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Gigartina skottsbergii</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Pantoneura plocamioides</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Ascoseira mirabilis</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Phaeurus antarcticus</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Urospora penicilliformis</i>	Iken, K., Barrera-Oro, E. R., Quartino, M. L., Casaux, R. J., y Brey, T. (1997). Grazing by the Antarctic fish <i>Notothenia coriiceps</i> : evidence for selective feeding on macroalgae. Antarctic Science, 9, 386-391.	Contenido estomacal

<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Euphausia superba</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. <i>Antarctic Record</i> , 42, 227-243.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Gondogeneia antarctica</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. <i>Antarctic Record</i> , 42, 227-243.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. <i>Antarctic Record</i> , 42, 227-243.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Waldeckia obesa</i>	Fanta, E., y Meyer, A. A. (1998). Behavioural strategies for feeding of six species of the Antarctic fish family Notothenioidei (Pisces, Notothenioidei) in a tank. <i>Antarctic Record</i> , 42, 227-243.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Neuroglossum delesseriae</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Monostroma hariotii</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Urospora penicilliformis</i>	Iken, K., Quartino, M. L., y Wiencke, C. (1999). Histological Identification of Macroalgae from Stomach Contents of the Antarctic Fish <i>Notothenia coriiceps</i> Using Semi_thin Sections. <i>Marine ecology</i> , 20, 11-17.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Nereidae	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Euphausia superba</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Hiperidos	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Copepodos	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal

<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Octopus sp.</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Salpidae	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Callophyllis atrosanguinea</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Curdiea racovitzae</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Gigartina skottsbergii</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Pantoneura plocamioides</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Picconiella plumosa</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Pyropia plocamiestris</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Trematocarpus antarcticus</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Ascoseira mirabilis</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro

<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Phaeurus antarcticus</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Lambia antarctica</i>	Amsler, C. D., Iken, K., McClintock, J. B., Amsler, M. O., Peters, K. J., Hubbard, J. M., ... y Baker, B. J. (2005). Comprehensive evaluation of the palatability and chemical defenses of subtidal macroalgae from the Antarctic Peninsula. <i>Marine Ecology Progress Series</i> , 294, 141-159.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Adenocystis utricularis</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Ascoseira mirabilis</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Phaeurus antarcticus</i>	Iken, K., Amsler, C. D., Amsler, M. O., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2009). Field studies on deterrent properties of phlorotannins in Antarctic brown algae. <i>Botanica Marina</i> , 52, 547-557.	Observación in vitro
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Lambia antarctica</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Contenido estomacal and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Nereidae	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Nacella concinna</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Paradexamine sp.</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Eurymera monticulosa</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Gondogeneia antarctica</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Serolis sp.</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal

<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Ophionotus victoriae</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Calamares	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Ascidias	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Octopus sp.</i>	Zamzow, J. P., Aumack, C. F., Amsler, C. D., McClintock, J. B., Amsler, M. O., y Baker, B. J. (2011). Gut contents and stable isotope analyses of the Antarctic fish, <i>Notothenia coriiceps</i> (Richardson), from two macroalgal communities. <i>Antarctic Science</i> , 23, 107-116.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Nacella concinna</i>	Raga, G. (2012). Dieta e metabolismo de <i>Notothenia Coriiceps</i> (Richardson, 1844) e <i>Notothenia Rossii</i> (Richardson, 1844) na Baía do Almirantado-Illa Rei George-Península Antártica.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kock, K. H., Barrera-Oro, E., Belchier, M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hanchet, S., ... y Williams, R. (2012). The role of fish as predators of krill (<i>Euphausia superba</i>) and other pelagic resources in the Southern Ocean. <i>CCAMLR Science</i> , 19, 115-169.	Contenido estomacal
<i>Notothenia coriiceps</i>	Salpidae	Raga, G. (2012). Dieta e metabolismo de <i>Notothenia Coriiceps</i> (Richardson, 1844) e <i>Notothenia Rossii</i> (Richardson, 1844) na Baía do Almirantado-Illa Rei George-Península Antártica.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	Nereidae	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). <i>Pol. Polar Res.</i> , 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	<i>Euphausia superba</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay(King George Island, South Shetland Islands). <i>Pol. Polar Res.</i> , 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	Nereidae	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	<i>Euphausia superba</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	<i>Octopus sp.</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	Detrito secundario	Raga, G. (2012). Dieta e metabolismo de <i>Notothenia Coriiceps</i> (Richardson, 1844) e <i>Notothenia Rossii</i> (Richardson, 1844) na Baía do Almirantado-Illa Rei George-Península Antártica.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	Nereidae	Raga, G. (2012). Dieta e metabolismo de <i>Notothenia Coriiceps</i> (Richardson, 1844) e <i>Notothenia Rossii</i> (Richardson, 1844) na Baía do Almirantado-Illa Rei George-Península Antártica.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	<i>Euphausia superba</i>	Raga, G. (2012). Dieta e metabolismo de <i>Notothenia Coriiceps</i> (Richardson, 1844) e <i>Notothenia Rossii</i> (Richardson, 1844) na Baía do Almirantado-Illa Rei George-Península Antártica.	Contenido estomacal
<i>Notothenia rossii</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kock, K. H., Barrera-Oro, E., Belchier, M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hanchet, S., ... y Williams, R. (2012). The role of fish as predators of krill (<i>Euphausia superba</i>) and other pelagic resources in the Southern Ocean. <i>CCAMLR Science</i> , 19, 115-169.	Contenido estomacal

<i>Octopus sp.</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Underwater Field Guide to Ross Island y McMurdo Sound, Antarctica. Scripps Institution of Oceanography Library, 1999.	Observación in situ
<i>Odontaster validus</i>	Detrito primario	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Mycale acerata</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	Haliclonidae	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Rosella antarctica</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Rosella sp.</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	Diatomeas bentónicas	Caspers, H. (1979). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 64, 839-840.	No especificado
<i>Odontaster validus</i>	Nereidae	Caspers, H. (1979). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 64, 839-840.	No especificado
<i>Odontaster validus</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Caspers, H. (1979). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 64, 839-840.	No especificado
<i>Odontaster validus</i>	<i>Mycale acerata</i>	McClintock, J. B. (1987). Investigation of the relationship between invertebrate predation and biochemical composition, energy content, spicule armament and toxicity of benthic sponges at McMurdo Sound, Antarctica. Marine Biology, 94, 479-487.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Austrodoris kerguelensis</i>	Iken, K. (1999). Feeding ecology of the Antarctic herbivorous gastropod <i>Laevilacunaria antarctica</i> Martens. Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology, 236, 133-148.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Mycale acerata</i>	Peters, K. J., Amsler, C. D., McClintock, J. B., van Soest, R. W., y Baker, B. J. (2009). Palatability and chemical defenses of sponges from the western Antarctic Peninsula. Marine Ecology Progress Series, 385, 77-85.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	Haliclonidae	Peters, K. J., Amsler, C. D., McClintock, J. B., van Soest, R. W., y Baker, B. J. (2009). Palatability and chemical defenses of sponges from the western Antarctic Peninsula. Marine Ecology Progress Series, 385, 77-85.	Observación in vitro
<i>Odontaster validus</i>	<i>Stylocordyla borealis</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Odontaster meridionalis</i>	<i>Mycale acerata</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster meridionalis</i>	Haliclonidae	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster meridionalis</i>	<i>Rosella antarctica</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. Ecological Monographs, 105-128.	Observación in vitro
<i>Odontaster meridionalis</i>	<i>Rosella sp.</i>	McClintock, J. B. (1994). Trophic biology of Antarctic shallow-water echinoderms. Marine Ecology Progress Series. Oldendorf, 111, 191-202.	Observación in vitro
<i>Odontaster meridionalis</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Odontaster meridionalis</i>	<i>Stylocordyla borealis</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ

<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Euphausia superba</i>	Dearborn, J. H. (1977). Food and feeding characteristics of antarctic asteroids and ophiuroids. In: Llano, G. A. (ed.) Adaptations within antarctic ecosystems.	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	Diatomeas bentónicas	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Detrito secundario	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Euphausia superba</i>	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Pontogeneiella sp.</i>	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Copepodos	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Ascidias	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Hidrozoa	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Camptoplites sp.</i>	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Cellarinella sp.</i>	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Detrito primario	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Necromasa	Fratt, D. B., y Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star <i>Ophionotus victoriae</i> (Echinodermata: Ophiuroidea). <i>Polar Biology</i> , 3, 127-139.	Contenido estomacal
<i>Ophionotus victoriae</i>	Necromasa	Smale, D. A., Barnes, D. K., Fraser, K. P., Mann, P. J., y Brown, M. P. (2007). Scavenging in Antarctica: intense variation between sites and seasons in shallow benthic necrophagy. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 349, 405-417.	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	Nereidae	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Laternulla elliptica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Mycale acerata</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	Haliclonidae	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Stylocordyla borealis</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Rosella antarctica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ

<i>Ophionotus victoriae</i>	<i>Rosella sp.</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Oradarea bidentata</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Bucolo, P., Amsler, C. D., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2011). Palatability of the Antarctic rhodophyte <i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) RW Ricker and its endo/epiphyte <i>Elachista antarctica</i> Skottsberg to sympatric amphipods. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 396, 202-206.	Observación in vitro
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	<i>Euphausia superba</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. <i>Fish Bull</i> , 80, 575-594.	Contenido estomacal
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kompowski, A. (1992). Food feeding behaviour of <i>Parachaenichthys georgianus</i> [Fischer, 1885] and <i>Parachaenichthys charcoti</i> [Vaillant, 1906][Pisces, Bathydraconidae]. <i>Acta Ichthyologica et Piscatoria</i> , 1, 15-29.	Contenido estomacal
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	<i>Euphausia superba</i>	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. <i>Polar Biology</i> , 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Paradexamine sp.</i>	Detrito primario	Richard, M. G. (1977). The ecology (including physiological aspects) of selected Antarctic marine invertebrates associated with inshore macrophytes (Doctoral dissertation, Durham University).	Contenido estomacal
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Nacella concinna</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Serolis sp.</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Mycale acerata</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	Haliclonidae	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Stylocordyla borealis</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Rosella antarctica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Parborlasia corrugatus</i>	<i>Rosella sp.</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Perknaster auro-rae</i>	<i>Mycale acerata</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. <i>Ecological Monographs</i> , 105-128.	Observación in vitro
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i>	<i>Mycale acerata</i>	Dayton, P. K., Robilliard, G. A., Paine, R. T., y Dayton, L. B. (1974). Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica. <i>Ecological Monographs</i> , 105-128.	Observación in vitro
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i>	<i>Mycale acerata</i>	McClintock, J. B. (1987). Investigation of the relationship between invertebrate predation and biochemical composition, energy content, spicule armament and toxicity of benthic sponges at McMurdo Sound, Antarctica. <i>Marine Biology</i> , 94, 479-487.	Observación in vitro
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i>	<i>Mycale acerata</i>	McClintock, J. B., Amsler, C. D., Baker, B. J., y Van Soest, R. W. (2005). Ecology of Antarctic marine sponges: an overview. <i>Integrative and Comparative Biology</i> , 45, 359-368.	Observación in situ
<i>Priapulidos</i>	<i>Nereidae</i>	Lang, K. (1948). Contribution to the ecology of <i>Priapulus caudatus</i> . <i>Lam Ark Zoo</i> , 41, 1-13	No especificado

<i>Priapulidos</i>	Diatomeas bentónicas	Shirley, T. C. (1990). Ecology of <i>Priapulid</i> <i>caudatus</i> Lamarck, 1816 (Priapulida) in an Alaskan subarctic ecosystem. <i>Bulletin of Marine Science</i> , 47, 149-158.	No especificado
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Gigartina skottsbergii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Iridaea cordata</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Myriogramme manginii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Plocamium cartilagineum</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Desmarestia anceps</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Desmarestia antarctica</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Desmarestia menziesii</i>	Huang, Y. M., McClintock, J. B., Amsler, C. D., Peters, K. J., y Baker, B. J. (2006). Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 329, 55-65.	Observación in vitro
<i>Prostebbingia gracilis</i>	<i>Palmaria decipiens</i>	Bucolo, P., Amsler, C. D., McClintock, J. B., y Baker, B. J. (2011). Palatability of the Antarctic rhodophyte <i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) RW Ricker and its endo/epiphyte <i>Elachista antarctica</i> Skottsberg to sympatric amphipods. <i>Journal of In vitro observation Marine Biology and Ecology</i> , 396, 202-206.	Observación in vitro
<i>Rosella antarctica</i>	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Rosella antarctica</i>	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Rosella sp.</i>	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Rosella sp.</i>	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
Salpidae	Fitoplancton	Huntley, M. E., Sykes, P. F., y Marin, V. (1989). Biometry and trophodynamics of <i>Salpa thompsoni</i> Foxton (Tunicata: Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983_1984. <i>Polar Biology</i> , 10, 59-70.	Observación in vitro
Salpidae	Zooplancton	Huntley, M. E., Sykes, P. F., y Marin, V. (1989). Biometry and trophodynamics of <i>Salpa thompsoni</i> Foxton (Tunicata: Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983_1984. <i>Polar Biology</i> , 10, 59-70.	Observación in vitro

Salpidae	Fitoplancton	Dubischar, C. D., y Bathmann, U. V. (1997). Grazing impact of copepods and Salpidae on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 44, 415-433.	Observación in vitro
Salpidae	Detrito secundario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Serolis</i> sp.	Necromasa	Presler, P. (1986). Necrophagous invertebrates of the Admiralty Bay of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). Polish Polar Research/Polskie Badania Polarne, 7, 25-61.	Observación in vitro
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Paradexamine</i> sp.	Brand, T. E. (1976). Trophic relationships of selected benthic marine invertebrates and foraminifera in Antarctica. Antarctic J US, 11, 24-26.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Pontogeneiella</i> sp.	Brand, T. E. (1976). Trophic relationships of selected benthic marine invertebrates and foraminifera in Antarctica. Antarctic J US, 11, 24-26.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Brand, T. E. (1976). Trophic relationships of selected benthic marine invertebrates and foraminifera in Antarctica. Antarctic J US, 11, 24-26.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	Hidrozoa	Brand, T. E. (1980). Trophic interactions and community ecology of the shallow-water marine benthos along the Antarctic Peninsula Ph D. thesis, Univ. of California, Davis.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Camptoplites</i> sp.	Brand, T. E. (1980). Trophic interactions and community ecology of the shallow-water marine benthos along the Antarctic Peninsula Ph D. thesis, Univ. of California, Davis.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Cellarinella</i> sp.	Brand, T. E. (1980). Trophic interactions and community ecology of the shallow-water marine benthos along the Antarctic Peninsula Ph D. thesis, Univ. of California, Davis.	Contenido estomacal
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Mycale acerata</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Sterechinus neumayeri</i>	Haliclonidae	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Stylocordyla borealis</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Rosella antarctica</i>	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Sterechinus neumayeri</i>	<i>Rosella</i> sp.	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Stylocordyla borealis</i>	Diatomeas bentónicas	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Stylocordyla borealis</i>	Detrito primario	L. Torre (pers. comm.)	Observación in situ
<i>Trematomus bernacchi</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Dearborn, J. H. (1967). Food and reproduction of Glyptonotus antarcticus (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica. Transactions Roy. Soc. NZ, 8, 163-168.	Observación in situ
<i>Trematomus bernacchi</i>	<i>Margarella antarctica</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus bernacchi</i>	<i>Nacella concinna</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus bernacchi</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-591	Contenido estomacal

<i>Trematomus bernacchi</i>	Nereidae	Eastman, J. T. (1985). Pleuragramma antarcticum (Pisces, Nototheniidae) as food for other fishes in McMurdo Sound, Antarctica. Polar Biology, 4, 155-160.	Contenido estomacal
<i>Trematomus bernacchi</i>	<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Foster, B. A., y Montgomery, J. C. (1993). Planktivory in benthic nototheniid fish in McMurdo Sound, Antarctica. Environmental Biology of Fishes, 36, 313-318.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	Hiperidos	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. Br Antarct Surv Bull, 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Bovallia gigantea</i>	Richardson, M. G. (1975). The dietary composition of some Antarctic fish. Br Antarct Surv Bull, 41, 113-120.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Margarella antarctica</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Nacella concinna</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Neobuccinum eatoni</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Euphausia superba</i>	Daniels, R. A. (1982). Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. Fish Bull, 80, 575-590	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Euphausia superba</i>	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	Hiperidos	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	Salpidae	Linkowski, T. B., Presler, P., y Zukowski, C. (1983). Food habits of nototheniid fishes (Nototheniidae) in Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands). Pol. Polar Res., 4, 79-96.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	Hiperidos	Vacchi, M., y La Mesa, M. (1995). The diet of the Antarctic fish <i>Trematomus newnesi</i> Boulenger, 1902 (Nototheniidae) from Terra Nova Bay, Ross Sea. Antarctic Science, 7, 37-38.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	Hiperidos	Barrera-Oro, E. (2003). Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. Polar Biology, 26, 631-637.	Contenido estomacal
<i>Trematomus newnesi</i>	<i>Euphausia superba</i>	Kock, K. H., Barrera-Oro, E., Belchier, M., Collins, M. A., Duhamel, G., Hanchet, S., ... y Williams, R. (2012). The role of fish as predators of krill (<i>Euphausia superba</i>) and other pelagic resources in the Southern Ocean. CCAMLR Science, 19, 115-169.	Contenido estomacal
<i>Urticinopsis antarctica</i>	<i>Odontaster validus</i>	Holdgate, M. W. (1970). Antarctic ecology.	Observación in situ
<i>Urticinopsis antarctica</i>	<i>Odontaster meridionalis</i>	Caspers, H. (1979). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 64, 839-840.	No especificado
<i>Urticinopsis antarctica</i>	<i>Perknaster fuscus antarticus</i>	Caspers, H. (1979). Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 64, 839-840.	No especificado
<i>Waldeckia obesa</i>	Necromasa	Dauby, P., Scaillieur, Y., y De Broyer, C. (2001). Trophic diversity within the eastern Weddell Sea amphipod community. Hydrobiologia, 443, 69-86.	Contenido estomacal

Anexo 1.2. Lista exhaustiva de especies de la red trófica de Caleta Potter, su posición trófica, el grado (número total de interacciones), y la filiación funcional y taxonómica. ID: identificación en el grafo primario; NT: nivel trófico.

Especie	ID	NT	Grado	Grupo funcional	Grupo taxonómico
<i>Notothenia coriiceps</i>	1	2,80	48	Pez demersal	Notothenidae
<i>Ophionotus victoriae</i>	65	2,97	33	Equinodermo	Ophiuridae
<i>Gondogeneia antarctica</i>	51	2,00	20	Anfípodo	Pontogeneiidae
<i>Bovallia gigantea</i>	54	2,00	18	Anfípodo	Pontogeneiidae
Nereidae	38	2,00	17	Poliqueto	Polychaeta
<i>Sterechinus neumayeri</i>	71	3,21	17	Equinodermo	Echinidae
Zooplancton	85	2,00	17	Zooplancton	Zooplankton
Fitoplancton	36	1,00	16	Fitoplancton	Phytoplankton
Diatomeas bentónicas	35	1,00	14	Diatomea	Bacillariophyceae
<i>Prostebbingia gracilis</i>	57	2,00	14	Anfípodo	Pontogeneiidae
Stylo-Myca	87	2,25	13	Demospongia	Stylocordyla australis + Mycale acerata
Detrito primario	83	1,00	12	Detrito (algas)	
<i>Harpagifer antarcticus</i>	6	3,32	11	Pez demersal	Harpagiferidae
<i>Neobuccinum eatoni</i>	46	2,67	11	Gasterópodo	Buccinidae
<i>Euphausia superba</i>	47	2,50	11	Anfípodo	Euphausiidae
Haliclonidae	86	2,25	11	Demospongia	Haliclonidae
<i>Rossella sp.</i>	88	2,25	11	Hexactinela	Rossellidae
<i>Trematomus newnesi</i>	4	3,65	10	Pez demersal	Nothotenidae
<i>Margarella antarctica</i>	39	3,25	10	Gasterópodo	Calliostomatidae
<i>Austrodoris kerguelensis</i>	40	3,07	10	Gasterópodo	Dorididae
<i>Odontaster validus</i>	66	3,06	10	Equinodermo	Odontasteridae
<i>Palmaria dicipiens</i>	17	1,00	9	Alga roja	Palmariaceae
<i>Nacella concinna</i>	42	2,00	9	Gasterópodo	Nacellidae
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	43	2,00	9	Gasterópodo	Littoniridae
<i>Eurymera monticulosa</i>	49	2,00	9	Anfípodo	Pontogeneiidae
<i>Parborlasia corrugatus</i>	80	3,41	9	Nemertino	Lineidae
Necromasa	84	1,00	9	Necromasa	
<i>Nothotenia rossii</i>	2	3,25	8	Pez demersal	Nothotenidae
Diatomeas epífitas	34	1,00	8	Diatomea	Bacillariophyceae
<i>Prostebbingia sp</i>	50	2,00	8	Anfípodo	Pontogeneiidae

<i>Glyptonotus antarcticus</i>	62	3,13	8	Isópodo	Chaetiliidae
Salpidae	81	2,70	8	Salpa	Salpidae
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	3	3,07	7	Pez demersal	Nothotenidae
<i>Trematomus bernacchi</i>	5	3,59	7	Pez demersal	Nothotenidae
<i>Eatoniella sp.</i>	41	2,00	7	Gasterópodo	Eatoniellidae
<i>Paradexamine sp.</i>	48	2,00	7	Anfípodo	Dexaminidae
<i>Odontaster meridionalis</i>	68	3,35	7	Equinodermo	Odontasteridae
<i>Laternula elliptica</i>	45	2,33	6	Bivalvo	Laternulidae
Hiperidos	52	2,00	6	Anfípodo	Hyperiididae
<i>Waldeckia obesa</i>	58	2,00	6	Anfípodo	Lysianassidae
<i>Dendrilla antarctica</i>	89	2,25	6	Demospongia	Darwinellidae
<i>Gigartina skottsbergii</i>	13	1,00	5	Alga roja	Gigartinaceae
<i>Iridaea cordata</i>	14	1,00	5	Alga roja	Gigartinaceae
<i>Desmarestia menziesii</i>	27	1,00	5	Alga parda	Desmarestiaceae
Detrito secundario	37	1,00	5	Detrito (heces)	
<i>Gitanopsis squamosa</i>	56	2,00	5	Anfípodo	Amphilochidae
<i>Plakarthrium punctatissimum</i>	63	2,00	5	Isópodo	Plakarthriidae
Copépodos	73	2,50	5	Copépodo	Copepoda
Ascidias	74	2,50	5	Ascidia	Asciacea
Briozoos	78	2,50	5	Briozoo	Camptoplites sp + Cellarinella sp
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	8	4,02	4	Pez demersal	Channichtyidae
<i>Plocamium cartilagineum</i>	20	1,00	4	Alga roja	Plocamiaceae
<i>Cheirimedon femoratus</i>	55	2,00	4	Anfípodo	Lysianassidae
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i>	69	3,46	4	Equinodermo	Ganeriidae
<i>Octopus sp.</i>	75	4,13	4	Cefalópodo	Octopodidae
Hidrozoos	77	2,50	4	Cnidario	Cnidaria
<i>Urticinopsis antarctica</i>	90	4,27	4	Cnidario	Actiniidae
<i>Curdiea racovitzae</i>	11	1,00	3	Alga roja	Gracilariaceae
<i>Georgiella confluens</i>	12	1,00	3	Alga roja	Wrangeliaceae
<i>Adenocystis utricularis</i>	23	1,00	3	Alga parda	Adenocystaceae
<i>Ascoseira mirabilis</i>	24	1,00	3	Alga parda	Ascoseiraceae
<i>Desmarestia antarctica</i>	26	1,00	3	Alga parda	Desmarestiaceae
<i>Phaeurus antarcticus</i>	29	1,00	3	Alga parda	Desmarestiaceae

<i>Monostroma hariotii</i>	31	1,00	3	Alga verde	Gomontiaceae
<i>Dacrydium sp.</i>	44	2,50	3	Bivalvo	Mytilidae
<i>Pariphimedia integricauda</i>	53	2,00	3	Anfípodo	Iphimediidae
Hippo-Orcho	59	2,00	3	Anfípodo	Hippomedon kergueleni + Pseudorchoene plebs
<i>Oradarea bidentata</i>	60	2,00	3	Anfípodo	Calliopiidae
<i>Serolis sp.</i>	61	2,00	3	Isópodo	Serolidae
<i>Hemiarthrum setulosum</i>	64	2,00	3	Quitón	Hemiarthridae
Calamares	72	1,00	3	Cefalópodo	Cephalopoda
Oligoquetos	76	2,50	3	Oligoqueto	Oligochaeta
Mísidos	82	2,50	3	Malacostraco	Malacostraca
<i>Myriogramme manginii</i>	15	1,00	2	Alga roja	Delesseriaceae
<i>Desmarestia anceps</i>	25	1,00	2	Alga parda	Desmarestiaceae
<i>Geminocarpus geminatus</i>	28	1,00	2	Alga parda	Acinetosporaceae
<i>Perknaster aurorae</i>	70	3,25	2	Equinodermo	Ganeriidae
Priapúlidos	79	2,50	2	Priapúlido	Priapulida
<i>Malacobelemnion daytoni</i>	91	2,50	2	Pennatulaceo	Kophobelemnidae
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	7	3,50	1	Pez demersal	Bathyaconidae
<i>Protomyctophum sp</i>	9	3,70	1	Pez demersal	Myctophidae
<i>Callophyllis atosanguinea</i>	10	1,00	1	Alga roja	Kallymeniaceae
<i>Neuroglossum delesseriae</i>	16	1,00	1	Alga roja	Delesseriaceae
<i>Pantoneura plocamioides</i>	18	1,00	1	Alga roja	Delesseriaceae
<i>Picconiella plumosa</i>	19	1,00	1	Alga roja	Rhodomelaceae
<i>Pyropia plocamiestris</i>	21	1,00	1	Alga roja	Bangiaceae
<i>Trematocarpus antarcticus</i>	22	1,00	1	Alga roja	Sarcodiaceae
<i>Lambia antarctica</i>	30	1,00	1	Alga verde	Bryopsidaceae
<i>Urospora penicilliformis</i>	32	1,00	1	Alga verde	Ulotrichaceae
<i>Ulothrix sp.</i>	33	1,00	1	Alga verde	Ulotrichaceae
<i>Diplasterias brucei</i>	67	3,67	1	Equinodermo	Asterridae

Capítulo 2

Arquitectura de redes tróficas marinas: el fenómeno de mundo pequeño ('small-world')

Resumen

La búsqueda de propiedades generales en la estructura de redes ecológicas ha sido un importante tema de estudio en los últimos años. Una de estas propiedades es la topología de mundo pequeño ('small-world'), que combina una corta distancia mínima entre los nodos de la red y un alto nivel de compartimentación. La presencia de dicha topología en una red implica alta resiliencia pero a la vez fragilidad a la extinción de especies muy conectadas. La teoría de redes ha sido desarrollada principalmente mediante el estudio de ecosistemas dulceacuícolas y terrestres, omitiendo los hábitats marinos. La necesidad de modificar la teoría de redes para incluir los resultados de los ecosistemas marinos, basada en claras diferencias en varias características de estructura, es un debate que continúa en la actualidad. En este estudio se investigó si la topología de mundo pequeño es un patrón estructural frecuente en las redes tróficas marinas. Para esto se desarrolló un novedoso y riguroso método estadístico con el fin de analizar la mayor compilación de redes tróficas marinas complejas realizada hasta la fecha. Más de la mitad de las redes examinadas presentaron similares o más bajas distancias mínimas que las esperadas de manera aleatoria, mientras que solo el 39% de ellas exhibieron mayores niveles de compartimentación que sus pares aleatorios. El riguroso método aplicado probó que solo 5 de las 28 redes estudiadas cumplieron con los dos requisitos de la topología de mundo pequeño: corta distancia mínima y alta compartimentación. Esta investigación representa el primer análisis preciso de la topología de mundo pequeño y sus características asociadas en redes tróficas marinas complejas. Mediante los resultados obtenidos aquí se puede argumentar que dicho patrón estructural no se maximiza en las redes tróficas marinas, y que probablemente no sea un modelo efectivo para estudiar robustez y estabilidad en ecosistemas marinos.

Referir a artículo:

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, e0198217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>

Introducción

En el capítulo 2 el objetivo es analizar el patrón estructural de mundo pequeño en redes tróficas empíricas marinas. Para ello, se reunió una amplia variedad de redes tróficas marinas de alta resolución, algunas de las cuales nunca se habían examinado utilizando un enfoque topológico. Se desarrolló e implementó un método estadístico preciso y riguroso para determinar si las redes tróficas presentaban dicha topología. Este método es riguroso porque considera las propiedades estructurales de interés (distancia mínima, coeficiente de compartimentación y distribución de grado), y prueba estadísticamente la probabilidad de presentar la topología de mundo pequeño, teniendo en cuenta la posición de los valores empíricos de las propiedades estructurales en el intervalo de confianza (99%) de las redes aleatorias equivalentes. Los resultados se compararon con el método de Humphries y Gurney (2008), quienes propusieron una métrica cuantitativa y continua. Finalmente, se plantean hipótesis sobre las posibles implicancias de la topología de mundo pequeño en el funcionamiento de los ecosistemas en los hábitats marinos.

Materiales y métodos

Se compilaron y seleccionaron un conjunto de redes tróficas marinas de alta resolución, muchas de las cuales se incluyen por primera vez en un análisis de topología. La inclusión de las redes tróficas se limitó de acuerdo a un tamaño mínimo (= número de especies tróficas), según lo sugerido por Link et al. (2005) de considerar redes con por lo menos 20 – 25 nodos. Las redes tróficas estudiadas representan una amplia variedad en el número de especies tróficas ($S = 27 - 513$) y en la conectividad ($C = 0,01 - 0,27$). Es de destacar que el conjunto de redes tróficas marinas compiladas incluye desde hábitats pelágicos a costeros y desde regiones tropicales a polares (Tabla 2.1). La lista no es de ninguna manera exhaustiva, pero la alta resolución taxonómica de las redes y la variedad de regiones que abarca hacen de esta lista la imagen más representativa y completa de la topología en las redes tróficas marinas empíricas hasta la fecha.

Se estudió la distribución de grado acumulada, o la fracción de especies tróficas $P(k)$ que tienen k o más interacciones tróficas, para cada red (Albert y Barabási, 2002). El uso de distribuciones acumuladas proporciona una configuración más precisa de la forma de la distribución en conjuntos de datos pequeños y ruidosos, como pueden ser las redes tróficas en contraste con las redes sociales (Dunne et al., 2002c). El ajuste del modelo se realizó utilizando la máxima verosimilitud (McCallum, 2008) y la selección del modelo se realizó calculando el Criterio de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño (AICc) (Burnham y Anderson, 2002).

Para explorar el fenómeno de mundo pequeño en las redes tróficas marinas empíricas se analizaron las propiedades de interés: distancia mínima (DM) y coeficiente de compartimentación (CC). La primera, definida en el capítulo 1, se determina mediante la distancia promedio del camino más corto entre todos los pares de nodos y representa una propiedad global de la red (Watts y Strogatz, 1998). Referir a *Materiales y métodos* del capítulo 1 para su cálculo.

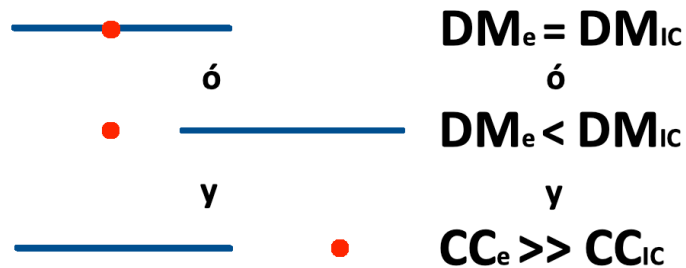
Por otro lado, el coeficiente de compartimentación cuantifica la interconexión local de la red y es definida como la fracción del número de interacciones existentes entre vecinos del nodo i entre todas las interacciones posibles entre estos vecinos. De la misma manera que la DM, referir a *Materiales y métodos* del capítulo 1 para su cálculo.

Con el objetivo de comprobar si las redes tróficas marinas presentaban la topología de mundo pequeño se compararon los valores empíricos de DM y CC con los resultantes de 1000 redes generadas aleatoriamente con el mismo tamaño (S) y número de interacciones (L). Se crearon redes aleatorias utilizando el modelo Erdős-Rényi, donde las interacciones se agregan al conjunto completo de nodos (S) y se eligen de forma aleatoria del conjunto de todas las interacciones posibles (Erdős y Rényi, 1959). Se considera que las redes de mundo pequeño presentan valores de DM similares o más bajos que sus contrapartes aleatorias ($DM_{empírica} \leq DM_{aleatoria}$), y un CC mucho más alto en las redes empíricas que en las aleatorias ($CC_{empírico} \gg CC_{aleatorio}$) (Watts y Strogatz, 1998; Bollobás, 2001).

La precisión y rigurosidad del método propuesto aquí radica en el uso de intervalos de confianza (IC 99%) para la comparación empírica aleatoria de las propiedades de DM y CC. Si el valor empírico para

una red trófica en particular se posiciona dentro o a la izquierda (= menor que) del 99% de la DM aleatoria y hacia la derecha (= mayor que) del 99% de la CC, entonces se considera que la red trófica presenta la topología de mundo pequeño (Figura 2.1). Los resultados de la metodología propuesta fueron comparados con la métrica de mundo pequeño propuesta por Humphries y Gurney (2008). Dichos autores estimaron un índice cuantitativo y continuo de mundo pequeño (SW_{ness}) con base en los valores de los cocientes $DM_{empírica} / DM_{aleatoria}$ y $CC_{empírico} / CC_{aleatorio}$. Si $SW_{ness} > 1$ y $SW_{ness} > SW_{ness IC 99\%}$, los autores sugieren que la red trófica es una red de mundo pequeño.

Si:



entonces red trófica de mundo pequeño

Figura 2.1. Explicación gráfica de la metodología propuesta aquí para examinar la topología de mundo pequeño en las redes tróficas marinas. El punto representa el valor empírico de la propiedad en cuestión y la línea simula el intervalo de confianza 99% de las 1000 redes aleatorias generadas.

Resultados

El análisis de las propiedades asociadas con la topología de mundo pequeño mostró que la distancia mínima (DM) y el coeficiente de compartimentación (CC) en las redes tróficas marinas estudiadas variaron de 1,20 a 3,41 y de 0,0026 a 0,66, respectivamente. El rango de conectividad para estas redes fue: 0,01 – 0,27, considerando redes que se componen de 27 a 513 especies tróficas (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Propiedades de las redes tróficas marinas empíricas, ordenadas por conectividad decreciente. C = conectividad; DM = distancia mínima; CC = coeficiente de compartimentación; Dist. grado = distribución de grado (pot. trunc.: potencial truncada); U/M = unicelular/metazoo; PP/C = productores primarios/consumidores. * indica ajuste realizado mediante máxima verosimilitud y criterio de Akaike.

Red trófica	Región	Tamaño	Interacciones	C	DM	CC	Dist. grado	U/M	PP/C
La Guajira	Tropical	27	198	0,27	1,53	0,66	Uniforme*	0,04	0,13
Benguela	Templada	29	203	0,24	1,60	0,30	Uniforme	0,07	0,04
NE US Shelf	Templada	81	1482	0,23	1,60	0,31	Uniforme	0,01	0,01
Gulf of Cadiz	Templada	42	410	0,23	1,99	0,56	Log-normal*	0,02	0,02
Baltic Sea	Templada	33	191	0,18	1,41	0,31	Poisson*	0,06	0,07
Beagle Channel	Subpolar	33	183	0,17	1,46	0,32	Uniforme*	0,03	0,55
Angola	Subtropical	28	127	0,16	1,61	0,36	Uniforme*	0,04	0,04
Chilean rocky	Templada	106	1362	0,12	1,34	0,11	Pot. trunc.	0,00	0,83
Gulf of Lions	Templada	39	189	0,12	1,77	0,34	Pot. trunc.*	0,10	0,15
Florida	Tropical	48	221	0,10	1,76	0,31	Uniforme*	0,13	0,09
Simon Bay	Templada	30	70	0,08	1,70	0,12	Poisson*	0,04	0,56
Celtic Sea	Templada	48	169	0,07	2,30	0,30	Exponencial*	0,00	0,00
Cuba	Tropical	240	3874	0,07	1,86	0,11	Pot. trunc.*	0,01	0,04
Jamaica	Tropical	249	4105	0,07	1,84	0,12	Pot. trunc.*	0,01	0,05
Cayman Is.	Tropical	242	3766	0,06	1,85	0,11	Pot. trunc.*	0,01	0,04
Monterey Bay	Templada	37	79	0,06	1,40	0,09	Pot. trunc.*	0,08	0,12
Barents Sea Boreal	Templada	180	1546	0,05	2,28	0,25	Exponencial*	0,04	0,02

<i>Caribbean reef (I)</i>	Tropical	249	3312	0,05	1,90	0,16	Uniforme	0,01	0,02
Caleta Potter	Polar	91	307	0,04	1,82	0,09	Exponencial*	0,03	0,46
<i>Southern Brazil</i>	Subtropical	139	837	0,04	3,25	0,07	Pot. trunc.	0,02	0,02
<i>Barents Sea Arctic</i>	Polar	159	848	0,03	2,06	0,16	Exponencial*	0,05	0,04
<i>Beach Peru</i>	Subtropical	46	88	0,04	1,73	0,09	Exponencial*	0,07	0,10
<i>Sanak intertidal</i>	Polar	235	1804	0,03	3,06	0,15	Pot. trunc.*	0,03	0,08
<i>Sanak nearshore</i>	Polar	513	6774	0,03	3,41	0,18	Log-normal*	0,01	0,08
<i>SW Pacific Ocean</i>	Templada	109	202	0,02	1,20	0,02	Pot. trunc.*	0,00	0,33
<i>Gulf of Alaska</i>	Polar	406	1057	0,01	2,59	0,00	Potencial	0,01	0,01
<i>Gulf of Tortugas</i>	Tropical	256	647	0,01	1,65	0,02	Log-normal	0,01	3,90
<i>Weddell Sea</i>	Polar	442	1915	0,01	2,05	0,04	Log-normal*	0,01	0,01

¹ coeficiente de compartimentación para la red trófica *Gulf of Alaska* = 0,0026.

Las distribuciones de grado de las redes se ajustaron a una amplia variedad de modelos: exponencial, potencial, potencial truncada (potencial con caída abrupta), log-normal y uniforme. Algunas redes mostraron una distribución de grado Poisson. La mayoría de las redes exhibieron distribuciones "potenciales" (i.e. potencial + potencial truncada = 40%) o uniformes (25%) (Tabla 2.1).

Más de la mitad de las redes analizadas (19/28) exhibieron DM similares o más bajas a las esperadas en sus contrapartes aleatorias. Siguiendo los resultados empíricos de DM, las redes tróficas con los valores empíricos más bajos y más altos (*SW Pacific Ocean* y *Sanak nearshore*, respectivamente) fueron las que presentaron cocientes $DM_{empírica} / DM_{aleatoria}$ mínimos y máximos. Solo el 39% de las redes presentaron mayor CC que su contraparte aleatoria. Una baja proporción de redes mostraron ambas características: DM baja y CC alto, en comparación con redes aleatorias (Figura 2.2).

La comparación entre la métrica de mundo pequeño definida por Humphries y Gurney (2008), y el método propuesto aquí reflejó diferencias. Mientras que el primero registró que 11 de las 28 redes presentaban la topología de mundo pequeño, el novedoso método aplicado aquí demostró que solo cinco redes exhibían tal patrón. Estas cinco redes empíricas mostraron una DM similar o inferior y un CC más

alto, en comparación con el intervalo de confianza 99% de las redes aleatorias para dichas propiedades topológicas (Figura 2.2). En esta comparación de métricas es de destacar que la red trófica de Caleta Potter pertenece o no a las redes de mundo pequeño de acuerdo a la metodología que se utilice para analizar dicho patrón estructural. Los valores comparativos de ambas metodologías se encuentran en el Anexo 2.1.

De acuerdo a Watts (1999), se posicionó cada red trófica en el sistema de coordenadas $x = DM_{empírica} / DM_{aleatoria}$; $y = CC_{empírico} / CC_{aleatorio}$ (Figura 2.3). El método propuesto aquí demostró que las únicas redes tróficas marinas de alta resolución que claramente presentan la topología de mundo pequeño son: *Gulf of Lions*, *Florida*, *Caribbean reef (I)*, *Barents Sea Arctic* y *Weddell Sea* (Figura 2.3B). Los valores de los cocientes DM y CC para dichas redes son: 0,98 y 1,35 (*Gulf of Lions*); 0,91 y 1,60 (*Florida*); 0,98 y 1,49 (*Caribbean reef (I)*); 0,86 y 2,37 (*Barents Sea Arctic*); 0,67 y 2,04 (*Weddell Sea*). Es importante señalar que el tamaño de estas redes tróficas (S) varía entre 39 y 442 especies, la conectividad entre 0,01 y 0,12 (un orden de magnitud de diferencia) y que la distribución de grado se ajustó a los siguientes modelos: potencial truncado, uniforme, uniforme, exponencial y log-normal, respectivamente (Tabla 2.1) (Figura 2.4).

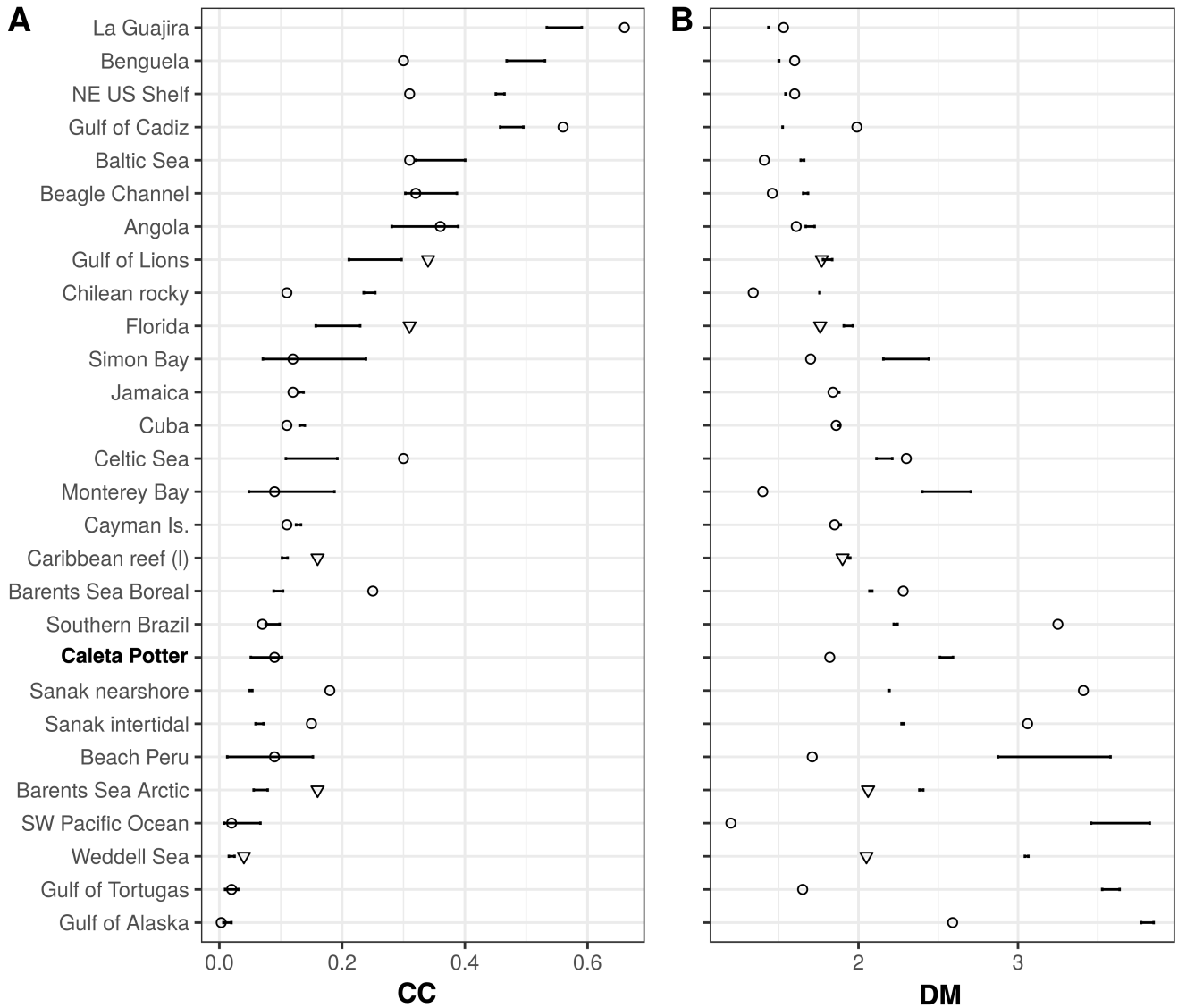


Figura 2.2. Comparación entre redes empíricas y aleatorias: A) coeficiente de compartimentación (CC) y B) distancia mínima (DM). Redes aleatorias generadas con igual tamaño (S) y conectividad (C) a sus contrapartes empíricas. La línea horizontal para cada red corresponde al intervalo de confianza (IC 99%) de las 1000 redes aleatorias. El triángulo invertido indica las redes tróficas con topología mundo pequeño.

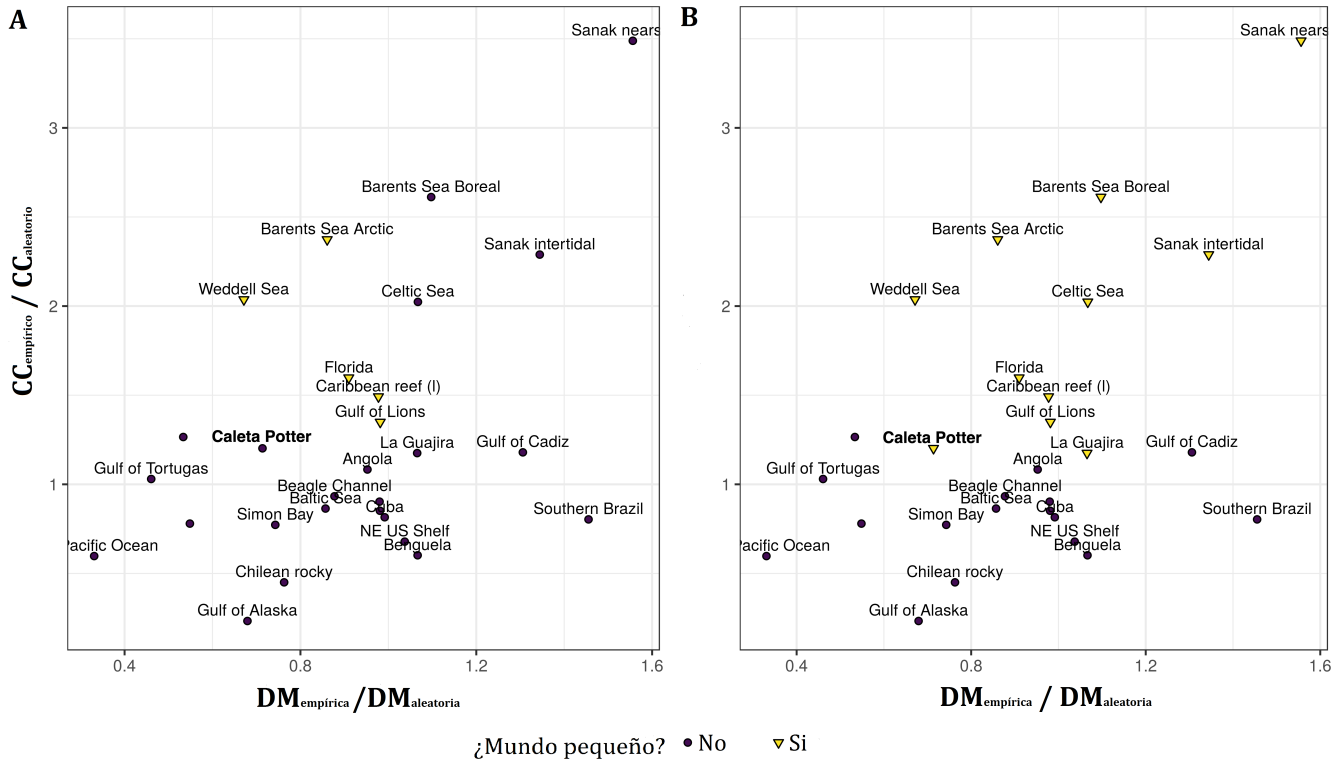
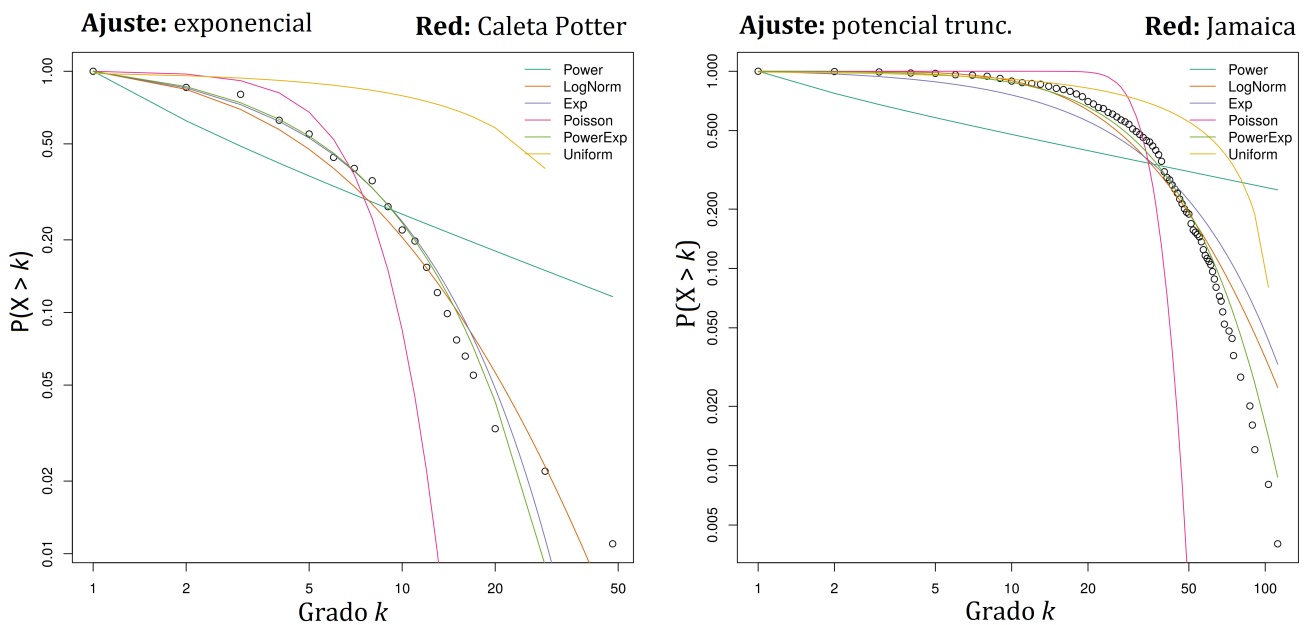


Figura 2.3. Gráfico bivariado de los cocientes $DM_{empirica} / DM_{aleatoria}$ (eje x) y $CC_{empirico} / CC_{aleatorio}$ (eje y). A) metodología propuesta en el presente estudio; B) Métrica de Humphries y Gurney (2008). El triángulo invertido indica las redes tróficas con topología mundo pequeño.



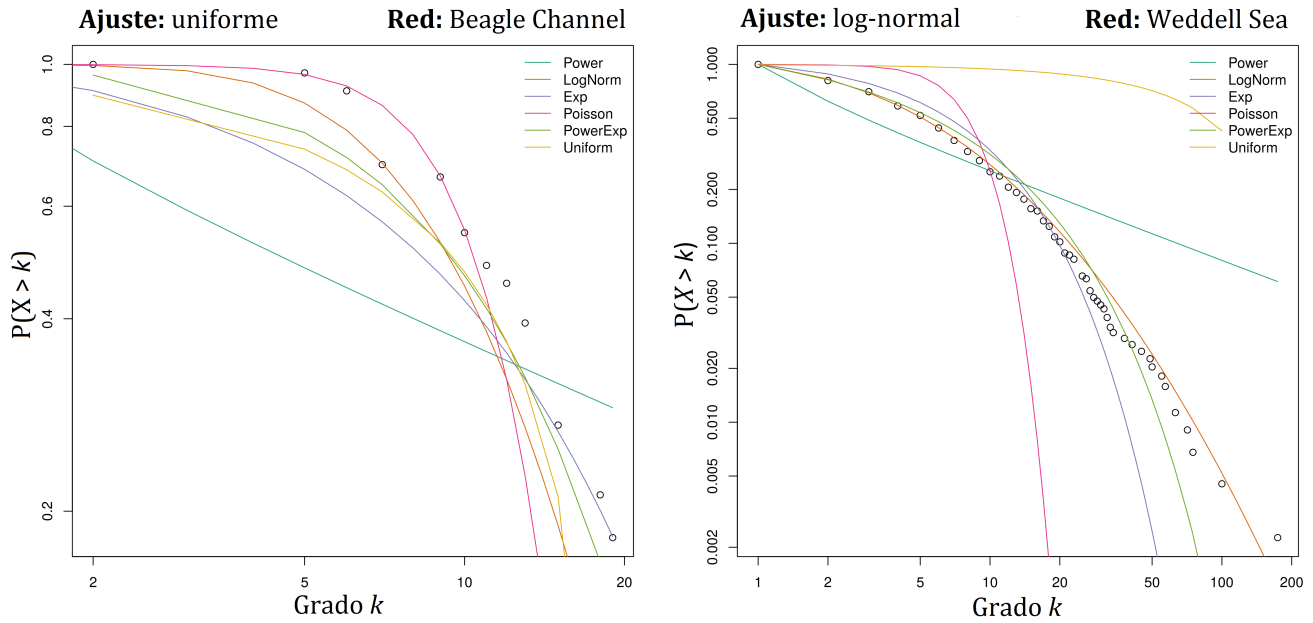


Figura 2.4. Distribución de grado de las redes tróficas marinas. Se muestra una red por cada uno de los modelos ajustados, con excepción del potencial por falta de datos: Exponencial - Caleta Potter, Potencial truncado - Jamaica, Uniforme - *Beagle Channel*, Log-normal - *Weddell Sea*.

Discusión

El método desarrollado y aplicado en este estudio para determinar si las redes tróficas de alta resolución presentan la topología de mundo pequeño mostró que la mayoría de las redes marinas analizadas no muestran dicho patrón estructural. En uno de los primeros estudios sobre dicha topología, Dunne et al. (2002c) argumentaban que las redes tróficas no son redes de mundo pequeño, aunque luego otros estudios identificaron varias redes individuales que presentaban esta topología (Solé y Montoya, 2001; Camacho et al., 2002; Montoya y Solé, 2002; Gaichas y Francis, 2008; Bornatowski et al., 2016; Navia et al., 2016).

La primera condición para que una red presente la mencionada topología es una corta distancia mínima entre todos los pares de nodos de la red. La gran mayoría de los estudios que analizan esta topología en las redes tróficas han informado que las distancias son similares a las expectativas aleatorias, coincidentes con uno de los requisitos de dicho patrón estructural (Dunne, 2006). Consistentemente, la mayoría de los valores empíricos de DM para las redes tróficas marinas analizadas en el presente estudio fueron similares o inferiores a las redes aleatorias. La dependencia previamente sugerida de la DM en la conectividad (Williams et al., 2002; Vermaat et al., 2009; Riede et al., 2010), no se encontró en el conjunto de redes tróficas marinas analizadas aquí. En este sentido, las redes tróficas marinas con una conectividad relativamente muy baja ($C = 0,02$ y $0,03$ respectivamente) mostraron los valores más bajos y más altos de DM. Por otro lado, Riede et al. (2010) sugieren que la distancia entre nodos es sensible al tamaño de la red en las redes tróficas marinas. Los resultados obtenidos aquí muestran que la DM más corta se produjo en la red trófica *SW Pacific Ocean* ($S = 109$) y la más larga se encontró en la red *Sanak nearshore* ($S = 513$), una red cinco veces mayor que la primera. No hay duda de que los mecanismos responsables de distancias cortas entre nodos y las potenciales correlaciones de escala con otras propiedades estructurales en las redes tróficas marinas necesitan mayor investigación.

A pesar de la prevalencia de DM cortas, similares a las expectativas aleatorias, las redes tróficas se desvían claramente de la topología de mundo pequeño debido a un bajo coeficiente de compartimentación (Dunne et al., 2002c). Aunque los análisis sobre compartimentación en los ecosistemas acuáticos y terrestres y los modelos de redes tróficas son profusos (May, 1972; Krause et al., 2003; Allesina y Pascual, 2009; Stouffer y Bascompte, 2011), pocos estudios han evaluado la presencia de compartimentos (subconjuntos de especies que interactúan con más frecuencia entre sí que con otras especies en la comunidad, en comparación con redes aleatorias) en redes tróficas marinas de alta resolución. En este sentido, Pérez-Matus et al. (2017) informaron 5 compartimentos para la red trófica submareal chilena, mientras que Rezende et al. (2009) encontraron para la red *Caribbean reef (I)* (incluida aquí) una significativa estructura compartimentada, más alta que la esperada aleatoriamente. Sin embargo, el presente estudio demuestra que, en general, las redes tróficas marinas tienden a tener bajos coeficientes de compartimentación ($\ll 1$): menos de la mitad de las redes (11 de 28) mostraron un coeficiente de compartimentación empírico significativamente más alto en comparación con la expectativa aleatoria ($CC_{\text{empírico}} > CC_{\text{aleatorio}}$ IC 99%). Como resultado, la compartimentación en los ecosistemas marinos es baja, lo que significa que las redes se caracterizan por especies tróficas altamente interconectadas en-

tre sí. Se ha sugerido que la arquitectura observada en las redes tróficas empíricas (i.e. topología de mundo pequeño) aumenta tanto la persistencia como la resistencia frente a perturbaciones y que la compartimentación es ventajosa en una comunidad porque dichos subconjuntos de especies amortiguan la propagación de extinciones (Stouffer y Bascompte, 2011; Gilarranz et al., 2017). Por lo tanto, el hecho de que el análisis de la mayor compilación de redes tróficas marinas complejas muestre estadísticamente que una baja proporción de redes presentan altos coeficientes de compartimentación revela que: 1) las redes tróficas marinas podrían ser frágiles y susceptibles a cambios estructurales con las consecuentes alteraciones en el funcionamiento del ecosistema, o 2) la influencia del coeficiente de compartimentación en la estabilidad y la viabilidad de las grandes comunidades marinas no es tan importante como se cree. Un tercer factor a tener en cuenta en este punto es la resolución de los niveles tróficos bajos, generalmente representados por unos pocos grupos grandes agregados (i.e. detrito, fitoplancton). Un número reducido de redes tróficas complejas en el ecosistema marino presenta altos cocientes unicelular / metazoos o productores / consumidores primarios (Tabla 2.1). La importancia de incluir especies microbianas (tales como cianobacterias, diatomeas pennadas y centrales, dinoflagelados, a modo de ejemplo) en los análisis estructurales de redes tróficas marinas ha sido recientemente sugerido por D'Alelio et al. (2016). Es importante considerar la diversidad de interacciones y la interconexión entre estas especies al definir las propiedades de una red trófica marina.

Se ha sugerido que el hecho de que las redes tróficas presenten bajos coeficientes de compartimentación con respecto a lo esperado aleatoriamente se debe al pequeño tamaño de red (baja diversidad) y la alta conectividad, características que exhiben las redes ecológicas y que contrastan con otros tipos de redes (i.e. neuronales, sociales y tecnológicas) (Dunne, 2006). En contraposición, en esta investigación se ha demostrado que las redes tróficas grandes (> 100 especies tróficas) también pueden presentar coeficientes de compartimentación relativamente bajos (e.g. *SW Pacific Ocean, Gulf of Alaska*), siguiendo lo que Camacho et al. (2002) sugirieron hace casi dos décadas atrás. Con respecto a la conectividad, las redes marinas de mundo pequeño presentaron un orden de magnitud de diferencia (0,12 - 0,01). Ni el tamaño de la red ni la complejidad (= conectividad) parecen jugar un papel importante en la explicación de la falta de estructuras compartimentadas en las redes tróficas marinas. Los nodos altamente conectados podrían ser la explicación si es que gran parte de sus interacciones no se restringen a un grupo de especies en particular. Estos hallazgos implican que las redes tróficas ricas en especies (de alta diversidad) en el ecosistema marino podrían no organizarse mediante la combinación de compartimentos, como se sugirió anteriormente para las redes tróficas en general (Riede et al., 2010).

Por otro lado, las redes de mundo pequeño parecen exhibir una variedad de distribuciones de grado (Amaral et al., 2000). Hasta la fecha, diversos estudios han identificado que las redes tróficas de mundo pequeño presentan distribuciones libres de escala o "potenciales" (Montoya y Solé, 2002; Gaichas y Francis, 2008; Bortanowski et al., 2016; Navia et al., 2016) y exponenciales (Camacho et al., 2002). Sin embargo, en esta investigación la mayoría de las redes marinas de mundo pequeño no exhibieron distribuciones de grado "potenciales" ni exponenciales sino que se ajustaron a modelos uniformes y log-normales. Este es el primer estudio que, utilizando una metodología estadística robusta (máxima verosimilitud y criterio de Akaike), presenta evidencia de la ocurrencia de distribución de grado uniforme en

redes tróficas de mundo pequeño. Sumado a las tres clases de redes de mundo pequeño propuestas por Amaral et al. (2000), se sugiere aquí una nueva clase: redes de escala uniforme, caracterizadas por una distribución de grado aproximadamente constante. Se ha planteado la hipótesis de que la presencia de distribuciones de grado uniforme en las redes tróficas puede ocurrir en redes relativamente pequeñas (= pocos nodos) y de alta conectividad (Dunne et al., 2002b). Se espera que las redes tróficas con este tipo de distribución sean más robustas a la extinción intencional de aquellos nodos más conectados que las redes con distribuciones más sesgadas (potenciales y exponenciales) (Albert et al., 2000; Estrada, 2007). Casi todas las redes tróficas marinas evaluadas en el presente estudio siguen el patrón sugerido por Dunne et al. (2002b), con la excepción de la red *Caribbean reef (I)* que es comparativamente grande ($S = 249$) y de baja conectividad ($C = 0,05$). Como ocurre en general con las distribuciones de grado de las redes tróficas (Dunne et al., 2002b), las redes de mundo pequeño en el ecosistema marino presentan una amplia variedad de distribuciones sugiriendo que existe una pobre correlación entre dicha propiedad y el patrón estructural de las redes tróficas marinas. Además, en contraste con lo esperado en redes empíricas (Dunne et al., 2002b; Montoya y Solé, 2002; Newman, 2003), se demostró en este estudio que las redes tróficas marinas empíricas muestran distribuciones de grado Poisson (e.g. *Baltic Sea* y *Simon Bay*).

Diversos análisis sugieren que el tamaño de la red, la conectividad y el patrón de distribución de grado son determinantes para la topología de mundo pequeño en redes complejas en general (Humphries y Gurney, 2008) y en redes tróficas en particular (Thompson y Townsend, 2000; Dunne et al., 2002c). Luego de aplicar una novedosa métrica para examinar varias clases de redes empíricas (sociales, informáticas, tecnológicas y biológicas), Humphries y Gurney (2008) concluyeron que la alta conectividad da como resultado un bajo nivel de mundo pequeño, confirmando lo sugerido también para redes tróficas (Dunne, 2006). Aunque no se han realizado análisis de correlación en la presente investigación, ninguno de los determinantes de la topología de mundo pequeño parece jugar un papel importante en la prevalencia de dicho patrón estructural en las redes tróficas marinas aquí estudiadas: el tamaño y la conectividad de las redes tróficas de mundo pequeño variaron de 39 a 442 y de 0,12 a 0,01 (un orden de magnitud de diferencia), respectivamente. Además, tres modelos diferentes se ajustaron a sus distribuciones de grado: "potenciales" (potencial y potencial truncado), log-normal y uniforme.

Conclusión

Luego de examinar las características asociadas a la topología de mundo pequeño (distancia mínima, coeficiente de compartimentación y distribución de grado) y al exponer las discrepancias entre los estudios anteriormente realizados, parece más que apropiada la aplicación de un método riguroso como el que se propone aquí si el objetivo es la búsqueda de un modelo universal y generalizado que explique el patrón estructural en las redes tróficas.

Las correlaciones sugeridas para las redes tróficas en general entre la distancia mínima, el coeficiente de compartimentación y la distribución de grado con el tamaño de la red y la conectividad en las redes tróficas (Dunne et al., 2002b; Williams et al., 2002; Vermaat et al., 2009; Riede et al., 2010), podrían no seguirse en la estructura de las redes marinas. Es crucial comprender mejor la topología y las posibles relaciones de escala entre las propiedades de las redes tróficas en los ecosistemas marinos, ya que la estructura de la red tiene profundas consecuencias en el funcionamiento de estos sistemas históricamente explotados por los seres humanos (Gaichas y Francis, 2008; Bornatowski et al., 2014; Navia et al., 2016; Pérez-Matus et al., 2017).

Este estudio representa el primer análisis riguroso de la topología de mundo pequeño y sus características asociadas en la compilación más amplia de redes tróficas marinas complejas examinadas hasta la fecha. Esto pretende aportar a resolver la "controversia del mundo pequeño" en las redes tróficas. La topología de mundo pequeño es un patrón estructural que no es frecuente ni se maximiza en las redes tróficas marinas; por lo tanto, probablemente no sea un modelo eficaz para estudiar la robustez, la estabilidad y la viabilidad de los ecosistemas marinos.

Anexo 2

Anexo 2.1. Comparación entre el método de determinación de mundo pequeño propuesto en esta investigación (SW) y la métrica definida por Humphries y Gurney (2008) (SWness).

SWness = métrica definida por Humphries y Gurney (2008); SWness_CI = intervalo de confianza 99% para SWness. DMe y DM_CI = distancia mínima empírica e intervalo de confianza 99% para redes aleatorias; CCe y CC_CI = coeficiente de compartimentación empírico e intervalo de confianza 99% para redes aleatorias. SWness = redes de mundo pequeño según Humphries y Gurney (2008); SW = redes de mundo pequeño según el método propuesto en este estudio. Se resaltan las redes que presentan topología de mundo pequeño.

Red trófica	SWness	SWness_CI	DMe ≤ DM_CI	CCe > CC_CI	SWness	SW
La Guajira	1,103	1,055	FALSO	VERDADERO	VERDADE- RO	FALSO
Benguela	0,564	1,035	FALSO	FALSO	FALSO	FALSO
NE US Shelf	0,654	1,010	FALSO	FALSO	FALSO	FALSO
Gulf of Cadiz	0,903	1,036	FALSO	VERDADERO	FALSO	FALSO
Baltic Sea	1,008	1,113	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Beagle Channel	1,063	1,127	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Angola	1,137	1,181	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Chilean rocky	0,590	1,022	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
<u>Gulf of Lions</u>	1,375	1,227	VERDADERO	VERDADERO	VERDADE- RO	VERDADERO
<u>Florida</u>	1,756	1,319	VERDADERO	VERDADERO	VERDADE- RO	VERDADERO
Simon Bay	1,040	1,788	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Celtic Sea	1,896	1,551	FALSO	VERDADERO	VERDADE- RO	FALSO
Cuba	0,822	1,026	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Jamaica	0,921	1,027	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Cayman Is.	0,868	1,026	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Monterey Bay	1,421	2,241	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Barents Sea Bo- real	2,380	1,185	FALSO	VERDADERO	VERDADE- RO	FALSO

<u>Caribbean reef (I)</u>	1,526	1,064	VERDADERO	VERDADERO	VERDADE- RO	VERDADERO
Caleta Potter	1,684	1,607	VERDADERO	FALSO	VERDADE- RO	FALSO
Southern Brazil	0,552	1,073	FALSO	FALSO	FALSO	FALSO
<u>Barents Sea Arctic</u>	2,757	1,474	VERDADERO	VERDADERO	VERDADE- RO	VERDADERO
Beach Peru	2,372	6,946	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Sanak intertidal	1,703	1,168	FALSO	VERDADERO	VERDADE- RO	FALSO
Sanak nearshore	2,242	1,095	FALSO	VERDADERO	VERDADE- RO	FALSO
SW Pacific Ocean	1,806	4,386	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Gulf of Alaska	0,343	1,221	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
Gulf of Tortugas	2,236	2,610	VERDADERO	FALSO	FALSO	FALSO
<u>Weddell Sea</u>	3,033	1,714	VERDADERO	VERDADERO	VERDADE- RO	VERDADERO

SECCIÓN II

Introducción

Los ecosistemas marinos antárticos, particularmente en la región del oeste de la Península Antártica, están sufriendo importantes cambios ambientales (Gutt et al., 2015). Tanto en la atmósfera como en el océano superficial el calentamiento es evidente desde la década de 1950 (Gille, 2002; Vaughan et al., 2003; Turner et al., 2013) a través de alteraciones en la dinámica del hielo marino (duración, retroceso y avance) (Stammerjohn et al. al., 2008) y las tasas de retroceso y derretimiento glaciar (Pudelko et al., 2018), todos ellos modificando las aguas superficiales del océano antártico. Acompañando estos fenómenos, los cambios de salinidad en el océano austral han sido atribuidos al efecto de variables tales como el aumento de la precipitación (Helm et al., 2010), aumento del derretimiento de la base de las plataformas de hielo (Paolo et al., 2015) y al incremento en el derretimiento de hielo marino (Haumann et al., 2016).

En las últimas décadas, más del 75% de los glaciares en la Península Antártica presentaron tasas de retroceso glaciar en incremento (Cook et al., 2005; Turner et al., 2016), intensificando la descarga glaciar a zonas costeras y regiones de plataforma (Vaughan, 2006). La descarga de agua de deshielo es un determinante clave en el medio marino, impactando en la circulación oceánica, el nivel del mar y la productividad del ecosistema (Meredith et al., 2018). Los principales impactos del derretimiento glaciar en los sistemas costeros se relacionan con la entrada de material litogénico y partículas orgánicas y agua dulce. La respuesta de los ecosistemas al derretimiento de los glaciares ha sido reportada mediante el estudio de especies y comunidades pelágicas y bentónicas en el oeste de la Península Antártica (e.g. Pasotti et al., 2015b; Campana et al., 2018; Dayton et al., 2019). En los fiordos antárticos, tales como Caleta Potter (Isla 25 de mayo, Shetland del Sur), la descarga de agua de deshielo glaciar es una de los principales factores de perturbación y se sugiere que controla la dinámica de las comunidades costeras (Meredith et al., 2018). La mayoría de las investigaciones citadas se han centrado en el impacto del aumento de los sedimentos (partículas litógenas), demostrando cambios drásticos en especies clave como el krill (Fuentes et al., 2016), fitoplancton (Sedwick et al., 1997; Schloss et al., 2014) y comunidades bentónicas (Quartino et al., 2013; Sahade et al., 2015; Jerosch et al., 2018). Por otro lado, algunos pocos análisis se han realizado sobre el efecto de los cambios en la salinidad impulsados por los aportes de agua dulce del derretimiento glaciar (Moline et al., 2004; Piquet et al., 2011; Hernando et al., 2015).

La respuesta del fitoplancton a la variabilidad climática depende principalmente de la dinámica del hielo marino y de la física de las capas superficiales del océano (Schloss et al., 2002; Schofield et al. 2017). La estabilidad de las capas superficiales, consecuencia de las variaciones estacionales de temperatura y salinidad y de la mezcla provocada por los vientos, es fundamental para explicar la dinámica de las floraciones de fitoplancton en la Península Antártica (Schloss et al., 2012; Venables et al., 2013). En términos de biomasa (Clorofila *a*), son los forzantes de escala local más que los fenómenos climáticos de gran escala (ENSO -El Niño Southern Oscillation- y SAM -Southern Annular Mode-, por sus siglas en in-

glés) los que determinan el comportamiento del fitoplancton (Kim et al., 2018). Una mejor comprensión de la influencia de las fuerzas locales (como el aporte de agua dulce por derretimiento glaciar) en la comunidad del plancton, será de gran ayuda para evaluar y predecir los efectos de la misma en todo el ecosistema. Luego de una extensa revisión sobre los principales factores ambientales que definen la estructura y función de las comunidades de fitoplancton, Deppeler y Davidson (2017) ven la necesidad de más estudios en todas las regiones del océano austral para determinar los umbrales de estrés inducidos por las variaciones climáticas en las comunidades de fitoplancton.

Los estudios de modelado de fitoplancton en la Antártida se enfocan normalmente en análisis de biomasa y productividad en aguas pelágicas (e.g. Mitchell y Holm-Hansen, 1991; Moline et al., 1998; Kaufman et al., 2017) o zonas relacionadas con el hielo marino (e.g. Lancelot et al., 1993; Taylor et al., 2013; Li et al., 2016), efectos de la radiación ultravioleta (e.g. Neale et al., 1998; Ferrero et al., 2006; Fritz et al., 2008; Smyth et al., 2012) y/o conjuntos de datos obtenidos de imágenes satelitales (e.g. Dierssen y Smith, 2000; Greg y Rousseaux, 2014; Soppa, 2015; Pereira y García, 2018; Dutkiewicz et al., 2019). En general, las herramientas de modelado son escasamente utilizadas para investigar la respuesta del plancton a los cambios ambientales locales en los ecosistemas costeros de la Península Antártica. El primer modelo, aunque conceptual, que se construyó para abordar los cambios del fitoplancton en áreas costeras antárticas es el de Schloss et al. (2002), posteriormente validado (Schloss et al., 2014).

El objetivo principal del presente estudio es investigar el efecto de los cambios de salinidad en la comunidad de plancton, enfocándose en la respuesta del fitoplancton, mediante el uso de modelos dinámicos.

Capítulo 3

Efectos del derretimiento glaciar en la comunidad de plancton de la Península Antártica: un modelo simple NPZ

Resumen

En las últimas décadas, más del 75% de los glaciares en la Península Antártica se ha visto afectado por el aumento de las tasas de derretimiento, intensificando la descarga glaciar en zonas costeras. El derretimiento glaciar es un factor ambiental determinante en el ecosistema marino, ya que impacta en las productividades primaria y secundaria. En este estudio se aplicó un modelo matemático para investigar la influencia de los cambios de salinidad en la comunidad de plancton como consecuencia del derretimiento glaciar. El modelo construido es del tipo N-P-Z (Nutrientes-Fitoplancton-Zooplancton, por sus siglas en inglés), con dos compartimentos de fitoplancton (pequeño: $\leq 20 \mu\text{m}$ y grande: $> 20 \mu\text{m}$). El efecto de la salinidad se representó como un factor de mortalidad para ambos grupos de fitoplancton. La calibración del modelo se realizó a partir de datos experimentales de Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Península Antártica) y se analizaron la sensibilidad y estabilidad del mismo. Los resultados de comparación entre los datos experimentales y los simulados se analizó mediante un modelo de regresión tipo II ($R^2 > 0,72$). La tasa de crecimiento del fitoplancton resultó ser el parámetro más importante en la modulación de la dinámica del fitoplancton, tanto en condiciones óptimas (34 ups) como no óptimas de salinidad (30 ups). El análisis de estabilidad evaluado en un amplio rango de valores de la tasa de crecimiento ($0,10 - 1,50 \text{ día}^{-1}$) muestra que el fitoplancton pequeño alcanza el estado de equilibrio con valores más bajos que el fitoplancton de mayor tamaño. Esto sugiere que el fitoplancton pequeño tiene mayor probabilidad de sobrevivir en condiciones no óptimas de salinidad. Al evaluar analíticamente el punto de equilibrio del modelo se exhibe que el incremento en la biomasa de fitoplancton no se traduce en un incremento de su propia biomasa, sino que contribuye a la biomasa del zooplancton. Asimismo, el modelo muestra que tasas de pastoreo altas producen una menor biomasa de zooplancton en el equilibrio, lo que sugiere una estrategia prudente para el depredador. Este modelo NPZ aplicado y calibrado para el caso de estudio Caleta Potter puede ser de gran utilidad para evaluar y contrastar la dinámica de la comunidad de plancton en otras regiones de la Península Antártica donde numerosos glaciares están retrocediendo y aportando importantes flujos de agua dulce a las costas.

Introducción

En el capítulo 3 se construyó un modelo dinámico simple que representa los principales procesos biológicos que ocurren en las poblaciones que conforman una comunidad de plancton. Para esto, se utilizó un modelo NPZ (*Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton*, por sus siglas en inglés), una herramienta común y exitosa para estudiar la dinámica del plancton (e.g. Edwards y Brindley, 1996; Mitra et al., 2007; Kloosterman et al., 2016). Las ventajas de los modelos NPZ son varias: calibración confiable con datos existentes, número conveniente de variables de estado (N, P y Z) que permiten soluciones analíticas, y la posibilidad de calcular y estudiar los puntos de equilibrio de la comunidad (Franks, 2002).

La novedad de esta investigación radica no solo en la evaluación de la influencia de una fuerza local predominante (descarga de agua dulce por derretimiento glaciar) en el equilibrio y estabilidad de la comunidad de plancton.

Materiales y métodos

Modelo conceptual

El modelo construido en este estudio tiene la estructura Nutrientes-Fitoplancton-Zooplancton (NPZ, por sus siglas en inglés). Se agregó complejidad al compartimento de fitoplancton dividiéndolo en fitoplancton pequeño ($\leq 20 \mu\text{m}$) y fitoplancton grande ($> 20 \mu\text{m}$). Dicha partición se justifica por el hecho de que la respuesta de la comunidad de fitoplancton marino a la salinidad depende del tamaño (Hernando et al., 2015). El tamaño del fitoplancton se correlaciona con características fisiológicas tales como crecimiento, fotosíntesis, tasas de respiración, absorción de luz (Finkel, 2001), así como con la respuesta a los cambios ambientales (Edwards et al., 2015; Sommer et al., 2017). El compartimento zooplancton representa un protista o zooplancton herbívoros (Sailley et al., 2013; Morison y Menden-Deuer, 2018).

conde este modo, las cuatro variables de estado utilizadas en este modelo N-Ps-PI-Z (nutrientes, - fitoplancton pequeño, - fitoplancton grande, - zooplancton) permiten representar los principales procesos ecológicos que ocurren en una comunidad característica de plancton (Figura 3.1). Una breve descripción de las interacciones tróficas que se establecen en una comunidad de plancton es la siguiente: diferentes grupos de fitoplancton consumen nutrientes a tasas características y el zooplancton pastorea sobre su presa, el fitoplancton, a tasas que dependen de la talla de la presa. La materia orgánica que es producida cuando los grupos de plancton excretan y/o se mueren se transforma en nutrientes inorgánicos disponibles para los organismos autótrofos mediante el proceso de nitrificación.

Con el objetivo de evaluar la respuesta de la comunidad de plancton a la variación de salinidad generada por la entrada de agua dulce a través del derretimiento glaciar se incluyó explícitamente en el modelo NPZ una función que describe el efecto de los cambios de salinidad en el fitoplancton como un factor de mortalidad. Este factor simula la consecuencia última del estrés osmótico.

El modelo N-Ps-PI-Z se dividió en dos submodelos para obtener una mejor aproximación a los siguientes puntos de interés:

1. El submodelo N-Ps-PI se utilizó para estudiar el efecto directo de la variación de salinidad en la comunidad de fitoplancton. Los parámetros de dicho modelo se ajustaron y calibraron con datos experimentales (Hernando et al., 2015). El compartimento zooplancton Z no está considerado aquí ya que los experimentos mencionados excluyeron la comunidad de zooplancton (ver descripción abajo). Por lo tanto, se desestimó el impacto del pastoreo en este submodelo.
2. El submodelo Ps-PI-Z se utilizó con el objetivo de evaluar los puntos de equilibrio y la estabilidad de la comunidad planctónica y analizar la influencia de los cambios de salinidad sobre ellos. Aquí los esfuerzos se concentraron en el compartimento zooplancton Z considerando que los nutrientes no son un factor limitante para el crecimiento del fitoplancton durante el verano antártico (Ducklow et al., 2012; Annett et al., 2013; Kim et al., 2016).

Es importante mencionar algunos detalles sobre los datos experimentales que se utilizaron para ajustar y calibrar el modelo N-Ps-PI. Los experimentos se realizaron en Caleta Potter (Isla 25 de mayo), islas Shetland del Sur, Antártida (62°14' S, 58°38' O) durante febrero y marzo 2011 (Hernando et al., 2015). El experimento se llevó a cabo durante 8 días, usando un ensamble natural de plancton colocado en 6 tanques de 100 L (microcosmos) donde la temperatura era regulada según las condiciones ambientales mediante el bombeo de agua directamente desde la caleta. El agua dentro de los microcosmos se obtuvo de la caleta externa (ver Figura 1.1) y se filtró a través de una red Nitex de 300 μm Nitex para evitar el paso de mesozooplancton y organismos más grandes. No se agregaron nutrientes al agua. El diseño experimental incluyó dos tratamientos de salinidad (tres repeticiones por tratamiento): un control con salinidad ambiente (34 ups o salinidad normal) y condiciones de menor salinidad (30 ups o baja salinidad). El valor para el tratamiento de baja salinidad se estableció de acuerdo con las mediciones promedio, tomadas antes del experimento, de los 5 m superiores de Caleta Potter en un área cercana al glaciar Fourcade durante un evento de entrada de agua dulce en la temporada de verano 2010-11.

Al utilizar los experimentos como datos observados el objetivo es obtener parámetros poblacionales y fisiológicos que permitan extender el efecto de la salinidad en el tiempo a través del modelo.

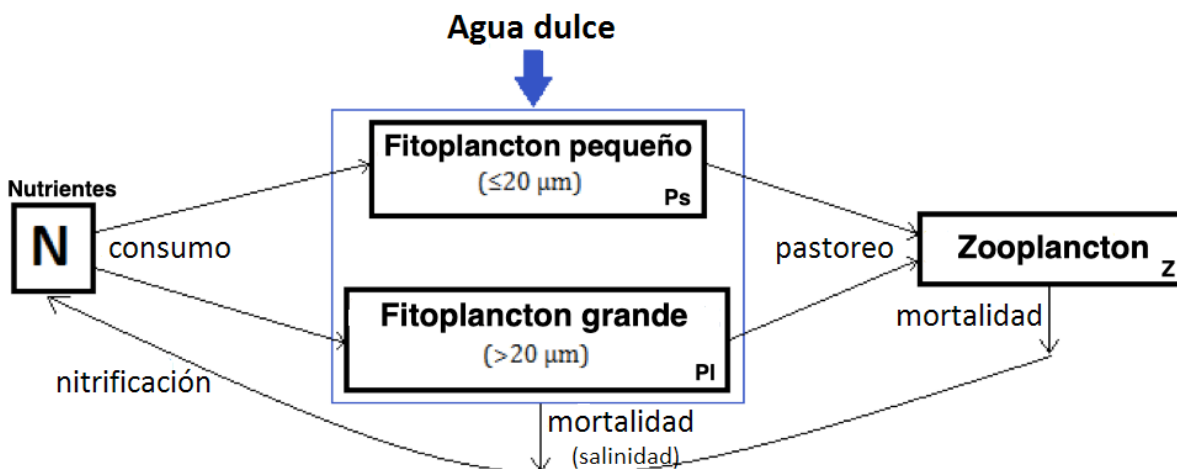


Figura 3.1. Modelo conceptual N-Ps-PI-Z de los principales procesos ecológicos que ocurren en una comunidad de plancton y los efectos de la variación de salinidad por entrada de agua dulce. Cada rectángulo corresponde a un compartimento o variable de estado del modelo, las flechas delgadas representan los flujos y la flecha gruesa los posibles efectos deletorios en el fitoplancton.

Formulación matemática

La formulación matemática del modelo se realizó utilizando un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias, aplicando el método de Euler para resolverlo. Como se mencionó, el modelo fue subdividido en dos. Por lo tanto, el conjunto de ecuaciones que se muestra a continuación seguirá dicha división:

Submodelo N-Ps-PI

$$\frac{dN}{dt} = \left[\left(mors \cdot Ps + f(S)_s \right) \cdot Ps + \left(morl \cdot Pl + f(S)_l \right) \cdot Pl \right] \cdot nit - \frac{us \cdot N}{kns + N} \cdot Ps - \frac{ul \cdot N}{knl + N} \cdot Pl$$

$$\frac{dPs}{dt} = \frac{us \cdot N}{kns + N} \cdot Ps - mors \cdot Ps^2 - f(S)_s \cdot Ps$$

$$\frac{dPl}{dt} = \frac{ul \cdot N}{knl + N} \cdot Pl - morl \cdot Pl^2 - f(S)_l \cdot Pl$$

donde N representa nutrientes, principalmente formas de nitrógeno, y Ps y Pl simbolizan el fitoplancton pequeño y grande, respectivamente.

La dinámica del fitoplancton pequeño y grande se describió de manera similar, donde el consumo de nutrientes fue simulado mediante la ecuación de Michaelis-Menten y representa el principal término de ganancia de biomasa. Además, la excreción y la mortalidad natural ($mors$ y $morl$) se incluyeron como una tasa de pérdida no lineal denso-dependiente. El efecto de la salinidad sobre el fitoplancton $f(S)$ se describe a continuación. Vale la pena mencionar que en la ecuación de nutrientes dN/dt se incluyó una tasa de nitrificación (nit) con el objetivo de representar una regeneración de nutrientes.

Submodelo Ps-Pl-Z

$$\frac{dPs}{dt} = gr_s \cdot Ps - mors \cdot Ps^2 - qs \cdot Z \cdot Ps - f(S)_s \cdot Ps \quad (1)$$

$$\frac{dPl}{dt} = gr_l \cdot Pl - morl \cdot Pl^2 - ql \cdot Z \cdot Pl - f(S)_l \cdot Pl \quad (2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = qs \cdot Z \cdot Ps \cdot e_T + ql \cdot Z \cdot Pl \cdot e_T - morz \cdot Z \quad (3)$$

donde Ps y Pl simbolizan el fitoplancton pequeño y grande, y Z representa el zooplancton.

Esta subdivisión del modelo conceptual considera un sistema depredador-presa, con dos presas Ps y Pl y un depredador Z . Dado que la concentración de nutrientes no es un factor limitante en el verano antártico, como se mencionó anteriormente, la expresión para el consumo de nutrientes por el fitoplancton (ecuación de Michaelis-Menten en el modelo N-Ps-Pl) fue reemplazada por una tasa de crecimiento constante: gr_s (fitoplancton pequeño) o gr_l (fitoplancton grande). La dinámica de la presa es exactamente la misma que en el modelo N-Ps-Pl con la adición de un término de depredación que sigue la ley de "acción de masas" o respuesta lineal (Hastings, 2013). La dinámica del zooplancton fue modelada de la manera más simple posible: decaimiento exponencial en ausencia de sus presas ($morz$) y crecimiento lineal con respuesta aditiva a la densidad de las mismas.

El efecto de la salinidad $f(S)$ se simuló como un factor de mortalidad para ambos grupos de fitoplancton y no para el zooplancton, que tiene la capacidad de evitar condiciones de salinidad desfavorables. A pesar de que la representación del efecto de la salinidad en el fitoplancton podría haberse simulado como un impacto sobre su crecimiento, el estrés osmótico que provocan los cambios de salinidad causa daños en la membrana celular vía peroxidación lipídica (Aziz y Lahrer 1998), incidiendo realmente en la mortalidad. Para simular el efecto de la salinidad se aplicó la siguiente función parabólica:

$$f(S)_i = m_i \cdot \left[v_i \cdot (S - S_{opt})^2 \right]$$

donde m_i es la tasa máxima de mortalidad dependiente de la salinidad, v_i es la vulnerabilidad del fitoplancton a la variación de salinidad, S es la salinidad ambiental y S_{opt} es la salinidad óptima para el crecimiento. El subíndice i representa cada uno de los grupos de fitoplancton, s = fitoplancto pequeño y l = fitoplancton grande (ver ecuaciones 1 y 2). El efecto de la salinidad se representó como una función parabólica ya que la mortalidad del fitoplancton por cambios en la salinidad muestra un mínimo (vértice) cuando la salinidad ambiental es igual al valor óptimo y aumenta a medida que la salinidad se desvía de éste (Figura 3.2). Tal representación matemática es apoyada por varios estudios realizados en fitoplancton marino a nivel fisiológico y comunitario (Dube et al., 2010; Belkin et al., 2015; Hernando et al., 2015; Stefanidou et al., 2018). El efecto de la salinidad también depende de la biomasa del fitoplancton (ver ecuaciones 1 y 2).

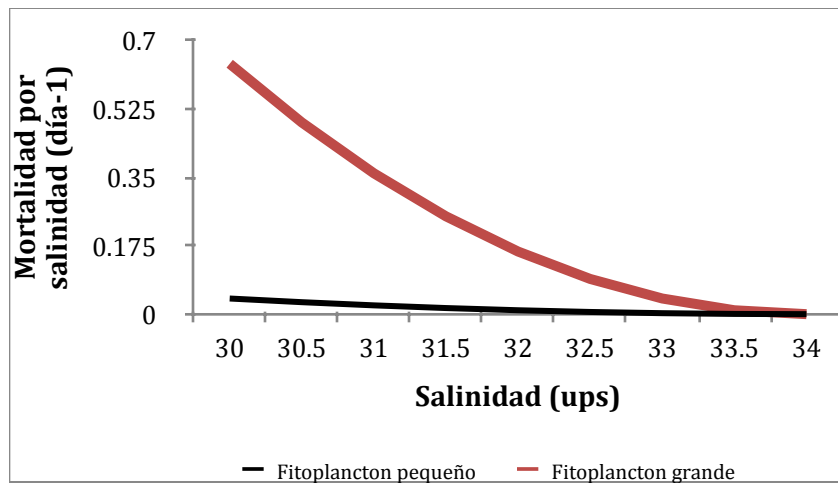


Figura 3.2. Efecto de la salinidad $f(S)$; en el fitoplancton representado como una función parabólica para la mortalidad. En este caso, 34 ups es la salinidad óptima de crecimiento ya que el efecto de mortalidad es mínimo. Parámetros: $S_{opt} = 34$; $m_s = 0.10$; $m_l = 0.20$; $v_s = 0.025$; $v_l = 0.25$.

Bondad de ajuste, análisis de sensibilidad y estabilidad

La bondad de ajuste de la calibración del modelo N-Ps-PI se evaluó mediante un modelo de regresión II contra los datos experimentales (Hernando et al., 2015). Este método es una regresión lineal simple utilizada cuando la variable de respuesta y la variable explicativa son aleatorias. Siguiendo a Legendre y Legendre (2012) se aplicó el método 'major axis', ya que el modelo a probar contiene variables aleatorias y las observaciones y simulaciones están en las mismas unidades. En el método 'major axis', la cantidad que se minimiza es la suma, sobre todos los puntos, de las distancias euclidianas al cuadrado entre los puntos y la línea de regresión. Los valores observados y simulados fueron comparados graficando los datos observados en el eje y y los datos simulados en el eje x, de acuerdo a lo sugerido por Piñeiro et al. (2008). Si el modelo se ajusta bien a los datos, se espera que la pendiente y la intersección de la ecuación de regresión sean cercanas a 1 y 0, respectivamente. La pendiente y la intersección describen la consistencia y el sesgo del modelo, respectivamente (Smith y Rose, 1995). Se evaluó la pendiente de regresión por permutación (99) y se calculó el intervalo de confianza del 95% (Legendre y Legendre, 2012). También se calculó un coeficiente de determinación (R^2). Los análisis de regresión del modelo II se llevaron a cabo con el paquete R "lmodel2" (Legendre, 2018). La distribución residual de cada regresión se evaluó utilizando la prueba de Shapiro-Wilk (ver Anexo 3).

Se realizó un análisis de sensibilidad para estimar el efecto de los valores de los parámetros en el resultado del modelo. Estrictamente hablando, tal análisis examina la divergencia e incertidumbre en la estimación de parámetros (Cariboni et al., 2007). Dicho análisis se realizó exclusivamente para el submodelo N-Ps-PI, submodelo mediante el cual se hicieron estimaciones numéricas. Cada parámetro fue alterado, uno a la vez, en una proporción fija (10%) con respecto a su valor original, realizando los análisis en escenarios de salinidad normal y salinidad baja. La importancia del parámetro fue evaluada mediante la función de sensibilidad $Sens_{ij}$, que representa la sensibilidad de las variables del modelo S_{ij} a parámetros individuales en el tiempo:

$$Sens_{ij} = \sqrt{\frac{1}{n} \cdot \sum_{j=1}^n S_{ij}^2}; S_{ij} = \frac{pert_i - ref_i}{pert_j \cdot ref_j}$$

donde S_{ij} es la sensibilidad de la variable i del modelo cuando se altera el parámetro j , n es el paso de tiempo para el resultado del modelo y $pert_i/ref_i$ y $pert_j/ref_j$ son los cocientes entre los valores perturbados y de referencia para cada variable i y parámetro j analizado, respectivamente. Los análisis de sensibilidad fueron realizados con el paquete R "FME" (Soetaert y Petzoldt, 2010). Este tipo de análisis es de utilidad para comprender mejor los principales factores que controlan la dinámica del modelo.

Además, se evaluaron los puntos de equilibrio y la estabilidad de la comunidad planctónica en condiciones de salinidad normal y salinidad baja en el submodelo Ps-PI-Z. Como primer paso, se analizó el comportamiento de cada grupo de fitoplancton por separado y la posición de los puntos de equilibrio mediante una técnica gráfica: tasa de cambio (dPs/dt o dPI/dt) en función de la biomasa de fitoplancton (Ps o PI). En estas gráficas los puntos de equilibrio se alcanzan en aquellos valores de biomasa don-

de la curva cruza el eje x; en estos puntos la tasa de cambio es 0. El comportamiento del fitoplancton se exploró en un amplio rango de posibles parámetros críticos o de control: tasa de crecimiento gr_s o gr_l ($0,10 - 1,50 \text{ día}^{-1}$) y tasa máxima de mortalidad dependiente de la salinidad ms o ml ($0,10 - 1,50 \text{ día}^{-1}$) (también aquí los índices "s" y "l" representan fitoplancton pequeño y grande, respectivamente). Una vez localizado un punto de equilibrio, el tipo de equilibrio se determinó a partir del cálculo de la matriz jacobiana. El signo del valor de esta matriz se refiere a la estabilidad del punto de equilibrio: signo positivo denota inestabilidad, signo negativo indica equilibrio estable y 0 es un punto silla (Hastings, 1997). Se generaron diagramas de bifurcación para comprender mejor el efecto del parámetro crítico en las propiedades de estabilidad de los equilibrios. Estos diagramas permiten examinar de manera precisa el equilibrio en un continuo de variación de parámetros. Finalmente, se analizó cualitativamente el equilibrio donde los tres grupos de plancton (Ps , Pl y Z) fueron considerados explícitamente.

Tabla 3.1. Símbolo, definición, unidades y valores calibrados obtenidos después de ajustar el modelo a los datos experimentales. Los valores corresponden a los escenarios de salinidad baja (30 ups) y normal (34 ups). Concentraciones iniciales y biomásas corresponden a datos experimentales (Hernando et al., 2015).

Símbolo	Definición	Unidad	Valor
N	Concentración nitratos	mmol N m^{-3}	7,90 (30); 11,54 (34)
Ps	Biomasa fitoplancton pequeño	mmol N m^{-3}	0,003 (30); 0,018 (34)
Pl	Biomasa fitoplancton grande	mmol N m^{-3}	0,57 (30); 0,77 (34)
Z	Biomasa zooplancton	mmol N m^{-3}	
us	Tasa máxima consumo Ps	día^{-1}	0,82 (30); 0,72 (34)
kns	Cte. saturación media, Ps	mmol N m^{-3}	0,50 (30 y 34)
$mors$	Mortalidad natural, Ps	día^{-1}	0,02 (30 y 34)
ul	Tasa máxima consumo, Pl	día^{-1}	0,50 (30 y 34)
knl	Cte. saturación media, Pl	mmol N m^{-3}	0,50 (30 y 34)
$morl$	Mortalidad natural, Pl	día^{-1}	0,01 (30 y 34)
nit	Tasa nitrificación	día^{-1}	1 E-4 (30 y 34)
gr_s	Tasa crecimiento, Ps	día^{-1}	
gr_l	Tasa crecimiento, Pl	día^{-1}	
qs	Tasa pastoreo sobre Ps	$(\text{mmol N})^{-1} \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$	0,11 (30 y 34)#
ql	Tasa pastoreo sobre Pl	$(\text{mmol N})^{-1} \text{ m}^3 \text{ día}^{-1}$	0,10 (30 y 34)##
e_T	Eficiencia conversión, Z	Adimensional	

<i>morz</i>	Mortalidad, Z	día ⁻¹	
Efecto de la salinidad $f(S)$			
<i>Sopt</i>	Salinidad óptima, Ps y Pl	ups	34
<i>v_s</i>	Vulnerabilidad, Ps	Adimensional	0,025
<i>v_l</i>	Vulnerabilidad, Pl	Adimensional	0,25
<i>m_s</i>	Mortalidad máxima, Ps	día ⁻¹	0,10
<i>m_l</i>	Mortalidad máxima, Pl	día ⁻¹	0,20

* E-4= x10⁻⁴.

obtenido de Morison and Menden-Deuer (2018).

modificado de Morison and Menden-Deuer (2018): 10% menos que q_s (pastoreo sobre Ps), porque el compartimento de zooplancton tiene preferencia por el fitoplancton pequeño.

A pesar de que el modelo construido no presenta diferencias importantes con aquellos modelos NPZ comúnmente aplicados en investigaciones de plancton (Franks, 2002), la novedad del modelo planteado aquí reside en la inclusión de una función que ayuda a entender el efecto de la variación de salinidad como un factor de mortalidad en el fitoplancton marino. Asimismo, el hecho de llevar a cabo análisis de sensibilidad, equilibrio y estabilidad en el mismo estudio es innovador para el estudio del impacto de una variable ambiental en la dinámica poblacional planctónica aplicado en un ecosistema antártico.

Resultados

Bondad de ajuste y análisis de sensibilidad: modelo N-Ps-PI

La calibración del modelo se realizó con datos experimentales tomados del trabajo de Hernando et al (2015). Los parámetros de la función de salinidad $f(S)$, tasa máxima de mortalidad y vulnerabilidad, fueron ajustados de manera diferencial para cada grupo de fitoplancton. Mientras que las células de menor tamaño tienen la capacidad de resistir y crecer en condiciones de salinidad alejadas de su óptimo (34 ups), el fitoplancton grande ($> 20 \mu\text{m}$) se muestra relativamente más vulnerable a condiciones no óptimas. En este contexto, se establecieron valores más altos de mortalidad máxima y vulnerabilidad para el compartimento de fitoplancton grande (Tabla 3.1).

La bondad de ajuste entre los datos simulados y observados se evaluó en condiciones de salinidad normal y salinidad baja (Figura 3.3). El modelo de regresión II mostró que en todos los casos (fitoplancton pequeño y grande en salinidades normal y baja) los valores de la pendiente fueron cercanos a 1 y estadísticamente significativos, así como sus intervalos de confianza al 95% (Figura 3.4). Los resultados detallados de la regresión del modelo II y la distribución de sus residuales se encuentran en el Anexo 3.1 y 3.2.

Cabe destacar la precisión del modelo en reproducir la dinámica de las poblaciones de fitoplancton pequeño y grande en condiciones de salinidad baja (Figura 3.3b). En todos los casos, el coeficiente de determinación (R^2) fue mayor a 0.72 (Figura 3.4). Los valores de los parámetros obtenidos al calibrar el modelo con los datos experimentales se muestran en la Tabla 3.1.

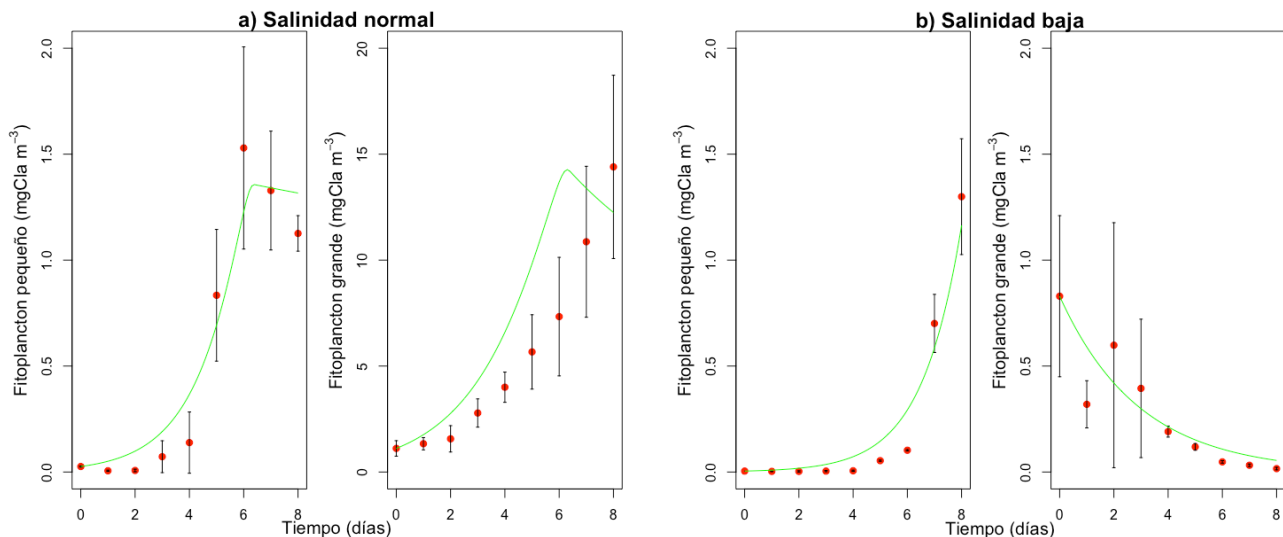


Figura 3.3. Comparación entre datos simulados (curvas; modelo N-Ps-PI) y observados (medias y barras de desviación estándar; Hernando et al. 2015), en condiciones de salinidad normal (a) y salinidad baja (b).

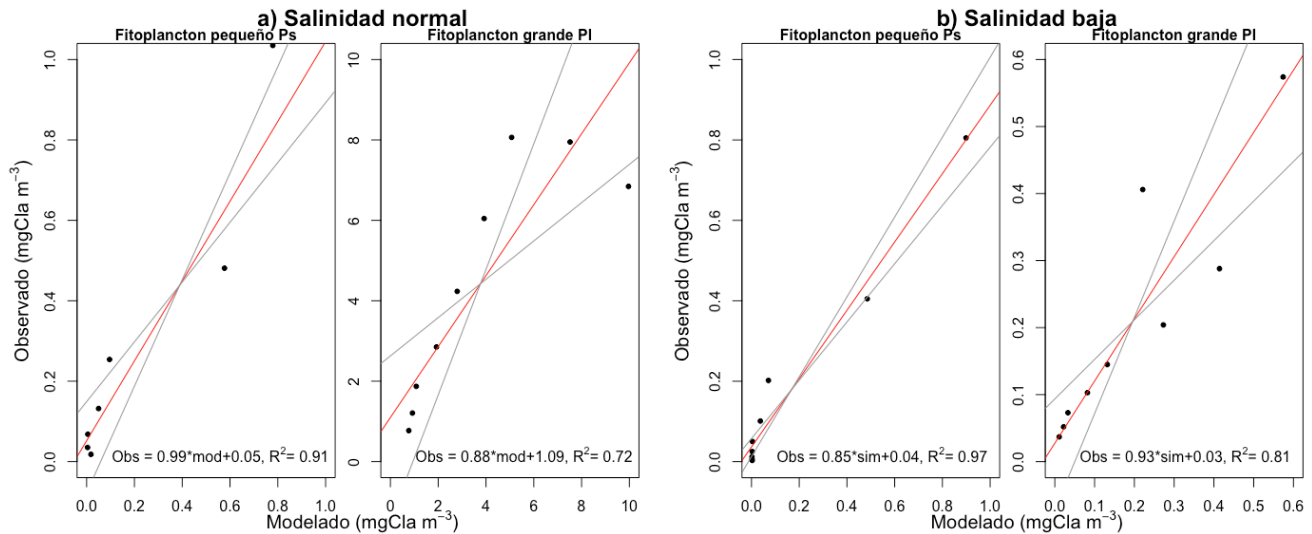


Figura 3.4. Modelo de regresión II. Datos modelados (eje x) y observados (eje y). Se muestra la curva obtenida de la ecuación de regresión (pendiente + intercepción, línea roja) y sus intervalos de confianza al 95% (línea gris), en condiciones de salinidad normal (a) y salinidad baja (b). R^2 es el coeficiente de determinación.

El análisis de sensibilidad (alteración del parámetro $\pm 10\%$) mostró que en condiciones de salinidad normal la dinámica del fitoplancton pequeño está controlada por su propia tasa de consumo y por la tasa de consumo del fitoplancton grande *ul* (Figura 3.5a). De forma similar, el comportamiento del fitoplancton grande es sensible a su propia tasa de consumo *ul* y también a la tasa de consumo de la clase pequeña *us*. El fitoplancton grande es radicalmente más sensible a su propio parámetro de crecimiento (Figura 3.5a). Asimismo, ambos grupos de fitoplancton exhiben la mayor sensibilidad entre los días 5 a 7, coincidentemente con la fase de crecimiento exponencial (Figura 3.5a y ver Figura 3.3a).

En condiciones de salinidad baja, para el fitoplancton pequeño, los resultados del análisis de sensibilidad muestran que su propia tasa de consumo y la de su competidor son un factor controlador esencial. La dinámica del fitoplancton pequeño presenta una alta sensibilidad a estos parámetros cuando la población está creciendo exponencialmente, de manera similar a las condiciones de salinidad normal (Figura 3.5b, días 5-7). Por otro lado, la población de fitoplancton grande está controlada mayoritariamente por su propia tasa de consumo *ul* (Figura 3.5b).

Los resultados numéricos de la función de sensibilidad se muestran en Anexo 3.3.

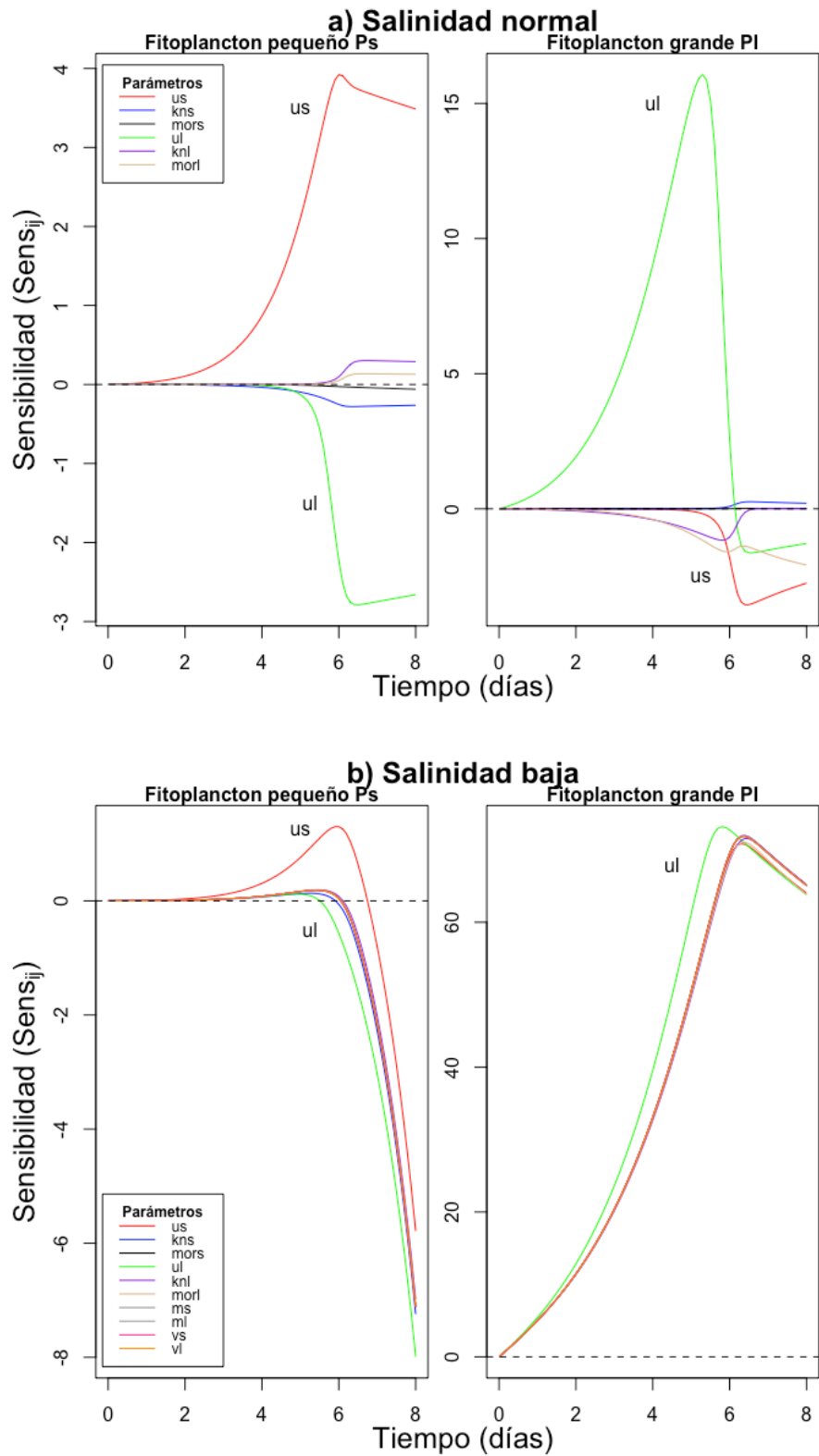


Figura 3.5. Sensibilidad de las variables de estado fitoplancton pequeño y grande ($Sens_{ij}$) en condiciones de salinidad normal (a) y salinidad baja (b), cuando los valores de los parámetros se alteran en +10%. La situación de disminución (-10%) se muestra en el Anexo 3.4.

Equilibrio y estabilidad: modelo Ps-PI-Z

Primero se analizó el comportamiento en equilibrio de cada grupo de fitoplancton, en condiciones de salinidad normal y baja, mediante una técnica gráfica. Después de explorar el equilibrio en un amplio rango de tasas de crecimiento ($0,10 - 1,50 \text{ día}^{-1}$), se encontró que solo existe un punto de equilibrio no trivial (i.e., diferente de cero) para cada valor de dicha tasa y que ese punto es estable (Figura 3.6).

En condiciones de salinidad normal, el fitoplancton grande alcanzó una mayor biomasa de equilibrio que el fitoplancton pequeño frente a la misma tasa de crecimiento. Por ejemplo, a una tasa de $0,10 \text{ día}^{-1}$, las biomases en equilibrio alcanzadas fueron $9,99$ y $4,99 \text{ mgCla m}^{-3}$ para el fitoplancton grande y pequeño, respectivamente (Figura 3.6, Anexo 3.5). Por otro lado, en condiciones de salinidad baja, la biomasa de equilibrio evaluada para el fitoplancton pequeño a la tasa de crecimiento mencionada fue de $2,99 \text{ mgCla m}^{-3}$, evidenciando una disminución de la biomasa de equilibrio (Figura 3.6, Anexo 3.5). En estas condiciones el fitoplancton grande alcanzó el equilibrio a tasas de crecimiento mayores a $0,80 \text{ día}^{-1}$. A una tasa de $0,90 \text{ día}^{-1}$, por ejemplo, dicho fitoplancton presentó una biomasa en equilibrio de $9,99 \text{ mgCla m}^{-3}$.

Estos resultados muestran que en el caso del fitoplancton pequeño, condiciones no óptimas de salinidad generaron una importante disminución en la biomasa de equilibrio examinada a la misma tasa de crecimiento: $0,10 \text{ día}^{-1}$. En contraposición, biomases de equilibrio en el fitoplancton grande se lograron a tasas mayores a $0,80 \text{ día}^{-1}$.

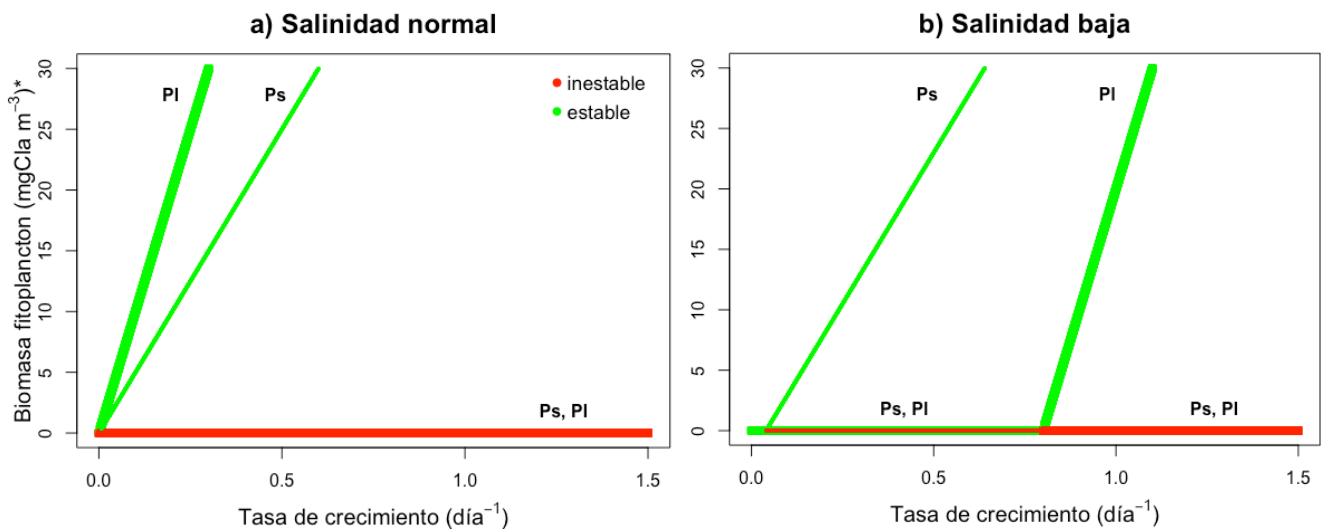


Figura 3.6. Comportamiento del fitoplancton en el equilibrio cuando se altera la tasa de crecimiento. Diagramas de bifurcación para fitoplancton pequeño y grande en condiciones de salinidad normal (a) y salinidad baja (b). El eje y representa la biomasa de fitoplancton en equilibrio (mgCla m^{-3}). Los parámetros utilizados se muestran en la tabla 3.1.

Además, se evaluó la solución analítica para el equilibrio teniendo en cuenta el sistema de ecuaciones diferenciales completo del modelo Ps-PI-Z. Para esto se simulaban distintos escenarios. El primer esce-

nario evaluado es el que ocurre en la Península Antártica en los meses de otoño e invierno, cuando la presión de pastoreo sobre el fitoplancton es comparativamente muy baja (Schmidt et al., 2014). Para esto se desestimó la población de dicho depredador en el sistema de ecuaciones diferenciales.

De esta manera, existe un primer punto de equilibrio Eq_1 en el cual las poblaciones de fitoplancton pequeño y grande están presentes y la de zooplancton está ausente:

$$Eq_1(Ps^*, Pl^*, Z^*) = \left(\frac{gr_s - f(S)_s}{mors}, \frac{gr_l - f(S)_l}{morl}, 0 \right)$$

Bajo estas condiciones, el factor que controla la dinámica del fitoplancton es el balance entre el crecimiento (gr_s o gr_l) y la mortalidad por la variación de salinidad ($f(S)_s$ o $f(S)_l$) y la mortalidad natural ($mors$ o $morl$).

Otro escenario posible podría plantearse afirmando que en condiciones de salinidad normal el dominio del fitoplancton grande es tal que la población de fitoplancton pequeño es despreciable. Entonces existe un segundo punto de equilibrio Eq_2 donde el fitoplancton pequeño está ausente y las poblaciones de fitoplancton grande y zooplancton coexisten:

$$Eq_2(Ps^*, Pl^*, Z^*) = \left(0, \frac{morz}{ql \cdot e_T}, \frac{gr_l - f(S)_l}{ql} - \frac{morl \cdot morz}{e_T} \right)$$

En este caso la dinámica del fitoplancton está controlada netamente por el zooplancton, que depreda exclusivamente sobre su única presa disponible. Es importante destacar que altas tasas de pastoreo (ql) resultan en bajas biomásas de fitoplancton y zooplancton en el equilibrio.

Un tercer escenario posible es aquél en el cual las condiciones de salinidad presentan valores bajos (< 34 ups) y, por lo tanto, desfavorables para la población de fitoplancton grande. Aquí, la población de autótrofos está dominada por el fitoplancton pequeño. De este modo, el sistema de ecuaciones para este tercer punto de equilibrio Eq_3 está dado por la coexistencia de las poblaciones de fitoplancton pequeño y zooplancton:

$$Eq_3(Ps^*, Pl^*, Z^*) = \left(\frac{morz}{qs \cdot e_T}, 0, \frac{gr_s - f(S)_s}{qs} - \frac{mors \cdot morz}{e_T} \right)$$

De manera similar a la situación mencionada anteriormente en la cual solo persiste un grupo de fitoplancton, la dinámica del zooplancton y en especial su tasa de depredación (pastoreo) es la que controla la dinámica de la comunidad de plancton.

El análisis del equilibrio resulta más interesante cuando los tres grupos de plancton (fitoplancton pequeño y grande y zooplancton) y sus dinámicas son consideradas explícitamente:

$$Eq_4(Ps^*, Pl^*, Z^*) = \left(-\frac{1}{\left(\frac{qI^2}{mori}\right) \cdot mors} - \frac{gr_I - f(S)_I}{ql \cdot mors + qs} + \frac{morz}{qs + \left(\frac{qI^2}{mori}\right) \cdot mors}, -\frac{1}{\left(\frac{qs^2}{mors}\right) \cdot morl} - \frac{gr_s - f(S)_s}{qs \cdot morl + ql} + \frac{morz}{ql + \left(\frac{qs^2}{mors}\right) \cdot morl}, \frac{[gr_s - f(S)_s] \cdot \frac{qs}{mors} + [gr_I - f(S)_I] \cdot \frac{qI}{mori} - morz}{\frac{qs^2}{mors} + \frac{qI^2}{mori}} \right)$$

Varios aspectos importantes surgen al analizar este equilibrio Eq_4 . Algunos de estos son evidentes por la construcción del modelo, pero otros emergen al examinar el equilibrio. Los aspectos más evidentes están relacionados con la interacción trófica: incrementos en la biomasa de la presa (fitoplancton) aumentan la biomasa del depredador (zooplancton) en el equilibrio (numerador en Z^* Eq_4). En este sentido, mayores mortalidades en el depredador ($morz$) son beneficiosas para el fitoplancton pequeño y grande (tercer término en Ps^* y Pl^* Eq_4).

Aunque el modelo no considera explícitamente un coeficiente de interacción entre los grupos de fitoplancton, existe una influencia significativa de uno sobre el otro al examinar Eq_4 . En primer lugar, un aumento en la tasa de crecimiento de una clase de fitoplancton genera valores de biomasa más bajos en equilibrio en su competidor. En segundo lugar, mayor mortalidad debido a variaciones en las condiciones de salinidad en el fitoplancton grande $f(S)_I$ impactan positivamente en la biomasa de equilibrio del fitoplancton pequeño, y viceversa (i.e., alto $f(S)_s$ es beneficioso para Pl^*). Estos impactos provienen de evaluar el segundo término en Ps^* y Pl^* Eq_4 . Además, una mayor tasa de pastoreo en el fitoplancton grande (qI) es favorable para el fitoplancton pequeño y viceversa (primer término de Ps^* o Pl^* Eq_4).

Más importante aún, se pueden deducir otras dos cuestiones a partir de la evaluación de este equilibrio. Por un lado, el hecho de que un incremento en las tasas de crecimiento del fitoplancton no se traduce en un aumento de sus propios valores de equilibrio, sino que se transfiere al equilibrio del zooplancton (numerador en Z^* Eq_4). Por otro lado, como se mencionó en los puntos de equilibrio anteriores, altas tasas de pastoreo (qs y qI) tienen un efecto negativo en el equilibrio del zooplancton (denominador en Z^* Eq_4).

Discusión

El modelo de dinámica de plancton construido en esta investigación permitió reproducir el comportamiento y respuesta del fitoplancton a los cambios de salinidad en la zona costera de la Península Antártica. Hasta la fecha, este es el primer enfoque de modelado con el objetivo de simular el efecto de la salinidad como un factor de mortalidad en el fitoplancton marino, agregando evidencia a estudios previos realizados en ecosistemas estuarinos (e.g. Dube et al., 2010).

Los parámetros a los que la dinámica del fitoplancton fue más sensible de acuerdo con el modelo N-Ps-Pl (sin zooplancton) difiere según la condición de salinidad prevaleciente y el tiempo.

En condiciones de salinidad normal (34 ups), el comportamiento del fitoplancton pequeño y grande es positivamente controlado por sus tasas de consumo, por un lado, y afectado negativamente por la tasa de consumo del competidor. Con respecto al tiempo, la sensibilidad fue máxima durante los días 5 - 7 de la simulación, lo que coincide con la fase de crecimiento exponencial mostrada en los datos observados (ver Hernando et al., 2015).

En condiciones de salinidad baja (30 ups), los controladores de la dinámica del fitoplancton fueron diferentes según el tamaño. La población de fitoplancton pequeño parecería estar controlada principalmente por su propia tasa de consumo y la tasa de consumo de su competidor. Por otro lado, el fitoplancton grande está controlado sobre todo por su tasa de consumo. Esto implica que para el fitoplancton pequeño la tasa de consumo de nutrientes es crucial para la aclimatación y la supervivencia en condiciones ambientales no óptimas. En este sentido, si la población de fitoplancton pequeño es capaz de hacer frente a una disminución de salinidad durante los primeros días, entonces el crecimiento se correlacionará estrecha y positivamente con el consumo de nutrientes. Por otro lado, las poblaciones de fitoplancton grande exhiben una considerable fragilidad a condiciones de salinidad no óptimas. Los primeros días después de la disminución de la salinidad (hasta el día 4) son cruciales ya que la dinámica está controlada positivamente por la tasa de consumo. Un aumento importante en la capacidad de consumo de nutrientes podría permitir al fitoplancton grande superar el impacto negativo ocasionado por las condiciones de salinidad baja. Estas escalas de tiempo podrían ayudar a comprender la capacidad de las poblaciones de fitoplancton pequeño y grande a aclimatarse y adaptarse en ambientes de salinidad no óptima. Vale mencionar que durante el verano 2010 en Caleta Potter (Isla 25 de Mayo), se observó una gran floración de microfitoplancton dominada por diatomeas centrales que no pudo hacer frente a una disminución en la salinidad superficial debido al aumento de entrada de agua dulce (< 32 ups), y fue reemplazada por diatomeas pequeñas primero y por fitoflagelados un mes después (Schloss et al., 2014). Algunos estudios sugieren que la respuesta a nivel de la comunidad podría depender de su composición en el momento de la perturbación y que la capacidad de aclimatación es especie específica (Aizdaicher y Markina, 2010; Piquet et al., 2011; Hernando et al., 2018; Antoni et al., en prensa). Futuras investigaciones de modelado de plancton considerando varios grupos funcionales (diatomeas centrales y pennadas, cryptofitas, fitoflagelados) podrían ser de gran ayuda para dilucidar, por ejemplo, la respuesta de la comunidad según distintas composiciones iniciales.

La evaluación de los puntos de equilibrio y la estabilidad del modelo Ps-PI-Z confirma que la tasa de crecimiento del fitoplancton es un parámetro clave para impulsar la dinámica del plancton en ambientes impactados por derretimiento glaciar. Los valores reportados para la tasa de crecimiento del fitoplancton en la Antártida varían entre 0,03 y 1,33 día⁻¹, siendo más alto en células de tamaño pequeño que en células grandes en condiciones ambientales óptimas (e.g. Spies, 1987; Sommer, 1989; Smith Jr et al., 1999; Mosby y Smith Jr, 2015; Morison y Menden-Deuer, 2018; Höfer et al., 2019). Sin embargo, en condiciones no óptimas como de baja salinidad causada por el derretimiento glaciar, el predominio de fitoplancton pequeño ($\leq 20 \mu\text{m}$) en la comunidad es una consecuencia de una mayor tasa de crecimiento (Hernando et al., 2015). Al explorar el comportamiento en equilibrio del fitoplancton pequeño y grande en una amplia gama de valores para este parámetro, de 0,10 a 1,50 día⁻¹, en este estudio se encontró que solo hay un punto de equilibrio estable con significado biológico (i.e. diferente de cero). Este punto se presenta claramente en el análisis de bifurcación donde el comportamiento del fitoplancton en el equilibrio cambia de inestable a estable, correspondiendo con el cambio de trivial a no trivial. Tal punto es representado por un valor de tasa de crecimiento particular, diferente en el fitoplancton pequeño y grande.

Los resultados muestran que no solo en condiciones de baja salinidad sino también en situaciones óptimas, el equilibrio del fitoplancton pequeño se alcanza con un valor de tasa de crecimiento mucho más bajo. Esto quiere decir que existe una mayor probabilidad de que las poblaciones de fitoplancton pequeño persistan en condiciones no óptimas, en comparación con poblaciones de mayor tamaño. En este sentido, se incorpora evidencia a la hipótesis de que las poblaciones menores a 20 μm , lideradas por criptófitas, probablemente aumenten y dominen la comunidad de fitoplancton en áreas costeras influenciadas por el derretimiento glaciar en la Península Antártica (Schofield et al., 2017).

El cambio sugerido en la estructura de la comunidad de fitoplancton podría tener impactos cruciales en la productividad primaria, captación de carbono e interacciones tróficas (Vernet et al., 2008; Schofield et al., 2017; Henley et al., 2019). Una investigación reciente sugiere que en Caleta Potter la producción primaria es capaz de soportar la demanda de carbono bentónico durante el verano austral, desafiando estudios anteriores (Hoffmann et al., 2018). Esto evidencia la fuerte interrelación entre las distintas comunidades en un ecosistema. En general, una mejor comprensión de la respuesta del fitoplancton a los efectos relacionados con el derretimiento glaciar sin duda contribuirá a entender la dinámica del complejo ecosistema costero antártico.

Finalmente, el análisis de los diferentes puntos de equilibrio posibles para el modelo Ps-PI-Z sugiere aspectos interesantes para la comunidad de plancton. El punto de equilibrio obtenido a partir del sistema completo de ecuaciones diferenciales, donde se consideran las dinámicas de los tres grupos de plancton, demuestra que un incremento en la biomasa de fitoplancton no se traduce en un aumento de su propio valor de equilibrio, sino en el equilibrio del zooplancton, fortaleciendo el tan estudiado acoplamiento entre fitoplancton y zooplancton en el ecosistema marino de la Península Antártica (e.g. Garzio et al., 2013; García et al., 2016). Asimismo, el análisis de equilibrio muestra que las altas tasas de pastoreo disminuyen la biomasa del zooplancton en el equilibrio. En concordancia, estudios experimentales y de campo sugieren que el impacto del pastoreo en la biomasa y productividad del fitoplancton en las

zonas costeras de la Península Antártica es baja (Bernard et al., 2012; Gleiber et al., 2015). Es de destacar que si bien el análisis realizado aquí sobre la interacción trófica fitoplancton-zooplancton es cualitativo, el análisis del equilibrio del modelo indica claramente una estrategia de depredador moderado para el zooplancton.

Conclusión

El modelo simple NPZ aplicado en esta investigación para el estudio de las variaciones de salinidad producto del derretimiento glaciar en las zonas costeras y de plataforma de la Península Antártica constituye, hasta la fecha, una de las primeras aproximaciones matemáticas a este problema. Las principales conclusiones que se desprenden de este estudio son:

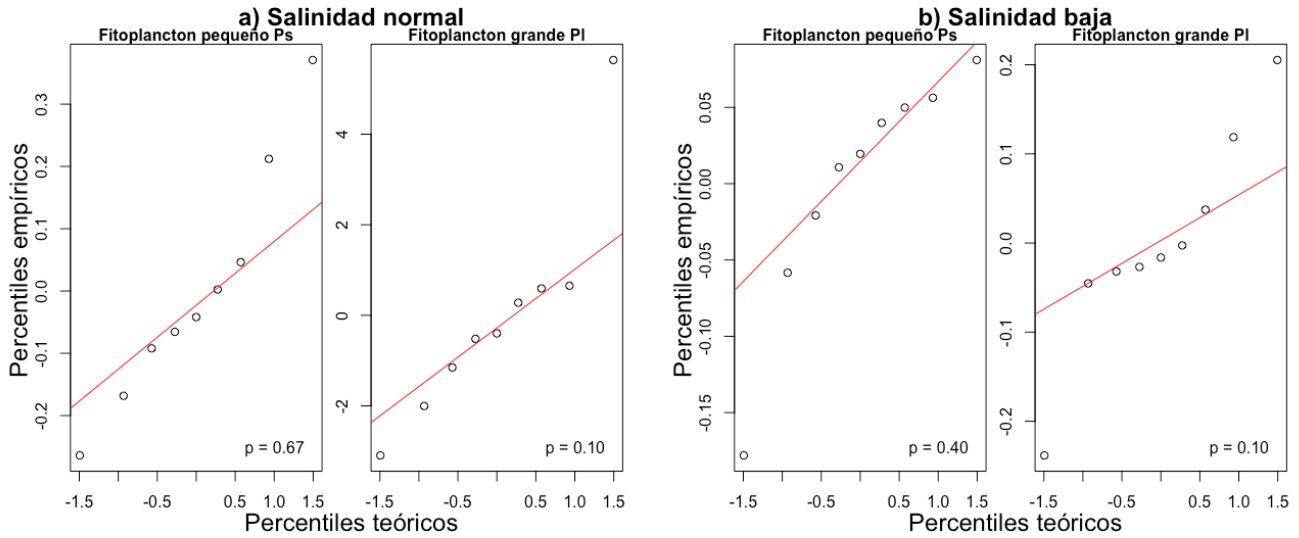
1. La tasa de crecimiento del fitoplancton resultó ser el principal parámetro de control en la dinámica del fitoplancton, tanto en condiciones óptimas (34 ups) como no óptimas (30 ups) de salinidad.
2. El análisis de estabilidad evaluado en un amplio rango de la tasa de crecimiento (0,10 – 1,50 día⁻¹) muestra claramente que el fitoplancton pequeño alcanza el estado de equilibrio con valores más bajos con respecto al fitoplancton de mayor tamaño.
3. Al evaluar analíticamente el punto de equilibrio del modelo se exhibe que el incremento en la biomasa de fitoplancton no se traduce en un incremento de su propia biomasa, sino que contribuye a la biomasa del zooplancton; sugiriendo una estrategia de depredador moderado para el zooplancton.

A pesar de que dicho modelo fue calibrado con datos de un fiordo en particular (Caleta Potter, Isla 25 de Mayo), podría ser de gran utilidad para evaluar y contrastar la dinámica de la comunidad de plancton en otras regiones de la Península Antártica. Existen numerosas regiones costeras en la península donde los glaciares se están derritiendo y, como consecuencia, la entrada de agua dulce está aumentando (Cook et al., 2016; Falk et al., 2018; Pan et al., 2019).

La aplicabilidad del modelo se debe acoplar a una parametrización precisa considerando los cambios ambientales, ya que se demostró que en diferentes condiciones de salinidad, los valores de los parámetros de fitoplancton varían. Para mejorar el poder predictivo de los modelos de plancton en estos ecosistemas cambiantes es importante que los estudios venideros se centren en los parámetros de respuesta en un contexto comunitario.

Uniéndose a la creciente preocupación por los efectos inducidos por el cambio climático en los ecosistemas marinos antárticos y los numerosos esfuerzos internacionales para comprender las respuestas de la comunidad (Xavier et al., 2016; Meredith et al., 2018; Henley et al., 2019), este estudio demuestra la relevancia de aplicar modelos matemáticos simples para investigar el equilibrio y la estabilidad. En el próximo paso de complejización de este tipo de modelos se deberían considerar: diversos grupos de fitoplancton y zooplancton, factores físicos (condiciones de luz, turbulencia por el viento) y la posible variabilidad en las diferentes capas de la columna de agua. Esto ayudaría a comprender mejor los efectos de las fuerzas climáticas locales en la comunidad de plancton en la Península Antártica.

Anexo 3



Anexo 3.1. Distribución de los residuales del modelo de regresión II. Se muestra el *p-value* para la prueba de normalidad Shapiro-Wilk.

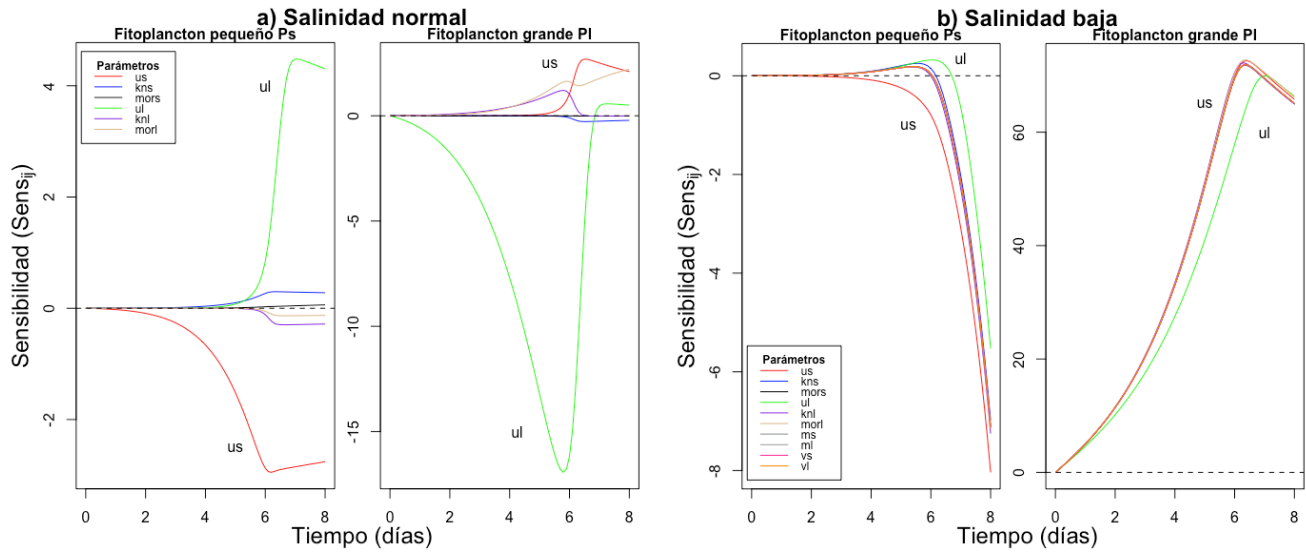
Anexo 3.2. Modelo de regresión II. p-perm: prueba de permutación de la pendiente; H-CI: estadístico H de la significancia al 95% de intervalos de confianza; R²: coeficiente de determinación.

Variable de estado	Pendiente+intercepción	p-perm	H-CI	R ²
Salinidad normal				
Fitoplancton pequeño (Ps)	0,99 + 0.05	0,01	0,02	0,91
Fitoplancton grande (PI)	0,88 + 1.09	0,02	0,07	0,72
Salinidad baja				
Fitoplancton pequeño (Ps)	0,85 + 0.04	0,01	0,006	0,97
Fitoplancton grande (PI)	0,93 + 0.03	0,01	0,05	0,81

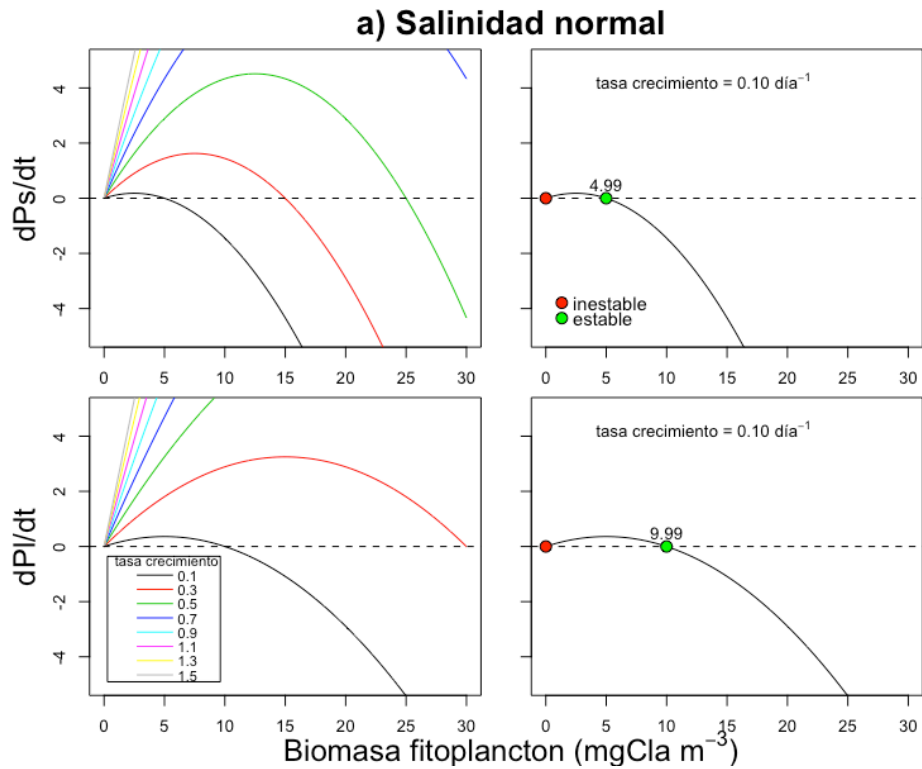
Anexo 3.3. Análisis de sensibilidad. Resultados numéricos de la función de sensibilidad *Sens_{ij}* en condiciones de salinidad normal y salinidad baja para cada grupo de fitoplancton (pequeño = Ps, grande = PI), cuando los parámetros son alterados ±10%. * indica parámetros más sensibles.

Parámetro	Función de sensibilidad, <i>Sens_{ij}</i>			
	+10%		-10%	
	<i>Ps</i>	<i>PI</i>	<i>Ps</i>	<i>PI</i>

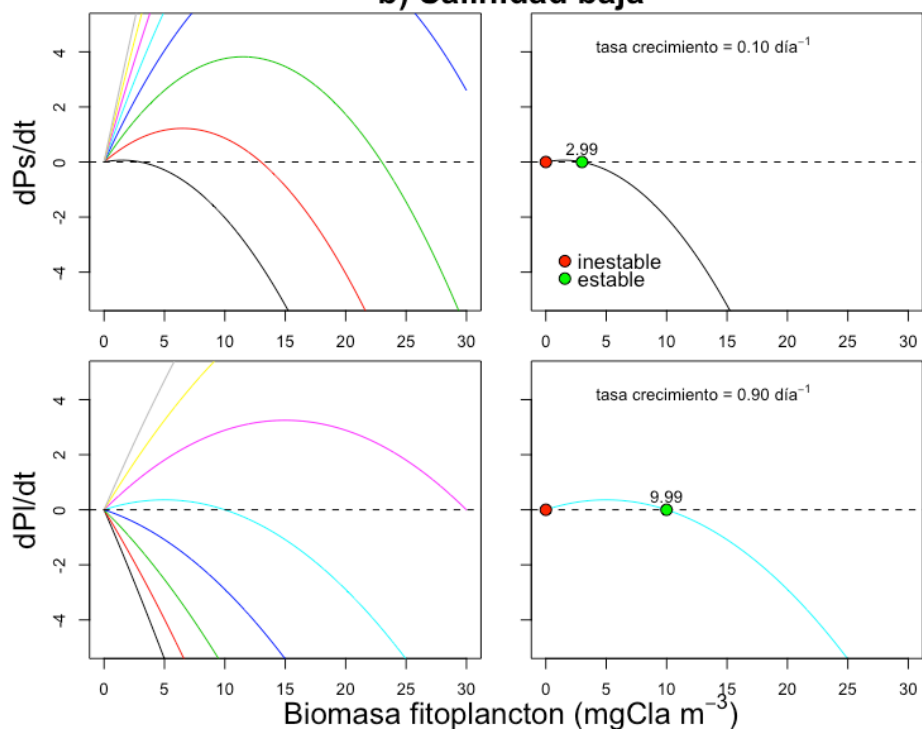
Salinidad normal				
<i>us</i>	2,22*	1,59*	1,87*	1,18*
<i>kns</i>	0,15	0,11	0,18	0,12
<i>mors</i>	0,02	0,01	0,03	0,01
<i>ul</i>	1,41*	6,90*	2,12*	7,64*
<i>knl</i>	0,14	0,45	0,16	0,46
<i>morl</i>	0,06	1,01	0,14	1,06
Salinidad baja				
<i>us</i>	1,20	39	2,05*	45
<i>kns</i>	1,70	40	1,55	45
<i>mors</i>	1,60	40	1,61	45
<i>ul</i>	2,00*	42*	0,99	41
<i>knl</i>	1,60	40	1,67	45
<i>morl</i>	1,60	39	1,64	45
<i>ms</i>	1,60	40	1,61	45
<i>ml</i>	1,60	40	1,61	45
<i>vs</i>	1,60	40	1,61	45
<i>vl</i>	1,60	40	1,61	45



Anexo 3.4. Sensibilidad de las variables de estado fitoplancton pequeño y grande ($Sens_{ij}$) en condiciones de salinidad normal (a) y salinidad baja (b), cuando los valores de los parámetros se alteran en -10%.



b) Salinidad baja



Anexo 3.5. Análisis del comportamiento en equilibrio de cada grupo de fitoplancton, en condiciones de salinidad normal y baja, mediante una técnica gráfica en un amplio rango de tasas de crecimiento ($0,10 - 1,50 \text{ día}^{-1}$). El panel de la derecha muestra el único punto de equilibrio no trivial encontrado (i.e. diferente de cero) para un valor de tasa de crecimiento determinado ($0,10$ y $0,90 \text{ día}^{-1}$). Ps = fitoplancton pequeño, PI = fitoplancton grande.

Capítulo 4

Respuesta de la comunidad de plancton a la descarga glaciar en la Península Antártica: aplicación de un modelo físico-biológico

Resumen

La tasa de derretimiento glaciar en el oeste de la Península Antártica se ha incrementado en los últimos 60 años, promoviendo la entrada de agua dulce en ambientes costeros. El agua dulce impacta en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas de los ecosistemas antárticos. Estudios experimentales en la Península Antártica han demostrado que existe una asociación entre los cambios de salinidad y la dominancia de ciertos grupos de fitoplancton en los ecosistemas costeros. En esta investigación estudiamos la respuesta de la comunidad de plancton a las fluctuaciones de salinidad en un ambiente turbulento aplicando un modelo físico-biológico. Utilizamos un modelo unidimensional de la columna de agua (GOTM: *General Ocean Turbulence Model*) acoplado a un modelo biológico con dos grupos de fitoplancton, clasificados por tamaño (pequeño: $> 20 \mu\text{m}$ y grande: $20\text{-}200 \mu\text{m}$), y un grupo de zooplancton para simular la dinámica del plancton. Se incluyó el efecto de la salinidad como un factor de mortalidad para ambos grupos de fitoplancton. El modelo fue forzado con datos meteorológicos locales para Caleta Potter y perfiles de temperatura y salinidad para la temporada de verano 2009-10 (octubre-marzo). Además, se simularon escenarios de cambio climático planteando variaciones en los perfiles de salinidad y viento. El modelo calibrado logra reproducir la dinámica del fitoplancton observada en la temporada 2009-10 (octubre-marzo) en Caleta Potter. Comparando los resultados de los diferentes escenarios de cambio climático planteados con el modelo calibrado, es evidente que variaciones en la salinidad y el viento afectaron la dinámica del fitoplancton y, consecuentemente, la del zooplancton. En un marco en el que las características físicas de la columna de agua son consideradas, el efecto negativo sobre la acumulación de fitoplancton causado por salinidades no óptimas se ve contrarrestado por las condiciones favorables de estratificación originadas por la descarga glaciar de agua dulce. Mientras que la entrada de agua dulce estratifica la columna de agua favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, la turbulencia ocasionada por el estrés del viento sobre las capas superficiales del agua genera condiciones menos favorables para su desarrollo. Es esencial incluir los principales procesos físicos que ocurren en la columna de agua para comprender el impacto del cambio climático en la comunidad de plancton en la Península Antártica.

Introducción

En el capítulo 4 se aplicó un modelo acoplado físico-biológico, GOTM (*General Ocean Turbulence Model*, por sus siglas en inglés), con el objetivo de evaluar el efecto de la salinidad en un ambiente turbulento representando las características físicas de la columna de agua. Esta aproximación matemática supone el paso siguiente a lo realizado en el capítulo 3, en donde solo se tuvieron en cuenta los principales procesos biológicos en la comunidad de plancton. Los resultados más sobresalientes de dicho capítulo sugieren que la tasa de crecimiento del fitoplancton es un parámetro de control en la dinámica de la comunidad.

El modelo dinámico utilizado en el presente capítulo es de mayor complejidad ya que incluye no solo las relaciones tróficas en los niveles más bajos de la red trófica marina sino también las características físicas del medio en el que estas interacciones se desarrollan. Aquí el objetivo final es generar un contexto más realista para estudiar la respuesta de la comunidad de plancton a variaciones ambientales, con énfasis en los cambios de salinidad.

Materiales y métodos

Área de estudio

Caleta Potter es un fiordo antártico localizado en la isla 25 de Mayo (Shetland del Sur, Península Antártica). El fiordo se conecta con la bahía Guardia Nacional, que a su vez tiene salida al mar de la Flota. La circulación de las aguas en la caleta está fuertemente influenciada por la circulación general de la bahía Guardia Nacional (Roese y Drabble, 1998). La circulación es generalmente ciclónica, presentando una zona de renovación en el sector norte por donde el agua de la mencionada bahía entra en la caleta.

El glaciar Fourcade rodea a la caleta en su sector noreste. Como la mayoría de los glaciares del oeste de la Península Antártica, la tasa de derretimiento del glaciar Fourcade se ha incrementado en los últimos 60 años, aumentando la entrada de agua dulce al ecosistema (Meredith et al., 2018) (Figura 4.1). La entrada de agua dulce varía estacional y anualmente y acarrea importantes cantidades de material particulado. Dos arroyos de escorrentías o chorillos descargan en la caleta, Matías y Potter, exhibiendo regímenes diferentes. El primer arroyo es lacustre, mientras que el segundo es glacial (Varela, 1998). No hay valores actuales de descarga de agua dulce para estos chorillos. El rango de descarga en los años 1990 era de $0,03 - 0,11 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en la escorrentía Matías y $0,08 - 3,8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en Potter (Varela, 1998). Además, existen otras fuentes de agua dulce al sistema como son los procesos relacionados al derretimiento del permafrost y la nieve (Falk et al., 2016).

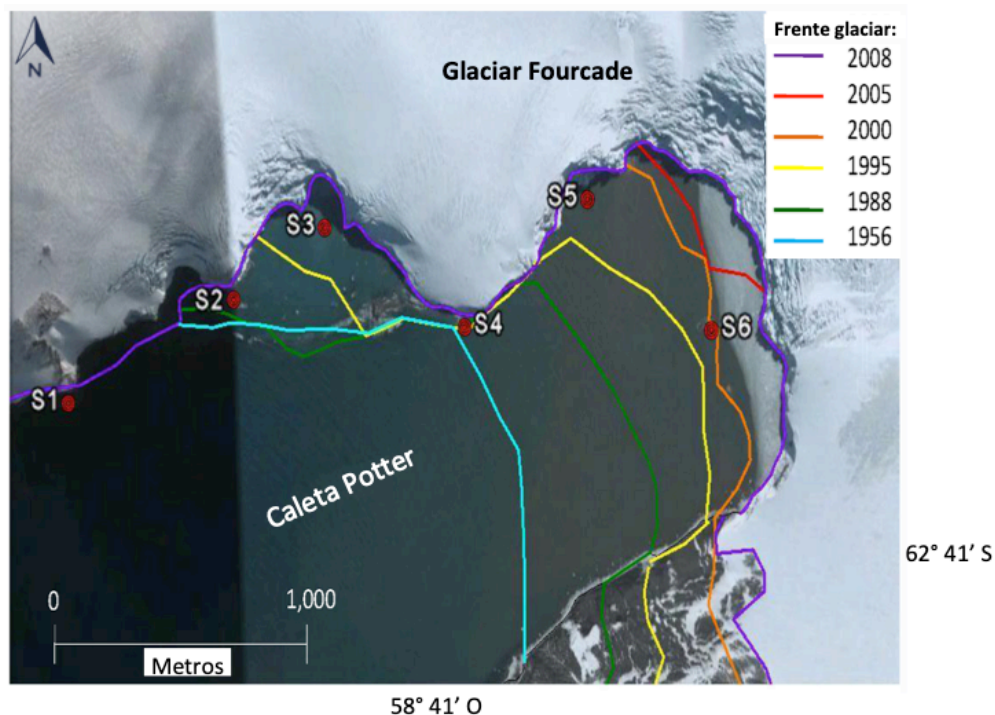


Figura 4.1. Mapa de Caleta Potter, donde se remarca el retroceso del frente glaciar en los últimos 60 años. Modificado de Quartino et al. (2013).

Modelo físico-biológico: GOTM

Se utilizó para este estudio un modelo físico que simula un medio turbulento en la columna de agua: GOTM (*General Ocean Turbulence Model*). Dicho modelo es de dominio público y fue originalmente publicado por Burchard y Petersen (1999). Es unidimensional (1D), es decir que las variables de estado del modelo se asumen como homogéneas horizontalmente, dependiendo solo de la coordenada vertical z (profundidad). GOTM considera los procesos termodinámicos e hidrodinámicos más importantes relacionados con la mezcla vertical en la columna de agua. La ventaja de este modelo radica en el hecho de que permite acoplar diferentes módulos de interés. Los modelos biogeoquímicos acoplados al modelo físico son del tipo euleriano (aunque una adaptación lagrangiana es posible; Baudry et al., 2018), y las variables de estado se representan como concentraciones.

El acoplamiento del módulo biogeoquímico al modelo físico se establece mediante: el proceso de mezcla vertical, la dependencia de ciertas tasas metabólicas de la temperatura y la salinidad, la disponibilidad de luz, entre otros mecanismos. Asimismo, la física se ve alterada por la biogeoquímica a través de la turbidez que cambia la absorción de la luz en la columna de agua y de variaciones en la viscosidad y densidad debido a propiedades biogeoquímicas.

Es importante destacar que GOTM permite calcular parámetros físicos que son esenciales para comprender la dinámica de la comunidad de plancton en un medio turbulento como es el ecosistema marino. En zonas costeras y de plataforma en la Península Antártica, la capa de mezcla turbulenta (Z_t) surge como un factor físico que controla la acumulación de fitoplancton (Schloss et al., 2002, 2014). La turbulencia determina el movimiento vertical de las células de fitoplancton y la probabilidad de que éstas sean transportadas hacia capas más profundas. La trayectoria de una célula es aleatoria e impredecible, pero la escala vertical en la cual la célula se mueve se puede estimar a través de la capa de mezcla turbulenta (Z_t):

$$Z_t = \sqrt{2 * K_z * t}$$

que corresponde a la raíz cuadrada media lagrangiana del desplazamiento vertical de una partícula en equilibrio neutro en una columna de agua estratificada sometida al estrés del viento (Denman y Gargett, 1983). La letra z representa la profundidad, t es la duración de un evento de viento, $K_z = 0.25 * N^{-2} * \epsilon$ es la difusividad vertical por turbulencia, $N^2 = g * \rho^{-1} * (\partial \rho / \partial z)$ es la frecuencia de Brunt-Väisälä al cuadrado siendo g la aceleración de la gravedad y ρ la densidad del agua de mar, y ϵ es la tasa de disipación de la energía cinética turbulenta debida al viento.

El módulo biogeoquímico (biológico) acoplado se tomó del modelo de plancton propuesto por Fasham et al. (1990). Se consideró el modelo más simple (i.e. con la menor cantidad de variables de estado y parámetros) capaz de capturar la esencia de la dinámica de la comunidad de plancton en Caleta Potter y otros ecosistemas antárticos de fiordos. El módulo biológico es un modelo conservativo de 8 compartimentos, cuyas concentraciones y flujos se representan en mmol N/m³ (Anexo 4.1). Las variables de estado de este modelo son las siguientes:

1. Fitoplancton pequeño (Ps) ($\leq 20 \mu\text{m}$)
2. Fitoplancton grande (Pl) ($> 20 \mu\text{m}$)
3. Zooplancton (Z)
4. Nitrato (NO_3)
5. Amonio (NH_4)
6. Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD)
7. Detrito (D)
8. Bacterias (B)

El crecimiento del fitoplancton c fue representado mediante la siguiente ecuación:

$$c = V_{max} \cdot Q_{luz} \cdot Q_{N03} \cdot Q_{NH4}$$

donde V_{max} es la tasa máxima de consumo, Q_{luz} la limitante por la disponibilidad de luz y Q_{N03} y Q_{NH4} la limitante por la concentración de nutrientes (nitratos y amonio, respectivamente).

La ecuación de la limitante de la luz utilizada fue la de Platt et al. (1980):

$$Q_{luz} = ps * \left(1 - \exp\left(\frac{-alpha * PAR}{ps}\right) \right) * \exp\left(\frac{-inib * PAR}{ps}\right)$$

$$ps = \frac{us}{((alpha / (alpha + inib)) * ((alpha / (alpha + inib))^{(inib/alpha)}))}$$

donde ps es la tasa fotosintética máxima en ausencia de fotoinhibición, us es la tasa máxima de consumo de nutrientes (1/día), $alpha$ es el coeficiente de máxima utilización de la radiación, representado por la pendiente de la curva P-I (fotosíntesis-irradiancia) ($\text{m}^2/\text{W día}$), PAR es la radiación fotosintéticamente activa (W/m^2) e $inib$ es la fotoinhibición ($\text{m}^2/\text{W día}$).

La ecuación de la limitante de los nutrientes:

$$Q_{N03} = \frac{NO_3/kn1}{1 + \frac{NO_3}{kn1} + \frac{NH_4}{kn2}}$$

$$Q_{NH4} = \frac{NH_4/kn2}{1 + \frac{NO_3}{kn1} + \frac{NH_4}{kn2}}$$

donde NO_3 y NH_4 son las concentraciones de nitrato y amonio, respectivamente, y $kn1$ y $kn2$ las constantes de saturación media del consumo de nitrato y amonio.

Los flujos entre los 8 compartimentos del modelo biológico están dados por las siguientes ecuaciones:

- Consumo de nutrientes (NO_3 y NH_4) por el fitoplancton (P_i):

$$d_{4,i} = Q_{luz} * Q_{NO3} * [P_i + P_{0i}]$$

$$d_{5,i} = Q_{luz} * Q_{NH4} * [P_i + P_{0i}]$$

- Mortalidad del fitoplancton (P_i):

$$d_{i,7} = mu1(i) * f(S)_i * [P_i + P_{0i}] / (k5 + [P_i + P_{0i}]) * [P_i]$$

donde (i) representa cada grupo de fitoplancton.

- Pérdida del fitoplancton (P_i) al NOD (Nitrógeno Orgánico Disuelto):

$$d_{i,6} = gamma * Q_{luz} * (Q_{NO3} + Q_{NH4}) * [P_i]$$

- Pastoreo del zooplancton (Z) sobre fitoplancton (P_i), Bacteria (B) y Detrito (D):

$$d_{i,3} = beta * g1max * r1(i) * [P_i]^2 * fac1$$

$$d_{8,3} = beta * g1max * r13 * [B]^2 * fac1$$

$$d_{7,3} = beta * g1max * r14 * [D]^2 * fac1$$

donde $fac1$ es el factor de normalización de preferencia de pastoreo:

$$fac1 = \frac{[Z + Z0]}{(k3 * (r11 * [P_s] + r12 * [P_l] + r13 * [B] + r14 * [D]) + r11 * [P_s]^2 + r12 * [P_l]^2 + r13 * [B]^2 + r14 * [D]^2)}$$

- Pérdida del zooplancton (Z) durante el pastoreo de Bacterias (B):

$$d_{8,7} = (1 - beta) * g1max * r13 * [B]^2 * fac1$$

- Tasa de excreción de Bacterias (B):

$$d_{8,5} = mu3 * [B]$$

- Tasa de desintegración de Detrito (D):

$$d_{7,6} = mu4 * [D]$$

- Tasa de nitrificación:

$$d_{5,4} = \mu_5 * [NH_4]$$

- Pérdidas del zooplancton (Z) al Detrito (D), amonio (NH₄) y NOD:

$$d_{3,7} = (1 - \epsilon - \delta) * \mu_{21} * \frac{[Z + Z_0]}{k_6 + [Z + Z_0]} * [Z]$$

$$d_{3,5} = \epsilon * \mu_{21} * [Z + Z_0] / (k_6 + [Z + Z_0]) * [Z]$$

$$d_{3,6} = \delta * \mu_{21} * [Z + Z_0] / (k_6 + [Z + Z_0]) * [Z]$$

- Consumo de amonio (NH₄) y NOD por Bacterias (B):

$$d_{5,8} = \nu_b * \frac{minal}{k_4 + minal + [NOD]} * [B + B_0]$$

$$d_{6,8} = \nu_b * [NOD] / (k_4 + minal + [NOD]) * [B + B_0]$$

$$minal = \min([NH_4], \epsilon * [NOD])$$

Los resultados de los diferentes compartimentos se indican en mg C m⁻³ o, en el caso del fitoplancton, en términos de mgCl a m⁻³. Para estas conversiones se usaron la relación entre el carbono (C) y el nitrógeno (N) según Redfield (106:16) y para la conversión posterior del carbono en clorofila-a (Cl a) se usó la relación C:Cl a = 50 (Nöthig et al., 1991; Mikaelyan y Belyaeva 1995).

El modelo conceptual del módulo biológico y la referencia a los procesos anteriormente descritos se representan en la figura 4.2.

Al igual que en el capítulo anterior (capítulo 3), el efecto de la salinidad fue representado como un factor de mortalidad para el fitoplancton. La función de salinidad $f(S)_i$ utilizada se modificó levemente para adaptarla a la estructura del modelo físico-biológico GOTM:

$$f(S)_i = \nu_i * (S - S_{opt})^2 + 1$$

donde ν_i es la vulnerabilidad del fitoplancton a la variación de salinidad, S es la salinidad ambiental y S_{opt} es la salinidad óptima para el crecimiento. El subíndice i representa cada uno de los grupos de fitoplancton, s = fitoplancto pequeño y l = fitoplancton grande.

El modelo fue forzado con perfiles de salinidad y temperatura del agua obtenidos en el área de estudio mediante una sonda CTD Sea-Bird SBE (*Conductivity-Temperature-Depth, Sea-Bird Electronics*) durante la temporada de verano 2009-10 (octubre-marzo) (Figura 4.3). Además, se tuvieron en cuenta datos

meteorológicos de Caleta Potter (velocidad del viento, presión y temperatura atmosférica, humedad relativa y nubosidad) capturados por la estación meteorológica del Servicio Meteorológico Naciolan ubicado en base antártica argentina Carlini (Figura 4.3). La concentración de nitratos se configuró como un perfil con una concentración alta para toda la columna de agua (28 mmol N m^{-3}), ya que los nutrientes no son un factor limitante para el crecimiento del fitoplancton durante el verano antártico (Ducklow et al., 2013; Annett et al., 2013; Kim et al., 2016).

Se asignó el valor de $0,0001 \text{ mmol N m}^{-3}$ como concentración inicial de las variables de estado fitoplancton pequeño y grande, y $0,10 \text{ mmol N m}^{-3}$ para el zooplancton, porque en la Península Antártica a principios de primavera (octubre) las biomásas de fitoplancton son casi despreciables. Para las demás variables de estado los valores iniciales fueron tomados de literatura (Tabla 4.1).

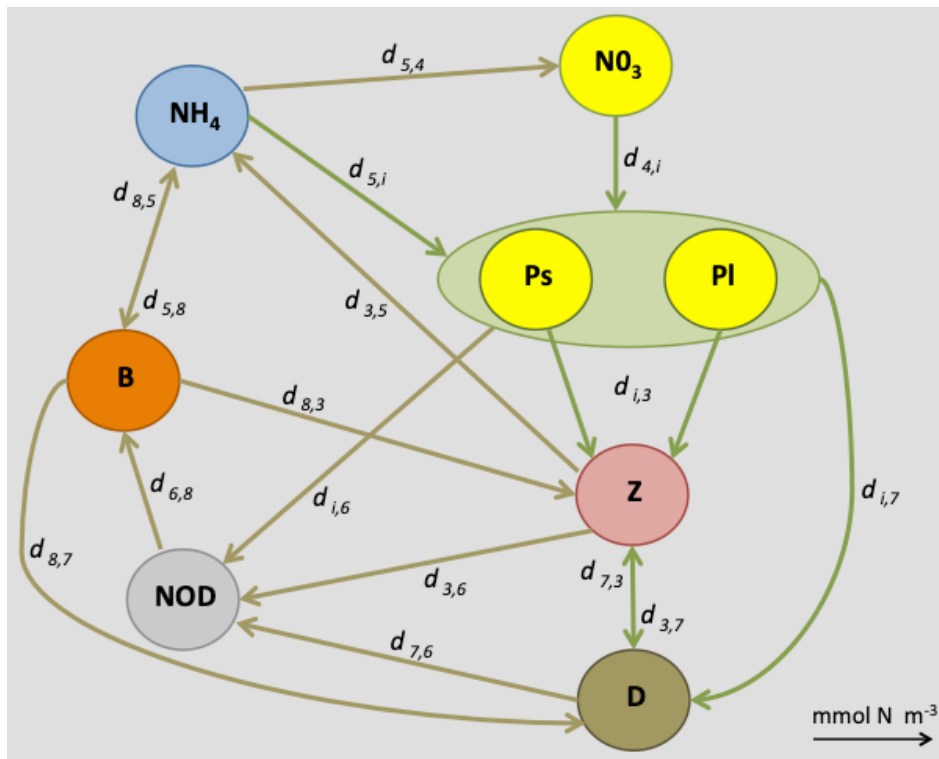
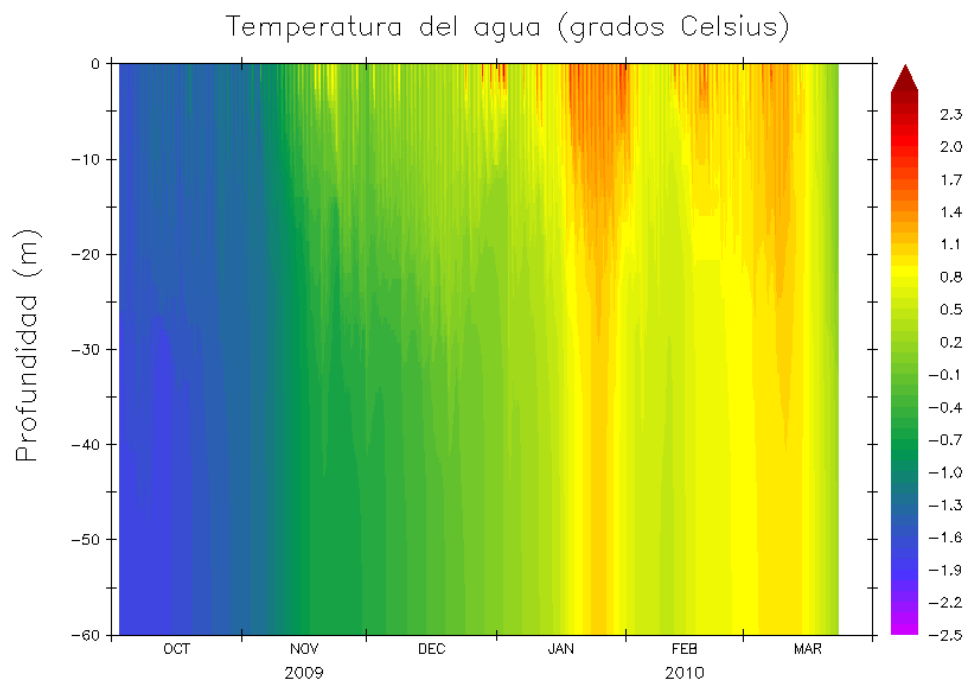
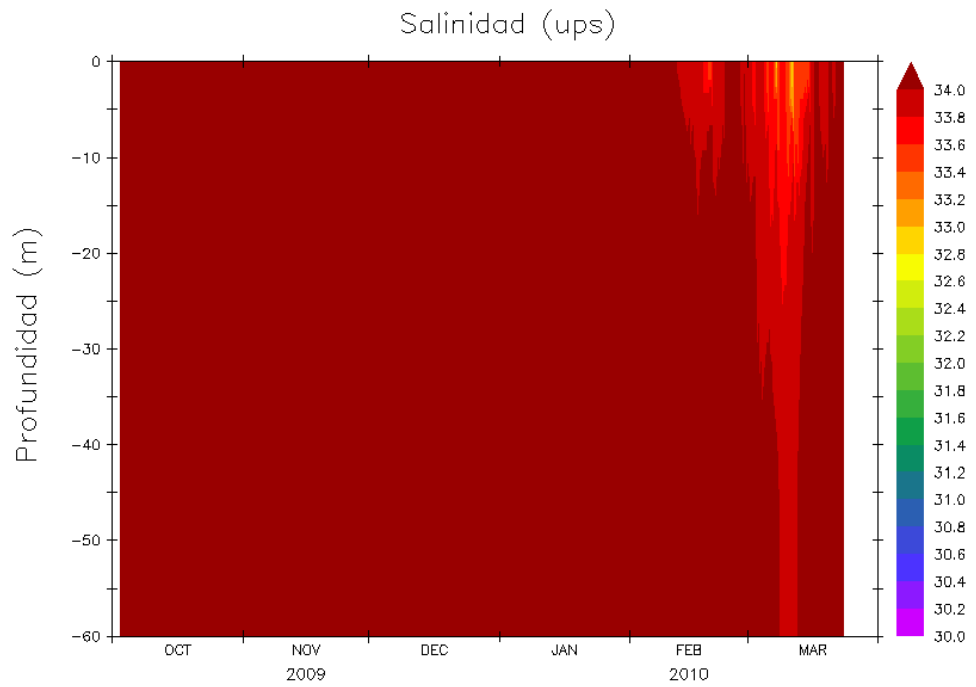


Figura 4.2. Modelo conceptual del módulo biológico de GOTM. Las flechas verdes representan el flujo (mmol N m^{-3}) de la ruta de los detritívoros y las flechas marrones la ruta de los detritívoros. Ver definiciones de flujos en el texto.



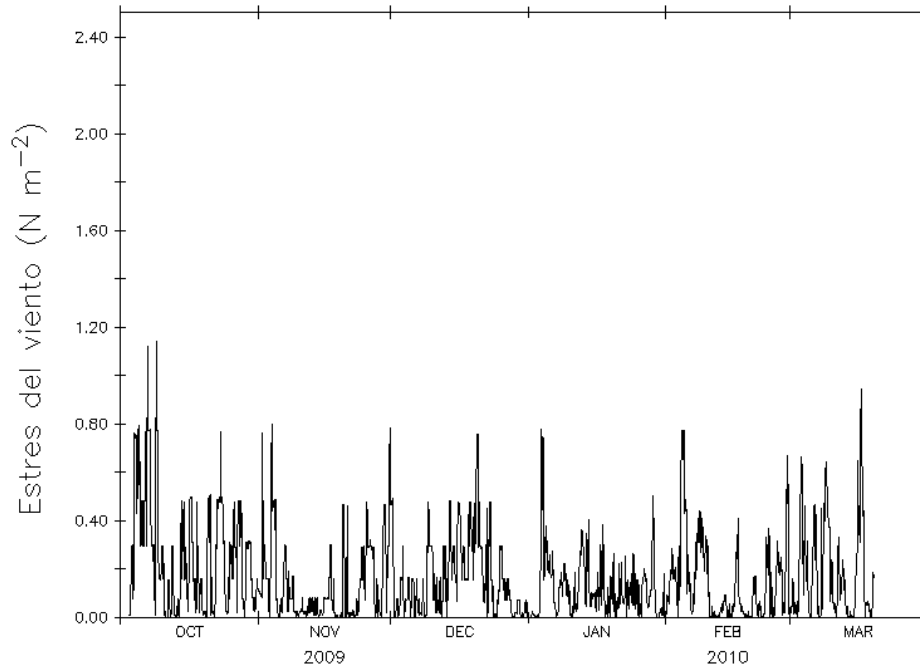


Figura 4.3. Perfiles de salinidad, temperatura del agua y viento para la temporada 2009-10 (octubre-marzo).

Tabla 4.1. Símbolo, definición, unidades y valores de los parámetros del módulo biológico del modelo GOTM calibrado.

Símbolo	Definición	Unidad	Valor	Fuente
<i>Valores iniciales de las variables de estado</i>				
<i>Ps_ini</i>	Fitoplancton pequeño (Ps)	mmol N m ⁻³	0,0001	Este estudio
<i>Pl_ini</i>	Fitoplancton grande (Pl)	mmol N m ⁻³	0,0001	Este estudio
<i>Z_ini</i>	Zooplancton	mmol N m ⁻³	0,10	Este estudio
<i>NO₃_ini</i>	Nitrato	mmol N m ⁻³	28	Este estudio
<i>NH₄_ini</i>	Amonio	mmol N m ⁻³	0	Este estudio
<i>B_ini</i>	Bacteria	mmol N m ⁻³	0,001	Kühn y Radach 1997
<i>D_ini</i>	Detrito	mmol N m ⁻³	0,01	Carlson et al., 2000
<i>NOD_ini</i>	Nitrógeno Orgánico Disuelto	mmol N m ⁻³	0,001	Carlson et al., 2000
<i>Módulo biológico</i>				
<i>us</i>	Tasa máxima de consumo, Ps	día ⁻¹	0,30	Este estudio
<i>ul</i>	Tasa máxima de consumo, Pl	día ⁻¹	0,30	Este estudio
<i>alphas</i>	Pendiente de la curva P-I, Ps	m ² W día ⁻¹	0,10	Martin et al., 2013

<i>alpha</i>	Pendiente de la curva P-I, PI	m ² W día ⁻¹	0,30	Martin et al., 2013
<i>kns</i>	Cte. saturación media NO ₃ , Ps	mmol N m ⁻³	0,50	Kühn y Radach 1997
<i>kas</i>	Cte. saturación media NH ₄ , Ps	mmol N m ⁻³	0,23	Kühn y Radach 1997
<i>knI</i>	Cte. saturación media NO ₃ , PI	mmol N m ⁻³	1,00	Kühn y Radach 1997
<i>kaI</i>	Cte. saturación media NH ₄ , PI	mmol N m ⁻³	0,23	Kühn y Radach 1997
<i>mus</i>	Tasa de mortalidad, Ps	día ⁻¹	0,02	Kühn y Radach 1997
<i>mul</i>	Tasa de mortalidad, PI	día ⁻¹	0,01	Kühn y Radach 1997
<i>k5</i>	Cte. saturación media mortalidad, P	mmol N m ⁻³	0,20	Kühn y Radach 1997
<i>gamma</i>	Fracción exudada	Adimensional	0,05	Fasham et al., 1990
<i>gmax</i>	Tasa máxima de pastoreo	día ⁻¹	0,50	García et al. 2016
<i>k3</i>	Cte. saturación media pastoreo	mmol N m ⁻³	1,00	Fasham et al., 1990
<i>beta</i>	Eficiencia de pastoreo	Adimensional	0,625	Kühn y Radach 1997
<i>k6</i>	Cte. saturación media mortalidad, Z	mmol N m ⁻³	0,20	Kühn y Radach 1997
<i>muz</i>	Tasa máxima de mortalidad, Z	día ⁻¹	0,20	Kühn y Radach 1997
<i>delta</i>	Fracción pérdida de Z a NOD	Adimensional	0,10	Kühn y Radach 1997
<i>epsi</i>	Fracción pérdida de Z a NH ₄	Adimensional	0,70	Kühn y Radach 1997
<i>rs</i>	Preferencia pastoreo sobre Ps	Adimensional	0,55	Kühn y Radach 1997
<i>rl</i>	Preferencia pastoreo sobre PI	Adimensional	0,30	Garcia et al., 2015
<i>rb</i>	Preferencia pastoreo sobre Bacteria	Adimensional	0,10	Este estudio
<i>rd</i>	Preferencia pastoreo sobre Detrito	Adimensional	0,05	Kühn y Radach 1997
<i>vb</i>	Tasa máxima consumo, Bacteria	día ⁻¹	0,25	Lancelot et al., 2000
<i>k4</i>	Cte. saturación media, B	mmol N m ⁻³	0,05	Fuhrman et al., 1988
<i>mub</i>	Tasa de excreción, B	día ⁻¹	0,03	Martin et al., 2013
<i>mu4</i>	Tasa de desintegración, D	día ⁻¹	0,33	Lavoie et al., 2009
<i>mu5</i>	Tasa de nitrificación	día ⁻¹	0,0001	Este estudio
Parámetros físicos				
<i>w_Ps</i>	Velocidad de sedimentación, Ps	día ⁻¹	-0,10	Schloss et al., 1998
<i>w_PI</i>	Velocidad de sedimentación, PI	día ⁻¹	-0,30	Schloss et al., 1999
<i>w_d</i>	Velocidad de sedimentación, D	m día ⁻¹	-20,00	Schloss et al., 1999

k_c	Cte. atenuación auto-ensombrecimiento	$m^2 \text{ mmol N}$	0,03	Schloss et al., 1999
<i>Efecto de la salinidad f(S)</i>				
S_{opt}	Salinidad óptima	ups	34	Hernando et al., 2015
v_s	Vulnerabilidad, Ps	Adimensional	0,025	Este estudio
v_l	Vulnerabilidad, Pl	Adimensional	0,25	Este estudio

Calibración del modelo

El modelo fue calibrado con datos observados de *clorofila-a*, considerado como proxy de la biomasa total de fitoplancton ($\text{mgCl}a \text{ m}^{-3}$) en Caleta Potter para la temporada 2009-10 (octubre-marzo), tomados de Schloss et al. (2014). Aquí se observan concentraciones máximas de 14,70 y 11,20 $\text{mgCl}a \text{ m}^{-3}$ para el 18 y 25 de enero 2010, respectivamente (Figura 4.4). Los resultados del modelo, en concentraciones de mmol N m^{-3} , fueron convertidos en $\text{mgCl}a \text{ m}^{-3}$ mediante la conversión $1 \text{ mmol N} = 1,10 \text{ mgCl}a$ para fitoplancton marino (Li et al., 2010).

Los parámetros calibrados se encuentran en la Tabla 4.1.

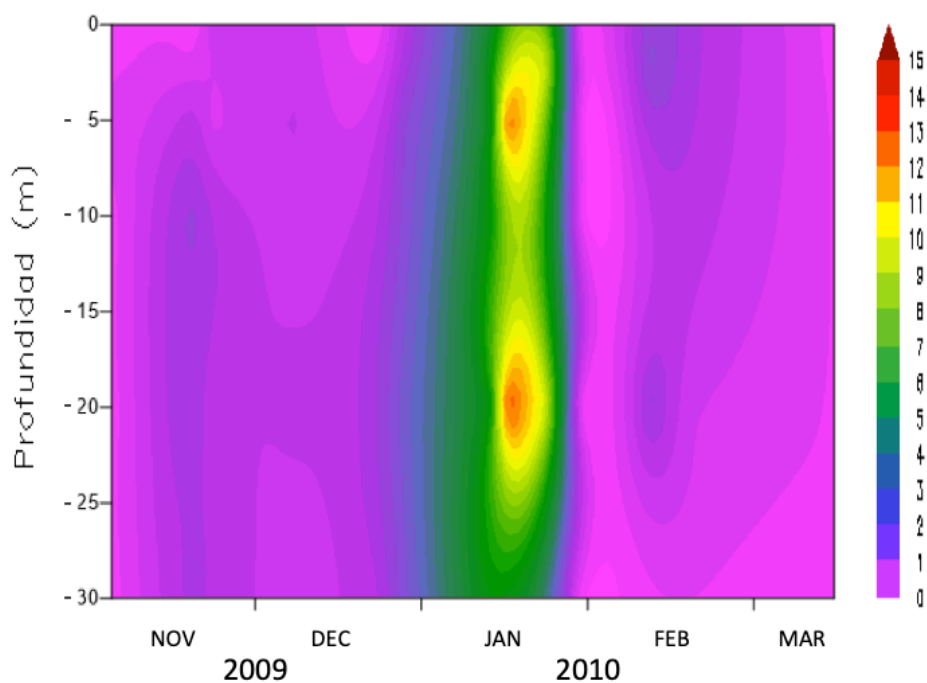


Figura 4.4. Perfil de biomasa total de fitoplancton ($\text{mgCl}a \text{ m}^{-3}$) observada en Caleta Potter para la temporada 2009-10 (modificado de Schloss et al., 2014).

Escenarios de cambio climático

Una vez calibrado el modelo con los datos observados mencionados, se plantearon diferentes escenarios de cambio climático alterando los perfiles de salinidad y viento. Dichos escenarios responden a tendencias ambientales que se registran con más frecuencia en las zonas cercanas a la costa en la Península Antártica, fuertemente influenciadas por el derretimiento de los glaciares así como por los vientos catabáticos (van Wessem et al., 2015; Meredith et al., 2018).

Por un lado, se utilizaron datos reales de dichas variables medidos en la temporada siguiente a la calibrada (2010-11). Por otro lado, se idearon nuevos perfiles de salinidad simulando pulsos de descarga de agua dulce y capas homogéneas de menor salinidad (31 ups). En cada escenario se estimó la máxima biomasa de fitoplancton y la fecha en la que se alcanzó.

Los perfiles de salinidad y viento utilizados en los escenarios de cambio climático, tanto los observados como los ideados computacionalmente, se muestran a continuación.

Escenario utilizando el perfil de salinidad de la temporada 2010-11

En Caleta Potter, durante la temporada 2010-11, se registraron importantes variaciones en la salinidad como consecuencia de un incremento en la descarga glaciara de agua dulce (Figura 4.5).

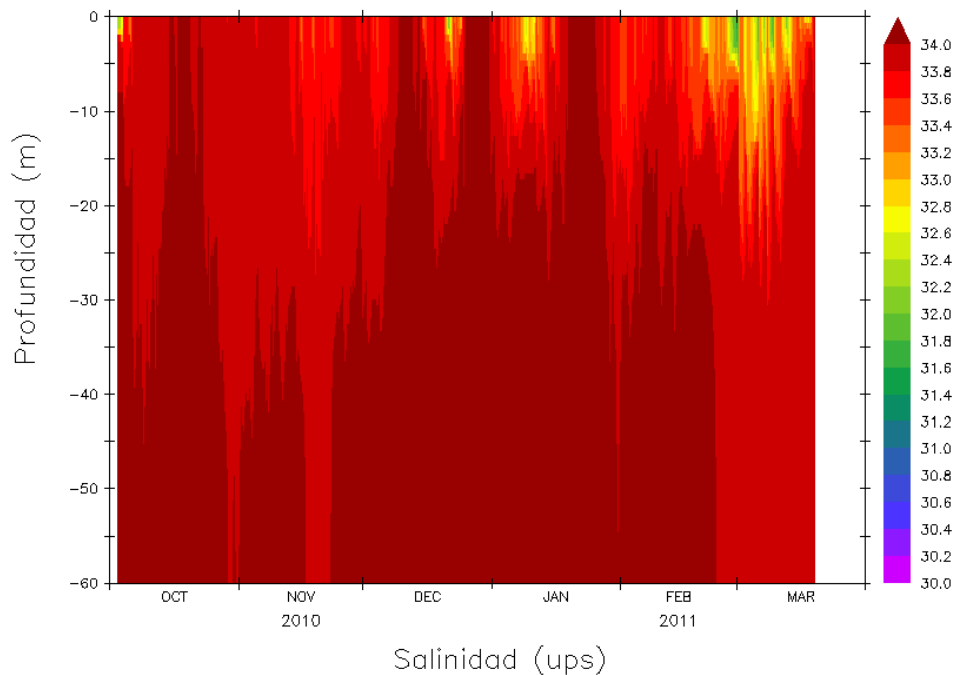


Figura 4.5. Perfil de salinidad observado en Caleta Potter durante la temporada 2010-11 (octubre-marzo).

Escenario perfil de salinidad a pulsos

El mayor flujo de descarga glaciara en Caleta Potter, y en la gran mayoría de las zonas costeras rodeadas de glaciares en la Península Antártica, se ha registrado a partir del mes de enero. El volumen de la entrada de agua dulce depende de la temperatura atmosférica local (Meredith et al., 2018), provocando

una disminución de la salinidad solo en profundidades superficiales (< 5 metros). En este contexto, se simularon pulsos de agua dulce de 31 ups hasta 5 metros de profundidad a partir de enero y hasta marzo (Figura 4.6), tal como son frecuentemente observados en la zona (Schloss, observación personal).

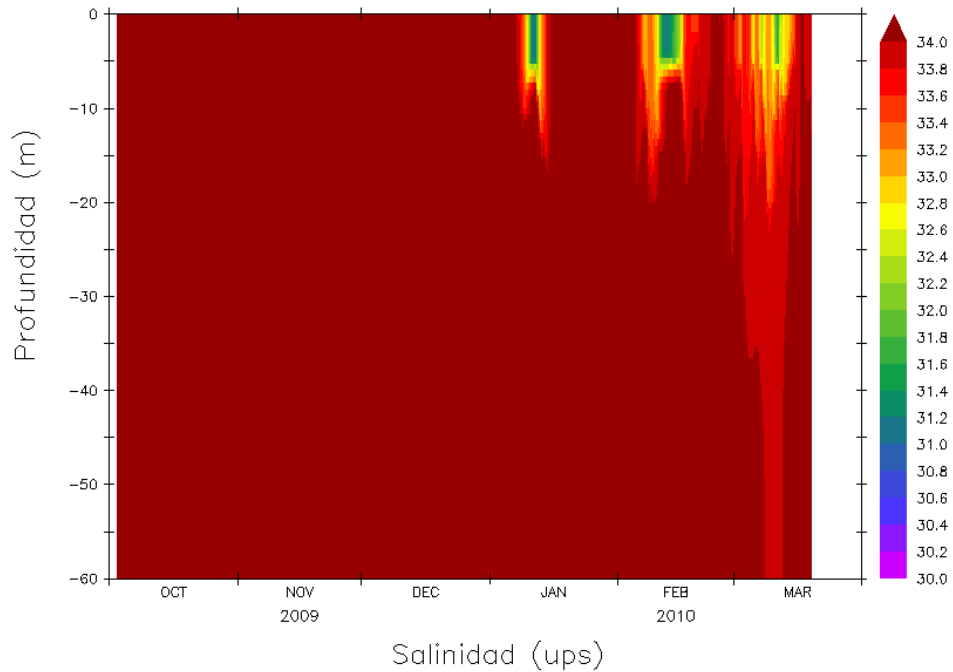


Figura 4.6. Perfil de salinidad a pulsos que representa entradas de agua dulce de 31 ups hasta 5 metros de profundidad durante los primeros días de enero, febrero y marzo.

Escenario perfil de salinidad homogénea

En este caso se planteó un escenario similar al anterior, pero donde la disminución de la salinidad superficial se supone continua durante el periodo enero-marzo (Figura 4.7). Este escenario es factible si el volumen de entrada de agua dulce se mantiene constante durante todo el verano, respondiendo a la tendencia de incremento en la temperatura atmosférica en toda la Península Antártica (Turner et al., 2013).

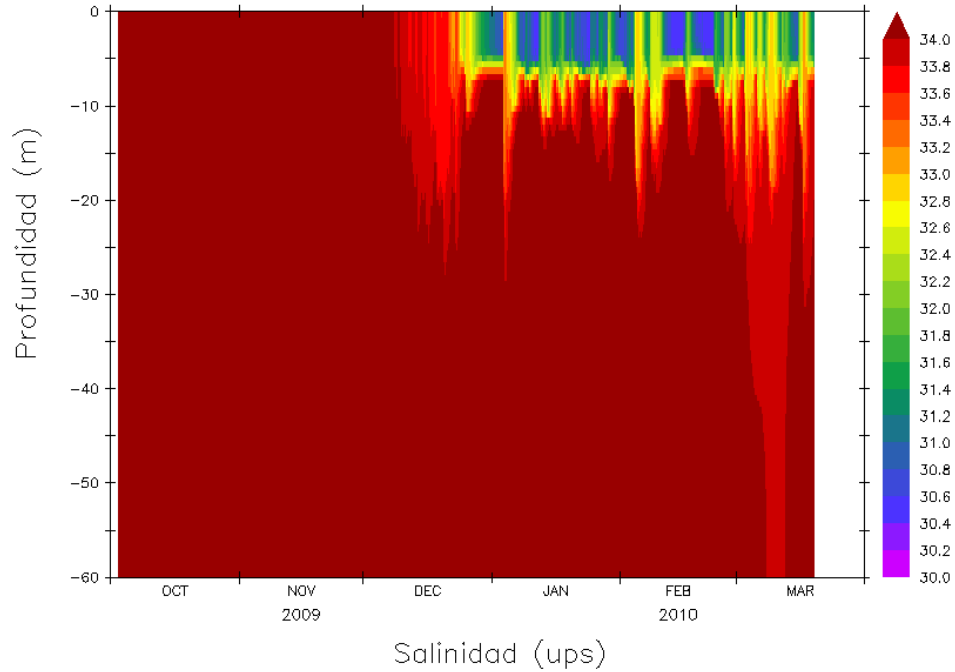


Figura 4.7. Perfil de salinidad homogénea que representa una capa superficial de 5 metros de 31 ups durante el periodo enero-marzo.

Escenario perfil de viento 2010-11

En Caleta Potter, durante la temporada 2010-11, se registraron mayores velocidades de viento en comparación con 2009-10 (Figura 4.8). Esto genera un incremento en el estrés del viento.

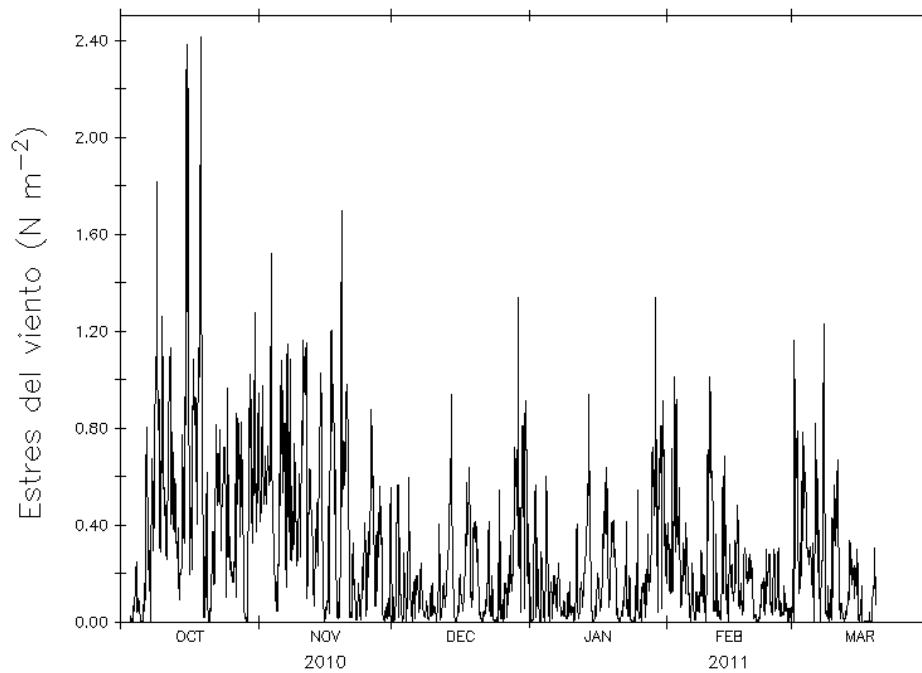


Figura 4.8. Perfil de viento registrado en Caleta Potter durante la temporada 2010-11 (octubre-marzo).

Resultados

Calibración del modelo

El modelo fue inicializado con una concentración de nitratos de 28 mmol m^{-3} , uniforme en la columna de agua (Figura 4.12). Si bien no se contaron con valores para este nutriente medido *in situ* para octubre de 2009, estas concentraciones se corresponden con los máximos observados en series históricas (Schloss et al., 2012). Los resultados del modelo muestran que los nitratos son consumidos por el fitoplancton pequeño y grande.

El modelo logra reproducir la dinámica del fitoplancton observada en la temporada 2009-10 (octubre 2009 – marzo 2010) en Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Península Antártica). Los datos observados, tomados de Schloss et al. (2014), muestran concentraciones máximas de biomasa de $14,70$ y $11,20 \text{ mgCl} \text{ m}^{-3}$ para el 18 y 25 de enero 2010, respectivamente. Esto concuerda con la máxima biomasa de fitoplancton total (fitoplancton pequeño + fitoplancton grande) obtenida para el 24 de enero según la simulación del modelo = $13,38 \text{ mgCl} \text{ m}^{-3}$ (Figura 4.9, Tabla 4.2). Asimismo, según los datos observados, dicha biomasa de fitoplancton corresponde en su mayoría a células grandes de diatomeas centrales, coincidente con el mayor aporte de lo que en este estudio se denominó fitoplancton grande ($> 20 \mu\text{m}$) (Figura 4.10).

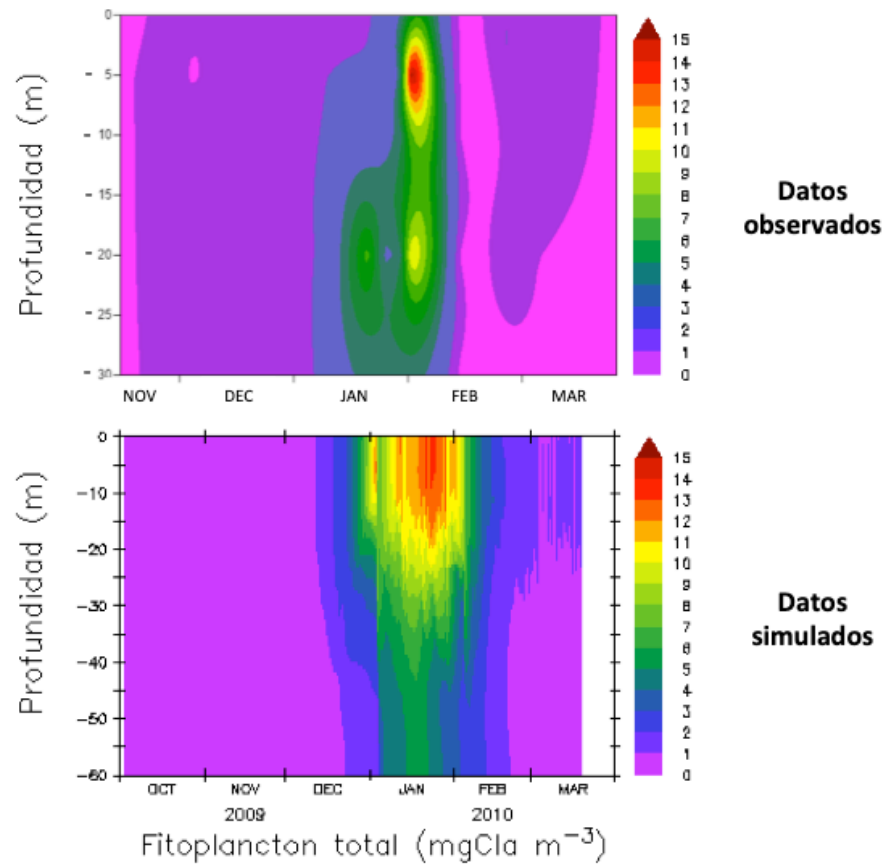


Figura 4.9. Comparación de datos observados (Schloss et al., 2014) y datos simulados de biomasa total de fitoplancton (mgChl a m^{-3}). Nótese las diferentes escalas de profundidad para cada caso.

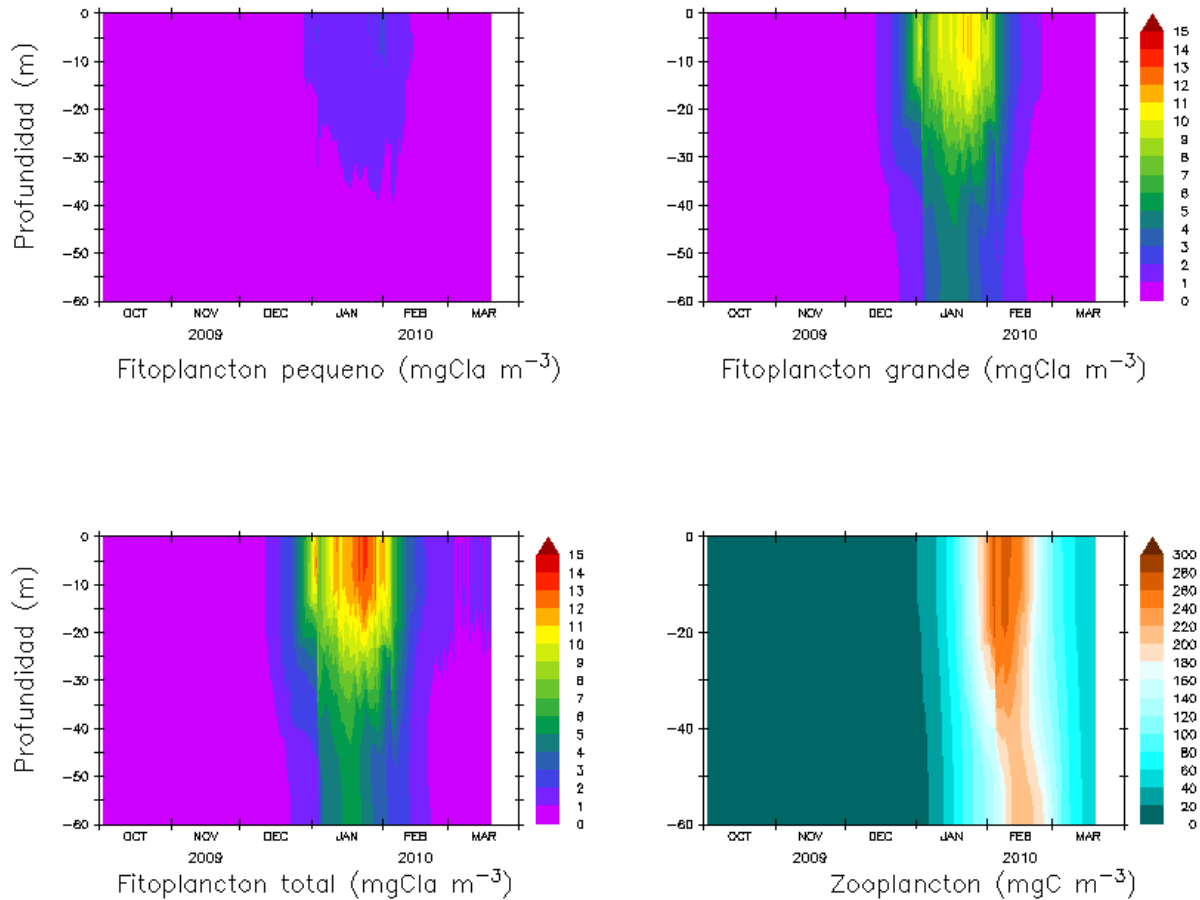


Figura 4.10. Simulación de la dinámica del fitoplancton y zooplancton del modelo calibrado. Fitoplancton total = fitoplancton pequeño + fitoplancton grande. Nótese la diferencia en las unidades de fitoplancton (mgCl a m^{-3}) y zooplancton (mgC m^{-3}).

Existen aspectos a destacar con respecto a los parámetros biológicos obtenidos al calibrar el modelo. La diferencia en la dinámica entre los grupos de fitoplancton corresponde a aquellos parámetros relacionados con los factores que limitan su crecimiento: nutrientes y luz. En este sentido, el fitoplancton grande presenta saturaciones medias de consumo de nitratos más altas ($k_{nl} > k_{ns}$), así como pendientes mayores en la relación fotosíntesis-irradiación ($\alpha_{phal} > \alpha_{phas}$). Sin embargo, las tasas máximas de consumo de nutrientes resultaron iguales para ambos grupos de fitoplancton ($us = ul$) (Tabla 4.1).

La función de salinidad fue parametrizada mediante el supuesto de que el fitoplancton grande es más vulnerable a las variaciones de salinidad alejadas del óptimo (34 ups) que el fitoplancton pequeño (Hernando et al., 2015, 2018). Partiendo desde un óptimo de salinidad en el cual el efecto de la salinidad como factor de mortalidad es inexistente ($= 1$ en Figura 4.11), a salinidad ambiente de 30 ups dicho factor se multiplica por 1,40 y 5,00 para el fitoplancton pequeño y grande, respectivamente (Figura 4.11).

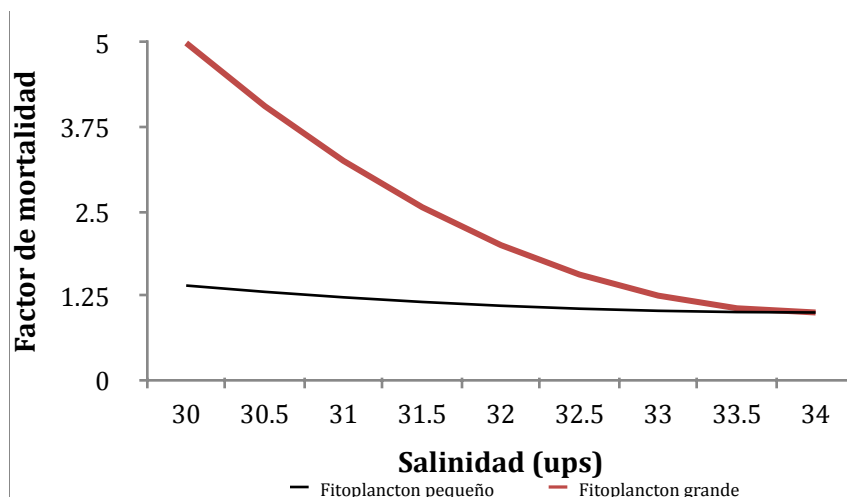
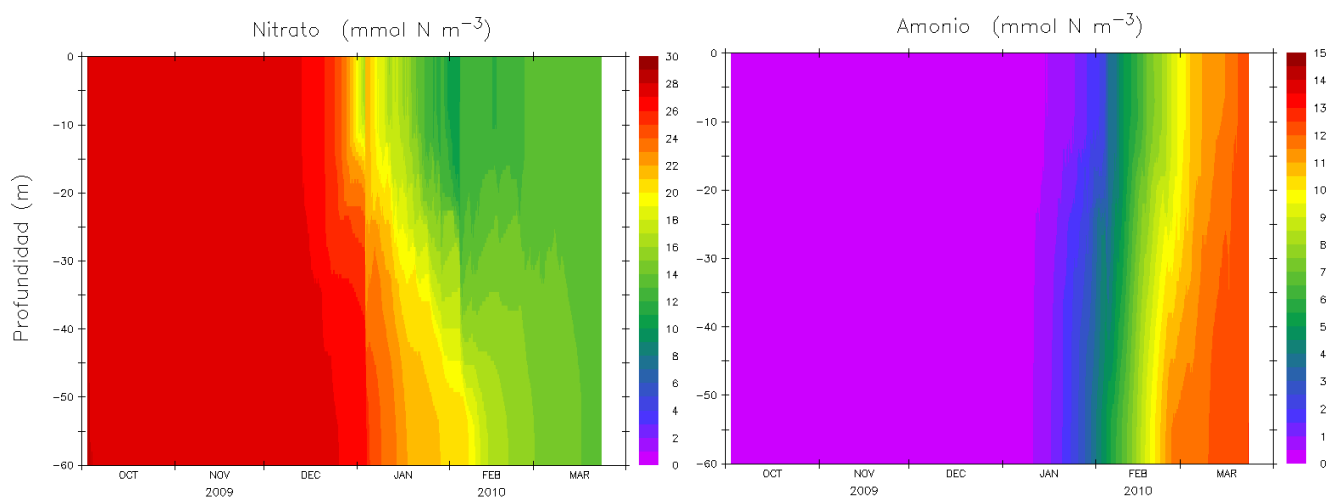


Figura 4.11. Efecto de la salinidad como factor de mortalidad para el fitoplancton pequeño y grande. Parámetros: $S_{opt} = 34$; $v_s = 0,025$; $v_l = 0,25$.

Las demás variables de estado del modelo mostraron dinámicas esperadas y acordes con la construcción del modelo. La concentración de nitrato, iniciada como un perfil homogéneo de 28 mmol N m^{-3} , disminuyó considerablemente como consecuencia del consumo del fitoplancton. En este contexto, la concentración de amonio comenzó a incrementarse gradualmente producto del aporte de la excreción del fitoplancton y zooplancton y de una baja tasa de nitrificación. De manera similar, el pool de detrito y de nitrógeno orgánico disuelto (NOD) presentaron sus mayores valores en profundidad luego de las máximas biomásas de fitoplancton y zooplancton. Como resultado de la acumulación de amonio y NOD, la concentración de bacterias aumentó a principios de febrero 2010 (Figura 4.12).



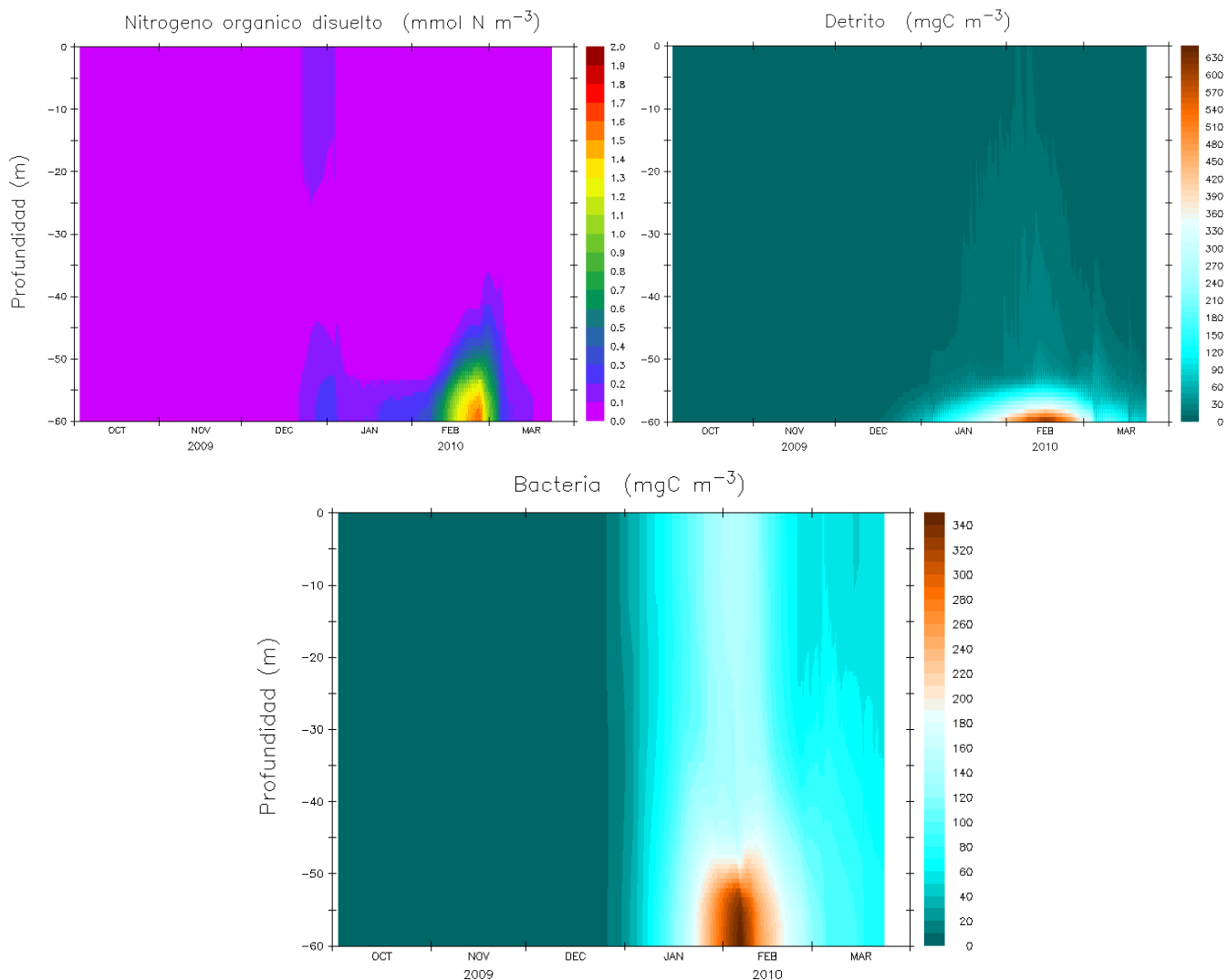


Figura 4.12. Dinámica de las variables de estado: nitrato, amonio, detrito, nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y bacteria. Note la diferencia en las unidades de nitrato, amonio y nitrógeno orgánico disuelto (mmol N m^{-3}) y detrito y bacteria (mgC m^{-3}).

Escenarios de cambio climático

Los diferentes escenarios planteados generaron resultados en los cuales se muestra una respuesta distintiva del fitoplancton pequeño y grande ante cambios en variables ambientales como la salinidad y el viento. Consecuentemente, dichos cambios afectan la dinámica de su principal depredador, el zooplancton.

Escenario perfil de salinidad 2010-11

El perfil de salinidad de la temporada 2010-11, en comparación con el perfil 2009-10, presenta variaciones considerables en las capas superficiales de la columna de agua a partir de enero 2011 (Figura 4.5). En el perfil de salinidad 2009-10 no existen importantes disminuciones con respecto al valor de 34 ups (Figura 4.3). Los resultados del modelo forzado con el perfil de salinidad de 2010-11 muestran

cambios en las dinámicas del fitoplancton pequeño y grande. Ambos grupos de fitoplancton logran biomásas mayores a las obtenidas al simular el modelo con el perfil 2009-10. En este contexto, la mayor concentración de biomasa de fitoplancton total fue de 20,89 mgCla m⁻³ y se alcanza el 12 de enero 2010 (Tabla 4.2). Por otro lado, la dinámica del zooplancton sigue la dinámica del fitoplancton, lo que genera que incrementos en la concentración de fitoplancton total se traduzcan en mayores biomásas de zooplancton (Figura 4.13).

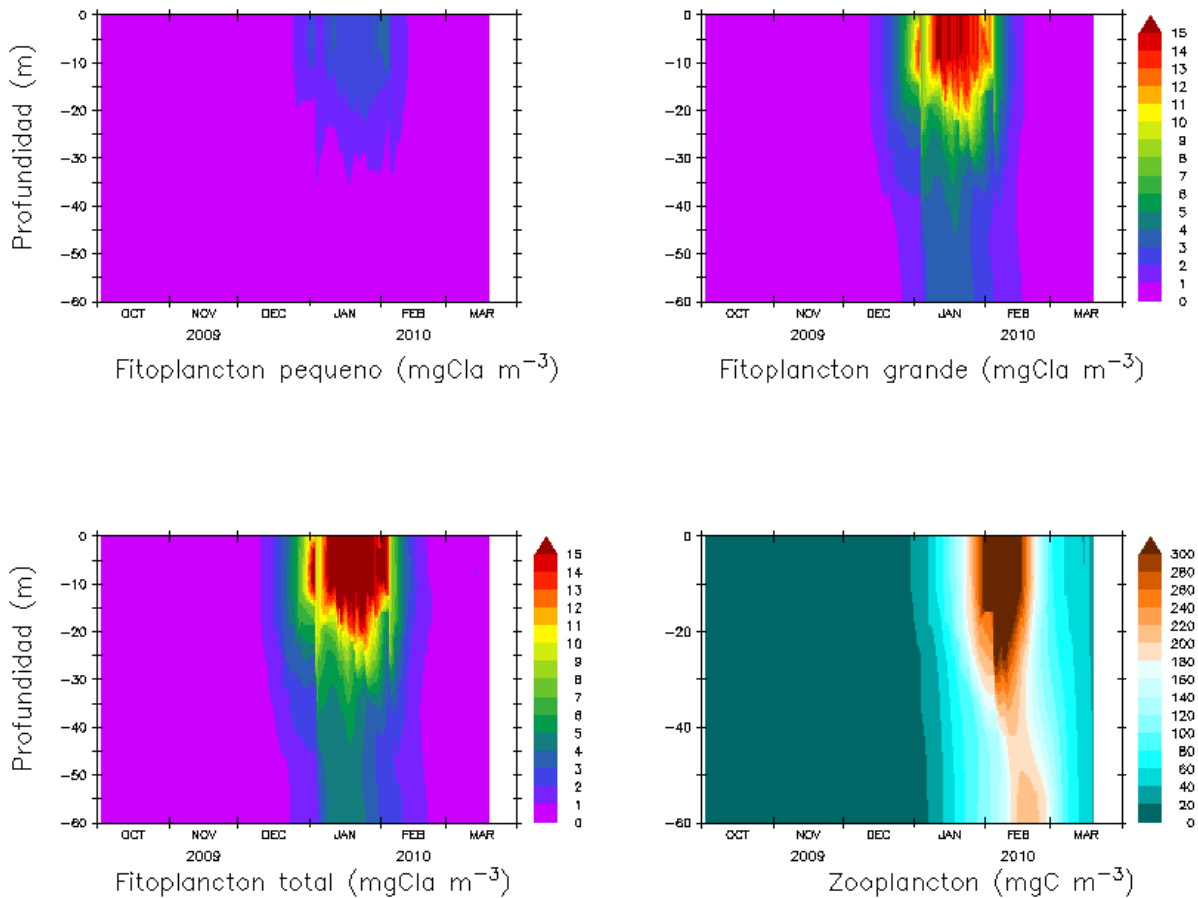


Figura 4.13. Simulación de la dinámica del fitoplancton y zooplancton con perfil de salinidad 2010-11. Fitoplancton total = fitoplancton pequeño + fitoplancton grande. Nótese la diferencia en las unidades de fitoplancton (mgCla m⁻³) y zooplancton (mgC m⁻³).

Escenario perfil de salinidad a pulsos

El perfil en el cual se simulan pulsos de ingreso de agua de baja salinidad muestra entradas de agua dulce de 31 ups en los primeros 5 metros de profundidad en los meses de enero, febrero y marzo (Figura 4.6). Aquí es evidente el incremento en las biomásas de ambos grupos de fitoplancton, lo que conlleva a un aumento en la concentración de fitoplancton total. La biomasa máxima alcanzada para el fitoplancton total fue de 16,64 mgCla m⁻³ el 12 de enero 2010 (Tabla 4.2). En cuanto a la dinámica del

zooplancton se observa un incremento como consecuencia de mayores concentraciones de sus presas (Figura 4.14).

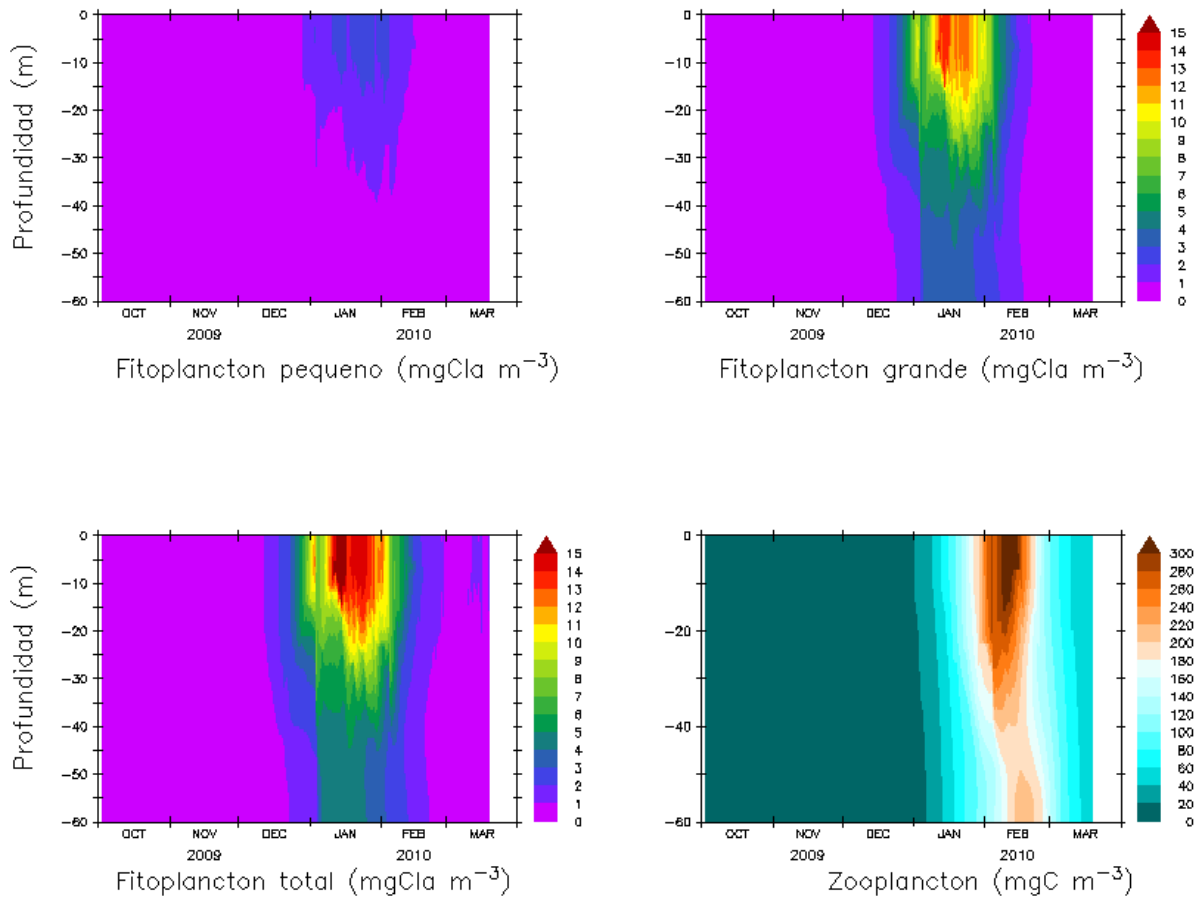


Figura 4.14. Simulación de la dinámica del fitoplancton y zooplancton con perfil de salinidad a pulsos. Fitoplancton total = fitoplancton pequeño + fitoplancton grande. Nótese la diferencia en las unidades de fitoplancton (mgCl a m^{-3}) y zooplancton (mgC m^{-3}).

Escenario perfil de salinidad homogénea

En este escenario se creó un perfil de salinidad con una capa homogénea de 31 ups en los 5 metros superficiales de la columna de agua durante el periodo enero-marzo (Figura 4.7). La simulación del modelo con dicho perfil de salinidad muestra concentraciones de fitoplancton total considerablemente más altas con respecto al modelo con el perfil de salinidad 2009-10. A pesar de que la biomasa de fitoplancton pequeño se incrementó de manera importante, el mayor aporte de biomasa al fitoplancton total proviene del fitoplancton grande. La máxima concentración de fitoplancton total alcanzada fue de $24,26 \text{ mgCl a m}^{-3}$ el 19 de enero 2010 (Tabla 4.2). Es de destacar que dicha concentración se restringe a las capas más superficiales de la columna de agua. Como consecuencia de los cambios en la dinámica del fitoplancton, el zooplancton presenta cambios que se corresponden con los observados en sus presas: biomasa más alta restringida a las capas superficiales (Figura 4.15).

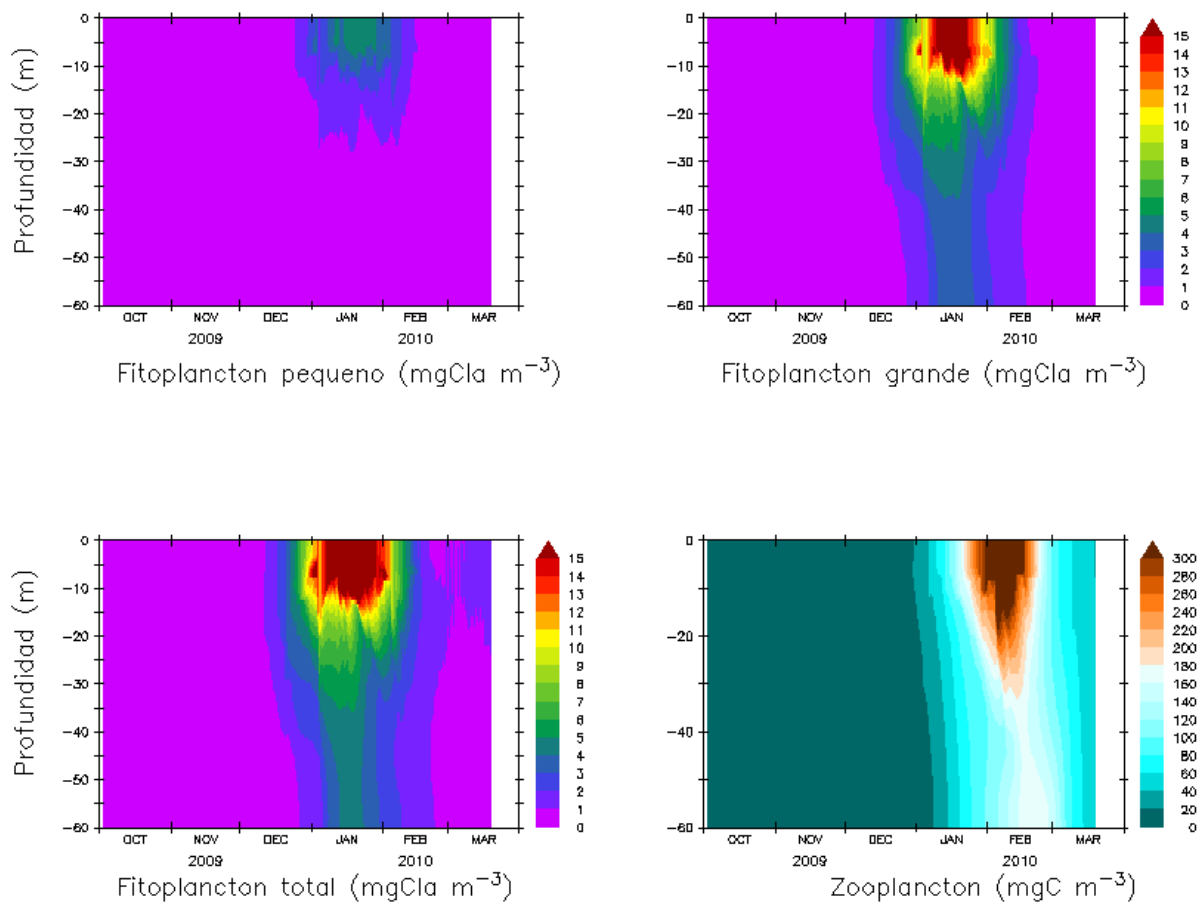


Figura 4.15. Simulación de la dinámica del fitoplancton y zooplancton con perfil de salinidad homogénea. Fitoplancton total = fitoplancton pequeño + fitoplancton grande. Note la diferencia en las unidades de fitoplancton (mgCl a m^{-3}) y zooplancton (mgC m^{-3}).

Escenario perfil de viento 2010-11

El perfil de viento de la temporada 2010-11 presenta velocidades significativamente mayores a las registradas en 2009-10 (Figura 4.8), lo que se traduce en un incremento en el estrés producido por el viento sobre la columna de agua. La simulación del modelo con estas condiciones de viento muestra concentraciones de fitoplancton menores, tanto para el fitoplancton pequeño como para el fitoplancton grande, en comparación al modelo calibrado. La máxima biomasa de fitoplancton total alcanzada fue de $11,28 \text{ mgCl a m}^{-3}$ el 24 de enero 2010 (Tabla 4.2). De manera similar a los resultados del modelo calibrado, el aporte del fitoplancton grande a la biomasa de fitoplancton total es relativamente mayor que la contribución del fitoplancton pequeño. En este contexto, el zooplancton también exhibe menores biomásas (Figura 4.16).

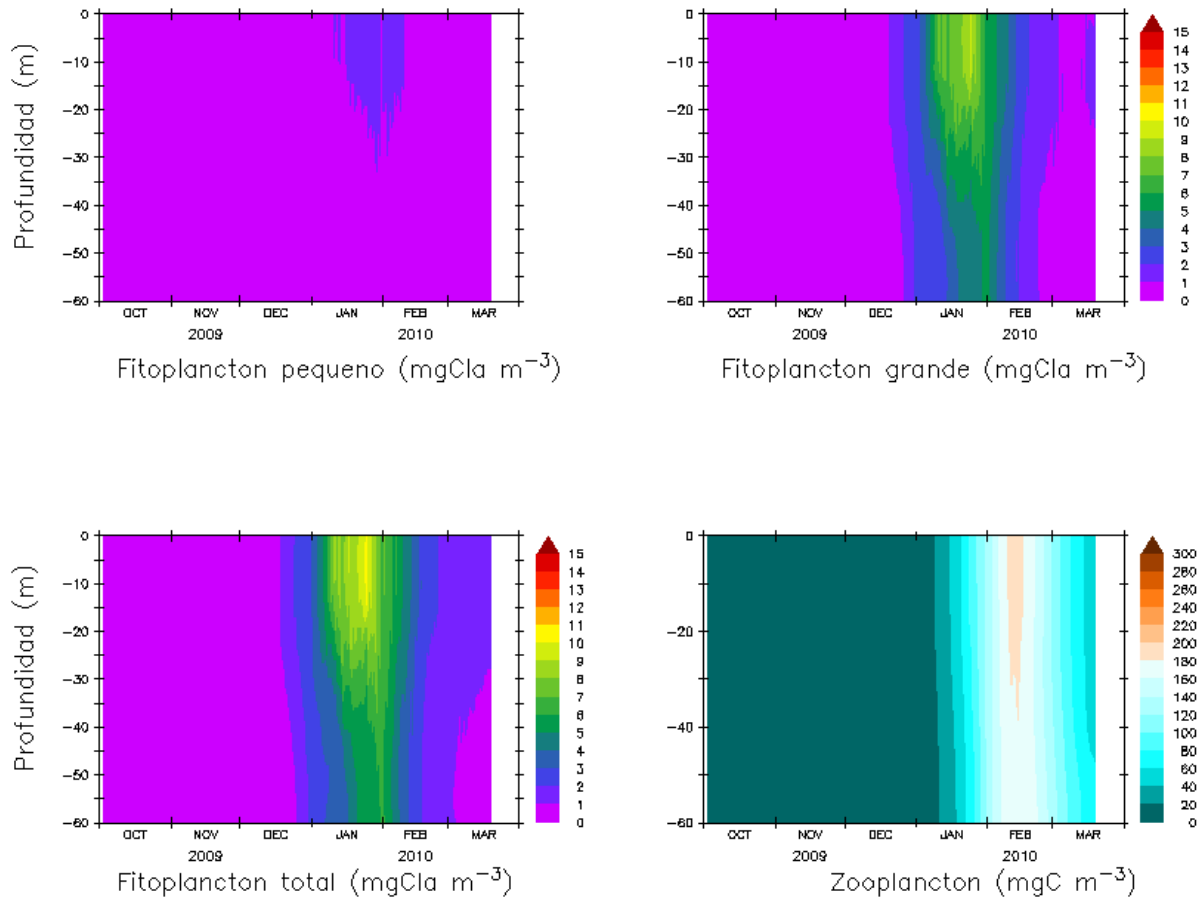


Figura 4.16. Simulación de la dinámica del fitoplancton y zooplancton con perfil de viento 2010-11. Fitoplancton total = fitoplancton pequeño + fitoplancton grande. Nótese la diferencia en las unidades de fitoplancton (mgCl a m^{-3}) y zooplancton (mgC m^{-3}).

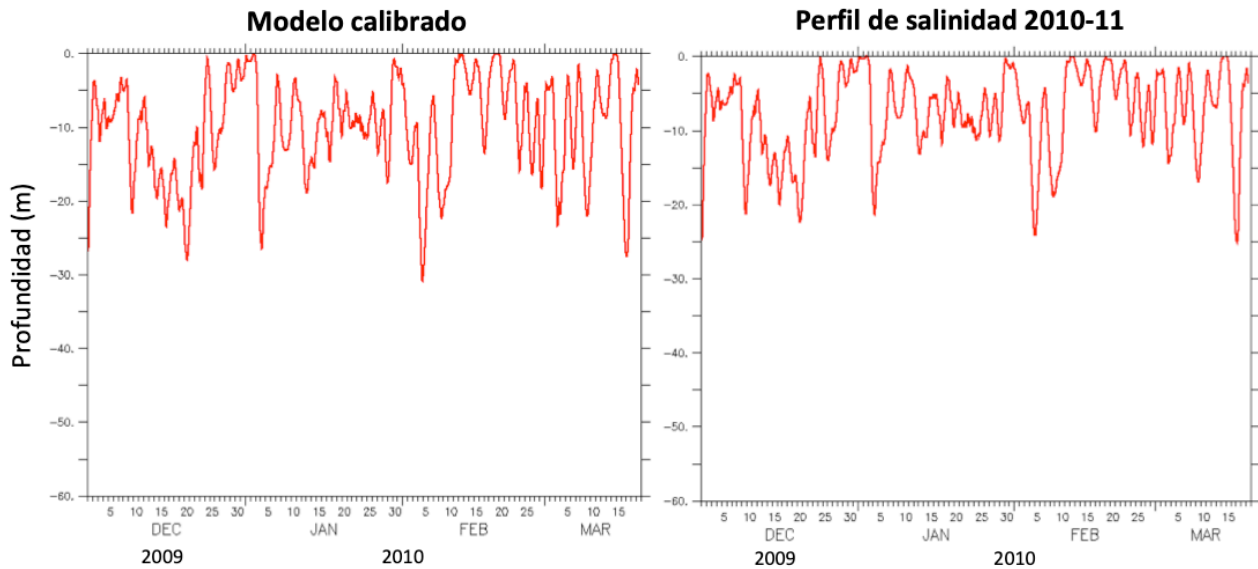
Comparando los resultados de los diferentes escenarios de cambio climático planteados con el modelo calibrado, es evidente que variaciones en la salinidad y el viento afectaron la dinámica del fitoplancton y, consecuentemente, la del zooplancton. El mayor cambio en la máxima biomasa alcanzada se presentó en el escenario correspondiente al *perfil de salinidad homogénea*, donde la concentración de fitoplancton total aumentó más de 10 mgCl a m^{-3} ($\approx 50\%$). Por el contrario, el escenario perfil de viento 2010-11 fue el único que generó una disminución en la máxima biomasa de fitoplancton (Tabla 4.2).

Para estudiar los cambios en la estratificación vertical de la columna de agua inducidos por cada uno de los escenarios anteriores, se estimó la capa de mezcla turbulenta (Z_t) para el modelo calibrado y los escenarios de cambio climático planteados. Los gráficos muestran los resultados de la profundidad de dicha capa para el periodo diciembre 2009 – marzo 2010 en cada caso (Figura 4.17). La capa de mezcla turbulenta resultó ser más profunda en el caso del escenario *perfil de viento 2010-11*, donde la velocidad del viento es mayor con respecto al perfil de viento 2009-10 (*modelo calibrado*). Aquí el incremento en el estrés del viento logra mezclar capas más profundas de la columna de agua. Por otro lado, la capa menos profunda se registró para el escenario *perfil de salinidad homogénea*, en el cual se simuló

una capa superficial de 31 ups durante el periodo enero-marzo. La disminución en el espesor de la capa de mezcla turbulenta se hace evidente en el momento en que la columna se estratifica como consecuencia de importantes diferencias en el perfil de salinidad.

Table 4.2. Resultados del modelo calibrado y los escenarios de cambio climático planteados.

Modelo/Escenario	Máx. Biomasa (mgCl _a m ⁻³)	Fecha máx. Biomasa
Calibrado	13,38	24 enero 2010
<i>Perfil de salinidad 2010-11</i>	20,89	12 enero 2010
<i>Perfil de salinidad a pulsos</i>	16,64	12 enero 2010
<i>Perfil de salinidad homogénea</i>	24,26	19 enero 2010
<i>Perfil de viento 2010-11</i>	11,28	24 enero 2010



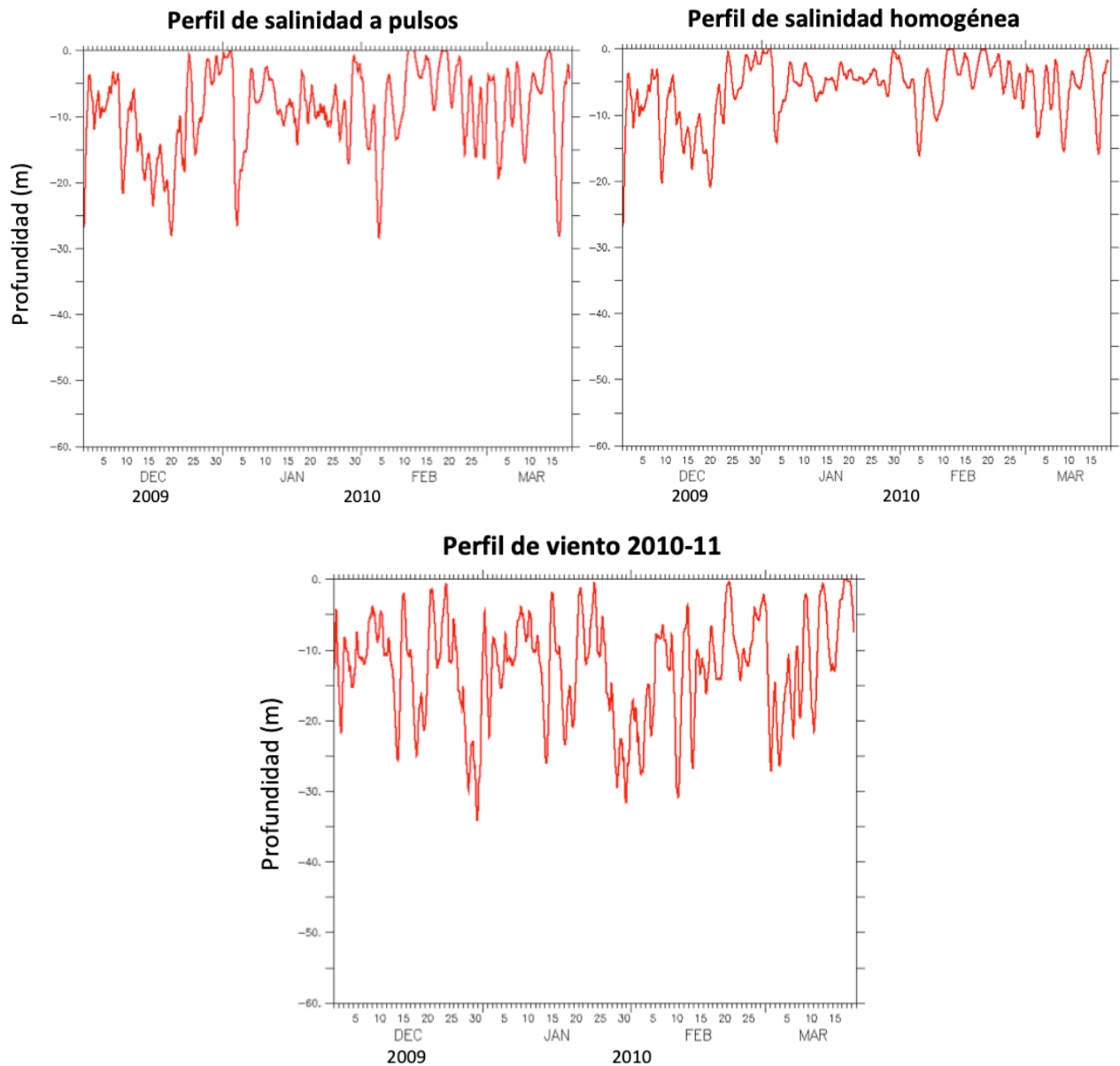


Figura 4.17. Estimación de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) para el caso del modelo calibrado y los escenarios de cambio climático planteados. Nótese que el periodo graficado es diciembre 2009 – marzo 2010.

Discusión

En las últimas dos décadas el estudio de la dinámica del plancton en diferentes ecosistemas costeros de la Península Antártica ha generado certezas acerca de los principales factores que controlan el comportamiento y su respuesta ante cambios ambientales (e.g. Montes-Hugo et al., 2009; Schloss et al., 2014; Carvalho et al., 2016; Höfer et al., 2019). En diversos fiordos antárticos se ha sugerido que las condiciones meteorológicas locales son indicadores más precisas que los eventos de gran escala (ENSO y SAM, por ejemplo) a la hora de comprender la dinámica de los niveles tróficos inferiores (Kim et al., 2018).

Los resultados del modelo aplicado aquí evidencian que cambios en las condiciones de salinidad impactan considerablemente en la dinámica y estructura del plancton. Estudios experimentales realizados en Caleta Potter por Hernando et al. (2015, 2018), parte de los cuales fueron modelizados en el capítulo 3 de esta tesis, probaron que existe un cambio de estructura en la comunidad de fitoplancton en condiciones de salinidades bajas (≈ 30 ups) favoreciendo a las células pequeñas de fitoplancton ($\leq 20 \mu\text{m}$). Los mencionados experimentos se llevaron a cabo en microcosmos de 70 cm de altura donde la columna de agua presentaba características homogéneas en todas sus capas, inducidas por un mecanismo de mezcla construido para tal fin. Asimismo, el modelo construido solo tuvo en cuenta procesos biológicos y ecológicos asociados a la dinámica de las poblaciones de fitoplancton y zooplancton.

El modelo físico-biológico utilizado en este capítulo 4 incorpora las características físicas de la columna de agua y la respuesta de las poblaciones biológicas a cambios ambientales. Las condiciones de la columna de agua son esenciales para poder determinar la dinámica del fitoplancton en ecosistemas impactados por fuerzas locales que juegan un papel importante en la estratificación de la columna de agua, como ocurre en la mayoría de los ecosistemas de fiordos de la Península Antártica que reciben grandes volúmenes de descarga glaciar durante la temporada de primavera-verano (octubre-marzo) (Meredith et al., 2018; Höfer et al., 2019). El modelo conceptual sugerido por Schloss et al. (2002) enfatiza la importancia de la combinación de los factores físicos que afectan la penetración de la luz en la columna de agua y la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) como agentes de control del comportamiento del fitoplancton. El modelo calibrado corresponde, debido a las condiciones de salinidad y de viento observadas en el terreno durante la primavera y verano de 2009-2019 a un escenario en el cual las condiciones son óptimas para el desarrollo del fitoplancton durante prácticamente todo el período de crecimiento estival, permitiendo la formación de una importante floración de diatomeas del microfitoplancton (Schloss et al., 2014).

De manera interesante, los escenarios de cambio climático planteados sugieren que el efecto de la salinidad como factor de mortalidad en el fitoplancton (tal como se evidenció en los estudios de Hernando et al., 2015) se ve disminuido y enmascarado por las condiciones favorables de la columna de agua. Las estimaciones de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta (Z_t) muestran que perfiles de salinidad con valores superficiales más bajos (< 34 ups), tales como los generados por un evento de descarga glaciar, tienden a estratificar y estabilizar la columna de agua. Esto ocasiona que las células de fitoplancton permanezcan durante más tiempo a profundidades por encima de la profundidad crítica (según Sverdrup, 1953), es decir la profundidad a la cual la biomasa producida por fotosíntesis sea mayor que la

tasa de respiración, ambas integradas verticalmente en la columna de agua. Schloss et al. (2014) plantean que es la relación entre la profundidad crítica y la profundidad de la capa de mezcla turbulenta la que determina la posible acumulación de fitoplancton. Esto quiere decir que cambios en el perfil de salinidad ocasionados por descargas glaciares de agua dulce podrían generar condiciones favorables para el crecimiento del fitoplancton como consecuencia de la estratificación de las capas superficiales del agua, tal como fue registrado por Höfer et al. (2019) para dos bahías de la Península Antártica.

En todos los escenarios de cambio climático planteados al variar el perfil de salinidad, la concentración de fitoplancton pequeño aumentó mientras que la de fitoplancton grande disminuyó. Esto responde a una menor vulnerabilidad de las células de menor tamaño representada en la función de salinidad ($f(S)$). Sin embargo, la población de células de mayor tamaño ($> 20 \mu\text{m}$ = diatomeas grandes) fue la que siempre contribuyó relativamente más a la máxima biomasa de fitoplancton. Estos resultados concuerdan con aquellos registrados en los ecosistemas costeros del sur de la Península Antártica (Rozema et al., 2017a; Schofield et al., 2017), así como con estudios realizados en bahías y fiordos cercanos al área de Caleta Potter (Lee et al., 2015; Höfer et al., 2019). A pesar de esto, existe una tendencia marcada de aumento de las poblaciones de células de menor tamaño ($< 20 \mu\text{m}$) en estudios interanuales y decadales en el oeste de la península (Rozema et al., 2017b; Schofield et al., 2017). La proporción de fitoplancton pequeño, representado por poblaciones de criptofitas y haptofitas, suele ser mayor cuando las biomásas alcanzadas son medias a bajas ($< 4 \text{ mgCl}_a \text{ m}^{-3}$) (Rozema et al., 2017b). Estudios recientes sugieren que el crecimiento del fitoplancton pequeño se vería favorecido por una estratificación reducida de la columna de agua, salinidades bajas (< 32 ups) y temperaturas del agua frías ($-1 - 1 \text{ }^\circ\text{C}$) (Schofield et al., 2017). Para comprender mejor el papel del fitoplancton pequeño en la comunidad, una perspectiva de investigación a futuro sería considerar variabilidad en ciertas tasas metabólicas dependientes de la temperatura para algunos de estos grupos del fitoplancton.

El escenario de cambio climático planteado con respecto a variaciones en el perfil de viento muestra que el viento también es una variable ambiental que controla la dinámica del fitoplancton. Mayores velocidades de viento ocasionan aumentos en el estrés del viento generado sobre las capas superficiales del agua, lo que incide directamente sobre la capa de mezcla turbulenta. En ecosistemas poco profundos, como ciertas zonas costeras de la Península Antártica, la turbulencia generada por el viento aumenta la profundidad de la capa de mezcla turbulenta significativamente llegando a homogeneizar la totalidad de la columna de agua. Incrementos en la velocidad del viento también se han registrado como tendencias de cambios ambientales a lo largo de toda la Península Antártica (Brearley et al., 2017). Coincidentemente con lo planteado en estudios anteriores en diversos ecosistemas costeros antárticos (Montes-Hugo et al., 2009; Schloss et al., 2012, 2014; Schofield et al., 2017), la abundancia de fitoplancton y la máxima biomasa alcanzada se correlacionan negativamente con la velocidad del viento al influir en la estabilidad de la columna de agua.

La salinidad y el viento son variables ambientales que juegan un papel esencial en las condiciones físicas de la columna de agua en la Península Antártica (Schloss et al., 2012; Höfer et al., 2019). Las tendencias de cambio climático en la región han demostrado incrementos en las tasas de derretimiento glaciar así como aumentos en la intensidad y frecuencia de eventos de viento (Stammerjohn et al.,

2008; Turner et al., 2016). Por un lado, disminuciones de salinidad en las capas superficiales producto de la descarga glacial tienden a estabilizar la columna de agua estratificándola. Por otro lado, vientos más intensos generan una capa de mezcla turbulenta más importante homogeneizando la columna de agua. Sin embargo, la turbulencia por viento puede ocasionar un leve aumento de la salinidad al transportar capas profundas de mayor salinidad hacia la superficie (Lundesgaard et al., 2019). La utilización de modelos dinámicos físico-biológicos como el aplicado aquí para el caso de estudio Caleta Potter son herramientas vitales para el estudio de aquellas poblaciones biológicas sometidas a las características físicas del medio en el que viven. Aproximaciones matemáticas de este tipo generan una visión realista de los factores de control de la comunidad de plancton, ya que consideran explícita y simultáneamente las condiciones de la columna de agua.

Recientemente, un estudio realizado en Caleta Potter plantea que la producción primaria es capaz de soportar la demanda de carbono bentónico durante el verano austral, desafiando estudios anteriores (Hoffmann et al., 2018). Esta hipótesis le da aun más importancia a este tipo de estudios en los que se consideran no solo las variables ambientales y factores físicos que controlan la estructura y dinámica de la comunidad de plancton, sino también las relaciones tróficas que ocurren entre los principales grupos funcionales que componen dicha comunidad.

Conclusión

La utilización de un modelo dinámico complejo que permite el acoplamiento físico-biológico, como GOTM, ha demostrado ser una herramienta de investigación precisa para estudiar la dinámica de la comunidad de plancton en un ecosistema afectado por la descarga glaciaria (Caleta Potter, Península Antártica).

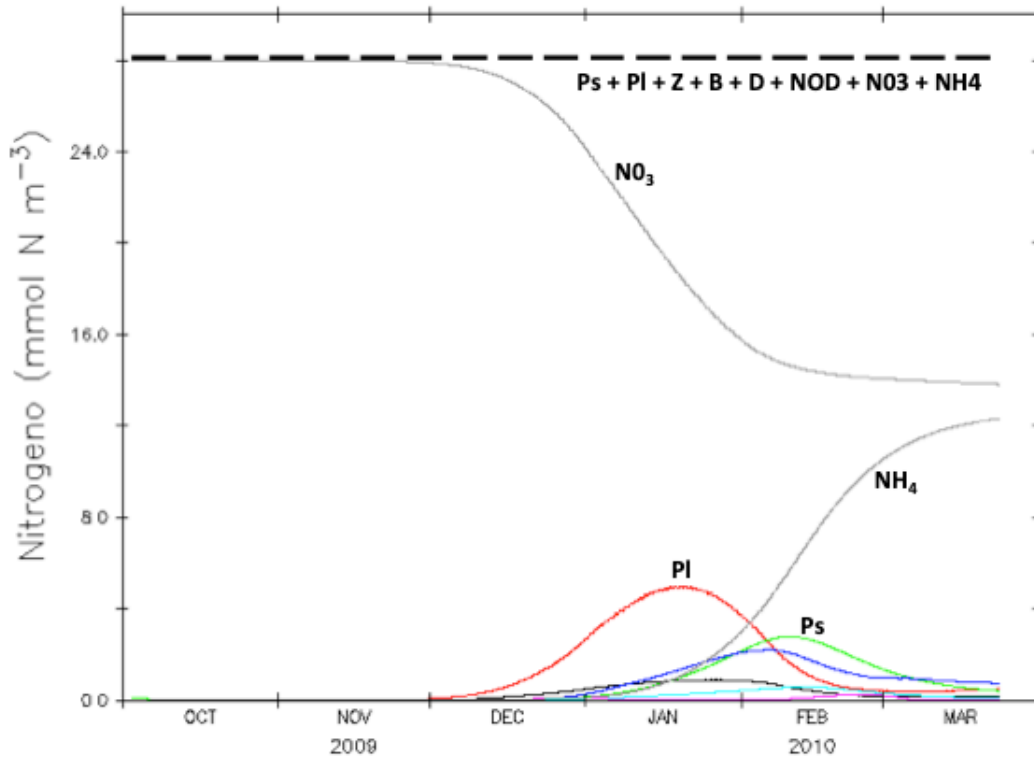
Esta es la primera aproximación matemática que considera explícitamente el efecto de los cambios de salinidad como un factor de mortalidad en un ecosistema marino de la Península Antártica en un ambiente unidimensional turbulento. La mayor vulnerabilidad del fitoplancton grande a variaciones en la salinidad se representa en las sucesivas disminuciones de sus concentraciones en cada uno de los escenarios de cambio climático planteados. Como era esperado, el fitoplancton pequeño incrementó sus concentraciones en contextos de salinidad variables.

En un marco en el que las características físicas de la columna de agua son consideradas, el efecto negativo por salinidades no óptimas se ve contrarrestado por las condiciones favorables de estratificación originadas por la descarga glaciaria de agua dulce, lo que permite al fitoplancton permanecer a profundidades en donde las condiciones de radiación son adecuadas para su crecimiento y compensar las eventuales pérdidas ocasionadas por el incremento de la mortalidad debida a una mayor vulnerabilidad a las variaciones de salinidad. Es por esto que el aporte del fitoplancton grande a la comunidad en términos de biomasa sigue siendo mayor que el pequeño.

Además, en este estudio probamos y confirmamos la importancia de los cambios de salinidad y velocidad del viento como factores determinantes de la profundidad de la capa de mezcla turbulenta. Mientras que la entrada de agua dulce estratifica la columna de agua favoreciendo el crecimiento del fitoplancton, la turbulencia ocasionada por el estrés del viento sobre las capas superficiales del agua genera condiciones menos favorables para su desarrollo.

Comprender la respuesta de la comunidad de plancton a variaciones ambientales tales como la salinidad no solo importa a la hora de evaluar el impacto sobre las especies que componen la comunidad y su dinámica, sino también para entender mejor los efectos de dichas variaciones sobre los niveles tróficos superiores.

Anexo 4



Anexo 4.1. Verificación de que el modelo utilizado es conservativo. Se muestra el resultado para el modelo calibrado. La línea punteada representa la suma de las concentraciones de nitrógeno (mmol N m^{-3}) de las 8 variables de estado del modelo durante la simulación. Ps = fitoplancton pequeño, PI = fitoplancto grande, Z = zooplancton, B= bacterias , D = detrito, NOD = nitrógeno orgánico disuelto, NO₃ = nitrato, NH₄ = amonio.

Conclusión general

Los diferentes modelos matemáticos planteados en esta tesis para caracterizar las relaciones tróficas en el caso de estudio Caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Islas Shetland del Sur, Península Antártica) presentan diversas conclusiones referidas a su estructura, dinámica y estabilidad.

En primer lugar, la combinación de características relacionadas a la complejidad y estructura de la red trófica de Caleta Potter señalan fragilidad y posibles efectos en cascada en las relaciones tróficas del ecosistema. En este contexto, resultan importantes las especies que participan en gran cantidad de interacciones tróficas, *Notothenia corriceps* (pez demersal), *Ophionotus victoriae* (ofiura) y *Gondogeneia antarctica* (anfípodo) y las vías alternativas de flujo de energía como agentes clave para la robustez del ecosistema y persistencia de las relaciones tróficas tal como fueron descriptas.

Es sabido que un mejor entendimiento de la estabilidad de las redes tróficas se puede obtener al conocer la manera en que las perturbaciones se dispersan entre las diferentes especies y la respuesta de la red como un todo interconectado. A pesar de que el estudio del patrón estructural llamado “mundo pequeño” ha sido utilizado reiteradamente como una aproximación matemática adecuada en el análisis de resiliencia y respuesta ante perturbaciones en redes tróficas, aquí se sugiere que en los ecosistemas marinos las relaciones tróficas se alejan de este tipo de modelo en el que la distancia entre las especies es corta y la compartimentación es alta. Esto quiere decir que se necesitan nuevos modelos de redes tróficas que sean capaces de reflejar las propiedades de complejidad y estructura de las redes de los ecosistemas marinos.

En relación a la dinámica y estabilidad de la comunidad de plancton ante la descarga glacial como perturbación directa sobre las poblaciones de fitoplancton, los modelos dinámicos tomados en su conjunto muestran resultados interesantes. Por un lado, el modelo NPZ evidencia que puntos de equilibrio estables son alcanzados por las poblaciones de fitoplancton pequeño con valores más bajos de tasa de crecimiento que el fitoplancton de mayor tamaño. Esto le confiere cierta ventaja adaptativa a las poblaciones de fitoplancton pequeño en condiciones ambientales no óptimas. Asimismo, el modelo físico-biológico GOTM sugiere que las prevalecientes condiciones físicas de la columna de agua producto de la descarga glacial serían cada vez más favorables para el crecimiento del fitoplancton pequeño. El cambio de estructura en la comunidad de fitoplancton puede traer consecuencias en el flujo de carbono hacia los niveles tróficos más altos y, por consecuencia, tener un efecto sobre las especies que conforman la red trófica.

En conclusión, se demostró que la utilización de diferentes modelos matemáticos complementarios es una estrategia precisa para comprender cómo las significativas variaciones ambientales pueden impactar en la estructura, dinámica y estabilidad de las redes tróficas marinas antárticas.

El conocimiento generado en esta tesis sobre las propiedades emergentes de las redes tróficas marinas antárticas abre nuevas incógnitas de investigación a futuro. Por un lado, la hipótesis sobre la importancia de múltiples vías de energía en la estabilidad del ecosistema de Caleta Potter planteada como una

de las conclusiones del capítulo 1 evidencia la necesidad de construir modelos de redes tróficas que consideren explícitamente el flujo de materia (carbono) entre las especies. En este sentido, las conclusiones del capítulo 2 llaman al desarrollo de nuevos modelos tróficos de mayor precisión que logren representar los patrones estructurales en los ecosistemas marinos y ponen de manifiesto que los principales procesos de ensamblado de las redes tróficas marinas son pobremente conocidos. Aquí, incorporar información biológica (tamaño corporal, etapa de desarrollo) y ecológica (estrategia de alimentación, hábitat) de las especies es un paso fundamental para establecer qué factores son los que determinan las interacciones tróficas en los ecosistemas marinos antárticos. En cuanto a perspectivas de investigación con respecto a los factores que controlan la dinámica de la comunidad de plancton en los ecosistemas costeros antárticos, resulta esencial que los futuros estudios sobre el impacto del cambio climático en el plancton consideren de manera simultánea diversos factores ambientales (salinidad, viento, temperatura, radiación solar), ya que quedó demostrado que el efecto de ciertas variables ambientales puede ser contrarrestado por otras (salinidad y viento). Surge la necesidad de considerar en un marco físico-biológico el efecto de dos variables de particular interés en relación al impacto de la descarga glacial sobre los niveles tróficos inferiores: el hierro y las partículas inorgánicas en suspensión, cuyas cantidades en las zonas costeras se ven incrementadas por el derretimiento glacial. Como se mencionó anteriormente en la relación entre la salinidad y el viento, las mencionadas variables actuarían de forma opuesta en el crecimiento del fitoplancton.

Bibliografía

- Ahn, I.Y., Kang, J.S., Kang, J.S., 1993. Primary food sources for shallow-water benthic fauna in Marian Cove, King George Island during an austral summer. *Korean J. Polar Res.* 4, 67e72.
- Aizdaicher, N.A., Markina, Z.V., 2010. The effect of decrease in salinity on the dynamics of abundance and the cell size of *Corethron hystrix* (Bacillariophyta) in laboratory culture. *Ocean Science Journal* 45, 1-5.
- Albert, R., Barabasi, A.L., 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Rev. Mod. Phys.* 74, 47e97.
- Albert, R., Jeong, H., Barabási, A.L., 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406, 378e382.
- Allesina, S., Alonso, D., Pascual, M., 2008. A general model for food web structure. *Science* 320, 658–661.
- Allesina, S., Pascual, M., 2009. Food web models: a plea for groups. *Ecology letters* 12, 652–662.
- Amaral, L.A.N., Scala, A., Barthélémy, M. and Stanley, H.E., 2000. Classes of small-world networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97.
- Annett, A.L., Henley, S.F., Van Beek, P., Souhaut, M., Ganeshram, R., Venables, H.J., Meredith, M.P., Geibert, W., 2013. Use of radium isotopes to estimate mixing rates and trace sediment inputs to surface waters in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. *Antarct. Sci.* 25, 445–456.
- Antoni, J.S., Almandoz, J.O., Ferrario, M.E., Hernando, M.P., Varela, D.E., Rozema, P.D., Buma, A.G.J., Schloss, I.R. Response of a natural antarctic phytoplankton assemblage to changes in temperature and salinity. *Marine Ecology Progress Series en prensa.*
- Aziz, A., y Larher, F., 1998. Osmotic stress induced changes in lipid composition and peroxidation in leaf discs of *Brassica napus* L. *Journal of Plant Physiology*, 153(5-6), 754-762.
- Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., 2007. Trophic dynamics of eight intertidal communities of the Sylt-Rømø Bight ecosystem, northern Wadden Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 351, 25e41.
- Barabási, A.L., Albert, R., Jeong, H., 2000. Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web. *Physica A: statistical mechanics and its applications* 281, 69–77.
- Barrera-Oro, E.R., 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. *Antarct. Sci.* 14, 293e309.
- Barrera-Oro, E.R., 2003. Analysis of dietary overlap in Antarctic fish (Notothenioidei) from the South Shetland Islands: no evidence of food competition. *Polar Biol.* 26, 631e637.
- Barrera Oro, E.R., Casaux, R.J., 1990. Feeding selectivity in *Notothenia neglecta*, nybelin, from potter cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarct. Sci.* 2,207e273.
- Barrera-Oro, E.R., Casaux, R.J., 1998. Ecology of demersal fish species from Potter Cove. In: Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 156e167.
- Barrera-Oro, E.R., Casaux, R.J., 2008. General ecology of coastal fish from the South Shetland Island and west antarctic Peninsula areas. In: Wiencke, C., Ferreyra, G.A., Abele, D., Marensi, S. (Eds.), *The Antarctic ecosystem of Potter Cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo)*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 95e110.
- Bascompte, J., 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325, 416e419.
- Baudry, J., Dumont, D., Schloss, I.R., 2018. Turbulent mixing and phytoplankton life history: a Lagrangian versus Eulerian model comparison. *Marine Ecology Progress Series* 600, 55-70.
- Belkin, N., Rahav, E., Elifantz, H., Kress, N., Berman-Frank, I., 2015. Enhanced salinities, as a proxy of seawater desalination discharges, impact coastal microbial communities of the eastern Mediterranean Sea. *Environ-*

mental microbiology 17, 4105-4120.

- Bernard, K.S., Steinberg, D.K., Schofield, O.M., 2012. Summertime grazing impact of the dominant macrozooplankton off the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 62, 111-122.
- Bodini, A., Bellingeri, M., Allesina, S., Bondavalli, C., 2009. Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action. *Philosophical Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 1725e1731.
- Bollobás B., 2001. *Random Graphs*. Cambridge: Cambridge University Press. 50pp.
- 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. *Mar. Ecol.* 38, e12407.
- Borrvall, C., Ebenman, B., Jonsson, T., Jonsson, T., 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecol. Lett.* 3, 131e136.
- Brandes, U., Wagner, D., 2004. Visone - analysis and visualization of social networks. In: Jünger, M., Mutzel, P. (Eds.), *Graph Drawing Software*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 321e340.
- Brearely, J.A., Meredith, M.P., Garabato, A.C.N., Venables, H.J., Inall, M.E., 2017. Controls on turbulent mixing on the West Antarctic Peninsula shelf. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 139, 18-30.
- Brose, U., Dunne, J.A., 2009. Modelling the dynamics of complex food webs. In: Verhoef, H.A., Morin, P.J. (Eds.), *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press, Oxford, pp. 37e44.
- Burchard, H., Petersen, O., 1999. Models of turbulence in the marine environment — a comparative study of two-equation turbulence models. *J. Mar. Syst.* 21, 29–53.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York, p. 485.
- Burns, T.P., 1989. Lindeman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology* 70, 1355e1362.
- Camacho, J., Guimerà, R., Nunes Amaral, L.A., 2002. Robust Patterns in Food Web Structure. *Phys. Rev. Lett.* 88, 228102.
- Campana, G.L., Zacher, K., Deregibus, D., Momo, F.R., Wiencke, C., Quartino, M.L., 2018. Succession of Antarctic benthic algae (Potter Cove, South Shetland Islands): structural patterns and glacial impact over a four-year period. *Polar Biol.* 41, 377–396. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2197-x>
- Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R., Saltelli, A., 2007. The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological modelling* 203, 167-182.
- Carlson, C.A., Hansell, D.A., Peltzer, E.T., Smith Jr, W.O., 2000. Stocks and dynamics of dissolved and particulate organic matter in the southern Ross Sea, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 3201-3225.
- Carvalho, F., Kohut, J., Oliver, M.J., Sherrell, R.M., Schofield, O., 2016. Mixing and phytoplankton dynamics in a submarine canyon in the West Antarctic Peninsula. *J. Geophys. Res. Ocean.* 121, 5069–5083.
- Casaux, R.J., 1998. The contrasting diet of *Harpagifer antarcticus* (Notothenioidei, Harpagiferidae) at two localities of the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol.* 19, 283e285.
- Cohen, J.E., Newman, C.M., Briand, F., Steele, J.H., 1985. A stochastic theory of community food webs II. Individual webs. *Proc. R. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 224, 449–461.
- 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, 541–544.
- 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, 283-286.
- 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.
- D'Alelio, D., Libralato, S., Wyatt, T., Ribera d'Alcalà, M., 2016. Ecological-network models link diversity, structure and function in the plankton food-web. *Sci. Rep.* 6, 21806.
- Dayton, P.K., Watson, D., Palmisano, A., Barry, J.P., Oliver, J.S., Rivera, D., 1986. Distribution patterns of benthic microalgal standing stock at McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biol.* 6, 207e213.
- Dayton, P.K., Jarrell, S.C., Kim, S., Ed Parnell, P., Thrush, S.F., Hammerstrom, K., Leichter, J.J., 2019. Benthic responses to an Antarctic regime shift: food particle size and recruitment biology. *Ecological Applications* 29, e01823.
- De Angelis, D.L., 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56, 238e243.
- de Santana, C.N., Rozenfeld, A.F., Marquet, P.A., Duarte, C.M., 2013. Topological properties of polar food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 474, 15e26.
- Denman, K., Gargett, A., 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28, 801–815.
- Deppeler, S.L., Davidson, A.T., 2017. Southern Ocean phytoplankton in a changing climate. *Frontiers in Marine Science* 4, 40.
- 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 Biol.* 39, 153e166.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., Brose, U., 2014. Unravelling the complex structure of forest soil food webs: higher omnivory and more trophic levels. *Oikos* 123, 1157–1172.
- Dierssen, H.M., Smith, R.C., 2000. Bio-optical properties and remote sensing ocean color algorithms for Antarctic Peninsula waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 105, 26301-26312.
- Dube, A., Jayaraman, G., Rani, R., 2010. Modelling the effects of variable salinity on the temporal distribution of plankton in shallow coastal lagoons. *Journal of Hydro-environment Research* 4, 199-209.
- Ducklow, H.W., Fraser, W.R., Meredith, M.P., Stammerjohn, S.E., Doney, S.C., Martinson, D.G., ... Amsler, C.D., 2013. West Antarctic Peninsula: an ice-dependent coastal marine ecosystem in transition. *Oceanography* 26, 190-203.
- Dunbar, R.B., Leventer, A.R., Stockton, W.L., 1989. Biogenic sedimentation in McMurdo sound, Antarctica. *Mar. Geol.* 85, 155e179.
- Dunne, J.A., 2006. The network structure of food webs. In: Pascual M., Dunne J.A., editors. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press. pp. 27–86.
- Dunne, J.A., 2009. Food webs. *Encyclopedia of complexity and systems science*, 3661-3682.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002a. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5, 558e567.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002b. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 12917e12922.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2002c. Small networks but not small worlds: unique aspects of food web structure. *Proc. Nat. Acad. Sci.*
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273, 291e302.
- Dutkiewicz, S., Hickman, A.E., Jahn, O., Henson, S., Beaulieu, C., Monier, E., 2019. Ocean colour signature of climate change. *Nature communications* 10, 578.
- Edwards, A.M., Brindley, J., 1996. Oscillatory behaviour in a three-component plankton population model. *Dy-*

- namics and stability of Systems 11, 347-370.
- Edwards, K.F., Thomas, M.K., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2015. Light and growth in marine phytoplankton: allometric, taxonomic, and environmental variation. *Limnology and Oceanography* 60, 540-552.
- Erdős, P., Rényi, A., 1959. On random graphs. *Publicationes Mathematicae (Debrecen)* 6, 290–297.
- Estrada, E., 2007. Food webs robustness to biodiversity loss: the roles of connectance, expansibility and degree distribution. *J. Theor. Biol.* 244, 296e307.
- Falk, U., Gieseke, H., Kotzur, F., Braun, M., 2016. Monitoring snow and ice surfaces on King George Island, Antarctic Peninsula, with high-resolution TerraSAR-X time series. *Antarct. Sci.* 28, 135–149.
- Falk, U., López, D.A., Silva-Busso, A., 2018. Multi-year analysis of distributed glacier mass balance modelling and equilibrium line altitude on King George Island, Antarctic Peninsula. *The Cryosphere* 12, 1211-1232.
- Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.* 48, 591–639.
- Fath, B.D., Scharler, U.M., Ulanowicz, R.E., Hannon, B., 2007. Ecological network analysis: network construction. *Ecol. Model.* 208, 49e55.
- Ferrero, E., Eory, M., Ferreyra, G., Schloss, I., Zagarese, H., Vernet, M., Momo, F., 2006. Symposium-in-Print: UV Effects on Aquatic and Coastal Ecosystems-Vertical Mixing and Ecological Effects of Ultraviolet Radiation in Planktonic Communities. *Photochemistry and Photobiology* 82, 898-902.
- Finkel, Z.V., 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and oceanography* 46, 86-94.
- Franks, P.J., 2002. NPZ models of plankton dynamics: their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography* 58, 379-387.
- Fritz, J.J., Neale, P.J., Davis, R.F., Peloquin, J.A., 2008. Response of Antarctic phytoplankton to solar UVR exposure: inhibition and recovery of photosynthesis in coastal and pelagic assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 365, 1-16.
- 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. *Sci. Rep.* 6, 27234.
- Fuhrman, J.A., Comeau, D.E., Hagström, Å., Chan, A.M., 1988. Extraction from natural planktonic microorganisms of DNA suitable for molecular biological studies. *Appl. Environ. Microbiol.* 54, 1426-1429.
- Gaichas, S.K., Francis, R.C., 2008. Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65, 1965–1982.
- Garzio, L.M., Steinberg, D.K., Erickson, M., Ducklow, H.W., 2013. Microzooplankton grazing along the Western Antarctic Peninsula. *Aquatic Microbial Ecology* 70, 215-232.
- García, M.D., Hoffmeyer, M.S., Abbate, M.C.L., de Cao, M.S.B., Pettigrosso, R.E., Almandoz, G.O., ... Schloss, I.R., 2016. Micro-and mesozooplankton responses during two contrasting summers in a coastal Antarctic environment. *Polar Biology* 39, 123-137.
- Gilarranz, L.J., Mora, C., Bascompte, J., 2016. Anthropogenic effects are associated with a lower persistence of marine food webs. *Nature communications* 7, 10737.
- 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, 199–201.
- Gilbert, N.S., 1991. Microphytobenthic seasonality in near-shore marine sediments at signy Island, South orkney Islands, Antarctica. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 33, 89e104.
- Gille, S.T., 2002. Warming of the Southern Ocean since the 1950s. *Science* 295, 1275-1277.
- Gillies, C.L., Stark, J.S., Johnstone, G.J., Smith, S.D., 2012. Carbon flow and trophic structure of an Antarctic

- coastal benthic community as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 97, 44e57.
- Gleiber, M.R., Steinberg, D.K., Schofield, O.M., 2015. Copepod summer grazing and fecal pellet production along the Western Antarctic Peninsula. *Journal of Plankton Research* 38, 732-750.
- Grange, L.J., y Smith, C.R., 2013. Megafaunal communities in rapidly warming fjords along the West Antarctic Peninsula: hotspots of abundance and beta diversity. *PLoS one* 8, e77917.
- Gregg, W.W., Rousseaux, C.S., 2014. Decadal trends in global pelagic ocean chlorophyll: A new assessment integrating multiple satellites, in situ data, and models. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 119, 5921-5933.
- Gutt, J., Bertler, N., Bracegirdle, T.J., Buschmann, A., Comiso, J., Hosie, G., ... Xavier, J.C., 2015. The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses-an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology* 21, 1434-1453.
- Gårdmark, A., Casini, M., Huss, M., van Leeuwen, A., Hjelm, J., Persson, L., de Roos, A.M., 2015. Regime shifts in exploited marine food webs: detecting mechanisms underlying alternative stable states using size-structured community dynamics theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 370, 20130262.
- Hastings, A., 1997. *Population Biology*. Springer.
- Hastings, A. (Ed.), 2013. *Population biology: concepts and models*. Springer Science & Business Media.
- Haumann, F.A., Notz, D., Schmidt, H., 2014. Anthropogenic influence on recent circulation-driven Antarctic sea ice changes. *Geophysical Research Letters* 41, 8429-8437.
- Helm, K.P., Bindoff, N.L., Church, J.A., 2010. Changes in the global hydrological-cycle inferred from ocean salinity. *Geophysical Research Letters*, 37.
- Henley, S.F., Schofield, O.M., Hendry, K.R., Schloss, I.R., Steinberg, D.K., Moffat, C., Peck, L.S., Costa, D.P., Bakker, D.C.E., Hughes, C., Rozema, P.D., Ducklow, H.W., Abele, D., Stefels, J., Van Leeuwe, M.A., Brussaard, C.P.D., Buma, A.G.J., Kohut, J., Sahade, R., Friedlaender, A.S., Stammerjohn, S.E., Venables, H.J., Meredith, M.P., 2019. Variability and change in the west Antarctic Peninsula marine system: Research priorities and opportunities. *Prog. Oceanogr.* 173, 208–237.
- Hernando, M., Schloss, I.R., Malanga, G., Almandoz, G.O., Ferreyra, G.A., Aguiar, M.B., Puntarulo, S., 2015. Effects of salinity changes on coastal Antarctic phytoplankton physiology and assemblage composition. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 466, 110–119.
- Hernando, M., Schloss, I.R., Almandoz, G.O., Malanga, G., Varela, D.E., De Troch, M., 2018. Combined effects of temperature and salinity on fatty acid content and lipid damage in Antarctic phytoplankton. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 503, 120–128.
- Heymans, J.J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L., Christensen, V., 2014. Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. *PLoS One* 9, e95845.
- Hoffmann, R., Pasotti, F., Vázquez, S., Lefaible, N., Torstensson, A., MacCormack, W., ... Braeckman, U., 2018. Spatial variability of biogeochemistry in shallow coastal benthic communities of Potter Cove (Antarctica) and the impact of a melting glacier. *PLoS one* 13, e0207917.
- Huang, Y., McClintock, J.B., Amsler, C., Peters, K.J., Baker, B.J., 2006. Feeding rates of common Antarctic gammarid amphipods on ecologically important sympatric macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 329, 55e65.
- Huang, Y., Amsler, M., McClintock, J.B., Amsler, C., Baker, B.J., 2007. Patterns of gammaridean amphipod abundance and species composition associated with dominant subtidal macroalgae from the western Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 30, 1417e1430.
- Humphries, M.D., Gurney, K., 2008. Network 'Small-World-Ness': A Quantitative Method for Determining Cano-

- nical Network Equivalence. *PLoS One* 3, e0002051.
- Höfer, J., Giesecke, R., Hopwood, M.J., Carrera, V., Alarcón, E., González, H.E., 2019. The role of water column stability and wind mixing in the production/export dynamics of two bays in the Western Antarctic Peninsula. *Prog. Oceanogr.* 174, 105–116.
- Iken, K., Barrera Oro, E.R., Quartino, M.L., Casaux, R.J., Brey, T., 1997. Grazing by the Antarctic fish *Notothenia coriiceps*: evidence for selective feeding on macroalgae. *Antarct. Sci.* 9, 386e391.
- Iken, K., Quartino, M.L., Barrera Oro, E.R., Palermo, J., Wiencke, C., Brey, T., 1998. Trophic relations between macroalgae and herbivores. In: Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 258e262.
- Jackson, J.B., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., ... Hughes, T.P., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293, 629-637.
- Jacob, U., 2005. *Trophic Dynamics of Antarctic Shelf Ecosystems: Food Webs and Energy Flow Budgets*. Ph.D. Thesis. University of Bremen, Bremen, Germany.
- Jacob, U., Brey, T., Fetzer, I., Kaehler, S., Mintenbeck, K., Dunton, K., Beyer, K., Struck, U., Parkhomov, E.A., Arntz, W.E., 2006. Towards the trophic structure of the Bouvet Island marine ecosystem. *Polar Biol.* 29, 106e113.
- Jacob, U., Thierry, A., Brose, U., Arntz, W.E., Berg, S., Brey, T., Fetzer, I., Jonsson, T., Mintenbeck, K., Möllmann, C., Petchey, O.L., Riede, J.O., Dunne, J.A., 2011. The Role of Body Size in Complex Food Webs, in: *Advances in Ecological Research*. pp. 181–223.
- Jerosch, K., Pehlke, H., Monien, P., Scharf, F., Weber, L., Kuhn, G., ... Abele, D., 2018. Benthic meltwater fjord habitats formed by rapid glacier recession on King George Island, Antarctica. *Phil. Trans. R. Soc. A* 376, 20170178.
- Johnson, S., Domínguez-García, V., Donetti, L., Muñoz, M.A., 2014. Trophic coherence determines food-web stability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 17923e17928.
- Kaufman, D.E., Friedrichs, M.A., Smith, W.O., Hofmann, E.E., Dinniman, M.S., Hemmings, J.C., 2017. Climate change impacts on southern Ross Sea phytoplankton composition, productivity, and export. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 122, 2339-2359.
- Kim, S.H., Choi, A., Yang, E.J., Lee, S., Hyun, J.H., 2016. Low benthic respiration and nutrient flux at the highly productive Amundsen Sea Polynya, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 123, 92-101.
- Kim, H., Ducklow, H.W., Abele, D., Barlett, E.M.R., 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. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.*
- Kloosterman, M., Campbell, S.A., Poulin, F.J., 2016. An NPZ model with state-dependent delay due to size-structure in juvenile zooplankton. *SIAM Journal on Applied Mathematics* 76, 551-577.
- 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. *Proc. R. Soc. B* 282, 20151546.
- Krause, A.E., Frank, K.A., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E., Taylor, W.W., 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature* 426, 282.
- Kühn, W., Radach, G., 1997. A one-dimensional physical-biological model study of the pelagic nitrogen cycling during the spring bloom in the northern North Sea (FLEX'76). *Journal of Marine Research* 55, 687-734.
- 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, e0186756.
- Lancelot, C., Mathot, S., Veth, C., de Baar, H., 1993. Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the

- marginal ice-zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. *Polar Biology* 13, 377-387.
- Lancelot, C., Hannon, E., Becquevort, S., Veth, C., De Baar, H.J.W., 2000. Modeling phytoplankton blooms and carbon export production in the Southern Ocean: dominant controls by light and iron in the Atlantic sector in Austral spring 1992. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47, 1621–1662.
- Lavoie, D., Macdonald, R.W., Denman, K., 2009. Primary productivity and export fluxes on the Canadian shelf of the Beaufort Sea: a modelling study. *J. Mar. Sys.* 75: 17–32.
- Lee, S.H., Joo, H.M., Joo, H., Kim, B.K., Song, H.J., Jeon, M., Kang, S.H., 2015. Large contribution of small phytoplankton at Marian Cove, King George Island, Antarctica, based on long-term monitoring from 1996 to 2008. *Polar Biology* 38, 207-220.
- Legendre, P., 2018. lmodel2: Model II Regression. R package version 1.7-3. <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology. Number 24 in *Developments in Environmental Modelling*. Elsevier, Amsterdam, 3rd edition.
- Li, W.K., Lewis, M.R., Harrison, W.G., 2010. Multiscalarity of the nutrient–chlorophyll relationship in coastal phytoplankton. *Estuaries and Coasts* 33, 440-447.
- Li, Y., Ji, R., Jenouvrier, S., Jin, M., Stroeve, J., 2016. Synchronicity between ice retreat and phytoplankton bloom in circum-Antarctic polynyas. *Geophysical Research Letters* 43, 2086-2093.
- Link, J.S., 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230, 1e9.
- Link, J.S., Stockhausen, W.T., Methratta, E.T., 2005. Food-web theory in marine ecosystems. In: Belgrano, A., Scharler, U.M., Dunne, J., Ulanowicz, R.E. (Eds.), *Aquatic Food Webs: an Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford, pp. 98e114.
- Linton, L.R., Davies, R.W., Wrona, F.J., 1981. Resource utilization indices: an assessment. *J. Animal Ecol.* 50, 283e292.
- Lundesgaard, Ø., Powell, B., Merrifield, M., Hahn-Woernle, L., Winsor, P., 2019. Response of an Antarctic Peninsula fjord to summer katabatic wind events. *Journal of Physical Oceanography* 49, 1485-1502.
- Martin, J., Dumont, D., Tremblay, J.É., 2013. Contribution of subsurface chlorophyll maxima to primary production in the coastal Beaufort Sea (Canadian Arctic): A model assessment. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118, 5873-5886.
- May, R.M., 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238, 413.
- McCallum, H., 2008. Population parameters: estimation for ecological models. John Wiley & Sons. 46pp.
- McCormack, S.A., Melbourne-Thomas, J., Trebilco, R., Blanchard, J.L., Constable, A., 2019. Alternative energy pathways in Southern Ocean food webs: Insights from a balanced model of Prydz Bay, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 104613.
- 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. *Philos. Trans. R. Soc. A Math. Phys. Eng. Sci.* 376, 20170163.
- Mikaelyan, A., y Belyaeva, G., 1995. Chlorophyll- a content in cells of Antarctic phytoplankton. *Polar Biology* 15.
- Milgram, S., 1967. The small world problem. *Psychology Today* 1, 61–67.
- Mitchell, B.G., Holm-Hansen, O., 1991. Observations of modeling of the Antarctic phytoplankton crop in relation to mixing depth. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 38, 981-1007.
- Mitra, A., Flynn, K.J., Fasham, M.J., 2007. Accounting for grazing dynamics in nitrogen-phytoplankton-zooplankton (NPZ) models. *Limnology and Oceanography* 52, 649-661.

- Moline, M.A., Schofield, O., Boucher, N.P., 1998. Photosynthetic parameters and empirical modelling of primary production: a case study on the Antarctic Peninsula shelf. *Antarctic science* 10, 45-54.
- Moline, M.A., Claustre, H., Frazer, T.K., Schofield, O., Vernet, M., 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology* 10, 1973-1980.
- Momo, F., Bogazzi, E., Duttweiler, F., 1998. Amphipods of Potter Cove: community composition, biology and growth. In: Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 144-149.
- Monien, D., Monien, P., Brünjes, R., Widmer, T., Kappenberg, A., Busso, A.A.S., ... Brumsack, H.J., 2017. Meltwater as a source of potentially bioavailable iron to Antarctica waters. *Antarctic Science* 29, 277-291.
- 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, 1470-1473.
- Montoya, J.M., Solé, R.V., 2002. Small world patterns in food webs. *J. Theor. Biol.* 214, 405e412.
- Montoya, J.M., Solé, R.V., 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102, 614e622.
- Montoya, J.M., Pimm, S.L., Solé, R.V., 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442, 259.
- Morison, F., Menden-Deuer, S., 2018. Seasonal similarity in rates of protistan herbivory in fjords along the Western Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography* 63, 2858-2876.
- Mosby, A.F., Smith Jr, W.O., 2015. Phytoplankton growth rates in the Ross Sea, Antarctica. *Aquatic Microbial Ecology* 74, 157-171.
- Namba, T., Tanabe, K., Maeda, N., 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecol. Complex.* 5, 73e85.
- 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. *Ecol. Modell.* 328, 23-33.
- Neale, P.J., Davis, R.F., Cullen, J.J., 1998. Interactive effects of ozone depletion and vertical mixing on photosynthesis of Antarctic phytoplankton. *Nature* 392, 585.
- Newman, M.E.J., 2003. The Structure and Function of Complex Networks. *SIAM Rev.* 45, 167-256.
- Norkko, A., Thrush, S.F., Cummings, V.J., Gibbs, M.M., Andrew, N.L., Norkko, J., Schwarz, A.M., 2007. Trophic structure of coastal Antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology* 88, 2810e2820.
- Nöthig, E., von Bodungen, B., Sui, Q., 1991. Phyto- and protozooplankton biomass during austral summer in surface waters of the Weddell Sea and vicinity. *Polar Biology* 11, 293-304.
- Opitz, S., 1996. Trophic Interactions in Caribbean Coral Reefs. *International Center for Aquatic Resources, Manila*, p. 341.
- Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., 1996. Trophodynamics of the hyperiid amphipod *Themisto gaudichaudi* in the South Georgia region during late austral summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, 91e100.
- Pan, B.J., Vernet, M., Reynolds, R.A., Mitchell, B.G., 2019. The optical and biological properties of glacial meltwater in an Antarctic fjord. *PLoS one* 14, e0211107.
- Pasotti, F., Manini, E., Giovannelli, D., Wölfl, A.C., Monien, D., Verleyen, E., Braeckman, U., Abele, D., Vanreusel, A., 2015a. Antarctic shallow water benthos in an area of recent rapid glacier retreat. *Mar. Ecol.* 36, 716e733.
- Pasotti, F., Saravia, L.A., De Troch, M., Tarantelli, M.S., Sahade, R., Vanreusel, A., 2015b. Benthic trophic interactions in an antarctic shallow water ecosystem affected by recent glacier retreat. *PLoS One* 10, e0141742.
- Paolo, F.S., Fricker, H.A., Padman, L., 2015. Volume loss from Antarctic ice shelves is accelerating. *Science* 348, 327-331.

- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F., 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279, 860–863.
- Pereira, E.S., Garcia, C.A., 2018. Evaluation of satellite-derived MODIS chlorophyll algorithms in the northern Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 149, 124-137.
- Pérez-matus, A., Ospina-alvarez, A., Camus, P.A., Carrasco, S.A., Fernandez, M., Gelcich, S., Godoy, N., Ojeda, F.P., Pardo, L.M., Rozbaczylo, N., Subida, M.D., Thiel, M., Wieters, E.A., Navarrete, S.A., 2017. Temperate rocky subtidal reef community reveals human impacts across the entire food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 567, 1–16.
- Petchey, O.L., Brose, U., Rall, B.C., 2010. Predicting the effects of temperature on food web connectance. *Philosophical Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365, 2081e2091.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., Cohen, J.E., 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350, 669e674.
- Piñeiro, G., Perelman, S., Guerschman, J.P., Paruelo, J.M., 2008. How to evaluate models: observed vs. predicted or predicted vs. observed? *Ecological Modelling* 216, 316-322.
- Piquet, A.M.T., Bolhuis, H., Meredith, M.P., Buma, A.G., 2011. Shifts in coastal Antarctic marine microbial communities during and after melt water-related surface stratification. *FEMS Microbiology Ecology* 76, 413-427.
- Polis, G.A., 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *Am. Nat.* 138, 123e155.
- Polis, G.A., 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Aust. J. Ecol.* 19, 121–136.
- Post, D.M., 2002. The long and short of food-chain length. *Trends Ecol. Evol.* 17, 269e277.
- Pudełko, R., Angiel, P., Potocki, M., Jędrejek, A., Kozak, M., 2018. Fluctuation of glacial retreat rates in the eastern part of Warszawa Icefield, King George Island, Antarctica, 1979–2018. *Remote Sensing* 10, 892.
- Quartino, M.L., Zaixso, H., Boraso de Zaixso, A.B., 2005. Biological and environmental characterization of marine macroalgal assemblages in potter cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Bot. Mar.* 48, 187e197.
- Quartino, M.L., Boraso de Zaixso, A.B., Momo, F.R., 2008. Macroalgal production and the energy cycle of Potter Cove. In: Wiencke, C., Ferreyra, G.A., Abele, D., Marensi, S. (Eds.), *The Antarctic ecosystem of Potter cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo)*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 68e74.
- 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, e58223.
- R Core Team, 2016. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Raffaelli, D., 2000. Trends in research on shallow water food webs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250, 223e232.
- 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. *Ecol. Lett.* 12, 779e788.
- Richard, M.G., 1977. *The Ecology (Including Physiological Aspects) of Selected Antarctic Marine Invertebrates Associated with Inshore Macrophytes*. Ph.D. Thesis. Durham University, Durham, USA.
- Riede, J.O., Rall, B.C., Banasek-Richter, C., Navarrete, S.A., Wieters, E.A., Emmerson, M.C., Jacob, U., Brose, U., 2010. Scaling of food-web properties with diversity and complexity across ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 42, 139e170.
- Rocha, J., Yletyinen, J., Biggs, R., Blenckner, T., Peterson, G., 2015. Marine regime shifts: drivers and impacts on ecosystems services. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 370, 20130273.
- Roese, M., Drabble, M., 1998. Wind driven circulation in potter cove. In: Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 40e46.

- Rooney, N., McCann, K.S., Moore, J.C., 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11, 867–881.
- Rossi, L., Caputi, S.S., Calizza, E., Careddu, G., Oliverio, M., Schiaparelli, S., Costantini, M.L., 2019. Antarctic food web architecture under varying dynamics of sea ice cover. *Scientific reports* 9, 1-13.
- Rozema, P. D., Biggs, T., Sprong, P. A., Buma, A. G., Venables, H. J., Evans, C., ... y Bolhuis, H. 2017a. Summer microbial community composition governed by upper-ocean stratification and nutrient availability in northern Marguerite Bay, Antarctica. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 139, 151-166.
- Rozema, P. D., Venables, H. J., Van De Poll, W. H., Clarke, A., Meredith, M. P., y Buma, A. G. J. 2017b. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in northern Marguerite Bay (West Antarctic Peninsula) is governed by both winter sea ice cover and summer stratification. *Limnology and Oceanography*, 62(1), 235-252.
- Sahade, R., Lagger, C., Torre, L., Momo, F.R., 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. *Sci. Adv.* 1, e1500050.
- Sailley, S.F., Ducklow, H.W., Moeller, H.V., Fraser, W.R., Schofield, O.M., Steinberg, D.K., ... Doney, S.C., 2013. Carbon fluxes and pelagic ecosystem dynamics near two western Antarctic Peninsula Adélie penguin colonies: an inverse model approach. *Marine Ecology Progress Series* 492, 253-272.
- Sedwick, P.N., DiTullio, G.R., 1997. Regulation of algal blooms in Antarctic shelf waters by the release of iron from melting sea ice. *Geophysical Research Letters* 24, 2515-2518.
- Schloss, I.R., Ferreyra, G.A., Curtosi, A., 1998. Primary production and conditions for phytoplankton growth in Potter Cove, King George Island. In: Wiencke, C., Ferreyra, G.A., Amtz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Rep. Polar Res. 299, pp. 67-73.
- 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. *J. Mar. Syst.* 36, 129–143.
- 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, 53-66.
- Schloss, I.R., Wasilowska, A., Dumont, D., Almandoz, G.O., Hernando, M.P., Michaud-Tremblay, C.A., ... Kocpczyńska, E.E., 2014. On the phytoplankton bloom in coastal waters of southern King George Island (Antarctica) in January 2010: an exceptional feature? *Limnology and Oceanography* 59, 195-210.
- Schmidt, K., Atkinson, A., Pond, D.W., Ireland, L.C., 2014. Feeding and overwintering of Antarctic krill across its major habitats: The role of sea ice cover, water depth, and phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.* 59, 17–36.
- Schofield, O., Saba, G., Coleman, K., Carvalho, F., Couto, N., Ducklow, H., ... Montes-Hugo, M., 2017. Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a changing West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 124, 42-54.
- Smith, E.P., Rose, K.A., 1995. Model goodness-of-fit analysis using regression and related techniques. *Ecological modelling* 77, 49-64.
- Smith Jr, W.O., Nelson, D., Mathot, S., 1999. Phytoplankton growth rates in the Ross Sea, Antarctica, determined by independent methods: temporal variations. *Journal of Plankton Research* 21.
- Smyth, R.L., Sobrino, C., Phillips-Kress, J., Kim, H.C., Neale, P.J., 2012. Phytoplankton photosynthetic response to solar ultraviolet irradiance in the Ross Sea Polynya: Development and evaluation of a time-dependent model with limited repair. *Limnology and Oceanography* 57, 1602-1618.

- Soetaert, K., Petzoldt, T., 2010. Inverse Modelling, Sensitivity and Monte Carlo Analysis in R Using Package FME. *Journal of Statistical Software* 33, 1-28.
- Solé, R.V., Montoya, M., 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 268, 2039–2045.
- Sommer, U., 1989. Maximal growth rates of Antarctic phytoplankton: only weak dependence on cell size. *Limnology and Oceanography* 34, 1109-1112.
- Sommer, U., Peter, K.H., Genitsaris, S., Moustaka-Gouni, M., 2017. Do marine phytoplankton follow Bergmann's rule sensu lato? *Biological Reviews* 92, 1011-1026.
- Soppa, M.A., 2015. Tracking phytoplankton from space in a changing Southern Ocean (Doctoral dissertation, University of Bremen).
- Spies, A., 1987. Growth rates of Antarctic marine phytoplankton in the Weddell Sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 41, 267-274.
- 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, 2041-2058.
- Stefanidou, N., Genitsaris, S., Lopez-Bautista, J., Sommer, U., Moustaka-Gouni, M., 2018. Effects of heat shock and salinity changes on coastal Mediterranean phytoplankton in a mesocosm experiment. *Marine Biology* 165, 154.
- Stouffer, D.B., Bascompte, J., 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 3648–52.
- Stouffer, D.B., Camacho, J., Guimera, R., Ng, C.A., Nunes Amaral, L.A., 2005. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology* 86, 1301e1311.
- Strogatz, S.H., 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410, 268.
- Sverdrup, H.U., 1953. On the conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *ICES J. Mar. Sci.* 18, 287–295.
- Tatián, M., Sahade, R., Esnal, G.B., 2004. Diet components in the food of Antarctic ascidians living at low levels of primary production. *Antarct. Sci.* 16, 123e128.
- Taylor, M.H., Losch, M., Bracher, A., 2013. On the drivers of phytoplankton blooms in the Antarctic marginal ice zone: A modeling approach. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 118, 63-75.
- Thompson, R.M., Townsend, C.R., 2000. Is resolution the solution? the effect of taxonomic resolution on the calculated properties of three stream food webs. *Freshwater Biology* 44, 413–422.
- Torre, L., Servetto, N., Eöry, M. L., Momo, F., Tatián, M., Abele, D., Sahade, R., 2012. Respiratory responses of three Antarctic ascidians and a sea pen to increased sediment concentrations. *Polar Biology*, 35(11), 1743-1748.
- Turner, J., Bindschadler, R., Convey, P., Di Prisco, G., Fahrbach, E., Gutt, J., ... Summerhayes, C., 2009. Antarctic climate change and the environment.
- Turner, J., Barrand, N.E., Bracegirdle, T.J., Convey, P., Hodgson, D.A., Jarvis, M., ... Shanklin, J., 2014. Antarctic climate change and the environment: an update. *Polar Record* 50, 237-259.
- Turner, J., Lu, H., White, I., King, J.C., Phillips, T., Hosking, J.S., ... Deb, P., 2016. Absence of 21st century warming on Antarctic Peninsula consistent with natural variability. *Nature*, 535, 411.
- Ulanowicz, R.E., 2011. Quantitative methods for ecological network analysis and its application to coastal ecosystems. In: Wolanski, E., McLusky, D.S. (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, vol. 9. Academic Press, Waltham, pp. 35e57.
- Vandermeer, J., 2006. Omnivory and the stability of food webs. *J. Theor. Biol.* 238, 497e504.

- van Wesse, J. M., Reijmer, C. H., van de Berg, W. J., van Den Broeke, M. R., Cook, A. J., van Uft, L. H., & van Meijgaard, E., 2015. Temperature and wind climate of the Antarctic Peninsula as simulated by a high-resolution regional atmospheric climate model. *Journal of Climate* 28, 7306-7326.
- Varela, L., 1998. Hydrology of matías and potter creeks. In: Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C. (Eds.), *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 33e39.
- Vaughan, D.G., 2006. Recent trends in melting conditions on the Antarctic Peninsula and their implications for ice-sheet mass balance and sea level. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 38, 147–152.
- Vaughan, D.G., Marshall, G.J., Connolley, W.M., Parkinson, C., Mulvaney, R., Hodgson, D.A., ... Turner, J., 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic change* 60, 243-274.
- Venables, H.J., Clarke, A., Meredith, M.P., 2013. Wintertime controls on summer stratification and productivity at the western Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography* 58, 1035-1047.
- Vermaat, JE, Dunne, JA, Gilbert, J., 2009. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90, 278–282.
- Vernet, M., Martinson, D., Iannuzzi, R., Stammerjohn, S., Kozłowski, W., Sines, K., ... Garibotti, I., 2008. Primary production within the sea-ice zone west of the Antarctic Peninsula: I—Sea ice, summer mixed layer, and irradiance. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 55, 2068-2085.
- Walther, G.R., 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2019e2024.
- Watts, D.J., 2009. Networks, dynamics, and the small-world phenomenon. *American Journal of Sociology* 105, 493–527.
- Watts, D.J., Strogatz, S.H., 1998. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *Nature* 393, 440e442.
- Wiencke, C., Ferreyra, G., Arntz, W., Rinaldi, C., 1998. *The Potter Cove Coastal Ecosystem, Antarctica*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, p. 299.
- 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*. *Berichte zur Polar-und Meeresforschung*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, p. 407.
- Williams, R.J., Martinez, N.D., 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404, 180–183.
- Williams, R.J., Berlow, E.L., Dunne, J.A., Barabási, A.L., Martinez, N.D., 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 12913–12916.
- Wirta, H.K., Vesterinen, E.J., Hambäck, P.A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Roslin, T., 2015. Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecol. Evol.* 5, 3842e3856.
- Woodward, G., Benstead, J.P., Beveridge, O.S., Blanchard, J., Brey, T., Brown, L.E., Cross, W.F., Friberg, N., Ings, T.C., Jacob, U., Jennings, S., Ledger, M.E., Milner, A.M., Montoya, J.M., O’Gorman, E., Olesen, J.M., Petchey, O.L., Pichler, D.E., Reuman, D.C., Thompson, M.S.A., van Veen, F.J.F., Yvon-Durocher, G., 2010. Ecological networks in a changing climate. *Adv. Ecol. Res.* 42, 71e138.
- Woodward, G., Thompson, R., Townsend, C.R., Hildrew, A.G., 2005. Pattern and process in food webs: evidence from running waters. In: Belgrano, A., Scharler, U.M., Dunne, J., Ulanowicz, R.E. (Eds.), *Aquatic Food Webs: an Ecosystem Approach*. Oxford University Press, Oxford, pp. 51e66.
- Xavier, J.C., Brandt, A., Ropert-Coudert, Y., Badhe, R., Gutt, J., Havermans, C., ... Kennicutt, M.C., 2016. Future challenges in Southern Ocean ecology research. *Frontiers in Marine Science* 3, 94.
- Xiao, X., White, E.P., Hooten, M.B., Durham, S.L., 2010. On the use of logtransformation vs. nonlinear regression for analyzing biological power laws. *Ecology* 92, 1887e1894.
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance

hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 1463e1468.

Yodzis, P., 1998. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *J. Animal Ecol.* 67, 635e658.