

UCH-FC
MAG-B
0988
C.1



TITULO DE LA TESIS

Topología trófica y la sensibilidad a la pérdida de especies en lagos altiplánicos.

Tesis

Entregada A La

Universidad De Chile

En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos

Para Optar Al Grado De

Magister en Ciencias Biológicas

Facultad De Ciencias

Por

Juan Pablo Oyanedel Muñoz

Julio, 2013

Director de Tesis MSc. Prof. Irma Vila Pinto.

Co-Director de Tesis Dr. David Veliz Baeza

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

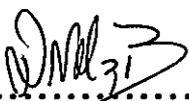
Juan Pablo Oyanedel Muñoz

Ha sido aprobado por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 28 de Noviembre 2012.

Director de Tesis:
MSc. Prof. Irma Vila Pinto

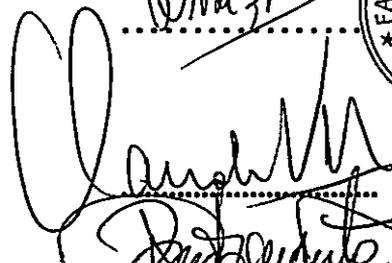

.....

Co-Director de Tesis
Dr. David Veliz Baeza


.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Claudio Veloso


.....


.....





Dr. Ramiro Bustamante

a Caren...

Agradecimientos.

El largo camino para lograr concluir esta tesis fue posible gracias a distintas personas cuales aportaron de una o de otra forma. En primer lugar agradezco a mis tutores la profesora Irma Vila y el Dr. David Veliz quienes me dieron la oportunidad de realizar una investigación la cual pude planificar y realizar.

En segundo lugar agradezco al Dr. Michel Salaberry por todos los conocimientos entregados en el altiplano.

También agradezco a “team” de terreno Sergio, Cristian y Vilma con los cuales trabajamos arduamente en la toma de muestras.

También agradezco a mis compañeros de laboratorio (Nicolás, Pablo, Claudio, Karina, Jose, Eli, Noemi, Ingrid, Claudia, Sergio, Karen) por escucharme y ayudarme en concluir esta tesis.

También agradezco al Dr. Sergio Scott por todas la conversaciones tanto académicas como las no tan académicas.

También agradezco a Antonio Tironi por su ayuda en el momento justo.

Y finalmente agradezco a mi pareja Caren Vega Retter por su compañía, paciencia y apoyo en los momentos buenos y malos mientras realizaba esta tesis.

Esta tesis fue financiada mediante beca de magíster por el proyecto Fondecyt 111043.

ÍNDICE DE MATERIAS

Introducción.	Pág. 1
Modelos nulos.	Pág. 4
Pérdida de especies en las redes tróficas.	Pág. 5
Diferenciación entre los sistemas lóticos y lénticos.	Pág. 6
El Altiplano, El lago Chungará y la laguna de Piacota.	Pág. 7
Hipótesis.	Pág. 10
Objetivos.	Pág. 11
General.	Pág. 11
Específicos.	Pág. 11
Metodología.	Pág. 12
Sitio de estudio y trabajo en terreno.	Pág. 12
Identificación del zooplancton y construcción de la red trófica	Pág. 13
Análisis topológico de la red trófica.	Pág. 14
Sensibilidad de la pérdida de especies en los sistemas altiplánicos.	Pág. 15
Posición de las redes altiplánicas dentro de los sistemas acuáticos.	Pág. 15
Resultados.	Pág. 17
Análisis de la estructura de las redes	Pág. 18
Sensibilidad de la pérdida de especies en los sistemas altiplánicos.	Pág. 22



Posición de las redes altiplánicas dentro de los sistemas acuáticos.	Pág 23
Discusión	Pág. 27
Conclusiones	Pág. 33
Referencias	Pág. 34
Anexos	Pág. 43



LISTA DE TABLAS

Tabla 1: Métricas descriptoras de las redes tróficas para lago Chungará y la laguna de Piacota. S = Número de especies, D = Densidad, C= Conectancia directa, %FT=Proporción de especies topes, %FI = Proporción de especies intermedias, %FB = Proporción de especies basales, %FH = Proporción de especies herbívoras, GenSD = Desviación de la generalidad, VuldSD = Desviación de la vulnerabilidad, LinkSD = Desviación de la conectividad, Mcl = Promedio de la cadena trófica, %FO = Proporción de especies omnívoras, CVL = Característica del largo de la vía, PCA = Promedio del coeficiente de agrupamiento, M = Modularidad.

Tabla 2: Ajuste de los valores observados de cada métrica a la distribución generada por el modelo del nicho para el lago Chungará y la laguna de Piacota. Se considera como un buen ajuste cuando el valor de p es mayor a un 0,01. Valores de p en negro presentaron un buen ajuste. Las métricas son descritas en la tabla 1.

Tabla 3: Contribución de las 15 propiedades de las redes tróficas a los primeros dos componentes principales. CP1 = Componente principal 1, CP2 = Componente principal 2. Las métricas son descritas en la tabla 1.

Tabla 4: Contribución al discriminante lineal de las diferentes propiedades de las redes tróficas. Las métricas son descritas en tabla 1.

Tabla 5: Probabilidad de asignación de los sistemas altiplánicos a uno de los dos grupos observados en el análisis de componentes principales. I = Sistemas Lénticos y II = Sistemas Lóticos

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Representación de una red trófica de nueve especies. a) en forma de red, las especies están representadas por los nodos y la interacción trófica por las flechas. b) en forma de matriz de predación, en las columnas se encuentran los predadores y en las filas las presas, la interacción trófica está representada por el número uno (1).

Figura 2: Posición geográfica del lago Chungará y la laguna de Piacota en Chile.

Figura 3: Representación de las redes tróficas del lago Chungará (superior) y la laguna de Piacota (inferior). Los nodos representan las especies, el color rojo representa a las especies ubicadas en la posición trófica uno, el naranja representa a las especies en la posición trófica dos y el amarillo es la especie en la posición tres. Los enlaces representan la interacción alimentaria, el color verde es herbivoría y el azul carnivoría.

Figura 4: Distribución de frecuencias de las distintas métricas construidas por el modelo del nicho para el lago Chungará. La línea vertical representa el valor observado.

Figura 5: Distribución de frecuencias de las distintas métricas construidas por el modelo del nicho para la laguna de Piacota. La línea vertical representa el valor observado.

Figura 6: Extinciones secundarias a partir de la remoción de especies en el lago Chungará (superior) y la laguna de Piacota (inferior). La diagonal superior muestra cuando las especies removidas más las extinciones secundarias se hacen igual al número total de especies presentes en cada sistema, la diagonal achurada muestra donde la suma de la remoción de especies y las extinciones secundarias limitan el 50% del total de especies

Figura 7: Análisis de componentes principales para las 45 redes tróficas de los diferentes sistemas acuáticos. Los dos primeros ejes explican el 70 % de la varianza total.

Figura 8: Distribución de frecuencias de los dos grupos predefinidos; a través del discriminante lineal 1. I = Sistemas Lenticos, II = Sistemas Loticos.

RESUMEN

El entender cómo funcionan las especies en las comunidades es un tema central en el área de la ecología. Su entendimiento se ha logrado con el uso de técnicas matemáticas asociadas a la estructura de las redes tróficas, existiendo aún vacíos en ciertos sistemas así como falencias en la generalización de patrones. En esta tesis el objetivo principal fue describir por primera vez la red trófica de dos sistemas lénticos altiplánicos, el lago Chungará y la laguna de Piacota, con el fin de entender como se estructuran en particular y como se relacionan esto con otros sistemas dulceacuícolas de otras latitudes en general. Utilizando teoría de grafos se describió las diferentes propiedades de las redes, se identificó los diferentes compartimentos, se simuló el efecto de la pérdida de especies. Finalmente se relacionaron las métricas obtenidas con aquellas descritas para 19 sistemas lénticos y 24 lóticos obtenidos de literatura. Del análisis de las redes tróficas de Chungará y Piacota se encontró que i) ambos sistemas presentan similares métricas, ii) la estructura trófica del Chungará y Piacota se ajustan diferencialmente a las distribuciones generadas por el modelo del nicho, iii) ambos lagos no presentaron una estructura modular, iv) ambos sistemas son más sensibles a la pérdida de especies que presentaron una alta conectividad en relación a aquellas que presentaron baja conectividad. Importante fue el efecto de la remoción aleatoria de las especies lo cual indica que estos sistemas son bastante sensibles a la pérdida de especies. v) Al contrastar las métricas obtenidas en Chungará y Piacota con aquellas obtenidas de literatura se ubicó a los sistemas altiplánicos con una similitud mayor a los sistemas lóticos (ríos) que

a los lénticos (lagos) esto dado principalmente por presentar un valor muy superior de especies basales y muy pocas especies predadoras. Este hecho presume que las condiciones ambientales del Altiplano, con grandes cambios ambientales tanto diario como estacional los asemejarían a las presentes en los sistemas lóticos.



ABSTRACT

Understanding about the community structure is the key to understand both regularities and community dynamics and historically the food webs interaction, was the first approach, progress in the understanding of food webs has been made, thanks to the different food webs descriptors or metric, construction of different models that can explain the formation of the trophic structure, also the analysis of the sensitivity to the loss species and detection of compartment in the food webs. The main goal this thesis was to describe the trophic structure two altiplanic aquatic systems, the Chungara lake and Piacota lagoon, by food web properties, compartments, the effect to loss species in both systems, and finally observed position of these systems compared to other water aquatic systems in the world. The analysis of altiplanic systems, it was found that i) both systems closeness in the values of the metrics analyzed, ii) niche model explains distinctly the trophic structure of Chungara lake and Piacota lagoon, iii) Chungará Lake and Piacota lagoon have a modular structure, identifying four modules in Chungará and five in Piacota, iv) both systems are sensitive to the loss of species with high connectivity as the species random loss v) the metrics obtained highland systems show a closeness to the metrics presented by river systems (rivers). This research shows that the properties of the network in altiplanic systems are determined by the variability of environmental conditions of the Altiplano, which is similar to those found in river systems. The sensitivity to the loss of species in altiplanic systems resembles that observed in other food webs, but showing the difference of being sensitive to random

loss of species.

INTRODUCCIÓN

El conocer la estructura comunitaria, es fundamental para la comprensión de las diferentes regularidades y dinámicas ecológicas, tales como: la robustez de la comunidad a la pérdida de especies, efectos en cascadas tróficas y el funcionamiento ecosistémico (Bascompte 2007; Petchey *et al.* 2008; Ings *et al.* 2009; Woodward 2009; Thompson, Dunne & Woodward 2012).

Las primeras investigaciones en la estructura comunitaria se relacionan con los estudios de las redes tróficas, correspondiendo a esta red, una representación de la comunidad de un hábitat en particular, cuyo ensamble de especies se encuentra interconectada por sus interacciones alimentarias (Cohen & Newman 1985; Bascompte & Melián 2005; Amarasekare 2008).

La estructura de las redes tróficas puede ser representada gráficamente en una red ó en una matriz binaria de depredación (figura 1a y b), de las cuales se extraen de diferentes propiedades o métricas que permiten comparar diferentes comunidades con variada riqueza de especies (Banašek-Richter, Cattin & Bersier 2004), dependiendo de sus características, las métricas son clasificadas en diferentes grupos:

(i) Propiedades de las especies. Referida a los niveles que ocupan las especies en una red trófica, se encuentra especies topes (T) sin predadores, las basales (B) sin presas y las intermedias (I) que poseen tanto predadores como presas. Las métricas comprendería: la proporción de especies basales (%FB), intermedias (%FI), topes (%FT); y cuyas medidas

no son independientes $\%FB+\%FI+\%FT = 1$.

(ii) Propiedades de los enlaces. Referidas al número de enlaces (I) y la riqueza de especies (S) que presentan las redes tróficas. En esta clasificación se encuentra la densidad (D) o el número de enlaces por especies y las diferentes medidas de conectancia, siendo la principal métrica utilizada en ecología la conectancia directa (C). Una cualidad de esta medida es ser un descriptor de la complejidad del sistema (Martínez 1991). Se considera que estas dos métricas (D y C) poseen un rol central en la teoría ecológica, siendo claves en la teoría de la estabilidad comunitaria (May 1972) y de la estructura trófica (Williams & Martínez 2000)

(iii) Propiedades de la cadena. Se refieren a las métricas extraídas de las cadenas tróficas, entendiendo una cadena trófica como la vías de conexión de una especie x, con las especies basales, las métricas empleadas son: el promedio del largo de la cadena (M_{cl}), la mediana (MED_{cl}) y la desviación estándar (SD_{cl})

(iv) Propiedad de omnivoría: se refiere a la proporción de especies omnívoras (%O). Una

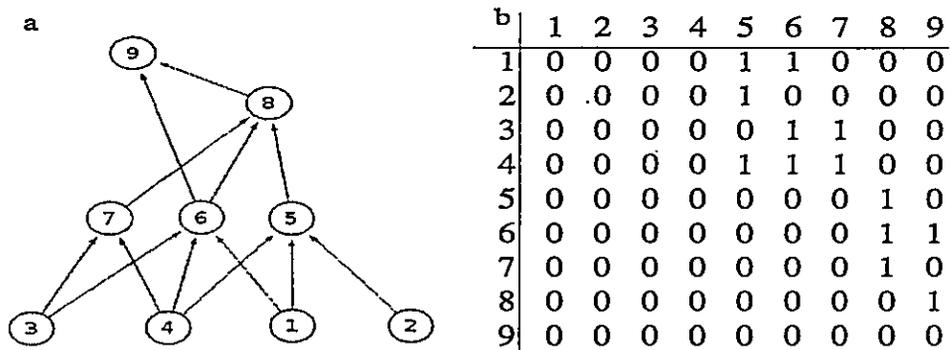


Figura 1: Representación de una red trófica de nueve especies. a) en forma de red, las especies están representadas por los nodos y la interacción trófica por las flechas. b) en forma de matriz de depredación, en las columnas se encuentran los predadores y en las filas las presas, la interacción trófica está representada por el número uno (1).

especie es omnívora cuando presenta presas en diferentes posiciones tróficas. Williams and Martinez (2004) proponen que las posiciones tróficas son: el número de veces que la energía química de la dieta del predador es transformada en la biomasa de predador. Por convención las especies basales corresponden a la posición trófica = 1.

(v) Propiedades de asimetría de la relación predador-presa: Estas medidas describen la vulnerabilidad que puede tener una presa y la generalidad que presentan los predadores dentro de una red trófica. Williams and Martinez (2000) proponen dos medidas: la desviación de la vulnerabilidad (VulSD) y la desviación de la generalidad (GenSD).

Otra propiedad que ha tomado importancia en el estudio de la estructura de la red trófica, es la identificación de compartimiento o módulo (Krause *et al.* 2003; Rezende *et al.* 2009), cuales se entienden como un subconjunto de nodos de una red que presentan alta conexión entre ellos. El trabajo seminal donde se propuso a los compartimentos como una propiedad importante de las redes tróficas fue el realizado por May (1972), En este trabajo teórico se observó que los sistemas con alta diversidad de especies muestran inestabilidad y una baja probabilidad de persistencia, en cambio, los sistemas similares que se organizan en compartimentos, muestran un aumento de la estabilidad y en su probabilidad de persistencia. Debido a que no existían metodologías que permitieran describir compartimentos desde un punto de vista empírico la validación de los modelos teóricos realizados en redes reales comenzó con posterioridad.

Para identificar compartimentos en las redes de interacción se han desarrollado algoritmos

robustos, en el campo de las ciencias sociales, teoría de la información y la física (Olesen *et al.* 2007; Bascompte 2009). La primera investigación en ecología, que utilizó algoritmos para detectar compartimientos fue realizado por Krause *et al.* (2003), donde observó que no todas las redes presentan una estructura modular, sin embargo, en las redes que sí presentaban compartimientos, estos describían el hábitat físico donde viven los organismos.

Modelos nulos.

La teoría ecológica ha producido diferentes representaciones o modelos los cuales permiten explicar de forma simple la complejidad de los sistemas ecológicos en diferentes procesos ecológicos (Pimm, Lawton & Cohen 1991; Williams & Martinez 2008). En el estudio de las redes tróficas, estos modelos han permitido comparar las diferentes propiedades sin tener la necesidad de poseer un gran número de redes empíricas con similar diversidad y complejidad (Dunne, Williams & Martinez 2004; Williams & Martinez 2008) El primer modelo que permitió unificar y explicar los diferentes propiedades de las redes tróficas es el conocido como "Modelo en Cascada" propuesto por (Cohen & Newman 1985). Este modelo, propone un mecanismo de generación de las matrices binarias de depredación, en el cual a las especies se les asigna un valor aleatorio dentro del rango [0,1] y cada especie presenta una probabilidad preestablecida de consumir a una especie que presente un menor valor. Este modelo ha permitido explicar la riqueza de especies en los diferentes niveles tróficos, pero, ha subestimado la similaridad interespecífica y ha sobrestimado el número y el largo del las cadenas tróficas en redes que

presentan un gran número de especies (Williams & Martinez 2000)

Otro modelo es el propuesto por Williams and Martinez (2000) conocido como el “Modelo del nicho”, se encuentra inspirado en el eje alimentario del nicho. De igual forma que el modelo anterior, a las especies se les asigna un “valor de nicho” aleatorio, ubicando a las especies en diferentes lugares dentro de este eje, pero, a diferencia del modelo anterior las especies se encuentran restringidas a consumir presas que se encuentren dentro de un rango. Este rango presenta un punto medio que es asignado de forma aleatoria y siempre es menor que el valor de nicho asignado al consumidor, el tamaño del rango es asignado según una función de tipo beta que toma valores aleatorios desde un intervalo [0,1]. Estas diferencias permiten la formación de ciclos y de canibalismo, elementos que el modelo en casada no los detectaba.

Perdida de especies en las redes tróficas.

Uno de las preguntas actuales en ecología, es determinar que tan robustos son los ecosistemas a la pérdida de especies. Las investigaciones en esta área, han analizado este problema mediante la observación de las extinciones secundarias de especies (Dunne, Williams & Martinez 2002; Dunne *et al.* 2004; Eklöf & Ebenman 2006), entendiendo una extinción secundaria por la pérdida de una especie dada la pérdida de todas las presas que esta consume. Los estudios teóricos muestran que la remoción de especies de forma aleatoria causa menores extinciones secundarias en comparación a las extinciones

secundarias ocurridas cuando se remueven especies con un alto número de enlaces (Solé & Montoya 2001; Eklöf & Ebenman 2006). Esto sugiere que el proceso de extinción está altamente influenciado por la topología que presenten los sistemas ecológicos (Memmott *et al.* 2006). Trabajos de simulación en redes reales han mostrado que las redes tróficas más complejas son las más robustas a la pérdida de especies, debido a que, se producen pocas extinciones secundarias, en cambio, las redes tróficas más simples sí son susceptibles a la pérdida de especies (Dunne *et al.* 2002; Srinivasan *et al.* 2007). Este fenómeno se observa ejemplificado en el trabajo de Dunne *et al.* (2002) donde el mayor número de extinciones secundarias por la pérdida de unas pocas especies se observa en las redes tróficas que presentan una baja conectancia (0,03-0,07), en cambio, en las redes tróficas que presentan una alta conectancia (0,15-0,32), la pérdida de especies por extinciones secundarias ocurre después de la pérdida del 30% de las especies.

Diferenciación entre los sistemas lóticos y lénticos.

Los sistemas lénticos (lagos) y lóticos (ríos) presentan marcadas diferencias que caracterizan a estos sistemas. La más evidente es la diferencia en la morfología, los lagos se presentan en una cubeta, la cual mantiene el agua acumulada por un periodo de tiempo, en cambio, los ríos presentan un canal, por donde el agua fluye desde los sectores de mayor altura a los de menor altura (Wetzel 2001). Gracias a esta diferencia otras variables físicas y químicas muestran regularidades particulares; por ejemplo los lagos en los ambientes templados muestran regímenes térmicos marcados de estratificación y de mezcla, (Wetzel

2001; Lampert & Sommer 2007) lo que se refleja en las concentraciones de oxígeno, nutrientes y sales. Por otro lado, los ríos muestran un alta heterogeneidad en el transcurso del canal, lo cual no permite la formación de regularidades como en los sistemas lenticos. A pesar del incremento de los estudios de las redes tróficas en estos sistemas (Martínez 1991, Havens 1992, Townsend et al. 1998, Thompson and Townsend 2000, 2003, Lafferty et al. 2006), no se ha realizado una diferenciación en base a las métricas descriptora de las redes, el cual permitiría discriminar claramente entre estos tipos de sistemas ecológicos. Por otro lado, todos los estudios en redes tróficas en los sistemas acuáticos se han realizados en ambientes templados, desconociendo cuales son las estructuras tróficas de los sistemas extremos como los lagos de altura (Thompson *et al.* 2012)

El Altiplano, El lago Chungará y la laguna de Piacota.

El Altiplano es una meseta de altura de América del sur, que se encuentra desde 14° a los 22° S entre la cordillera occidental y oriental de los Andes, esta meseta es compartida entre Chile, Perú y Bolivia; el promedio de altura es de 3600 (m.s.n.m) y la formación del Altiplano se encuentra relacionada con la actividad tectónica y volcánica (Allmendinger *et al.* 1997). El clima es hiperárido y las precipitaciones son escasas, mostrando un promedio anual entre 200 y 500mm cuales caen principalmente en los meses de Diciembre a Febrero; estas lluvias provienen de las tormentas que son originadas en la cuenca del río Amazonas y son conocidas como Alta de Bolivia. Esta variabilidad interanual de las lluvias se ha asociado al la dinámica del ENSO, donde los periodos húmedos están relacionados con la

presencia de “La Niña” y los secos con “El Niño” (Vuille 1999). La vegetación que se presenta en el Altiplano es baja tanto en riqueza de especies como en cobertura, con la excepción de las pendientes rocosas; las especies representativas de este sistema son hierbas, pequeños arbustos y cojines (Lambrinos, Kleier & Rundel 2006).

En la zona Chilena del Altiplano se encuentran diversos sistemas acuáticos, destacando el lago Chungará, debido a que es el que se encuentra a la mayor altura (4520 m.s.n.m) y es el segundo del altiplano en extensión y profundidad (21 Km² y 34 m respectivamente) después del lago Titicaca. Este lago posee una temperatura anual que fluctúa entre los 4,1°C y los 13,2°C. Este lago fue descrito por Mühlhauser et al. (1995) como un lago tropical, polimítico frío y salino. Su formación está relacionado con el colapso parcial del volcán Parinacota hace unos 17 a 15 mil años (Moreno *et al.* 2007; Sáez *et al.* 2007). Los nutrientes en este sistema presentan concentraciones elevadas, observándose rangos de fósforo entre 584 - 872µgL⁻¹, mientras que el nitrógeno fluctúa entre los 1105,74 - 2664,96 µgL⁻¹ (Dorador, Pardo & Vila 2003). La diversidad de especies fitoplanctónicas del lago Chungará se ha descrito en variados estudios, obteniéndose representantes de dos clases: Clorophyceae y Bacillariophyceae (Sanzana 1985; Dorador *et al.* 2003; Márquez-García *et al.* 2009). Por su parte el zooplancton de este sistema Altiplánico, registra diez especies, tres son Copepoda y las restantes siete especies son Anomopoda pertenecientes a tres familias: Daphnidae, Macrothricidae y Chidoridae (Araya & Zúñiga 1985; Oyanedel *et al.* 2008). En relación a los vertebrados se describe la presencia de *Orestias chungarensis* como la única especie íctica endémica (Vila & Pinto 1986).

Por otro lado, la laguna de Piacota es un pequeño sistema acuático ubicado a los 4426 (m.s.n.m) junto al pueblo de Parinacota. A diferencia del lago Chungará, esta laguna presenta muy pocos estudios publicados, uno de ellos es la descripción el pez endémico de este sistema *Orestias piacotensis* (Vila 2006). Los nutrientes son elevados observándose rangos de 103,68 - 117,46 μgL^{-1} para el fósforo y el nitrógeno fluctúa entre los siguientes rangos 1113,14 - 2657,56 μgL^{-1} . En el componente planctónico de la laguna, las microalgas más representadas son las Clorophyceae y Bacillariophyceae. El zooplancton presenta 6 especies, dos Copepoda y cuatro Anomopoda divididos en dos familias: Daphnidae y Chydoridae (Vila et al. datos sin publicar).

HIPOTESIS DEL TRABAJO

i) H_0 : La estructura trófica de los dos sistemas altiplánicos, Chungará y Piacota, no serán sensibles a la pérdida de especies.

H_1 : La estructura trófica de los dos sistemas altiplánicos, Chungará y Piacota, serán sensibles a la pérdida de especies, mostrando mayores extinciones secundarias al remover las especies altamente conectadas.

ii) H_0 : La estructura trófica del lago Chungará y Piacota, evaluadas a partir de las propiedades de las redes, presentará similitud con otros sistemas dulceacuícolas descritos.

H_1 : La estructura trófica del lago Chungará y Piacota, evaluadas a partir de las propiedades de las redes, presentaran diferencias con otros sistemas dulceacuícolas descritos.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la estructura trófica del lago Chungará y la laguna de Piacota, simular la sensibilidad de estos sistemas a la pérdida de especies y determinar su similitud con otros sistemas acuáticos descritos.

Objetivos específicos.

- Identificar las especies de zooplancton presentes en el lago Chungará y la laguna de Piacota.
- Identificar el fitoplancton dentro del sistema digestivo de las diferentes especies de zooplancton encontrados en el lago Chungará y la laguna de Piacota.
- Identificar el zooplancton dentro del sistema digestivo de los peces en los dos lagos estudiados.
- Representar la estructura trófica y obtener las diferentes métricas que describen estas redes.
- Comparar las métricas del lago Chungará y la laguna de Piacota con las métricas producidas por el modelo del nicho.
- Determinar la sensibilidad de los sistemas altiplánicos a la pérdida de especies.
- Determinar la posición de los dos sistemas estudiados con respecto a otros sistemas acuáticos analizados.

METODOLOGÍA

Sitios de estudio y trabajo en terreno.

El lago Chungará (18° 14' S, 69° 09' O) y la laguna de Piacota (18° 11' S, 69° 16' O) son dos sistemas acuáticos de altura que se encuentran ubicados en el Altiplano chileno, dentro del Parque Nacional Lauca (Figura 2).

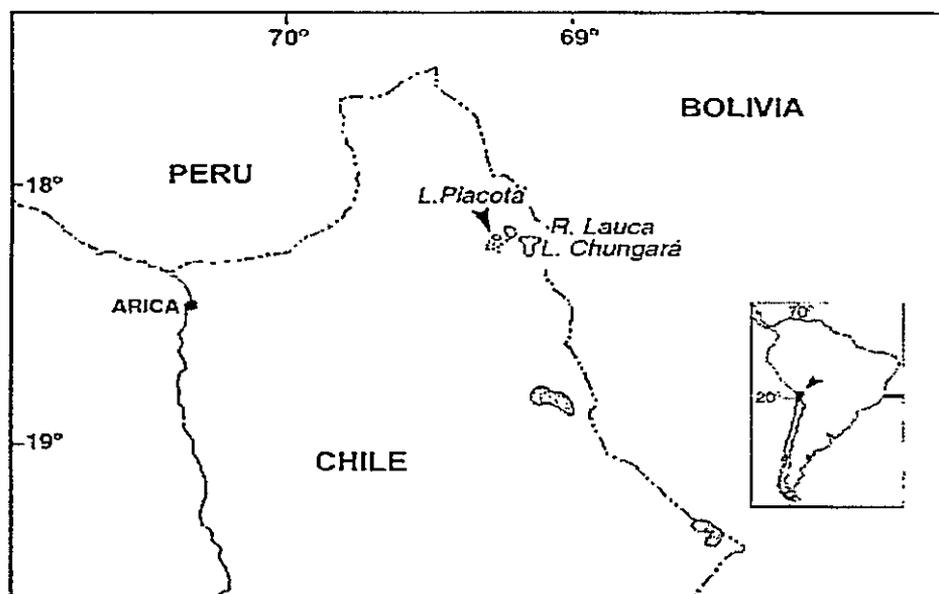


Figura 2. Posición geográfica del lago Chungará y la laguna de Piacota en Chile

En ambos sistemas se realizó un muestreo en mayo del 2011, donde se colectó el zooplancton y los peces. El zooplancton se obtuvo en dos estaciones: la primera es la columna de agua y la segunda es la orilla. Esto se realizó en ambos sistemas. En la columna de agua se muestreó con red de arrastre de 120µm de poro, desde los 5m de profundidad hasta la superficie y la colecta en orilla es realizó filtrando 12 litros de agua por una red de 120µm de poro. Posteriormente, los organismos capturados se anestesiaron con dióxido de carbono para evitar que regurgitaran el contenido estomacal. Transcurridos

cinco minutos, fueron fijados en alcohol al 70% para el análisis en laboratorio. Los peces se capturaron en orilla con redes manuales, fueron anestesiados y fijados en alcohol al 95%.

Identificación del zooplancton y construcción de la red trófica.

Las especies zooplanctónicas se identificaron bajo lupa siguiendo el manual taxonómico del zooplancton (Araya and Zúñiga 1985). Una vez identificadas las especies, se procedió con la caracterización de la red trófica de ambos lagos, esto se realizó observando el contenido estomacal tanto del zooplancton y los peces. Para el primer grupo, la observación del contenido estomacal se realizó según la metodología de aclaramiento con medio Hoyer (Gonzales 1998), este método consiste en colocar a un individuo en un porta objeto, luego se agrega una gota del medio Hoyer y se observa el contenido estomacal en el microscopio donde se identifica y contabiliza las partículas alimentarias. Esta metodología se realizó entre diez a 30 individuos por especie. Para los peces el contenido estomacal se reconoce diseccionando el aparato digestivo y contabilizando las especies zooplanctónicas presentes en estos. Una vez reconocidas las especies dentro de los contenidos estomacales, se construyó la matriz binaria de predación, donde las columnas representan a los predadores y las filas a las presas, la presencia dentro del estómago es catalogado como uno (1) y la ausencia como un cero (0).

Análisis topológico de la red trófica.

La estructura descrita en la matriz binaria de predación permite visualizar la comunidad y obtener las diferentes medidas que describen esta comunidad (Jordano, Vazquez & Bascompte 2009), las métricas empleadas para describir a estos sistemas son 15 (ver anexo 1 para la definición de cada una de ellas). 11 de estas métricas se compararon con las métricas obtenidas por el modelo de nicho. El cual se aleatorizó 1000 veces.

La métrica empleada en la identificación de grupos o compartimentos dentro de una red, se realiza mediante de identificación de módulos (Newman & Girvan 2004), combinado con la aproximación de optimización de “alineamiento simulado” (SA), propuesto por Guimerà and Amaral (2005a, 2005b) esta última metodología (SA) permite minimizar el problema de encontrar particiones sub-óptimas dentro de la red. La cuantificación del agrupamiento está asociada al índice de modularidad (M), definido por:

$$M = \sum_{s=1}^{Nm} \left(\frac{l_s}{L} - \left(\frac{d_s}{2L} \right)^2 \right) \quad \text{ec.1}$$

Donde Nm es el número de módulos, L es el número total de enlaces de la red, l_s son los enlaces entre los nodos en un modulo s y, d_s es la suma de los grado de los nodos dentro del modulo s . La evaluación significativa de la modularidad se realiza comparando el valor obtenido con el correspondiente a 1000 aleatorizaciones de la red, siempre manteniendo el mismo número de enlaces por nodo.

Sensibilidad de la pérdida de especies en los sistemas altiplánicos.

La sensibilidad de la pérdida de especies en los sistemas altiplánicos se observó mediante el análisis de extinciones secundarias. Este análisis, se realizó según tres criterios diferentes: i) criterio de extinción primaria ascendente, el cual consiste en que la secuencia de remoción de las especies es de la menor conectividad a la mayor conectividad, ii) criterio de extinción primaria descendente, el cual consiste en que la secuencia de remoción de las especies es desde la mayor conectividad hacia la de menor conectividad; y iii) criterio de extinción primaria es por remoción aleatoria, el cual consiste en remociones aleatorias dentro de la red.

Posición de las redes altiplánicas dentro de los sistemas acuáticos.

Para la observar la posición de las redes tróficas altiplánicas se acoplaron a una base de datos de 19 sistemas lenticos (lagos) y 24 sistemas loticos (ríos), extraídas desde las siguientes publicaciones (Martinez 1991; Havens 1992; Townsend *et al.* 1998; Thompson & Townsend 2000, 2003; Lafferty, Dobson & Kuris 2006; Cohen 2010) (Anexo 2 y 3). A estas redes se les midieron las 15 métricas utilizadas en los sistemas altiplánicos. El análisis empleado como prospección de la posición que se encuentran los sistemas altiplánicos fue un Análisis de Componentes Principales (ACP), donde se utilizó el paquete stats, incluido en el programa R (R Core Team, 2012). Considerando que el ACP separó claramente los lagos y ríos dentro del análisis, las métricas fueron utilizadas en una

Análisis de Discriminate Lineal (ADL) con el fin de determinar i) las métricas que presentan mayor peso en la diferenciación de los dos grupos (lagos y rios) y ii) determinar la similitud de los lagos altiplánicos con estos grupos. El ADL se realizó utilizando el paquete stats, incluido en el programa R.

Las obtención de las 14 métricas de la red y la construcción del modelo del nicho fue realizado en el software Network3D (Yoon *et al.* 2004; Williams 2010), la identificación de los compartimentos se realizó gracias a los códigos facilitados por el Dr. Roger Guimerà.

RESULTADOS

Del análisis de las comunidades pélagica y litoral en ambos sistemas acuáticos, el lago Chungará presentó un total de 29 especies y 63 enlaces, en cambio la laguna de Piacota mostró 20 especies y 32 enlaces, estas comunidades están representadas en forma de redes en la Figura 3.

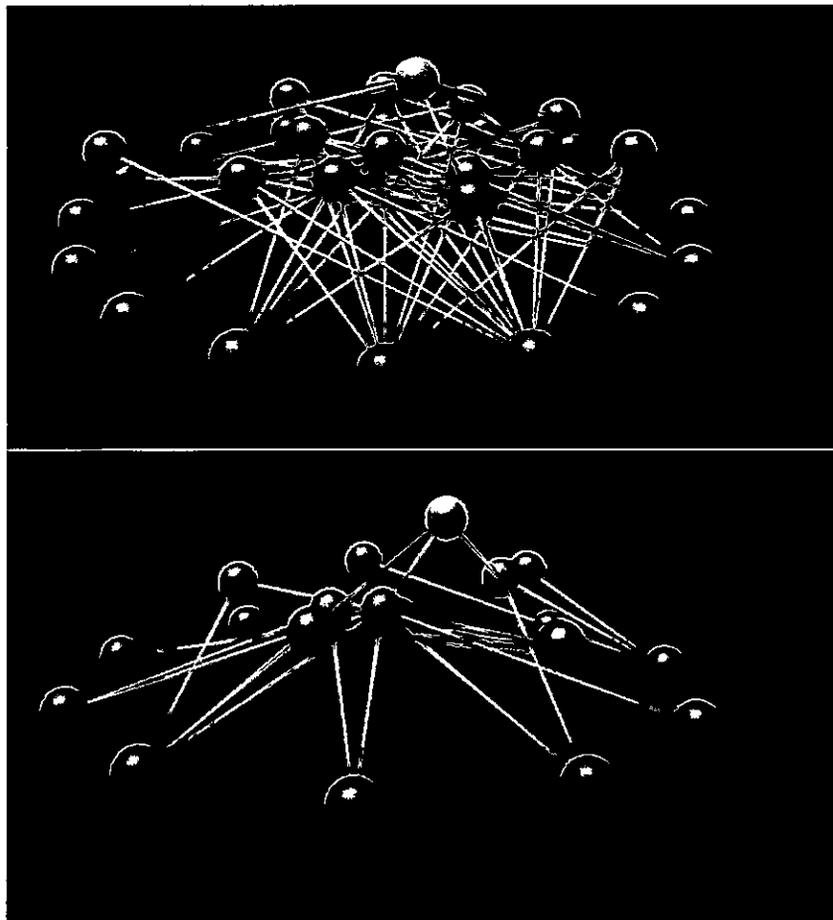


Figura 3: Representación de las redes tróficas del lago Chungará (superior) y la laguna de Piacota (inferior). Los nodos representan las especies, el color rojo representa a las especies ubicadas en la posición trófica uno, el naranja representa a las especies en la posición trófica dos y el amarillo es la especie en la posición tres. Los enlaces representan la interacción alimentaria, el color verde es hervivoría y el azul carnivoría.

Análisis de la estructura de las redes

La caracterización de la estructura de las redes mediante métricas (Tabla 1) mostró que ambos sistemas acuáticos tienen una cercanía de valores en diez de las 15 métricas analizadas; siendo estas métricas: la conectancia directa (C), la proporción de especies basales (%FB), la proporción de herbívoros (%FH), la desviación de la vulnerabilidad (VulSD), la desviación de la conectividad (LinkSD), el largo promedio de la cadena trófica (Mcl), la proporción de omnívoros (%FO), la característica del largo de la vía (CVL), el promedio del coeficiente de agrupamiento (PCA) y la modularidad (M). Solo cinco métricas mostraron diferencias en sus valores, siendo estas: el número de especies (S), la densidad (D), la fracción de especies topes (%FT), la fracción de especies intermedias (%FI) y la desviación de la generalidad (GenSD).

Tabla 1: Métricas descriptoras de las redes tróficas para lago Chungará y la laguna de Piacota. S = Número de especies, D = Densidad, C = Conectancia directa, %FT = Proporción de especies topes, %FI = Proporción de especies intermedias, %FB = Proporción de especies basales, %FH = Proporción de especies herbívoras, GenSD = Desviación de la generalidad, VulSD = Desviación de la vulnerabilidad, LinkSD = Desviación de la conectividad, Mcl = Promedio de la cadena trófica, %FO = Proporción de especies omnívoras, CVL = Característica del largo de la vía, PCA = Promedio del coeficiente de agrupamiento, M = Modularidad.

Sistema	S	D	C	%FT	%FI	%FB	%FH	GenSD	VulSD	LinkSD	Mcl	%FO	CLV	PCA	M
Chungará	29	2,172	0,075	0,172	0,310	0,517	0,448	1,245	1,233	0,617	1,517	0,103	2,443	0	0,307506
Piacota	20	1,600	0,080	0,250	0,200	0,550	0,400	1,332	1,192	0,682	1,500	0,150	2,411	0	0,306930

Al comparar las métricas generadas a partir del modelo del nicho con las métricas de los sistemas altiplánicos (Figura 4 y 5) se observó que estos sistemas presentaron un ajuste diferencial a la distribución generada por este modelo. El lago Chungará presentó un ajuste

en seis de las 11 métricas analizadas, en cambio la laguna de Piacota presentó un ajuste en siete de las 11 propiedades generado por el modelo. (Tabla 2). El modelo del nicho para el lago Chungará sobrestima las siguientes propiedades: la proporción de especies intermedias (%FI), la proporción de omnívoros (%FO), y a su vez subestima: la proporción de especies basales (%FB), la proporción de herbívoros (%FH) y la desviación de la vulnerabilidad (VulSD). En cambio para Piacota el modelo del nicho sobrestima las siguientes métricas: la proporción de especies intermedias (%FI) y la proporción de omnívoros (%FO), por otro lado, el modelo subestima las siguientes métricas: la proporción de especies basales (%FB) y la desviación de la vulnerabilidad (VulSD).

Tabla 2: Ajuste de los valores observados de cada métrica a la distribución generada por el modelo del nicho para el lago Chungará y la laguna de Piacota. Se considera como un buen ajuste cuando el valor de p es mayor a un 0,01. valores de p en negro presentaron un buen ajuste. Las métricas son descritas en tabla 1.

	Chungará		Piacota	
	z	p - valor	z	p - valor
%FT	0,3196	0,7493	0,8915	0,3727
%FI	-2,9161	0,0035	-2,9202	0,0035
%FB	4,1677	0,0001	3,1167	0,0018
%FH	3,847	0,0001	2,2056	0,0161
GenSD	0,8218	0,4112	1,148	0,251
VulSD	3,879	0,0001	3,0172	0,0026
LinkSD	0,7798	0,4355	1,3655	0,1721
Mcl	-2,2665	0,0234	-1,6127	0,1068
%FO	-4,4929	0,0001	-3,6603	0,0003
CVL	-0,631	0,528	-1,1907	0,2338
PCA	-2,3993	0,0164	-1,8254	0,0679

El análisis de modularidad indicó que ambos sistemas acuáticos no presentaron compartimientos y el índice de modularidad asociado es 0,3075 ($\pm 0,0017$, $p = 0,2643$) para el lago Chungará y de 0,3069 ($\pm 0,0012$, $p = 0,0616$) para la laguna de Piacota.

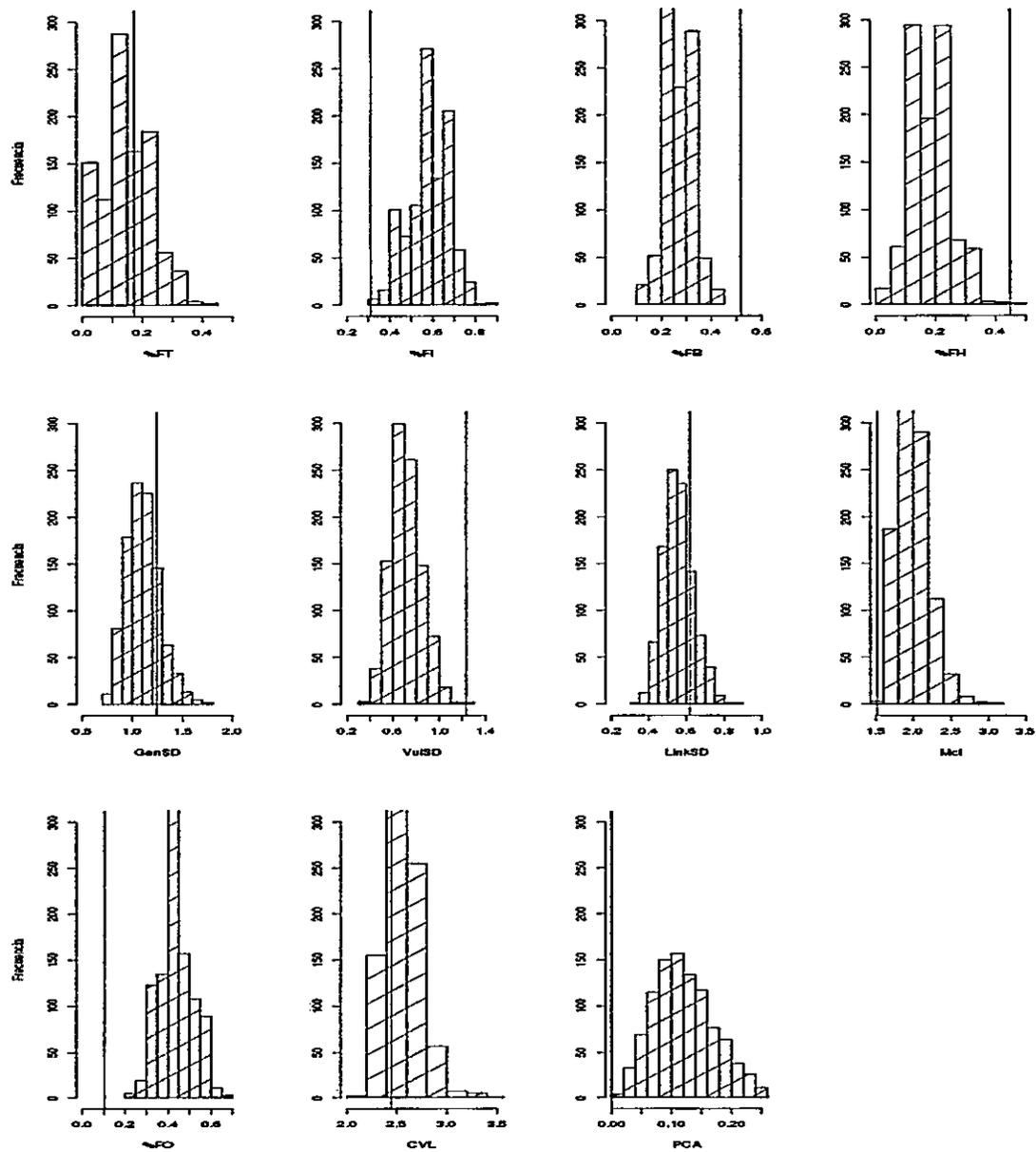


Figura 4: Distribución de frecuencias de las distintas métricas construidas por el modelo del nicho para el lago Chungará. La línea vertical representa el valor observado.

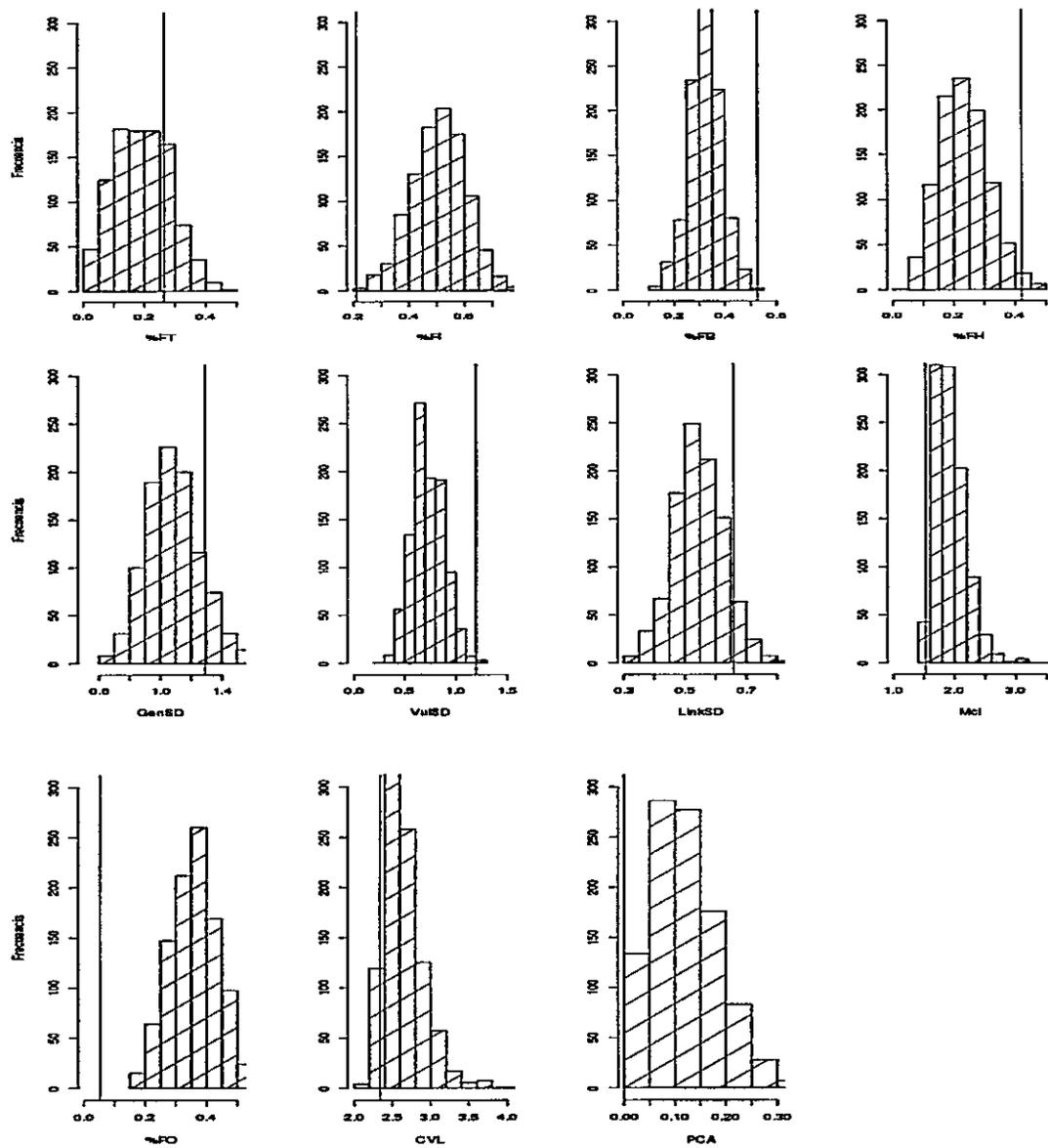


Figura 5: Distribución de frecuencias de las distintas métricas construidas por el modelo del nicho para la laguna de Piacota. La línea vertical representa el valor observado.

Sensibilidad a la pérdida de especies de los sistemas altiplánicos.

Las simulaciones de las posibles extinciones secundarias (Figura 6) mostraron que ambos sistemas son sensibles a la pérdida de especies en dos de las tres condiciones analizadas (descendente, ascendente y azarosa). En ambos sistemas el mayor efecto se

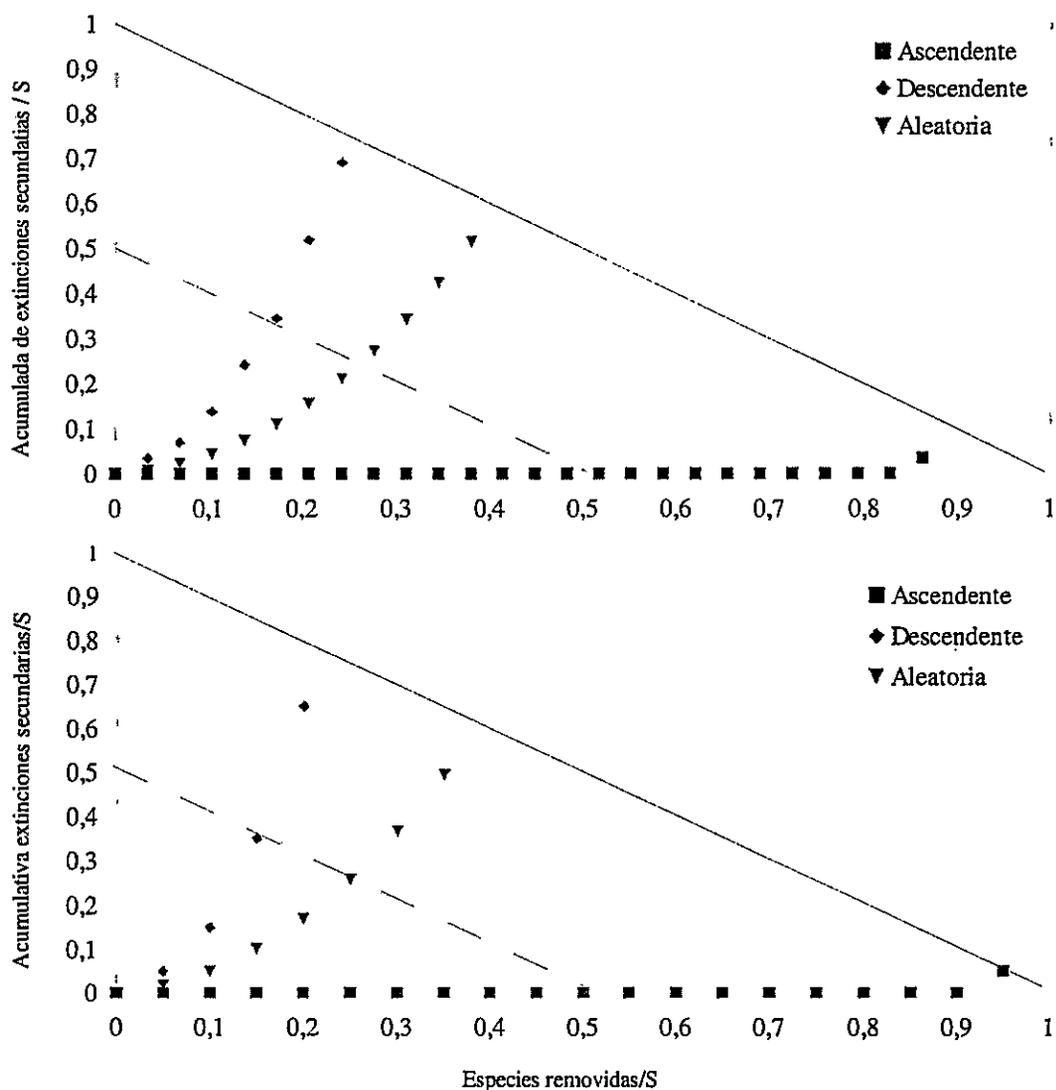


Figura 6: Extinciones secundarias a partir de la remoción de especies en el lago Chungará (superior) y la laguna de Piacota (inferior). La diagonal superior muestra cuando las especies removidas más las extinciones secundarias se hacen igual al número total de especies presentes en cada sistema, la diagonal achurada muestra donde la suma de la remoción de especies y las extinciones secundarias limitan el 50% del total de especies.

observó en la condición descendente de pérdida de especies, donde el lago Chungará al remover el 20% de las especies provocó la pérdida de 55% de las especies por extinciones secundarias. En Piacota la situación es un poco más crítica, porque, la pérdida del 20% de las especies provoca la pérdida del 75% de las especies por extinciones secundarias. Una situación similar sucede en la condición aleatoria, donde la remoción del 40% de las especies provocó la pérdida del 55% de las especies por extinciones secundarias, en Chungará; y con la remoción del 35% de las especies, provoca la extinción secundaria del 55% en Piacota. La condición ascendente no provoca extinciones secundarias, esto es observado en ambos sistemas acuáticos.

Posición de las redes altiplánicas dentro de los sistemas acuáticos

Al incorporar las métricas medidas de los lagos altiplánicos junto con las métricas obtenidas desde la literatura para 19 lagos y 23 ríos del mundo en una análisis de componentes principales (Figura 7 y Tabla 3), se observó que los dos primeros ejes explicaron el 70% del total de la varianza de los datos. El primer componente explicó un 48% de la varianza y las métricas que contribuyeron mayoritariamente con este eje fueron: la proporción de especies intermedias (%FI), la conectancia directa (C) y el largo promedio de las cadenas tróficas (Mcl), la desviación de la vulnerabilidad (VulSD) y la desviación de la conectividad (LinkSD). El segundo componente explicó un 22% de la varianza total, y las métricas que contribuyeron con este eje fueron: la densidad (D), la proporción de especies basales (%FB) y la desviación de la generalidad (GenSD), la proporción de

especies tope (%FT) y la modularidad (M). este análisis mostró una marcada diferencia en la posición espacial de los sistemas lenticos y loticos, en el Componente Principal 1, ubicándose, a los sistemas altiplánicos en una posición cercana a los sistemas lóticos.

Considerando que el Análisis de Componentes Principales mostró la presencia de dos grupos de sistemas límnicos, lagos y ríos, se realizó un Análisis de Discriminante Lineal (ADL) considerando estos dos grupos para determinar si es posible separar estos grupos y clasificar a los sistemas altiplánicos en algunos de estos grupos. El análisis discriminante (Figura 8) mostró una diferencia marcada entre los dos grupos (lagos vs ríos), mostrando que las métricas que contribuyen mayoritariamente en el discriminante lineal 1 fueron las proporción de especies basales (%FB), intermedias (%FI) y topes (%FT) (Tabla 4). Finalmente, la función de asignación implementada ADL mostró que según sus métricas, los sistemas altiplánicos presentaron una mayor probabilidad se asimilarse a los sistemas lóticos que a los sistemas lenticos (Tabla 5).

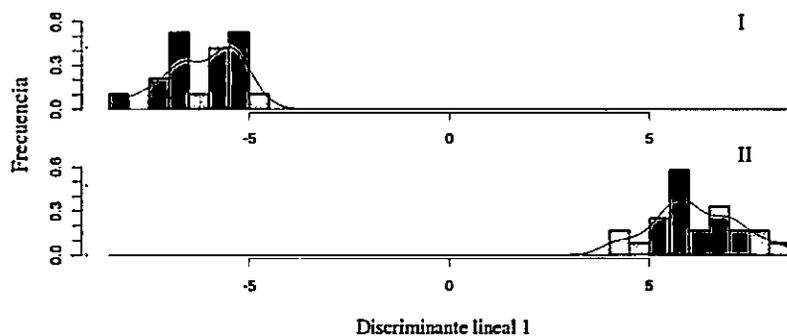


Figura 8: Distribución de frecuencias de los dos grupos predefinidos; a través del discriminante lineal 1. I = Sistemas Lenticos, II = Sistemas Lóticos.

Tabla 4: Contribución al discriminante lineal de las diferentes propiedades de las redes tróficas. Valores en negro presentan las mayores contribuciones. Las métricas están descritas en la Tabla 1.

Propiedad	LD1
S	0,03915887
D	-0,16205974
C	-57,3818403
FT	2168,3399339
FI	2179,8110492
FB	2217,5468798
FH	1,55035829
GenSD	0,05325022
VulSD	10,99049671
LinkSD	-8,16796355
Mcl	8,15668167
FO	-0,63575571
CVL	-5,35974
PCA	15,96488346
M	0,97350428

Tabla 5: Probabilidad de asignación de los sistemas altiplanicos a uno de los dos grupos observados en el análisis de componentes principales. I = Sistemas Lénticos y II = Sistemas Lóticos

Sistema	I	II
Chungará	3,40E-021	1
Piacota	1,52E-014	1

DISCUSIÓN

La investigación de la estructura de las redes ecológicas y en especial las redes tróficas, han permitido describir y caracterizar la organización de las comunidades mediante la obtención de distintas propiedades de la red (Cohen, Newman & Briand 1985; Martínez 1991; Thompson & Townsend 2003; Krause *et al.* 2003; Dunne *et al.* 2004; Schmid-Araya *et al.* 2012). En el caso particular de las redes tróficas en los sistemas límnicos, existe un gran número de investigaciones y avances realizados en sistemas acuáticos templados, sin embargo, se desconoce el patrón que emerge en sistemas acuáticos con condiciones abióticas extremas (Thompson *et al.* 2012). De esta forma, los resultados aquí obtenidos aportan con el conocimiento de sistemas de lagos de altura, además de presentar información acerca de las redes tróficas de los lagos ubicados en el Altiplano Chileno.

Del análisis de la estructura trófica de ambos sistemas acuáticos estudiados, se observó que Chungará y Piacota presentaron valores muy similares en la mayoría de sus métricas, mostrando dos sistemas simples de un módulo, de cadenas tróficas cortas y con una gran gama de organismos basales y pocos predadores topos. Esta situación se podría relacionar con las condiciones ambientales restrictivas encontradas en el Altiplano, las cuales no permitirían formar sistemas de mayor complejidad. Esta rigurosidad de las condiciones ambientales también fue observado por Cohen & Briand (1984) quienes indicaron que los ambientes clasificados como “fluctuantes” presentan las mayores restricciones a la estructura trófica. Siguiendo con esta línea, al comparar los sistemas lénticos altiplánicos

con otros sistemas lénticos estudiados, estos últimos muestra marcadas diferencias en la regularidad de los procesos que ocurren dentro de ellos. Un ejemplo de esto es la estructura térmica que presentan los lagos en zonas templadas los cuales fueron clasificados como lagos monomícticos fríos, dimícticos y monomícticos cálidos por Hutchinson & Löffler (1956). En cambio, el lago Chungará y posiblemente la laguna de Piacota son sistemas polimícticos fríos los cuales por su altura geográfica presentan una estratificación térmica y mezclas diarias lo cual se ha observado durante todo el año (Mühlhauser et al. 1995).

Uno de los resultados interesantes de este estudio mostró que, según las propiedades de las redes, estos sistemas altiplánicos se relacionan más a sistemas lóuticos que a otros sistemas lénticos, siendo los porcentajes de especies tope, intermedias y basales las métricas que pesaron en esta similitud. Sin embargo ¿tiene una explicación esta relación con sistemas lóuticos? Una posible respuesta a esta pregunta proviene de la mayor variabilidad en las condiciones físicas y químicas de los sistemas lóuticos, lo cual no permite que se formen las regularidades de temperatura, oxígeno y de productividad características de los sistemas lénticos (Power & Dietrich 2002; Lampert & Sommer 2007). Esta variabilidad de ambiente indica que las estructuras tróficas de los sistemas lóuticos presenten una menor complejidad, determinado por la menor conectancia al ser comparados con otros sistemas ecológicos (ver Schmid-Araya et al. 2002). En el caso de los sistemas altiplánicos indican que están sujetos a grandes cambios ambientales como los térmicos, en la saturación de oxígeno y a los altos niveles de radiación.

Cohen and Newman (1985) proponen que algunas propiedades como la proporción de especies basales, intermedias y topes se mantienen invariantes entre las redes tróficas, tomando aproximadamente los siguientes valores 19%; 53%; 29% respectivamente. Esta regularidad no fue observada en las redes de los lagos altiplánicos y en otros estudios enfocados más hacia las especies basales (Townsend *et al.* 1998; Thompson & Townsend 2000; Schmid-Araya *et al.* 2012). Esta propuesta de regularidad fue criticada por Schmid-Araya *et al.* (2002) aludiendo a la falta de profundidad en la identificación taxonómica utilizada para las especies basales y por lo tanto al valor de la proporción de especies basales observados en los sistemas lénticos los cuales son menores que lo observado en los sistemas lóticos. Por tal motivo Schmid-Araya *et al.* (2002) proponen que el valor de la métrica aumentaría si se contabilizara de mejor forma las especies basales, desencadenando un cambio en la proporción de especies y además una disminución en la conectancia; situación observada tanto en el sistemas lóticos como en los sistemas lénticos altiplánicos.

Desde el trabajo de Cohen & Newman (1985) se han construido modelos que puedan predecir la estructura trófica (Williams & Martínez 2000; Cattin *et al.* 2004), los cuales utilizaron diferentes supuestos ecológicos y a partir de algunas métricas de la red. Para el caso de los sistemas altiplánicos, se observó un ajuste diferencial de las métricas de la redes altiplánicas a las generadas por el modelo del nicho, siendo la laguna de Piacota la que presenta el mayor porcentaje de métricas ajustadas. El estudio de Dunne *et al.* (2004), realizado en cuatro redes marinas, también mostró un ajuste diferencial de sus métricas con

las generadas por el modelo del nicho, observándose desde un 100% hasta un 46% de ajuste. los resultados mostraron que el porcentaje de ajuste de los sistemas altiplánicos se encontraron dentro de este rango (54% para Chungará y un 63% para Piacota). A pesar de que el modelo del nicho presenta esta variabilidad, Williams & Martinez (2008) mostraron que este modelo presenta el menor error en predecir la estructura trófica de diferentes tipos de ecosistemas, siempre tomando en cuenta que estos posibles errores, subestimar o sobrestimar propiedades, pueden provenir de las leves diferencias de metodologías constructoras de las redes reales.

Desde May (1972) se ha investigado si las redes tróficas presentan compartimentos, siendo los estudios realizados en diferentes sistemas reales los que han detectado la presencia de compartimentos (Krause *et al.* 2003; Allesina & Pascual 2009; Rezende *et al.* 2009; Guimerà *et al.* 2010; Eklöf *et al.* 2011). En el presente estudio, el análisis realizados sugieren que las redes tróficas del sistema altiplánico no presentan módulos, lo cual puede promover la sensibilidad a la pérdida de especies. Stouffer & Bascompte (2011) demuestran teóricamente que redes tróficas con estructura modular tienen ventajas sobre aquellas que no poseen. Esto se explica porque los módulos se comportan como un amortiguador a la propagación de las extinciones dado que los efectos directos de la pérdida de una especie se observarían sólo en el compartimento que ocurrió la pérdida. Infiriendo que este tipo de estructura en las redes reales les permitiría ser tanto resistentes como resilientes a una perturbación.

La pérdida de especies de los ecosistemas es una problemática actual la cual requiere de herramientas matemáticas que permitan realizar simulaciones, esto para entender acerca de las consecuencias comunitarias que lleva esta remoción de especies. Dunne *et al.* (2002, 2004) mostraron que el mayor efecto de la pérdida de especies se producen al remover especies altamente conectadas, en especial, los sistemas que presentan una conectancia inferior a 0,10. Además estos autores proponen un rango de extinciones primarias (40% a 50% de extinciones primarias), donde se desencadena la mayor pérdida de especies por extinciones secundarias. En sistemas altiplánicos, los cuales presentan conectancia igual a 0,075 para Chungará y 0,08 para Piacota, siguen el patrón propuesto por Dunne *et al.* (2002) por lo que se espera grandes efectos si existe remoción de especies si se considera esta característica. Sin embargo, el rango de extinciones primarias, donde se desencadena las mayores extinciones secundarias, es menor al propuesto en el anterior estudio. (10% a 20% de extinciones primarias) Otra característica que indica que estos sistemas altiplánicos son sensibles a la pérdida de especies es el efecto que se observa no solo removiendo teóricamente especies altamente conectadas, sino también es sensible a la remoción aleatoria de especies, lo cual, no se ha observado en las otras redes reales descritas (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002, 2004). Todas estas características como no presentar módulos, alta sensibilidad a la pérdida de especies altamente conectadas y aquellas que fueron removidas aleatoriamente sugieren que estos sistemas altiplánicos podrían ser más frágiles que otros sistemas a la pérdida de especies.

Considerando que los sistemas dulce acuícolas se encuentran entre los más amenazados del mundo (Saunders, Meeuwig & Vincent 2002), asociado a la singularidad de los sistemas altiplánicos, dada su simpleza de su estructura trófica, se puede indicar que estos sistemas podrían ser muy sensibles a perturbaciones ligadas a degradación de hábitat, a la llegada de especies invasivas y a cambios térmicos generados por el calentamiento global.

CONCLUSIONES.

- La estructura trófica de sistemas altiplánicos son similares y simples, presentaron baja conectancia, no son modulares y mostraron estar compuestas mayoritariamente por especies basales.
- La estructura trófica de los sistemas altiplánicos presenta una sensibilidad mayor a la pérdida de especies que otras redes tróficas.
- La similitud que presentan los sistemas altiplánicos con los sistemas lóticos se determina principalmente por su similitud en la proporción de especies basales, intermedias y topes.
- Con respecto a la primera hipótesis planteada, se rechaza H_0 , porque los sistemas altiplánicos son sensibles a la pérdida de especies tanto en por la pérdida de especies altamente conectadas, como en condiciones aleatorias.
- Y con respecto a la segunda hipótesis no rechazo H_0 , porque los sistemas altiplánicos presentan similitud a los sistemas lóticos.

REFERENCIAS.

- Allesina, S. & Pascual, M. (2009) Food web models: a plea for groups. *Ecology letters*, **12**, 652–62.
- Allmendinger, R.W., Jordan, T.E., Kay, S.M. & Isacks, B.L. (1997) the Evolution of the Altiplano-Puna Plateau of the Central Andes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **25**, 139–174.
- Amarasekare, P. (2008) Spatial Dynamics of Foodwebs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 479–500.
- Araya, J.M. & Zúñiga, L.R. (1985) *Manual Taxonómico Del Zooplancton Lacustre de Chile*. Comite de limnologia de Chile, Valdivia, Chile.
- Banašek-Richter, C., Cattin, M.-F. & Bersier, L.-F. (2004) Sampling effect and the robustness of quantitative and qualitative food-web descriptors. *Journal of Theoretical Biology*, **226**, 23–32.
- Bascompte, J. (2007) Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 485–490.
- Bascompte, J. (2009) Disentangling the web of life. *Science*, **325**, 416–9.
- Bascompte, J. & Melián, C.J. (2005) Simple Trophic Modules for Complex Food Webs. *Ecology*, **86**, 2868–2873.

- Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R. & Gabriel, J.-P. (2004) Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, **427**, 835–839.
- Cohen, J.E. (2010) ECOweB1.1 Ecologist' Cooperative Web Bank. Machine-readable data base of food webs.
- Cohen, J.E. & Briand, F. (1984) Trophic links of community food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **81**, 4105–4109.
- Cohen, J.E. & Newman, C.M. (1985) A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. *Proceedings of Royal Society of London. B*, **224**, 421–448.
- Cohen, J.E., Newman, C.M. & Briand, F. (1985) A stochastic theory of community food webs II. Individual webs. *Proceedings of Royal Society of London. B*, **224**, 449–461.
- Dorador, C., Pardo, R. & Vila, I. (2003) Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Revista Chilena de Historia Natural*, **76**, 15–22.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, **5**, 558–567.

- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2004) Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, **273**, 291–302.
- Eklöf, A. & Ebenman, B. (2006) Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 239–246.
- Eklöf, A., Helmus, M.R., Moore, M. & Allesina, S. (2011) Relevance of evolutionary history for food web structure. *Proceedings of Royal Society of London. B*, **279**, 1588–96.
- Gonzales, E.J. (1998) Natural diet of zooplankton in a tropical reservoir (Embalse el Andino, Venezuela). *Verhandlungen - Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **26**, 1930–1934.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A. (2005a) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, **433**, 895–900.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A. (2005b) Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*.
- Guimerà, R., Stouffer, D.B., Sales-Pardo, M. & Leicht, E. (2010) Origin of compartmentalization in food webs. *Ecology*, **91**, 2941–2951.
- Havens, K. (1992) Scale and Structure in Natural Food Webs. *Science*, **257**, 1107–1109.
- Hutchinson, G.E. & Löffler, H. (1956) The thermal classification of lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **42**, 84–86.

- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa Hernandez, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen, F.J.F., Warren, P.H. & Woodward, G. (2009) Ecological networks--beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 253–69.
- Jordano, P., Vazquez, D. & Bascompte, J. (2009) Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *Ecología y Evolucion de Interacciones Planta-Animal*, Primera Ed (eds R. Medel, M. Aizen & R. Zamora), Editorial Universitaria, S.A., Santiago, Chile.
- Krause, A.E., Frank, K.A., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E. & Taylor, W.W. (2003) Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, **426**, 282–5.
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P. & Kuris, A.M. (2006) Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 11211–6.
- Lambrinos, J.G., Kleier, C.C. & Rundel, P.W. (2006) Plant community variation across a puna landscape in the Chilean Andes. *Revista Chilena de Historia Natural*, **79**, 233–243.
- Lampert, W. & Sommer, U. (2007) *Limnoecology*, Segunda Ed. Oxford University Press Inc., New York, USA.

- Márquez-García, M., Vila, I., Hinojosa, L.F., Méndez, M.A., Carvajal, J.L. & Sabando, M.C. (2009) Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, **39**, 314–318.
- Martinez, N.D. (1991) Artifacts or attributes? effects of resolution on the little rock lake food web. *Ecological Monographs*, **61**, 367–392.
- May, R.M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**, 413–414.
- Memmott, J., Alonso, D., Berlow, E.L., Dobson, A., Dunne, J.A., Solé, R. V & Weitz, J. (2006) Biodiversity loss and ecological network structure. *Ecological networks: linking structure to dynamics in Food Webs* (eds M. Pascual & J.A. Dunne), pp. 325–347. Oxford University Press, New York.
- Moreno, A., Giralt, S., Valero-Garcés, B., Sáez, A., Bao, R., Prego, R., Pueyo, J.J., González-Sampériz, P. & Taberner, C. (2007) A 14kyr record of the tropical Andes: The Lago Chungará sequence (18°S, northern Chilean Altiplano). *Quaternary International*, **161**, 4–21.
- Mühlhauser, H., Hrepic, N., Mladinic, P., Montecino, V. & Cabrera, S. (1995) Water quality and limnological features of high altitude Andean lake, Chungará, in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, **68**, 341–349.
- Newman, M.E.J. & Girvan, M. (2004) Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E*, **69**, 1–15.

- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 19891–6.
- Oyanedel, J.P., Vega-Retter, C., Scott, S., Hinojosa, L.F. & Ramos-Jiliberto, R. (2008) Finding patterns of distribution for freshwater phytoplankton, zooplankton and fish, by means of parsimony analysis of endemism. *Revista Chilena de Historia Natural*, **81**, 185–203.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008) Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 4191–6.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature*, **350**, 669–674.
- Power, M.E. & Dietrich, W. (2002) Food webs in river networks. *Ecological Research*, **17**, 451–471.
- Rezende, E.L., Albert, E.M., Fortuna, M.A. & Bascompte, J. (2009) Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology letters*, **12**, 779–88.

- Sáez, A., Valero-Garcés, B.L., Moreno, A., Bao, R., Pueyo, J.J., González-Sampériz, P., Giralt, S., Taberner, C., Herrera, C. & Gibert, R.O. (2007) Lacustrine sedimentation in active volcanic settings: the Late Quaternary depositional evolution of Lake Chungará (northern Chile). *Sedimentology*, **54**, 1191–1222.
- Sanzana, J. (1985) Contribución al conocimiento de la biocenosis del Lago Chungará (Parinacota - Chile). *IDESIA(Chile)*, **9**, 51– 54.
- Saunders, D.L., Meeuwig, J.J. & Vincent, a. C.J. (2002) Freshwater Protected Areas: Strategies for Conservation. *Conservation Biology*, **16**, 30–41.
- Schmid-Araya, J.M., Figueroa Hernandez, D., Schmid, P.E. & Drouot, C. (2012) Algivory in food webs of three temperate Andean rivers. *Austral Ecology*, **37**, 440–451.
- Schmid-Araya, J.M., Schmid, P.E., Winterbottom, J., Gjerlov, C. & Hildrew, A.G. (2002) *Connectance in Stream Food Webs*.
- Solé, R. V & Montoya, J.M. (2001) Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of Royal Society of London. B*, **268**, 2039–45.
- Srinivasan, U.T., Dunne, J.A., Harte, J. & Martinez, N.D. (2007) Response of complex food webs to realistic extinction sequences. *Ecology*, **88**, 671–82.
- Stouffer, D.B. & Bascompte, J. (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 3648–52.

- Thompson, R.M., Dunne, J.A. & Woodward, G. (2012) Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology*, **57**, 1329–1341.
- Thompson, R.M. & Townsend, C.R. (2000) Is resolution the solution?: the effect of taxonomic resolution on the calculated properties of three stream food webs. *Freshwater Biology*, **44**, 413–422.
- Thompson, R.M. & Townsend, C.R. (2003) Impacts on stream food webs of native and exotic forest: an intercontinental comparison. *Ecology*, **84**, 145–161.
- Townsend, C.R., Thompson, R.M., McIntosh, A.R., Kilroy, C., Edwards, E.D. & Scarsbrook, M.R. (1998) Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams. *Ecology Letters*, **1**, 200–209.
- Vila, I. (2006) A New Species of Killifish in the Genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the Southern High Andes, Chile. *Copeia*, **2006**, 471–476.
- Vila, I. & Pinto, M. (1986) A new species of killifish (Pisces, Cyprinodontiadae) from the Chilean Altiplano. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, **19**, 233–239.
- Vuille, M. (1999) Atmospheric circulation over the Bolivian Altiplano during dry and wet periods and extreme phases of the Southern Oscillation. *International Journal of Climatology*, **19**, 1579–1600.

- Wetzel, R.G. (2001) *Limnology: Lake and Rives Ecosystems*, Tercera. Academic Press, San Diego.
- Williams, R. J. (2010). Network3D Software. Cambridge, UK: Microsoft Research.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature*, **404**, 180–3.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American naturalist*, **163**, 458–68.
- Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2008) Success and its limits among structural models of complex food webs. *The Journal of animal ecology*, **77**, 512–9.
- Woodward, G. (2009) Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, **54**, 2171–2187.
- Yoon, I., Williams, R.J., Levine, E., Yoon, S., Dunne, J.A. & Martinez, N.D. (2004) Webs on the Web (WoW): 3D visualization of ecological networks on the WWW for collaborative research and education. *Proceedings of the IS&T/SPIE Symposium on Electronic Imaging, Visualization and Data Analysis*, **5295**, 124–132.

Anexo 1. Propiedades de la red y su significado biológico, utilizadas en este estudio.

Etiqueta	Métrica	Significado biológico
S	Número de especies	Número de especies dentro de una red (número de nodos).
D	Densidad	Número de enlaces por especies (L/S). Esta métrica es una medida de la especialización dietaria a través de la red trófica.
C	Conectancia directa	Corresponde al número de enlaces presentes en respecto a los posibles enlaces (L/S^2). Esta métrica indica el grado de interconectividad de la red. Las redes tróficas se mueven dentro del intervalo 0,05-0,3.
%FT	Proporción de especies topes	Corresponde al porcentaje de especies que no presentan depredadores.
%FI	Proporción de especies intermedias	Corresponde al porcentaje de especies que presentan tanto predadores como presas.
%FB	Proporción de especies basales	Corresponde al porcentaje de especies que no consumen presas (especies basales).
%FH	Proporción de especies herbívoras	Corresponde al porcentaje de especies que consumen solamente especies basales.
GenSD	Desviación de la generalidad	Corresponde a la desviación estandar de la generalidad (la generalidad es el número de presas que presenta cada especie o taxon).
VulSD	Desviación de la vulnerabilidad	Corresponde a la desviación estandar de la vulnerabilidad (la vulnerabilidad es entendida como el número de depredadores que presenta cada especie o taxon).
LinkSD	Desviación de la conectividad	Corresponde a la desviación estandar de la conectividad (la conectividad es el número de enlaces por especie o taxon)
Mcl	Promedio de la cadena trófica	Corresponde al promedio del número de enlaces encontrados a lo largo de las cadenas tróficas en una red trófica.
%FO	Proporción de especies omnívoras	Corresponde al porcentaje de especies que consumen en diferentes niveles tróficos
CVL	Característica del largo de la vía	Corresponde al promedio de las vía más corta entre un par de especies
FCA	Promedio del coeficiente de agrupamiento	Corresponde al promedio de que dos especies se encuentren enlazadas a una tercera especie.
M	Modularidad	Corresponde al nivel de compartimentos que presenta la red.

Anexo 2: Lagos y Ríos utilizados en el estudio.

Etiqueta	Tipo	Nombre	Referencia
L1	Léntico	Lago Nyasa, Rocas, Malawi. (web38)	Cohen 2010
L2	Léntico	Lago Texoma, Texas, USA (web46)	Cohen 2010
L3	Léntico	Lago Rybinsk, Rusia (web71)	Cohen 2010
L4	Léntico	Lago Heny, Quebec Canada (web72)	Cohen 2010
L5	Léntico	Lago Hafner, Austria (web73)	Cohen 2010
L6	Léntico	Lago Vorderer Finstertaler, Austria (web75)	Cohen 2010
L7	Léntico	Lago Neusiedler, Austria (web76)	Cohen 2010
L8	Léntico	Lago Abaya, Ethiopia (web77)	Cohen 2010
L9	Léntico	Lago Goerge, Uganda (web78)	Cohen 2010
L10	Léntico	Lago Paajarvi, zona pelagica, Finlandia (web79)	Cohen 2010
L11	Léntico	Lago Paajarvi, zona litoral, Finlandia (web80)	Cohen 2010
L12	Léntico	Posa permanente Francia (web82)	Cohen 2010
L13	Léntico	Lago Pyhajarvi, zona litoral, Finlandia (web83)	Cohen 2010
L14	Léntico	Posa temporal; Michigan, USA. (web84)	Cohen 2010
L15	Léntico	Lago McIlwaine, Africa (web114)	Cohen 2010
L16	Léntico	Lago Nyasa, Cocodrilo, Malawi. (web204)	Cohen 2010
L17	Léntico	Lago Bridge Brook, Nueva York, USA.	Havens 1992
L18	Léntico	Lago Carpinteria,	Lafferty et al, 2006
L19	Léntico	Lago Little Rock USA	Martinez 1991
R1	Lótico	Río Alkatore	Townsend, sin publicar
R2	Lótico	Río Berwick	Townsend, sin publicar
R3	Lótico	Río Black Rock, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R4	Lótico	Río Broad, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R5	Lótico	Río Canton, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R6	Lótico	Río HerizLer, North Caroline, USA	Thompson & Townsend, 2003
R7	Lótico	Río Cooper, North Caroline, USA	Thompson & Townsend, 2003
R8	Lótico	Río Dempsters Otoño, Nueva Zelania	Townsend et al, 1998
R9	Lótico	Río Dempsters Primavera, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R10	Lótico	Río Dempsters Verano, Nueva Zelanda	Thompson & Townsend, 2000
R11	Lótico	Río German, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R12	Lótico	Río Healy, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R13	Lótico	Río Kye Burn, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R14	Lótico	Río Little Kye Burn, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R15	Lótico	Río Martins, Maine, USA	Thompson & Townsend, 2003
R16	Lótico	Río Narrowdale	Townsend, sin publicar
R17	Lótico	Río Nothcol, Nueva Zelanda	Thompson & Townsend, 2003
R18	Lótico	Río Powder, Nueva Zelanda	Thompson & Townsend, 2003
R19	Lótico	Río Stony, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R20	Lótico	Río Sutton Otoño, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R21	Lótico	Río Sutton Primavera, Nueva Zelanda	Townsend et al, 1998
R22	Lótico	Río Sutton Verano, Nueva Zelanda	Thompson & Townsend, 2000
R23	Lótico	Río Troy, Maine, USA	Thompson & Townsend, 2003
R24	Lótico	Río Venlaw, Nueva Zelanda	Thompson & Townsend, 2003

Anexo 3. Propiedades de la red, extraídas desde los diferentes sistemas analizados.

	S	D	C	%FT	%FI	%FB	%FH	GenSD	VulSD	LinkSD	Mcl	%FO	CVL	FCA	M
Chu	29	2,17	0,075	0,172	0,310	0,517	0,448	1,245	1,233	0,617	1,517	0,103	2,443	0,000	0,307
Fa	20	1,60	0,080	0,250	0,200	0,550	0,400	1,332	1,192	0,682	1,500	0,150	2,411	0,000	0,306
L1	31	3,03	0,098	0,516	0,387	0,097	0,323	0,852	1,582	0,689	2,097	0,452	2,084	0,090	0,224
L2	19	3,58	0,188	0,105	0,526	0,368	0,158	1,100	0,662	0,499	1,737	0,526	1,865	0,232	0,162
L3	16	1,94	0,121	0,063	0,750	0,188	0,125	0,644	0,644	0,364	2,313	0,625	2,142	0,141	0,364
L4	17	1,88	0,111	0,118	0,588	0,294	0,235	0,852	0,679	0,469	2,118	0,471	2,243	0,046	0,285
L5	10	1,50	0,150	0,200	0,400	0,400	0,300	1,043	0,745	0,516	1,700	0,200	1,933	0,062	0,153
L6	9	1,56	0,173	0,111	0,556	0,333	0,222	0,915	0,685	0,440	1,778	0,444	1,722	0,120	0,214
L7	14	1,21	0,087	0,286	0,500	0,214	0,357	0,774	0,834	0,403	2,143	0,286	2,171	0,081	0,478
L8	13	1,85	0,142	0,077	0,692	0,231	0,231	1,059	0,556	0,525	2,154	0,385	1,962	0,161	0,242
L9	16	1,69	0,105	0,188	0,688	0,125	0,375	0,831	0,747	0,404	2,313	0,375	2,258	0,102	0,368
L10	21	1,38	0,066	0,190	0,667	0,143	0,238	0,789	1,106	0,611	2,429	0,333	3,014	0,060	0,479
L11	27	2,59	0,096	0,222	0,593	0,185	0,296	0,905	0,969	0,461	2,222	0,296	2,268	0,045	0,312
L12	10	1,40	0,140	0,100	0,700	0,200	0,300	1,161	0,571	0,593	2,500	0,100	1,933	0,101	0,232
L13	25	2,68	0,107	0,200	0,640	0,160	0,440	0,988	1,145	0,527	2,000	0,360	2,147	0,093	0,265
L14	12	1,92	0,160	0,167	0,667	0,167	0,250	0,689	0,619	0,351	2,500	0,417	1,758	0,091	0,213
L15	18	1,89	0,105	0,389	0,333	0,278	0,278	1,027	1,057	0,576	1,889	0,278	2,176	0,065	0,301
L16	29	1,72	0,059	0,483	0,345	0,172	0,414	0,860	1,749	0,797	2,034	0,379	2,791	0,053	0,386
L17	25	4,28	0,171	0,000	0,680	0,320	0,280	1,073	0,600	0,488	1,760	0,400	1,927	0,164	0,368
L18	83	5,96	0,072	0,398	0,506	0,096	0,349	0,978	1,155	0,685	2,325	0,566	2,157	0,083	0,318
L19	93	11,11	0,119	0,011	0,860	0,129	0,366	1,406	0,585	0,693	2,204	0,462	1,901	0,252	0,349
R1	72	2,92	0,041	0,417	0,125	0,458	0,444	1,225	1,942	0,961	1,542	0,361	2,590	0,018	0,348
R2	68	3,19	0,047	0,368	0,162	0,471	0,397	1,232	1,716	0,846	1,603	0,324	2,571	0,014	0,325
R3	84	4,37	0,052	0,179	0,250	0,571	0,333	1,547	1,298	0,807	1,452	0,381	2,423	0,019	0,253
R4	90	6,16	0,068	0,244	0,200	0,556	0,344	1,444	1,257	0,705	1,467	0,344	2,398	0,009	0,196
R5	102	6,82	0,067	0,255	0,216	0,529	0,392	1,389	1,254	0,682	1,471	0,353	2,309	0,022	0,217
R6	47	2,30	0,049	0,362	0,213	0,426	0,362	1,139	1,779	0,888	1,596	0,362	2,665	0,048	0,387
R7	58	2,22	0,038	0,379	0,121	0,500	0,328	1,320	1,965	1,033	1,517	0,345	2,622	0,028	0,401
R8	91	5,70	0,063	0,176	0,286	0,538	0,363	1,349	1,334	0,726	1,484	0,330	2,434	0,014	0,214
R9	79	5,11	0,065	0,215	0,241	0,544	0,342	1,461	1,171	0,717	1,481	0,392	2,389	0,016	0,247
R10	106	9,09	0,086	0,123	0,415	0,462	0,236	1,247	1,051	0,581	1,585	0,481	2,110	0,045	0,199
R11	76	4,50	0,059	0,158	0,316	0,526	0,382	1,256	1,401	0,754	1,474	0,368	2,467	0,028	0,295
R12	94	6,70	0,071	0,202	0,309	0,489	0,287	1,290	1,260	0,689	1,574	0,468	2,235	0,040	0,215
R13	96	6,52	0,068	0,167	0,250	0,583	0,302	1,529	1,197	0,741	1,448	0,354	2,323	0,021	0,200
R14	76	4,89	0,064	0,184	0,289	0,526	0,342	1,239	1,200	0,658	1,513	0,329	2,445	0,021	0,273
R15	92	3,49	0,038	0,283	0,261	0,457	0,315	1,245	1,580	0,878	1,565	0,413	2,581	0,037	0,346
R16	50	2,38	0,048	0,420	0,180	0,400	0,340	1,114	1,898	0,944	1,640	0,440	2,455	0,073	0,384
R17	66	2,98	0,045	0,303	0,318	0,379	0,394	1,183	1,861	0,968	1,652	0,364	2,464	0,038	0,338
R18	74	3,54	0,048	0,311	0,297	0,392	0,446	1,141	1,833	0,911	1,662	0,365	2,488	0,023	0,292
R19	109	7,60	0,070	0,174	0,266	0,560	0,321	1,409	1,325	0,726	1,468	0,349	2,310	0,029	0,172
R20	78	4,26	0,055	0,269	0,128	0,603	0,321	1,672	1,195	0,796	1,410	0,295	2,532	0,009	0,228
R21	72	5,39	0,075	0,208	0,125	0,667	0,306	1,568	1,071	0,674	1,333	0,250	2,330	0,004	0,188
R22	67	4,64	0,069	0,075	0,194	0,731	0,209	2,056	0,845	0,903	1,284	0,209	2,214	0,007	0,169
R23	63	2,52	0,040	0,286	0,254	0,460	0,397	1,200	1,694	0,891	1,603	0,286	2,701	0,013	0,382
R24	63	2,87	0,046	0,270	0,254	0,476	0,349	1,362	1,597	0,892	1,603	0,381	2,564	0,018	0,317