



**Universidad de Buenos Aires**  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

# **Respuesta de redes tróficas marinas costeras a estresores en las regiones antártica y subantártica: incremento de la temperatura y especies invasoras**

*Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de ciencias biológicas*

**Georgina Florencia Cordone**

Director: Dr. Fernando R. Momo  
Codirector: Dr. David E. Galván  
Consejera de estudios: Dra. Irina Izaguirre

Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos.  
Centro Nacional Patagónico  
Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas

Puerto Madryn, Chubut, Abril de 2022



## **Respuesta de redes tróficas marinas costeras a estresores en las regiones antártica y subantártica: incremento de la temperatura y especies invasoras**

### **Resumen.**

En la actualidad las actividades antrópicas tienen una influencia tan grande que ya no existen ecosistemas prístinos. Todos los ecosistemas se ven expuestos, en mayor o menor medida, a las consecuencias de la actividad humana. Estas consecuencias se configuran como factores de estrés que ejercen presión sobre los ecosistemas y pueden amenazar la conservación de las especies. De esta manera, las relaciones entre las especies se ven alteradas y pueden desencadenar cambios a través del ecosistema. Una de las relaciones determinantes para la dinámica de los ecosistemas es la interacción trófica presa-depredador. Estas interacciones ocurren en tramas de cientos de especies que conforman redes. Las redes tróficas son entidades fundamentales para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas y las comunidades biológicas. Una buena aproximación para el entendimiento de estas entidades es su representación en forma de grafo. Los grafos permiten estudiar distintos aspectos de la estructura y estabilidad de las redes y, además, permiten evaluar el impacto de cambios en las condiciones del sistema. El aumento de la temperatura por la crisis climática y la introducción de especies invasoras son dos factores de estrés capaces de generar estos cambios y perturbar a los ecosistemas. En la presente tesis, seleccioné dos casos de estudio y evalué el efecto que sendos estresores tienen sobre dos redes marinas costeras a través de perturbaciones en los componentes de las redes. La red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) es uno de los casos de estudio donde se registró un rápido aumento de la temperatura en los últimos años. El otro caso es la red trófica del intermareal rocoso patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo) donde se registró recientemente la llegada de una especie altamente invasora: el cangrejo verde (*Carcinus maenas*). Para el primer caso consideré el tipo de hábitat del ecosistema de la caleta, fondo duro y fondo blando, y evalué el efecto de las perturbaciones sobre la red en ambos fondos. Para el segundo caso, fue necesario conducir primero un estudio de dieta del cangrejo invasor para luego incorporarlo a la red trófica. En ambos casos observé que los factores estresores aquí estudiados modifican la estructura de ambas redes tróficas con consecuencias en la estabilidad de las redes. La invasión del cangrejo verde disminuye la capacidad de la red trófica del intermareal rocoso patagónico de contener pequeñas perturbaciones y aumenta la probabilidad de propagación de los disturbios a toda la red. Las perturbaciones relacionadas al aumento de la temperatura en la red trófica de caleta Potter afectan de manera distinta a la red trófica según el tipo de hábitat. En la red trófica de fondo blando aumenta la probabilidad de propagación de disturbios a toda la red y en la red trófica de fondo duro disminuye la capacidad de la red de contener pequeñas perturbaciones.

**Palabras claves:** Redes tróficas, Cambio climático, Especies invasoras, Sistemas complejos, Ecología

trófica.

## **Response of coastal marine food webs to stressors in the Antarctic and subantarctic regions: temperature increase and invasive species**

### **Abstract.**

Anthropic activities have such a great impact that pristine ecosystems no longer exist. All ecosystems are affected by the consequences of human activity to a greater or lesser extent. These stressors exert pressure on ecosystems and threaten species conservation. As consequence, species interactions are altered and can trigger changes across ecosystem. Predator-prey interactions are critical for ecosystems dynamics. They can occur in networks of hundreds of species. Food webs are fundamental entities for understanding ecosystem functioning and biological communities. A good approximation to understand such entities is their representation in graph form. The graphs allow studying different aspects of network structure and stability and evaluate the impact of changes in system conditions. The temperature increase due to climate change and the introduction of invasive species are two major stressors capable of disturbing ecosystems. In this thesis, I selected two study cases and evaluated the effect of these stressors on two coastal marine food webs. The first case is the Potter Cove food web (Isla 25 de Mayo, Antarctica) where a rapid increase in temperature was recorded in recent years. The second case is the rocky intertidal food web at Patagonia (Puerto Madryn, Golfo Nuevo) where a highly invasive species was recently registered: the green crab (*Carcinus maenas*). For the first case, I considered the habitat type of the cove, hard bottom, and soft bottom, and evaluated the effect of disturbances on the food web. For the second case, I studied the diet study of the alien crab and then incorporate it into the food web description. In both cases, I observed that the disturbances affect networks structure with consequences on stability. Green crab invasion decreases food web capacity to contain small disturbances and increases the probability of spreading disturbances throughout the network at the Patagonian rocky intertidal. Temperature increase differentially affects Potter cove food web according to habitat type. The probability of spreading disturbances throughout the network increases in the soft bottom food web and the capacity of containing small disturbances decreases in the hard bottom food web.

**Keywords:** Food webs, Climate change, Invasive species, Complex systems, Trophic ecology.

## **Agradecimientos**

Primero que todo quiero agradecer a las instituciones que contribuyeron a mi formación académica y a la realización de esta tesis. Quiero agradecer a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA que fue mi casa durante muchos años y me dio las herramientas necesarias para comenzar mi camino científico. También quiero agradecer a la Universidad Nacional de General Sarmiento dónde realicé mi tesina de grado y fue mi lugar de trabajo en el primer año de mi tesis de doctorado. Quiero agradecer al Centro para el Estudio de Sistemas Marinos (CONICET-CESIMAR) donde transcurrieron la mayor parte de los años de mi doctorado. Sin estas tres instituciones esta tesis no hubiera sido posible. Quiero agradecer a mis mentores Fernando Momo y David Galván quienes supieron guiarme y confiaron en mí durante todo este proceso. Quiero agradecer a quienes evaluaron mi tesis, Fabiana Capitanio, Jorge Gutiérrez y Pablo Cipriotti, quienes a través de sus comentarios y correcciones mejoraron sustancialmente la versión final. Quiero agradecer a mi familia, a mis viejos Nora y Gustavo, a mis abuelos Lolo y el Abu, a mis abuelas Tita y Lala, a mi hermano Lean, a mi hermana Coni, a mi prima hermana Maia, a mis tíos Roge, Fabi y Tito, a mis tías Anea, Adri y Gaby, a mis primos y prima Facu, Enzo y María, a mi cuñado Octa y a mi cuñada Desi. También quiero agradecer a mi madrina postiza Marisa y a Douglas. Sin ellos nada hubiera sido posible, siempre me apoyaron y brindaron su amor. Quiero agradecerle a Juan que, en los distintos roles que la vida lo fue poniendo, siempre fue un gran compañero. Quiero agradecerle a Maru y a Anto que siempre me brindaron su amistad y, a pesar de la distancia, siempre están presentes en mi vida acompañándome. Son muchas las personas que me fueron acompañando a lo largo de este camino, mis amigas de toda la vida, entre ellas Mica, mis compañeros y compañeras de cursada en la FCEyN, el equipo de redes de la UNGS y mis compañeros y compañeras del CENPAT. Todos ellos y ellas contribuyeron de una u otra manera a que llegaré a esta instancia. A todos ellos y ellas quiero agradecerles por su apoyo y contención. No puedo nombrarlos a todos porque la lista sería muy larga, pero quiero que sepan que siempre están presentes en mí y en esta tesis. También quiero agradecer a las colaboradoras y colaboradores de los artículos científicos relacionados a esta tesis. En el camino de la concreción de esta tesis me fui cruzando con científicas y científicos que desde sus labores de investigación contribuyeron ampliamente a mi trabajo. Quiero hacer una mención especial a mis compañeros y compañeras de oficina Flor, Leo, Debi y Lucas con los cuales compartimos muchas horas, mates y travesías del doctorado. También quiero

agradecerles a Fer, Pau, Rober, Emi, Kevin y Gandhi por todos los asados y tacos compartidos, se convirtieron en una segunda familia acá en Puerto Madryn. También quiero agradecer a mi manada perruna Miel, Melba y Fulanito que saben acompañar sin decir una sola palabra. También quiero agradecerle a Alexandra Elbakyan, la fundadora de Sci-Hub, por permitir el acceso gratuito de cientos de artículos científicos a la comunidad. Finalmente quiero agradecerle a la educación pública, a las universidades públicas argentinas y al CONICET que me permitieron desarrollar mi camino científico y esta tesis.

## **Dedicatoria**

*a mi abuelo, Rodolfo Leopoldo Cordone*  
*“alma, vida y corazón”*

## Índice

<u>Capítulo 1:</u> Introducción a temas generales.....	12
1.1 Breve introducción al concepto de sistema complejo.....	12
1.2 Grafos y ciencia de redes.....	14
1.3 Breve repaso de los orígenes de las redes ecológicas y las redes tróficas.....	16
1.4 Estructura y estabilidad en redes tróficas.....	18
1.5 Aproximación multidimensional a la estabilidad.....	20
1.6 Utilización del algoritmo curve-ball para generar variabilidad en redes tróficas.....	21
1.7 Extinciones <i>in silico</i> : otras maneras de evaluar estabilidad.....	23
1.8 Objetivos.....	28
<u>Capítulo 2:</u> El tipo de hábitat en la descripción de la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) .....	31
2.1 Introducción.....	31
2.2 Materiales y métodos.....	35
2.2.1 Armado de la red trófica y descripción topológica.....	35
2.2.2 Indicadores de estabilidad multidimensional.....	37
2.3 Resultados.....	39
2.3.1 Armado de la red trófica y descripción topológica.....	39
2.3.2 Indicadores de estabilidad multidimensional.....	42
2.4 Discusión.....	46
2.4.1 Armado de la red trófica y descripción topológica.....	46
2.4.2 Indicadores de estabilidad multidimensional.....	49
2.4.3 Reflexiones sobre la incorporación del tipo de hábitat en la red trófica de caleta Potter.....	51
<u>Capítulo 3:</u> Efecto del aumento de la temperatura sobre la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida).....	53
3.1 Introducción.....	53
3.2 Materiales y métodos.....	56
3.2.1 Preparación de las redes: colapso de nodos.....	56
3.2.2 Perturbaciones sobre las redes.....	58
3.2.3 Descripción de las redes perturbadas: métricas de estructura e indicadores	

de estabilidad.....	59
3.3 Resultados.....	57
3.3.1 Perturbaciones en las redes de fondo duro y fondo blando: métricas de estructura.....	60
3.3.2 Perturbaciones en las redes de fondo duro y fondo blando: métricas de estabilidad.....	65
3.4 Discusión.....	64
3.4.1 Efectos de las perturbaciones relacionadas al aumento de la temperatura en las redes de fondo duro y de fondo blando.....	68
3.4.2 Más allá de la estructura topológica de las redes de caleta potter: otros factores importantes.....	70
<u>Capítulo 4: Descripción de la dieta del cangrejo invasor <i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758) en el intermareal Patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo).....</u>	<u>74</u>
4.1 Introducción.....	74
4.2 Materiales y métodos.....	78
4.2.1 Toma de muestras.....	78
4.2.2 Inspección visual del contenido estomacal.....	80
4.2.3 Metabarcoding del contenido estomacal.....	81
4.2.4 Análisis estadísticos de la descripción de la dieta.....	84
4.2.5 Análisis de isótopos estables.....	85
4.3 Resultados.....	87
4.3.1 ¿Qué comen los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn, Golfo Nuevo?.....	87
4.3.2 ¿Existen diferencias en la dieta entre cangrejos hembras y machos?.....	96
4.3.3 Hallazgos no relacionados con la dieta del cangrejo verde.....	102
4.4 Discusión.....	102
4.4.1 ¿Qué comen los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn, Golfo Nuevo?.....	102
4.4.2 ¿Existen diferencias en la dieta entre cangrejos hembras y machos?.....	104
4.4.3 ¿Contribuye el uso de técnicas distintas de ecología trófica a alcanzar una descripción más completa de la dieta del cangrejo verde?.....	106
<u>Capítulo 5: Efecto de la incorporación del cangrejo verde <i>Carcinus maenas</i> en la red trófica del intermareal Patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo).....</u>	<u>109</u>

5.1	Introducción.....	109
5.2	Materiales y métodos.....	116
5.2.1	Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo.....	116
5.2.2	Efectos directos.....	117
5.2.3	Efectos indirectos.....	123
5.3	Resultados.....	121
5.3.1	Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo.....	121
5.3.2	Efectos directos.....	123
5.3.3	Efectos indirectos.....	129
5.4	Discusión.....	134
5.4.1	Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo.....	134
5.4.2	Efectos directos.....	135
5.4.3	Efectos indirectos.....	136
<u>Capítulo 6: Discusión general</u> .....		139
6.1	Efectos de los estresores en la estructura y estabilidad de las redes tróficas: comparaciones entre ecosistemas y estresores.....	139
6.2	Complejidad, redes y limitaciones del enfoque.....	144
6.3	Reflexiones finales.....	148
Referencias.....		149
Apéndice .....		198

## **Capítulo 1: Introducción a temas generales**

### **1.1 Breve introducción al concepto de sistema complejo**

En 1948, el matemático Warren Weaver hizo un repaso histórico sobre los problemas que la ciencia había logrado resolver hasta el momento y aquellos problemas que continuaban sin ser resueltos. En su revisión, Weaver identificó tres tipos de problemas: **i)** los problemas de la simplicidad, **ii)** los problemas de la complejidad desorganizada y **iii)** los problemas de la complejidad organizada. Los problemas de la simplicidad hacían referencia a aquellos problemas determinísticos y de pocas variables resueltos por la física newtoniana en los siglos XVII, XVIII y XIX como, por ejemplo, una bola moviéndose en una mesa de billar. Los problemas de la complejidad desorganizada se referían a aquellos problemas que atañen miles de variables (léase componentes) con comportamiento individualmente errático y que la física pudo abordar recién después del siglo XIX con la teoría de la probabilidad y la estadística mecánica. En este tipo de problemas, mientras el número de componentes es mayor también aumenta el nivel de precisión. Esto se debe a que las respuestas están orientadas a conocer el comportamiento de la media. Es entre estos dos tipos de problemas, donde Weaver identificó que estaban los problemas que la ciencia no había logrado resolver: los problemas de la complejidad organizada. Los problemas de la complejidad organizada conciernen sistemas de un número intermedio de componentes, “más de dos pero menos que los átomos en un grano de sal”, que muestran una característica esencial: están organizados. Son problemas de una cantidad considerable de factores que están interrelacionados en un todo orgánico. Desde 1948 hasta la fecha, la ciencia ha avanzado en esta dirección y les ha dado un nombre a estos sistemas: *sistemas complejos*.

La ciencia de los sistemas complejos no escapa a controversias y contradicciones, ya que varían las definiciones, los criterios y las nociones de complejidad según el objeto de estudio y la disciplina de origen de los investigadores y las investigadoras involucrados (Kauffman 1991; Tarride 1995; Ladyman et al. 2013; Rodríguez Zoya y Rodríguez Zoya 2014). La definición tradicional de sistema complejo es la siguiente: un sistema compuesto por un gran conjunto de componentes que interactúan entre ellos típicamente de forma no lineal y pueden surgir o evolucionar mediante autoorganización dando lugar a la emergencia de patrones a distintas escalas (Simon 1962; Sayama 2015). Si bien no está clara la condición necesaria y/o suficiente de ciertas propiedades como la no-linealidad, la multiplicidad de elementos y la emergencia para la constitución de sistemas complejos, estas se consideran características importantes y comunes a estos sistemas (Ladyman et al. 2013). La información importante de los sistemas complejos reside en las relaciones entre las partes, no en las partes en sí mismas. De esta manera el comportamiento del sistema emerge de las interacciones, por lo cual sus propiedades y características funcionales no pueden deducirse del estudio analítico de sus partes. Los sistemas complejos abundan en la naturaleza; el tiempo atmosférico, los ecosistemas, las sociedades, el lenguaje, son algunos ejemplos de este tipo de sistemas.

Pero, ¿cuál es la importancia de reconocer este tipo de sistemas y estudiarlos en este marco? Más allá del tipo en particular, existen ciertas regularidades que se repiten en distintos sistemas. Una propiedad interesante de estos sistemas es que suelen presentar dinámicas inestables donde cualquier variación entre sus componentes puede modificar de manera impredecible el comportamiento de todo el sistema. De esta manera, la evolución de estos sistemas se caracteriza por fluctuaciones entre el orden y el desorden que se producen a través del paso del sistema por un estado crítico (Bak et al. 1987). Permanecer cerca del estado crítico parece otorgarle un cierto valor adaptativo a estos sistemas ya que permite la transferencia de

información a larga distancia dentro del sistema y aumenta la capacidad de respuesta coordinada (Bak y Paczuski 1995). Existen evidencias de que los sistemas biológicos aumentan su funcionalidad cuando operan en el umbral de la criticalidad (Valverde et al. 2015). Más allá de los patrones comunes de estos sistemas, los problemas de la complejidad han puesto en evidencia cuestiones epistemológicas de gran importancia (Tarride 1995). Edgar Morin introdujo el concepto de *pensamiento complejo* como una antítesis del pensamiento simplificante basado en los principios de la disyunción, reducción y abstracción que fragmenta el conocimiento y la posibilidad del entendimiento de lo complejo (Morin 1990). El pensamiento complejo como método supone la articulación creativa y rigurosa de métodos de objetivación y métodos reflexivos que permiten reconocer los paradigmas del sistema de pensamiento. Rodríguez Zoya (2016) introduce el concepto de *problema complejo* donde plantea que para abordar un problema complejo es necesario articular métodos de objetivación (como las estrategias de modelado y simulación de sistemas complejos) y métodos reflexivos. De esta manera, la objetivación y reflexividad de la complejidad son dos dimensiones inseparables que es necesario articular en el entendimiento de la complejidad.

## **1.2 Grafos y ciencia de redes**

La ciencia de redes comienza su historia cuando el célebre matemático Leonhard Euler resuelve el famoso problema de los siete puentes de Königsberg (Alexanderson 2006). En el siglo XVIII, Königsberg (actual Kaliningrado, Rusia) se encontraba atravesada por el río Pregel quedando dividida en cuatro áreas que eran conectadas por siete puentes. Entre los habitantes de Königsberg se preguntaban si era posible encontrar una ruta para recorrer las cuatro áreas de la ciudad pasando únicamente una vez por cada puente y volviendo al punto inicial (Gribkovskaia et al. 2007). Este problema, que a primera vista parece trivial, terminó

dando origen a toda una nueva área de la matemática. En 1735, Euler plantea un esquema simplificado de los puentes de Königsberg y demuestra que es imposible recorrer todas las islas sin pasar más de una vez por alguno de los puentes. Esta demostración constituye el primer teorema de la teoría de grafos y el nacimiento de la misma (Euler 1736; Euler 1741). La teoría de grafos constituye la base matemática de la actual teoría de redes (Newman 2003). Desde la intervención de Euler, un grafo es entendido como un conjunto de vértices o nodos que se relacionan a través de arcos o flechas (Harary 1960). Los nodos representan entidades y los arcos o flechas las relaciones entre estas entidades. Los grafos pueden ser dirigidos, la flecha “comienza” en un nodo y “termina” en otro nodo, y no dirigidos representados con arcos sin explicitar un sentido de la interacción (Mason y Verwoerd 2007).

Al explicitar las relaciones entre entidades, los grafos se constituyen como una herramienta ideal para analizar datos complejos relacionales (Barnes y Harary 1983). Las ciencias sociales fueron unas de las primeras ciencias en notar su potencialidad y aplicarla al estudio de estructuras sociales a través del análisis de redes sociales (Borgatti et al. 2009). En 1967, Stanley Milgram realizó una serie de experimentos en los cuales envió cartas a personas en EEUU solicitándoles que reenvíen una carta a una persona objetivo, una en Cambridge en el primer experimento y otra en Boston en el segundo experimento. Si las personas no conocían a la persona en cuestión podían reenviar el mensaje a un conocido para que así lo retransmita. Milgram observó que en promedio existían 5 intermediarios entre los participantes de su experimento y las personas objetivo (Milgram 1967). De esta manera, postuló lo que hoy se conoce como “seis grados de separación” en el cuál existen 5 posibles intermediarios que separan, por ejemplo, al presidente de quien esta leyendo esta tesis. Los experimentos de Milgram fueron una fuente de inspiración muy grande para otros científicos que venían trabajando en temas relacionados a redes. Watts y Strogatz (1998) describieron las redes de *pequeño mundo* basándose en dos características que diferencian a las redes empíricas,

observadas en la naturaleza, de redes aleatorias generadas teóricamente. Las redes de *pequeño mundo* tienen una distancia promedio entre los nodos corta, similar a los experimentos de Milgram, y un grado de agrupamiento alto comparado con redes aleatorias del mismo tamaño. Este patrón lo observaron en redes de distintos tipos como la red neuronal del gusano *Caenorhabditis elegans* (Maupas 1900), la red eléctrica del oeste de los EEUU y la red de colaboración de actores de Hollywood. De esta manera, las redes empíricas se alejan de los modelos clásicos de grafos aleatorios desarrollados por Erdős y Rényi (1959). Barabási y Albert (1999) observaron que en redes empíricas, como las estudiadas por Watts y Strogatz, el número de conexiones de los nodos decae siguiendo una función de tipo potencial donde la mayoría de los nodos están pobremente conectados y muy pocos tienen un número grande de conexiones. A este tipo de redes se las conoce como redes *libres de escala*. Estas características, redes de *pequeño mundo* y redes *libres de escala*, tienen consecuencias en la propagación de la información y la sensibilidad de las redes ante perturbaciones (Albert y Barabási 2002; Solé y Montoya 2001; Montoya y Solé 2002). Estos últimos descubrimientos impulsaron la aplicación de la teoría de grafos y el análisis de redes a través de diversas áreas de la ciencia, pasando por las ciencias sociales, la neurociencia, la genética, la ecología hasta la física estadística y las ciencias de la computación (Fienberg 2012).

### **1.3 Breve repaso de los orígenes de las redes ecológicas y las redes tróficas**

Las bases del pensamiento de redes en la ecología puede remontarse hasta los primeros naturalistas de la historia, como Aristóteles, Linneo y Darwin, que reconocieron y describieron las primeras interacciones entre especies (Ings y Hawes 2018). Es a Darwin al que se le atribuye el interés temprano de la ecología por las redes cuando en *El origen de las especies* (1859) describió a las comunidades biológicas como un banco enredado [“*entangled*

bank”] (Bersier 2007). La ecología, ciencia que estudia cómo los organismos interactúan entre sí y con su entorno, lleva implícita el concepto de redes de interacción en su definición (Haeckel 1866). Elton (1927) jugó un papel clave en la popularización de las redes ecológicas utilizando diagramas para representarlas y términos como “cadena alimenticia” y “ciclo trófico” en su popular libro *Animal Ecology* (Ings y Hawes 2018). Los hermanos Odum colaboraron con una visión más matemática de las redes ecológicas al incorporar flujos de energía entre niveles tróficos (Odum y Odum 1959). Las redes ecológicas incluyen distintos tipos de interacciones entre especies: interacciones tróficas, mutualistas, de competencia, amensalistas y comensalistas (Bersier 2007). Las interacciones ecológicas no son fácilmente observables en la naturaleza, es por esta razón, que las redes ecológicas más descritas y analizadas son aquellas que resumen las relaciones presa-depredador: las redes tróficas (Bersier 2007). Las interacciones tróficas dejan rastros materiales, restos de las presas en los estómagos o heces de los depredadores, y son, por esto, más fáciles de reconocer que otro tipo de interacciones como, por ejemplo, las de competencia. Además, las relaciones de alimentación entre las especies son fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas y pueden proporcionar conocimiento en casi todas las áreas de la ecología, desde la dinámica de poblaciones hasta los ciclos de los nutrientes (Layman et al. 2015).

Los primeros estudios de redes tróficas suelen asociarse a, los ya mencionados, Charles Elton, Eugene Odum y Howard Odum (Layman et al. 2015). Raymond Lindeman también realizó unas de las primeras contribuciones a los estudios de las redes tróficas desde una perspectiva distinta a la de Elton (Lindeman 1942). Mientras que Elton se enfocaba en la presencia y ausencia de las interacciones tróficas (presa-depredador) y entre las relaciones de los grupos funcionales, Lindeman hizo hincapié en los flujos de energía dentro del ecosistema (Layman et al. 2015). De esta manera se establecieron dos enfoques distintos, un enfoque

basado en cuestiones energéticas y termodinámicas de los ecosistemas y otro enfoque basado en las relaciones entre especies, al que se suele identificar como el enfoque “clásico” de la ecología de comunidades (Bersier 2007). Los trabajos experimentales de Robert Paine en el intermareal rocoso fueron de gran influencia para la ecología en general y para la ecología trófica en particular. Robert Paine observó cómo la remoción de una especie de estrella de mar depredadora, *Pisaster ochraceus* (Brandt 1835), disminuía considerablemente la riqueza de la comunidad y a partir de estos resultados se sustentó el concepto de especie clave (Paine 1966; Paine 1969). En 1972 el trabajo de Robert May revolucionó el campo de la ecología, tanto en términos de teoría como de práctica (Layman et al. 2015). La hipótesis de que la diversidad promovía la estabilidad había estado presente desde hacía tiempo en la ecología de comunidades (Odum 1953; MacArthur 1955; Elton 1958). Fue May quien, utilizando un riguroso enfoque matemático y modelando a las comunidades como estructuras aleatorias, encontró que la diversidad era desestabilizante (May 1972; May 1973; McCann 2000). El trabajo de May tuvo varias críticas y el debate “complejidad-estabilidad” continua hasta nuestros días pero el aporte fundamental de este trabajo fue la aproximación al problema (Pimm 1984; McCann 2000; van Altena et al. 2016; Dougoud et al. 2018). La búsqueda de una relación entre las métricas estructurales de redes con la estabilidad de las comunidades fue el inicio de lo que hoy conocemos como la teoría de redes tróficas (Bersier 2007; Hastings et al. 2016).

#### **1.4 Estructura y estabilidad en redes tróficas**

La teoría de redes tróficas se basa en el análisis de la estructura, es decir sus propiedades topológicas, las cuales describen las relaciones de alimentación entre las especies de un ecosistema (Dunne 2006). Toda red se encuentra asociada a una matriz de adyacencia de la

cual pueden calcularse las propiedades topológicas de la red mediante el uso de teoría de grafos (Cohen 1977). Una matriz de adyacencia es una matriz binaria de ceros y unos con el mismo número de filas y columnas que representa las interacciones entre los nodos. La presencia de un uno en la matriz representa la presencia de una interacción entre dos nodos de la red. La primera colección de redes tróficas empíricas publicadas fue un conjunto de 113 redes por Joel Cohen y sirvió de base para proponer diversos modelos de generación de redes y analizar la estructura en busca de patrones generales (Cohen 1978; Briand y Cohen 1984; Cohen et al. 1990). Sin embargo, las redes de Cohen se encontraban descriptas con un bajo nivel de resolución y subestimaban considerablemente la diversidad y complejidad de los ecosistemas generando sesgos en los patrones encontrados (Dunne 2006). En 1991 tanto Gary Polis como Neo Martinez presentaron un nuevo conjunto de redes, con un nivel de detalle mucho mayor, que permitieron avanzar en el estudio de la estructura y patrones de las redes tróficas (Polis 1991; Martinez 1991). Diversos estudios mostraron que las especies en las redes tróficas se encuentran distanciadas por un número bajo de interacciones, en promedio 2, de manera similar a las redes de pequeño mundo (Montoya y Solé 2002; Camacho et al. 2002; Dunne et al. 2002a, Dunne et al. 2004; Williams et al. 2002). Sin embargo las redes tróficas descriptas hasta el momento no parecen cumplir con todos los requisitos topológicos para ser consideradas de pequeño mundo (Camacho et al. 2002; Dunne et al. 2002a; Marina et al. 2018b). No obstante, presentan características estructurales comunes que tienen consecuencias en la estabilidad (ver Tabla 1.1 para métricas de redes y su relación con la estabilidad). Las redes tróficas suelen ser robustas a la eliminación de especies al azar pero sensibles a la remoción de especies altamente conectadas. La robustez está relacionada con la distribución asimétrica de conexiones por especie y, al parecer, aumenta con la conectancia (Dunne et al. 2002b; Dunne et al. 2004). La conectancia  $C$  es una medida de complejidad que indica la proporción de interacciones posibles que efectivamente ocurren entre las especies de la red

(Gardner y Ashby 1970). Otra propiedad relacionada a la estabilidad en redes es la presencia de compartimentos o módulos (Krause et al. 2003; Allesina y Pascual 2009; Rezende et al. 2009). Los compartimentos, grupos de especies que interaccionan más fuertemente entre ellos que con el resto de las especies, le otorgan robustez a las redes ya que impiden la propagación de perturbaciones a lo largo de la red (Stouffer y Bascompte 2011). De esta manera, la estructura topológica determina aspectos de la estabilidad de las redes tróficas y el análisis de la misma se configura como una herramienta valiosa en un contexto de cambio global y pérdida de especies (Emmerson et al. 2005; Perkins et al. 2010; Lu et al. 2016; Bartley et al. 2019).

### **1.5 Aproximación multidimensional a la estabilidad**

La estabilidad de los sistemas ecológicos abarca diversas dimensiones como la variabilidad, la resistencia, la persistencia y la robustez (Pimm 1984). Sin embargo, la mayor parte de los estudios en ecología hacen foco en un único componente o dimensión de la estabilidad (Donohue et al. 2013). La complejidad de las relaciones ecológicas demanda que las investigaciones en este campo tomen una aproximación multidimensional; no hacerlo implica un riesgo alto de sobrestimar los efectos de perturbaciones e impactos antrópicos en los ecosistemas (Donohue et al. 2016). Domínguez-García y colaboradores (2019) exploraron la relación entre distintas métricas en la estabilidad de las redes ecológicas y resaltaron la importancia de seleccionar métricas que reflejen la reacción de las redes tróficas a disturbios de distinta magnitud. Desde los primeros estudios de May (1973) se han desarrollado diversas métricas útiles para estudiar la estabilidad y estructura de redes ecológicas (Tabla 1.1). Dichas métricas combinadas con técnicas de simulación son una herramienta poderosa para explorar la estabilidad de las redes tróficas desde una perspectiva multidimensional (Dunne et al. 2002b;

Krause et al. 2003; Newman y Girvan 2004; Allesina y Pascual 2008). Las técnicas de simulación, como las extinciones *in silico*, son ampliamente utilizadas en los estudios de redes tróficas y constituyen buenos indicadores de algunas dimensiones de la estabilidad en las comunidades biológicas (Memmott et al. 2004; Allesina et al. 2006; Curtsdotter et al. 2011; Eklöf et al. 2013; Bellingeri y Bodini 2013). Otras técnicas de simulación, como el algoritmo *curve-ball* para la generación de redes, pueden resolver una vieja cuestión: ¿Cómo comparar redes tróficas? (Strona et al. 2014). En cualquier caso, la comparación de redes ecológicas se encuentra limitada por la calidad de las redes y la posibilidad (o no) de la replicación de las mismas (Ma et al. 2018). Hoy en día, la posibilidad de combinar técnicas directas e indirectas de ecología trófica, como el análisis de isótopos estables, el análisis de ácidos grasos y los análisis moleculares de ADN, permiten a los investigadores y las investigadoras alcanzar un nivel de detalle alto en la descripción de relaciones presa-depredador (ver Capítulo 2 de esta tesis). Sin embargo, las relaciones presa-depredador se encuentran determinadas por una variedad de factores que las mantienen naturalmente variables (Chesson 1978; Carreon-Martinez y Heath 2010; Traugott et al. 2013). Debido a que la variabilidad natural es de vital importancia para realizar comparaciones, la simulación de redes es clave para estudiar la variabilidad en las relaciones presa-depredador cuando la replicación no es posible (Yen et al. 2016). A lo largo de la tesis utilizaré dos tipos de técnicas de simulación: extinciones *in silico* y el algoritmo de *curve-ball* combinado con distintas métricas de redes (Tabla 1.1) para acercarme a una perspectiva multidimensional de la estabilidad en redes tróficas.

## **1.6 Utilización del algoritmo *curve-ball* para generar variabilidad en redes tróficas**

Tradicionalmente, los modelos nulos han sido utilizados para demostrar que cierta propiedad o estructura de una red no es explicada por el modelo; sin embargo, una capacidad

poco explotada de estos modelos es que pueden generar variabilidad (Veech 2012; Ma et al. 2018). Esta variabilidad, además de representar con mayor fidelidad a los sistemas biológicos, permite realizar comparaciones e inferencias. Existen algoritmos para generar redes aleatorias, como por ejemplo el de Erdős-Rényi, pero las redes simuladas por este algoritmo no cumplen con las restricciones termodinámicas básicas de las redes tróficas (Erdős y Rényi 1959). Existen otros modelos como el modelo de Cascada y el modelo de Nicho pero este tipo de modelos predicen redes con parámetros topológicos alejados de los valores empíricos (Cohen y Newman 1985; Williams y Martínez 2000). Afortunadamente existe otro tipo de algoritmo, denominado *curve-ball*, que permite simular redes tróficas con parámetros topológicos que si se ajustan a los valores empíricos (Strona et al. 2014). La característica principal que tiene el algoritmo *curve-ball* es que genera redes simuladas que mantienen la distribución de grado (el número de interacciones entrantes y salientes para cada nodo) (Strona et al. 2014). Mantener la distribución de grado implica que las redes simuladas mantienen ciertas propiedades estructurales típicas de las redes tróficas (como la distribución de especies basales, intermedias y topes) pero permite que otras métricas como el largo de camino característico o el coeficiente de agrupamiento varíen (Strona et al. 2014). En este sentido, el algoritmo *curve-ball* simula redes con significado ecológico que pueden utilizarse para generar variabilidad y realizar comparaciones (Strona et al. 2014; Kortsch et al. 2019). Utilizar un método de este tipo plantea una nueva pregunta: ¿Cómo comparar los resultados obtenidos? La respuesta más intuitiva es buscar “significancias estadísticas”. Para comparar el tipo de datos obtenidos por este tipo de algoritmo desde un paradigma de “significancias” es necesario realizar pruebas que comparen distribuciones como la prueba de Kolmogorov-Smirnov o la prueba de Anderson-Darling (Massey 1951; Anderson y Darling 1954). Estas pruebas evalúan si dos distribuciones muestrales son iguales o difieren en cualquiera de sus características como, por ejemplo, la media, la varianza o la kurtosis (Crawley 2012). La “significancia estadística” depende

fundamentalmente de la potencia de un estudio. La potencia de un estudio está relacionada, entre otras cosas, al tamaño de la muestra y la variación de la medición (Gelman y Carling 2014). En conjuntos de datos grandes, como los que se suelen obtener por simulación, estas pruebas tienen una potencia muy grande y llegan a detectar diferencias que son verdaderas desde un punto de vista estadístico pero que pueden ser triviales desde un punto de vista biológico. En este sentido, la importancia biológica puede evaluarse utilizando estadísticos adimensionales que miden la magnitud del efecto, como el tamaño del efecto (Nakagawa y Cuthill 2007). Varios autores abogan actualmente por encontrar alternativas al paradigma del “p-valor” con el fin de reconstruir un criterio biológico y no basarse únicamente en el criterio estadístico (Crane 2017; Benjamin et al. 2018; Ioannidis 2019; Vrdoljak et al. 2020). El tamaño del efecto permite evaluar la importancia biológica y comparar entre estudios, por lo cual considerar el tamaño del efecto para estudios ecológicos y de redes tróficas, donde se utilizan herramientas de simulación y se generan grandes volúmenes de datos, puede ser muy útil y contribuir al avance de este campo (Nakagawa y Cuthill 2007).

### **1.7 Extinciones *in silico*: otras maneras de evaluar estabilidad**

Evaluar la estabilidad en sistemas complejos no es una tarea sencilla, una manera de hacerlo es ejercer una perturbación y luego registrar la respuesta del sistema a la misma. Típicamente los sistemas complejos muestran una transición de fases donde la acumulación de pequeñas perturbaciones lleva a un punto crítico en que el sistema adopta un estado nuevo distinto al estado inicial. En una red ecológica, una perturbación puede ejercerse a través de la eliminación de nodos (especies) y sus interacciones interespecíficas de la red (e.g. Sólé y Montoya 2001; Memmott et al. 2004). Este método (extinciones *in silico*) se utilizó y se sigue utilizando en los estudios de redes tróficas y ha brindado información relevante acerca de la

relación entre estructura y estabilidad (Sóle y Montoya 2001; Dunne et al. 2002a; Allesina et al. 2006; Curtsdotter et al. 2011). La pérdida de especies suele desencadenar cascadas de extinción donde el número de especies que se extinguen secundariamente crece exponencialmente luego de una perturbación (Ebenman et al. 2004; Sanders et al. 2013; Donohue et al. 2017; Witman et al. 2017). Montoya y Solé (2002) demostraron que las redes tróficas son vulnerables a la eliminación de las especies más conectadas y relacionaron dicha vulnerabilidad con la distribución de grado. Sin embargo, existen factores estabilizadores como la omnivoría y la redundancia que al estar presentes reducen considerablemente el riesgo de extinciones en cascada (Borrvall et al. 2000; Worm y Duffy 2003; Sanders et al. 2018).

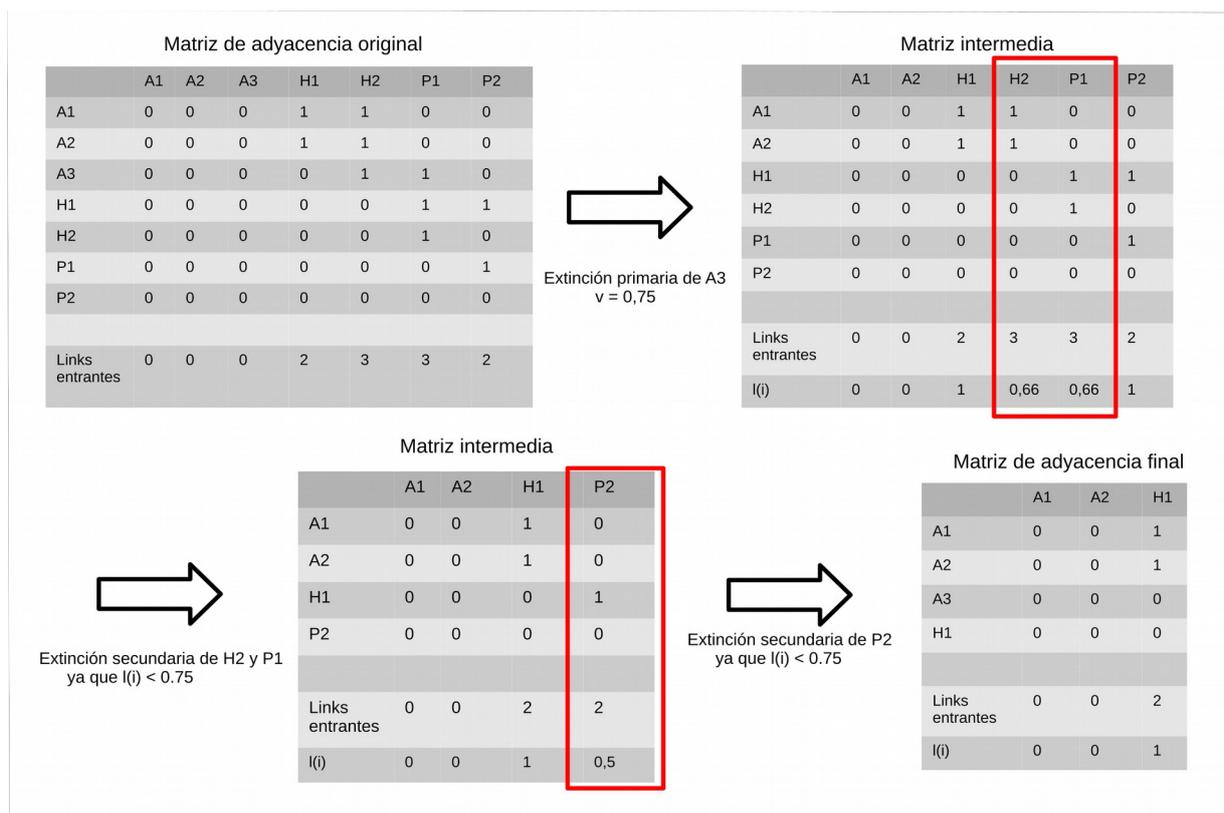
El método clásico de extinciones *in silico* es la aproximación topológica (Albert et al. 2000; Sóle y Montoya 2001). En esta aproximación se tiene en cuenta únicamente la estructura de la red, es decir la presencia o ausencia de las relaciones consumidor-recurso. De esta manera, las extinciones secundarias ocurren solo si el consumidor ha perdido todos sus recursos alimentarios (Solé y Montoya 2001). Este enfoque tiene la ventaja de requerir únicamente la estructura de las redes, simplificando su aplicación en redes con muchos componentes e interacciones (Eklöf y Ebenman 2006; Eklöf et al. 2013). Sin embargo, tiene limitaciones ya que la condición de extinción secundaria es muy estricta y poco realista y, además, supone que todas las especies tienen la misma probabilidad de extinción (Bodini et al. 2009; Bellingeri y Bodini 2013; Eklöf et al. 2013). Una posibilidad para reducir dichas limitaciones es incorporar umbrales de extinción que permiten modelar extinciones secundarias de especies que no necesariamente han perdido todas sus presas. Schleuning y colaboradores (2016) aplicaron este enfoque en redes mutualistas (de plantas y polinizadores) y Bellingeri y Bodini (2013) lo hicieron en redes tróficas. Bellingeri y Bodini (2013) definen el umbral ( $v$ ) como el nivel mínimo de energía necesaria para la supervivencia de las especies. Después de la

eliminación de cada nodo, se calcula la fracción de energía entrante original  $e(i)$  para cada especie, y la especie  $(i)$  se pierde secundariamente si esta fracción es igual o menor que el umbral (es decir,  $e(i) \leq v$ ). El enfoque topológico clásico asume implícitamente que  $v$  es igual a 0 y una especie se extingue cuando su flujo de energía es nulo (Bellingeri y Bodini 2013). Cuando se carece de información sobre los flujos de energía, es necesario asumir que todas las presas contribuyen por igual a las dietas de sus depredadores y redefinir el concepto  $v$  como la fracción de enlaces entrantes  $l(i)$  que la especie  $(i)$  necesita para sobrevivir (es decir, la especie  $(i)$  se considera extinta secundaria cuando  $l(i) \leq v$ ). Las extinciones *in silico* con umbral se realizan de la siguiente manera: primero se remueve el nodo objetivo, luego se calcula una matriz de adyacencia intermedia y se comparan los  $l(i)$  de cada especie con el umbral de extinción establecido. Si  $l(i)$  es igual o menor que  $v$ , la especie  $(i)$  se elimina de la matriz de adyacencia intermedia (extinción secundaria). Este procedimiento se repite iterativamente hasta que ningún  $l(i)$  es menor que  $v$  y se obtiene una matriz de adyacencia final (Figura 1.1). Luego, la matriz de adyacencia final puede caracterizarse topológicamente y calcular distintos indicadores de interés. Bellingeri y Bodini (2013) mostraron que, aplicando umbrales, el número de extinciones secundarias aumenta drásticamente al reducir solo el 10% de la ingesta de presas. Allesina y colaboradores (2006) obtuvieron un resultado similar al imponer umbrales del 15%. De esta manera, la utilización de umbrales permite explorar la sensibilidad que tienen las redes a la variación de los mismos y permite evaluar otros aspectos de la estabilidad que el enfoque topológico clásico no es capaz de evaluar (Bellingeri y Bodini 2013).

**Tabla 1.1** Lista de métricas de redes, abreviaturas, definiciones e información ecológica relevante relacionada con la estructura y estabilidad de las redes tróficas.

<b>Métrica de red</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Definición y significado ecológico</b>	<b>Referencia</b>
Número de especies	<i>S</i>	Número de especies tróficas (=nodos) en la red trófica. <i>S</i> mide la riqueza de la red y se la ha relacionado clásicamente con el debate “complejidad-estabilidad”.	May 1973.
Número de interacciones	<i>L</i>	Número de relaciones tróficas (=links) en la red trófica. Tiene relación con la complejidad de la red y con los caminos que la energía puede tomar.	Dunne et al. 2002a
Conectancia	<i>C</i>	La <i>C</i> es una métrica clásica utilizada en los estudios de redes que indica la proporción de interacciones existentes sobre las posibles. Es un buen estimador de la sensibilidad de la comunidad a perturbaciones y covaría con varias otras métricas de redes. Ver Eq. 1 en el Apéndice.	Martínez 1992; Dunne et al. 2002a; Montoya et al. 2006; Vermaat et al. 2009; Poisot y Gravel 2014
Nivel Trófico promedio	$NT_{promedio}$	El nivel trófico ( <i>NT</i> ) indica la posición que una determinada especie ocupa en la red trófica. Resume la distancia que una especie tiene con la fuente de materia y energía. Los valores bajos de $NT_{promedio}$ indican una transferencia energética eficiente en la red. Contribuye a la estabilidad. Ver Eq. 2 en el Apéndice.	Lindeman 1942; Odum y Heald 1975; Borrelli y Ginzburg 2014
Porcentaje de especies tope	<i>%Tope</i>	Porcentaje de especies con presas pero sin depredadores. Los depredadores tope pueden tener efectos indirectos en las otras especies de la red y ejercer un control de tipo <i>top-down</i> (i.e. por cascadas tróficas).	Briand y Cohen 1984; Frank et al. 2005; Kortsch et al. 2019.
Porcentaje de especies intermedias	<i>%Intermedias</i>	Porcentaje de especies con presas y depredadores. Las especies intermedias determinan la conectividad de los niveles tróficos bajos y altos, y correlacionan positivamente con la omnivoría.	Briand y Cohen 1984; Dunne et al. 2004; Romanuk et al. 2006; Kortsch et al. 2019
Porcentaje de especies basales	<i>%Base</i>	Porcentaje de especies sin presas. Un porcentaje alto de especies basales se asocia a una red dominada por organismos productores/autótrofos (“mundo verde”) en contraste a una red basada en detritos (“mundo marrón”) con porcentajes bajos de especies basales.	Briand y Cohen 1984; Pimm 1982; Moore et al. 2004.
Coeficiente de agrupamiento	<i>CC</i>	El <i>CC</i> es una medida de agrupamiento que refleja cuán probable es que dos especies conectadas sean parte de un grupo mayor altamente conectado. Se cree que valores altos de <i>CC</i> promueven la estabilidad de las redes ya que indicaría la existencia de compartimentos. Estos compartimentos contienen las perturbaciones y evitan la propagación a toda la red. Ver Eq. 3 en Apéndice.	Albert y Barabási 2002; Newman 2003; Stouffer y Bascompte 2011.
Largo de camino característico	<i>CPL</i>	El <i>CPL</i> es la distancia promedio, en número de interacciones, entre cada par de especies de la red. Su relación con la estabilidad es compleja. Redes tróficas con	Kaunzinger y Morin 1998; Albert y Barabási 2002; Newman 2003;

		valores bajos de <i>CPL</i> mostraron ser considerablemente estables; sin embargo, las cadenas cortas pueden contribuir a la rápida propagación de disturbios. Ver Eq. 4 en Apéndice.	Borrelli y Ginzburg 2014.
<i>Quasi Sign-Stability</i>	<i>QSS</i>	El <i>QSS</i> es la proporción de matrices comunitarias localmente estables que preservan la estructura de signos. Está directamente relacionada con la estabilidad local de la red (i.e. la amplificación o no de pequeños disturbios cerca del punto de equilibrio). El <i>QSS</i> varía entre 0 y 1 indicando una red trófica más estable cuando el valor es cercano a 1.	Allesina y Pascual 2008.
Omnivoría	<i>O</i>	La <i>O</i> es la fracción de especies que se alimentan en distintos niveles tróficos. Los efectos de los valores de <i>O</i> sobre la estabilidad pueden ser positivos o negativos dependiendo de la fuerza con la que interactúan las especies. Los valores altos de <i>O</i> suelen ser desestabilizantes pero los niveles intermedios promueven la estabilidad cuando predominan las interacciones débiles.	McCann y Hastings 1997; Kuijper et al. 2003; Gellner y McCann 2012; Wootton 2017.
Modularidad	<i>Mod</i>	La <i>Mod</i> refleja cuán fuertemente interactúan subgrupos de especies con respecto a especies en otros subgrupos. Los valores altos de <i>Mod</i> promueven la estabilidad al prevenir la propagación de perturbaciones entre los subgrupos. Ver Eq. 5 en Apéndice.	Krause et al. 2003; Newman y Girvan 2004; Stouffer y Bascompte 2011; Grilli et al. 2016.
Robustez	<i>R50</i>	El <i>R50</i> es una medida clásica de robustez utilizada en los estudios de redes tróficas. Representa la fracción de especies que debe ser removida para alcanzar una pérdida total del 50% de las especies originales de la red ( $S/2$ ). El <i>R50</i> se calcula de manera iterativa realizando remociones aleatorias de especies (extinciones primarias) y calculando en cada remoción el número de extinciones secundarias generadas. De esta manera, la suma de extinciones primarias y secundarias hasta alcanzar la mitad de las especies originales de la red es el <i>R50</i> . El <i>R50</i> se expresa como proporción, el máximo que puede tomar es de 0,5 y representa el caso “ <i>más robusto</i> ” donde ninguna extinción secundaria se genera. Tiene como supuesto que una especie se extingue secundariamente si y solo si todas sus presas se extinguen. Recientemente, se comprobó que es una medida confiable para medir robustez en redes tróficas.	Dunne et al. 2002b; Jonsson et al. 2015



**Figura 1.1** Esquema representativo del procedimiento de extinciones *in silico* con umbral ( $v$ ) para un umbral de 0,75 y una red trófica de 7 especies. Algas: A1, A2, A3, Herbívoros: H1 y H2 y depredadores tope: P1 y P2. Las especies dentro de los recuadros rojos se extinguen secundariamente al tener un  $l(i)$  menor que el umbral.

## 1.8 Objetivos

### *Objetivo general*

El objetivo general de esta tesis es evaluar el efecto de dos factores estresores de distintos orígenes sobre la estructura y, por consiguiente, la estabilidad de redes tróficas marinas costeras.

Para abordar este objetivo se tomaron dos casos de estudio: la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) donde en los últimos años se registró un rápido aumento de la temperatura producido por el cambio climático y la red trófica del intermareal rocoso de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina) donde se registró recientemente la llegada de una especie altamente invasora, el cangrejo verde *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758). Al emprender este trabajo, se presentó la necesidad de incorporar cierta información biológica de ambos sistemas. Para la red de caleta Potter se incorporó el tipo de hábitat en la descripción de la red trófica. Para la red del intermareal patagónico fue necesario realizar un estudio de dieta del cangrejo verde en el sitio de estudio. Por lo cual, los objetivos particulares de esta tesis quedaron planteados como:

#### *Objetivos particulares*

**(i)** Reconstruir la red trófica de caleta Potter incorporando el tipo de hábitat y evaluar si el tipo de hábitat afecta la estabilidad de la red y las predicciones sobre estabilidad (Capítulo 2).

**(ii)** Evaluar el efecto del aumento de la temperatura producido por el cambio climático sobre la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) considerando el tipo de hábitat (Capítulo 3).

**(iii)** Describir la dieta del cangrejo verde *C. maenas* (Linnaeus, 1758) en el intermareal rocoso de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina) (Capítulo 4).

**(iv)** Evaluar el efecto de la invasión del cangrejo verde *C. maenas* (Linnaeus, 1758) sobre la red trófica del intermareal de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina) (Capítulo 5)

### *Hipótesis general*

La estabilidad de las redes tróficas marinas costeras es afectada por los factores estresores aquí estudiados: aumento de temperatura y especies invasoras.

### *Predicción general*

Al incluir estos factores estresores en la descripción de ambos sistemas, caleta Potter y el intermareal rocoso patagónico, se observarán cambios en las métricas de redes relacionadas a la estabilidad.

## **Capítulo 2: El tipo de hábitat en la descripción de la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida)**

- Capítulo publicado (<https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00166>)

### **2.1 Introducción**

El espacio es una dimensión innegable en la vida de los organismos, las comunidades y los ecosistemas. Es un tema central para la ecología y es clave para varios campos de dicha disciplina, particularmente, para los estudios de redes tróficas (Polis et al. 1997; Holt 2002; Baiser et al. 2012; Kortsch et al. 2019). Las variables ambientales suelen correlacionar con el espacio y definir hábitats de distintas características (e.g. Tolonen et al. 2001; Dalkiran et al. 2020). Una variable ambiental determinante en el bentos marino es el tipo de sustrato ya que las especies sésiles dependen de él para asentarse y alimentarse (Sebens 1991). El tipo de sustrato (duro/blando) determina en gran parte la composición de la comunidad bentónica, las especies que depredan en el bentos y las especies que lo habitan (e.g. Albrecht 1998; Thiel y Ullrich 2002). Los fondos duros de la zona fótica se encuentran típicamente dominados por ensamblajes de macroalgas y organismos suspensívoros, mientras que en los fondos blandos predominan los organismos infaunales que se alimentan de los materiales depositados (Wilson 1990; Wahl 2009). Estas diferencias en la composición comunitaria se reflejan en la estructura de las redes tróficas y pueden tener consecuencias para la estabilidad de las mismas. Las redes tróficas son usualmente caracterizadas como redes “verdes” o “marrones” dependiendo del camino de la energía que predomina (Hairston et al. 1960; Polis y Strong 1996; Evans-White y Halvorson 2017). En las redes tróficas “verdes” la energía obtenida proviene mayoritariamente de las plantas o algas (mediada por la fotosíntesis y la herbivoría) y en las redes tróficas “marrones” la energía proviene del consumo de los detritívoros sobre

la biomasa en descomposición (Odum 1969).

Mientras que los herbívoros ingieren carbono orgánico y nutrientes directamente de sus presas, los organismos en las redes tróficas marrones consumen carbono orgánico que ya ha sido metabolizado y consumido varias veces, resultando en un “loop microbiano” o “cadena de procesamiento detritico” (Azam et al. 1983; Fenchel 2008; Evans-White y Halvorson 2017). Jost y colaboradores (2004) demostraron que aumentar la complejidad del loop microbiano, agregando interacciones mixotróficas, puede promover la estabilidad en las redes tróficas. Sin embargo, la relación entre estabilidad y complejidad es, y sigue siendo, un largo debate en el campo de la ecología que aún no cuenta con un veredicto final (May 1973; McCann et al. 1998; Montoya et al. 2006; van Altena et al. 2016). Se cree que las redes tróficas marrones son más estables que las redes tróficas verdes, ya que la dinámica de los detritos se ve poco afectada por la dinámica de los depredadores (sistemas *donor-control*) (Odum 1969; Pimm 1982; Neutel et al. 1994; Moore et al. 2004). En este sentido, la incapacidad de los detritos de mostrar una dinámica compensatoria (los detritos no crecen ni se reproducen) sugiere que los efectos bottom-up en redes tróficas basadas en detritos son diferentes a los efectos bottom-up en redes tróficas basadas en productores (Srivastava et al. 2009). La omnivoría, propiedad relacionada a la estabilidad, puede variar entre redes tróficas marrones y verdes, y se espera que sea más alta en aquellos hábitats con mayor productividad primaria (McCann y Hastings 1997; Clay et al. 2017; Wootton 2017). A pesar de estas diferencias, las redes tróficas verdes y marrones no se encuentran aisladas. De hecho, estas redes se encuentran acopladas por el reciclado de nutrientes y los depredadores móviles. El acoplamiento generado por la movilidad de los depredadores confiere estabilidad a las redes tróficas ya que reduce la variabilidad de los recursos, mientras que el acoplamiento generado por el reciclado de nutrientes promueve la propagación de efectos en cascada (Rooney et al.

2006; Dolson et al. 2009; McCann y Rooney 2009; Zou et al. 2016). No solo los depredadores de niveles tróficos superiores participan del acoplamiento verde-marrón sino también las especies omnívoras que consumen tanto plantas como detritos y, de este modo, vinculan ambos canales de energía (i.e. alimentación multicanal) (Wolkovich et al. 2014). El impacto de la omnivoría de consumidores del primer nivel trófico en la estabilidad de las redes tróficas depende de la intensidad con que los omnívoros se alimentan de los recursos y del tipo de ecosistema en cuestión (si es terrestre o acuático, si es costero u oceánico entre otras variables) (Wolkovich et al. 2014). Varias investigaciones se han enfocado en el estudio de los canales de energía verde y marrón, y las consecuencias que estos canales tienen sobre la estabilidad de las redes tróficas pero estos estudios han empleado modelos simples con pocos componentes (Moore et al. 2004; Wolkovich et al. 2014; Zou et al. 2016). Poco se sabe sobre cómo los canales de energía verde y marrón impactan en la estructura topológica y estabilidad de redes tróficas altamente resueltas (es decir con cientos de especies e interacciones).

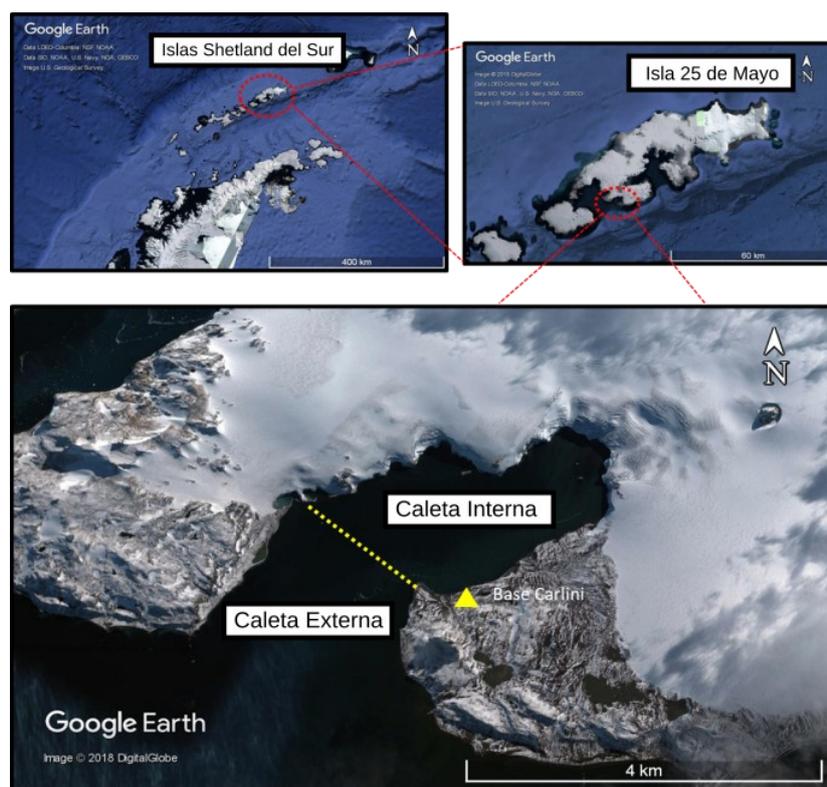
La caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) es considerada un “*hotspot*” de biodiversidad en los fiordos de la Península Antártica Occidental (WAP por sus siglas en inglés) (Grange y Smith 2013). En los últimos años, se han registrado cambios drásticos en el ambiente y en la comunidad biológica de la caleta Potter asociados al rápido aumento de la temperatura producto del cambio climático (Schloss et al. 2012; Quartino et al. 2013; Sahade et al. 2015; Hernández et al. 2019). Una evaluación precisa de la estructura y la estabilidad de la red trófica de la caleta Potter es de suma importancia para comprender cómo los ecosistemas de los fiordos en la WAP pueden responder al cambio climático (Vaughan et al. 2003; Turner et al. 2005; Meredith y King 2005; Bromwich et al. 2013; Nicolas y Bromwich 2014). Estudios previos del grupo de investigación del cual formo parte, se han enfocado en

describir la estructura de la red trófica de la caleta Potter con el mayor grado de resolución posible (Marina et al. 2018a). Sin embargo, estos trabajos no tuvieron en cuenta factores importantes para la descripción de la red trófica como lo es el tipo de hábitat. El ecosistema de caleta Potter presenta un grado significativo de heterogeneidad espacial donde los fondos duros y los fondos blandos se encuentran claramente segregados en el espacio (Klöser et al. 1994, 1996; Pasotti et al. 2015b; Jerosch et al. 2018; Alurralde et al. 2020).

La caleta Potter es una entrada tributaria de la bahía Maxwell, en la costa sur de la isla 25 de Mayo ( $62^{\circ} 14'S$ ,  $58^{\circ} 40'W$ ) (Figura 2.1). Este fiordo se encuentra dividido en dos zonas: una caleta interna y una caleta externa que difieren en el tipo de fondo característico (Klöser et al. 1994, 1996). Mientras que la caleta externa está dominada por fondos duros rocosos, la caleta interna se encuentra dominada por fondos blandos sedimentarios. Los fondos rocosos de la caleta externa están densamente poblados por una diversa comunidad de macroalgas (Klöser et al. 1996; Quartino et al. 2005), mientras que la caleta interna posee una de las mayores concentraciones de filtradores bentónicos de la zona antártica costera (Sahade et al. 1998; Tatián et al. 1998; Tatián et al. 2004; Grange y Smith 2013). Para describir de manera precisa la red trófica de caleta Potter y realizar predicciones sobre los efectos del aumento de la temperatura sobre la red es necesario, entonces, considerar el tipo de fondo.

Por lo tanto, el principal objetivo de este capítulo es incluir la dimensión espacial, representada por el tipo de fondo, en la descripción de la red trófica de caleta Potter y estudiar el efecto que dicha inclusión genera en la estabilidad de la red trófica. Dado que las comunidades asociadas a las redes tróficas marrones y verdes presentan diferencias ecológicas, hipotetizo que la inclusión del tipo de hábitat en la descripción de las redes de la caleta Potter resultará en redes tróficas con características estructurales distintas. Además,

debido a que las redes tróficas marrones se consideran sistemas *donor-control*, donde la dinámica de los detritos se ve poco afectada por perturbaciones, hipotetizo que la red trófica de fondo blando (marrón) es más estable que la red de fondo duro (verde). De esta manera, espero encontrar cambios en los indicadores de estabilidad entre la descripción de la red trófica que no considera el tipo de hábitat y la descripción que si lo considera, y entre las redes de fondo duro y de fondo blando (siendo la red de fondo blando aquella con los indicadores de estabilidad más altos).



**Figura 2.1** Mapa de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) donde se indican las dos zonas de la caleta: interna y externa, y la estación de investigación científica argentina base Carlini. Google. (s.f.). [Mapa de caleta Potter, 25 de Mayo en Google maps].

## 2.2 Materiales y métodos

### 2.2.1 Armado de la red trófica y descripción topológica

El armado de la red trófica se basó en el trabajo previo realizado por Marina y colaboradores (2018a) donde se registraron 91 especies tróficas y 307 interacciones tróficas en caleta Potter. Las especies tróficas se representan como nodos de una red y pueden corresponder a especies biológicas (e.g. macroalgas: *Palmaria decipiens* (Reinsch) Ricker, 1987; bivalvos: *Laternulla elliptica* P. P. King, 1832; peces: *Notothenia coriiceps* Richardson, 1844), a grupos de organismos que comparten el mismo conjunto de depredadores y presas (e.g. hipéridos, copépodos, fitoplancton), y compartimientos no vivos de materia y energía (detrito primario, detrito secundario, necromasa). De aquí en adelante, el término “especies” se usará como sinónimo de “especie trófica” (Briand y Cohen, 1984). Dado que el principal objetivo de este capítulo es considerar el tipo de hábitat (fondo duro y fondo blando) en la red trófica, incorporé nuevas especies a la descripción de la red. Incorporé además el ensamble de organismos meiobentónicos que se encuentran distribuidos diferencialmente en el espacio y juegan un rol clave en la comunidad de los fondos blandos (Pasotti et al. 2015a,b). Un total de 20 especies y 139 interacciones nuevas fueron adicionadas a la descripción de la red trófica de caleta Potter que se presenta en esta tesis. Cada especie fue clasificada en base al tipo de fondo en que habita: fondo blando, fondo duro o ambos. La clasificación se hizo mediante una revisión bibliográfica sobre la biología y hábito alimenticio de las especies, y una consulta posterior a expertos que trabajan en el área de estudio (Apéndice: Tabla 7.1). Luego de que las especies fueron clasificadas se procedió con la construcción de tres redes tróficas: **i)** La red trófica global (RG), con todas las especies; **ii)** la red trófica de fondo duro (FD); y **iii)** la red trófica de fondo blando (FB). Las últimas dos redes representan la incorporación del tipo de hábitat en el análisis: una red para la caleta externa/fondos duros (FD) y la otra red para la caleta interna/fondos blandos (FB). Las especies móviles que conectan ambos tipos de fondos fueron incluidas en ambas redes.

Para describir la topología de las tres redes tróficas, utilicé métricas de redes típicas de los estudios de ecología trófica (Pimm 1982; Cohen et al. 1990; Pascual y Dunne 2006; Bascompte 2009). Calculé la conectancia ( $C$ ), el nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ), el porcentaje de especies tope/intermedias/basales ( $\%Tope$ ,  $\%Base$ ,  $\%Intermedias$ ), el coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ) y el largo de camino característico ( $CPL$ ) (ver Tabla 1.1 en Introducción General). Comparé las métricas previamente mencionadas entre las tres redes basándome en el método de Kortsch y colaboradores (2015). Este método consiste en calcular la diferencia porcentual  $((B-A)/A)*100$  de las métricas de redes para todas las comparaciones posibles, en este caso: FD-RG, FB-RG y FD-FB. Finalmente, calculé la distribución de grado ( $DD$ ) para las tres redes. Para este propósito calculé el grado ( $Di$ ) de cada especie ( $i$ ) como la suma de todas las interacciones entrantes y salientes a dicha especie (i.e. dicho nodo). Luego, ajusté la distribución de grado ( $DD$ ) a tres formas funcionales por máxima verosimilitud: Poisson, exponencial y *power-law* (potencial), y seleccioné la que mejor ajustaba a cada red por el criterio de información de Akaike (Burnham y Anderson, 2003; Clauset et al. 2009).

### **2.2.2 Indicadores de estabilidad multidimensional**

Para analizar el efecto de la incorporación del tipo de hábitat en la estabilidad de la red trófica, utilicé dos tipos de técnicas de simulación: extinciones *in silico* y una combinación del algoritmo *curve-ball* con indicadores de estabilidad en redes (Memmott et al. 2004; Bellingeri y Bodini 2013; Strona et al. 2014). Las extinciones *in silico* se realizaron bajo un enfoque topológico pero considerando umbrales de extinción (Bellingeri y Bodini 2013; Schleuning et al. 2016; Cordone et al. 2018). Este enfoque consiste en definir un umbral de extinción que representa el número mínimo de presas que un depredador necesita para sobrevivir. De esta manera, simulé la remoción de nodos al azar en las tres redes: RG,

FD y FB, y registré el número de extinciones secundarias. Luego de cada remoción, se calculó el número de presas para todas las especies. Si dicho número era menor que el umbral entonces la especie fue considerada extinta secundariamente. Este procedimiento fue repetido, de manera iterativa, hasta que ninguna especie en la red presentó un número de presas menor que el umbral (para una descripción detallada del método ver Introducción sección 1.7). El umbral fue aumentado de 0 a 0,90 en intervalos de 0,10 y se registró la robustez ( $R50$ ) de la red en cada punto (Tabla 1.1). Se realizaron 100 simulaciones por umbral para cada red. Se considera que la red trófica “colapso” si se observa un descenso abrupto del  $R50$  a medida que aumenta el umbral.

El segundo tipo de simulaciones que utilicé fue el algoritmo de *curve-ball* (ver Introducción sección 1.6). Para caracterizar la estabilidad de las redes, simulé 1000 redes con el algoritmo de *curve-ball* y calculé tres indicadores de estabilidad: el Quasi Sign-Stability (QSS), la Omnivoría ( $O$ ) y la Modularidad ( $Mod$ ) (Tabla 1.1 en Introducción). Estas métricas se encuentran estrechamente relacionadas a varias dimensiones de la estabilidad y se usan típicamente como indicadores de la misma (Allesina y Pascual 2008; Grilli et al. 2016; Wootton 2017). Luego, evalué si los valores empíricos de los indicadores de estabilidad y las otras métricas topológicas ( $NT_{promedio}$ ,  $CC$  y  $CPL$ ) se encontraban dentro de la distribución simulada por el algoritmo de *curve-ball* (promedio +/- un desvío estándar). Si esta condición se cumplía, consideré que las simulaciones del algoritmo se ajustan a los valores empíricos de las redes y pueden ser utilizadas para realizar comparaciones. La condición de (promedio +/- un desvío estándar) es bastante restrictiva y la seleccioné con el objetivo de tomar una decisión conservadora sobre la adopción o no del algoritmo *curve-ball* ya que este algoritmo aún no ha sido adoptado de manera masiva para comparaciones en trabajos de redes tróficas. Finalmente, comparé las distribuciones obtenidas para cada indicador de estabilidad

basándome en el tamaño del efecto del desplazamiento cuantílico (Q) y seguí el criterio de magnitud propuesto por Wilcox 2019: efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), pequeño ( $Q > 0,55$ ), mediano ( $Q > 0,65$ ) y grande ( $Q > 0,75$ ). El desplazamiento cuantílico (Q) es una métrica no paramétrica utilizada para calcular el tamaño del efecto, análoga al tamaño del efecto de cohen d, robusta a la no normalidad y la heterocedasticidad (Cohen 1992; Wilcox 2019).

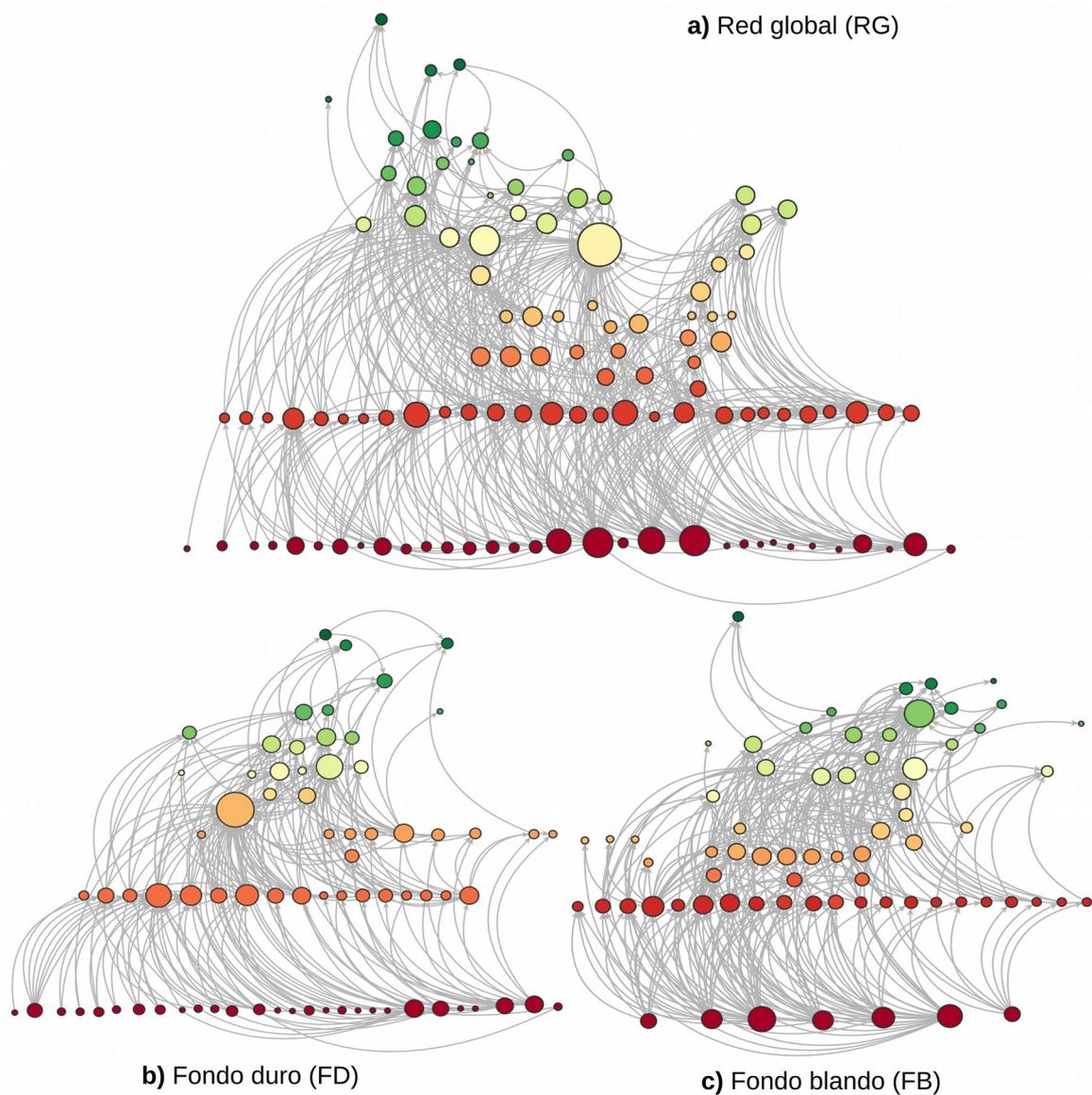
Los cálculos de las métricas de redes se realizaron con el paquete de R ‘*multiweb*’ (Saravia 2019), las distribuciones de grado se ajustaron con el paquete ‘*powerRlaw*’ (Gillespie 2014), el tamaño del efecto se calculó con el paquete ‘*WRS2*’ (Mair y Wilcox 2020) y el *R50* se calculó a partir de un código propio para generar extinciones con umbrales en redes disponible en el Apéndice (sección 7.1.2). Las bases de datos generadas para este capítulo se subieron a la plataforma FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14498160.v1>).

## **2.3 Resultados**

### **2.3.1 Armado de la red trófica y descripción topológica**

La red global de caleta Potter (RG) incluyó 111 especies tróficas, 446 interacciones tróficas y mostró una conectancia (*C*) de 0,036. La red de fondo duro (FD) incluyó 76 especies y 221 interacciones tróficas, la red de fondo blando (FB) incluyó 71 especies y 293 interacciones tróficas (Figura 2.2). Las redes FD y FB compartieron 36 especies, aproximadamente el 30% del total de especies. Las tres redes tróficas presentaron similitudes y diferencias en los valores empíricos de las métricas de redes (Tabla 2.1). La comparación FD-RG muestra que no hubo cambios sustanciales en *C* (+5,6%),  $NT_{promedio}$  (-4,8%) y *CPL* (+4,5%). Sin embargo, se observaron cambios moderados en *CC* (-8,4%) y cambios importantes en el porcentaje de especies basales (+27,8%). La comparación FB-RG mostró

varias diferencias, especialmente en *C* (+57,9%), *CC* (+37,4%), y en el porcentaje de especies basales (-65,8%). Con respecto a la comparación de las dos redes de fondos distintos (FD-FB), se observaron diferencias marcadas en *C* (-52,6%), *CC* (-50%) el porcentaje de especies basales (+73,3%), intermedias (-42,7%) y tope (-50%). Vale la pena notar que tanto la RG como la FD mostraron una proporción mayor de especies basales; no obstante, las tres redes tuvieron la mayoría de sus especies en niveles tróficos intermedios.



**Figura 2.2** Representación en forma de grafo de **a)** la red trófica global de caleta Potter (RG) sin considerar el tipo de fondo y **b-c)** las dos redes tróficas considerando el tipo de fondo:

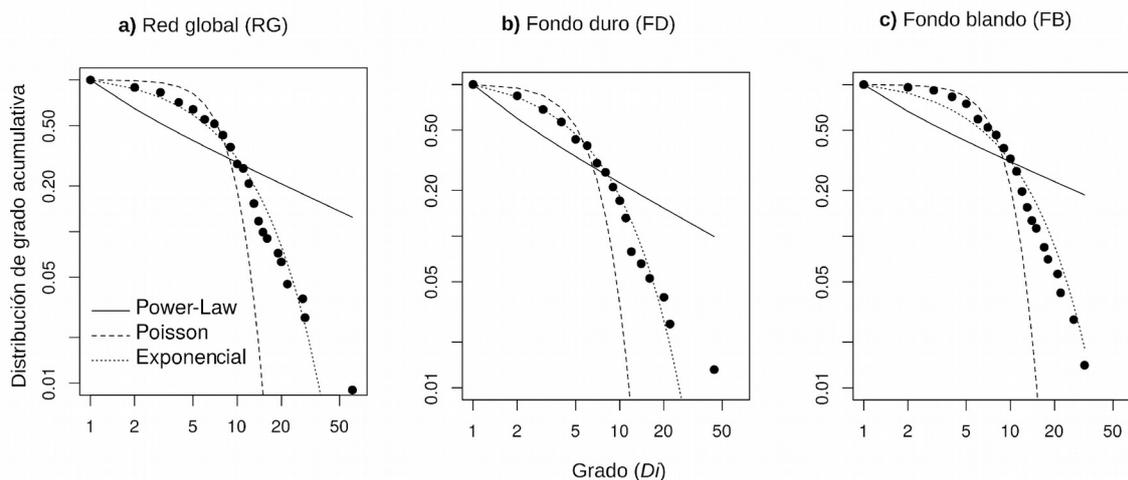
fondo duro (FD) y fondo blando (FB). Cada nodo representa una especie y cada flecha una interacción trófica. El tamaño del nodo es relativo al grado de la especie ( $D_i$ ), la escala vertical representa el nivel trófico (NT). Los nodos están coloreados en un gradiente de rojo a verde según su NT (NT bajos: rojo y NT altos: verde).

**Tabla 2.1** Métricas topológicas y diferencias porcentuales  $(B-A/A)*100$  de las redes tróficas empíricas: la red global (RG), la red de fondo duro (FD) y la red de fondo blando (FB) de caleta Potter.

Métrica	Abreviatura	Red global (RG)	Fondo duro (FD)	Fondo blando (FB)	Dif. FD-RG (%)	Dif. FB-RG (%)	Dif. FD-FB (%)
Número de especies	<i>S</i>	111	76	71	(-) 31,5	(-) 36	(+) 6,6
Número de interacciones tróficas	<i>L</i>	446	221	293	(-) 50,5	(-) 34,3	(-) 32,6
Conectancia	<i>C</i>	0,036	0,038	0,058	(+) 5,6	(+) 57,9	(-) 52,6
Nivel trófico promedio (DS)	$NT_{promedio}$	2,1 (0,9)	2,0 (0,9)	2,5 (0,8)	(-) 4,8	(+) 19	(-) 25
Porcentaje de especies basales	$\%Base$	28,82	36,84	9,86	(+) 27,8	(-) 65,8	(-) 73,2
Porcentaje de especies intermedias	$\%Intermedias$	54,97	47,38	67,61	(-) 13,8	(+) 23	(-) 42,7
Porcentaje de especies tope	$\%Tope$	16,21	15,79	22,53	(-) 2,6	(+) 39	(-) 42,7
Coefficiente de agrupamiento	<i>CC</i>	0,107	0,98	0,147	(-) 8,4	(+) 37,4	(-) 50
Largo de camino característico	<i>CPL</i>	1,77	1,85	1,57	(+) 4,5	(-) 11,3	(+) 15,1

La distribución de grados (*DD*) presentó el mismo patrón para las tres redes, pocas especies de grados altos y la mayoría de las especies con grados bajos (Figura 2.3). En todos los casos, el mejor ajuste fue el de la distribución exponencial (Tabla 2.2). *Notothenia coriiceps* (Richardson 1844; Cordata, Perciformes) fue la especie de grado ( $D_i$ ) más alto para las tres redes (RG: 61, FD: 44 y FB: 32). *Ophionotus victoriae* (Bell 1902; Ophiurida) también presentó un grado alto en las tres redes (RG: 29, FD: 22 y FB: 21) junto con el

Fitoplancton (RG: 29, FD: 12 y FB: 27).



**Figura 2.3** Distribuciones acumulativas de grado de las redes tróficas de caleta Potter **a)** red global (RG), **b)** red de fondo duro (FD) y **c)** red de fondo blando (FB). El modelo con mejor ajuste fue el de función exponencial.

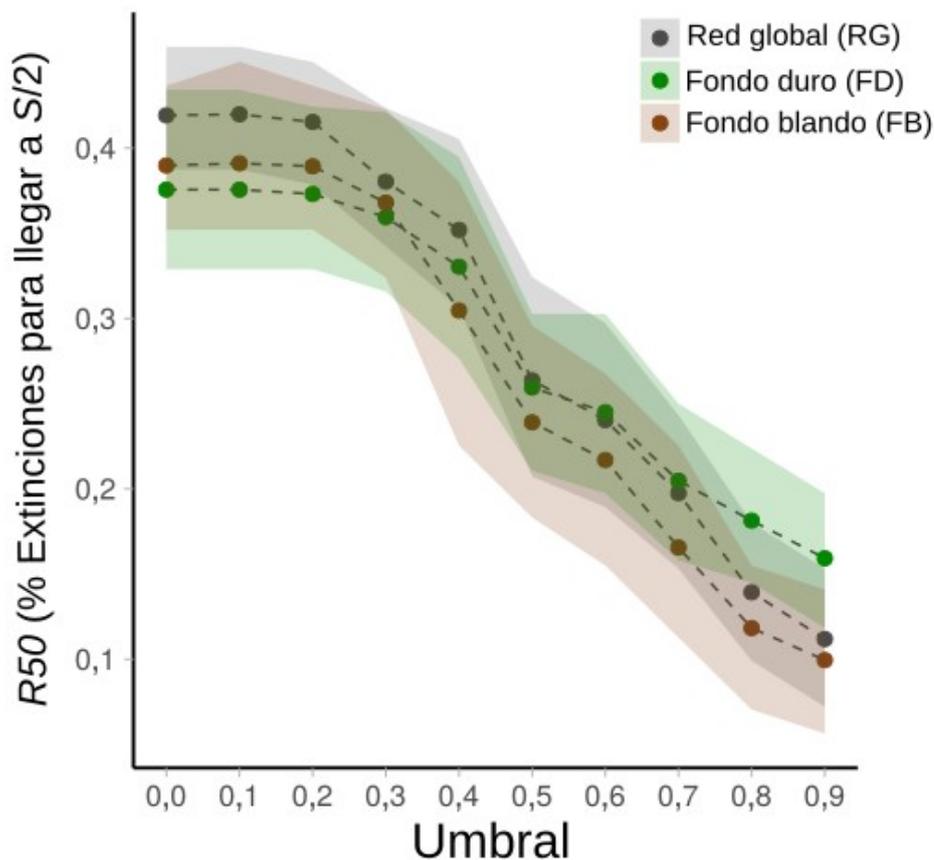
**Tabla 2.2** Observaciones del ajuste de las distribuciones de grado de la red trófica global, la red de fondo duro y la red de fondo blando a tres formas funcionales: *power-law* (potencial), Poisson y exponencial. \* Mejor ajuste por AIC.

Distribución	Red global (RG)		Red de fondo duro (FD)		Red de fondo blando (FB)	
	Estimador (DS)	AIC	Estimador (DS)	AIC	Estimador (DS)	AIC
<b>Exponencial*</b>	<b>0,14 (0,01)</b>	<b>653,60</b>	<b>0,19 (0,02)</b>	<b>413,87</b>	<b>0,14 (0,01)</b>	<b>411,39</b>
<b>Power-law</b>	1,46 (0,02)	760,54	1,53 (0,03)	471,08	1,44 (0,02)	501,95
<b>Poisson</b>	7,62 (0,74)	987,90	5,84 (0,71)	592,39	7,66 (0,70)	509,39

### 2.3.2 Indicadores de estabilidad multidimensional

Las extinciones *in silico* mostraron el mismo patrón para las tres redes tróficas analizadas (Figura 2.4). La fracción de especies necesaria para obtener una pérdida del 50%

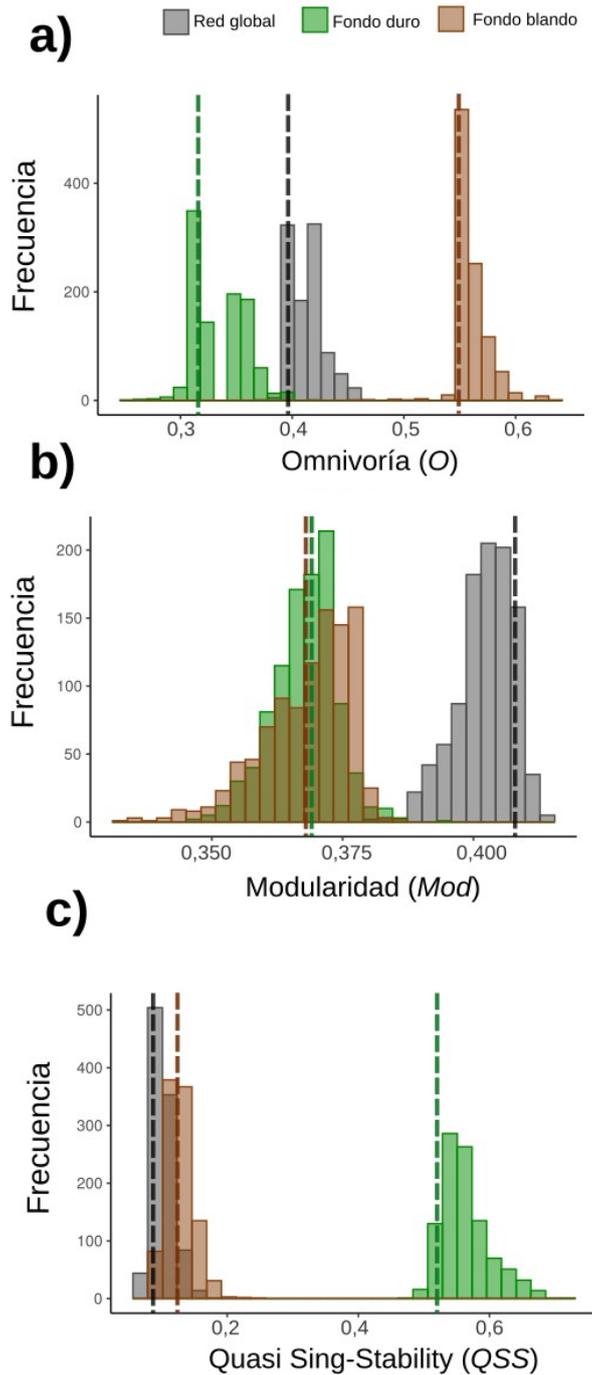
(i.e. Robustez:  $R50$ ) descendió a medida que aumentó el umbral para RG, FD y FB. Este resultado es esperable ya que a medida que aumenta el umbral, la red trófica se vuelve más vulnerable a la pérdida de especies. Por lo tanto,  $S/2$  se alcanza en menos pasos de extinción. Para los umbrales más bajos (0 - 0,2) se observa un efecto menor con valores casi constantes de  $R50$ ; luego, alrededor de umbrales de 0,3, las tres curvas mostraron un descenso monotónico. Las simulaciones (percentiles 25-75) se superpusieron para las tres redes (Figura 2.5).



**Figura 2.4** Respuesta de las redes tróficas a las extinciones *in silico* ( $R50$ : % de extinciones primarias necesarias para alcanzar  $S/2$ ) con variaciones de umbral (de 0 a 0,90 con incrementos de 0,10). La red trófica global (RG) en gris, la red trófica de fondo duro (FD) en verde y la red trófica de fondo blando (FB) en marrón. Los puntos coloreados son medias de

100 simulaciones aleatorias y las áreas sombreadas representan los percentiles 25-75.

Con respecto al algoritmo *curve-ball*, es importante notar que los valores empíricos de los indicadores de estabilidad se encontraron cerca de las medias y dentro de las distribuciones de probabilidad simuladas para las tres redes (Figura 2.5). Lo mismo ocurrió con las otras métricas analizadas:  $NT_{promedio}$ ,  $CC$  y  $CPL$  (Figura 7.1 del Apéndice). Este resultado valida la utilización del algoritmo *curve-ball* y respalda las comparaciones entre redes. Con respecto a las comparaciones, la modularidad es el único indicador de estabilidad que exhibe un tamaño del efecto indetectable entre las redes FB y FD. La omnivoría y el QSS mostraron tamaños del efecto grandes para las comparaciones entre las tres redes ( $Q > 0,7$ ) (Tabla 2.3).



**Figura 2.5** Histogramas de los indicadores de estabilidad para las redes simuladas: **a)** Omnivoría ( $O$ ), **b)** Modularidad ( $Mod$ ) y **c)** Quasi Sign-Stability ( $QSS$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos (RG: gris, FD: verde y FB: marrón). RG: red global, FD: fondo duro y FB: fondo blando.

**Tabla 2.3** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones entre las redes RG: red global, FD: fondo duro y FB: fondo blando. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

Métrica	Abreviatura	FD-RG	FB-RG	FB-FD
<i>Quasi Sing-Stability</i>	<i>QSS</i>	0,93 (0,93; 0,94)***	0,79 (0,76; 0,83)***	0,93 (0,93; 0,94)***
<b>Omnivoría</b>	<i>O</i>	0,99 (0,90; 0,99)***	0,93 (0,92; 0,94)***	0,93 (0,91; 0,94)***
<b>Modularidad</b>	<i>Mod</i>	0,97 (0,97; 0,98)***	0,98 (0,97; 0,99)***	0,13 (0,06; 0,19)

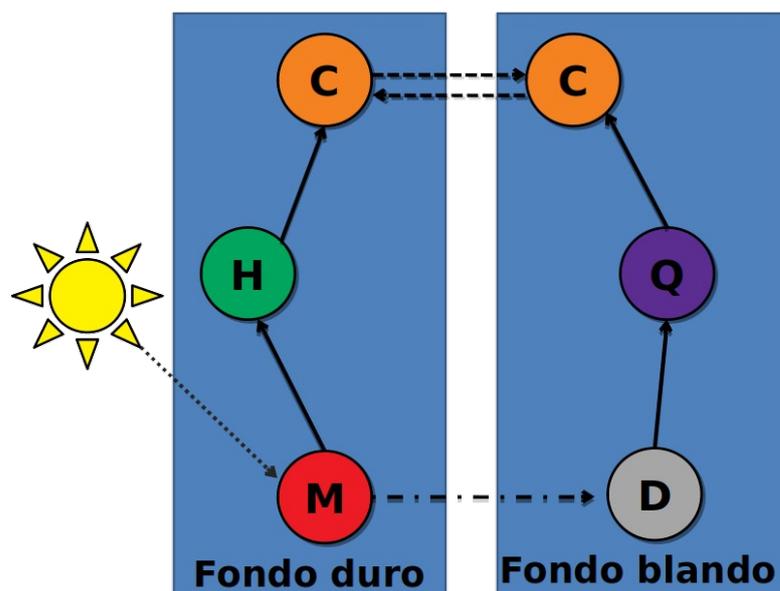
## 2.4 Discusión

### 2.4.1 Armado de la red trófica y descripción topológica

La incorporación del tipo de fondo en la descripción topológica de las redes mostró diferencias en métricas claves como la conectancia y la distribución de especies. La conectancia es una de las métricas más importantes en reflejar variabilidad entre redes tróficas y, en particular, a lo largo de gradientes ambientales (Vermaat et al. 2009; Baiser et al. 2012; Kortsch et al. 2019). En este trabajo encontré grandes diferencias en la conectancia cuando consideré el tipo de fondo: la red de fondo blando (FB) muestra valores más altos de  $C$  que la red global (RG). Además, la red de fondo duro (FD) y la red de fondo blando (FB) muestran diferencias considerables en los porcentajes de especies basales, intermedias y topes. En este sentido, confirmando lo propuesto en la introducción, la FD es una red trófica “verde” donde los niveles tróficos bajos se encuentran dominados por especies de macroalgas, mientras que la FB es una red trófica “marrón” con un porcentaje bajo de especies basales y donde los detritos juegan un rol determinante. De hecho, se ha hipotetizado que la comunidad de fondo blando es subsidiada por la comunidad de fondo duro debido a la descomposición de las macroalgas y la acumulación del material en descomposición en la caleta interna (Tatián et al. 2004; Quartino et al. 2008; Braeckman et al. 2019). En otras redes tróficas antárticas se observó que el flujo de carbono producto de la descomposición de las

macroalgas juega un rol clave en la fauna bentónica y en las comunidades de fondos blandos (Dunton 2001; Norkko et al. 2004; Norkko et al. 2007; Gillies et al. 2012). Baruzzi y colaboradores (2018) mostraron que un aumento en la biomasa en descomposición trae aparejado valores mas altos de diversidad de consumidores primarios y secundarios que participan en el reciclado de materia. Por ende, un aumento en la mortalidad de las algas en los fondos duros puede traer cambios a la red de fondo blando.

Los depredadores móviles de niveles tróficos altos suelen acoplar los distintos canales de energía en el espacio. Este acoplamiento se detectó en redes tróficas de diversos ambientes: terrestres, marinos y de agua dulce (Rooney et al. 2006; Dolson et al. 2009); incluyendo redes tróficas de altas latitudes como las del ecosistema Ártico (McMeans et al. 2013). La caleta Potter no es una excepción, las redes tróficas de fondo duro y de fondo blando se encuentran acopladas por depredadores móviles. Los peces como *N. coriiceps* y *Harpagifer antarcticus* (Nybelin, 1947) junto a otras especies móviles como estrellas (e.g. *Odontaster validus* Koehler, 1906) y crustáceos (e.g. *Glyptonotus antarcticus* Eights, 1852) acoplan las redes FD y FB en el espacio (caleta externa y caleta interna) y a través del tipo de hábitat (fondos duros y fondos blandos). En este sentido, las redes tróficas verde y marrón descritas en este trabajo están claramente interrelacionadas y los disturbios en una de ellas pueden y, probablemente, se propaguen a la otra (ver esquema en Fig. 2.6).



**Figura 2.6** Representación simplificada de los principales flujos de materia y energía en la red trófica de caleta Potter: macroalgas (M), herbívoros (H), detritos (D), filtradores (Q), depredadores tope (C). La red trófica de fondo duro está dominada por especies de macroalgas, mientras que la red trófica de fondo blando depende de los detritos. Ambas redes están acopladas por especies de niveles tróficos superiores con mayor movilidad (e.g. peces). Las líneas punteadas representan el movimiento de los consumidores tope entre las comunidades de fondo duro y de fondo blando. La línea punteada entre las macroalgas y el detrito representa el aporte de las macroalgas al detrito por la muerte y descomposición de las algas.

Aún no es claro si las redes tróficas poseen una forma universal de su distribución de grado. Las redes tróficas marinas tienden a ajustar, mayormente, a funciones del tipo *power-law* (potencial) o exponencial; aunque, algunas redes marinas han mostrado sorprendentemente ajustes del tipo Poisson (Montoya y Solé 2002; Bornatowski et al. 2017; Marina et al. 2018b). En este caso, la distribución de grado de las tres redes RG, FD y FB ajustaron a una función del tipo exponencial. Dicha forma de la distribución de grado está

asociada a cierta vulnerabilidad ante la remoción primaria de especies. Una red con este tipo de distribución de grado es más frágil a la remoción de las especies más conectadas que una red aleatoria, pero no más frágil que aquellas redes que muestran una distribución del tipo *power-law* (Albert et al. 2000; Dunne et al. 2002a; Estrada 2007). Este resultado puede explicar la aparente robustez que las tres redes exhibieron ante la eliminación primaria de especies (respuesta a las extinciones *in silico*).

#### **2.4.2 Indicadores de estabilidad multidimensional**

En esta tesis se abordó la estabilidad de las redes como un concepto multidimensional, es por ello que se incorporaron dos tipos distintos de técnicas de simulación y diversas métricas de redes. La respuesta de las redes a extinciones *in silico* no mostró diferencias entre las tres redes. La ausencia de un “colapso” en este análisis sugiere una aparente robustez de las redes a la pérdida de especies. Al aplicar el algoritmo *curve-ball* observé que la red global, la red de fondo duro y la red de fondo blando mostraron diferencias significativas en los indicadores de estabilidad. El algoritmo *curve-ball* fue consistente en la generación de redes simuladas con parámetros topológicos compatibles con las redes tróficas empíricas y permitió realizar comparaciones confiables entre las redes. Este hecho resalta la importancia que tiene la distribución de grado en la generación de redes simuladas que muestran una estructura coherente con redes ecológicas. La red FD exhibió un tamaño del efecto mayor en el QSS sugiriendo que la red FD puede ser localmente más estable que las redes RG y FB. De esta manera, es esperable que la FD muestre una probabilidad de recuperación más alta luego de una perturbación local como, por ejemplo, la pérdida de una especie (Allesina y Pascual, 2008). Este resultado contradice la hipótesis de que la red trófica marrón (FB) muestra indicadores de estabilidad más altos que la red trófica verde (FD). En el caso de la omnivoría

( $O$ ), se observa que la FB mostró valores más altos que la RG y la FD. Este resultado indica que la FB es potencialmente más robusta a variaciones en las abundancias de sus presas ya que los depredadores pueden refugiarse en presas alternativas (Borrvall et al. 2000). Sin embargo, para saber efectivamente el efecto de tener una  $O$  más alta en la estabilidad (si es estabilizante o desestabilizante del sistema) es necesario conocer la distribución de las fuerzas de interacción (Gellner y McCann 2012; Wootton 2017). Para alcanzar esto es necesario estimar la fuerza de cada interacción trófica. Los valores altos de  $O$  en la FB pueden estar relacionados con una mayor productividad. La teoría predice que el nivel de omnivoría, cambia en un gradiente de productividad, a niveles bajos de productividad la omnivoría es baja y se maximiza en niveles intermedios (Holt y Polis 1997). Diehl y Feissel (2000) demostraron en un modelo de tres especies (recurso, consumidor primario y consumidor secundario omnívoro) que a niveles bajos de productividad el modelo solo puede sostener al consumidor primario ya que el consumidor secundario no logra alcanzar sus requerimientos energéticos y que a niveles altos de productividad la especie omnívora ejerce una presión de depredación tal que extingue a su presa y, en consiguiente, colapsa la propia población del omnívoro. De esta manera, el modelo tiene una diversidad y riqueza máxima con niveles intermedios de productividad. Se observó recientemente, en el mar Báltico, que la productividad primaria de las microalgas en los sedimentos blandos es mayor que aquella asociada a los sustratos rocosos (Ask et al. 2016). Se ha observado que las microalgas en los sedimentos blandos de la caleta Potter son una fuente de carbono importante para los organismos del bentos (Hoffmann et al. 2019). Si en la caleta Potter hay una productividad mayor de especies basales en los sedimentos blandos, puede pensarse que estos valores de productividad son los que sostienen el nivel de omnivoría mayor en la FB. Con respecto a la modularidad, la RG mostró valores mayores que las dos redes que consideran el tipo de

fondo. Este es un resultado esperado y lógico ya que ignorar el tipo de hábitat en una red trófica vuelve la presencia de módulos más probable. Sin embargo, es interesante destacar que ambas redes FD y FB mostraron valores similares de *Mod*. Esta similitud implica que ambas redes tienen una capacidad similar de contener disturbios (Newman y Girvan 2004; Stouffer y Bascompte 2011).

La existencia de diferencias en las métricas entre las tres redes es una evidencia clara de que el tipo de hábitat puede determinar aspectos importantes de la topología (estructura) y la estabilidad de las redes tróficas. En particular, la red global puede ser una representación poco acertada de lo que ocurre en el ecosistema de caleta Potter. Recientemente, Hutchinson y colaboradores (2019) destacaron la necesidad de entender a las redes ecológicas como entidades que constituyen estructuras superiores: redes multicapas. De esta manera, una aproximación en multicapas permite incorporar el espacio, el tiempo y otro tipo de interacciones intraespecíficas en los estudios de redes tróficas. Esta aproximación es reciente en la ecología y requiere desarrollos futuros tanto desde el punto de vista empírico como teórico (Hutchinson et al. 2019). El primer paso necesario para generar una estructura multicapa de caleta Potter es incluir el espacio (tipo de hábitat/tipo de fondo). Este fue el paso que se concretó en el primer capítulo de esta tesis. Resta, para estudios futuros, incluir otros factores importantes como la estacionalidad y distintos tipos de interacciones para sumar capas y entender mejor la estructura y estabilidad de este ecosistema antártico.

### **2.4.3 Reflexiones sobre la incorporación del tipo de hábitat en la red trófica de caleta Potter**

Los resultados de este capítulo muestran que el tipo de hábitat es un aspecto clave del

entendimiento de la estructura de la red trófica de caleta Potter. Ignorar la segregación espacial de las especies en la caleta interna y externa (fondos blandos y duros) tiene serias consecuencias en la estimación de la estabilidad de la red trófica. No considerar el tipo de fondo, puede llevar a una sobreestimación de la robustez y falsas predicciones sobre cómo las perturbaciones pueden afectar a este ecosistema antártico. Por lo tanto, para el capítulo siguiente se utilizará la descripción de la red trófica de caleta Potter que sí considera el tipo de hábitat: es decir la red trófica de fondo duro (FD) y la red trófica de fondo blando (FB). Finalmente, estos resultados sugieren que las redes tróficas basadas en distintos canales de materia y energía (basadas en productores o basadas en detritos) muestran diferencias en su estructura topológica. En este sentido el tipo de hábitat, y en particular el tipo de fondo en los ecosistemas marinos, no debe ser ignorado *a priori* en los estudios de redes tróficas ya que puede tener consecuencias en la estimación de parámetros topológicos e indicadores de estabilidad.

## **Capítulo 3: Efecto del aumento de la temperatura sobre la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida)**

### **3.1 Introducción**

La Península Antártica Occidental (WAP por sus siglas en Inglés) es una de las regiones de la tierra más afectadas por el cambio climático. La WAP exhibe un aumento de la temperatura del aire más alto que la media mundial (Vaughan et al. 2003; Turner et al. 2005; Meredith y King 2005; Bromwich et al. 2013; Nicolas y Bromwich 2014). El día 6 de Febrero del año 2020, la Organización Meteorológica Mundial (OMM) reportó una temperatura récord de 18,3 °C en la estación argentina Esperanza ([https://wmo.asu.edu/new\\_continental\\_Antarctic\\_High\\_Temperature](https://wmo.asu.edu/new_continental_Antarctic_High_Temperature)). A pesar de la clara evidencia de los efectos del cambio climático en esta región, siguen existiendo controversias en el mundo científico. Algunos estudios reportaron una disminución en esta tendencia e incluso sugieren un aparente “enfriamiento” (Turner et al. 2016). No obstante, este “enfriamiento” es probablemente una consecuencia de la variabilidad natural a corto plazo que enmascara la influencia humana a largo plazo (Lee et al. 2017). Además, se espera que pasen varias décadas antes de que surja una señal fuerte e inequívoca debido a la variabilidad natural de los ecosistemas antárticos (Hawkins y Sutton 2012). Asociado al aumento de la temperatura oceánica, se observa que la mayoría de los glaciares en la Península Antártica están retrocediendo (por ejemplo, por el derretimiento basal: Cook et al. 2005; Cook et al. 2016). Un estudio reciente estimó que, en el peor escenario de aumento de la temperatura considerado por el IPCC, las áreas sin hielo podrían expandirse dramáticamente cerca de un 25% y la mayor parte de esta expansión ocurrirá en la Península Antártica (Meinshausen et al. 2011; Lee et al. 2017). Las proyecciones sobre las aguas antárticas muestran que grandes

proporciones se verán afectadas por los procesos del cambio climático y se espera un aumento considerable de las áreas bajo estrés ambiental en el futuro cercano (Gutt et al. 2015).

Como se mencionó en el capítulo 2, los fiordos de la WAP representan puntos críticos para la conservación de la biodiversidad debido a su gran abundancia y riqueza de macrofauna bentónica, necton demersal y macroalgas (Grange y Smith 2013). La caleta Potter no es solo uno de los fiordos de mayor biodiversidad sino que también es un sitio donde se han documentado drásticos cambios ambientales y ecológicos (Schloss et al. 2012; Bers et al. 2013; Ducklow et al. 2013; Quartino et al. 2013; Sahade et al. 2015; Pasotti et al. 2015a). Durante el período que se extiende desde 1991 a 2009, la temperatura media del aire en la caleta aumentó en 0,39 y 0,48 °C por década en verano y en invierno, respectivamente. Además, se observó un aumento de la temperatura del agua superficial en verano de aproximadamente 0,36 °C por década y una disminución del hielo marino total (Schloss et al. 2012).

Las redes tróficas de fondo duro y de fondo blando son potencialmente vulnerables a los cambios ambientales en el ecosistema de caleta Potter. Estos cambios son una fuente de perturbaciones que pueden propagarse a través de las dos redes y pueden afectarlas de manera distinta. Recientemente, se observó que el retroceso glaciar induce la aparición de áreas libres de hielo tanto en los fondos duros como en los blandos (Lagger et al. 2018). La aparición de áreas libres de hielo puede favorecer la colonización por especies pioneras de macroalgas (Quartino et al. 2013). Sin embargo, también se ha observado que los sitios con mayor perturbación por la influencia glaciar presentan una menor riqueza de macroalgas y una tendencia a disminuir su diversidad en el tiempo (Campana et al. 2018). Sahade y colaboradores (2015) observaron una disminución de la dominancia de las macroalgas en

zonas medias de la caleta afectadas por el deshielo glaciar. Los efectos negativos del retroceso glaciar sobre el ensamble de macroalgas están asociados al aumento en la cantidad de material particulado en suspensión que afecta negativamente las tasas de fotosíntesis y puede incrementar la intensidad de la competencia entre las especies (Quartino et al. 2013; Deregibus et al. 2016). Más allá de los cambios en los ensambles de macroalgas, también se observaron cambios asociados al aumento de la temperatura en otros organismos bentónicos de la caleta. Por ejemplo, la abundancia de briozoos mostró un marcado descenso asociado al incremento de los disturbios por hielo (Barnes y Souster 2011; Barnes et al. 2014).

Los cambios en el ensamble de macroalgas pueden propagar sus efectos en la red trófica de fondo duro e incluso, indirectamente, en la red del fondo blando. En otras redes tróficas antárticas se observó que los cambios en las comunidades de macroalgas afectan a las comunidades de fondos blandos a través de modificaciones en el stock de detritos (Dunton 2001; Norkko et al. 2004; Norkko et al. 2007; Gillies et al. 2012). El retroceso de los glaciares parece estar asociado, además, con una disminución en la producción primaria neta de la comunidad de microfitobentos (Hoffmann et al. 2019). Sin embargo, se demostró que la comunidad del meiobentos tiene un alto grado de adaptación en los nichos isotópicos (Pasotti et al., 2015b). Si bien los nichos isotópicos de las especies no se corresponden con los nichos tróficos en un sentido estrictamente matemático, su amplitud es usualmente interpretada como un buen indicador de la amplitud de la dieta (Hette-Tronquart 2019; Marshall et al. 2019). En este sentido, los principales grupos funcionales de la comunidad del meiobentos demostraron tener la capacidad de adaptarse a través de un aumento en la amplitud de sus nichos isotópicos ante los disturbios causados por el deshielo (Pasotti et al., 2015b). Sin embargo, también se han observado cambios drásticos en la composición de la comunidad macrobentónica de los fondos blandos (Sahade et al. 2015). Esta comunidad pasó de ser una

comunidad dominada por ascidias a una comunidad mixta con alta prevalencia de pennatuláceos y fauna móvil, cambios que están asociados al aumento de la escorrentía de los sedimentos provocado por el retroceso glaciar (Sahade et al. 2015). Si bien Sahade y colaboradores (2015) no observaron efectos negativos para los organismos suspensívoros predicen que altas tasas de sedimentación llevarán a un empobrecimiento de la fauna suspensívora como en el caso de Martel Inlet, un fiordo cercano a caleta Potter con altas tasas de sedimentación, donde se observó que los organismos suspensívoros se encuentran prácticamente ausentes (Sicinski et al. 2012). De esta manera, por efectos del cambio climático, las comunidades bentónicas de la Antártida se podrían asemejar a las comunidades del Ártico caracterizadas por un fuerte empobrecimiento de la epifauna suspensívora en las cercanías de los frentes glaciares (Włodarska-Kowalczyk et al. 2005; Sahade et al. 2015).

El objetivo de este capítulo es evaluar la importancia de las macroalgas y los filtradores bentónicos en la red trófica de fondo duro y en la red trófica de fondo blando y estudiar cómo las perturbaciones en estos grupos funcionales impactan en dichas redes. La concreción de este objetivo constituye una aproximación plausible a los efectos que el aumento de la temperatura podría desencadenar en el ecosistema de la caleta Potter y es extrapolable a otros fiordos antárticos de condiciones similares a lo largo de la WAP.

## **3.2 Materiales y métodos**

### **3.2.1 Preparación de las redes: colapso de nodos**

En el capítulo 2 se tomó como base la red trófica confeccionada por Marina y colaboradores (2018a) conservando el criterio establecido en dicho trabajo para la asignación

de especies tróficas. Sin embargo, a los fines de este capítulo fue necesario realizar una redefinición de las especies tróficas para evitar posibles sobre o subestimaciones de las métricas e indicadores de estabilidad en las comparaciones. Por las características del estudio de Marina y colaboradores (2018a), varias especies de macroalgas que podrían haber sido colapsadas según el criterio de “especie trófica” se mantuvieron desagregadas como nodos individuales. Sin embargo, tal redefinición de especies es necesaria en este caso ya que las redes sin perturbar (especialmente la de fondo duro) podrían enmascarar una “falsa” redundancia funcional y generar sesgos en los resultados de este capítulo. La “falsa” redundancia funcional se observa en la red como una sobreestimación del número de presas alternativas de los consumidores. No atender a esta redundancia, generaría una sobreestimación de la robustez de la red ya que la presencia de presas alternativas disminuye el riesgo de cascadas de extinción (Borrvall et al. 2000). Para eliminar la redundancia funcional, se redefinieron las especies tróficas de la red colapsando aquellos nodos con el mismo conjunto de depredadores y presas (Briand y Cohen, 1984). De esta manera, se estableció el conjunto de depredadores y presas para cada especie y se contrastó con el de todas las otras especies de la red. Si las especies compartían todo el conjunto se procedió al colapso de dichos nodos en una especie trófica. Este procedimiento se realizó tanto para la red de fondo blando (FB) como para la red de fondo duro (FD). La FB colapsada quedó constituida por 70 especies y 283 interacciones, mientras que la FD colapsada quedó constituida por 61 especies y 188 interacciones. Los nodos colapsados se detallan a continuación (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1** Observaciones sobre los nodos colapsados y las especies que los componen en la red de fondo blando (FB) y la red de fondo duro (FD). Los nodos colapsados comparten el

mismo conjunto de depredadores y presas.

<b>Red de Fondo Blando (FB)</b>	
<b>Nodos colapsados</b>	<b>Especies</b>
Chali-Rosse (Porifera)	Chalinidae Gray 1867 (ex Haliclonidae), <i>Rossella sp.</i> Carter 1872
<b>Red de Fondo Duro (FD)</b>	
<b>Nodos colapsados</b>	<b>Especies</b>
Algas 1	<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg 1907, <i>Monostroma hariotii</i> Gain 1911
Algas 2	<i>Callophyllis atosanguinea</i> (J.D.Hooker y Harvey) Hariot 1887, <i>Curdiea racovitzae</i> Hariot 1900, <i>Lambia antarctica</i> (Skottsberg) Delépine 1967, <i>Neuroglossum delesseriae</i> (Reinsch) M.J.Wynne 1997, <i>Pantoneura plocamioides</i> Kylin 1919, <i>Picconiella plumosa</i> (Kylin) J.De Toni 1936, <i>Porphyra plocamiestris</i> R.W.Ricker 1987, <i>Trematocarpus antarcticus</i> (Hariot) Fredericq y R.L.Moe 2009, <i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Areschoug 1866
Algas 3	<i>Desmarestia anceps</i> Montagne 1842, <i>Myriogramme manginii</i> (Gain) Skottsberg 1953
Algas 4	<i>Desmarestia antarctica</i> R.L.Moe y P.C.Silva 1989, <i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S.Dixon 1967
Algas 5	<i>Desmarestia menziesii</i> J.Agardh 1848, <i>Gigartina skottsbergii</i> Setchell y N.L.Gardner 1936, <i>Iridaea cordata</i> (Turner) Bory de Saint-Vincent 1826
Odon-Perk (Echinodermata, Asteroidea)	<i>Odontaster meridionalis</i> EA. Smith 1876, <i>Perknaster fuscus antarcticus</i> Koehler 1906
Eury-Proste (Crustacea, Amphipoda)	<i>Eurymera monticulosa</i> Pfeffer 1888, <i>Prostebbingia sp.</i> Schellenberg 1926 (ex Pontogeneiella)

### 3.2.2 Perturbaciones sobre las redes

Las perturbaciones en las redes tróficas constan de la eliminación de nodos objetivo (extinción primaria de especies) y sus interacciones tróficas. Dado que en el capítulo anterior se observa que el tipo de hábitat influye en las métricas de redes e indicadores de estabilidad; el tipo de hábitat fue tomado en cuenta para este capítulo considerando la dos redes de caleta Potter: la red de fondo duro (FD) y la red de fondo blando (FB). Como se mencionó en la introducción de este capítulo, las especies de macroalgas y los filtradores bentónicos cumplen un rol clave en el ecosistema de caleta Potter y se encuentran amenazados por el aumento de

la temperatura. Es por ello que para evaluar el efecto del aumento de la temperatura sobre la red trófica de caleta Potter, se ejercieron perturbaciones en ambos grupos funcionales. En el caso de la FB los nodos removidos de forma primaria fueron: Chali-Rosse (Porifera, Demospongiae), Stylo-Mica (Stylo: *Stylocordyla borealis* Lovén 1868 y Mica: *Mycale acerata* Kirkpatrick 1907; Porifera, Demospongiae), Briozoos, Ascidas y *Dendrilla antarctica* (Topsent 1905; Porifera, Demospongiae). En el caso de la FD los nodos removidos fueron los correspondientes a las macroalgas: Algas 1, Algas 2, Algas 3, Algas 4, Algas 5, *Ascoseira mirabilis* (Skottsberg 1907; Ochrophyta, Phaeophyceae), *Geminocarpus geminatus* (Skottsberg 1907; Ochrophyta, Phaeophyceae), *Georgiella confluens* (Kylin 1956; Rhodophyta, Ceramiales), *Palmaria decipiens* (R.W. Ricker 1987; Rhodophyta, Florideophyceae), *Phaeurus antarcticus* (Skottsberg 1907; Ochrophyta, Phaeophyceae) y *Ulothrix sp.* (Kützing 1833; Chlorophyta, Ulvophyceae). Luego de las extinciones primarias, se verificó el estado de los nodos restantes. Si algún nodo no objetivo perdió todas sus presas, entonces se lo consideró extinto secundariamente y también fue removido de la red. Este proceso se realizó de manera iterativa hasta que todos los nodos remanentes tuvieron al menos una especie presa. De esta manera, quedaron configuradas dos redes para cada tipo de fondo: **i)** una red antes de las extinciones primarias (FB sin perturbar y FD sin perturbar) y **ii)** una después de las extinciones primarias (FB perturbada y FD perturbada).

### **3.2.3 Descripción de las redes perturbadas: métricas de estructura e indicadores de estabilidad**

Para evaluar la respuesta de las redes de fondo blando y de fondo duro a las perturbaciones, se describieron y compararon las métricas de estructura e indicadores de

estabilidad entre las redes sin perturbar y perturbadas. Las métricas de estructura calculadas fueron: el largo de camino característico (*CPL*), el coeficiente de agrupamiento (*CC*) y el nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ). Se calculó la distribución de grado (*DDi*) para las redes sin perturbar y perturbadas y se ajustó por máxima verosimilitud dicha distribución a las formas funcionales: Poisson, exponencial y *power-law* (potencial). Se seleccionó la forma funcional de mejor ajuste por el criterio de información de Akaike (Burnham y Anderson, 2003; Clauset et al. 2009). Los indicadores de estabilidad analizados fueron: la Omnivoría (*O*), la Modularidad (*Mod*), el Quasi Sign-Stability (*QSS*) y la medida de robustez *R50*. Todos los indicadores y métricas de estructura fueron calculados para las redes sin perturbar y perturbadas de la misma manera que en el Capítulo 2 (ver 2.2. Materiales y Métodos en dicho capítulo). Para las comparaciones de las métricas de estructura y de los indicadores de estabilidad, se calculó el tamaño del efecto por el desplazamiento cuantílico (*Q*) siguiendo el criterio de magnitud de Wilcox (2019): indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

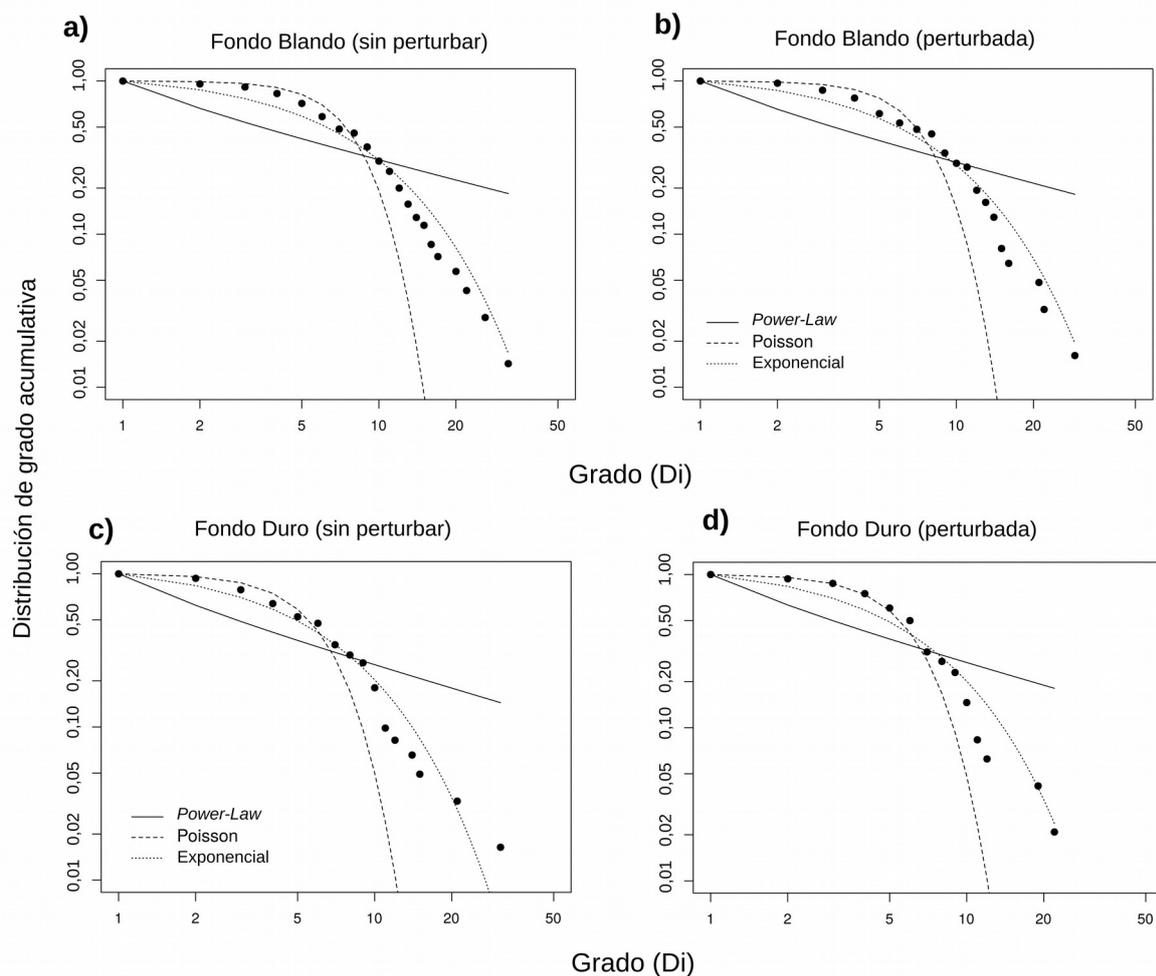
Los cálculos de las métricas de redes se realizaron con el paquete de R ‘*multiweb*’ (Saravia 2019), las distribuciones de grado se ajustaron con el paquete ‘*powerRlaw*’ (Gillespie 2014), el tamaño del efecto se calculó con el paquete ‘*WRS2*’ (Mair y Wilcox 2020) y el *R50* se calculó a partir de un código propio para generar extinciones con umbrales en redes disponible en el Apéndice (sección 7.1.2). Las bases de datos con las redes colapsadas se subieron a la plataforma FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.19401221>).

### **3.3 Resultados**

#### **3.3.1 Perturbaciones en las redes de fondo duro y fondo blando: métricas de**

## **estructura**

Al perturbar la red de fondo blando (FB) se observaron tres extinciones secundarias de las especies: *Doris kerguelenensis* (Bergh 1884; Mollusca, Nudibranchia), *Margarella antarctica* (Lamy 1906; Mollusca, Gastropoda) y *Perknaster aurorae* (Koehler 1920; Echinodermata, Asteroidea). En el caso de la red de fondo duro (FD) se observaron dos extinciones secundarias correspondientes a: Nereididae (Blainville, 1818; Annelida, Polychaeta) y *Oradarea bidentata* (Barnard 1932; Arthropoda, Anfipoda). En ninguna de las redes se observaron cambios en los ajustes de la distribución de grado (*DDi*) antes y después de la perturbación (Figura 3.1). En todos los casos el mejor ajuste fue a la función exponencial según el criterio de información de Akaike (Tabla 3.2).

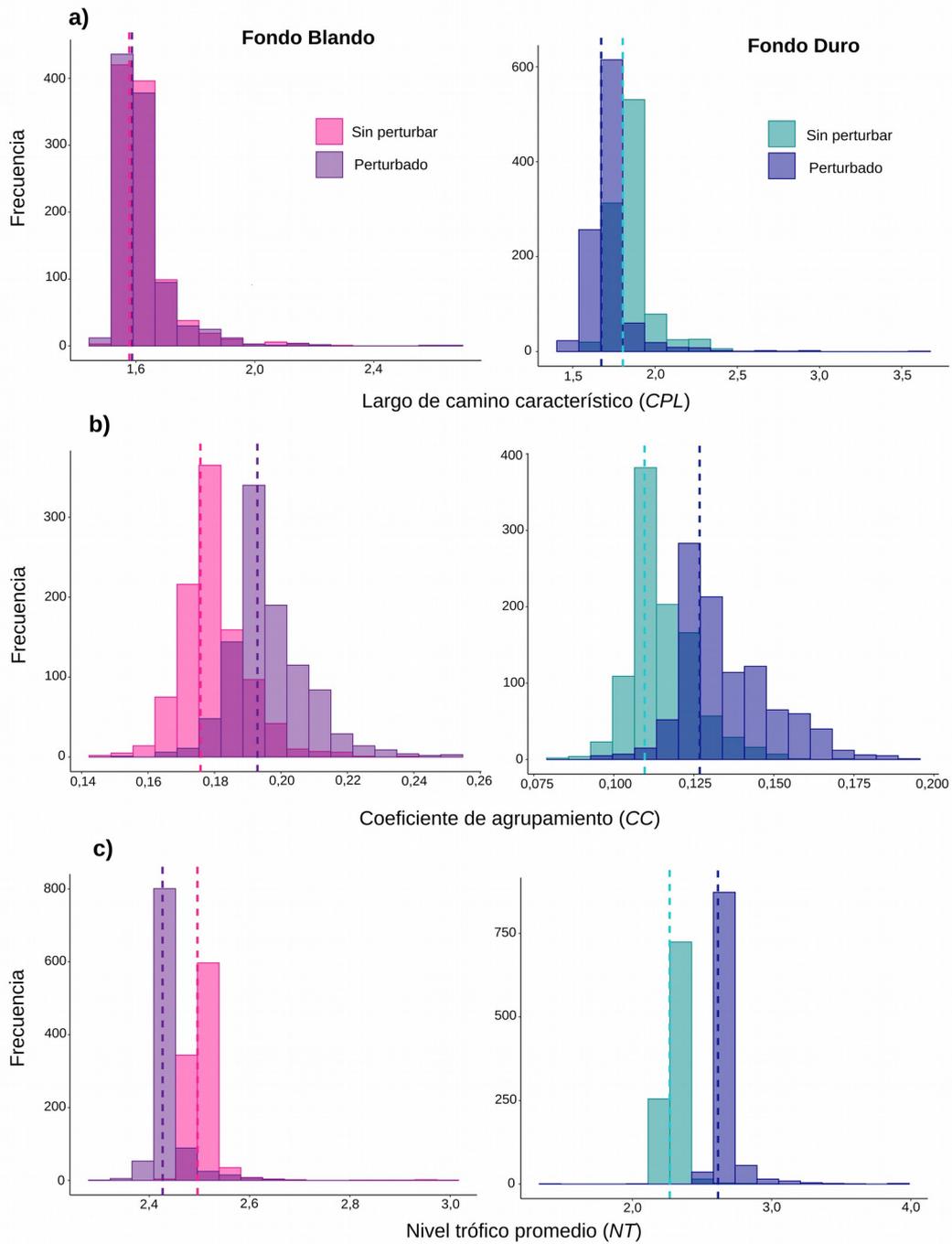


**Figura 3.1** Distribuciones acumulativas de grado de las redes tróficas de caleta Potter. **a)** red de fondo blando sin perturbar, **b)** red de fondo blando perturbada, **c)** red de fondo duro sin perturbar, **d)** red de fondo duro perturbada. El modelo con mejor ajuste para todos los casos fue el exponencial.

**Tabla 3.2** Observaciones del ajuste de las distribuciones de grado de la red trófica de fondo blando sin perturbar y luego de la perturbación y de la red trófica de fondo duro sin perturbar y luego de la perturbación. AIC: Akaike, Est: estimador, DS: desvío estándar. \*Mejor ajuste por AIC.

	Fondo Blando (FB)				Fondo Duro (FD)			
	Sin perturbar		Perturbada		Sin perturbar		Perturbada	
	Est (DS)	AIC						
<b>Exponencial*</b>	<b>0,13 (0,01)</b>	<b>425,57</b>	<b>0,14 (0,01)</b>	<b>369,17</b>	<b>0,18 (0,02)</b>	<b>335,40</b>	<b>0,18 (0,02)</b>	<b>263,69</b>
Poisson	8,07 (0,71)	510,49	7,60 (0,68)	443,77	6,14 (0,62)	410,02	6,12 (0,62)	280,72
<i>Power-law</i>	1,42 (0,02)	523,58	1,44 (0,02)	451,06	1,49 (0,02)	401,72	1,48 (0,02)	325,70

Con respecto a las métricas de estructura, se observaron cambios para las dos redes antes y después de la perturbación. La FD presentó tamaños del efecto grande en las tres métricas: largo de camino característico (*CPL*), coeficiente de agrupamiento (*CC*) y nivel tráfico promedio ( $NT_{promedio}$ ). Mientras que la FB presentó efectos grandes en dos de las métricas: *CC* y  $NT_{promedio}$  e indetectable para el *CPL* (Tabla 3.3). El *CC* exhibió la misma tendencia en las dos redes: aumentó después de la perturbación. Pero el  $NT_{promedio}$  exhibió tendencias contrarias entre las redes, disminuyendo para la FB y aumentando para la FD (Figura 3.2).



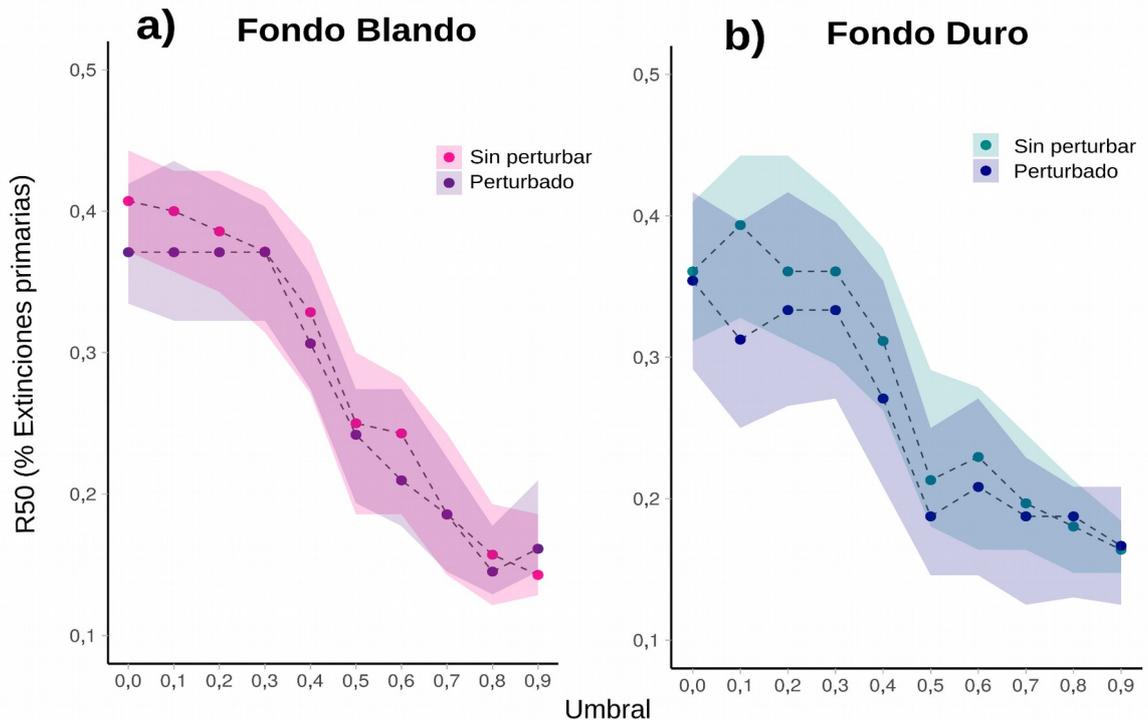
**Figura 3.2** Histogramas de las métricas de estructura para las redes de fondo blando y fondo duro sin perturbar y perturbadas: **a)** Largo de camino característico ( $CPL$ ), **b)** Coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ) y **c)** Nivel tráfico promedio ( $NT_{promedio}$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos y las barras corresponden a las simulaciones del algoritmo *curve-ball*.

**Tabla 3.3** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones de las métricas de estructura entre las redes perturbada y sin perturbar de fondo blando y fondo duro respectivamente. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

Métricas de estructura	Abreviatura	Fondo Blando (FB)	Fondo Duro (FD)
Largo de camino característico	<i>CPL</i>	0,02 (0,00; 0,08)	0,89 (0,86; 0,92)***
Coefficiente de agrupamiento	<i>CC</i>	0,87 (0,84; 0,90)***	0,84 (0,81; 0,86)***
Nivel Tráfico Promedio	<i>NT<sub>promedio</sub></i>	0,96 (0,95; 0,97)***	0,95 (0,94; 0,95)***

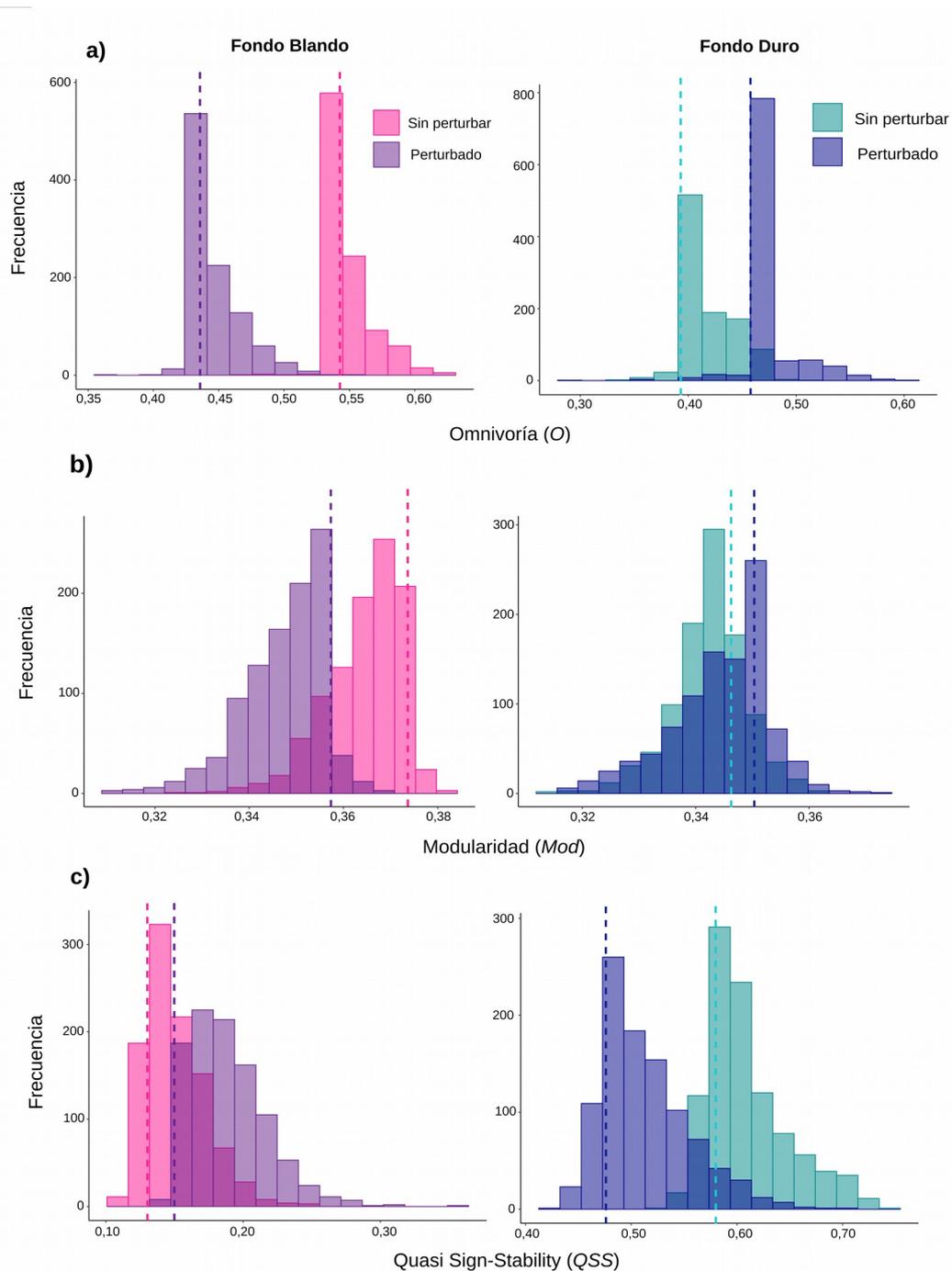
### 3.3.2 Perturbaciones en las redes de fondo duro y fondo blando: métricas de estabilidad

Las extinciones *in silico* mostraron un patrón similar para las dos redes (Figura 3.3). La fracción de especies necesaria para obtener una pérdida del 50% (i.e. Robustez: *R50*) descendió a medida que aumentó el umbral observándose superposiciones en las simulaciones (percentiles 25-75) antes y después de la perturbación. Además, se observó un punto de inflexión en el umbral a partir del cual disminuyó abruptamente el *R50* tanto para la FD como para la FB. Este punto de inflexión se situó alrededor del 0,30 del umbral en ambos casos (Figura 3.3).



**Figura 3.3** Respuesta de las redes tróficas a las extinciones *in silico* ( $R50$ : % de extinciones primarias necesarias para alcanzar  $S/2$ ) con variaciones de umbral (de 0 a 0,90 con incrementos de 0,10). **a)** La red trófica de fondo blando sin perturbar y perturbada. **b)** La red trófica de fondo duro sin perturbar y perturbada. Los puntos coloreados son medias de 100 simulaciones aleatorias y las áreas sombreadas representan los percentiles 25-75.

Con respecto a los indicadores de estabilidad, se observaron cambios para las dos redes en la Omnivoría ( $O$ ) y el Quasi Sign-Stability ( $QSS$ ). La Modularidad ( $Mod$ ) presentó cambios para la red de fondo blando pero no para la red de fondo duro (Figura 3.4). La  $O$  disminuyó luego de la perturbación en la FB y aumentó en la FD. La  $Mod$  disminuyó en la FB mientras que en la FD se mantuvo similar. El  $QSS$  aumentó para la FB y disminuyó para la FD. En la red de fondo blando, la magnitud del efecto ( $Q$ ) fue grande para los tres indicadores. Mientras que, para la red de fondo duro, fue grande para la  $O$  y el  $QSS$  e indetectable para la  $Mod$  (Tabla 3.4).



**Figura 3.4** Histogramas de los indicadores de estabilidad para las redes de fondo blando y fondo duro sin perturbar y perturbadas: **a)** Omnivoría ( $O$ ), **b)** Modularidad ( $Mod$ ) y **c)** Quasi Sign-Stability ( $QSS$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos y las barras corresponden a las simulaciones del algoritmo *curve-ball*.

**Tabla 3.4** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza para las comparaciones de los indicadores de estabilidad entre la red perturbada y sin perturbar de fondo blando y fondo duro respectivamente. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

<b>Indicadores de estabilidad</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Fondo Blando (FB)</b>	<b>Fondo Duro (FD)</b>
Omnivoría	<i>O</i>	0,92 (0,91; 0,98)***	0,90 (0,77; 0,93)***
Modularidad	<i>Mod</i>	0,94 (0,91; 0,96)***	0,25 (0,19; 0,31)
<i>Quasi Sign-Stability</i>	<i>QSS</i>	0,83 (0,79; 0,85)***	0,94 (0,92; 0,96)***

### 3.4 Discusión

#### 3.4.1 Efectos de las perturbaciones relacionadas al aumento de la temperatura en las redes de fondo duro y de fondo blando

La perturbación sobre los grupos funcionales (macroalgas y filtradores bentónicos) generó cambios en la estructura y en la estabilidad de las redes tróficas de fondo duro (FD) y de fondo blando (FB). De esta manera, ambos grupos funcionales representan componentes claves de las redes. Además, se observa que la FD y la FB exhiben comportamientos diferentes ante las perturbaciones. Con respecto a la distribución de grado, no se observan diferencias entre las redes FD y FB ni antes ni después de las perturbaciones. La conservación del ajuste exponencial en ambas redes está relacionada probablemente con el patrón conservado que se observa en el *R50*. En el *R50* el patrón de respuesta es similar para ambas redes y para los casos antes y después de las perturbaciones. Vale la pena notar que en la respuesta conservada del *R50*, se observa un punto de inflexión a partir del cual el *R50* disminuye abruptamente. Dicho punto de inflexión es interpretado usualmente como un “colapso” del sistema.

Con respecto a las métricas de estructura se observa un aumento del agrupamiento en ambas redes, reflejado en el aumento del  $CC$ , y una modificación del  $NT_{promedio}$  que refleja las posiciones ocupadas por los grupos funcionales perturbados. Las macroalgas, al ser productores primarios, ocupan un nivel trófico bajo ( $NT = 1$ ) por lo cuál su remoción produce un aumento en el  $NT_{promedio}$ . Mientras que los filtradores bentónicos ocupan un nivel trófico un poco más alto ( $NT = 2$ ) y al ser removidos generan una baja del  $NT_{promedio}$ .

Con respecto a los indicadores de estabilidad, se observa un panorama complejo donde las redes FB y FD responden de manera diferente y contraria entre los indicadores. En la FB disminuyen tanto la  $O$  como la  $Mod$ . La disminución de la  $Mod$  podría implicar una disminución en la estabilidad del sistema al disminuir la capacidad de contener los disturbios (Stouffer y Bascompte 2011; Grilli et al. 2016). Sin embargo, también se observa un aumento del  $QSS$  que es un indicador correlacionado positivamente con la estabilidad local (Allesina y Pascual 2008). La  $O$  posee una relación compleja con la estabilidad, por lo cual para determinar si la disminución puede tener consecuencias desestabilizantes en FB es necesario conocer la distribución de las fuerzas de interacción. En la caleta Potter la productividad primaria pelágica y la biomasa del fitoplancton suelen ser bajas tanto en invierno como en verano y, sin embargo, la comunidad bentónica de los fondos blandos es rica con una alta diversidad de especies (Schloss et al. 2002; Tatián et al. 2004). Las ascidias y los organismos suspensívoros del bentos se sostienen gracias a la resuspensión de material del bentos y la entrada de partículas alóctonas por las corrientes (Tatián et al. 2004). De esta manera, la comunidad bentónica de los fondos blandos recibe un subsidio energético proveniente de la comunidad de los fondos duros a través de la descomposición de las macroalgas (Tatián et al. 2004; Quartino et al. 2008; Braeckman et al. 2019). En el caso de que las interacciones dominantes en los fondos blandos sean débiles, una disminución en el valor de la  $O$  podría

tener un efecto desestabilizante en FB (McCann y Hastings 1997; Kuijper et al. 2003; Gellner y McCann 2012; Wootton 2017). En FD se observa el caso contrario, aumenta la *O* y disminuye el QSS. La disminución del QSS indica una disminución de la estabilidad local (Allesina y Pascual 2008). En el caso de la *O* es necesario, nuevamente, conocer la distribución de las fuerzas de interacción. Duarte y Cebrian (1996) observaron que en ecosistemas marinos un porcentaje alto (>30%) de la productividad primaria neta de las macroalgas consumida por herbívoros. En FD un alto porcentaje de las interacciones son de herbivoría. En este sentido, si la mayoría de las interacciones en FD fueran fuertes, entonces un aumento de la *O* podría acarrear un efecto desestabilizador en la red trófica.

### **3.4.2 Más allá de la estructura topológica de las redes de caleta Potter: otros factores importantes**

Además del tipo de hábitat, que es considerado explícitamente en este capítulo, existen otros factores importantes para la estabilidad del ecosistema que no son fácilmente reductibles a una aproximación de grafos pero que es importante mencionar y son inherentes a la complejidad de este ecosistema. Estos factores son: la fuerte estacionalidad y los pulsos de materia y energía. La fuerte estacionalidad influye sobre las interacciones tróficas modificando la fuerza de las interacciones hacia el dominio de interacciones débiles. Los pulsos de materia y energía influyen en determinadas especies y producen una inyección de energía en el sistema (Sears et al. 2004). Estos factores combinados pueden dar al sistema propiedades que promuevan la estabilidad. Sin embargo, el aumento de la temperatura modifica estos factores. La disminución de la capa de hielo marino durante el invierno puede cambiar la intensidad de las interacciones tróficas. Se ha observado una correlación positiva

entre la reducción del hielo marino y la producción primaria en las aguas de la WAP con un aumento concomitante de la duración de la temporada productiva (Moreau et al. 2015). Un aumento en la temporada productiva puede tener un efecto negativo sobre la estabilidad de la red trófica al reducir la dominancia de las interacciones débiles que son estabilizantes (McCann et al. 1998; Neutel et al. 2002; Montoya y Solé 2003; Emmerson y Yearsley 2004; Bascompte et al. 2005; O'Gorman y Emmerson 2009; Ushio et al. 2018).

Otros cambios importantes que se registraron en el ecosistema antártico son la distribución y abundancia de salpas y krill. Las densidades de *Euphausia superba* (krill) en el sector del Atlántico occidental de la Antártida vienen disminuyendo desde la década de 1970 y, en paralelo, las densidades de salpas están aumentando. Estos cambios en las densidades están relacionados con el aumento de la descarga de agua de deshielo glacial, así como con la disminución en la extensión y duración del hielo marino (Loeb et al. 1997; Quetin y Ross 2001; Atkinson et al. 2004; Everson 2008; Stammerjohn et al. 2008; Flores et al. 2012; Meredith et al. 2013). Se prevé que la disminución persistente de las poblaciones de krill antártico, junto con el aumento de las salpas, tengan consecuencias dramáticas para las redes tróficas antárticas (Von Harbou 2009). Las salpas no son una fuente de alimento preferida para los organismos que ocupan niveles tróficos altos, mientras que el krill actúa como especie clave entre los productores primarios y los consumidores tope (peces, focas, ballenas, pingüinos y otras aves marinas). Por lo tanto, los cambios dentro de la comunidad de zooplancton pueden conducir a cambios dramáticos en los niveles tróficos superiores. Sin embargo, las salpas consumen de manera eficiente pequeñas partículas de alimentos a las que el krill no puede acceder. De esta manera, ponen a disposición del resto de la red trófica otras fuentes de materia y energía (Harbison et al. 1986; Kremer y Madin 1992; Fraser y Hofman

2003; Moline et al. 2004). Es por estas razones que predecir las consecuencias del cambio climático en las redes tróficas de caleta Potter es una tarea compleja habiendo contemplado en este capítulo unos de sus múltiples aspectos. Los resultados aquí presentados indican que las perturbaciones en grupos claves, las especies de macroalgas y las especies de filtradores bentónicos, modifican la estructura y estabilidad de las redes tróficas de fondo duro y fondo blando en la caleta Potter. De esta manera, los efectos que el aumento de la temperatura tenga sobre estos grupos funcionales se propagará al resto de la red trófica y pueden comprometer la estabilidad de la misma y la persistencia de otras especies en el ecosistema.

En este capítulo las perturbaciones que se ejercieron constaron de la remoción completa de grupos funcionales (macroalgas y filtradores bentónicos). No es tan probable una extinción total de estos grupos funcionales, particularmente de las especies de macroalgas, en el ecosistema de caleta Potter. Sin embargo, se ha observado en Martel Inlet, un fiordo cercano a la caleta Potter, que los suspensívoros se encuentran prácticamente ausentes (Sicinski et al. 2012). De esta manera, es más probable una pérdida sustancial de la comunidad de los filtradores bentónicos que de la comunidad de macroalgas. En los trabajos de redes tróficas se suele utilizar la palabra “extinciones” para referirse a las remociones *in silico* de especies en la estructura de la red pero de ninguna manera la autora de esta tesis cree que el aumento de la temperatura generará la extinción de todas las especies de macroalgas y todas las especies de filtradores bentónicos de la caleta Potter. Las extinciones *in silico* de las macroalgas y los filtradores bentónicos son la manera de estudiar la importancia de estos grupos funcionales en la estructura de la red cuando se cuenta únicamente con datos cualitativos de la dieta de las especies y la topología de la red. La remoción de estos grupos funcionales brinda información de el impacto de dichos grupos en las métricas y estructura de

las redes. Para poder realizar predicciones más robustas es necesario incorporar más información como la abundancia de las especies y la intensidad de las interacciones. Con dicha información es posible simular los efectos del aumento de la temperatura a través de modificaciones en la abundancia de las especies y evaluar el efecto de estas manipulaciones en el conjunto de la red. Otra manera de evaluar los posibles efectos del aumento de la temperatura en las especies de macroalgas y filtradores bentónicos es generar rankings de “sensibilidad” al aumento de la temperatura y realizar remociones en ordenes creciente y decreciente de sensibilidad. Este tipo de estudios que relacionan rasgos de especies y secuencias de extinciones *in silico* son frecuentemente utilizados en estudios de redes tróficas y pueden brindar información relevante de las especies y su importancia en las redes tróficas (Srinivasan et al. 2007; Jacob et al. 2011; Mendonça et al. 2022). Resta, para futuras investigaciones, cuantificar la abundancia de las especies e intensidad de interacciones y tener en cuenta la vulnerabilidad diferencial de las especies para simular el efecto del aumento de la temperatura en la caleta Potter de una forma más realista.

## **Capítulo 4: Descripción de la dieta del cangrejo invasor *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) en el intermareal Patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo)**

- Capítulo publicado (<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02659-5>)

### **4.1 Introducción**

El cangrejo verde europeo *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) es una especie altamente invasora con distribución nativa en la costa noreste del Océano Atlántico y el mar Báltico, que se distribuye desde el norte de África hasta Noruega e Islandia. A la fecha ha alcanzado una distribución mundial invadiendo varias costas de casi todos los continentes (Carlton y Cohen 2003). No solo *C. maenas* ha invadido varias localidades sino que su especie hermana *C. aestuarii*, e incluso híbridos de ambas especies, se detectaron en varios de los sitios invadidos (Darling 2011). Los cangrejos verdes son depredadores agresivos que se alimentan activa y vorazmente de otros invertebrados principalmente moluscos y crustáceos (Ebling et al. 1964; Elner 1981; Grosholz y Ruiz 1995; McDonald et al. 2001; Chen et al. 2004). Estudios previos indican que las hembras y los machos no difieren en su dieta ni en su comportamiento alimentario a pesar de presentar un marcado dimorfismo sexual en las quelas, por lo cual se considera habitualmente que ambos sexos son equivalentes desde el punto de vista trófico (Spooner et al. 2007; Juanes et al. 2008; Young y Elliot 2020). En la Patagonia Argentina, los primeros ejemplares de cangrejo verde se detectaron en el año 2001 en la bahía de Camarones (44°79' S), en Comodoro Rivadavia (45°52' S) y en Rada Tily (45°93' S) (Vinuesa 2005). Catorce años después se los registró por primera vez en el Golfo Nuevo (42°46' S), 250 km al norte del primer punto de observación (Torres y González-Pisani 2016). Las interacciones interespecíficas entre el cangrejo verde y las especies nativas pueden traer consecuencias impredecibles para la

estructura trófica local y para el funcionamiento del ecosistema. Se sabe muy poco acerca de la ecología del cangrejo verde en la costa Argentina, y en particular se desconocen sus interacciones tróficas locales (Hidalgo et al. 2007; Young y Elliott 2020). Además, se ha observado que las poblaciones invasoras de este cangrejo suelen mostrar un comportamiento alimentario mucho más agresivo que las poblaciones nativas de cangrejo verde (Howard et al. 2018). Esto último plantea grandes incertidumbres acerca de cómo afectará la introducción de este depredador al ecosistema local. De esta manera, describir la dieta del cangrejo verde es el primer paso para predecir y entender los cambios que esta especie invasora puede provocar en la comunidad.

Sin embargo, determinar la dieta de una especie está lejos de ser una tarea sencilla. Existen una serie de aspectos conceptuales y metodológicos que deben ser tenidos en cuenta (Traugott et al. 2013). No es lo mismo documentar lo que ingiere un organismo que listar cuales especies son las presas objetivo de un depredador o carroñero. La ingestión de un ítem no asegura su digestión ni su posterior asimilación. Actualmente, existen una gran variedad de métodos directos e indirectos para estudiar la composición dietaria de un organismo (Majdi et al. 2018; Nielsen et al. 2018). Los métodos directos incluyen la inspección visual de eventos de alimentación y regurgitados, la inspección visual de heces, pellets o contenidos estomacales, y el perfil molecular del contenido estomacal o de las heces mediante secuenciación de ADN o inmunoensayos. Cada una de estas técnicas tiene sus ventajas y desventajas dependiendo de las características del estudio, el área geográfica y el taxón objetivo. Las técnicas basadas en ADN permiten la caracterización de las interacciones tróficas con un alto grado de resolución y son muy útiles cuando el reconocimiento visual no es posible (Taberlet et al. 2012; Unger et al. 2020). En caso de especies omnívoras, cuando una mezcla de ADNs de distintas especies está presente, la aproximación más efectiva es el

metabarcoding (Pompanon et al. 2012; Clare 2014; Nielsen et al. 2018). El metabarcoding acopla el código de barras genético (i.e. barcoding) con la secuenciación de alto rendimiento de ADN ambiental, muestras de estómagos o fecas, para la identificación de presas (Nielsen et al. 2018). El metabarcoding no solo provee información sobre los organismos que son ingeridos, sino que además puede brindar información adicional como la detección de parásitos gastrointestinales. Sin embargo, el éxito de esta técnica depende de varios factores: la disponibilidad de una base de datos relativamente completa de los organismos presa, la elección correcta de marcadores y primers, y la posibilidad de lidiar con contaminación y errores de secuenciación y bioinformática (Braukmann et al. 2019). Además, el metabarcoding tiene dos limitaciones relevantes, no puede detectar el canibalismo y no proporciona información sobre el estado de desarrollo de la presa (huevos, larvas o adultos, Nielsen et al. 2018; Traugott et al. 2021).

La observación directa del contenido estomacal es una técnica tradicional para identificar la composición de la dieta; pero no se recomienda que se utilice como única fuente de información. La digestibilidad de las presas puede afectar la detectabilidad e introducir sesgos hacia ciertos grupos de organismos con estructuras duras en las inspecciones visuales. Además, las identificaciones dependen fuertemente de las habilidades taxonómicas de los investigadores y las investigadoras que se involucren en el reconocimiento de las presas (Majdi et al. 2018; Traugott et al. 2021). Sin embargo, la observación directa provee información indispensable de primera mano, permite cuantificar el material ingerido y, en algunos casos, distinguir depredación primaria de secundaria (Hyslop 1980; Arnett y Whelan 2001; Zacharia et al. 2004). Además, puede guiar los análisis de ADN y ayudar a resolver algunas de las limitaciones del metabarcoding mencionadas previamente, como la identificación del estado del desarrollo de las presas o la presencia de canibalismo. Por ende,

combinar técnicas de inspección visual con técnicas basadas en ADN es una buena decisión y altamente recomendada a la hora de describir la dieta de una especie (e.g. Thalinger et al. 2018).

Más allá de los métodos directos, otras técnicas muy usadas y robustas para la descripción de la dieta de un organismo son los indicadores indirectos. Estos indicadores incluyen la caracterización de biomarcadores como ácidos grasos, esteroides o pigmentos y la determinación de la composición isotópica de C, N y S en tejidos específicos (e.g. Galloway et al. 2015; Stock et al. 2018). El análisis de isótopos estables (SIA por sus siglas en inglés) se basa en la diferencia predecible entre la firma isotópica de un organismo y la de sus recursos alimentarios. Permite cuantificar flujos en redes tróficas, determinar el nivel trófico de las especies y descubrir patrones de asignación de recursos (Boecklen et al. 2011). Sin embargo, dos factores claves que influyen en los resultados de los análisis de isótopos estables son los factores de discriminación trófica (FDT) y las tasas de recambio de los tejidos. Tanto los FDT como las tasas de recambio suelen estimarse a partir de bibliografía y presentan una alta variabilidad sujeta al ambiente, la dieta, el taxón y el tejido seleccionado (Pinnegar y Polunin 1999; Philippsen y Benedito 2013; Hussey et al. 2014; Lefebvre y Dubois 2016). Además, la composición isotópica es altamente variable en el tiempo y en el espacio (Hyndes et al. 2013; Mackey et al. 2015). Por lo cual, estos factores deben ser considerados cuidadosamente antes de comenzar un estudio de SIA.

Los métodos directos e indirectos son aproximaciones complementarias ya que los primeros permiten identificar las presas que son ingeridas y los últimos proveen información sobre qué presas son asimiladas. Además, los métodos indirectos como SIA integran información en escalas de tiempo más largas mientras que los análisis de ADN o de inspección visual registran el consumo en períodos cortos de tiempo (típicamente de 6 a 48

horas antes) (Albaina et al. 2010; Hayden et al. 2014). De hecho, estudios recientes de ecología trófica lograron combinar exitosamente análisis de metabarcoding con SIA (Compson et al. 2019; Whitaker et al. 2019) comenzando a llenar un vacío previamente señalado para el campo (Majdi et al. 2018).

El objetivo de este capítulo es estudiar la dieta del cangrejo verde en una localidad recientemente invadida de la Patagonia Argentina (Puerto Madryn, Golfo Nuevo). Para ello se utilizaron tres técnicas complementarias: inspección visual del contenido estomacal, análisis de isótopos estables y secuenciación de amplicones de fragmentos de ADN del contenido estomacal (metabarcoding). Con estos análisis se pretende responder las siguientes preguntas: ¿Qué comen los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn, Golfo Nuevo? ¿Existen diferencias en las dietas de hembras y machos en el Golfo Nuevo? ¿Contribuye el uso de técnicas distintas de ecología trófica a alcanzar una descripción más completa de la dieta del cangrejo verde?

Con los resultados de este capítulo se generará la información necesaria para el capítulo siguiente donde se busca estudiar el efecto que tiene la invasión de cangrejo verde sobre la red trófica del intermareal.

## **4.2 Materiales y métodos**

### **4.2.1 Toma de muestras**

Los cangrejos verdes se colectaron en el Golfo Nuevo en la Patagonia Argentina en una playa cercana a la ciudad de Puerto Madryn denominada Punta Este (42°46 ' S, 64°57 ' O). El muestreo se realizó en un período de cuatro meses desde Noviembre del 2018 hasta Febrero del 2019. Los cangrejos fueron capturados manualmente mediante buceo autónomo SCUBA en aguas someras con profundidades de 2 a 3 metros en marea alta. Al llegar al

laboratorio, los cangrejos fueron congelados inmediatamente a  $-20^{\circ}\text{C}$  para preservarlos. Se capturaron un total de 223 especímenes que se dividieron en dos grupos. Un grupo para la inspección visual ( $n_{\text{(vis)}} = 183$ ) y otro grupo para los análisis de metabarcoding ( $n_{\text{(met)}} = 40$ ). Los individuos destinados a SIA correspondieron a ambos grupos ( $n_{\text{(sia)}}=26$ ). Se registró el tamaño de los cangrejos midiendo el ancho del caparazón (CW) en centímetros y se sexaron los especímenes mediante la inspección del abdomen y apéndices sexuales. Los individuos destinados a la inspección visual fueron diseccionados y su contenido estomacal conservado en alcohol 70%. Los individuos destinados a metabarcoding no fueron disecados sino que el contenido estomacal fue colectado manualmente desde la boca utilizando una micropipeta. Entre cada individuo se cambió el tip de plástico para evitar contaminación cruzada y la extracción del contenido se realizó de manera tal de no levantar tejido del estómago del cangrejo en la muestra. Luego, el contenido estomacal se conservó en alcohol 100% (Merck) y fue guardado en un ultrafreezer a  $-80^{\circ}\text{C}$ . El músculo de la quela de los cangrejos fue extraído y congelado a  $-20^{\circ}\text{C}$ . Además, cinco individuos del mejillón *Mytilus edulis* y cinco individuos del caracol herbívoro *Tegula patagonica* fueron colectados para establecer la línea de base isotópica. Esto se realizó bajo la asunción de que ambos, el mejillón y el caracol, son consumidores primarios que se alimentan respectivamente de micro- y macroalgas. Seleccionamos dos consumidores primarios como línea de base ya que este tipo de consumidores integran bien las variaciones ambientales en los valores isotópicos y sus tejidos tienen valores de recambio más cortos que los consumidores secundarios. Debido a estas dos razones, los consumidores primarios se convierten en la opción más adecuada para distinguir firmas isotópicas de distintos orígenes, bentónico y pelágico, en los ecosistemas acuáticos (Post 2002).

#### 4.2.2 Inspección visual del contenido estomacal

La inspección visual del contenido estomacal se realizó usando una lupa binocular marca Zeiss Stemi modelo 2000c. La identificación de las presas se realizó a la mayor resolución taxonómica posible siguiendo claves y catálogos de la fauna local (Fauchald 1977; Gosztonyi y Kuba 1996; Boschi et al. 1992; Spivak et al. 2019), consultando expertos y comparando con material fresco. Se registró la presencia de los ítems presa en cada estómago y se calculó la frecuencia de ocurrencia ( $FO_{(vis)}\%$ ) por ítem presa como el porcentaje de estómagos no vacíos donde dicho ítem fue registrado. Para los análisis estadísticos se agruparon los ítems presa en: Annelida, Arthropoda, Mollusca, Chordata, Echinodermata y Algae. Se utilizó una aproximación no-paramétrica (bootstrap) para estimar los intervalos de confianza de las FOs. Los procedimientos de bootstrap son una aproximación útil para estimar métricas que se usan habitualmente en estudios de ecología trófica (Tirasin y Jorgensen 1999). Este procedimiento consiste en muestrear con reemplazo la matriz original de datos y generar un nuevo conjunto de matrices simuladas. La matriz original posee los estómagos de cangrejo verde en las filas y cada ítem presa está representado en una columna con 0 y 1 (ausencia o presencia). Las matrices simuladas se generaron eligiendo al azar filas de la matriz original. Este procedimiento se repitió hasta que cada matriz simulada alcanzó el mismo número de filas que la matriz original (el mismo  $n$ ). Cada estómago de cangrejo verde pudo ser elegido más de una vez por la misma matriz ya que el procedimiento se hizo con reemplazo. De esta manera, se simularon 1000 matrices nuevas con las funciones del paquete del software R 'boot' y se calcularon las FO para cada ítem presa (Canty y Ripley 2021). Este procedimiento se basó en la asunción de que la frecuencia de distribución de las FO simuladas es insesgada y que describe completamente la función de distribución del parámetro de interés (Efron y Tibshirani 1993; Mooney y Duval 1993).

### 4.2.3 Metabarcoding del contenido estomacal

Todos los análisis moleculares se llevaron a cabo bajo estrictas condiciones de esterilidad en el Centro para la Biodiversidad Genómica de la Universidad de Guelph en Canadá. Primero se evaporó el etanol de cada muestra en una campana extractora durante toda una noche. Luego, los pellets remanentes fueron lisados con 180µl de buffer ATL y 20µl de Proteinasa K (20 mg/ml) y fueron incubados *overnight* en una plataforma oscilante a 56 °C. Para la extracción de ADN se utilizó el kit *DNeasy Blood and Tissue Kit* (Qiagen, Hilden, Alemania) según las especificaciones del fabricante. Se agregó un paso de centrifugación adicional (14000 rpm) para eliminar el buffer AW2 de la membrana de sílice y para la elución del Buffer AE (dos pasos de 100 µl). Entre cada muestra se procesaron dos controles para evitar la contaminación cruzada. La cuantificación de ADN se hizo con el kit *Qubit dsDNA HS* y un fluorómetro *Qubit 3.0* (Thermo Fisher Scientific, MA, EEUU). Se siguió el protocolo de PCR de dos pasos de Elbrecht y colaboradores (2019) para la amplificación del ADN del contenido estomacal. Se utilizó el *Multiplex PCR Master Mix Plus* (Qiagen, Hilden, Alemania) con 0,5 µM de cada primer (IDT, Skokie, Illinois) y 25 ml de agua de grado molecular (HyPure, GE, Utah, EEUU) para la reacción de PCR. Para el primer paso de la PCR, se amplificó el gen de la citocromo oxidasa I (COI) con los primers BF3 / BR2 (5 'CCHGAYATRGCHTTYCCHCG 3' / 5 'TCDGGRTGNCCRAARAAYCA 3') a partir de 4 µl de la extracción de ADN (BR2: Elbrecht y Leese 2017, BF3: Elbrecht et al. 2019). Para el segundo paso de la PCR, se utilizó 1 µl del producto de PCR anterior y se amplificó con primers de fusión con tags individuales para cada muestra (Elbrecht y Leese 2017; Elbrecht et al. 2019; Elbrecht y Steinke 2019). Las condiciones del termociclador para ambos pasos de la PCR incluyeron una desnaturalización inicial a 95°C durante 5 minutos, 24 ciclos de

desnaturalización a 95°C durante 30 segundos, hibridación a 50°C durante 30 segundos y extensión a 72°C durante 50 segundos; y una extensión final a 68°C durante 10 minutos. Después de la segunda PCR, se comprobó el resultado de la amplificación en geles de agarosa al 1,5%. Las reacciones de PCR se repitieron para las muestras que dieron una amplificación nula o muy débil. Para las repeticiones se realizaron reacciones de 35 ciclos en el primer paso de la PCR. Estas repeticiones recibieron combinaciones de tags individuales y se prepararon para la secuenciación en la plataforma Illumina MiSeq junto con los controles de extracción y siete controles negativos de PCR. La normalización de los segundos productos de PCR se realizó utilizando el kit de placa de normalización *SequalPrep* (Invitrogen, CA, EEUU). Posteriormente, las muestras se agruparon en un tubo y se limpiaron con *SPRIselect* con una relación de muestra a volumen de 0,76X (Beckman Coulter, CA, EEUU). La cuantificación de la biblioteca se realizó utilizando el kit *Qubit dsDNA HS* y un fluorómetro *Qubit 3.0* (Thermo Fisher Scientific, MA, EEUU). La secuenciación se hizo en la plataforma *Illumina MiSeq* en la Universidad de Guelph (Centro de análisis avanzado), utilizando el kit de reactivos *Illumina MiSeq* de 600 ciclos v3 (2 × 300) y un pico de PhiX del 5%. Los resultados de la secuenciación se cargaron en el archivo de lectura de secuencias de NCBI (SRA, Genbank, acceso: SRR13517441).

Las secuencias se pre-procesaron utilizando las herramientas bioinformáticas de la plataforma JAMP (<https://github.com/VascoElbrecht/JAMP>). Las secuencias se demultiplexaron y se fusionaron las lecturas directas e inversas de los extremos emparejados. Se eliminaron las secuencias de los primers y las secuencias entre 380 pb y 440 pb (+/- 30 pb de la longitud esperada del fragmento) se mantuvieron en el conjunto de datos con el fin de preservar al máximo posible la diversidad presente en la muestra.

Los archivos resultantes se procesaron de dos maneras: **i)** las lecturas se filtraron por

calidad y se asignó la identidad taxonómica utilizando el *Multiplex Barcode Research And Visualization Environment* en combinación con la plataforma *Barcode of Life* (mBRAVE / BOLD; Ratnasingham 2019; Ratnasingham y Hebert 2007), y **ii**) se llevó a cabo un filtrado de calidad con JAMP a partir del cual los haplotipos resultantes se agruparon en unidades taxonómicas operativas (OTUs por sus siglas en inglés) y se analizaron contra la base de datos de nucleótidos del NCBI.

Las asignaciones taxonómicas basadas en mBRAVE/BOLD y basadas en JAMP/NCBI se curaron manualmente. Las asignaciones de JAMP se hicieron comparando las secuencias filtradas con la base de datos NR de Genbank. En primer lugar, se examinaron las tablas taxonómicas a nivel de género para las especies locales y, en el caso de los datos obtenidos a partir de mBRAVE se determinó la calidad de las referencias BOLD (BIN). Los casos de asignaciones múltiples o poco confiables de géneros no descritos en Argentina o no pertenecientes a los ambientes marinos, se registraron como miembros "no identificados" de esa familia/clase. Además, las secuencias identificadas como pertenecientes a taxones de artrópodos terrestres no fueron tenidas en cuenta ya que dichas especies no habitan la zona intermareal y su detección puede atribuirse a la alta sensibilidad de la técnica (restos de ADN ambiental en el detrito). Entonces, para listar la presencia de ítem presa en la dieta del cangrejo verde, se tomaron en cuenta las asignaciones basadas en BOLD y las asignaciones basadas en NCBI de taxones no detectados en mBRAVE (Tabla 4.1). Estos resultados se utilizaron para calcular la frecuencia de ocurrencia ( $FO_{(met)}$ ) de la misma forma que  $FO_{(vis)}$  (ver sección 4.2.2). Se decidió usar datos de ocurrencia y no datos cuantitativos, como el recuento de lecturas, porque el material del contenido estomacal se encuentra en varios estados de digestión y es menos probable que este tipo de datos contenga información confiable (Nakahara et al. 2015; Deagle et al. 2019). De esta forma, se evita incorporar posibles sesgos

debidos a la estocasticidad del éxito de amplificación y la variabilidad en los tiempos de digestión.

#### **4.2.4 Análisis estadísticos de la descripción de la dieta**

Para evaluar si el tamaño muestral fue suficiente para obtener una descripción representativa de la dieta, se construyeron las curvas de diversidad trófica utilizando el método de cuadrantes para el conjunto de datos de la inspección visual y el metabarcoding (Koen Alonso et al. 2002). Se calculó la diversidad trófica con el índice de Brillouin (Hz) y se consideraron asintóticas las curvas de diversidad si los dos valores previos (n-1 y n-2) se encontraban en el rango  $Hz \pm 0.05 Hz$  para la clasificación de filo y género (Pielou 1966; Koen Alonso et al. 2002).

Se realizó un análisis multivariado basado en distancias Welch t-test (Wd\*-test) con los datos de la inspección visual y el análisis de metabarcoding para evaluar diferencias de la dieta entre los sexos. La prueba de Welch es una alternativa robusta al PERMANOVA cuando existe heterocedasticidad o los datos se encuentran desbalanceados (Alekseyenko et al. 2016; Hamidi et al. 2019). La prueba se realizó utilizando una matriz de similitud de Bray-Curtis implementada en ‘*vegan*’ y el paquete del software R ‘*MicEco*’ (Oksanen et al. 2019; Russel 2020).

La diversidad alfa, la diversidad beta y los ordenamientos fueron calculados usando las OTUs resultantes de la rutina JAMP. Estos análisis fueron realizados con los paquetes ‘*vegan*’ y ‘*phyloseq*’ (McMurdie y Holmes 2013; Oksanen et al. 2019). La riqueza de las OTUs fue calculada usando la función *rarefy* del paquete ‘*vegan*’ que estima la riqueza de especies esperada en una comunidad aleatoria de submuestras de un tamaño determinado. Se realizó un modelo lineal generalizado con distribución de Poisson para evaluar la

significancia de la variable sexo sobre la riqueza estimada. Para el análisis de diversidad beta, se construyó una matriz de similitud de OTUs usando el índice de Jaccard y luego se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés).

#### 4.2.5 Análisis de isótopos estables

Las muestras de músculo para SIA se extrajeron de la quela de especímenes congelados y se mantuvieron congeladas durante todo el proceso de extracción. Para esto se utilizó hielo y la extracción se realizó en grupos pequeños, de a 4 individuos por vez, dado que los ciclos de congelado/descongelado pueden alterar los valores isotópicos (De Lecea et al. 2011). Las muestras de *M. edulis* y *T. patagonica* se obtuvieron de los músculos retractores del pie para *M. edulis* y *T. patagonica* y del músculo aductor de *M. edulis*. El tejido muscular se mantuvo congelado durante todo el proceso de extracción. Luego de la extracción de músculo, todas las muestras fueron secadas por 48 horas a 60 °C, molidas y enviadas al Centro de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (EEUU). Se enviaron 1.25 µg por muestra para determinación de carbono y nitrógeno. Los estándares internos del laboratorio fueron grama azul, castaña de indias, cacao en polvo, caseína, músculo de atún, grafito, suero de leche, proteína elemental, serina y IAEA 1N. La desviación estándar (DS) de los materiales de referencia fue 0.05‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 0.07‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ . En total se enviaron 36 muestras, 26 correspondientes al cangrejo verde (10 machos, 11 hembras y 5 duplicados), 5 correspondientes a *M. edulis* y 5 correspondientes a *T. patagonica*. El error estimado a partir de los duplicados fue de 0.14‰ tanto para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  como para los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ .

El nivel trófico (NT) de los cangrejos verdes fue estimado utilizando la aproximación bayesiana propuesta por Quezada-Romegialli et al. (2018) a partir de las dos

líneas de base y considerando ambos isótopos,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Los FDT usados para las estimaciones de NT fueron los correspondientes a crustáceos omnívoros:  $1.80 \pm 0.40 \text{ ‰}$  ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y  $2.35 \pm 1.26 \text{ ‰}$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Parker et al. 1989; Vanderklift y Ponsard 2003; Rudnick y Resh 2005; Yokoyama et al. 2005). Las estimaciones del NT se hicieron tomando en cuenta el sexo; es decir, se realizaron estimaciones independientes para los cangrejos hembras y machos. Luego, se compararon las posteriores del NT de ambos sexos como la probabilidad de que  $\text{NT}_A$  sea menor o igual a  $\text{NT}_B$  ( $\text{NT}_A \leq \text{NT}_B$ ). De la misma manera, se comparó la contribución proporcional de cada línea de base ( $\alpha$ ). La probabilidad bayesiana (un análogo del p-valor) se consideró significativa cuando  $p > 0.95$ . Las estimaciones del NT y el  $\alpha$  se hicieron utilizando el modelo *'TwoBaselinesFull'* del paquete de R: *'tRophic Position'* (Quezada-Romegialli et. al. 2018).

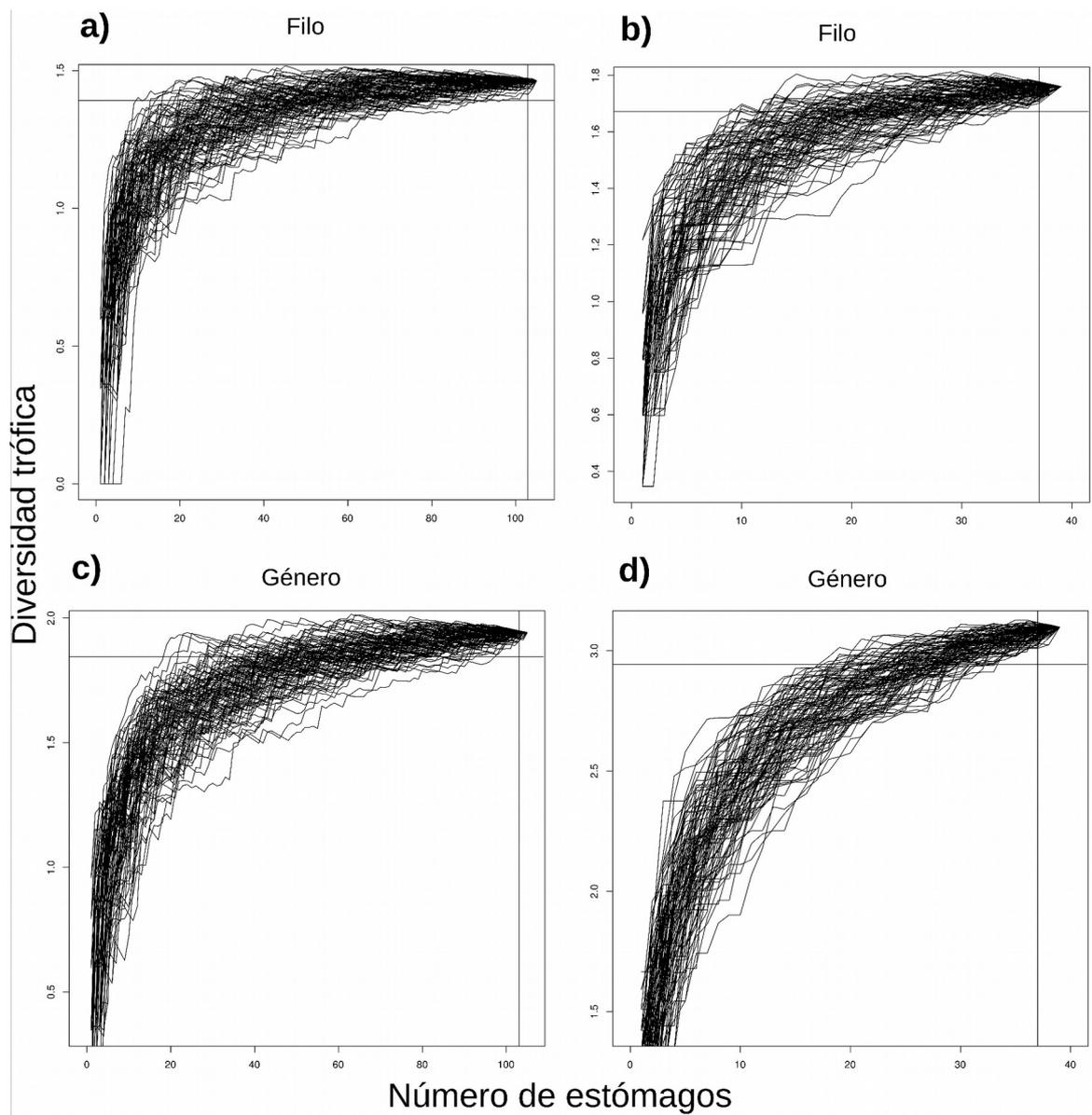
El nicho trófico de los cangrejos fue descrito a partir del nicho isotópico siguiendo la aproximación de elipses estándar de Jackson y colaboradores (2011). Se calculó el área de las elipses estándar para hembras y machos considerando el 40% de los datos corregido por el tamaño muestral ( $\text{SEAc}$ ) y el área de las elipses estándar bayesianas ( $\text{SEAb}$ ) usando los paquetes de R *'SIBER'* y *"rjags"* (Jackson et al. 2011). Subsecuentemente, se calculó el porcentaje de superposición entre la SEA de hembras y machos como el área de la intersección dividida la SEA de hembras y machos. Para evaluar la diferencia entre las  $\text{SEAb}$ , se calcularon 100000 iteraciones posteriores y se estimó la probabilidad de que la  $\text{SEAb}$  más grande sea más alta que la  $\text{SEAb}$  más pequeña (es decir, se estimó la probabilidad de que la  $\text{SEAb}$  de los machos  $>$   $\text{SEAb}$  de las hembras) (Jackson et al. 2011).

Las bases de datos generadas para este capítulo se subieron a la plataforma FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14498163.v1>).

### **4.3 Resultados**

#### **4.3.1 ¿Qué comen los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn, Golfo Nuevo?**

La curva de diversidad trófica fue asintótica y las iteraciones (n-1) y (n-2) cayeron en el rango ( $H_z \pm 0.05$ ) (Figura 4.1). Por lo tanto, el número de estómagos analizados ( $n_{(vis)} = 183$  and  $n_{(met)} = 40$ ) fue suficiente para proveer una buena descripción de la dieta. El 15,32% de los estómagos inspeccionados visualmente estuvo vacío y el 35,48% contuvo material imposible de reconocer debido al alto grado de digestión.



**Figura 4.1** Curvas acumulativas de diversidad trófica de los ítems presa del cangrejo verde del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. **a)** y **c)** inspecciones visuales (filo y género), **b)** y **d)** análisis de metabarcoding (filo y género). Las líneas horizontales representan el índice de diversidad de Briollouin (Hz) ( $\text{Hz} \pm 0,05 \text{ Hz}$ ) y las líneas verticales muestra los valores  $(n-2)$  con  $n$  el número de estómagos no vacíos.

El análisis de metabarcoding generó 17,47 millones de lecturas. Después de la eliminación del ruido y el filtrado de mBRAVE, pudieron asignarse 3.163.504 de las lecturas

a distintos taxones ( $259.167 \pm 164.274$  por muestra). De estas lecturas, 2.390.785 (75,6%) fueron asignadas al género *Carcinus*. Para el análisis basado en JAMP, las secuencias de alta calidad resultantes luego del filtrado fueron 1.984.045 ( $110.498 \pm 80.004$  por muestra). De estas lecturas, 1.125.343 fueron asignadas al género *Carcinus* (56,7%) (Tablas en <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14498163.v1>). Después de eliminar las secuencias coincidentes con artrópodos terrestres, se asignaron un total de 727.116 lecturas a ítem presa. Una de las muestras no proporcionó ninguna lectura de alta calidad y cuatro muestras no contenían ningún ADN que pudiera asignarse a especies presas (es decir, sólo contenían ADN de cangrejo verde). La primera muestra se excluyó del análisis y las otras cuatro se consideraron como estómagos vacíos, lo que resultó en un 10,2% de estómagos vacíos para el análisis de metabarcoding. La inspección visual del contenido estomacal mostró que los cangrejos verdes en el Golfo Nuevo poseen una dieta filogenéticamente diversa, con 23 ítems de al menos 11 filos distintos (Tabla 4.1). Las identificaciones fueron posibles gracias a partes remanentes de las presas en los estómagos, típicamente partes duras. Los poliquetos se identificaron por las mandíbulas y los moluscos por el opérculo o la rádula. También se encontraron algunas presas altamente conservadas como el caso de anfípodos y tanaidáceos pero encontrar una presa casi completa fue inusual (Figura 4.2). En la inspección visual se detectó la presencia de distintos taxones presa como moluscos, algas, artrópodos, anélidos, peces y equinodermos. El ítem presa más común fueron los mitílidos (bivalvos) con una  $FO_{(vis)}$  de 35,6% seguidos del gasterópodo *T. patagonica* (12,7%).

El análisis de metabarcoding también mostró una dieta amplia y omnívora pero detectando un mayor número de filos y proveyendo una mejor resolución taxonómica que la inspección visual. En general, las  $FO_{(met)}$  fueron más altas que las  $FO_{(vis)}$  indicando que el grado de detección del metabarcoding es mayor que el de los análisis tradicionales. En este

caso, los artrópodos fueron el filo dominante con una  $FO_{(met)}$  de 91,4%, seguidos por las ochrophyta (phaeophyta) y los moluscos. Los ítem presa más comunes fueron la familia de anfípodos Gammaridea (82,9 %), una especie no identificada de Heterodonta (45,7%), y las algas (Dictyota y Ralfsiales con 40% ambas). Además, los ítem presa con las mayores  $FO_{(met)}$  también mostraron los valores más altos de recuento de lecturas (Tablas en FigShare: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.14498163.v1>).

**Tabla 4.1** Lista de taxones en el contenido estomacal del cangrejo verde determinada por inspecciones visuales y análisis de metabarcoding. Se muestra la frecuencia de ocurrencia (FO%) para metabarcoding (met) e inspección visual (vis) de cada taxón.

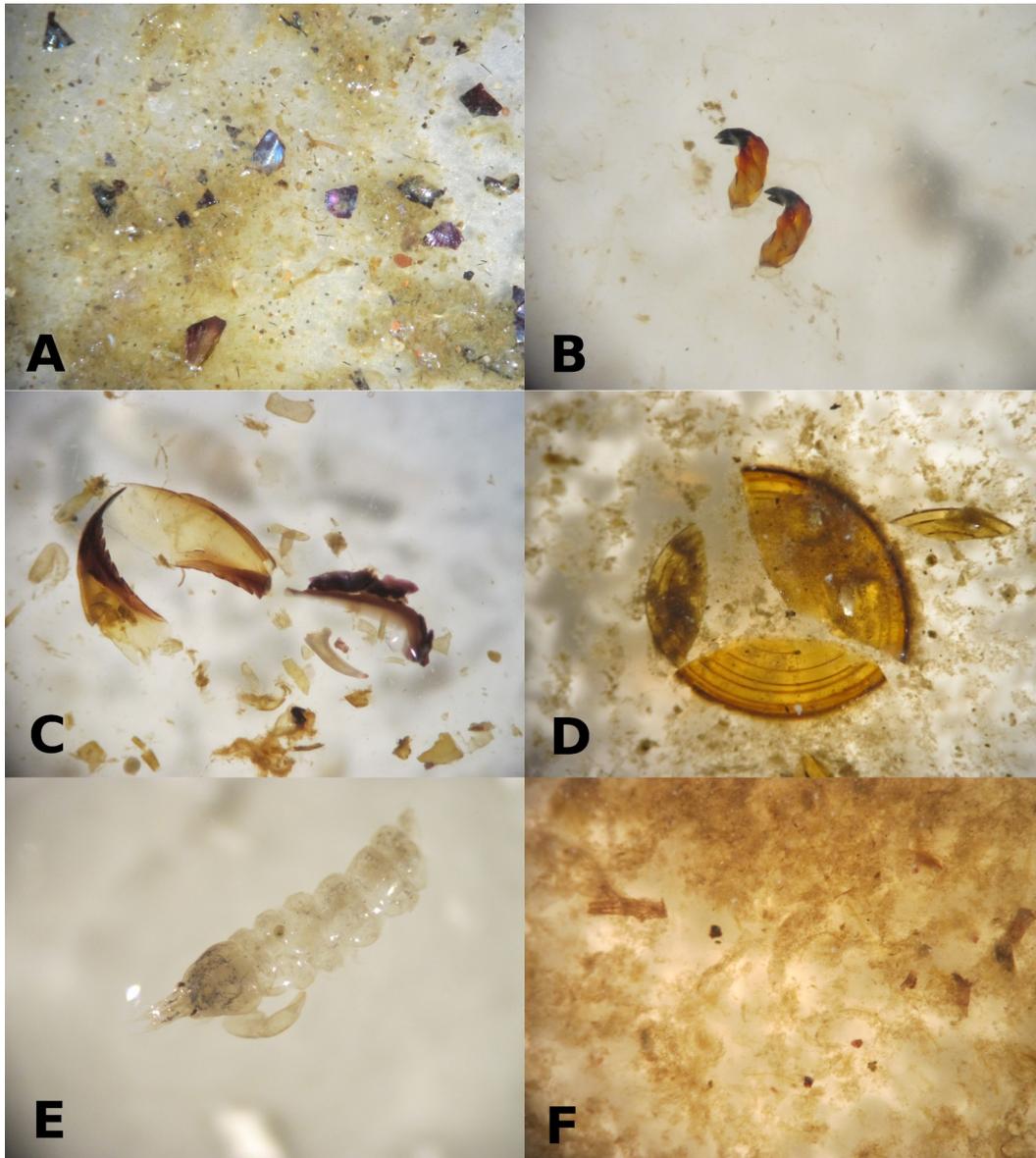
Filo	Subfilo	Clase	Subclase	Orden/ Subclase	Familia/ Suborden	Género/Especie	FO (Met)	FO (vis)
Mollusca		Bivalvia		Mytilida	Mytilidae		<b>74,28</b>	<b>46,31</b>
							68,57	35,57
							17,14	35,57
							17,14	35,57
						<i>Aulacomya</i>	2,86	-
						<i>Brachidontes/</i>	5,71	-
						<i>Aulacomya/</i>		
						<i>Mytilus</i>		
						<i>Brachidontes/</i>	8,57	-
						<i>Perumytilus</i>		
			Heterodonta				62,86	-
				Heterodonta			62,86	-
					Heterodonta			-
						Heterodonta no ident. 1	25,71	-
						Heterodonta no ident. 2	45,71	-
					Myoida		2,86	-
						Myoida no ident. 1	2,86	-
						Myoida no ident. 2	2,86	-
		Gastropoda					8,57	18,12
				Trochidae			8,57	12,75
					Tegulidae		8,57	12,75
						<i>Tegula</i>	8,57	12,75
				Siphonariida			-	4,03
					Siphonariidae		-	4,03
						<i>Siphonaria lessoni</i>	-	4,03
		Polyplacophora					-	0,67
				Chitonida			-	0,67
					Chaetopleuridae		-	0,67
						<i>Chaetopleura</i>	-	0,67
Annelida		Clitellata					<b>22,87</b>	<b>16,78</b>
				Haplotaxida			11,43	-
					Naididae		11,43	-
						Naididae no ident. 1	11,43	-
						Naididae no ident. 2	8,57	-
							2,86	-
		Polychaeta					22,86	-
				Phyllodocida			14,28	4,70
					Nereididae			3,36
						<i>Platynereis</i>	5,71	-
						Nereididae no ident.	-	3,36
					Phyllodocidae		2,86	-
						<i>Eulalia</i>	2,86	-
					Polynoidae		-	0,67
						Polynoidae no	-	0,67

				ident.		
			Glyceridae		-	0,67
				Glyceridae no ident.	-	0,67
		Palpata			2,86	-
			Sabellida		2,86	-
				Sabellida no ident.	2,86	-
		Eunicida			-	0,67
			Eunicidae		-	0,67
				Eunicidae no ident.	-	0,67
		Terebellida			2,86	-
			Terebellidae		2,86	-
				Terebellidae no ident.	2,86	-
		Otros Polychaeta no ident.			-	11,41
Nemertea					<b>11,43</b>	-
	Pilidiophora				11,43	-
		Heteronemertea			11,43	-
			Heteronemertea		11,43	-
				Heteronemertea no ident.	11,43	-
Arthropoda					<b>91,43</b>	<b>20,80</b>
	Crustacea				85,71	20,13
		Malacostraca			82,86	6,03
			Amphipoda		82,86	1,34
				Gammaridae	82,86	-
				Gammaridae no ident.	82,86	-
				Corophiidae	-	1,34
				<i>Monocorophium insidiosum</i>	-	1,34
		Decapoda			5,71	-
			Porcellanidae		5,71	-
				<i>Pachycheles</i>	5,71	-
		Isopoda			5,71	0,67
			Sphaeromatidae		5,71	-
				<i>Exosphaeroma/Pseudosphaeroma</i>	2,86	-
				<i>Sphaeroma</i>	2,86	-
			Isopoda no ident.		-	0,67
		Euphausiacea			-	0,67
			Euphausiacea Unid.		-	0,67
				Euphausiacea no ident.	-	0,67
		Tanaidacea			-	2,68
			Tanaididae		-	2,68
				<i>Tanais dulongii</i>	-	2,68
		Cumacea			-	0,67
			Cumacea no ident.		-	0,67
				Cumacea no ident.	-	0,67
	Hexanauplia				2,86	-
		Copepoda			2,86	-
			Cyclopoida		2,86	-

		Oithonidae		2,86	-
			<i>Oithona similis</i>	2,86	-
	Cirripedia			-	1,32
		Cirripedia no ident.		-	1,32
			Cirripedia no ident.	-	1,32
			Cirripedia no ident.	-	1,32
	Otros Crustacea no ident.		Crustacea no ident.	-	18,79
	Insecta			42,86	0,67
		Diptera		42,86	0,67
			Chironomidae	42,86	0,67
			<i>Chironomus</i>	2,86	-
			<i>Eukiefferiella</i>	5,71	-
			<i>Tanytarsus</i>	2,86	-
			Chironomidae no ident. 1	31,43	-
			Chironomidae no ident. 2 (larvae)	-	0,67
Echinodermata				-	0,67
	Echinoidea			-	0,67
		Camarodonta		-	0,67
			Temnopleuridae	-	0,67
			<i>Pseudechinus magellanicus</i>	-	0,67
Cnidaria				<b>2,86</b>	-
	Hydrozoa			2,86	-
		Anthoathecata		2,86	-
			Pandeidae	2,86	-
			<i>Amphinema</i>	2,86	-
Porifera				<b>14,28</b>	-
	Demospongiae			14,28	-
		Demospongiae no ident.		14,28	-
Chordata				<b>8,57</b>	<b>1,32</b>
	Ascidiacea			2,86	-
		Enterogona		2,86	-
			Enterogona no ident.	2,86	-
			Enterogona no ident. 1	2,86	-
	Actinopterygii			5,71	-
		Blenniiformes		2,86	-
			Blenniiformes no ident. 1	2,86	-
		Actinopterygii Unid.		5,71	-
			Actinopterygii no ident. 1	2,86	-
			Actinopterygii no ident. 2	5,71	-
	Fishes Unid.			-	1,32
Metazoa Unid.				5,71	-
			Metazoa no ident.	5,71	-

Ochrophyta			<b>82,86</b>	<b>2,68</b>
	Phaeophyceae		82,86	2,68
		Ectocarpales	48,57	-
		Acinetosporaceae	11,43	-
		Acinetosporaceae no ident. 1	2,86	-
		Acinetosporaceae no ident. 2	8,57	-
		Chordariaceae	40,00	-
		<i>Hecatonema</i>	14,28	-
		<i>Myrionema</i>	8,57	-
		<i>Microspongium</i>	8,57	-
		Chordariaceae no ident. 1	2,86	-
		Chordariaceae no ident. 2	2,86	-
		Chordariaceae no ident. 3	2,86	-
		Chordariaceae no ident. 4	2,86	-
		Ectocarpaceae	17,14	-
		<i>Ectocarpus</i> no ident. 1	14,28	-
		<i>Ectocarpus</i> no ident. 2	5,71	-
		Scytosiphonaceae	14,28	-
		<i>Scytosiphon</i>	5,71	-
		<i>Petalonia</i>	5,71	-
		<i>Planosiphon</i>	2,86	-
		Ectocarpales no ident.	5,71	-
		Ectocarpales no ident. 1	2,86	-
		Ectocarpales no ident. 2	2,86	-
		Dictyotales	40,00	-
		Dictyotaceae	40,00	-
		<i>Dictyota</i>	40,00	-
		Ralfsiales	40,00	-
		Ralfsiales no ident.	40,00	-
		Ralfsiales no ident. 1	40,00	-
		Ralfsiales no ident. 2	2,86	-
		Sphacelariales	2,86	-
		Sphacelariales no ident.	2,86	-
		Sphacelariales no ident. 1	2,86	-
		Laminariales	34,28	-

			Alariaceae	34,28	-
			<i>Undaria pinnatifida</i>	34,28	-
Rhodophyta				<b>31,43</b>	<b>2,68</b>
	Florideophyceae			28,57	-
		Ceramiales		22,86	-
			Rhodomelaceae	20,00	-
			<i>Polysiphonia</i>	2,86	-
			<i>Streblocladia</i>	2,86	-
			<i>Gredgaria</i>	17,14	-
			Ceramiales no ident.	2,86	-
			Ceramiales no ident.	2,86	-
		Corallinales		5,71	-
			Corallinaceae	2,86	-
			<i>Corallina</i> no ident.	2,86	-
			Corallinaceae no ident.	2,86	-
			Corallinaceae no ident.	2,86	-
	Bangiophyceae			5,71	-
		Bangiales		5,71	-
			Bangiaceae	5,71	-
			Bangiales no ident.	2,86	-
			Bangiaceae no ident.	2,86	-
Chlorophyta				<b>2,86</b>	<b>0,67</b>
	Ulvophyceae			2,86	-
		Ulvaes		2,86	-
			Ulvaceae	2,86	-
			<i>Ulva</i>	2,86	-
Otras Algae no ident.			Algae no ident.	-	<b>23,49</b>

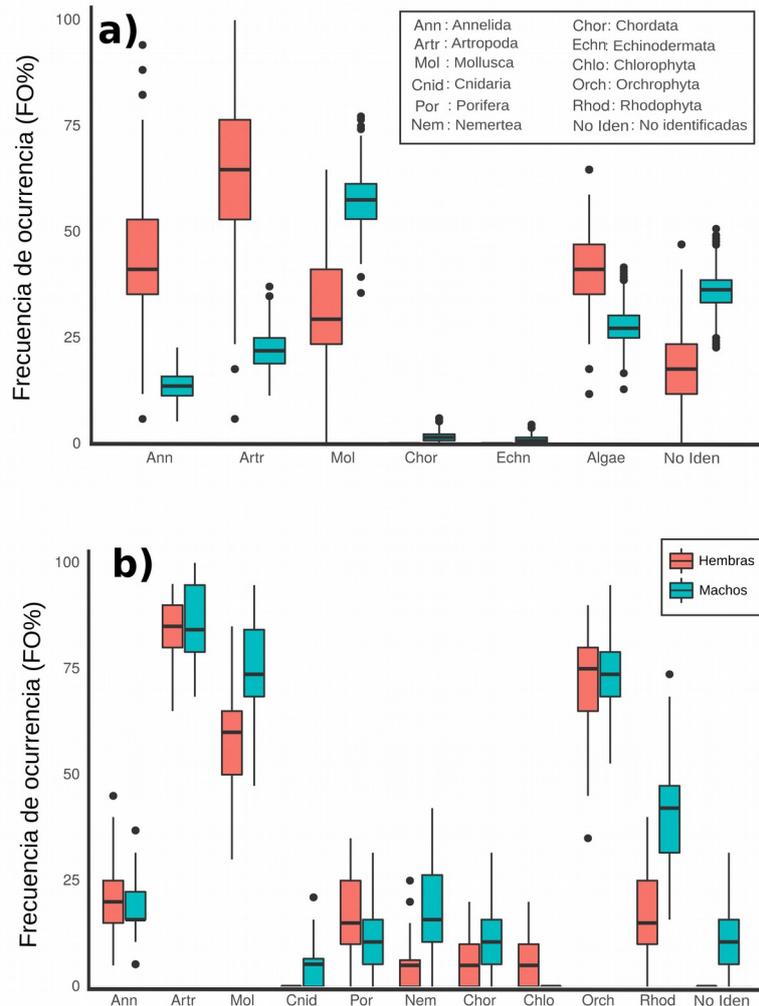


**Figura 4.2** Ítems presa encontrados en el estómago de los cangrejos verdes del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. **A)** restos de mitílidos, **B)** rádula de quitón, **C)** mandíbulas de poliqueto (Familia Nereidae), **D)** opérculo de gasterópodo (*Tegula patagonica*), **E)** Restos de tanaidaceo (*Tanais dulongii*) y **F)** material no identificado. Créditos de las fotos: Georgina Cordone.

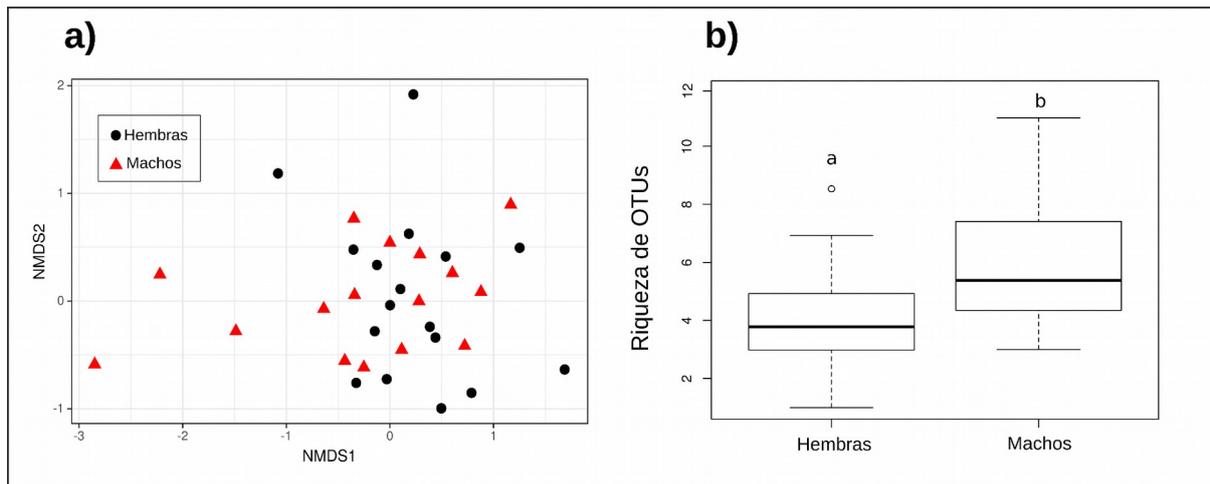
#### 4.3.2 ¿Existen diferencias en la dieta entre cangrejos hembras y machos en el Golfo Nuevo?

Las  $FO_{(vis)}$  simuladas y sus intervalos de confianza mostraron un alto grado de superposición entre hembras y machos observándose pequeñas diferencias. La diferencia principal fue que las hembras mostraron una mayor frecuencia de artrópodos en sus ítems presa y una menor frecuencia de moluscos comparadas con los cangrejos machos (Figura 4.3a); sin embargo esa diferencia no fue significativa ( $Wd^*_{(vis)} = 3,14$  y  $p\text{-valor}_{(vis)} = 0,058$ ). Para las  $FO_{(met)}$  se observaron diferencias aún menores en los grupos presa principales (Figura 4.3b) y tampoco se encontraron diferencias significativas ( $Wd^*_{(met)} = 0,85$  and  $p\text{-valor}_{(met)} = 0,66$ ). En concordancia las OTUs mostraron un alto grado de solapamiento entre hembras y machos en el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) (Figura 4.4a).

Sin embargo, sí se detectaron diferencias en la diversidad trófica entre hembras y machos. La riqueza de las OTUs fue significativamente mayor para los machos que para las hembras ( $5,9 \pm 2,3$  y  $3,9 \pm 1,9$ , respectivamente; GLM (Riqueza  $\sim$  Sexo):  $p\text{-valor} = 0,004658$ ;  $\chi^2 = 8,0075$ ) (Figura 4.4b y Anexo sección 7.3). De hecho, de las 64 OTUs consideradas presas solo 17 fueron compartidas entre hembras y machos (26%). Las presas compartidas corresponden a las OTUs más frecuentes, explicando así la falta de un agrupamiento en el ordenamiento (Figura 4.4a). Una gran proporción de los ítems se encontraron únicamente en los machos (52%, 33 OTUs), mientras que solamente un 22% (14 OTUs) se encontraron exclusivamente en las hembras. De esta manera, los cangrejos machos exhiben una diversidad trófica mayor.



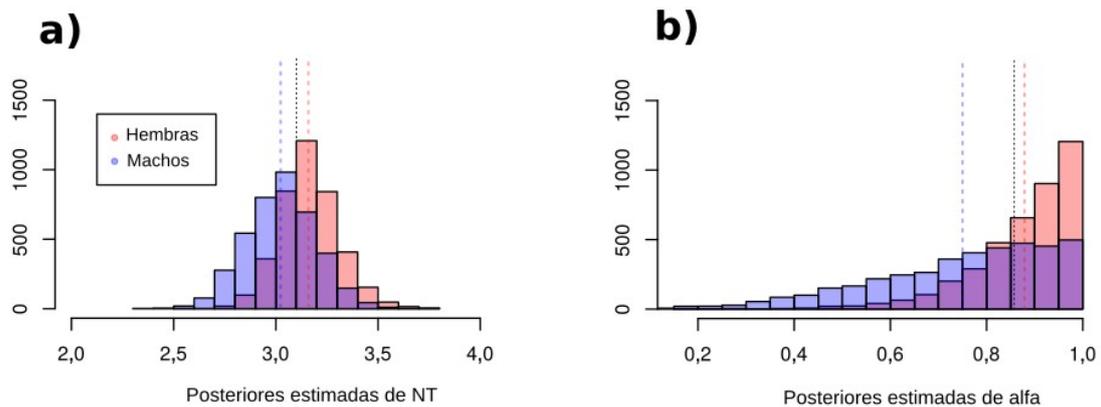
**Figura 4.3** Boxplots de la frecuencia de ocurrencia (FO) de los principales grupos de presas en la dieta del cangrejo verde del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. **a)** Inspección visual y **b)** Metabarcoding. Los límites de las cajas representan al primer y tercer cuartil (percentil 25 y 75 respectivamente), los bigotes representan máximos y mínimos. Los puntos corresponden a outliers (datos > 1,5\* IQR) y las líneas horizontales en negrita son las medianas.



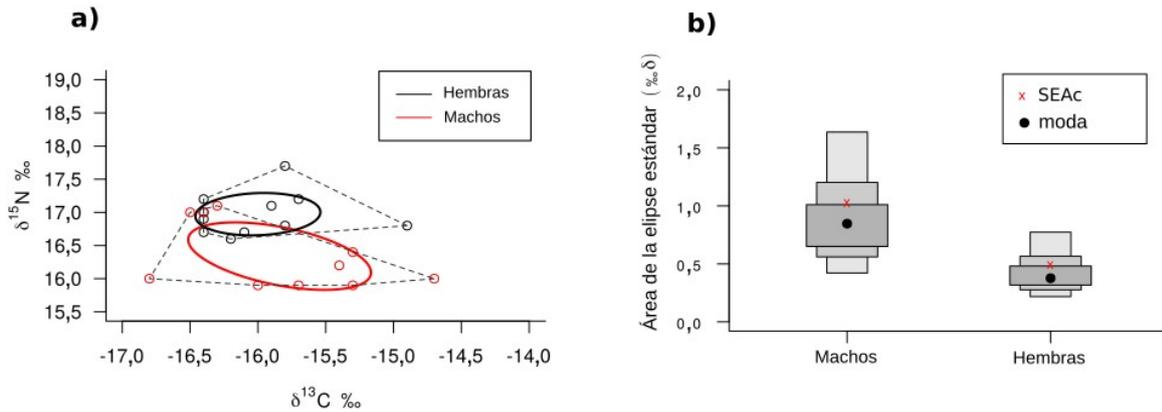
**Figura 4.4** Diferencias entre la dieta de hembras y machos del cangrejo verde del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. **a)** Ordenamiento NMDS de las muestras basados en el análisis de metabarcoding (OTUs) por sexo (hembras: rojo, machos: negro). Medida de distancia: Índice de Jaccard. **b)** Riqueza de OTUs por sexo. Las letras “a” y “b” indican diferencias significativas entre los sexos ( $p$ -valor= 0,004658;  $\chi^2 = 8,0075$ ).

Los análisis de isótopos estables (SIA) dieron resultados consistentes con los del metabarcoding. Los machos mostraron un nicho trófico mayor que las hembras con SEAc mayores ( $SEAc_{machos} = 1,03$  and  $SEAc_{hembras} = 0,51$ , Figura 4.5a). La reconstrucción bayesiana de la SEA mostró que la probabilidad de que las SEAs difieran es de  $p=0.05$  (Figura 4.5b). Sin embargo, se observa que existe cierto solapamiento entre las elipses estándar de hembras y machos (11,89% para los machos y 24,59% para las hembras) (Figura 4.5a y Figura 4.6). Con respecto al nivel trófico (NT), las hembras mostraron unas posteriores estimadas más altas que las de los machos ( $NT_{machos} = 3,02$  ,  $NT_{hembras} = 3,16$  y  $NT_{general} = 3,10$ ; Figura 4.7a). Sin embargo, las comparaciones no resultaron significativas ni para las posteriores estimadas del NT ni para las del alfa ( $\alpha$ ) (Tabla 4.2). Las posteriores estimadas de la contribución de

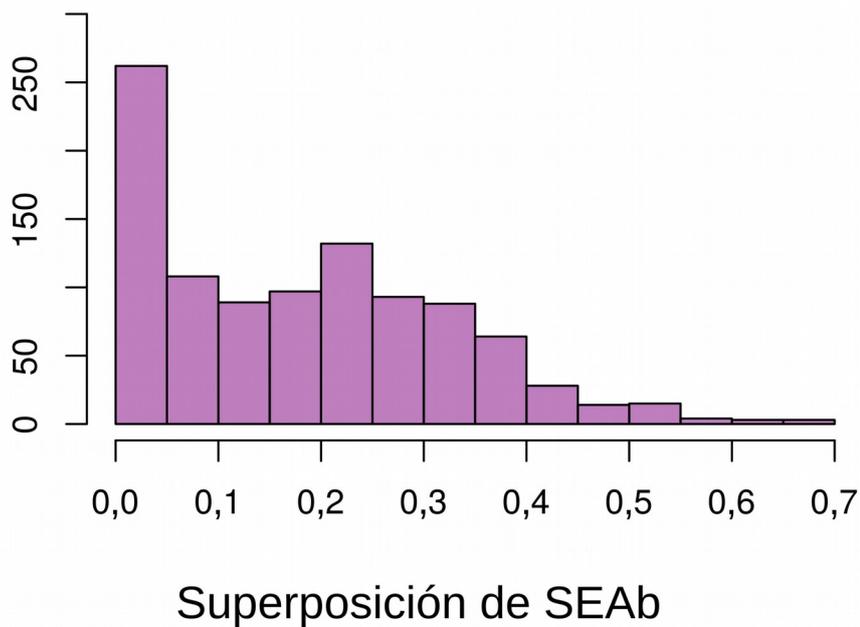
cada línea de base ( $\alpha$ ) mostraron que el camino de energía predominante en la nutrición de los cangrejos verdes proviene del fitoplancton y no de las macroalgas ( $\alpha_{\text{machos}} = 0,74$ ,  $\alpha_{\text{hembras}} = 0,88$  y  $\alpha_{\text{general}} = 0,86$ ; Figura 4.7b). Este resultado es consistente con los bivalvos (filtradores) como ítem presa más común.



**Figura 4.5** Posteriores estimadas del análisis de isótopos estables para los cangrejos verdes del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. a) Nivel trófico (NT) para cangrejos hembras y machos. b) Alfa ( $\alpha$ ) para cangrejos verde hembras y machos. Las medias se indican con líneas punteadas (machos: azul, hembras: rosa, ambos: negro).



**Figura 4.6** Análisis de isótopos estables de los cangrejos verdes del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. **a)** Valores de  $\delta^{15}\text{N}$  ‰ y  $\delta^{13}\text{C}$  ‰ para cangrejos verdes hembras y machos. Las elipses representan las elipses estándar para cada sexo corregidas para el tamaño de la muestra (SEAc). **b)** Área de elipse estándar (% 2) estimada por métodos bayesianos (SEAb) para cangrejos verdes hembras y machos.



**Figura 4.7** Histograma mostrando la superposición de una submuestra de 1000 SEAb simuladas para cangrejos verdes hembras y machos.

**Tabla 4.2** Comparaciones de las posteriores estimadas del nivel trófico (NT) y alfa ( $\alpha$ ) para cangrejos verdes hembras y machos del Golfo Nuevo, Patagonia, Argentina. No hay \*\* ya que ninguna de las probabilidades es superior a 0,95 (significativa).

	NT hembras	NT machos	$\alpha$ hembras	$\alpha$ machos
NT hembras	0,000	0,278	-	-
NT machos	0,722	0,000	-	-
$\alpha$ hembras	-	-	0,000	0,273
$\alpha$ machos	-	-	0,727	0,000

### 4.3.3 Hallazgos no relacionados con la dieta del cangrejo verde

El análisis de metabarcoding también reveló información complementaria no relacionada a la dieta pero relevante. En primer lugar, se detectaron secuencias de las dos especies hermanas, *C. maenas* y *C. aestuarii*, en la mayoría de las muestras de cangrejo verde. Este hallazgo sugiere que la población invasora de cangrejo verde en la costa patagónica es una población híbrida. Otra explicación posible es que se trate de una invasión conjunta de ambas especies con presencia de canibalismo. El canibalismo es común en otras poblaciones de cangrejo verde (Gehrels et al. 2017). Sin embargo, esta alternativa es menos probable debido a que no se observaron partes de *Carcinus* dentro de los estómagos en las inspecciones visuales y, además, la abundancia de las secuencias de las dos especies por muestra fue alta (Figura 7.2 en Apéndice). El otro resultado relevante fue que se detectaron secuencias correspondientes al género *Carcinonemertes*, un parásito nemertino conocido por infectar poblaciones de cangrejo verde que no ha sido registrado previamente en el sitio de estudio (Torchín et al. 1996; Bigatti y Signorelli 2018).

## 4.4 Discusión

### 4.4.1 ¿Qué comen los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn,

## **Golfo Nuevo?**

Los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn muestran una dieta amplia y omnívora consumiendo la mayoría de los filos presentes en el área de estudio. Los filos más reportados para la zona (moluscos, artrópodos, phaeophyceae, Rechimont et al. 2013) son también los ítem presa con las frecuencias de ocurrencias más altas en la dieta del cangrejo. Las rodofitas y los anélidos también se encontraron frecuentemente en las muestras de estómago pero con ocurrencias más bajas. Estos resultados son consistentes con los estudios en otras zonas geográficas donde los cangrejos se clasifican como omnívoros oportunistas que depredan en una amplia variedad de presas (Elnor 1981; Singh 1991; Pardal et al. 2006). Otras poblaciones de cangrejo verde, tanto invasoras como nativas, muestran una preferencia hacia los moluscos (bivalvos y gasterópodos) (Young y Elliot 2020). En nuestro caso, los moluscos se encontraron entre las presas más comunes en las inspecciones visuales pero en el análisis de metabarcoding el ítem presa más frecuente fueron los anfípodos de la familia Gammaridae (en más del 80% de las muestras). El análisis de metabarcoding también reveló la presencia de otros ítem presa como nemertinos, poríferos y ascidias que no se observaron en las inspecciones visuales.

El análisis de metabarcoding también brindó una descripción detallada de la diversidad algal en la dieta de los cangrejos. Las algas se detectaron en otros estudios de dieta de cangrejo verde pero la identificación basada en inspecciones visuales es típicamente muy pobre (Cohen et al. 1995; Pardal et al. 2006; Wilcox y Rochette 2015). Esto se debe a que usualmente se encuentra muy poco material algal y es difícil identificarlo. Los análisis basados en ADN representan una clara mejoría a la hora de reconocer taxones que son difíciles de identificar en muestras degradadas (Smith et al. 2005; García-Robledo et al. 2013;

Taberlet et al. 2018). Aunque las algas se detectaron frecuentemente en la dieta de los cangrejos, el análisis de isótopos estables reveló que la principal contribución a la dieta del cangrejo proviene de la vía pelágica a través de la cadena alimentaria del fitoplancton. De esta manera, los cangrejos verdes en el intermareal de Puerto Madryn se alimentan de manera oportunista consumiendo principalmente bivalvos y anfípodos. Junto a ellos también ingieren algunas algas pero estas no contribuyen significativamente a su nutrición.

#### **4.4.2 ¿Existen diferencias en la dieta entre cangrejos hembras y machos?**

Los resultados de este capítulo indican que existen algunas diferencias en las dietas de los cangrejos hembras y machos. Sugiriendo así que los sexos no son tan equivalentes desde el punto de vista trófico como se pensaba previamente (Spooner et al. 2007; Young y Elliot 2020). Los cangrejos hembras y machos tienen una dieta similar y similares niveles tróficos (NT) pero los machos tienen una dieta más amplia que las hembras (mayor diversidad trófica). Esta diferencia se evidencia en el nicho isotópico y en la riqueza de las OTUs. Una posible explicación de que los machos tengan una diversidad trófica mayor es la diferencia de comportamiento entre los sexos. Las hembras de cangrejo verde se encuentran usualmente en aguas de mayor profundidad y pasan más tiempo de su vida en el submareal (Reid et al. 1997; Klassen y Locke 2007). Se cree que los cangrejos verdes migran hacia el intermareal para alimentarse; entonces, las hembras pasando menos tiempo en el intermareal tienen menos chances de encontrarse con presas raras y en consecuencia una diversidad trófica menor (Dare y Edwards 1981). Otra explicación posible es el dimorfismo sexual de la quela. Los cangrejos machos poseen una quela maestra más grande y fuerte capaz de influir en el tiempo de manipulación, la tasa de alimentación y el consumo de energía (Elner 1980; Howard et al. 2018). En este contexto, si los machos pueden manipular su comida de manera

más rápida y gastan menos tiempo por ítem alimentario entonces tienen más tiempo para buscar comida. De esta manera, no solo pueden comer más sino que además aumentan sus oportunidades de encontrarse con ítem presa raros. Otra posibilidad es que los ítem presa raros que consumen los cangrejos machos sean presas de mayor tamaño o de mayor dureza que las hembras no sean capaces de manipular dado el menor tamaño de su quela. Esta es una posibilidad plausible pero que no puede ser comprobada fácilmente con los resultados aquí obtenidos. La mayor riqueza trófica observada en la dieta de los machos es indicada por un mayor número de OTUs. Las OTUs pueden identificarse a nivel de especie pero debido a la poca información sobre especies del hemisferio sur en las bases de datos no fue posible una buena identificación para este caso de estudio (la mayoría de los ítem presa detectados por metabarcoding fueron identificados a nivel de género o, incluso, en categorías superiores). Además, la información genética no aporta información sobre el estadio del desarrollo, ni del tamaño, ni de otras características de las presas. De esta manera, un cangrejo macho podría contener ADN en su estómago que coincida con presas cuyos adultos sean de tamaño grande y difíciles de manipular para las hembras pero estar consumiendo las larvas u organismos juveniles de esta especie. Para evaluar si las presas raras que consumen los cangrejos machos son de mayor tamaño o más difíciles de manipular por las hembras los estudios basados en ADN no son los más indicados. Para este fin deberían desarrollarse otro tipo de estudios. La observación de contenido estomacal puede dar información acerca del estadio del desarrollo (larva u adulto) pero dado que los cangrejos trituran a sus presas también es difícil estimar el tamaño de las presas antes de ser consumidas. Una manera posible de responder a esta pregunta es combinar la información de observación directa a campo con experimentos de laboratorio donde se compare la capacidad de los machos y las hembras de consumir presas de distinto tamaño. Spooner y colaboradores (2007) observaron en condiciones de laboratorio

que las hembras de cangrejo verde no prefieren las presas más fáciles de manipular. Este resultado se obtuvo comparando dos especies de presas de Mount Batten, Plymouth en el Reino Unido. Es necesario repetirlo con más especies presas del Golfo Nuevo para tener indicios de las diferencias entre sexos en la población de cangrejo verde de la Patagonia.

Finalmente, es importante notar que la superposición de la dieta entre ambos sexos sigue siendo alta y que las diferencias son más bien sutiles. Nuevos estudios de dieta que se enfoquen en la estacionalidad serían de gran ayuda para explorar estas diferencias en la Patagonia Argentina.

#### **4.4.3 ¿Contribuye el uso de técnicas distintas de ecología trófica a alcanzar una descripción más completa de la dieta del cangrejo verde?**

La utilización de técnicas complementarias de ecología trófica, como los análisis de metabarcoding y los análisis de isótopos estables, contribuyen a obtener nuevos resultados que pasarían desapercibidos con las técnicas tradicionales como las inspecciones visuales del contenido estomacal. Este estudio se suma a trabajos recientes en el área de la ecología trófica que demuestran la efectividad de combinar análisis de metabarcoding con SIA para estudios de dieta (Compson et al. 2019; Whitaker et al. 2019). El metabarcoding contribuye al conocimiento de la riqueza de la dieta y provee información cuantitativa sobre la misma. El análisis de isótopos estables permite estimar el nivel trófico de las especies y conocer los caminos tróficos (qué fuentes de energía predominan en la nutrición de una especie). La combinación de estas dos técnicas provee información sobre distintos aspectos de la ecología trófica como las relaciones interespecíficas presa-depredador y las diferencias intraespecíficas (por ejemplo diferencias entre los sexos). En particular, se observaron diferencias entre las dietas de hembras y machos relacionadas a la amplitud del nicho trófico

y se alcanzó una mayor resolución taxonómica de la dieta gracias a la utilización del análisis de metabarcoding.

Sin embargo, es importante destacar que las inspecciones visuales no fueron redundantes y que también proveen información relevante. Las inspecciones visuales permitieron descartar la posibilidad del canibalismo, apoyando la hipótesis de una población híbrida de *C. maenas* y *C. aestuarii*, y aportaron información sobre ítems presa no detectados por el metabarcoding (por ejemplo: *Siphonaria lessoni* o *Pseudechinus magellanicus*). Estos ítem presa detectados en las inspecciones visuales pero no en el análisis de metabarcoding son presas reales del cangrejo y no falsos positivos ya que se han detectado previamente como ítem presa en otras localizaciones geográficas y son conspicuos en el intermareal. Además, los cangrejos verdes son capaces de consumirlos en experimentos de laboratorio, en particular se ha observado el consumo de *Siphonaria lessoni* en laboratorio. De hecho, esta discrepancia entre el análisis de metabarcoding y la inspección visual está demostrando ciertas falencias del análisis de metabarcoding. En primer lugar, los primers usados para el análisis de metabarcoding no son perfectamente universales por lo cual existen taxones para los cuales la probabilidad de amplificación es menor (principalmente los peces y algas pero también algunas especies de moluscos). Además, algunos taxones presentes en los contenidos estomacales no se encuentran presentes en las bibliotecas de referencia. Estos faltantes en las bases de datos son particularmente relevantes para el hemisferio sur. Asimismo, algunas partes duras de ciertas especies pueden sobrevivir a la digestión y ser reconocibles aun cuando todo el ADN se ha degradado. Por lo cual las inspecciones visuales siguen siendo relevantes en los estudios de dieta y pueden brindar información complementaria a los análisis moleculares, particularmente en ambientes poco secuenciados como la Patagonia argentina.

Finalmente, la utilización de tres técnicas complementarias permitió entender mejor la biología trófica de los cangrejos verdes en un sitio recientemente invadido. Fue posible describir la dieta, estimar la posición trófica de los cangrejos y también observar diferencias no notadas previamente entre hembras y machos.

## **Capítulo 5: Efecto de la incorporación del cangrejo verde *Carcinus maenas* en la red trófica del intermareal Patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo)**

### **5.1 Introducción**

La introducción de especies invasoras es una de las principales causas de la declinación de especies y pérdida de biodiversidad (Clavero y García-Berthou 2005; Doherty et al. 2016). Se la reconoce como uno de los factores que generan más cambios en la naturaleza e impacta sobre los servicios ecosistémicos perjudicando los sistemas económicos y sociales (Vitousek et al. 1997; Pejchar y Mooney 2009). Una vez que una especie invasora llega a una nueva localidad, establece interacciones ecológicas con las especies residentes. Estas nuevas interacciones pueden tener efectos positivos o negativos sobre las especies nativas y la red trófica local (David et al. 2017). El impacto de las invasiones biológicas sobre las comunidades es difícil de predecir ya que existen varios mecanismos directos e indirectos de interacción entre las especies invasoras y las especies residentes (Thomsen et al. 2011a, b). La depredación es un mecanismo directo que termina, generalmente, con la disminución de las poblaciones nativas y que puede llevar a extinciones locales (Bruno et al. 2005; David et al. 2017). La explotación y la competencia aparente son mecanismos indirectos que también pueden causar reducciones poblacionales (White et al. 2006; David et al. 2017). Por otro lado, las especies invasoras pueden tener efectos positivos en las especies residentes. De hecho, los invasores pueden aumentar la disponibilidad de alimentos y crear hábitats nuevos (Rodríguez 2006; Thomsen et al. 2010; Thomsen et al. 2014). La complejidad de las invasiones biológicas requiere de una perspectiva integral; en este sentido, una buena aproximación para el estudio de las invasiones es la utilización de redes ecológicas (Frost et al. 2019). Estudiar los efectos de las especies invasoras en las redes tróficas locales puede

llevar a un mayor entendimiento acerca de los procesos y patrones que rigen a las invasiones biológicas (Smith-Ramesh et al. 2017). El impacto de los invasores en una red trófica depende tanto de la invasibilidad de la red como de su estructura topológica (Hui et al. 2016; Smith-Ramesh et al. 2017). Las redes tróficas con mayor biodiversidad suelen ser más resistentes a las invasiones; sin embargo, las comunidades más diversas también albergan más especies invasoras (Fridley et al. 2007; Tilman et al. 2014; David et al. 2017). Por estas razones, conocer la estructura topológica y las nuevas interacciones de los invasores es crucial para entender cómo una invasión biológica particular puede afectar a un ecosistema local.

Los ambientes intermareales se localizan en la interfase entre la tierra y el mar. En los intermareales conviven una gran diversidad de especies, desde macroalgas y consumidores bentónicos sésiles, hasta organismos móviles del plancton y del necton que interactúan entre sí en un complejo entramado de relaciones ecológicas (Boschi y Cousseau 2004). Estos organismos se encuentran sujetos a duras condiciones físicas tales como una gran amplitud térmica, una alta exposición a la radiación solar y la acción del oleaje (McQuaid y Branch 1984; Denny y Wetthey 2001; Tomanek y Helmuth 2002). Los intermareales rocosos se encuentran entre los ecosistemas más productivos del mundo y son claves para la transferencia de energía entre el ambiente marino y el terrestre (por ejemplo Hori y Noda 2001; Ellis et al. 2007). Al encontrarse en la interfaz tierra-mar, los intermareales son también ambientes de alta accesibilidad para el ser humano. La fácil accesibilidad, combinada con una rica biodiversidad y las condiciones físicas extremas situaron estos ambientes como unos de los predilectos por los ecólogos y las ecólogas de comunidades para el desarrollo de teoría ecológica y experimentación a campo (e.g. Connell 1972; Paine 1966; Paine 1994; Tomanek y Helmuth 2002). Sin embargo, esta misma accesibilidad es la que los

ha vuelto especialmente propensos a distintos factores de estrés como la contaminación o la introducción de especies invasoras (Thompson et al. 2002). Es tal la susceptibilidad de estos hábitats a la introducción de especies invasoras que se ha llegado a registrar el reemplazo de una especie invasora ya establecida por otra recién llegada. Este es el caso de las costas de Nueva Inglaterra (EEUU) donde el cangrejo verde (*Carcinus maenas*), especie invasora establecida hace tiempo en el ecosistema, se vio reemplazada por otra especie de cangrejo invasor: el cangrejo costero asiático *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan 1835) (Lohrer y Whitlatch 2002; Kraemer et al. 2007; Griffen 2011).

Los intermareales rocosos de las costas argentinas muestran ciertas particularidades con respecto a los intermareales de otras partes del mundo. Típicamente, en los intermareales rocosos, existen invertebrados de gran tamaño que, como depredadores tope, ejercen un efecto significativo en la regulación de la estructura y la diversidad de la comunidad (Paine 1966; Menge y Sutherland 1976; Paine et al. 1985). Sin embargo, en los intermareales rocosos de las costas argentinas, los depredadores suelen ser pequeños y se encuentran en frecuencias bajas (Palomo et al. 2019). Estas diferencias funcionales modifican la importancia de los factores que regulan las comunidades intermareales argentinas. En las costas rocosas patagónicas, donde los intermareales se encuentran sujetos a duras condiciones físicas de desecación, la presión de los consumidores es baja y la estructura de la comunidad se encuentra determinada por factores ambientales (Bertness et al. 2006; Hidalgo et al. 2007). En este sentido, la biodiversidad de los intermareales de la costa patagónica se ve sostenida por procesos de facilitación en los cuales especies ingenieras, como los bivalvos *Perumytilus purpuratus* (Lamarck 1819) y *Brachidontes rodriguezii* (d'Orbigny 1842), ofrecen refugio a otras especies (Gutiérrez et al. 2003, 2011; Silliman et al. 2011).

A pesar de que en la costa argentina se registraron 129 especies introducidas y 72 especies criptogénicas, es poco lo que se sabe de los impactos de estas especies sobre los ecosistemas (Orensanz et al. 2002; Palomo et al. 2019; Schwindt et al. 2020). Por ejemplo, se registró el desplazamiento de moluscos nativos luego de la invasión del cirripedio *Balanus glandula* (Darwin 1854) en el intermareal del Golfo Nuevo (Cuevas et al. 2006; Schwindt 2007). También se observó que el poliqueto invasor *Boccardia proboscidea* (Hartman 1940) desencadenó una disminución en el número de individuos, el número de taxones y la diversidad en la zona intermareal de Mar del Plata (Elías et al. 2015). Otro caso estudiado mostró que la presencia del alga parda invasora *Undaria pinnatifida* (Suringar 1873) está asociada a una menor riqueza y diversidad de las algas nativas en el submareal del Golfo Nuevo (Casas et al. 2004), un aumento de la diversidad de invertebrados bentónicos en parches con *Undaria* y una pérdida de refugio para los peces de arrecifes (Irigoyen et al. 2011a y 2011b).

Como se mencionó en el capítulo anterior, el cangrejo verde (*C. maenas*) ha invadido recientemente el intermareal rocoso patagónico del Golfo Nuevo (Figura 5.1). Los cangrejos verdes son depredadores voraces y su incorporación en el intermareal implica la aparición de una especie con la capacidad de ejercer una fuerte presión de depredación que no existía previamente en el ecosistema (Hidalgo et al. 2007). Los cangrejos verdes han provocado impactos negativos en todo el mundo afectando poblaciones de moluscos, como *Mytilus edulis*, ostras americanas *Crassostrea virginica* (Gmelin 1791) y *Nutricola tantilla* (Gould 1853) e, incluso, cangrejos de otras especies como *Cancer irroratus* (Say 1817) y *Hemigrapsus oregonensis* (Dana 1851) (Grosholz et al. 2000; Poirier et al. 2017). También han causado importantes pérdidas económicas en pesquerías de bivalvos como en el caso de la almeja *Mya arenaria* (Linnaeus 1758) en Nueva Inglaterra (Glude 1955; Tan y Beal 2015;

Young y Elliot 2020). En Argentina, recientemente se observó una disminución drástica de las poblaciones de los mejillines *P. purpuratus* y *B. rodriguezii* en las costas del Golfo Nuevo (Mendez et al. 2021). Actualmente se desconocen las causas de esta mortalidad masiva y no es posible establecer si se relaciona con la invasión del cangrejo verde o con factores ambientales. Desde la llegada de los cangrejos verdes, las especies de cangrejos nativos *Cyrtograpsus angulatus* (Dana 1852) y *Cyrtograpsus altimanus* (Rathbun 1914) son mucho más difíciles de encontrar en el intermareal rocoso patagónico (observación personal). McDonald y colaboradores (2001) observaron que el cangrejo verde es capaz de competir y desplazar cangrejos juveniles de la especie *Metacarcinus magister* (Dana 1852). En este sentido, el cangrejo verde podría estar compitiendo con las especies nativas de cangrejos locales, como *C. angulatus* y *C. altimanus*, y esa podría ser la causa de la aparente disminución en la abundancia de estos cangrejos. Sin embargo, la competencia no es la única explicación plausible. Si bien en el Capítulo 4 no se detectaron las especies de *Cyrtograpsus* como ítem presa del cangrejo verde, se detectaron restos de crustáceos no identificados en las inspecciones visuales que podrían pertenecer a individuos de estas especies.

Los cangrejos invasores pueden tener un impacto negativo en la estructura de la comunidad no solo por el aumento de la presión de depredación, sino también al interferir con los procesos de facilitación y establecer relaciones de competencia con otras especies. En el hemisferio Norte, se ha observado que la presencia del cangrejo verde induce cambios morfológicos en otras especies del intermareal. El caracol *Littorina obtusata* (Linnaeus 1758) desarrolla conchas más gruesas, más pesadas y resistentes en presencia del cangrejo verde tanto en el campo como en el laboratorio (Trussell 1996; Trussell 2000; Trussell y Smith 2000). Sin embargo, el desarrollo de este tipo de defensas tiene consecuencias negativas para los caracoles ya que están asociadas a una reducción significativa del tamaño corporal; esto

trae consecuencias negativas en la fecundidad que, en gasterópodos, usualmente se correlaciona positivamente con el tamaño (Spight y Emlen 1976; Palmer 1983; Trussell y Smith 2000). Este mismo patrón se observó en mitílidos, *M. edulis* (Linnaeus 1758), que en presencia del cangrejo verde presentan un caparazón engrosado (Freeman y Byers 2006). De esta manera, los cangrejos verdes pueden desencadenar tanto efectos directos como indirectos en las especies y las redes tróficas patagónicas y propagar estos efectos en forma de cascadas (Ripple et al. 2016). Por ejemplo, en el caso de Norte América, se observó que el cangrejo verde al depredar sobre el caracol *Littorina littorea* (Linnaeus 1758) disminuye la presión de herbivoría sobre el alga verde *Ulva intestinalis* (Linnaeus 1753) (Lubchenco 1978). Esto incide negativamente en el alga roja *Chondrus crispus* (Stackhouse 1797) que es competitivamente inferior a *U. intestinalis* (Lubchenco 1978; Snyder y Evans 2006). Romanuk et al. (2017) demostraron, mediante simulaciones, que las cascadas tróficas de este tipo son más frecuentes cuando los invasores son consumidores secundarios con muchas presas y pocos depredadores. Por ello, el cangrejo verde se identifica como una amenaza para la comunidad del intermareal dada su dieta diversa, con un alto número de presas y ocupando el tercer nivel trófico (Capítulo 4). Es lógico pensar que los cambios desencadenados por el cangrejo verde comenzarán con su presa preferida: los moluscos, especialmente los bivalvos, y los crustáceos, y luego podrían propagarse a otros componentes de la red trófica (White et al. 2006; Davies et al. 2017). La alta tasa de depredación de especies ingenieras como los mitílidos constituirá una pérdida de refugio para otras especies intermareales lo que podría resultar en una marcada disminución de la biodiversidad (Hidalgo et al. 2007). Se ha observado que las poblaciones invasoras de cangrejos verde establecidas recientemente tienen tasas de forrajeo más altas que aquellas poblaciones establecidas hace tiempo (Rosson et al. 2012). Por lo cual, es esperable que los cambios más drásticos en la red trófica del

intermareal ocurran en las primeras etapas de la invasión hasta que un nuevo estado de equilibrio sea alcanzado. Este nuevo estado de equilibrio podría caracterizarse por graves consecuencias sobre las poblaciones nativas e incluso la extinción local de algunas especies. Por estas razones, es estratégico estudiar el efecto que la invasión del cangrejo verde podría desencadenar en la red trófica local antes de que estos cambios sucedan en el ecosistema.

El objetivo de este capítulo es, entonces, estudiar los efectos directos (por depredación) e indirectos (por competencia) de la invasión del cangrejo verde *Carcinus maenas* sobre la estabilidad y estructura de la red trófica del intermareal de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina).



**Figura 5.1** Fotografía de un ejemplar de cangrejo verde (*Carcinus maenas*) tomada en el intermareal rocoso de punta cuevas en marzo del 2022 (Puerto Madryn, Golfo Nuevo). Crédito de la foto: Georgina Cordone.

## **5.2 Materiales y métodos**

### **5.2.1 Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo**

Para armar la red trófica del intermareal, se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva de publicaciones científicas (tesis de licenciatura, tesis de doctorado y artículos científicos) con información de dieta de los organismos presentes en el área de estudio: el intermareal rocoso patagónico del Golfo Nuevo. Solo se consideraron las especies que habitan el intermareal rocoso, las especies del intermareal arenoso no fueron incluidas en este estudio. Se consideraron los trabajos de dieta principalmente de observación de contenido estomacal, heces y regurgitados. Para los organismos de los cuales no había registros de dieta en la zona, se consideraron trabajos de zonas cercanas o ecosistemas de características similares. Luego del armado de la red, se consultó con expertos de los distintos grupos taxonómicos: invertebrados marinos, peces y aves. Producto del asesoramiento con los expertos de la zona, se modificaron algunas interacciones tróficas y se agregaron nuevas interacciones no reportadas en la literatura. De esta manera, se logró una resolución alta en la red del intermareal rocoso para la mayoría de los grupos taxonómicos. Dentro de los invertebrados marinos existe una heterogeneidad muy grande en cuanto a la información trófica conocida. Existe bastante información trófica sobre moluscos y artrópodos pero no así sobre poliquetos. Se han estudiado aspectos taxonómicos y ecológicos de los poliquetos del Mar Argentino pero se carece prácticamente de información trófica (Elías y Orensanz 2014; Diez et al. 2015; Elías et al. 2017). A los fines de esta tesis, fue posible lograr una identificación satisfactoria de los poliquetos agrupándolos en familias. Sin embargo, es relevante resaltar la falta de información sobre la dieta de este grupo de organismos para alentar futuros estudios.

Para incorporar al cangrejo verde en la red del intermareal, se tomó como base la información de la dieta del cangrejo obtenida en el Capítulo 4. De esta manera, se consideraron como presas del cangrejo aquellos ítems identificados por la inspección visual y el análisis de metabarcoding considerando la información aportada por el análisis de isótopos estables. En total se identificaron 30 presas del cangrejo verde y se incorporaron dichas interacciones en la red trófica del intermareal. Si bien el análisis de metabarcoding detectó una variedad alta de especies de algas, las algas no se consideraron presas del cangrejo. Esta decisión se basó en que las algas ocurrieron de manera esporádica en las inspecciones visuales de los estómagos, constituyendo poco material, y que el análisis de isótopos estables demostró que las mismas no son asimiladas en los músculos de los cangrejos. Además, se ha observado, en estudios del hemisferio Norte, que los cangrejos verdes prefieren el consumo de bivalvos y anfípodos y evitan introducir algas en su dieta (Griffen 2011). Además, se incorporó una interacción trófica del cangrejo verde con la gaviota cocinera *Larus dominicanus* (Lichtenstein 1823) debido a que se registró recientemente que la gaviota consume cangrejo verde (Yorio et al. 2020). De esta manera, la red del intermareal quedó conformada a partir de la información recabada de la literatura, la consulta a expertos y la información obtenida de la dieta del cangrejo en esta tesis.

### **5.2.2 Efectos directos**

Para evaluar los efectos directos (por depredación) del cangrejo en la red trófica, se describieron y compararon la red del intermareal sin cangrejo verde y la red del intermareal con cangrejo verde. La descripción y comparación de las redes se hizo de igual manera que en los Capítulos 2 y 3 (ver Materiales y Métodos de sendos capítulos). Se calcularon el largo de camino característico (*CPL*), el coeficiente de agrupamiento (*CC*) y el nivel trófico

promedio ( $NT_{promedio}$ ). Se calculó la distribución de grado ( $DD_i$ ) para las redes con y sin cangrejo y se ajustó por máxima verosimilitud dicha distribución a las formas funcionales: Poisson, exponencial y *power-law* (potencial). Se seleccionó la forma funcional de mejor ajuste por el criterio de información de Akaike (Burnham y Anderson, 2003; Clauset et al. 2009). Se calcularon la Omnivoría ( $O$ ), la Modularidad ( $Mod$ ), el Quasi Sign-Stability ( $QSS$ ) y la medida de robustez  $R50$  para ambas redes. Para las comparaciones de las métricas de estructura y de los indicadores de estabilidad, se calculó el tamaño del efecto por el desplazamiento cuantílico ( $Q$ ) siguiendo el criterio de magnitud de Wilcox 2019: indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ )

### 5.2.3 Efectos indirectos

Cómo se mencionó en la Introducción (sección 5.1) los cangrejos verdes pueden afectar a otras especies de la red trófica no solo de manera directa, sino también al establecer otro tipo de interacciones ecológicas. Un tipo de interacciones que pueden establecer las especies invasoras con las especies residentes es la competencia (McDonald et al 2001; Ciancio et al. 2008; Layman y Allgeier 2012). Disponiendo de la información de la red trófica, es posible identificar probables interacciones de competencia a través de los grafos secundarios. Todas las redes tróficas están asociadas a dos grafos secundarios: el grafo de enemigos comunes y el grafo de superposición de nicho. El primero se construye vinculando a las presas que comparten al menos un depredador y el segundo vinculando a los depredadores con al menos una presa en común (Bersier 2007). Estos grafos son útiles ya que explicitan las interacciones indirectas entre los depredadores y presas de un ecosistema y pueden servir para elucidar mecanismos entre especies como, por ejemplo, la competencia aparente (Holt y Lawton 1994). La competencia aparente es cuando dos especies son presas

de un mismo depredador y sus abundancias se ven correlacionadas negativamente a través de la presión de depredación que ejerce el depredador común y no por una relación de competencia por recursos.

Para establecer posibles interacciones de competencia del cangrejo verde con las otras especies de la red trófica se construyó el grafo de superposición de nicho (Figura 7.3 en Apéndice). A partir de este grafo se identificaron las especies que compartieron más del 75% de sus presas con el cangrejo verde como especies susceptibles a la competencia. Las especies exclusivamente detritívoras no fueron consideradas ya que el detrito posee una dinámica particular, ajena a la dinámica de especies biológicas, y no es esperable que el cangrejo verde cause una disminución significativa del detrito como si de la abundancia de otras especies (Moore et al. 2004; Srivastava et al. 2009). De esta manera, se identificaron dos tipos de especies que pueden competir con el cangrejo verde: **i)** especies móviles y **ii)** especies sésiles o poco móviles (Tabla 5.1). Las especies móviles corresponden a organismos que tienen la capacidad de consumir presas por fuera del intermareal (aves y peces con rangos de acción más amplios que el intermareal rocoso), mientras que las especies sésiles o poco móviles son especies con rangos de acción más chicos, dentro del intermareal, que dependen fundamentalmente de este ambiente para su supervivencia. Estas características provocan que el efecto que el cangrejo tenga sobre ambos tipos de especies sea diferente y tenga distinta probabilidad de ocurrir, es por esta razón que se diferenciaron en dos grupos. El efecto esperable sobre las especies móviles es un corrimiento de las mismas a zonas con menor presión de competencia (menor abundancia de cangrejo verde) mientras que el efecto esperable sobre las especies sésiles y poco móviles es una extinción local en aquellos sitios con mayor presión de competencia (mayor número de cangrejos). Un corrimiento por parte de las especies móviles hacia un parche con menor presión de competencia, es más probable

que la extinción local de las especies sésiles. La extinción local de las especies sésiles requiere que las larvas asentadas no prosperen, ni siquiera en forma subóptima, mientras que el corrimiento de las especies móviles implica un cambio comportamental de los organismos que ya se encuentran en el sitio.

**Tabla 5.1** Clasificación de las especies susceptibles de competir con el cangrejo verde, aquellas que comparten más del 75% de sus presas con el cangrejo, según su capacidad de movimiento: móviles, sésiles o poco móviles.

Característica	Especies susceptibles
Móviles	<i>Calidris alba</i> Pallas 1764, <i>Charadrius falklandicus</i> Latham 1790, <i>Helcogrammoides cunninghami</i> Smitt 1898, <i>Ribeiroclinus eigenmanni</i> Jordan 1888, <i>Patagonotothen cornucola</i> Richardson 1844, <i>Patagonotothen sima</i> Richardson 1845
Sésiles o poco móviles	<i>Anthothoe chilensis</i> Lesson 1830, <i>Diadumene lineata</i> Verrill 1869, <i>Pachycheles chubutensis</i> Boschi 1963, <i>Serolis</i> sp. Leach 1818, <i>Trophon geversianus</i> Pallas 1774

A partir de esta información se plantearon tres escenarios: **i)** remoción de especies móviles, **ii)** remoción de especies sésiles o poco móviles y **iii)** remoción de especies móviles y especies sésiles o poco móviles. Estos tres escenarios representan el efecto indirecto causado por el cangrejo verde al incorporarse en la red trófica del intermareal. Respectivamente serán nombrados como: Indirectos 1, Indirectos 2 e Indirectos 3. Luego de plantear los tres escenarios, se calcularon y compararon las métricas de estructura (*CPL*, *CC* y  $NT_{promedio}$ ), los indicadores de estabilidad (*O*, *Mod* y *QSS*) y el *R50* contra la red sin perturbar de la misma manera que en la sección anterior (Sección 5.2.2).

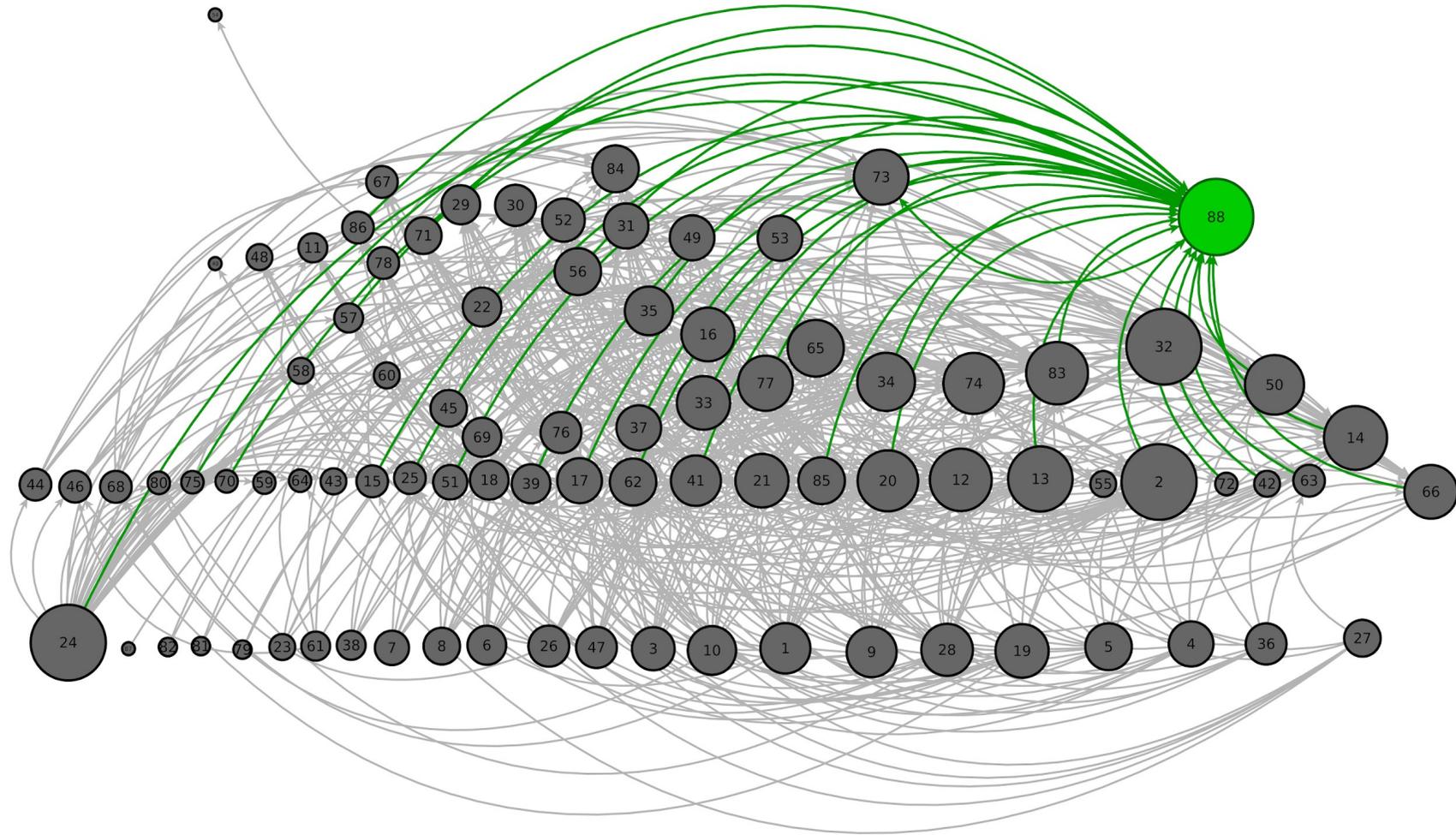
Los cálculos de las métricas de redes para los efectos directos e indirectos se realizaron con el paquete de R ‘*multiweb*’ (Saravia 2019), las distribuciones de grado se ajustaron con el paquete ‘*powerRlaw*’ (Gillespie 2014), el tamaño del efecto se calculó con el

paquete ‘WRS2’ (Mair y Wilcox 2020) y el *R50* se calculó a partir del código disponible en el Apéndice (sección 7.1.2). La base de datos con la red del intermareal se subió a la plataforma FigShare (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.19401227>).

### **5.3 Resultados**

#### **5.3.1 Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo**

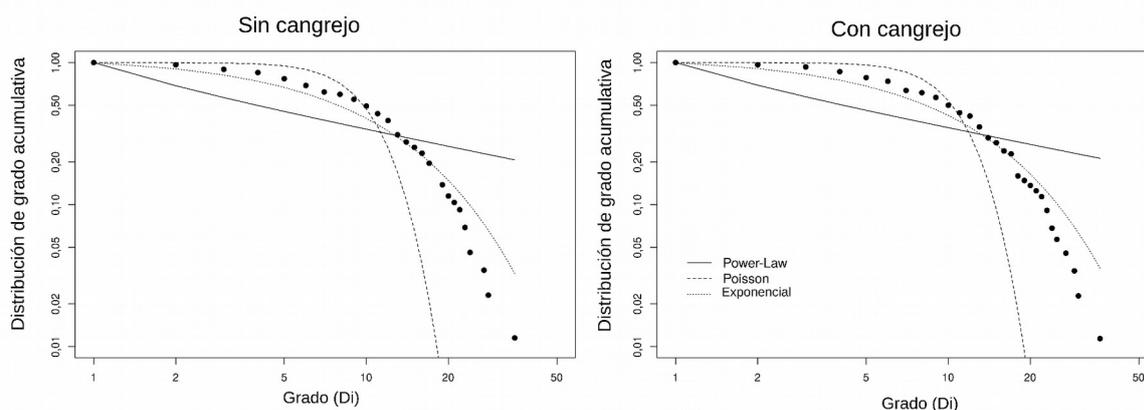
La red trófica del intermareal previa a la invasión, sin cangrejo verde, quedó conformada por 87 especies tróficas con 454 interacciones tróficas. Al incorporar al cangrejo verde a la red, se adicionaron 31 interacciones tróficas y un nodo correspondiente a la especie invasora ( $S= 88$  y  $L= 485$ ). El cangrejo verde se posicionó como un depredador tope en la red consumiendo presas en distintos niveles tróficos y exhibiendo un nivel trófico alto de 3,21 (Figura 5.2). Además, el cangrejo verde se encontró entre las especies tróficas más conectadas, de mayor grado ( $D_{cangrejo}= 31$ ), siendo superada únicamente por el detrito ( $D_{detrito}= 36$ ).



**Figura 5.2** Representación en forma de grafo de la red trófica del intermareal rocoso de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina). Cada nodo representa una especie y cada flecha una interacción trófica. El tamaño del nodo es relativo al grado de la especie ( $D_i$ ), la escala vertical representa el nivel trófico ( $NT$ ) y se señala el ID dentro de los nodos (ver Apéndice Tabla 7.2). El nodo que representa al cangrejo verde (*Carcinus maenas*) y las interacciones tróficas con el cangrejo se señalan en verde.

### 5.3.2 Efectos directos

Al incorporar al cangrejo verde a la red trófica del intermareal, no se observaron cambios en el ajuste de la distribución de grado. Tanto la red trófica sin cangrejo como la red trófica con cangrejo mostraron un mejor ajuste a la función exponencial por el criterio de Akaike (Figura 5.3 y Tabla 5.2).



**Figura 5.3** Distribuciones acumulativas de grado de las red trófica del intermareal. a) sin cangrejo verde y b) con cangrejo verde. El modelo con mejor ajuste para todos los casos fue el exponencial.

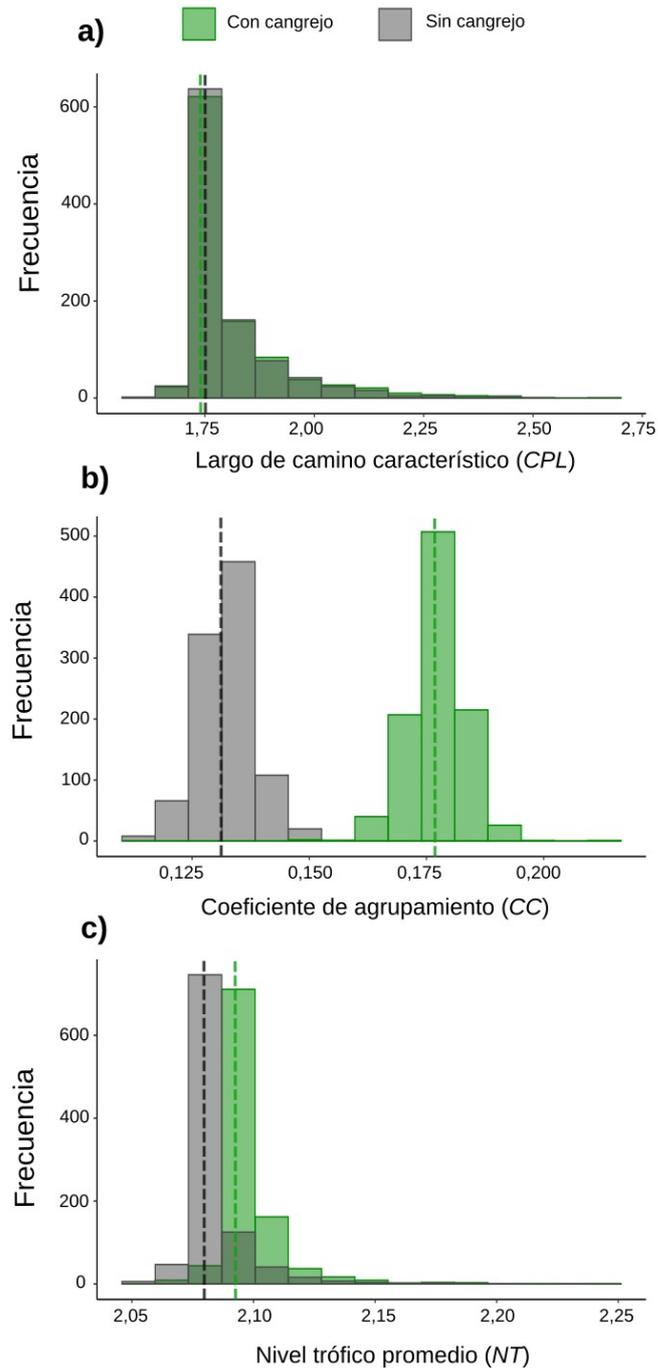
**Tabla 5.2** Observaciones del ajuste de las distribuciones de grado de la red trófica del intermareal con y sin cangrejo verde. AIC: Akaike, Est: estimador, DS: desvío estándar.

\*Mejor ajuste por AIC.

	Sin cangrejo		Con cangrejo	
	Est (DS)	AIC	Est (DS)	AIC
<b>Exponencial*</b>	<b>0,10 (0,01)</b>	<b>575,47</b>	<b>0,09 (0,01)</b>	<b>591,77</b>
<i>Power-law</i>	1,39 (0,01)	704,71	1,38 (0,01)	727,33
Poisson	10,5 (0,7)	748,42	10,9 (0,8)	778,27

Con respecto a las métricas de estructura, se observaron cambios en dos de las tres

métricas (Figura 5.4). Al agregar al cangrejo verde a la red, tanto el coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ) como el nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ) aumentaron. El tamaño del efecto fue grande para el  $CC$  y el  $NT_{promedio}$ . Sin embargo, el largo de camino característico ( $CPL$ ) no mostró diferencias entre la red con cangrejo y sin cangrejo siendo el tamaño del efecto indetectable (Tabla 5.3).

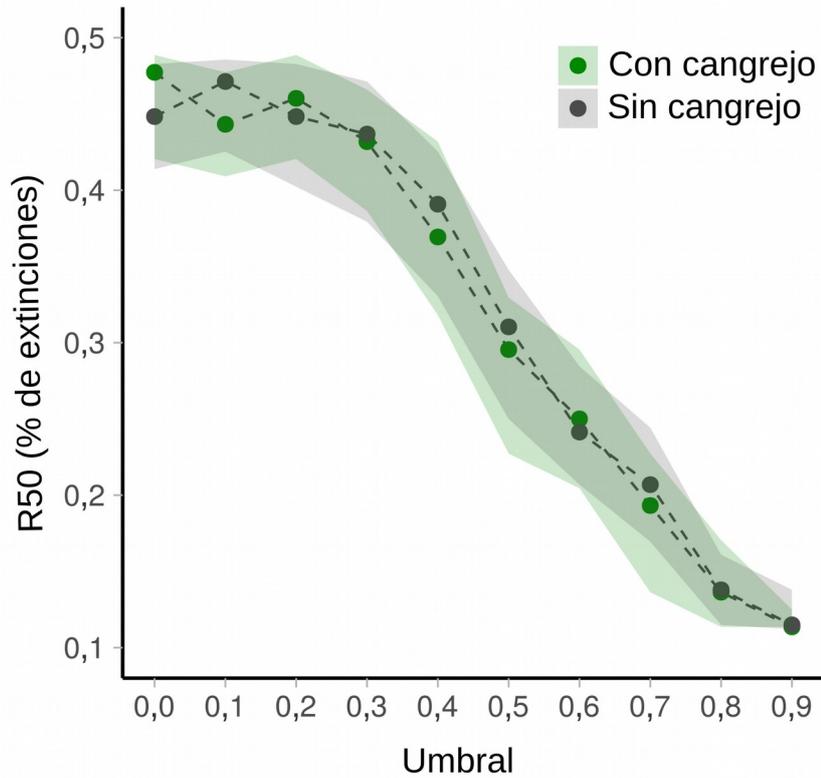


**Figura 5.4** Histogramas de las métricas de estructura para la red del intermareal con y sin cangrejo verde: **a)** Largo de camino característico (CPL), **b)** Coeficiente de agrupamiento (CC) y **c)** Nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos y las barras corresponden a las simulaciones del algoritmo *curve-ball*.

**Tabla 5.3** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones de las métricas de estructura entre la red del intermareal con y sin cangrejo verde. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

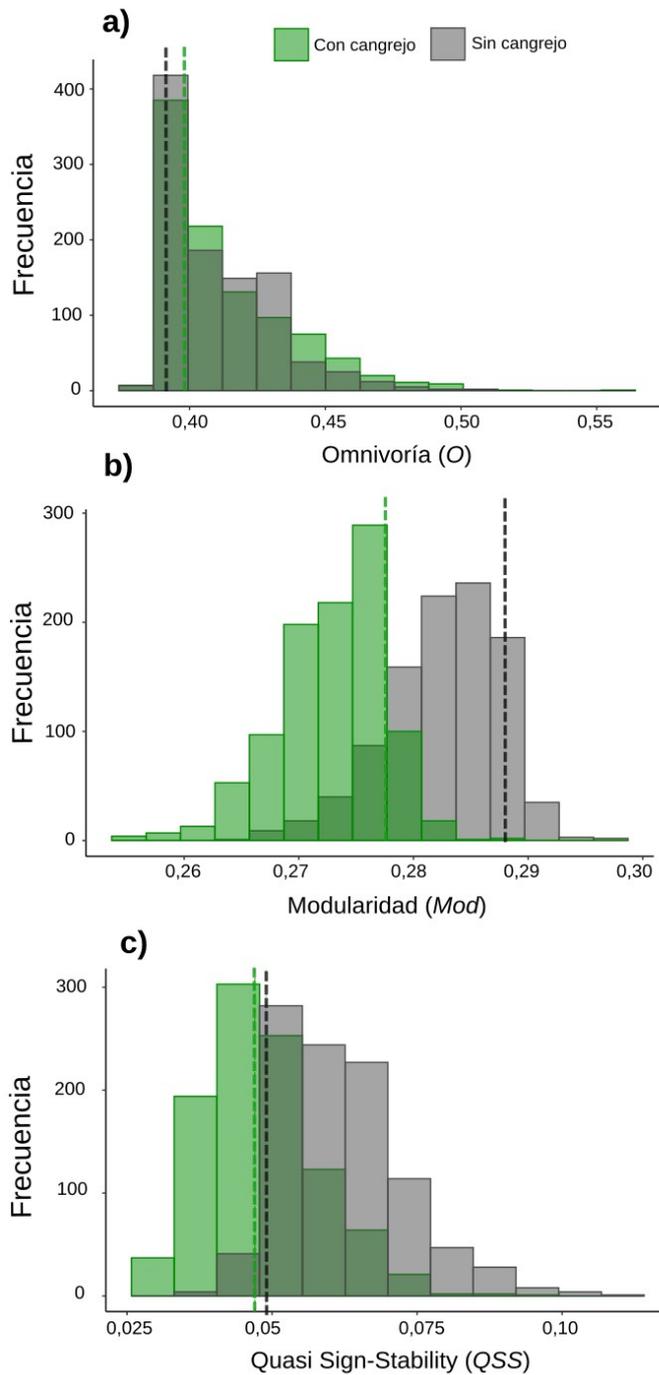
<b>Métricas de estructura</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Tamaño del efecto</b>
Largo de camino característico	<i>CPL</i>	0,02 (0,00; 0,08)
Coefficiente de agrupamiento	<i>CC</i>	0,96 (0,95; 0,97)***
Nivel trófico promedio	<i>NT<sub>promedio</sub></i>	0,88 (0,85; 0,90)***

Las extinciones *in silico* mostraron el mismo patrón para la red del intermareal con y sin cangrejo. La fracción de especies necesaria para obtener una pérdida del 50% (*R50*) descendió a medida que aumentó el umbral. Para los umbrales más bajos (0 - 0,3) se observa un efecto menor con valores casi constantes de *R50*. Luego, alrededor de umbrales de 0,4, las curvas mostraron un descenso monotónico. Vale la pena destacar que no se observaron cambios abruptos más allá del umbral 0,3 y las simulaciones (percentiles 25-75) se superpusieron para las redes con y sin cangrejo (Figura 5.5).



**Figura 5.5** Respuesta de la red del intermareal con y sin cangrejo a las extinciones *in silico* (*R50*: % de extinciones primarias necesarias para alcanzar  $S/2$ ) con variaciones de umbral (de 0 a 0,90 con incrementos de 0,10). Los puntos coloreados son medias de 100 simulaciones aleatorias y las áreas sombreadas representan los percentiles 25-75.

Al agregar al cangrejo verde a la red del intermareal, se observaron cambios en dos de los tres indicadores de estabilidad: Modularidad (*Mod*) y Quasi Sign-Stability (*QSS*). La *O* no se modificó mientras que la *Mod* y el *QSS* disminuyeron (Figura 5.6). El tamaño del efecto fue grande para la *Mod* y el *QSS* e indetectable para la *O* (Tabla 5.4).



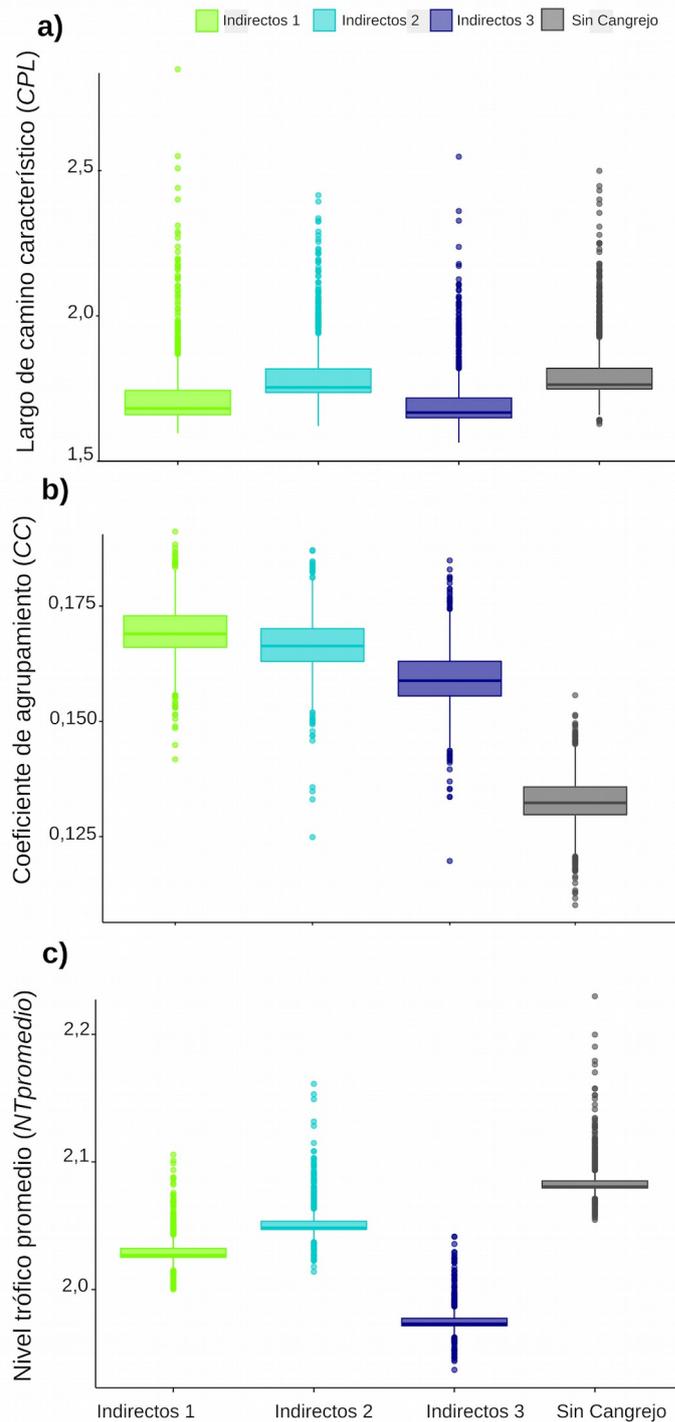
**Figura 5.6** Histogramas de los indicadores de estabilidad para la red trófica del intermareal con y sin cangrejo verde: **a)** Omnivoría ( $O$ ), **b)** Modularidad ( $Mod$ ) y **c)** Quasi Sign-Stability ( $QSS$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos y las barras corresponden a las simulaciones del algoritmo *curve-ball*.

**Tabla 5.4** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones de los indicadores de estabilidad entre la red del intermareal con y sin cangrejo verde. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

<b>Indicadores de estabilidad</b>	<b>Abreviatura</b>	<b>Tamaño del efecto</b>
Omnivoría	<i>O</i>	0,26 (0,18; 0,32)
Modularidad	<i>Mod</i>	0,91 (0,89; 0,93)***
<i>Quasi Sing-Stability</i>	<i>QSS</i>	0,76 (0,72; 0,80)***

### 5.3.3 Efectos indirectos

Las tres métricas de estructura (*CC*,  $NT_{promedio}$  y *CPL*) evidenciaron diferencias con respecto a la red sin cangrejo verde para los efectos indirectos 1 y 3. Para los efectos indirectos 2, se observaron diferencias en el *CC* y el  $NT_{promedio}$  pero no para el *CPL* (Figura 5.7). La magnitud del efecto fue grande para el *CC* y el  $NT_{promedio}$  para los tres tipos de efectos indirectos. El *CPL* exhibió una magnitud del efecto grande para los efectos indirectos 3, mediana para los efectos indirectos 1 e indetectable para los efectos indirectos 2 (Tabla 5.5).

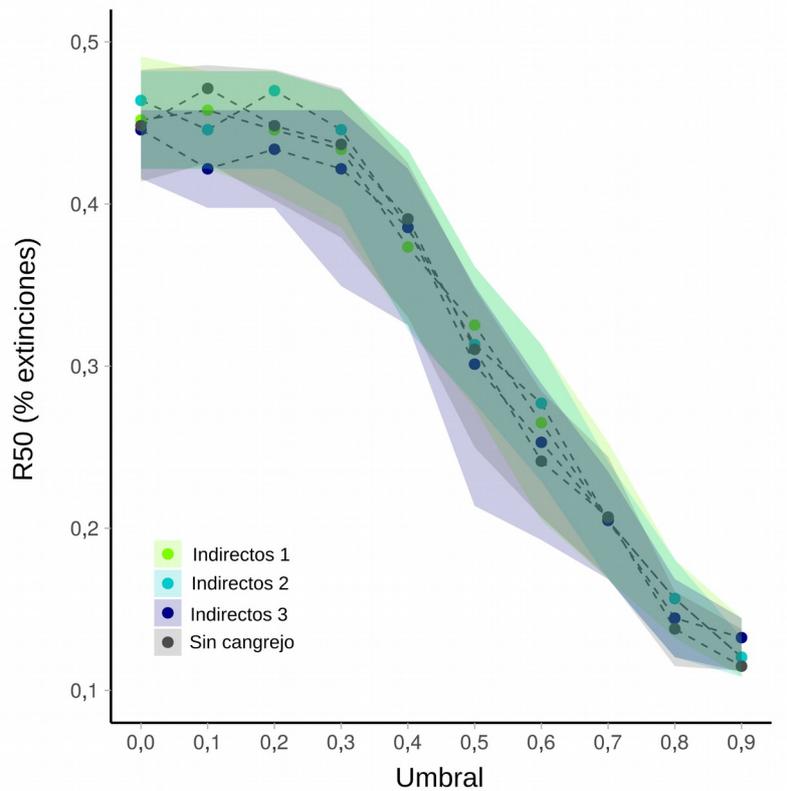


**Figura 5.7** Boxplots de las métricas de estructura para la red del intermareal con y sin cangrejo verde considerando los efectos indirectos: **a)** Largo de camino característico ( $CPL$ ), **b)** Coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ) y **c)** Nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ).

**Tabla 5.5** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones de las métricas de estructura entre la red del intermareal con y sin cangrejo verde considerando los efectos indirectos. Efecto indetectable (Q < 0,5), \* pequeño (Q > 0,55), \*\* mediano (Q>0,65), \*\*\* grande (Q>0,7).

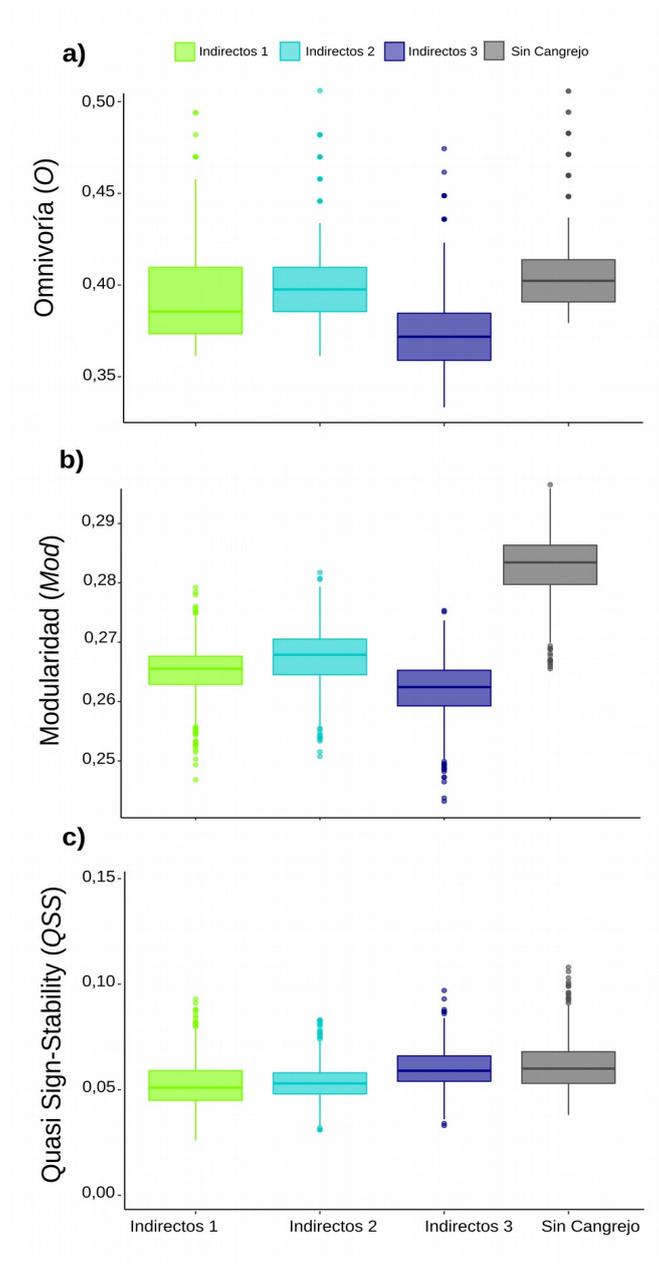
Métricas de estructura	Abreviatura	Indirectos 1 (Especies móviles)	Indirectos 2 (Especies sésiles)	Indirectos 3 (Especies móviles + sésiles)
Largo de camino característico	<i>CPL</i>	0,69 (0,65; 0,73)**	0,09 (0,02; 0,16)	0,78 (0,74; 0,82)***
Coefficiente de agrupamiento	<i>CC</i>	0,96 (0,96; 0,97)***	0,97 (0,97; 0,98)***	0,97 (0,97; 0,98)***
Nivel trófico promedio	<i>NT<sub>promedio</sub></i>	0,96 (0,95; 0,97)***	0,96 (0,95; 0,97)***	0,94 (0,94; 0,95)***

Con respecto a las extinciones *in silico*, no se observan diferencias en la respuesta de la red sin cangrejo y las que consideran los efectos indirectos. Las simulaciones (percentiles 25-75) se superpusieron para todos los casos. El *R50* descendió a medida que aumentó el umbral. El efecto fue menor para los umbrales más bajos que se mantuvieron casi constantes y aumentó para umbrales más altos exhibiendo un descenso monótonico. Además, no se observaron puntos de inflexión más allá del umbral 0,3 (Figura 5.8).



**Figura 5.8** Respuesta de la red del intermareal con y sin cangrejo a las extinciones *in silico* (*R50*: % de extinciones primarias necesarias para alcanzar  $S/2$ ) con variaciones de umbral (de 0 a 0,90 con incrementos de 0,10) considerando los efectos indirectos. Los puntos coloreados son medias de 100 simulaciones aleatorias y las áreas sombreadas representan los percentiles 25-75.

Con respecto a los indicadores de estabilidad, se observaron diferencias en los tres indicadores en al menos una de las redes que considera los efectos indirectos (Figura 5.9). La *Mod* exhibió una magnitud del efecto grande para los tres efectos indirectos. La *O* exhibió una magnitud del efecto grande para los efectos indirectos 3 y magnitud indetectable para los efectos indirectos 1 y 2. El *QSS* mostró una magnitud del efecto mediana para los efectos indirectos 1 y 2 e indetectable para los efectos indirectos 3 (Tabla 5.6).



**Figura 5.9** Boxplots de los indicadores de estabilidad para la red trófica del intermareal con y sin cangrejo verde considerando los efectos indirectos: **a)** Omnivoría (*O*), **b)** Modularidad (*Mod*) y **c)** Quasi Sign-Stability (*QSS*).

**Tabla 5.6** Tamaño del efecto (Q) y su intervalo de confianza (entre paréntesis) para las comparaciones de los indicadores de estabilidad entre la red del intermareal con y sin cangrejo verde considerando los efectos indirectos. Efecto indetectable ( $Q < 0,5$ ), \* pequeño ( $Q > 0,55$ ), \*\* mediano ( $Q > 0,65$ ), \*\*\* grande ( $Q > 0,7$ ).

Métricas de estructura	Abreviatura	Indirectos 1 (Especies móviles)	Indirectos 2 (Especies sésiles)	Indirectos 3 (Especies móviles + sésiles)
Omnivoría	<i>O</i>	0,45 (0,38; 0,57)	0,23 (0,17; 0,29)	0,89 (0,73; 0,94)***
Modularidad	<i>Mod</i>	0,98 (0,97; 0,99)***	0,98 (0,97; 0,99)***	0,98 (0,97; 0,99)***
<i>Quasi Sing-Stability</i>	<i>QSS</i>	0,57 (0,51; 0,61)**	0,56 (0,50; 0,60)**	0,07 (0,02; 0,13)

## 5.4 Discusión

### 5.4.1 Armado de la red del intermareal e inclusión del cangrejo

En el año 2013, Rechimont et al. (2013) registraron un total de 34 especies de invertebrados bentónicos y 29 macroalgas en el intermareal rocoso de Punta Este (Puerto Madryn, Golfo Nuevo). En el presente capítulo fue posible reconstruir la red trófica del intermareal rocoso considerando un alto número de estas especies (87 especies tróficas) y con una alta resolución (más de 400 interacciones) gracias a la extensa revisión bibliográfica y a las posteriores consultas con expertos. Las métricas de estructura de la red trófica del intermareal rocoso patagónico se encuentran dentro del rango observado para otros intermareales rocosos alrededor del mundo (McMeans et al. 2013). Al igual que en estos intermareales, el detrito fue el nodo de mayor conectividad (McMeans et al. 2013). La inclusión del cangrejo verde a la red trófica del intermareal demostró que esta especie invasora juega un rol clave en el ecosistema depredando directamente sobre un número elevado de presas (fue el consumidor más conectado) y ocupando un nivel trófico alto (3,21 en la red y 3,10 por análisis de isótopos estables en el Cap. 4). Las redes tróficas de los

intermareales suelen ser cortas con niveles tróficos ( $NT$ ) máximos de entre 3 y 4 (Schaal et al. 2010; McMeans et al. 2013; Vinagre et al. 2015; Vinagre et al. 2018). Como se mencionó en la introducción, los intermareales rocosos patagónicos carecen de invertebrados nativos grandes que actúen como depredadores tope y regulen la estructura de la comunidad. El cangrejo verde al tener un nivel trófico alto está ocupando un rol nuevo en el ecosistema intermareal y su invasión lleva aparejado el riesgo de desencadenar efectos a través de toda la trama trófica por mecanismos del tipo top-down (Moran et al. 1996; Alvarez et al. 2013; Papacostas y Freestone 2019).

#### 5.4.2 Efectos directos

Con respecto a los efectos directos de la incorporación del cangrejo verde a la red trófica, se observaron cambios en las métricas de estructura e indicadores de estabilidad pero no se observaron cambios en los ajustes de la distribución de grado ni en el  $R50$ . La respuesta a las extinciones *in silico* ( $R50$ ) es similar entre la red sin cangrejo y la red con cangrejo. La similitud en esta respuesta está relacionada con la forma de la distribución de grado que, al ser exponencial, le confiere cierta robustez a ambas redes ante la remoción de especies comparada con redes que ajusten a distribuciones del tipo *power-law* (Albert et al. 2000; Estrada 2007). La incorporación del cangrejo genera modificaciones en la estructura de la red aumentando el grado del agrupamiento (por el aumento del  $CC$ ) y aumentando el  $NT_{promedio}$ . El aumento del  $NT_{promedio}$  es esperable ya que al incorporar a un depredador de alto nivel trófico a la red, el  $NT$  de dicho depredador afecta considerablemente a la media. Por otro lado, el agrupamiento no necesariamente aumenta cuando se incorpora una nueva especie a una red trófica. En el caso del cangrejo verde, el aumento del  $CC$  está mediado por el alto grado de omnivoría que presenta el cangrejo. Al incluir el cangrejo a la red, la probabilidad de que dos

especies que se encuentran conectadas también lo estén al cangrejo es alta y el *CC* de la red aumenta. Sin embargo, la modularidad (*Mod*) disminuye. Esta disminución en la *Mod* se debe a que el cangrejo establece conexiones entre especies que pertenecen a distintos módulos. Al aumentar el número de interacciones entre los módulos la *Mod* disminuye. De esta manera, la incorporación del cangrejo verde modifica la estructura modular de la red y aumenta la probabilidad de que los disturbios se propaguen de un módulo a otro módulo e, incluso, a toda la red trófica (Stouffer y Bascompte 2011; Grilli et al. 2016). Además, el otro indicador de estabilidad, el *QSS*, también disminuye. El *QSS* es un indicador de la estabilidad local de la red, es decir mide la capacidad de la red de contener pequeñas perturbaciones (Allesina y Pascual 2008). En este sentido, la incorporación del cangrejo verde a la red trófica del intermareal afecta tanto la capacidad de la red de contener pequeños disturbios (*QSS*) como de propagar disturbios a mayor alcance (*Mod*).

### 5.4.3 Efectos indirectos

Al evaluar los efectos indirectos que el cangrejo verde puede introducir en la red trófica del intermareal por competencia con otras especies, se observaron cambios en la mayoría de las métricas de estructura e indicadores de estabilidad de las redes. Tanto el *CPL*, el  $NT_{promedio}$  y los tres indicadores de estabilidad mostraron disminuciones en sus valores para los tres tipos de efectos indirectos evaluados. La única métrica que mostró un aumento fue el *CC*. Esta respuesta es consistente con lo observado al evaluar los efectos directos (sección 5.4.2). En este sentido, la incorporación de un consumidor omnívoro de un nivel trófico alto tiene una influencia grande en la estructura de la red ya que, incluso luego de la perturbación de varias especies, sigue influyendo en el coeficiente de agrupamiento. Si bien los patrones son similares para las especies móviles (indirectos 1) y para las especies sésiles o poco

móviles (indirectos 2) también se observan diferencias en las respuestas. El *CPL* no se ve afectado al verse perturbadas las especies sésiles o poco móviles pero sí al verse perturbadas las especies móviles. Lógicamente, al perturbar tanto a las especies sésiles como a las móviles (indirectos 3), es esperable que la magnitud de los cambios sea mayor. Esto sucedió así para todas las métricas e indicadores, excepto para un indicador. Esta excepción fue el *QSS*. El *QSS* no evidenció diferencias cuando se perturbaron todas las especies susceptibles a la competencia pero sí cuando se perturbaron las especies por separado. Este resultado resalta el carácter no lineal de las redes tróficas ya que, ante la suma de perturbaciones, la respuesta de la red no necesariamente es igual a la suma de las respuestas a esas perturbaciones por separado. Típicamente la no linealidad se considera una característica esencial de la complejidad donde el principio de superposición (la suma de respuestas) no aplica (Ladyman et al. 2013).

Con respecto a la omnivoría (*O*), se observó una disminución de la misma al perturbar a las especies sésiles y las especies móviles (indirectos 3). Como se mencionó previamente, la omnivoría tiene una relación compleja con la estabilidad (McCann y Hastings 1997; Kuijper et al. 2003; Gellner y McCann 2012; Wootton 2017). En este sentido, una reducción del valor de *O* en una red donde predominan las interacciones débiles puede provocar una disminución de la estabilidad. Para conocer el efecto de la reducción de la *O* sobre la estabilidad de la red del intermareal es necesario estimar la fuerza de las interacciones. Como se mencionó previamente, la presión de depredación en los intermareales rocosos patagónicos es baja (Bertness et al. 2006; Hidalgo et al. 2007). De esta manera, si la mayoría de las interacciones tróficas en el intermareal son débiles, la disminución de la *O* constituye una pérdida de estabilidad para la red trófica.

Más allá de los efectos que pueden causar los cangrejos verdes por la competencia, también pueden establecer otro tipo de interacciones ecológicas en los sitios invadidos. Por ejemplo, la transmisión de parásitos desde los cangrejos a las aves se postuló como factor causal de mortandades masivas de aves (Camphuysen et al. 2002). En el caso de la Patagonia, un estudio reciente de la dieta de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*), demostró que las aves costeras ya están incorporando a los cangrejos verdes a su dieta (Yorio et al. 2020). Es probable que los peces carcinófagos (por ejemplo, *Mustelus schmitti*) también incorporen cangrejos verdes en su dieta aunque no se ha confirmado aún (Alessandra Pasti, com. pers., julio de 2020). El hecho de que el parásito nemertino *Carcinonemertes* fuera observado en una de las muestras analizadas en esta tesis alerta sobre el posible riesgo de dispersión de parásitos a otras especies (Capítulo 4). Cabe destacar que este parásito no se había reportado antes ni entre cangrejos verdes ni entre cangrejos nativos en la Argentina (Bigatti y Signorelli 2018). Eso significa que los cangrejos verdes no solo pueden afectar a las especies de la zona por las interacciones indirectas que se plantean en este capítulo, específicamente por competencia, sino también por la introducción de nuevas interacciones de parasitismo en el ecosistema. Además, se ha observado que el cangrejo verde produce cambios en el comportamiento de sus presas en otros sitios invadidos (Trussell et al. 2002; Trussell et al. 2017). Estos cambios comportamentales pueden alterar la estructura de la comunidad (Trussell et al. 2002; Trussell et al. 2017). En este sentido, la introducción de especies invasoras es una problemática compleja que afecta a la gran mayoría de las especies residentes en los ecosistemas ya sea por la acción directa de la especie invasora, por ejemplo por la depredación, como por relaciones indirectas entre especies. Es por estas razones que el foco debe estar puesto en prevenir nuevas invasiones biológicas y trabajar desde una perspectiva regional para lograrlo (Nentwig 2008; Faulkner et al. 2020).

## **Capítulo 6: Discusión general**

### **6.1 Efectos de los estresores en la estructura y estabilidad de las redes tróficas: comparaciones entre ecosistemas y estresores**

El cambio global tiene serias consecuencias para los ecosistemas del planeta Tierra como la pérdida de biodiversidad y cambios en la estructura de las comunidades biológicas (Urban 2015; Galván et al. 2022). El cambio global es promovido por distintos factores (“*drivers*”) como el aumento de la temperatura, la introducción de especies invasoras, la desertificación, la pesca, la acidificación del océano, entre otros (Sage 2019). Estos factores constituyen factores estresores en los ecosistemas y las comunidades biológicas (Doney et al. 2012; Harley et al. 2017). En esta tesis se evaluó el efecto de dos de estos factores de cambio global en dos redes tróficas marinas costeras: el aumento de la temperatura y la introducción de una especie invasora. El aumento de la temperatura en la red trófica de caleta Potter (Isla 25 de Mayo, Antártida) se ve reflejado en las especies basales (macroalgas, NT=1) e intermedias (filtradores bentónicos, NT=2) de la caleta. En cambio, en la red trófica del intermareal patagónico (Puerto Madryn, Golfo Nuevo), la especie invasora introducida (el cangrejo verde *Carcinus maenas*) ocupa un nivel trófico alto para la mayoría de las especies residentes del intermareal (NT > 3). Si bien ambas redes representan ecosistemas distintos, un intermareal rocoso patagónico y un submareal antártico, a nivel estructural poseen características de redes similares, como por ejemplo los niveles tróficos máximos y la relación de especies basales, intermedias y tope. En este sentido, vale la pena comparar la respuesta de estas dos redes tróficas marinas a perturbaciones que se generan en distintos niveles tróficos.

Con respecto a la estructura de las redes tróficas, se observa que tanto las redes

correspondientes a caleta Potter (de fondo duro FD y de fondo blando FB) como la red del intermareal presentan una distribución de grado del tipo exponencial y que la distribución no cambia luego de las perturbaciones. En otros estudios de redes tróficas marinas también se observó un ajuste de la distribución de grado a la función exponencial (Dunne et al. 2002a; Marina et al. 2018b). Las redes con distribución de grado de tipo exponencial son vulnerables a la remoción selectiva de los nodos más conectados, pero no tanto como las redes con distribución de grado del tipo *power-law* (Albert et al. 2000). Sin embargo, las redes con distribución de grado exponencial son más vulnerables a la remoción aleatoria de nodos que las redes *power-law* (Estrada 2007). El nivel trófico promedio ( $NT_{promedio}$ ) de las tres redes responde de una manera lógica al tipo de perturbación. El  $NT_{promedio}$  aumenta para la perturbación en la red del intermareal y para la perturbación en la red FD. En la red del intermareal este aumento se debe a la incorporación de una especie con un nivel trófico alto (el cangrejo verde), mientras que en la FD se debe a la remoción de especies basales con un nivel trófico bajo (macroalgas). En la FB al removerse especies de niveles tróficos intermedios se observa una disminución en el  $NT_{promedio}$  de la red.

Otro patrón observado es que, luego de las perturbaciones, el coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ) aumenta para las tres redes. Simultáneamente se observa una disminución en la modularidad ( $Mod$ ) para la red de FB y la red del intermareal patagónico. El  $CC$  se suele asociar en la literatura con la compartimentalización y la resiliencia en las redes (Watts y Strogatz 1998; Marina et al. 2018b). Sin embargo, en este caso observamos que el sentido de la respuesta del  $CC$  no es similar al de la  $Mod$ , incluso muestra una respuesta contraria. Los módulos en redes tróficas suelen tener un correlato en características ecológicas de las especies como la pertenencia al mismo grupo funcional, el tipo de hábitat o la disposición espacial (Macfadyen et al. 2011; Montoya et al. 2015). En este sentido, la estructura de las

redes tróficas marinas no se ajusta necesariamente a un patrón de redes de *pequeño mundo* que poseen un *CC* mayor que el de redes aleatorias (Dunne et al. 2002c; Marina et al. 2018b). El *CC* es una característica global de las redes que describe la probabilidad de que dos especies conectadas se encuentren conectadas a una tercera; mientras que la *Mod* tiene en cuenta la formación de los módulos, es decir reconoce los módulos y evalúa la cantidad de interacciones que efectivamente se realizan entre y dentro de los módulos. En el caso de la red del intermareal del golfo Nuevo, al incorporarse un depredador omnívoro, con un gran número de presas distintas, la estructura en módulos de la red se rompe ya que el depredador conecta distintos módulos. Pero, a su vez, aumenta el número de especies vecinas conectadas por una tercera especie que es lo que mide el *CC*. Este aumento se debe a que el cangrejo tiene un alto número de conexiones (31 interacciones tróficas) que se introducen en la red. En el caso de la red FB en la caleta Potter, al perderse las especies filtradoras que sustentan a los distintos módulos, la estructura modular disminuye. En este caso, no existen interacciones nuevas sino que el aumento de la *CC* se produce por una disminución del grado de las especies que se encontraban conectadas a las especies removidas (es decir del denominador de la fórmula del *CC*, ver ecuación 3 en el Apéndice). De esta manera, por dos tipos de perturbaciones distintas (incorporación y remoción de especies) es posible observar un aumento del *CC* en simultáneo con una disminución de la *Mod*. Estos resultados indican que en redes tróficas el *CC* no puede considerarse como un indicador indirecto de la presencia de compartimentos. Hoy en día existen varios algoritmos y paquetes informáticos que permiten calcular la modularidad y los módulos en una red trófica de manera relativamente rápida (Newman y Girvan 2004; Csardi y Nepusz 2006). Por lo cual, si se quiere evaluar la capacidad de una red trófica de contener disturbios por la presencia de módulos es recomendable calcular la *Mod* y no únicamente el *CC*.

Con respecto a la omnivoría (*O*), se observan respuestas distintas a las perturbaciones para las tres redes (FB, FD e intermareal). Como se mencionó previamente, la relación de la *O* con la estabilidad se encuentra estrechamente ligada con las intensidades de las interacciones (Gellner y McCann 2012). Una de las limitaciones de esta tesis es la falta de información para estimar la intensidad de las interacciones. Estimar la intensidad de las interacciones no es una tarea sencilla, ya que se requieren datos de la biología y ecología de las especies de la comunidad; por ejemplo tasas de crecimiento intrínsecas, capacidades de carga, tasas de ataque de los depredadores, etc (Binzer et al. 2016). Actualmente existen métodos que proponen estimar las intensidades de interacción a partir de unos pocos parámetros como la biomasa y las tasas metabólicas de las especies (Barnes et al. 2018). Uno de los proyectos que surge como continuación de esta tesis es realizar las estimaciones de intensidad de interacción para la red del intermareal patagónico, donde es factible realizar mediciones de biomasa y tasas metabólicas de las especies a campo.

Con respecto al *Quasi Sign-Stability* (QSS), se observa que aumenta para la FB y disminuye para la red del intermareal y para la red FD. De esta manera, el QSS puede responder de maneras distintas ante las perturbaciones. El QSS es una métrica de estabilidad local que da cuenta de la amplificación o no de pequeños disturbios dentro de la red (Allesina y Pascual 2008). El QSS puede interpretarse como una medida de la propagación de pequeños disturbios en la red, mientras que la *Mod* como una medida de la propagación de disturbios de mayor magnitud. El QSS y la *Mod* mostraron respuestas distintas para las perturbaciones en las redes de la caleta Potter. Este resultado indica que las redes tróficas podrían responder de maneras distintas según la magnitud del disturbio al que se vean expuestas. Ésta es una de las razones por las cuales es conveniente calcular varias métricas distintas para evaluar la estabilidad en redes tróficas.

El *R50* es una medida fiable de robustez en redes tróficas y se suele utilizar para encontrar puntos de “colapso” en las redes (Johnsson et al. 2015; Berg et al. 2015). Suele utilizarse en experimentos de remoción donde se evalúan secuencias de remoción de especies, por ejemplo de la especie más conectada a la menos conectada, de la de mayor biomasa a la de menor biomasa, o con algún otro criterio clasificatorio (e.g. Berg et al. 2015; Cordone et al. 2018). En el caso de esta tesis, se estudió la respuesta del *R50* a las perturbaciones removiendo a las especies en forma aleatoria. Se realizó de esta manera ya que no se contaba con evidencia que permitiera establecer un criterio de remoción de especies en función de los estresores aquí estudiados para todas las especies de las redes. Las remociones azarosas de especies son ampliamente utilizadas en la literatura de redes y también se utilizan para evaluar aspectos de estabilidad (Albert et al. 2000; Sóle y Montoya 2001; Dunne y Williams 2009). Tener en cuenta el umbral de extinción en las extinciones *in silico* no es algo que se haga frecuentemente en los estudios de redes ecológicas (pero ver Bellingeri y Bodini 2013; Schleuning et al. 2016). Incorporar variaciones en el umbral de extinción permite detectar puntos críticos para los cuáles la sensibilidad individual, medida como el porcentaje de presas que necesita una especie para sobrevivir, impacta sobre la estructura general de la red. Se observa que no existen diferencias en la respuesta de las redes antes y después de las perturbaciones en el *R50*, tanto en la red trófica de caleta Potter como para la red trófica del intermareal de Puerto Madryn. La robustez de las redes, medida como el *R50*, no se ve afectada por las perturbaciones estudiadas en esta tesis. Se observan similitudes en la respuesta de las redes al *R50* en los dos ecosistemas de estudio. En la red del intermareal de Puerto Madryn, el *R50* se mantiene constante en valores bajos del umbral y luego, alrededor del 0,30, disminuye de manera monotónica. En las redes de caleta Potter, FB y FD, se ve un patrón similar al de la red del intermareal con un punto de inflexión también

cercano al 0,30 del umbral a partir del cual el *R50* disminuye abruptamente. En ambas redes el punto de inflexión es alrededor del 0,30. Un umbral de 0,30 significa que las especies se consideran extintas secundariamente si pierden al menos el 30% de sus presas. En este sentido, la red de caleta Potter y del intermareal de Puerto Madryn son levemente más robustas que otras redes tróficas que mostraron puntos de inflexión con umbrales de 0,10 y 0,15 (Allesina et al. 2006; Bellingeri y Bodini 2013). Aun así, un umbral de extinción del 0,30 es bajo y demuestra que aumentar levemente la sensibilidad de las especies a perturbaciones puede desencadenar “colapsos” en los ecosistemas. En el caso de esta tesis, se evaluó el efecto de los umbrales de extinción sobre el *R50* pero pueden evaluarse sobre otras métricas como, el *CC*, la *Mod*, la *O*, etc. Resta, para estudios futuros, explorar cómo las variaciones de umbral impactan en las otras métricas de redes para la red de caleta Potter y la red del intermareal de Puerto Madryn.

## **6.2 Complejidad, redes y limitaciones del enfoque**

Como se mencionó en la introducción, los sistemas complejos comprenden sistemas compuestos por un número considerable de componentes que interactúan entre ellos típicamente de manera no lineal (Simon 1962; Sayama 2015). En el caso de las redes tróficas, estos componentes son las especies que se relacionan mediante interacciones presa-depredador en un ecosistema. Las interacciones presa-depredador son usualmente relaciones no lineales y pueden depender de diversos factores como la densidad de las poblaciones, la presencia de presas alternativas, la presencia de refugio para las presas, entre otros (Spencer y Collie 1996; Anders 2001; Glazner et al. 2020). En las métricas analizadas en esta tesis, se pueden observar resultados compatibles con el carácter no lineal de los sistemas complejos. En el análisis de los posibles efectos indirectos del cangrejo verde sobre la red del

intermareal, se observa que la suma de perturbaciones no redonda en una respuesta aditiva del QSS. En el *R50*, se observa un patrón similar con puntos de inflexión en la respuesta de las redes a la variación de los umbrales. En este sentido, las redes tróficas tienen un comportamiento compatible con el de los sistemas complejos. Mario Tarride (1995) alega que es necesario ser conscientes de los límites de nuestro conocimiento para acercarnos al entendimiento de la complejidad.

Un mapa no es el territorio pero sirve para caminar por él (Korzybski 1933). De la misma manera, los flujos de materia y energía, y las relaciones tróficas entre las especies de un ecosistema, no son únicamente la estructura de la red trófica. La estructura de la red trófica es útil a muchas preguntas pero deja un conjunto grande de características de las especies por fuera de la descripción y el análisis. Las especies exhiben plasticidad, responden a los estímulos ambientales y, en consecuencia, muestran cierto grado de resiliencia ante los disturbios (Miner et al. 2005; Canale y Henry 2010; Hughes et al. 2012; Norin y Metcalfe 2019). Si una especie no dispone de su ítem presa principal lo más probable es que se refugie en presas alternativas, disminuyendo así el riesgo de cascadas de extinción en las redes tróficas (Borrvall et al. 2000; e.g. Belleggia et al. 2017). Dentro de una misma especie, los organismos tienen dietas variables según su estadio, juveniles vs adultos, según su sexo, machos vs hembras y según condiciones ambientales, como por ejemplo la disponibilidad de presas (e.g. Koen Alonso et al. 2002; Gulka et al. 2017; Pasti et al. 2021). La representación de redes tróficas en matrices de adyacencia binarias no es más que un bosquejo caricaturizado de cómo se relacionan tróficamente las especies dentro de un ecosistema. La aproximación de esta tesis es una aproximación estática que se basa en la estructura (“topología”) de las redes tróficas (Cohen 1977; Dunne 2006). Pero también existen otras aproximaciones que consideran la dinámica entre las especies (Ebenman et al. 2004; Riede et al. 2011). Las

aproximaciones dinámicas permiten detectar otro tipo de respuestas de las especies a perturbaciones que el enfoque topológico no permite detectar (Ebenman y Jonsson, 2005). Sin embargo, para utilizar una aproximación dinámica, es necesario conocer la dinámica de todas las poblaciones en el ecosistema de estudio. Por lo cual, la aproximación dinámica no es fácilmente escalable a redes tróficas de un número grande de especies. Es aquí, donde el enfoque topológico se vuelve útil ya que requiere conocer únicamente la estructura de la red trófica y es practicable en redes con un alto número de especies como las estudiadas en esta tesis (Eklöf et al. 2013).

La estructura de las redes aquí estudiadas consideran todas las interacciones tróficas registradas en la bibliografía entre las especies de los ecosistemas y fueron revisadas por expertos de los distintos ecosistemas. Las interacciones tróficas en los ecosistemas no ocurren simultáneamente en el tiempo y el espacio (Ings et al. 2009). En este sentido, las redes aquí estudiadas representan un espacio de nicho ideal y la estabilidad depende de cómo estas interacciones se materializan en el tiempo y el espacio. Si bien la aproximación topológica tiene sus limitaciones, también es útil para explorar propiedades estructurales de estos sistemas relacionadas a la estabilidad y las posibles respuestas de las redes ante los cambios (Allesina y Pascual 2008; Rooney y McCann 2012; Monteiro y Faria 2016). Además, esta representación puede orientarnos hacia nuevas preguntas y futuras investigaciones. Sin lugar a duda quedan muchas preguntas sin responder, tanto en la red trófica de la caleta Potter como en la red trófica del intermareal de Puerto Madryn. Algunas de ellas son: ¿Cómo son las intensidades de interacciones entre las especies? ¿Cómo afecta la estacionalidad a estos dos ecosistemas? ¿Cómo se ven afectadas las redes por la interacción entre la introducción de especies y el aumento de la temperatura? ¿Cómo pueden afectar otros factores del cambio global, por ejemplo la acidificación oceánica, a las redes tróficas? ¿Cómo la interacción con

estos otros factores del cambio global puede afectar a las redes tróficas?

Ahora, si bien existen un sinnúmero de preguntas sobre la biología y ecología de estos ecosistemas que quedan por responder, también es relevante exponer otras cuestiones de esta aproximación. El enfoque de esta tesis puede pecar de fisicalista y reduccionista, ya que intenta explicar a través de conceptos y métricas nacidas en la teoría de grafos características y propiedades de la interacción entre especies de un ecosistema. Estudiar las consecuencias del aumento de la temperatura y la introducción de especies invasoras mediante la incorporación o remoción de especies e interacciones en la estructura de la red trófica es sin dudas reduccionista. Ambos estresores tienen un alcance mucho mayor en los ecosistemas e impactan de diversas maneras según de qué especies se trate y de qué condiciones particulares se den en cada ecosistema. El aumento de la temperatura y la introducción de especies invasoras son problemáticas complejas que interactúan con otros “drivers” del cambio global y con las actividades antrópicas. Entender a la biología sobre una base fisicalista de la ciencia es para nada la intención de la autora de esta tesis. A lo largo de la tesis, contextualicé los resultados en un contexto más amplio considerando otros aspectos de los ecosistemas en la discusión de cada capítulo. En el capítulo 4 se utilizaron técnicas de la ecología trófica para estudiar la dieta del cangrejo verde y no reducir esta tesis únicamente a la simulación computacional. Estas técnicas permitieron detectar secuencias de ADN de las especies hermanas *C. maenas* y *C. aestuarii* en las muestras de cangrejo verde que podrían indicar una población de cangrejo invasor híbrida. Además, se detectó la presencia de secuencias de parásitos no registrados previamente en el intermareal de Puerto Madryn, *Carcinonemertes* sp., que podrían estar relacionados a la invasión. La introducción del cangrejo verde no afecta únicamente las relaciones tróficas entre las especies sino que también puede traer consecuencias en otros aspectos de la comunidad como la competencia

interespecífica entre las especies y la introducción de nuevos parásitos.

### **6.3 Reflexiones finales**

A pesar de las limitaciones que tiene el enfoque de esta tesis, fue posible detectar cambios significativos en la estructura y la estabilidad de las redes tróficas relacionados a los estresores aquí estudiados. Esta tesis es una subestimación de los efectos que dichos estresores pueden tener en los ecosistemas de la caleta Potter y en el intermareal rocoso patagónico de Puerto Madryn ya que el enfoque topológico suele sobreestimar la robustez de los ecosistemas (Eklöf et al. 2013). Es por esta razón que el aumento de la temperatura y la introducción de especies invasoras puede traer aparejadas otras consecuencias negativas en los ecosistemas de estudio. Es importante tener en cuenta el carácter complejo de los sistemas biológicos ya que es este mismo carácter el que los vuelve sistemas donde es difícil realizar predicciones certeras. Justamente uno de los comportamientos típicos de estos sistemas es el de mostrar puntos de inflexión a partir de los cuales una variación leve en una variable del sistema conlleva a un cambio brusco en la organización del mismo (Scheffer et al. 2001; Scheffer et al. 2009; van Nes et al. 2016). Durante la escritura de esta tesis se dio a conocer el último informe del Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático en el cual se hace hincapié en la gravedad de la crisis climática y la necesidad de tomar medidas contundentes (IPCC 2022). Es necesario actuar ahora para mitigar el impacto del cambio global en los ecosistemas del mundo. No hacerlo solo acrecentará la brecha entre las poblaciones más desfavorecidas y quienes se benefician del sistema imperante y pueden afrontar, por ahora, los costos ambientales que generan. Como se observó en esta tesis, los efectos del cambio global pueden impactar significativamente en la estructura y estabilidad de las redes tróficas y, en consecuencia, desencadenar cambios grandes a nivel ecosistémico.

## Referencias

Albaina A., Fox C. J., Taylor N., Hunter E., Maillard M., y Taylor M. I. (2010). A TaqMan real-time PCR based assay targeting plaice (*Pleuronectes platessa* L.) DNA to detect predation by the brown shrimp (*Crangon crangon* L.) and the shore crab (*Carcinus maenas* L.)—assay development and validation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 391(1-2), 178-189.

Albert R., y Barabási A. L. (2002). Statistical mechanics of complex networks. *Reviews of Modern Physics*, 74(1), 47.

Albert R., Jeong H., y Barabási A. L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(6794), 378-382.

Albrecht A. S. (1998). Soft bottom versus hard rock:: Community ecology of macroalgae on intertidal mussel beds in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 229(1), 85-109.

Alekseyenko A.V. (2016). Multivariate Welch t-test on distances. *Bioinformatics*, 32(23), 3552-3558.

Alexanderson G. (2006). About the cover: Euler and Königsberg's Bridges: A historical view. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 43(4), 567-573.

Allesina S., y Pascual M. (2009). Food web models: a plea for groups. *Ecology Letters*, 12(7), 652-662.

Allesina S., y Pascual M. (2008). Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1(1), 55-64.

Allesina S., Bodini A., y Bondavalli C. (2006). Secondary extinctions in ecological networks:

bottlenecks unveiled. *Ecological Modelling* 194(1–3):150–161

Alurralde G., Fuentes V. L., De Troch M., y Tatián M. (2020). Suspension feeders as natural sentinels of the spatial variability in food sources in an Antarctic fjord: A stable isotope approach. *Ecological Indicators*, 115, 106378.

Alvarez M. F., Esquiú K. S., Addino M., Alberti J., Iribarne O., y Botto F. (2013). Cascading top-down effects on estuarine intertidal meiofaunal and algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440, 216-224.

Anders N. P. (2001). Predator behaviour and prey density: evaluating density dependent intraspecific interactions on predator functional responses. *Journal of Animal Ecology*, 70(1), 14-19.

Anderson T. W., y Darling D. A. (1954). A test of goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association*, 49(268), 765-769.

Arnett R. T., y Whelan J. (2001). Comparing the diet of cod (*Gadus morhua*) and grey seals (*Halichoerus grypus*): an investigation of secondary ingestion. Marine Biological Association of the United Kingdom. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(2), 365.

Ask J., Rowe O., Brugel S., Strömngren M., Byström P., y Andersson A. (2016). Importance of coastal primary production in the northern Baltic Sea. *Ambio*, 45(6), 635-648.

Atkinson A., Siegel V., Pakhomov E., y Rothery P. (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432: 100-103.

Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S., Meyer-Reil L. A., y Thingstad F. (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 257-263.

Baiser B., Gotelli N. J., Buckley H. L., Miller T. E. y Ellison A. M. (2012). Geographic variation in network structure of a nearctic aquatic food web. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 579–591

Bak P., y Paczuski M. (1995). Complexity, contingency, and criticality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(15), 6689-6696.

Bak P., Tang C., y Wiesenfeld K. (1987). Self-organized criticality: An explanation of the  $1/f$  noise. *Physical Review Letters*, 59(4), 381.

Barabási A. L., y Albert R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439), 509-512.

Barnes A. D., Jochum M., Lefcheck J. S., Eisenhauer N., Scherber C., O'Connor M. I., ... y Brose U. (2018). Energy flux: the link between multitrophic biodiversity and ecosystem functioning. *Trends in Ecology y Evolution*, 33(3), 186-197.

Barnes D. K., Fenton M., y Cordingley A. (2014). Climate-linked iceberg activity massively reduces spatial competition in Antarctic shallow waters. *Current Biology*, 24(12), R553-R554.

Barnes D. K., y Souster T. (2011). Reduced survival of Antarctic benthos linked to climate-induced iceberg scouring. *Nature Climate Change*, 1(7), 365-368.

Barnes J. A., y Harary F. (1983). Graph theory in network analysis. *Social Networks*, 5(2), 235-244.

Bartley T. J., McCann K. S., Bieg C., Cazelles K., Granados M., Guzzo M. M., ... y McMeans B. C. (2019). Food web rewiring in a changing world. *Nature Ecology y Evolution*, 3(3), 345-354.

Baruzzi C., Mason D., Barton B., y Lashley M. (2018). Effects of increasing carrion biomass

on food webs. *Food Webs*, 17, e00096.

Bascompte J. (2009). Disentangling the web of life. *Science*, 325: 416 – 419

Bascompte J., Melián C. J., y Sala E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), 5443-5447.

Belleggia M., Giberto A., y Bremec C. (2017) Adapting the diet in a changed environment: increased consumption of the lobster krill *Munida gregaria* (Fabricius, 1793) by Argentine hake. *Marine Ecology*. 38:e12445

Bellingeri M. y Bodini A. (2013). Threshold extinction in food webs. *Theoretical Ecology* 6(2):143–152

Benjamin D. J., Berger J. O., Johannesson M., Nosek B. A., Wagenmakers E. J., Berk R., ... y Johnson V. E. (2018). Redefine statistical significance. *Nature Human Behaviour*, 2(1), 6-10.

Berg S., Pimenov A., Palmer C., Emmerson M., y Jonsson T. (2015). Ecological communities are vulnerable to realistic extinction sequences. *Oikos*, 124(4), 486-496.

Bers A.V., Momo F., Schloss I.R., y Abele D. (2013). Analysis of trends and sudden changes in long-term environmental data from King George Island (Antarctica): relationships between global climatic oscillations and local system response. *Climatic Change*, 116(3-4), 789-803.

Bersier L. F. (2007). A history of the study of ecological networks. *Biological Networks*, 3, 365-421.

Bertness M. D., Crain C. M., Silliman B. R., Bazterrica M. C., Reyna M. V., Hildago F., y Farina J. K. (2006). The community structure of western Atlantic Patagonian rocky shores. *Ecological Monographs*, 76(3), 439-460.

Bigatti G., y Signorelli J. (2018). Marine invertebrate biodiversity from the Argentine Sea, south western Atlantic. *ZooKeys*, (791), 47.

Binzer A., Guill C., Rall B. C., y Brose U. (2016). Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food web structure. *Global Change Biology*, 22(1), 220-227.

Bodini A., Bellingeri M., Allesina S., y Bondavalli C. (2009). Using food web dominator trees to catch secondary extinctions in action. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1725-1731.

Boecklen W. J., Yarnes C. T., Cook B. A., y James A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 411-440.

Borgatti S. P., Mehra A., Brass D. J., y Labianca G. (2009). Network analysis in the social sciences. *Science*, 323(5916), 892-895.

Bornatowski H., Barreto R., Navia A. F., y Amorim A. F. (2017). Topological redundancy and 'small world' patterns in a food web in a subtropical ecosystem of Brazil. *Marine Ecology*, 38(2).

Borrelli J. J., y Ginzburg L. R. (2014). Why there are so few trophic levels: selection against instability explains the pattern. *Food Webs*, 1(1-4), 10-17.

Borrvall C., Ebenman B., y Tomas Jonsson T. J. (2000). Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology Letters*, 3(2), 131-136.

Boschi E. E., y Cousseau M. B. (2004). La vida entre mareas: vegetales y animales de las costas de Mar del Plata, Argentina (No. 504.42 VID).

Braeckman U., Pasotti F., Vázquez S., Zacher K., Hoffmann R., Elvert M., ... y Vanreusel A.

(2019). Degradation of macroalgal detritus in shallow coastal Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography*, 64(4), 1423-1441.

Braukmann T. W., Ivanova N. V., Prosser S. W., Elbrecht V., Steinke D., Ratnasingham S., de Waard J. R., Sones J. E., Zakharov E. V., y Hebert P. D. (2019). Metabarcoding a diverse arthropod mock community. *Molecular Ecology Resources*, 19(3), 711-727.

Briand F., y Cohen J. E. (1984). Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307, 264-267.

Bromwich D. H., Nicolas J. P., Monaghan A. J., Lazzara M. A., Keller L. M., Weidner G. A. y Wilson A. B. (2013). Central West Antarctica among the most rapidly warming regions on Earth. *Nature Geoscience*, 6(2), 139-145.

Bruno J. F., Fridley J. D., Bromberg K. D., y Bertness M. D. (2005). Insights into biotic interactions from studies of species invasions. *Species Invasions: Insights into ecology, evolution, and biogeography*, 13-40.

Burnham K.P., y Anderson D.R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science y Business Media.

Camacho J., Guimerà R., y Amaral L. A. N. (2002). Robust patterns in food web structure. *Physical Review Letters*, 88(22), 228102.

Campana G. L., Zacher K., Deregibus D., Momo F. R., Wiencke C., y Quartino M. L. (2017). Succession of Antarctic benthic algae (Potter Cove, South Shetland Islands): structural patterns and glacial impact over a four-year period. *Polar Biology*, 41(2), 377-396.

Camphuysen C. J., Berrevoets C. M., Cremers H. J. W. M., Dekinga A., Dekker R., Ens B. J., ... y Piersma T. (2002). Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: starvation in a commercially exploited wetland of international importance. *Biological Conservation*, 106(3), 303-317.

Canale C. I., y Henry P. Y. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, 43(1-2), 135-147.

Canty A., y Ripley B. (2021) boot: bootstrap R (S-Plus) Functions. Package version 1.3-27.

Carlton J. T., y Cohen A. N. (2003). Episodic global dispersal in shallow water marine organisms: the case history of the European shore crabs *Carcinus maenas* and *C. aestuarii*. *Journal of Biogeography*, 30(12), 1809-1820.

Carreon-Martinez L., y Heath D. D. (2010). Revolution in food web analysis and trophic ecology: diet analysis by DNA and stable isotope analysis. *Molecular Ecology*, 19(1), 25-27.

Casas G., Scrosati R., y Piriz M. L. (2004). The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions*, 6(4), 411-416.

Chen R. B., Watanabe S., y Yokota M. (2004). Feeding habits of an exotic species, the Mediterranean green crab *Carcinus aestuarii*, in Tokyo Bay. *Fisheries Science*, 70(3), 430-435.

Chesson P. (1978). Predator-prey theory and variability. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9(1), 323-347.

Ciancio J. E., Pascual M. A., Botto F., Frere E., y Iribarne O. (2008). Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, 53(2), 788-798

Clare E. L. (2014). Molecular detection of trophic interactions: emerging trends, distinct advantages, significant considerations and conservation applications. *Evolutionary Applications*, 7(9), 1144-1157.

Clauset A., Shalizi C.R., y Newman M.E. (2009). Power-law distributions in empirical data. SIAM review, 51(4), 661-703.

Clavero M., y García-Berthou E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends in Ecology and Evolution, 20(3), 110.

Clay N. A., Lehrter R. J., y Kaspari M. (2017). Towards a geography of omnivory: Omnivores increase carnivory when sodium is limiting. Journal of Animal Ecology, 86(6), 1523-1531.

Cohen A. N., Carlton J. T., y Fountain M. C. (1995). Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. Marine Biology, 122(2), 225-237.

Cohen J. E. (1992). A power primer. Psychological Bulletin, 112(1), 155.

Cohen J. E., Briand F., y Newman C. (1990). Community food webs: data and theory (Vol. 20). Springer Science y Business Media.

Cohen J. E., y Newman C. M. (1985). A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences, 224(1237), 421-448.

Cohen J. E. (1978). Food webs and niche space. Princeton University Press. Princeton, 237p.

Cohen J. E. (1977). Food webs and the dimensionality of trophic niche space. Proceedings of the National Academy of Sciences, 74(10), 4533-4536.

Compson Z. G., Monk W. A., Hayden B., Bush A., O'Malley Z., Hajibabaei M., ... y Baird D. J. (2019). Network-based biomonitoring: exploring freshwater food webs with stable isotope analysis and DNA metabarcoding. Frontiers in Ecology and Evolution, 395.

Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3(1), 169-192.

Cook A. J., Holland P. R., Meredith M. P., Murray T., Luckman A., y Vaughan D. G. (2016). Ocean forcing of glacier retreat in the western Antarctic Peninsula. *Science*, 353(6296), 283-286.

Cook A. J., Fox A. J., Vaughan D. G., y Ferrigno J. G. (2005). Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century. *Science*, 308(5721), 541-544.

Cordone G., Lozada M., Vilacoba E., Thalinger B., Bigatti G., Lijtmaer D. A., ... y Galván D. E. (2021). Metabarcoding, direct stomach observation and stable isotope analysis reveal a highly diverse diet for the invasive green crab in Atlantic Patagonia. *Biological Invasions*, 1-22.

Cordone G., Salinas V., Marina T. I., Doyle S. R., Pasotti F., Saravia L. A., y Momo F. R. (2020). Green vs brown food web: Effects of habitat type on multidimensional stability proxies for a highly-resolved Antarctic food web. *Food Webs*, 25, e00166.

Cordone G., Marina T. I., Salinas V., Doyle S. R., Saravia L. A., y Momo F. R. (2018). Effects of macroalgae loss in an Antarctic marine food web: applying extinction thresholds to food web studies. *PeerJ*, 6, e5531.

Crane H. (2017). Why'Redefining statistical significance'will not improve reproducibility and could make the replication crisis worse. Disponible en SSRN 3074083.

Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley y Sons.

Csardi G., y Nepusz T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695(5), 1-9.

Cuevas J. M., Martin J. P., y Bastida R. (2006). Benthic community changes in a Patagonian

intertidal: a forty years later comparison. *Thalassas*, 22(1), 31-39.

Curtsdotter A., Binzer A., Brose U., De Castro F., Ebenman B., Eklöf A., Riede J.O., Thierry A., y Rall B.C. (2011). Robustness to secondary extinctions: comparing trait-based sequential deletions in static and dynamic food webs. *Basic and Applied Ecology* 12(7):571–580

Dalkıran, N., Külköylüoğlu, O., Dere, Ş., Karacaoğlu, D., Akay, E., Yavuzatmaca, M., ... y Çelen, E. (2020). Effect of habitat type on algal species diversity and distribution at high altitudes. *Ecohydrology y Hydrobiology*, 21(1), 189-199.

Dare P. J., y Edwards D. B. (1981). Underwater television observations on the intertidal movements of shore crabs, *Carcinus maenas*, across a mudflat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 61(1), 107-116.

Darling J. A. (2011). Interspecific hybridization and mitochondrial introgression in invasive *Carcinus* shore crabs. *Plos One*, 6(3), e17828.

Darwin C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray.

David P., Thebault E., Anneville O., Duyck P.F., Chapuis E., y Loeuille N. (2017). Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 56, pp. 1-60). Academic Press.

De Lecea A. M., Smit A. J., y Fennessy S. T. (2011). The effects of freeze/thaw periods and drying methods on isotopic and elemental carbon and nitrogen in marine organisms, raising questions on sample preparation. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25(23), 3640-3649

Deagle B. E., Thomas A. C., McInnes J. C., Clarke L. J., Vesterinen E. J., Clare E. L., ... y Eveson J. P. (2019). Counting with DNA in metabarcoding studies: How should we convert sequence reads to dietary data? *Molecular Ecology*, 28(2), 391-406.

Denny M., y Wethey D. (2001). Physical processes that generate patterns in marine communities. *Marine community ecology*, 3-37. Pags 3–37 en M. D. Bertness, S. D. Gaines, y M. E. Hay, editors. *Marine community ecology*. Sinauer Associates.

Deregibus D., Quartino M. L., Campana G. L., Momo F. R., Wiencke C., y Zacher K. (2016). Photosynthetic light requirements and vertical distribution of macroalgae in newly ice-free areas in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 39(1), 153.

Diehl S., y Feissel M. (2000). Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *The American Naturalist*, 155, 200– 218.

Diez M. E., Tablado A., Scarabino F., Orensanz J., Carrera-Parra L. F., Elías R., y Salazar-Vallejo S. I. (2015). Lobo Orensanz (1945-2015) y su contribución al conocimiento de los poliquetos (Annelida). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 50(3), 397-410.

Doherty T. S., Glen A. S., Nimmo D. G., Ritchie E. G., y Dickman C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(40), 11261-11265.

Dolson R., McCann K., Rooney N., y Ridgway M. (2009). Lake morphometry predicts the degree of habitat coupling by a mobile predator. *Oikos*, 118(8), 1230-1238.

Domínguez-García V., Dakos V., y Kéfi S. (2019). Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(51), 25714-25720.

Doney S. C., Ruckelshaus M., Emmett Duffy J., Barry J. P., Chan F., English C. A., ... y Talley L. D. (2012). Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4, 11-37.

Donohue I., Petchey O.L., Kéfi S., Génin A., Jackson A.L., Yang Q., y O'Connor N. E. (2017). Loss of predator species, not intermediate consumers, triggers rapid and dramatic

extinction cascades. *Global Change Biology*, 23(8): 2962-2972.

Donohue I., Hillebrand H., Montoya J. M., Petchey O. L., Pimm S. L., Fowler M. S., ... y Yang Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172-1185.

Donohue I., Petchey O. L., Montoya J. M., Jackson A. L., McNally L., Viana M., Healy K., Lurg, M., O'Connor N. E., y Emmerson M. C. (2013). On the dimensionality of ecological stability. *Ecology Letters*, 16(4), 421-429.

Dougoud M., Vinckenbosch L., Rohr R. P., Bersier L. F., y Mazza C. (2018). The feasibility of equilibria in large ecosystems: A primary but neglected concept in the complexity-stability debate. *PLoS Computational Biology*, 14(2), e1005988.

Duarte C. M., y Cebrián J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41(8), 1758-1766.

Ducklow H. W., Fraser W. R., Meredith M. P., Stammerjohn S. E., Doney S. C., Martinson D. G., ... y Amsler C. D. (2013). West Antarctic Peninsula: an ice-dependent coastal marine ecosystem in transition. *Oceanography*, 26(3), 190-203.

Dunne J. A., y Williams R. J. (2009). Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364 (1524), 1711-1723.

Dunne, J. A. (2006). The Network Structure of Food Webs. *Ecological networks: Linking structure and dynamics* (eds JA Dunne & M. Pascual), pp. 27–86. Oxford University Press.

Dunne J. A., Williams R. J., y Martinez N. D. (2004). Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 273, 291-302.

Dunne J. A., Williams R. J., y Martinez N. D. (2002a). Food-web structure and network

theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922.

Dunne J. A., Williams R. J., y Martinez N. D. (2002b). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*, 5(4), 558-567.

Dunne J. A., Williams R. J., y Martinez N. D. (2002c). Small networks but not small worlds: unique aspects of food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

Dunton K.H. (2001).  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  measurements of Antarctic Peninsula fauna: trophic relationships and assimilation of benthic seaweeds. *American Zoologist*, 41(1), 99-112.

Ebenman B., y Jonsson T. (2005). Using community viability analysis to identify fragile systems and keystone species. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(10), 568-575.

Ebenman B., Law R., y Borrvall C. (2004). Community viability analysis: the response of ecological communities to species loss. *Ecology*, 85(9): 2591–2600.

Ebling F. J., Kitching J. A., Muntz L., y Taylor C. M. (1964). Experimental observations of the destruction of *Mytilus edulis* and *Nucella lapillus* by crabs. *Journal of Animal Ecology*, 33, 73-82.

Efron B., y Tibshirani R.J. (1993). *An introduction to the bootstrap*. Chapman y Hall.

Eklöf A., Tang S., y Allesina S. (2013). Secondary extinctions in food webs: a Bayesian network approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8): 760-770.

Eklöf A., y Ebenman B. O. (2006). Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. *Journal of Animal Ecology*, 75(1): 239-246.

Elbrecht V., Braukmann T. W., Ivanova N. V., Prosser S. W., Hajibabaei M., Wright M., ... y Steinke D. (2019). Validation of COI metabarcoding primers for terrestrial arthropods. *PeerJ*,

7, e7745.

Elbrecht V., y Steinke D. (2019). Scaling up DNA metabarcoding for freshwater macrozoobenthos monitoring. *Freshwater Biology*, 64(2), 380-387.

Elbrecht V., y Leese F. (2017). Validation and development of COI metabarcoding primers for freshwater macroinvertebrate bioassessment. *Frontiers in Environmental Science*, 5, 11.

Elías R. y Orensanz J.M. (2014). Capítulo 16 “Poliquetos” en: Los invertebrados marinos. Eds. J. A. Calcagno ... [et.al.]. -1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2014. 354 p.

Elías R., Jaubet M. L., Ferrando A., y Saracho M. A. (2017). Historia y perspectivas de los estudios sobre poliquetos en Argentina. *Poliquetos de Sudamérica*, 3-23.

Elías R., Jaubet M. L., Llanos E. N., Sanchez M. A., Rivero M. S., Garaffo G. V., y Sandrini-Neto L. (2015). Effect of the invader *Boccardia proboscidea* (Polychaeta: Spionidae) on richness, diversity and structure of SW Atlantic epilithic intertidal community. *Marine Pollution Bulletin*, 91(2), 530-536.

Ellis J. C., Shulman M. J., Wood M., Witman J. D., y Lozyniak S. (2007). Regulation of intertidal food webs by avian predators on New England rocky shores. *Ecology*, 88(4), 853-863.

Elnor R.W. (1981). Diet of green crab *Carcinus maenas* (L.) from Port Hebert, southwestern Nova Scotia. *J. Shellfish Res.* 1, 89–94.

Elnor R. W. (1980). The influence of temperature, sex and chela size in the foraging strategy of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 7(1), 15-24.

Elton C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman y Hall. New

York.

Elton C. S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick y Jackson, London.

Emmerson M., Bezemer M., Hunter M. D., y Jones T. H. (2005). Global change alters the stability of food webs. *Global Change Biology*, 11(3), 490-501.

Erdős P. y Rényi A. (1959). "On Random Graphs. I.". *Publicationes Mathematicae* 6: 290–297

Estrada E. (2007). Food webs robustness to biodiversity loss: The roles of connectance, expansibility and degree distribution. *Journal of Theoretical Biology* 244, 296-307.

Euler L. (1741). *Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis*. *Commentarii academiae scientiarum Petropolitanae*, 128-140.

Euler L. (1736). «*Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis*». *Comment. Acad. Sci. U. Petrop* 8, 128-40 (en latín) (Reimpreso en *Opera Omnia Series Prima*, Vol. 7. pp. 1-10, 1766).

Evans-White M. A., y Halvorson H. M. (2017). Comparing the ecological stoichiometry in green and brown food webs—a review and meta-analysis of freshwater food webs. *Frontiers in Microbiology*, 8, 1184.

Everson I. (Ed.). (2008). *Krill: biology, ecology and fisheries*. John Wiley & Sons.

Fauchald K. (1977). *The polychaete worms. Definitions and keys to the orders, families and genera*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series.

Faulkner K. T., Robertson M. P., y Wilson J. R. (2020). Stronger regional biosecurity is essential to prevent hundreds of harmful biological invasions. *Global Change Biology*, 26(4), 2449-2462.

Fenchel T. (2008). The microbial loop—25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), 99-103.

Fienberg S. E. (2012). A brief history of statistical models for network analysis and open challenges. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 21(4), 825-839.

Flores H., Atkinson A., Kawaguchi S., Krafft B. A., Milinevsky G., Nicol S., ... y Werner T. (2012). Impact of climate change on Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 458, 1-19.

Frank K. T., Petrie B., Choi J. S., y Leggett W. C. (2005). Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science*, 308(5728), 1621-1623.

Fraser W. R., y Hofmann E. E. (2003). A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Marine Ecology Progress Series*, 265, 1-15.

Freeman A. S., y Byers J. E. (2006). Divergent induced responses to an invasive predator in marine mussel populations. *Science*, 313(5788), 831-833.

Fridley J. D., Stachowicz J. J., Naeem S., Sax D. F., Seabloom E. W., Smith M. D., ... y Holle B. V. (2007). The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88(1), 3-17.

Frost C. M., Allen W. J., Courchamp F., Jeschke J. M., Saul W. C., y Wardle D. A. (2019). Using network theory to understand and predict biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(9), 831-843.

Galloway A. W., Brett M. T., Holtgrieve G. W., Ward E. J., Ballantyne A. P., Burns C. W., ... y Alhgren G. (2015). A fatty acid based Bayesian approach for inferring diet in aquatic consumers. *PloS One*, 10(6), e0129723.

Galván D. E., Bovcon N. D., Cochia P. D., González R. A., Lattuca M. E., Reinaldo M. O., ... y Svendsen G. M. (2022). Changes in the specific and biogeographic composition of coastal fish assemblages in Patagonia, driven by climate change, fishing, and invasion by alien species. En *Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems* (pp. 205-231). Springer, Cham.

García-Robledo C., Erickson D. L., Staines C. L., Erwin T. L., y Kress W. J. (2013). Tropical plant-herbivore networks: reconstructing species interactions using DNA barcodes. *PLoS One*, 8(1), e52967.

Gardner M. R., y Ashby W. R. (1970). Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 228(5273), 784-784.

Gehrels H., Tummon Flynn P., Cox R., y Quijón P. A. (2017). Effects of habitat complexity on cannibalism rates in European green crabs (*Carcinus maenas* Linnaeus, 1758). *Marine Ecology*, 38(5), e12448

Gellner G., y McCann K. (2012). Reconciling the omnivory-stability debate. *The American Naturalist*, 179(1), 22-37.

Gelman A., y Carlin J. (2014). Beyond power calculations: Assessing type S (sign) and type M (magnitude) errors. *Perspectives on Psychological Science*, 9(6), 641-651.

Gillespie C. S. (2014). Fitting heavy tailed distributions: the powerLaw package. arXiv preprint arXiv:1407.3492.

Gillies C. L., Stark J. S., Johnstone G. J., y Smith S. D. (2012). Carbon flow and trophic structure of an Antarctic coastal benthic community as determined by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 97, 44-57.

Glazner R., Blennau J., y Armitage A. R. (2020). Mangroves alter predator-prey interactions

by enhancing prey refuge value in a mangrove-marsh ecotone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 526, 151336.

Glude J. B. (1955). The effects of temperature and predators on the abundance of the soft shell clam, *Mya arenaria*, in New England. *Transactions of the American Fisheries Society*, 84(1), 13-26.

Gosztonyi A. E., y Kuba L. (1996). Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe Técnico: Plan de Manejo integrado de la zona costera patagónica. Fundación Patagonia Natural.

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(12), e77917.

Gribkovskaia I., Halskau Sr Ø., y Laporte G. (2007). The bridges of Königsberg—a historical perspective. *Networks: An International Journal*, 49(3), 199-203.

Griffen B. D. (2011). Ecological impacts of replacing one invasive species with another in rocky intertidal areas. In *In the wrong place-alien marine crustaceans: distribution, biology and impacts* (pp. 687-701). Springer, Dordrecht.

Grilli J., Rogers T., y Allesina S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7(1), 1-10.

Grosholz E. D., y Ruiz G. M. (1995). Spread and potential impact of the recently introduced European green crab, *Carcinus maenas*, in central California. *Marine Biology*, 122(2), 239-247.

Gulka J., Carvalho P. C., Jenkins E., Johnson K., Maynard L., y Davoren G. K. (2017). Dietary niche shifts of multiple marine predators under varying prey availability on the northeast Newfoundland coast. *Frontiers in Marine Science*, 4, 324.

Gutiérrez J. L., Jones C. G., Byers J. E., Arkema K. K., Berkenbusch K., Commito J. A., ... y Wild C. (2011). 7.04—Physical ecosystem engineers and the functioning of estuaries and coasts. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, 53-81.

Gutiérrez J. L., Jones C. G., Strayer D. L., y Iribarne O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101(1), 79-90.

Gutt J., Bertler N., Bracegirdle T. J., Buschmann A., Comiso J., Hosie G., ... y Xavier J. C. (2015). The Southern Ocean ecosystem under multiple climate change stresses an integrated circumpolar assessment. *Global Change Biology*, 21(4), 1434-1453.

Haeckel E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen*. 2 Vols. Georg Reimer Verlag, Berlin

Hairston N. G., Smith F. E., y Slobodkin L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94(879), 421-425.

Hamidi B., Wallace K., Vasu C., y Alekseyenko A.V. (2019).  $W_d^*$  test: robust distance-based multivariate analysis of variance. *Microbiome*, 7(1), 1-9.

Harary F. (1960). Some historical and intuitive aspects of graph theory. *SIAM Review*, 2(2), 123-131.

Harbison G. R., McAlister V. L., y Gilmer R. W. (1986). The response of the salp, *Pegea confoederata*, to high levels of particulate material: starvation in the midst of plenty. *Limnology and Oceanography*, 31(2), 371-382.

Harley C. D., Connell S. D., Doubleday Z. A., Kelaher B., Russell B. D., Sarà G., y Helmuth B. (2017). Conceptualizing ecosystem tipping points within a physiological framework. *Ecology and Evolution*, 7(15), 6035-6045.

Hastings A., McCann K. S., y de Ruiter P. C. (2016). Introduction to the special issue: theory of food webs. *Theoretical Ecology*, 9(1), 1-2.

Hawkins E., y Sutton R. (2012). Time of emergence of climate signals. *Geophysical Research Letters*, 39(1).

Hayden B., Harrod C., y Kahilainen K. K. (2014). Dual fuels: Intra annual variation in the relative importance of benthic and pelagic resources to maintenance, growth and reproduction in a generalist salmonid fish. *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1501-1512.

Hernández E. A., Lopez J. L., Piquet A. M. T., Mac Cormack W. P., y Buma A. G. (2019). Changes in salinity and temperature drive marine bacterial communities' structure at Potter Cove, Antarctica. *Polar Biology*, 1-15.

Hette-Tronquart N. (2019). Isotopic niche is not equal to trophic niche. *Ecology letters*, 22(11), 1987-1989.

Hidalgo F. J., Silliman B. R., Bazterrica M. C., y Bertness M. D. (2007). Predation on the rocky shores of Patagonia, Argentina. *Estuaries and Coasts*, 30(5), 886-894.

Hoffmann R., Al-Handal A.Y., Wulff A., Deregibus D., Quartino M.L., Wenzhöfer F., y Braeckman U. (2019). Implications of glacial melt-related processes on the potential primary production of a microphytobenthic community in Potter Cove (Antarctica). *Frontiers in Marine Science*, 6, 655.

Holt R. D. (2002). Food webs in space: on the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research*, 17(2), 261-273.

Holt R. A., y Lawton J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25(1), 495-520.

Holt, R. D., y Polis, G. A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *The*

American Naturalist, 149, 745–764.

Hori M., y Noda T. (2001). Spatio-temporal variation of avian foraging in the rocky intertidal food web. *Journal of Animal Ecology*, 122-137.

Howard B. R., Barrios-O’Neill D., Alexander M. E., Dick J. T., Therriault T. W., Robinson T. B., y Côté I. M. (2018). Functional responses of a cosmopolitan invader demonstrate intraspecific variability in consumer-resource dynamics. *PeerJ*, 6, e5634.

Hughes A. D., Brunner L., Cook E. J., Kelly M. S., y Wilson B. (2012). Echinoderms display morphological and behavioural phenotypic plasticity in response to their trophic environment. *PLoS ONE* 7(8): e41243.

Hui C., Richardson D. M., Landi P., Minoarivelo H. O., Garnas J., y Roy H. E. (2016). Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18(4), 971-983.

Hussey N. E., MacNeil M. A., McMeans B. C., Olin J. A., Dudley S. F., Cliff G., ... y Fisk A. T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters*, 17(2), 239-250.

Hutchinson M. C., Bramon Mora B., Piloşof S., Barner A. K., Kéfi S., Thébault E., ... y Stouffer D. B. (2019). Seeing the forest for the trees: Putting multilayer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, 33(2), 206-217.

Hyndes G., Hanson C., y Vanderklift M. (2013). The magnitude of spatial and temporal variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  differs between taxonomic groups: implications for food web studies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 119, 176–187.

Hyslop E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4), 411-429.

Ings T. C., y Hawes J. E. (2018). The history of ecological networks. En *Ecological networks in the tropics* (pp. 15-28). Springer, Cham.

Ings T. C., Montoya J. M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C. F., ... y Woodward G. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253-269.

Ioannidis J. P. (2019). What have we (not) learnt from millions of scientific papers with P values?. *The American Statistician*, 73(sup1), 20-25.

IPCC (2022). *Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [P.R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. Al Khourdajie, R. van Diemen, D. McCollum, M. Pathak, S. Some, P. Vyas, R. Fradera, M. Belkacemi, A. Hasija, G. Lisboa, S. Luz, J. Malley, (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA. doi: 10.1017/9781009157926

Irigoyen A. J., Trobbiani G., Sgarlatta M. P., y Raffo M. P. (2011a). Effects of the alien algae *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the diversity and abundance of benthic macrofauna in Golfo Nuevo (Patagonia, Argentina): potential implications for local food webs. *Biological Invasions*, 13(7), 1521-1532.

Irigoyen A. J., Eyrales C., y Parma A. M. (2011b). Alien algae *Undaria pinnatifida* causes habitat loss for rocky reef fishes in north Patagonia. *Biological Invasions*, 13(1), 17-24.

Jackson A. L., Inger R., Parnell A. C., y Bearhop S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602.

Jacob U., Thierry A., Brose U., Arntz W. E., Berg S., Brey T., ... y Dunne J. A. (2011). The role of body size in complex food webs: A cold case. In *Advances in ecological research* (Vol. 45, pp. 181-223). Academic Press.

Jerosch K., Pehlke H., Monien P., Scharf F., Weber L., Kuhn G., ... y Abele D. (2018). Benthic meltwater fjord habitats formed by rapid glacier recession on King George Island, Antarctica. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 376(2122), 20170178.

Jonsson T., Berg S., Pimenov A., Palmer C., y Emmerson M. (2015). The reliability of R50 as a measure of vulnerability of food webs to sequential species deletions. *Oikos*, 124(4), 446-457.

Jost C., Lawrence C. A., Campolongo F., Van de Bund W., Hill S., y DeAngelis D. L. (2004). The effects of mixotrophy on the stability and dynamics of a simple planktonic food web model. *Theoretical Population Biology*, 66(1), 37-51.

Juanes F., Lee K. T., McKnight A., y Kellogg K. (2008). Claw allometry in green crabs, *Carcinus maenas*: heterochely, handedness, and sex. *Marine Biology*, 153(4), 523-528.

Kauffman S. A. (1991). Antichaos and adaptation. *Scientific American*, 265(2), 78-85.

Kaunzinger C. M., y Morin P. J. (1998). Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature*, 395(6701), 495-497.

Kéfi S., Berlow E. L., Wieters E. A., Joppa L. N., Wood S. A., Brose U., y Navarrete S. A. (2015). Network structure beyond food webs: mapping non trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores. *Ecology*, 96(1), 291-303

Klassen G. J., y Locke A. (2007). A biological synopsis of the European green crab, *Carcinus maenas*. Moncton, New Brunswick, Canada: Fisheries and Oceans Canada.

Klöser H., Quartino M.L. y Wiencke C. (1996). Distribution of macroalgae and macroalgal communities in gradients of physical conditions in Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Hydrobiologia* 333: 1-17.

Klöser H., Ferreyra G., Schloss I., Mercuri G., Laturus F., y Curtosi A. (1994). Hydrography of Potter Cove, a small fjord-like inlet on King George island (South Shetlands). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 38(5), 523-537.

Koen Alonso M. K., Crespo E. A., García N. A., Pedraza S. N., Mariotti P. A., y Mora N. J. (2002). Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. *Environmental Biology of Fishes*, 63(2), 193-202.

Kortsch S., Primicerio R., Aschan M., Lind S., Dolgov A. V., y Planque B. (2019). Food web structure varies along environmental gradients in a high latitude marine ecosystem. *Ecography*, 42(2), 295-308.

Korzybski A. (1933). Science and sanity. An introduction to non-Aristotelian systems and general semantics, pp. 747 – 761. The International Non-Aristotelian Library Pub. Co

Kraemer G. P., Sellberg M., Gordon A., y Main J. (2007). Eight-year record of *Hemigrapsus sanguineus* (Asian shore crab) invasion in western Long Island Sound estuary. *Northeastern Naturalist*, 14(2), 207-224.

Krause A. E., Frank K. A., Mason D. M., Ulanowicz R. E., y Taylor W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282-285.

Kremer P., y Madin L. P. (1992). Particle retention efficiency of salps. *Journal of Plankton Research*, 14(7), 1009-1015.

Kuijper L.D., Kooi B.W., Zonneveld C., y Kooijman, S.A. (2003). Omnivory and food web dynamics. *Ecological Modelling*, 163(1-2), 19-32.

Ladyman J., Lambert J., y Wiesner K. (2013). What is a complex system?. *European Journal for Philosophy of Science*, 3(1), 33-67.

Lagger C., Nime M., Torre L., Servetto N., Tatián M., y Sahade R. (2018). Climate change, glacier retreat and a new ice free island offer new insights on Antarctic benthic responses. *Ecography*, 41(4), 579-591.

Layman C. A., Giery S. T., Buhler S., Rossi R., Penland T., Henson M. N., ... y Archer S. K. (2015). A primer on the history of food web ecology: fundamental contributions of fourteen researchers. *Food Webs*, 4, 14-24.

Layman C. A., y Allgeier J. E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 131-141.

Lee J. R., Raymond B., Bracegirdle T. J., Chades I., Fuller R. A., Shaw J. D., y Terauds A. (2017). Climate change drives expansion of Antarctic ice-free habitat. *Nature*, 547(7661), 49-54.

Lefebvre S., y Dubois S. (2016). The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates: insight into the metabolic part. *Vie Et Milieu-life And Environment*, 66(3-4), 305-314.

Lindeman R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23(4), 399-417.

Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O., y Hewitt R. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387(6636), 897.

Lohrer A. M., y Whitlatch R. B. (2002). Interactions among aliens: apparent replacement of one exotic species by another. *Ecology*, 83(3), 719-732.

Lu X., Gray C., Brown L. E., Ledger M. E., Milner A. M., Mondragón R. J., ... y Ma A. (2016). Drought rewires the cores of food webs. *Nature Climate Change*, 6(9), 875-878.

Lubchenco J. (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, 112(983), 23-39.

Ma A., Bohan D. A., Canard E., Derocles S. A., Gray C., Lu X., ... y Kratina P. (2018). A replicated network approach to 'big data' in ecology. En *Advances in Ecological Research* (Vol. 59, pp. 225-264). Academic Press.

MacArthur R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3), 533-536.

Macfadyen S., Gibson R. H., Symondson W. O., y Memmott J. (2011). Landscape structure influences modularity patterns in farm food webs: consequences for pest control. *Ecological Applications*, 21(2), 516-524.

Mackey A. P., Hyndes G. A., Carvalho M. C., y Eyre B. D. (2015). Physical and biogeochemical correlates of spatio-temporal variation in the  $\delta^{13}\text{C}$  of marine macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 157, 7-18.

Mair P., y Wilcox R. R. (2020). Robust Statistical Methods in R Using the WRS2 Package. *Behavior Research Methods*, 52, 464-488.

Majdi N., Hette-Tronquart N., Auclair E., Bec A., Chouvelon T., Cognie B., ... y Perga M. E. (2018). There's no harm in having too much: A comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs*, 17, e00100.

Marina T. I., Salinas V., Cordone G., Campana G., Moreira E., Deregibus D., ... y Momo F. R. (2018a). The food web of Potter Cove (Antarctica): complexity, structure and function. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 200, 141-151.

Marina T. I., Saravia L. A., Cordone G., Salinas V., Doyle S. R., y Momo F. R. (2018b). Architecture of marine food webs: To be or not be a 'small-world'. *PLoS One*, 13(5),

e0198217.

Marshall H. H., Inger R., Jackson A. L., McDonald R. A., Thompson F. J., y Cant M. A. (2019). Stable isotopes are quantitative indicators of trophic niche. *Ecology Letters*, 22(11), 1990-1992.

Martinez N. D. (1992). Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 139(6), 1208-1218

Martinez N. D. (1991). Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. *Ecological Monographs*, 61(4), 367-392.

Mason O., y Verwoerd M. (2007). Graph theory and networks in biology. *IET Systems Biology*, 1(2), 89-119.

Massey Jr. F. J. (1951). The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association*, 46(253), 68-78.

May R. M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems* Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.

May R. M. (1972). Will a large complex system be stable?. *Nature*, 238(5364), 413-414.

McCann K. S., y Rooney N. (2009). The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1789-1801.

McCann K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228-233.

McCann K. S., Hastings A., y Huxel G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395(6704), 794.

McCann K. S., y Hastings A. (1997). Re–evaluating the omnivory–stability relationship in

food webs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1385), 1249-1254.

McDonald P. S., Jensen G. C., y Armstrong D. A. (2001). The competitive and predatory impacts of the nonindigenous crab *Carcinus maenas* (L.) on early benthic phase Dungeness crab *Cancer magister* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258(1), 39-54.

McMeans B. C., Rooney N., Arts M. T., y Fisk A. T. (2013). Food web structure of a coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. *Marine Ecology Progress Series*, 482, 17-28.

McMurdie P. J., y Holmes S. (2013). Phyloseq: An R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PLoS One* 8(4):e61217.

McQuaid C. D., y Branch G. M. (1984). Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 19(1), 145-151.

Meinshausen M., Smith S. J., Calvin K., Daniel J. S., Kainuma M. L., Lamarque J. F., ... y Van Vuuren D. P. P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic change*, 109(1), 213-241.

Memmott J, Waser N. M., y Price M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271: 2605–2611.

Mendez M. M., Livore J. P., Márquez F., y Bigatti G. (2021). Mass mortality of foundation species on rocky shores: testing a methodology for a continental monitoring program. *Frontiers in Marine Science*, 8, 69.

Mendonça V., Madeira C., Dias M., Flores A. A., y Vinagre C. (2022). Robustness of

temperate versus tropical food webs: comparing species trait-based sequential deletions. *Marine Ecology Progress Series*, 691, 19-28.

Menge B. A., y Sutherland J. P. (1976). Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *The American Naturalist*, 110(973), 351-369.

Meredith M. P., Schofield O., Newman L., Urban E., y Sparrow M. (2013). The vision for a Southern Ocean observing system. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(3), 306-313.

Meredith M. P., y King J. C. (2005). Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters*, 32(19).

Milgram S., 1967. The small world problem. *Psychology Today* 1, 61–67.

Miner B. G., Sultan S. E., Morgan S. G., Padilla D. K., y Relyea R. A. (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 685-692.

Moline M. A., Claustre H., Frazer T. K., Schofield O., y Vernet M. (2004). Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, 10(12), 1973-1980.

Monteiro A. B., y Faria L. D. B. (2016). The interplay between population stability and food-web topology predicts the occurrence of motifs in complex food-webs. *Journal of Theoretical Biology*, 409, 165-171.

Montoya D., Yallop M. L., y Memmott J. (2015). Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. *Nature Communications*, 6(1), 1-9.

Montoya J. M., Pimm S. L., y Solé R. V. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442(7100), 259.

Montoya J. M., y Solé R. V. (2003). Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos*, 102(3), 614-622.

Montoya J. M., y Solé R. V. (2002). Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 214(3), 405-412.

Mooney C. Z., y Duvall R. (1993). Bootstrapping: A nonparametric approach to statistical inference (No. 95).

Moore J. C., Berlow E. L., Coleman D. C., de Ruiter P. C., Dong Q., Hastings A., ... y Wall D. H. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7(7), 584-600.

Moran M. D., Rooney T. P., y Hurd L. E. (1996). Top down cascade from a bitrophic predator in an old field community. *Ecology*, 77(7), 2219-2227.

Moreau S., Mostajir B., Bélanger S., Schloss I. R., Vancoppenolle M., Demers S., y Ferreyra G. A. (2015). Climate change enhances primary production in the western Antarctic Peninsula. *Global Change Biology*, 21(6), 2191-2205.

Morin E. (1990). *Introducción al pensamiento complejo*. Gedisa editorial. Barcelona. España.

Nakagawa S., y Cuthill I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591-605.

Nakahara F., Ando H., Ito H., Murakami A., Morimoto N., Yamasaki M., Takayanagi A., y Isagi Y. (2015). The applicability of DNA barcoding for dietary analysis of sika deer. *DNA Barcodes*, 3(1).

Nentwig W. (2008). Biological invasions: why it matters. En *Biological invasions* (pp. 1-6). Springer, Berlin, Heidelberg.

Neutel A. M., Heesterbeek J. A., y de Ruiter P. C. (2002). Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science*, 296(5570), 1120-1123.

Neutel A. M., Roerdink J. B., y De Ruiter P.C. (1994). Global stability of two-level detritus decomposer food chains. *Journal of Theoretical Biology*, 171, 351–353.

Newman M. E., y Girvan M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E*, 69(2), 026113.

Newman M. E. (2003). The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 45(2), 167-256.

Nicolas J. P., y Bromwich D. H. (2014). New reconstruction of Antarctic near-surface temperatures: Multidecadal trends and reliability of global reanalyses. *Journal of Climate*, 27(21), 8070-8093.

Nielsen J. M., Clare E. L., Hayden B., Brett M. T., y Kratina P. (2018). Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(2), 278-291.

Norin T., y Metcalfe N. B. (2019). Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1768), 20180180.

Norkko A., Thrush S.F., Cummings V.J., Gibbs M.M., Andrew N.L., Norkko J., y Schwarz A.M. (2007). Trophic structure of coastal Antarctic food webs associated with changes in sea ice and food supply. *Ecology*, 88(11), 2810-2820.

Norkko A., Thrush S.F., Cummings V.J., Funnell G.A., Schwarz A.M., Andrew N.L., y Hawes I. (2004). Ecological role of *Phyllophora antarctica* drift accumulations in coastal soft-sediment communities of McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biology*, 27(8), 482-494.

O'Gorman E. J., y Emmerson M. C. (2009). Perturbations to trophic interactions and the stability of complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(32), 13393-13398.

Odum W. E., y Heald E. J. (1975). The detritus-based food web of an. *Estuarine Research. Volumen 1. Chemistry, Biology and Estuarine System*. Academic Press Inc.

Odum E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164,262–270.

Odum E. P., y Odum H. T. (1959). *Fundamentals of Ecology*. W.B. Saunders, Philadelphia.

Oksanen J., Blanchet, F. G., Kindt R., Legendre P., O'hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Szoecs S., Szoecs E., y Wagner H. (2019). *Vegan: community ecology package*. R package version 2.5-6. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Orensanz J. M., Schwindt E., Pastorino G., Bortolus A., Casas G., Darrigran G., Elías R., López Gappa J. J., ..., y Vallarino E. A. (2002) No longer a pristine confine of the world ocean-a survey of exotic marine species in the Southwestern Atlantic. *Biological Invasions* 4: 115–143

Paine R. T. (1994). *Marine rocky shores and community ecology: An experimentalist's perspective*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany

Paine R. T., Castillo J. C., y Cancino J. (1985). Perturbation and recovery patterns of starfish-dominated intertidal assemblages in Chile, New Zealand, and Washington State. *The American Naturalist*, 125(5), 679-691.

Paine R. T. (1969). A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 103(929), 91-93.

Paine R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.

Palmer A. R. (1983). Growth rate as a measure of food value in thaidid gastropods: assumptions and implications for prey morphology and distribution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 73(2), 95-124.

Palomo M. G., Bagur M., Calla S., Dalton M. C., Soria S. A., Hawkins S. J., ... y Williams G. A. (2019). Biodiversity and interactions on the intertidal rocky shores of Argentina (south-west Atlantic). *Interactions in the Marine Benthos: Global Patterns and Processes. Systematics Association Special Volume Series 2019*, 164-189.

Papacostas K. J., y Freestone A. L. (2019). Stronger predation in a subtropical community dampens an invasive species-induced trophic cascade. *Biological Invasions*, 21(1), 203-215.

Pardal M., Baeta A., Marques J., y Cabral H. (2006). Feeding ecology of the green crab, *Carcinus maenas* (L., 1758) in a temperate estuary, Portugal. *Crustaceana*, 79(10), 1181-1193.

Parker P. L., Anderson R. K., y Lawrence A. (1989). A  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  tracer study of nutrition in aquaculture: *Penaeus vannamei* in a pond grow out system. En *Stable isotopes in ecological research* (pp. 288-303). Springer, New York, NY.

Pascual M. y Dunne J. (2006). *Ecological Networks. Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.

Pasotti F., Manini E., Giovannelli D., Wöfl A. C., Monien D., Verleyen E., ... y Vanreusel A. (2015a). Antarctic shallow water benthos in an area of recent rapid glacier retreat. *Marine Ecology*, 36(3), 716-733.

Pasotti F., Saravia L. A., De Troch M., Tarantelli M. S., Sahade R., y Vanreusel A. (2015b). Benthic trophic interactions in an Antarctic Shallow water ecosystem affected by recent glacier retreat. *PloS One*, 10(11), e0141742.

Pasti A. T., Bovcon N. D., Ruibal-Núñez J., Navoa X., Jacobi K. J., y Galván D. E. (2021). The diet of *Mustelus schmitti* in areas with and without commercial bottom trawling (Central Patagonia, Southwestern Atlantic): Is it evidence of trophic interaction with the Patagonian shrimp fishery?. *Food Webs*, 29, e00214.

Pejchar L., y Mooney H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology y Evolution*, 24(9), 497-504.

Perkins D. M., Reiss J., Yvon-Durocher G., y Woodward G. (2010). Global change and food webs in running waters. *Hydrobiologia*, 657(1), 181-198.

Philippsen J. S., y Benedito E. (2013). Discrimination factor in the trophic ecology of fishes: a review about sources of variation and methods to obtain it. *Oecologia Australis*, 17(2), 205-2016.

Pielou E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131-144.

Pimm S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.

Pimm S. L. (1982). *Food webs*. Springer Netherlands.

Pinnegar J. K., y Polunin N. V. C. (1999). Differential fractionation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*, 13(2), 225-231.

Poirier L. A., Symington L. A., Davidson J., St-Hilaire S., y Quijón P. A. (2017). Exploring the decline of oyster beds in Atlantic Canada shorelines: potential effects of crab predation on American oysters (*Crassostrea virginica*). *Helgoland Marine Research*, 71(1), 1-14.

Poisot T., y Gravel D. (2014). When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. *PeerJ*, 2, e251.

Polis G. A., Anderson W. B., y Holt R. D. (1997). Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289-316.

Polis G. A., y Strong D. R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147(5), 813-846.

Polis G. A. (1991). Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist*, 138(1), 123-155.

Pompanon F., Deagle B. E., Symondson W. O., Brown D. S., Jarman S. N., y Taberlet P. (2012). Who is eating what: diet assessment using next generation sequencing. *Molecular Ecology*, 21(8), 1931-1950.

Post D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.

Quartino M. L., Deregibus D., Campana G. L., Latorre G. E. J., y Momo F. R. (2013). Evidence of macroalgal colonization on newly ice-free areas following glacial retreat in Potter Cove (South Shetland Islands), Antarctica. *PloS One*, 8(3), e58223.

Quartino M. L., Boraso de Zaixso A., y Momo F. R. (2008). Macroalgal production and the energy cycle of Potter Cove. En Wiencke, C, Ferreyra, GA., Abele, D, Marensi, S. (Eds.), *The Antarctic ecosystem of Potter cove, King-George Island (Isla 25 de Mayo)*. Alfred-Wegener Institut (AWI), Bremerhaven, pp. 68-74.

Quartino M. L., Zaixso H. E., y Boraso de Zaixso A. L. (2005). Biological and environmental characterization of marine macroalgal assemblages in Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Botanica Marina*, 48, 187-197.

Quetin L. B., y Ross R. M. (2001). Environmental variability and its impact on the

reproductive cycle of Antarctic krill. *American Zoologist*, 41(1), 74-89.

Quezada-Romegialli C., Jackson A. L., Hayden B., Kahilainen K. K., Lopes C., y Harrod C. (2018). *tRophicPosition*, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(6), 1592-1599.

Ratnasingham S. (2019). *mBRAVE: The Multiplex Barcode Research And Visualization Environment*. *Biodiversity Information Science and Standards*, 3, e37986.

Ratnasingham S., y Hebert P.D. (2007). *BOLD: The Barcode of Life Data System* (<http://www.barcodinglife.org>). *Molecular Ecology Notes*, 7(3), 355-364.

Rechimont M. E., Galvan D. E., Sueiro M. C., Casas G., Piriz M. L., Diez M. E., ... y Bigatti G. (2013). Benthic diversity and assemblage structure of a north Patagonian rocky shore: a monitoring legacy of the NaGISA project. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(8), 2049-2058.

Reid D. G., Abelló P., Kaiser M. J., y Warman C. G. (1997). Carapace colour, inter-moult duration and the behavioural and physiological ecology of the shore crab *Carcinus maenas*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44(2), 203-211.

Rezende E. L., Albert E. M., Fortuna M. A., y Bascompte J. (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12(8), 779-788.

Riede J. O., Binzer A., Brose U., de Castro F., Curtsdotter A., Rall B. C., y Eklöf A. (2011). Size-based food web characteristics govern the response to species extinctions. *Basic and Applied Ecology*, 12(7), 581-589.

Ripple W. J., Estes J. A., Schmitz O. J., Constant V., Kaylor M. J., Lenz A., ... y Wolf C. (2016). What is a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(11), 842-849.

Rodriguez L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927–939.

Rodriguez Zoya L. G. (2016). Complejidad de los paradigmas y problemas complejos: Un modelo epistemológico para la investigación empírica de los sistemas de pensamiento.

Rodriguez Zoya L. G., y Rodriguez Zoya P. G. (2014). El espacio controversial de los sistemas complejos. *Estudios de Filosofía*, 50, 103-129.

Romanuk T. N., Zhou Y., Valdovinos F. S., y Martinez N. D. (2017). Robustness trade-offs in model food webs: invasion probability decreases while invasion consequences increase with connectance. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 56, pp. 263-291). Academic Press.

Romanuk T. N., Jackson L. J., Post J. R., McCauley E., y Martinez N. D. (2006). The structure of food webs along river networks. *Ecography*, 29(1), 3-10.

Rooney N., McCann K., Gellner G., y Moore J. C. (2006). Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature*, 442(7100), 265-269.

Rooney N., y McCann K. S. (2012). Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 40-46.

Rosson M. A., Quijón P. A., Snelgrove P. V., Barrett T. J., McKenzie C. H., y Locke A. (2012). Regional differences in foraging behaviour of invasive green crab (*Carcinus maenas*) populations in Atlantic Canada. *Biological Invasions*, 14(3), 659-669.

Rudnick D., y Resh V. (2005). Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. *Freshwater Biology*, 50(8), 1323-1336

Russel J. (2020). MicEco: Various functions for microbial community data. R package

version 0.9.9.

Sage R. F. (2020). Global change biology: A primer. *Global Change Biology*, 26(1), 3-30.

Sahade R., Lagger C., Torre L., Momo F., Monien P., Schloss I., ... y Abele D. (2015). Climate change and glacier retreat drive shifts in an Antarctic benthic ecosystem. *Science Advances*, 1(10), e1500050.

Sahade R., Tatián M., Kowalke J., Kühne S., y Esnal G. B. (1998). Benthic faunal associations on soft substrates at Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Polar Biology*, 19(2), 85-91.

Sanders D., Kehoe R., Thebault E., y Van Veen, F. J. F. (2018). Trophic redundancy reduces vulnerability to extinction cascades. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10): 2419-2424.

Sanders D., Sutter L., y Veen F. J. (2013). The loss of indirect interactions leads to cascading extinctions of carnivores. *Ecology Letters*, 16(5): 664-669.

Saravia L. A. (2019). *Isaravia/multiweb*: R package for multiple interaction ecological networks (version v0.2.9).

Sayama H. (2015). Introduction to the modeling and analysis of complex systems. Open SUNY Textbooks.

Schaal G., Riera P., Leroux C., y Grall J. (2010). A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology*, 157(2), 283-294.

Scheffer M., Bascompte J., Brock W. A., Brovkin V., Carpenter S. R., Dakos V., ... y Sugihara G. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53-59.

Scheffer M., Carpenter S., Foley J. A., Folke C., y Walker B. (2001). Catastrophic shifts in

ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591-596.

Schleuning M., Fründ J., Schweiger O., Welk E., Albrecht J., Albrecht M., ... y Hof C. (2016). Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change. *Nature Communications*, 7(1), 1-9.

Schloss I. G., Ferreyra G. A., y 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. doi: 10.1016/S0924-7963(02)00183-5

Schloss I. R., Abele D., Moreau S., Demers S., Bers A. V., González O., y Ferreyra G. A. (2012). Response of phytoplankton dynamics to 19-year (1991–2009) climate trends in Potter Cove (Antarctica). *Journal of Marine Systems*, 92(1), 53-66.

Schwindt E., Carlton J. T., Orensanz J. M., Scarabino F., y Bortolus A. (2020). Past and future of the marine bioinvasions along the Southwestern Atlantic. *Aquatic Invasions*, 15(1).

Schwindt E. (2007). The invasion of the acorn barnacle *Balanus glandula* in the southwestern Atlantic 40 years later. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(5), 1219-1225.

Sears A. L., Holt R. D., y Polis G. A. (2004). Feast and famine in food webs: the effects of pulsed productivity. *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 359-386.

Sebens K. P. (1991). Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In *Habitat structure* (pp. 211-234). Springer, Dordrecht.

Sicinski J., Pabis K., Jazdzewski K., Konopacka A., y Błażewicz-Paszkowycz M. (2012). Macrozoobenthos of two Antarctic glacial coves: A comparison with non-disturbed bottom areas. *Polar Biology*, 35, 355–367.

Silliman B. R., Bertness M. D., Altieri A. H., Griffin J. N., Bazterrica M. C., Hidalgo F. J., ...

y Reyna M. V. (2011). Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. *PLoS One*, 6(10), e24502.

Simon H. A. (1962) The Architecture of Complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 106(6), 467-482.

Singh R. (1991). Natural Diet of, and Shelter-Use by, the Green Crab, *Carcinus maenas* (L.) in Nova Scotia. Tesis de maestría, University of New Brunswick, Fredericton, NB, Canada.

Srinivasan U. T., Dunne J. A., Harte J., y Martinez N. D. (2007). Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology*, 88(3), 671-682.

Smith P. J., McVeagh S. M., Allain V., y Sanchez C. (2005). DNA identification of gut contents of large pelagic fishes. *Journal of Fish Biology*, 67(4), 1178-1183.

Smith-Ramesh L. M., Moore A. C., y Schmitz O. J. (2017). Global synthesis suggests that food web connectance correlates to invasion resistance. *Global Change Biology*, 23(2), 465-473.

Snyder W. E., y Evans E. W. (2006). Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 95-122.

Solé R. V., y Montoya M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1480), 2039-2045.

Spencer P. D., y Collie J. S. (1996). A simple predator-prey model of exploited marine fish populations incorporating alternative prey. *ICES Journal of Marine Science*, 53(3), 615-628.

Spight T. M., y Emlen J. (1976). Clutch sizes of two marine snails with a changing food supply. *Ecology*, 57(6), 1162-1178.

Spivak E. D., Farías N. E., Ocampo E. H., Lovrich G. A., y Luppi T. A. (2019). Annotated catalogue and bibliography of marine and estuarine shrimps, lobsters, crabs and their allies (Crustacea: Decapoda) of Argentina and Uruguay (Southwestern Atlantic Ocean). *Frente Marítimo*, 26, 1-164.

Spooner E. H., Coleman R. A., y Attrill M. J. (2007). Sex differences in body morphology and multitrophic interactions involving the foraging behaviour of the crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology*, 28(3), 394-403.

Srivastava D. S., Cardinale B. J., Downing A. L., Duffy J. E., Jouseau C., Sankaran M., y Wright J. P. (2009). Diversity has stronger top down than bottom up effects on decomposition. *Ecology*, 90(4), 1073-1083.

Stammerjohn S. E., Martinson D. G., Smith R. C., y Iannuzzi R. A. (2008). Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspectives. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18), 2041-2058.

Stock B. C., Jackson A. L., Ward E. J., Parnell A. C., Phillips D. L., Semmens B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096.

Stouffer D. B., y Bascompte J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648-3652.

Strona G., Nappo D., Boccacci F., Fattorini S., y San-Miguel-Ayanz J. (2014). A fast and unbiased procedure to randomize ecological binary matrices with fixed row and column totals. *Nature Communications*, 5(1), 1-9.

Taberlet P., Bonin A., Coissac E., y Zinger L. (2018). *Environmental DNA: For biodiversity research and monitoring*. Oxford University Press.

Taberlet P., Coissac E., Pompanon F., Brochmann C., y Willerslev E. (2012). Towards next generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. *Molecular Ecology*, 21(8), 2045-2050.

Tan E. B. P., y Beal B. F. (2015). Interactions between the invasive European green crab, *Carcinus maenas* (L.), and juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in eastern Maine, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 462, 62-73.

Tarride M. (1995). Complejidad y sistemas complejos. *História, Ciências, Saúde-Manguinhos*, 2, 46-66.

Tatián M., Sahade R. y Esnal G. (2004). Diet components in the food of Antarctic ascidians living at low levels of primary production. *Antarctic Science*, 16, 123–128.

Tatián M., Sahade R. J., Doucet M. E., y Esnal G. B. (1998). Ascidians (Tunicata, Ascidiacea) of Potter Cove, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarctic Science*, 10(2), 147-152.

Thalinger B., Oehm J., Zeisler C., Vorhauser J., y Traugott M. (2018). Sex specific prey partitioning in breeding piscivorous birds examined via a novel, noninvasive approach. *Ecology and Evolution*, 8(17), 8985-8998.

Thiel M., y Ullrich N. (2002). Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgoland Marine Research*, 56(1), 21-30.

Thompson R. C., Crowe T. P., y Hawkins S. J. (2002). Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation*, 29(2), 168-191.

Thomsen M. S., Byers J. E., Schiel D. R., Bruno J. F., Olden J. D., Wernberg T., y Silliman B. R. (2014). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and

functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39-47.

Thomsen M. S., Olden J. D., Wernberg T., Griffin J. N., y Silliman B. R. (2011a). A broad framework to organize and compare ecological invasion impacts. *Environmental Research*, 111(7), 899-908.

Thomsen M. S., Wernberg T., Olden J. D., Griffin J. N., y Silliman B. R. (2011b). A framework to study the context-dependent impacts of marine invasions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 322-327.

Thomsen M. S., Wernberg T., Altieri A., Tuya F., Gulbransen D., McGlathery K. J., Holmer M., y Silliman B. R. (2010). Habitat cascades: the conceptual context and global relevance of facilitation cascades via habitat formation and modification. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 158-175.

Tilman D., Isbell F., y Cowles J.M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.

Tirasin E. M., y Jørgensen T. (1999). An evaluation of the precision of diet description. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 243-252.

Tolonen K. T., Hämäläinen H., Holopainen I. J., y Karjalainen J. (2001). Influences of habitat type and environmental variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. *Archiv für Hydrobiologie*, 39-67

Tomanek L., y Helmuth B. (2002). Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts. *Integrative and Comparative Biology*, 42(4), 771-775.

Torchin M. E., Lafferty K. D., y Kuris A. M. (1996). Infestation of an introduced host, the European green crab, *Carcinus maenas*, by a symbiotic nemertean egg predator, *Carcinonemertes epialti*. *The Journal of Parasitology*, 449-453.

Torres P. J., y González-Pisani X. (2016). Primer registro del cangrejo verde, *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), en Golfo Nuevo, Argentina: un nuevo límite norte de distribución en costas patagónicas. *Ecología Austral*, 26(2), 134-137.

Traugott M., Thalinger B., Wallinger C., y Sint D. (2021). Fish as predators and prey: DNA based assessment of their role in food webs. *Journal of Fish Biology*.

Traugott M., Kamenova S., Ruess L., Seeber J., y Plantegenest M. (2013). Empirically characterising trophic networks: what emerging DNA-based methods, stable isotope and fatty acid analyses can offer. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 49, pp. 177-224). Academic Press.

Trussell G. C. (1996). Phenotypic plasticity in an intertidal snail: the role of a common crab predator. *Evolution*, 448-454.

Trussell G. C., Matassa C. M., y Ewanchuk P. J. (2017). Moving beyond linear food chains: trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1851), 20162590.

Trussell G. C., Ewanchuk P. J., y Bertness M. D. (2002). Field evidence of trait mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology Letters*, 5(2), 241-245.

Trussell G. C. (2000). Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade offs in an intertidal snail. *Evolution*, 54(1), 151-166.

Trussell G. C., y Smith L. D. (2000). Induced defenses in response to an invading crab predator: an explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(5), 2123-2127.

Turner J., Lu H., White I., King J. C., Phillips T., Hosking J. S., ... y Deb P. (2016). Absence of 21st century warming on Antarctic Peninsula consistent with natural variability. *Nature*, 535(7612), 411-415.

Turner J., Colwell S. R., Marshall G. J., Lachlan Cope T. A., Carleton A. M., Jones P. D., ... y Iagovkina S. (2005). Antarctic climate change during the last 50 years. *International Journal of Climatology*, 25(3), 279-294.

Unger S. D., Williams L. A., Diaz L., y Jachowski C. B. (2020). DNA barcoding to assess diet of larval eastern hellbenders in North Carolina. *Food Webs*, 22, e00134.

Urban M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348(6234), 571-573.

Ushio M., Hsieh C.H., Masuda R., Deyle E.R., Ye H., Chang C.W., Sugihara G., y Kondoh M. (2018). Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature*, 554(7692), 360.

Valverde S., Ohse S., Turlaska M., West B. J., y Garcia-Ojalvo J. (2015). Structural determinants of criticality in biological networks. *Frontiers in Physiology*, 6, 127.

van Altena C., Hemerik L., y de Ruiter P. C. (2016). Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. *Theoretical Ecology*, 9(1), 49-58.

van Nes E. H., Arani B. M., Staal A., van der Bolt B., Flores B. M., Bathiany S., y Scheffer M. (2016). What do you mean, 'tipping point'? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(12), 902-904.

Vanderklift M. A., y Ponsard S. (2003). Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136(2), 169-182.

Vaughan D. G., Marshall G. J., Connolley W. M., Parkinson C., Mulvaney R., Hodgson D. A., ... y Turner J. (2003). Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climatic change*, 60(3), 243-274.

Veech J. A. (2012). Significance testing in ecological null models. *Theoretical Ecology*, 5, 611–616.

Vermaat J. E., Dunne J. A., y Gilbert A. J. (2009). Major dimensions in food web structure properties. *Ecology*, 90(1), 278-282.

Vinagre C., Mendonça V., Flores A. A., Baeta A., y Marques J. C. (2018). Complex food webs of tropical intertidal rocky shores (SE Brazil)–An isotopic perspective. *Ecological Indicators*, 95, 485-491.

Vinagre C., Mendonça V., Narciso L., y Madeira C. (2015). Food web of the intertidal rocky shore of the west Portuguese coast–determined by stable isotope analysis. *Marine Environmental Research*, 110, 53-60.

Vinuesa J. H. (2005). Distribución de crustáceos decápodos y estomatópodos del golfo San Jorge, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40,7-21.

Vitousek P. M., D'antonio C. M., Loope L. L., Rejmanek M., y Westbrooks R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1-16.

Von Harbou L. (2009). Trophodynamics of Salps in the Atlantic Southern Ocean. Tesis Doctoral, Universität Bremen, pp. 1-300.

Vrdoljak J., Sanchez K. I., Arreola-Ramos R., Diaz Huesa E. G., Villagra A., Avila L. J., y Morando M. (2020). Testing repeatability, measurement error and species differentiation when using geometric morphometrics on complex shapes: a case study of Patagonian lizards of the genus *Liolaemus* (Squamata: liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 130(4), 800-812.

Wahl M. (2009). Habitat characteristics and typical functional groups. En *Marine Hard Bottom Communities* (pp. 7-17). Springer, Berlin, Heidelberg.

Watts D. J., y Strogatz S. H. (1998). Collective dynamics of 'small-world' networks. *nature*, 393(6684), 440-442.

Weaver W. (1948). Science and complexity. *American Scientist*, 36, p. 536

Whitaker M. R. L., Baker C. C. M., Salzman S. M., Martins D. J., y Pierce N. E. (2019). Combining stable isotope analysis with DNA metabarcoding improves inferences of trophic ecology. *PLoS One* 14(7): e0219070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219070>

White E. M., Wilson J. C., y Clarke A. R. (2006). Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions*, 12(4), 443-455.

Wilcox, R. (2019). A robust nonparametric measure of effect size based on an analog of Cohen's d, plus inferences about the median of the typical difference. *Journal of Modern Applied Statistical Methods*, 17(2), 1.

Wilcox M., y Rochette R. (2015). Does claw morphology of the green crab *Carcinus maenas* vary in relation to its diet on rocky versus fine-sediment shores of southwest New Brunswick, Bay of Fundy, Canada? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 465, 121-129.

Williams R. J., Berlow E. L., Dunne J. A., Barabási A. L., y Martinez N. D. (2002). Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12913-12916.

Williams R. J., y Martinez N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404(6774), 180-183.

Wilson W. H. (1990). Competition and predation in marine soft-sediment communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 221-241.

Witman J. D., Smith F., y Novak M. (2017). Experimental demonstration of a trophic cascade

in the Galápagos rocky subtidal: Effects of consumer identity and behavior. *PloS One*, 12(4): e0175705.

Włodarska-Kowalczyk M., Pearson T. H., y Kendall M. A. (2005). Benthic response to chronic natural physical disturbance by glacial sedimentation in an Arctic fjord. *Marine Ecology Progress Series*, 303, 31–41.

Wolkovich E. M., Allesina S., Cottingham K. L., Moore J. C., Sandin S. A., y de Mazancourt C. (2014). Linking the green and brown worlds: the prevalence and effect of multichannel feeding in food webs. *Ecology*, 95(12), 3376-3386.

Wootton K. L. (2017). Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality?. *Freshwater Biology*, 62(5), 821-832.

Worm B., y Duffy J. E. (2003). Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(12): 628-632.

Yokoyama H., Tamaki A., Harada K., Shimoda K., Koyama K., y Ishihi Y. (2005). Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 115-128.

Yorio P., Suárez N., Kasinsky T., Pollicelli M., Ibarra C., y Gatto A. (2020). The introduced green crab (*Carcinus maenas*) as a novel food resource for the opportunistic kelp gull (*Larus dominicanus*) in Argentine Patagonia. *Aquatic Invasions*, 15(1), 140-159.

Young A. M., y Elliott J. A. (2020). Life History and Population Dynamics of Green Crabs (*Carcinus maenas*). *Fishes*, 5(1), 4.

Zacharia P., Abdurahiman K., y Mohamed K. (2004). Methods of stomach content analysis of fishes. *Winter School on Towards Ecosystem Based Management of Marine Fisheries—Building Mass Balance Trophic and Simulation Models*, 1, 148-158.

Zou K., Thébault E., Lacroix G., y Barot S. (2016). Interactions between the green and brown food web determine ecosystem functioning. *Functional Ecology*, 30(8), 1454-1465

## Apéndice

### 7.1 Capítulo 1:

#### 7.1.1 Aproximación multidimensional a la estabilidad

Ecuación 1: Conectancia ( $C$ )

$$C = \frac{L}{S^2}$$

con  $L$  el número de interacciones tróficas y  $S$  el número de especies tróficas

Ecuación 2: Nivel trófico ( $NT$ )

$$NT_i = 1 + \sum_{j=1}^S NT_j DC_{ij}$$

con  $NT_j$  el nivel trófico de la presa y  $DC_{ij}$  la fracción de la presa  $j$  en la dieta del depredador  $i$ .

Para las especies bases el nivel trófico es 1.

Ecuación 3: Coeficiente de agrupamiento ( $CC$ )

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

Refleja la probabilidad de que dos nodos cualesquiera conectados con un tercero estén conectados entre sí.  $k_i$  representa el grado del nodo focal ( $i$ ) y  $E_i$  es el número real de vecinos al nodo  $i$  (es decir el número de interacciones). En el caso de un grafo dirigido, como lo son las redes tróficas, el máximo número de conexiones en una vecindad completamente conectada es el denominador  $k_i(k_i-1)$ . Cuando todos los nodos son vecinos (agrupación completa)  $CC$  es igual a 1.

Ecuación 4: Largo de camino característico ( $CPL$ )

$$CPL = \frac{2}{S(S-1)} \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S CPL_{min}(i, j)$$

Es una medida de eficiencia en el transporte de información a través de una red.  $CPL_{min}(i, j)$  es el camino mínimo entre los nodos  $i$  y  $j$ , y  $S$  el número total de especies tróficas.

### Ecuación 5: Modularidad (Mod)

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

con  $s$  el número de módulos o compartimientos,  $I_s$  el número de interacciones entre especies en los módulos,  $d_s$  la suma de grados para todas las especies en el módulo  $s$  y  $L$  el número total de interacciones.

#### 7.1.2 Código para generar extinciones secundarias en redes con umbrales

La función *Extinciones* requiere como entrada la red a la que se le realizarán las extinciones (*red*) y la cantidad de réplicas que se quieren realizar (*cant*). Por default el número de réplicas es 100. La salida de la función es una lista con dos elementos. El primer elemento es una tabla con las réplicas en las filas y las métricas de redes en las columnas: el número de extinciones primarias, el número de extinciones secundarias, el  $S$ , el  $L$ , la  $C$ , el umbral, las extinciones totales, el porcentaje de especies extintas y el porcentaje de especies remanentes en la red. El segundo elemento es la misma tabla que el primer elemento pero filtrando la columna *robust* para que el porcentaje de especies remanentes sea menor o igual al 50% (*R50*).

```
Extinciones <- function(red, cant = 100){
  S <- length(red)
  productores <- vector("character", S)
  for(i in 1:S){
    if(sum(red[,i] == 0)) productores[i] <- colnames(red)[i]
    if(sum(red[,i] != 0)) productores[i] <- NA
  }
  productores <- productores[!is.na(productores)]
  N <- length(productores)
  out <- list()
  out3 <- c()
  dataL <- vector("integer",0)
  dataS <- vector("integer",0)
  dataC <- vector("integer",0)
  dataex <- vector("integer",0)
  datasec <- vector("integer",0)
  dataUMBRAL <- vector("integer",0)
```

```

for(x in 1:cant){
  umbral<- runif(1, 0, 1)
  NumPresas <-rep(0,S)
  vectorumbral <- as.data.frame(NumPresas,row.names=names(red))
  umbral <- 1-umbral
  for (b in 1:S) {
    vectorumbral[b,1] <- sum(red[,b])
  }
  vectorumbral <- (vectorumbral*umbral)
  vectorumbral <- as.vector(vectorumbral[,1])
  A <- rbind(red,vectorumbral)
  V <- length(A)
  ts <- vector("integer",0)
  L <- vector("integer",0)
  C <- vector("integer",0)
  ext <- vector("integer",0)
  du <-vector("integer", 0)
  ex <-0
  repeat {
    if (length(A) > 2) {
      col <- sample(1:(length(A)), 1)
      B <- A[-col,]
      A <- B[-col]
      ex <-ex+1

      repeat {
        if (length(A) > 1){
          a <- vector("integer",0)
          for (l in 1:length(A)) {
            z <- vector("logical",0)
            for (k in 1:N) z <- c(z, names(A)[l] == productores[k])
            if ((sum((A[-(length(A)+1),l])[,1]) <= A[(length(A)+1),l]) y !any(z))
            a <- c(a,l)
          }
          if (length(A) - length(a) < 2){
            A <- 0}
          else{
            if (length(a) > 0){
              A <- A[,-a]
              A <- A[-a,]
            }
            if (length(a) == 0) {
              ts <- c(ts, (length(A)))
              ext <-c(ext, ex)
              L <- c(L, sum(A[1:length(A),1:length(A)]))
              du <- c(du, umbral)
              break
            }
            } else {break}
          }
          } else {
            if (sum(A) == 0 y length(A) != 0){
              ts <- c(ts,1)
              ext <-c(ext, ex)
              du <- c(du, umbral)} else{
              if (sample(1:2,1) == 1 y length(A) != 0){
                ts <- c(ts,1)
                du <- c(du, umbral)
                ext <-c(ext, ex)}
              }
              break}
            }
            repeat{
              if (length(L) < length(ts)) {
                L <- c(L,0)
              } else {break}
            }
            dataUMBRAL <- c(dataUMBRAL, du)
            dataL <- c(dataL, L)
            datats <- c(datats, ts)
            dataC <- c(dataC, (L/(ts*ts)))
            dataex <-c(dataex, ext)

```

```

    datasec <-c(datasec, S-ts-ext)
}
dataexT <-dataex+datasec
robus<-1-dataexT/S
out2 <- data.frame(dataex,datasec,datats,dataL,dataC,dataUMBRAL, dataexT, dataexT/S, robus)
out3<-out2[which(out2$robus<=0.5),]
out[[length(out)+1]] <- out2
return(list(out2, out3))
}

```

## 7.2 Capítulo 2

### 7.2.1 Materiales y métodos

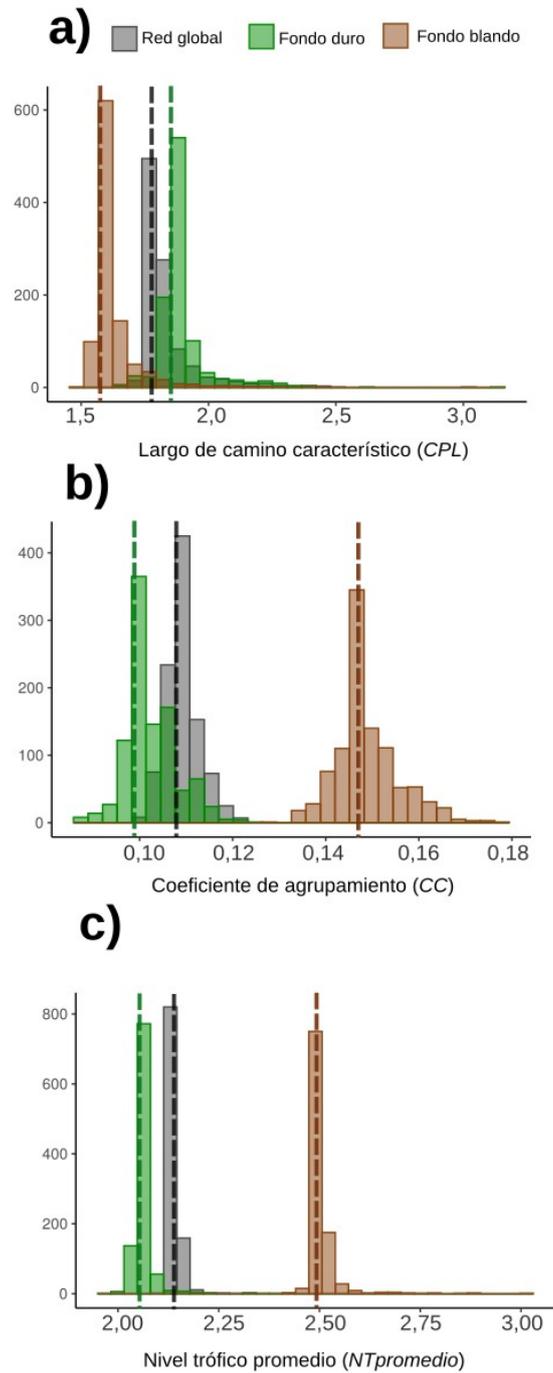
**Tabla 7.1.** Clasificación de las especies tróficas de caleta Potter según el tipo de fondo que habitan (blando, duro y ambos). \* *Hippomedon kergueleni* y *Orchomene plebs* fueron consideradas como una única especie trófica, ya que comparten el mismo conjunto de depredadores y presas, y ambas son anfípodos. *Mycale acerata* y *Stylocordyla borealis* se consideraron como una única especie trófica, ya que comparten el mismo conjunto de depredadores y presas, y ambas son esponjas.

Especies tróficas	Tipo de fondo
<i>Adenocystis utricularis</i>	Duro
<i>Aequiyoldia eightsii</i>	Blando
<i>Agalophamus trissophyllus</i>	Blando
Asciacea	Ambos
<i>Ascoseira mirabilis</i>	Duro
<i>Barrukia cristata</i>	Blando
<i>Bovallia gigantea</i>	Duro
Bryozoa	Ambos
<i>Callophyllis atrosanguinea</i>	Duro
<i>Calamares</i>	Ambos
<i>Chaenocephalus aceratus</i>	Duro
<i>Cheirimedon femoratus</i>	Blando
Cirratulidae	Blando
Copépodos	Ambos
Copépodos bentónicos	Blando
Cumacea	Blando
Cumaceos meiofaunales	Blando
<i>Curdiea racovitzae</i>	Duro
<i>Dacrydium sp.</i>	Duro
<i>Dendrilla antarctica</i>	Blando
<i>Desmarestia anceps</i>	Duro
<i>Desmarestia antarctica</i>	Duro

<i>Desmarestia menziesii</i>	Duro
<i>Detrito primario</i>	Blando
<i>Detrito secundario</i>	Blando
<i>Diatomeas epífitas</i>	Duro
<i>Diplasterias brucei</i>	Ambos
<i>Doris kerguelensis</i>	Ambos
<i>Eatoniella sp.</i>	Ambos
<i>Euphausia superba</i>	Ambos
<i>Eurymera monticulosa</i>	Duro
Fitoplancton	Ambos
<i>Geminocarpus geminatus</i>	Duro
<i>Georgiella confluens</i>	Duro
<i>Gigartina skottsbergii</i>	Duro
<i>Gitanopsis squamosa</i>	Ambos
<i>Glyptonotus antarcticus</i>	Ambos
<i>Gondogeneia antarctica</i>	Duro
<i>Haliclonidae sp.</i>	Blando
<i>Harpagifer antarcticus</i>	Ambos
<i>Hemiarthrum setulosum</i>	Duro
Hipéridos	Duro
<i>Hippomedon kergueleni*</i>	Ambos
Hydrozoa	Duro
<i>Iridaea cordata</i>	Duro
<i>Laevilacunaria antarctica</i>	Duro
<i>Lambia antarctica</i>	Duro
<i>Laternulla elliptica</i>	Blando
<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	Ambos
<i>Malacobelmon daytoni</i>	Blando
Maldanidae	Blando
<i>Margarella antarctica</i>	Blando
<i>Monostroma hariotii</i>	Duro
<i>Mycale acerata*</i>	Blando
Microfitobentos	Blando
<i>Myriogramme manginii</i>	Duro
<i>Mysella sp.</i>	Blando
Mysidacea	Ambos
<i>Nacella concinna</i>	Duro
Nauplii	Blando
Necromasa	Ambos
Nematodes	Blando
<i>Neobuccinum eatoni</i>	Ambos
Nereidae	Duro
<i>Neuroglossum delesseriae</i>	Duro
<i>Notothenia coriiceps</i>	Ambos
<i>Notothenia rossii</i>	Ambos
<i>Odontaster validus</i>	Ambos
<i>Odontaster meridionalis</i>	Ambos
Oligoquetos	Ambos
Ophaliidae	Blando
<i>Ophionotus victoriae</i>	Ambos
<i>Oradarea bidentata</i>	Duro
Orbiniidae	Blando

<i>Orchomene plebs*</i>	Ambos
Ostracoda	Blando
<i>Palmaria decipiens</i>	Duro
<i>Pantoneura plocamioides</i>	Duro
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	Ambos
<i>Paradexamine sp.</i>	Ambos
<i>Paraserolis polita</i>	Blando
<i>Parborlasia corrugatus</i>	Blando
<i>Pariphimedia integricauda</i>	Ambos
<i>Perknaster aurorae</i>	Blando
<i>Perknaster fuscus antarcticus</i>	Ambos
<i>Phaeurus antarcticus</i>	Duro
<i>Picconiella plumosa</i>	Duro
<i>Plocamium cartilagineum</i>	Duro
<i>Pontogeneiella sp.</i>	Duro
<i>Porphyra plocamiestris</i>	Duro
Priapula	Ambos
<i>Prostebbingia gracilis</i>	Duro
<i>Ptilosarcus gurneyi</i>	Blando
Pulpos	Ambos
<i>Rosella sp.</i>	Blando
Salpas	Ambos
Serolis sp.	Ambos
Spionidae	Blando
SPM	Blando
<i>Sterechinus neumayeri</i>	Ambos
<i>Stylocordyla borealis*</i>	Blando
Tanaidacea	Blando
Terebellidae	Blando
<i>Trematocarpus antarcticus</i>	Duro
<i>Trematomus bernacchi</i>	Duro
<i>Trematomus newnesi</i>	Ambos
<i>Ulothrix sp.</i>	Duro
<i>Urospora penicilliformis</i>	Duro
<i>Urticinopsis antarctica</i>	Blando
<i>Waldeckia obesa</i>	Ambos
Zooplankton	Ambos

## 7.2.2 Resultados



**Figura 7.1** Histogramas de los parámetros topológicos de las redes simuladas: **a)** nivel tráfico promedio ( $NT_{promedio}$ ), **b)** Largo de camino característico ( $CPL$ ) y **c)** coeficiente de agrupamiento ( $CC$ ). Los valores empíricos se muestran como líneas de puntos (RG: gris, FD:

verde y FB: marrón). RG: red global, FD: fondo duro y FB: fondo blando.

## **7.3 Capítulo 4**

### **7.3.1 Resultados**

Resultado GLM (Riqueza ~ Sexo):

*glm(formula = S ~ Sex, family = poisson, data = Smet)*

*anova(p1, test="Chisq")  
Analysis of Deviance Table*

*Model: poisson, link: log*

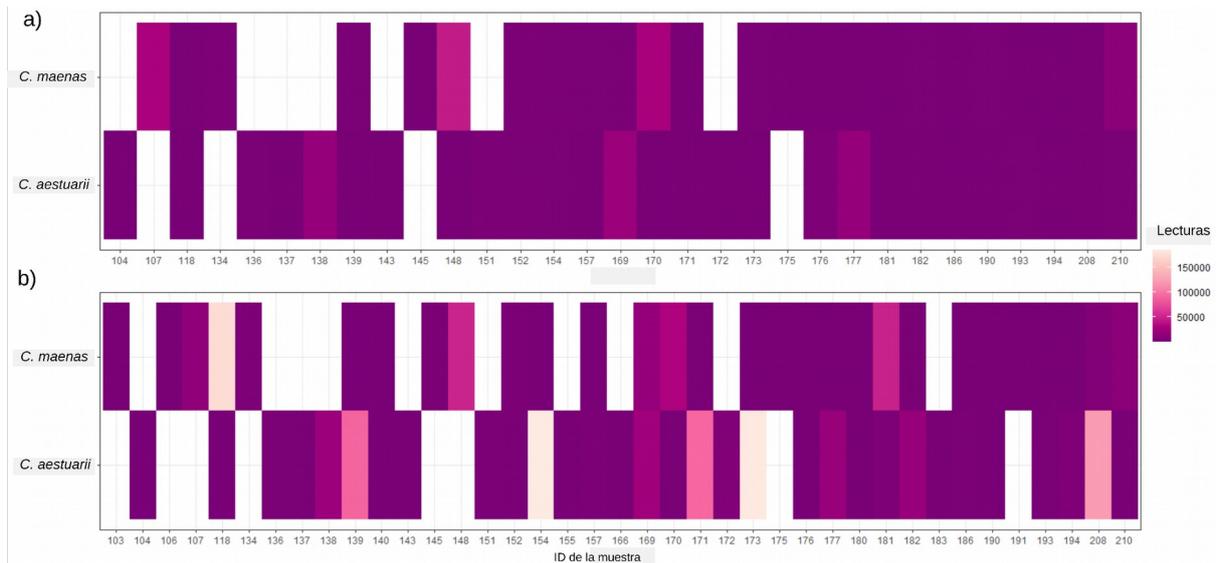
*Response: S*

*Terms added sequentially (first to last)*

	<i>Df</i>	<i>Deviance</i>	<i>Resid. Df</i>	<i>Resid. Dev</i>	<i>Pr(&gt;Chi)</i>
NULL			33	42.419	
Sex	1	8.0075	32	34.411	0.004658 **

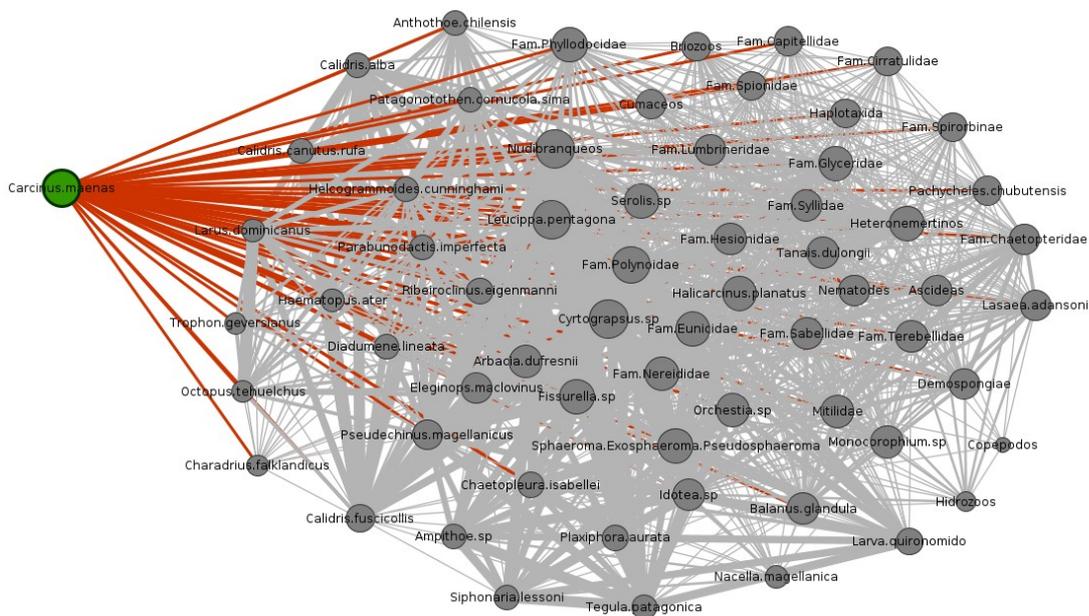
---

***Signif. codes: 0 '\*\*' 0.001 '\*' 0.01 '.' 0.05 ' ' 0.1 ' ' 1***



**Figura 7.2** Distribución de secuencias del cangrejo verde en todas las muestras. Ambos enfoques detectaron secuencias de *C. maenas* y *C. aestuarii* en la mayoría de las muestras. **a)** datos del NCBI y **b)** datos del BOLD. En el eje x se observan los recuentos de lecturas y en el eje y la identidad de la muestra (ID).

#### 7.4 Capítulo 5



**Figura 7.3** Representación en forma de red del grafo secundario de superposición de nicho de la red trófica del intermareal rocoso de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina). Cada

nodo representa una especie trófica. Las flechas unen a las especies que comparten al menos una presa. En verde se señala al cangrejo invasor (*Carcinus maenas*) y en rojo las interacciones indirectas que el cangrejo establece con las especies residentes.

**Tabla 7.2.** Lista de especies tróficas con su respectivo ID de la red trófica del intermareal rocoso de Puerto Madryn (Golfo Nuevo, Argentina).

<b>Especie trófica</b>	<b>ID</b>
<i>Ampithoe sp.</i>	2
<i>Anthothoe chilensis</i>	11
<i>Arbacia dufresnii</i>	16
Ascideas	25
<i>Balanus glandula</i>	17
Biofilm	1
Briozoos	18
<i>Calidris alba</i>	29
<i>Calidris canutus rufa</i>	30
<i>Calidris fuscicollis</i>	31
<i>Carcinus maenas</i>	88
<i>Ceramium sp.</i>	3
<i>Chaetomorpha sp.</i>	36
<i>Chaetopleura isabellei</i>	37
<i>Charadrius falklandicus</i>	40
Cianofitas	38
<i>Cladophora sp.</i>	4
<i>Codium sp.</i>	5
Copepodos	41
<i>Corallina officinalis</i>	6
Cumaceos	42
<i>Cyrtograpsus sp.</i>	32
Demospongiae	39
Detritos orgánicos	24
<i>Diadumene lineata</i>	48
Diatomeas	19
<i>Dictyota sp.</i>	7
<i>Ectocarpus sp.</i>	81
<i>Eleginops maclovinus</i>	49
<i>Epitonium fabrizio</i>	54
Fam Capitellidae	43
Fam Chaetopteridae	55
Fam Cirratulidae	44
Fam Eunicidae	33
Fam Glyceridae	57

Fam Hesionidae	58
Fam Lumbrineridae	60
Fam Nereididae	34
Fam Phyllodoceidae	35
Fam Polynoidae	50
Fam Sabellidae	63
Fam Spionidae	59
Fam Spirorbinae	64
Fam Syllidae	45
Fam Terebellidae	51
<i>Fissurella sp.</i>	65
Fitoplancton	26
<i>Gracilaria gracilis</i>	79
<i>Haematopus ater</i>	67
<i>Halicarcinus planatus</i>	69
Haplotaxida	70
<i>Helcogrammoides cunninghami</i>	71
Heteronemertinos	56
Hidrozoos	72
<i>Idotea sp.</i>	12
<i>Larus dominicanus</i>	73
Larva quironomido	62
<i>Lasaea adansoni</i>	80
<i>Leucippa pentagona</i>	74
Mitilidae	13
<i>Monocorophium sp.</i>	20
<i>Nacella magellanica</i>	68
Necromasa	61
Nematodes	46
Nudibranqueos	83
<i>Octopus tehuelchus</i>	84
<i>Orchestia sp.</i>	21
POM	27
<i>Pachycheles chubutensis</i>	75
<i>Parabunodactis imperfecta</i>	53
<i>Patagonotothen cornucola/sima</i>	52
<i>Plaxiphora aurata</i>	76
<i>Polysiphonia sp.</i>	47
<i>Porphyra sp.</i>	8
<i>Pseudechinus magellanicus</i>	77
<i>Ralfsia sp.</i>	87
<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>	86
<i>Serolis sp.</i>	22
<i>Siphonaria lessoni</i>	85
Sphacelariales	82
<i>Sphaeroma/Exosphaeroma/</i>	14

<i>Pseudosphaeroma</i>	
<i>Tanais dulongii</i>	15
<i>Tegula patagonica</i>	66
<i>Trophon geversianus</i>	78
<i>Ulva prolifera</i>	9
<i>Ulva rigida</i>	10
<i>Undaria pinnatifida</i>	23
Zooplankton	28