

UCH-FC
DOC-EBE
T 597
C.1



PROPUESTA TEÓRICA PARA EL ANÁLISIS TOPOLÓGICO DE REDES ECOLÓGICAS: EN LA BÚSQUEDA DE LA RESILIENCIA ECOLÓGICA.

Tesis entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los
requisitos para optar al grado académico de:

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva
Facultad de Ciencias
Universidad de Chile.

por

ANTONIO TIRONI SILVA

Santiago, Chile
2012

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR H. MARIN

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO**

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

ANTONIO TIRONI SILVA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Mención en Ecología y Biología Evolutivas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 30/01/2012

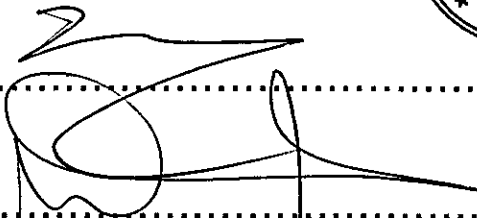
Director de Tesis:

Dr. Víctor H. Marín B.



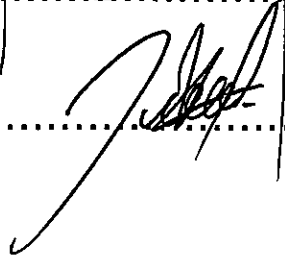
Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Rodrigo Ramos J.



Dr. Mauricio Canals L.

Dr. José Miguel Fariña





Para Margarita, el Carolo, la Ca y la E

y en especial para la Vicky

AGRADECIMIENTOS



Mis infinitos agradecimientos a mi tutor Víctor Marín, quien luego de todos estos años mas que un tutor, es un maestro. Muchas gracias también a Luisa Delgado, quien me ha guiado amablemente desde el pregrado hasta ahora. Y a Junior, por saludarme cada mañana al llegar al laboratorio.

Gracias también a todos los amigos, compañeros y colegas del LME y del EBE por las conversas, los cafés y las cervezas. Fueron una gran fuente de inspiración.

Infinitas gracias a mis padres, sin quienes no tendría absolutamente nada. Han sido los dos grandes pilares de mi vida. Y mis hermanas mis dos soles.

Millones de gracias a la Vicky, que me alegró la vida apareciendo justo en el momento preciso. Sin ella no terminaba esto.

Muchas gracias a Stefano Allesina por recibirme con el máximo de los entusiasmos en su laboratorio y enseñarme tantas cosas. Gracias también a Karla Ramírez por su vital ayuda para terminar esta tesis.

En el plano formal, esta tesis fue realizada gracias al financiamiento de CONICYT (Beca Doctorado Nacional y Beca Ayuda de tesis). Se agradece también el financiamiento otorgado por el Departamento de Postgrado y Postítulos de la Universidad de Chile (Beca para estadías cortas de investigación).

Gracias también a Marisol y a todo el personal del Depto. de Postgrados de la Facultad de Ciencias. Gracias por la paciencia y la atención amable, siempre.

INDICE DE CONTENIDOS



| | |
|---|-----------|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 3 |
| HIPÓTESIS | 13 |
| OBJETIVOS..... | 13 |
| CAPITULO 1..... | 16 |
| CAMBIOS DE ESTADO EN LAGUNAS SOMERAS: DEFINIENDO ESTADOS. | 16 |
| CAPITULO 2 | 38 |
| RECONSTRUYENDO REDES ECOLÓGICAS | 38 |
| CAPITULO 3..... | 66 |
| CAMBIOS DE ESTADO EN LAGUNAS SOMERAS: UN ENFOQUE DE REDES ECOLÓGICAS | 66 |
| CAPITULO 4..... | 87 |
| DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES..... | 87 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 98 |

INDICE DE TABLAS



| | |
|---|----|
| Tabla 1: Description of the original data sets used on the probabilistic analysis. | 23 |
| Table 2: Correlation coefficients and average values for each state in Dutch shallow lakes, as defined on the main text. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$ | 36 |
| Tabla 3: Métricas utilizadas para comparar las redes reconstruidas con redes empíricas y modelos nulos..... | 51 |
| Tabla 4: Resultados de 18 métricas topológicas para las matrices reconstruidas mediante el método presentado y 17 otras redes empíricas obtenidas de la literatura..... | 54 |
| Tabla 5: Comparación de ambas lagunas para una serie de medidas topológicas. .. | 84 |

INDICE DE FIGURAS

- Figure 1: (A) Simplified conceptual model of regime shifts in shallow lake, the triggers involved in the process and the threshold values found on literature. (B) Predicted and simplified relationship between the probability of a turbid state (P(T) -as defined by chlorophyll-a, total phosphorous and total nitrogen- and transparency..... 22
- Figure 2: Probability of turbid state samples versus transparency (points). Turbid state was defined according to different variables and thresholds; (a-d) chl-a [$> 50 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$]; (b-e) TP [$> 0,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$]; (c-f) TN [$> 2,2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$]. Solid lines represent linear smoothing. Gray areas represents 95% standard errors. Dotted and dashed lines represent an increase of 10% and 50% increase in threshold values, respectively. Upper panel show only shallow lakes. Lower panel show the same analysis for deep lakes only..... 27
- Figure 3: (Points and trendline) Probability of macrophyte presence in shallow lakes according to Secchi depth. (a) All submerged macrophytes genres (Chara, Potamogeton, Elodea and Ceratophyllum). (b) Potamogeton only. (c) Chara only. (Dashed line) Submerged macrophyte presence counts..... 27
- Figure 4: Proposed states on a shallow lake. Dominant primary producer, nutrients and transparency values for each state are provided according to proposed thresholds (Table 2). 30
- Figure 5: Probabilistic analysis of Turbid state. For methods see main text. Dashed lines show proposed grouping of points for three groups. 34
- Figure 6: Plots of within groups sum of squares against number of clusters. Plots for all data, Chl-a, Total Nitrogen and Total Phosphorous are showed. Groups where obtained using the kmean function in R-Statistical Software..... 35
- Figure 7: Chl-a (A), TP (B) and TN (C) plotted against Transparency, measured as Secchi depth. Different colors represent each cluster obtained. Colored bands represent stable states along the transparency gradient. Upper band/point: line showing turbid (T), intermediate (I) and clear (C) states defined by Ibelings et al.(2007) on the Veluwe Lake. Lower band/dashed line: Turbid, clear and hyper-clear states proposed on this paper..... 36

| | |
|---|----|
| Figura 8: Estrategia de análisis y modelación de redes tróficas. Se muestran las fuentes de información, el procesamiento de esta y las diferentes etapas de construcción de la red trófica..... | 46 |
| Figura 9: Redes reconstruidas mediante la metodología propuesta. Los grandes grupos tróficos están indicados. En el Anexo 2 se puede ver el listado de especies y las listas de adyacencia. | 53 |
| Figura 10: Comparación entre 17 redes empíricas (círculos abiertos) y dos redes reconstruidas a partir de una lista de especies e información bibliográfica para las métricas analizadas. La RTR de Braasemmermeer está indicada con un cuadrado, Sneekermeer con un triángulo. El eje x corresponde al número de especies..... | 57 |
| Figura 11: Comparación de las métricas de la red de la laguna Sneekermeer con los valores obtenidos de 1000 modelos aleatorios..... | 59 |
| Figura 12: Comparación de las métricas de la red de la laguna Braasemmermeer con los valores obtenidos de 1000 modelos aleatorios. | 60 |
| Figura 14: Series de tiempo para Secchi (negro), Fósforo Total (rojo), Clorofila-a (verde) y Nitrógeno Total (azul). Las líneas muestra el promedio corrido de 3 medidas. La línea continua y los puntos corresponden a la laguna SNE. La línea punteada y los triángulos corresponden a BRA. La línea azul en el primer gráfico muestra el valor umbral para el cambio de estado (1 m.)..... | 80 |
| Figura 15: Gráficos de “violín” mostrando las diferencias entre ambas lagunas para transparencia, clorofila-a, nitrógeno y fósforo total..... | 81 |
| Figura 19: Red trófica de la Laguna de aguas turbias Sneekermeer. Cada nodo representa una especie, los links relaciones depredador presa. Los colores indican el nivel trófico. La figura fue realizada con el software Network3D (Yoon et al, 2004; Williams, 2010)..... | 86 |
| Figura 20: Red trófica de la Laguna de aguas claras Braasemmermeer. Cada nodo representa una especie, los links relaciones depredador presa. Los colores indican el nivel trófico. La figura fue realizada con el software Network3D (Yoon et al, 2004; Williams, 2010)..... | 86 |
| Figura 21: Resultados de experimentos de remoción aleatoria de especies y las extinciones secundarias que provoca. Cada punto es el promedio de 100 remociones aleatorias..... | 92 |

RESUMEN

El estudio de la resiliencia de los sistemas ecológicos ha ido aumentando su relevancia en el estudio de la ecología, especialmente en un escenario donde a nivel mundial los sistemas naturales deben responder al cambio climático global. Resiliencia es la habilidad de los ecosistemas para resistir frente a perturbaciones sin perder su identidad. Desde una perspectiva de redes complejas, el objetivo de este trabajo es probar si esta propiedad ecosistémica emerge del mapa de interacciones tróficas de una comunidad ecológica, analizando la red trófica de dos lagunas someras, uno de los pocos ejemplos documentados donde la resiliencia es superada, en un fenómeno conocido como "cambios de estado". Para esto, fueron reconstruidas sus redes tróficas para antes y después del cambio de estado- y se utilizaron una serie de medidas topológicas para buscar si alguna medida se correlacionaba con los diferentes estados, usando datos empíricos, bases de datos en línea y un nuevo enfoque participativo de validación de redes. La hipótesis de este trabajo es que en las diferencias topológicas entre ambos estados está la base sobre la cual construir una medida de resiliencia ecológica. Los resultados muestran diferencias significativas entre ambos estados para las medidas de conectividad, proporción de especies basales y su robustez frente a extinciones secundarias. La resiliencia de las redes ecológicas parece estar relacionada con el patrón general de conexiones de la red trófica y -al mismo tiempo- por las características individuales de algunas especies claves.

ABSTRACT

The study of resilience in ecological systems has become increasingly relevant for ecological research, especially in a scenario of worldwide ecosystemic response to global climatic change. Resilience refers to the ability of ecosystems to withstand to natural or human-made perturbations without losing their identity. The goal of this work is to test whether ecosystems' properties, resilience being a particular case, can emerge from the map of trophic interactions of the ecological community. In a complex-networks framework, this work analyzes 2 ecological networks of shallow water lake ecosystems. Shallow lakes are particularly interesting as they represent one of the few documented examples where resilience is surely overcome, as testified by "regime shifts". We reconstruct the ecological networks of these ecosystems, before and after the regime shift, and use a series of topological measures to find whether any measure does correlate with the different states, using empirical data, online databases and a new participatory approach on the validation of the foodwebs. The hypothesis is that, based on the large influence of network topology on ecosystem stability, among these differences we can find a base on which build a measure of ecological resilience. Results show significant differences among states, particularly in the connectivity, the proportion of basal species and their stability against random extinctions. As a conclusion, resilience of ecosystems appears to be related to the general pattern of connections in a food web and, at the same time, by the individual features of some key species.

Introducción General

La teoría de redes complejas ha experimentado un auge en sectores muy diversos, traspasando las fronteras disciplinarias. La física, la biología celular, la sociología, la bioquímica y la ecología la están utilizando cada vez más como una buena manera de sintetizar y analizar sus sistemas de estudio (Strogatz, 2001; Barrat et al., 2004; Montoya et al., 2006; Newman, 2003; Barabasi, 2009; Bascompte, 2010). La principal motivación pareciera ser que cada vez se hace más patente que el estudio aislado de entidades, fuera de un contexto sistémico y concentrando el análisis en solo algunos componentes, puede llevar a conclusiones parciales, donde tendencias temporales pueden ser interpretadas como patrones estables, o a conclusiones sesgadas de la dinámica de un sistema (Rooney et al., 2008; Fath et al., 2007). Esta parcialidad en los análisis se genera como producto de la complejidad y diversidad de los sistemas naturales, ya sean físicos, ecológicos o sociales, siendo este enfoque reduccionista la única manera que los científicos teníamos para enfrentarnos al desafío de analizarlos (Jordan & Scheuring, 2004). Sin embargo, dado el actual desarrollo tecnológico e intelectual del quehacer científico, nuestra capacidad para analizar sistemas en su total complejidad es cada vez más factible, con ejemplos en la ecología, bioquímica, sociología e internet (Maslov & Sneppen, 2003; Strogatz, 2001; Montoya et al., 2006; Proulx et al, 2005; Newman, 2003; Barabasi, 2009).

Elementos de las redes

Una red está compuesta por nodos conectados por enlaces. El grado de un nodo corresponde al número de conexiones que este tiene. En una red direccionada, cada nodo tiene un grado de entrada y uno de salida. La topología de una red se refiere solo a su forma, es decir, solo contempla la información respecto de qué está conectado con qué. Luego, si a esta información se le suma la dirección del vínculo - quién se come a quién, qué afecta a qué- se habla de redes direccionadas (directed graphs o digraphs) y si se agrega la información de la fuerza de este vínculo -cuánto come, cuánto lo afecta- se habla de redes con peso (weighted graphs). Cuando hablamos de la dirección y/o fuerza de los vínculos entre los nodos, lo que se describe es la estructura de la red (Jordan & Scheuring, 2004; Newman, 2003).

Se ha mostrado, mediante modelos y análisis empíricos, que si bien no explica toda su dinámica, la topología de una red determina parte importante de esta (Zhou et al, 2006; Watts & Strogatz, 1998; Jamakovic & Uhlig, 2008; Sinha et al, 2008). Desde esta mirada topológica, se han caracterizado varias propiedades que influyen sobre la dinámica de una red compleja, comunes a diversos tipos de redes (Strogatz, 2001). Entre estas propiedades topológicas, hay cuatro que conviene destacar: las redes de "mundo pequeño", las redes "libre de escala", la existencia de comunidades o compartimentos en una red y la de motifs. Una red de mundo pequeño se caracteriza por tener un diámetro pequeño, es decir, la distancia promedio entre dos nodos es menor que la esperada por azar, provocando que uno

pueda conectar dos nodos cualesquiera de la red con unos pocos vínculos, producto de la formación de “clusters” de nodos altamente conectados. Lo notable de esta propiedad es que no se observa en redes regulares ni en redes aleatorias. Esta topología de conexiones aumenta la velocidad de propagación de señales, la sincronización y el poder de cálculo de la red, comparada con una red de topología regular (Watts & Strogatz, 1998; Strogatz, 2001). Una red libre de escala –concepto que no tiene relación con la escala espacial o temporal–, muestra una distribución en el grado de los nodos de la red que sigue una ley de potencia, es decir, unos pocos nodos tienen muchas conexiones y la mayoría tiene pocas conexiones (Dunne et al, 2002). Los compartimentos o comunidades en una red corresponden a la formación de grupos de nodos, delimitados mediante una serie de algoritmos, donde las conexiones o flujos dentro del grupo son mayores que fuera de este (Amaral et al, 2000; Krause et al, 2003; Proulx et al, 2005). Finalmente, los “motifs” son patrones de conexiones (cadenas, ciclos de retroalimentación, etc.) que aparecen con mayor frecuencia en las redes reales que en las aleatorias (Milo et al, 2002).

Pero, ¿cuáles de estas propiedades topológicas generales de redes complejas se han observado en redes ecológicas? Montoya y colaboradores (2006) comparan redes ecológicas con redes no-ecológicas y concluyen que ambas muestran una topología de mundo pequeño –algunos autores proponen a la co-evolución como el proceso que le da esta topología a las redes ecológicas, pero aun existe debate al respecto–,

solo algunas muestran compartimentos o comunidad y solo algunas redes muestran la propiedad libre de escala, pero solo de manera cualitativa. Sin embargo, otros estudios afirman que si bien las redes ecológicas muestran en cierto grado la propiedad de pequeño mundo y la distribución de grados siguiendo una escala de potencia, estas son mucho más parecidas a redes aleatorias que a otras redes del mundo real -con mayor número de nodos- que presentan estas propiedades de forma más significativa (Dunne et al, 2002).

Caracterización topológica de redes complejas

La topología de una red puede ser caracterizada a través de sus propiedades -a nivel macro, compartidas por ciertos "tipos" de redes, como las de pequeño mundo o las libres de escala- y también según diferentes medidas, características específicas a una red, como su cantidad de nodos, conexiones, conectividad, etc. Jamakovic & Uhlig (2008) analizaron, de la masiva cantidad de medidas topológicas disponibles, la correlación y redundancia que varias medidas muestran entre sí, para luego definir cuatro "clusters" o grupos de medidas topológicas que son altamente redundantes entre ellas. Los grupos identificados se detallan a continuación, sin incluir el número de nodos y enlaces, que es la información básica para cualquier red:

Cluster de distancia: distancia promedio entre-nodos, excentricidad promedio de los nodos, "betweenness", promedio de nodos y enlaces.

Cluster de grado: grado promedio, coeficiente de clustering y centralidad promedio de los nodos.

Cluster de intra-conectividad: Densidad de enlaces, coeficiente de club de ricos y conectividad algebraica.

Cluster de inter-conectividad: Grado promedio de la vecindad, coeficiente de asortatividad.

De esta manera, de las 14 medidas analizadas en el estudio antes mencionado, son necesarias solo una de cada cluster (4), más las dos básicas mencionadas anteriormente (nº de nodos y enlaces).

Estabilidad de Redes Ecológicas

Desde otra óptica, la teoría y práctica de la ecología de comunidades, la pregunta sobre la estabilidad de los ecosistemas tiene una larga historia en lo que se conoce como el debate estabilidad-biodiversidad (McCann, 2000). Antes de la década del setenta, basados en trabajos de Elton (1958), MacArthur (1955) y Odum (1953), la idea predominante –basada en la evidencia empírica de la enorme complejidad presente en la naturaleza– era que a una mayor biodiversidad, más estable era una comunidad ecológica. Varias explicaciones apoyaban esta idea: comunidades más simples son más sensibles a grandes perturbaciones, al carecer de vías para disipar su impacto. El mecanismo explicativo supone que a más vías o links tenía una

comunidad, estas ayudaban a disipar estas perturbaciones sin que el sistema perdiera su estructura o identidad (MacArthur, 1955). De esta manera, el aumento explosivo, por ejemplo, de la población de un depredador invasivo, produciría menos impacto sobre la comunidad ecológica mientras más presas tuviera disponible, evitando así la extinción de alguna en particular, como posiblemente ocurriría si tuviera solo una presa.

Otros argumentos a favor de esta idea eran las hipótesis relacionadas con la redundancia y abundancia de funciones en un ecosistema, correlacionadas positivamente con la biodiversidad (complejidad) de un ecosistema. Este argumento es simple: a más biodiversidad, los distintos grupos funcionales de la comunidad ecológica poseen respuestas diferenciales frente a una perturbación y adicionalmente, más reemplazantes tendrá cada función ecosistémica. Es decir, a más biodiversidad, la comunidad ecológica tendrá una variedad de posibles "respuestas" frente a una perturbación y además, las especies responsables de generar estas respuestas tendrán uno o varios reemplazantes (McCann, 2000).

Luego, en uno de los trabajos más influyentes en ecología de comunidades, Robert May (1973) desarrolló modelos matemáticos de ecosistemas de interacciones aleatorias para explorar rigurosamente la relación entre diversidad y estabilidad. Contrariamente a lo esperado, May encontró una relación inversa entre estabilidad y diversidad. Mientras más complejo era un ecosistema, más baja era la

probabilidad de que fueran estables localmente¹. May trabajó con modelos de interacciones aleatorias, pero actualizaciones de estos modelos, probando topologías de interacciones más realistas y utilizando diferentes combinaciones de interacciones (mutualismo, competencia, depredador-presa, etc.), confirmaron y expandieron sus resultados (e.g. Allesina & Tang, 2012)

Cambios de estado y resiliencia ecológica

La teoría y la evidencia empírica contemporánea sobre ecosistemas de aguas someras proponen la existencia de una serie de estados estables, con diferencias en variables tales como la cobertura y composición de las macrófitas, la estructura comunitaria de peces o la composición y abundancia del plancton. (Scheffer et al, 1993; Scheffer and Van Nes, 2007). Pero sin duda, los dos estados más conocidos y estudiados, son los llamados “aguas claras” y “aguas turbias”. El primero se caracteriza por una alta cobertura de macrófitas sumergidas, baja concentración de nutrientes en la columna de agua, alta sedimentación y aguas transparentes, con bajas concentraciones de sólidos suspendidos. Por su parte, el estado de aguas turbias se identifica por altas concentraciones de fitoplancton en la columna de agua, ausencia de macrófitas sumergidas y un mayor nivel de sólidos suspendidos producto de su resuspensión mecánica por viento y olas (Scheffer et al, 1993; Scheffer and Jeppesen, 2007; Madsen et al, 2001).

¹ La estabilidad local de un sistema se refiere a la capacidad del sistema de volver a un punto de equilibrio luego de una pequeña perturbación. Matemáticamente, un punto de equilibrio es estable si los valores propios *-eigenvalues-* de la matriz comunitaria tiene valores reales y negativos.

En ambos estados es posible identificar una serie de procesos que sustentan su resiliencia ecológica (sensu Holling, 1973). Las aguas claras se mantienen principalmente gracias a la cobertura de macrófitas, que aumentan la sedimentación, reducen la fuerza de las corrientes y disminuyen la resuspensión de sedimentos y nutrientes del fondo por efecto del viento (Madsen et al, 2001). La presencia de macrófitas también otorga refugio al zooplancton, disminuyendo su depredación y aumentando su capacidad de controlar el crecimiento de fitoplancton (Blindow et al, 2000). Por su parte, el estado de aguas turbias se sostiene gracias a la constante resuspensión de sedimentos, lo que disminuye la claridad del agua impidiendo la recolonización de las macrófitas sumergidas (Tanner et al, 1993). Adicionalmente, la resuspensión aumenta la concentración de nutrientes en el agua provenientes desde el sedimento, favoreciendo el crecimiento de fitoplancton, aumentando aun más la turbidez del agua (Scheffer and Van Nes, 2007). Este enriquecimiento de la columna de agua sustenta también la aparición de fauna íctica, la que fortalece el estado de aguas turbias mediante dos mecanismos que aumentan la turbidez del agua, según el tipo de dieta del pez: (1) la resuspensión de sedimentos al forrajear el bentos para peces bentívoros, (2) un aumento en la depredación del zooplancton -controlador del fitoplancton- al dejar de recibir la función de refugio que le otorgaban las macrófitas, para peces zooplanctívoros (Moss et al, 2003; Stephen et al, 2004; Jeppesen, 1998; Mazzeo et al, 2003).

Entonces, desde la perspectiva que esta tesis quiere proponer, en un cambio de estado cambios graduales en una variable del sub-sistema físico, de cambio lento - respecto de la dinámica interna del ecosistema-, provocan una reorganización de la comunidad ecológica alterando la identidad original del ecosistema (Scheffer & Carpenter, 2003; Scheffer et al, 2001). La desactivación y reactivación de diversos procesos ecosistémicos alteran la capacidad de la comunidad ecológica de mantener una cierta estructura en estas “nuevas” condiciones ambientales. La propuesta desarrollada aquí es que esta serie de cambios pueden ser detectados a nivel de análisis de la topología de la red trófica. En resumen, frente a cambios lineales en una variable abiótica, hasta superar un umbral, la comunidad ecológica que hasta el momento era estable frente a determinadas condiciones ambientales cambia drásticamente su estructura y funciones para “acomodarse” a las nuevas condiciones ambientales.

Se han elaborado modelos teóricos y recopilado evidencia empírica que muestra que en estos cambios de estado, la resiliencia ecológica -entendida como la capacidad de un ecosistema de resistir una perturbación antes de perder su identidad- de los ecosistemas es superada (Gunderson & Pritchard, 2002; Scheffer et al, 2001; Folke et al, 2004; Holling, 1973; Scheffer & Carpenter, 2003). Ahora, si bien el concepto de resiliencia ecológica ha sido categorizado como clave para la sustentabilidad y como un concepto clave en diversos trabajos sobre la interacción entre la naturaleza y la sociedad (Walker and Salt, 2006), aun no se han propuesto medidas operacionales claras de esta propiedad. Carpenter y colaboradores (2001)

proponen que para poder desarrollar una medida operacional de la resiliencia, se debe tomar un enfoque reduccionista y medir la resiliencia "de qué para qué". Es decir, su enfoque propone medir la resiliencia de procesos o estructuras específicas de un ecosistema frente a perturbaciones también específicas (e.g.: resistencia de cierta especie a su explotación, resistencia de la claridad de un lago al aumento en su concentración de fósforo, etc.) Sin embargo, Gunderson (2000) define la resiliencia ecológica como una propiedad emergente² de los ecosistemas, lo que haría imposible medirla a niveles de organización inferiores al del sistema total.

Recapitulando, por un lado, no hay claridad sobre cómo medir la resiliencia de un ecosistema, pero por otro lado, si algo sabemos sobre los cambios de estado, es que en ellos ésta se ve superada. Entonces, por medio de un enfoque basado en la teoría de redes se pueden buscar señales a nivel sistémico que varíen significativamente en un cambio de estado -y que tengan sentido con la teoría actual sobre la estabilidad de las redes ecológicas (Melian & Bascompte, 2004; Dunne et al, 2002; Montoya et al, 2006; Jordan & Scheuring, 2004; Sole & Montoya, 2001; McCann, 2000; Rooney et al, 2006; Sinha, 2005), para proponerlas como medidas indirectas de la resiliencia ecológica.

² Una propiedad emergente depende de las partes del sistema, pero es autónoma a estas, y se expresa a niveles de organización superiores al de cada parte.

Hipótesis

H1 El análisis de la topología de redes ecológicas permite darle una identidad topológica a cada dominio de equilibrio en un cambio de estado en ecosistemas de aguas someras.

H2 La resiliencia o estabilidad -medible a nivel topológico- del dominio de equilibrio posterior a un cambio de estado en ecosistemas de aguas someras será mayor que antes del cambio de dominio de equilibrio, ya que este último -estado de aguas claras- está al borde de ver superada su resiliencia. Consecuente con esto, la serie de medidas topológicas que muestren un aumento significativo luego de ocurrir el cambio de estado, constituyen una medida de resiliencia.

Objetivos.

Objetivo General.

Caracterizar los estados alternativos en un cambio de estado en ecosistemas de aguas someras desde una perspectiva de teoría de redes ecosistémicas y a partir de un análisis topológico de éstas. Luego, a partir de estas identidades definidas, desarrollar y proponer una medida de resiliencia ecosistémica basada en medidas topológicas de redes complejas.

Objetivos específicos.

1.- Construir una red de interacciones que represente a un ecosistema de aguas someras, considerando factores bióticos como abióticos, para antes y después de un cambio de estado.

2.- Caracterizar –u otorgarle una identidad– a cada estado alternativo característico a este tipo de ecosistemas a través de un análisis de la topología de cada red construida en el objetivo 1.

3.- Proponer una medida de resiliencia ecosistémica en base a las diferencias en las medidas de estabilidad de redes complejas que muestren las topologías de cada red construida en el objetivo 1.

Esta tesis tiene la siguiente estructura. En el capítulo 1 se analizan series de tiempo de más de 180 lagunas someras ubicadas en Holanda, para comprobar la existencia de estados alternativos, que hasta el momento habían sido descritos solo para unos pocos lagos y establecer un valor umbral para separar ambos estados.

En el capítulo 2 se describen y se presentan los resultados de una estrategia de modelación de redes tróficas a partir de listas de especies y bibliografía, basado en una metodología desarrollada por Dunne y colaboradores (2008) para reconstruir redes tróficas del Cámbrico. La estrategia presentada aquí incluyó un portal en línea de modelación colaborativa para acceder al conocimiento de expertos. Las redes reconstruidas mediante esta estrategia fueron comparadas con redes 100% empíricas y con modelos aleatorios.

En el capítulo 3 se analizan y comparan las redes tróficas de dos lagunas, cada una representando uno de los estados clásicos en lagunas someras: turbio y claro. La comparación incluye análisis comparativos de su dinámica de nutrientes, clorofila, transparencia y sobre una serie de métricas topológicas de sus redes tróficas. Es en estas diferencias donde este trabajo propone buscar una medida de resiliencia. Finalmente, el capítulo 4 corresponde a la discusión general y las principales conclusiones, integrando los resultados de todos los capítulos anteriores.

CAPITULO 1

CAMBIOS DE ESTADO EN LAGUNAS SOMERAS: DEFINIENDO ESTADOS.

Regime shifts in shallow lakes: introducing the hyper-clear state.

Antonio Tironi^{3,a} and Víctor H. Marín^a

^a *Laboratorio de Modelación Ecológica, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile.*

Keywords: Regime shifts, shallow lakes, alternative states, eutrophication, thresholds, ecosystem, nutrients, transparency, submerged macrophytes

Type of article: Original Article⁴

³ Corresponding author: Address: Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile. Phone: (562) 9787319; Fax: (562) 2727363. E-mail: tironi@gmail.com

⁴ Author contributions: AT performed the research and wrote the first draft of the manuscript. VHM contributed in the research design and edited the manuscript. AT and VHM declare no conflict of interest.

Abstract

Ecosystem regime shifts are phenomena ubiquitous in nature. Improving our knowledge of the mechanisms of change and the limits of each regime could help us understand how ecosystems respond to environmental changes. Although they have been theoretically described and modeled for many ecosystems, the empirical base is very small with analysis of few cases for continental ecosystems. We present a probabilistic analysis of 183 shallow lakes to test the two-state (turbid and clear) theoretical model and its main hypothesis. Our data confirm their existence, with evidences for a third, the hyper-clear, state characterized by high nutrient concentrations, low macrophytes and low phytoplankton. This paper represents the largest amount of empirical evidence of multiple stable states in shallow lakes, confirming –and updating– previous theory. Our work confirms, as proposed by previous theoretical work, that regime shifts in shallow lakes are defined by steep transitions of the dominance of primary producers along transparency and nutrients gradients.

Introduction

Regime shifts, from an ecological perspective, are sudden changes in the structure, function and dynamics of an ecosystem. They have been observed in marine, terrestrial and freshwater systems (DeYoung et al. 2008). It is argued that such changes occur when a system, affected by a perturbation that acts as a trigger, goes from one domain of dynamic equilibrium to another. Empirically, these perturbations can have two forms: punctual (e.g. weather events, fire, population outbreak or massive pollution discharges) and continuous (e.g. water eutrophication, global warming and ocean acidification). Despite the nature of the trigger, regime shifts have been characterized as quick, sometimes unexpected, catastrophic changes affecting the whole community structure and a range of ecosystem services (Scheffer et al. 2001; Scheffer and Carpenter 2003; Delgado et al. 2009; Marín et al. 2009).

In theory, such massive changes in ecosystem's structure only occur when the ecological resilience (*sensu* Holling 1973) of one domain is exceeded. Using the heuristic device of the cup and the ball, there are two ways for this to occur; substantial changes in one or more state variables –the position of the ball- or subtle changes in environmental parameters –the shape of the cup (Beisner et al. 2003). Both processes can also occur jointly, since the sensitivity of the ecosystem to changes on its state variable also depends on their relationship with environmental parameters. Nevertheless, the shift from one domain to another will

always depend on the magnitude of the perturbation. Thus, interactions of state variables and environmental parameters configure the existence of threshold values of key processes that, in turn, define the boundaries of each stable domain (Carpenter and Lathrop 2008). Understanding how these thresholds are defined could enlighten our knowledge about the response of ecosystems to environmental changes, like those predicted for the near future by climate change models (Solomon et al. 2009).

Despite being a conspicuous phenomenon, there are few empirical examples of such sudden changes with enough systemic data coverage (e.g. long time series of key variables) to provide a minimum and reasonable description of the state of the ecosystem, each stable state and their threshold values (Hargeby et al. 2007; Ibelings et al. 2007). Detecting and defining the different stable states of an ecosystem and the thresholds for transition is not an easy task. First, being a systemic process, it is important to distinguish between pulses, temporary short-term changes and regime shifts to alternative stable states. Second, since most triggers involve slow changing variables or unpredictable catastrophic events, most regime shifts are difficult to detect before the threshold is surpassed. Indeed, the early detection of regime shifts and its thresholds is an active research topic, with proposed methods based on models and time series (Guttal and Jayaprakash 2007), by probabilistic approaches to define thresholds (Carpenter and Lathrop 2008), statistical early warning signals (Carpenter et al. 2011) or simply defining them case to case (Resilience Alliance and Santa Fe Institute. 2004).

The most classic examples of ecosystem regime shifts come from shallow lakes. In this case the ecosystem, in theory, has three stable states; (1) a turbid, high nutrient, phytoplankton dominated state, (2) a clear water, low nutrient, macrophyte dominated state (Scheffer et al. 1993) and (3) a high nutrient, floating-macrophyte dominated state (Scheffer et al. 2003). The most allegedly observed and accepted trigger is eutrophication -mainly due to phosphorous- after a reaching a threshold (Marín et al. 2009). The sudden increase in phytoplankton concentration reduces water transparency until whole patches of submerged macrophytes -the dominant specie and ecosystem engineer in the clear state (Yarrow et al. 2009) - die due to light limitation. The decrease of submerged macrophyte coverage increases the re-suspension of suspended solids, contributing to the persistence of the turbid state. This is, nevertheless, a simplified description (Fig. 1) of the main elements of the shallow lakes regime shift dynamics; a more complete version includes the role of fishes, zooplankton and different dominant primary producers (Scheffer 2004; Scheffer and van Nes 2007; Scheffer et al. 2004).

Several models show the theoretical existence of both states (e.g. Scheffer et al. 1993; Van Geest et al. 2007) but rather few have been empirically analyzed. One such a case is the Dutch Lake Veluwe, where three states -clear, turbid and intermediate- have been defined, with thresholds proposed for chlorophyll-a, total phosphorous, Secchi depth and total nitrogen, as related to macrophytes coverage (Ibelings et al. 2007). Thus, there is a need to increase the empirical information as

related to ecosystem regime shifts given its potential future increase, as for example related to climate change (Marín et al., 2009).

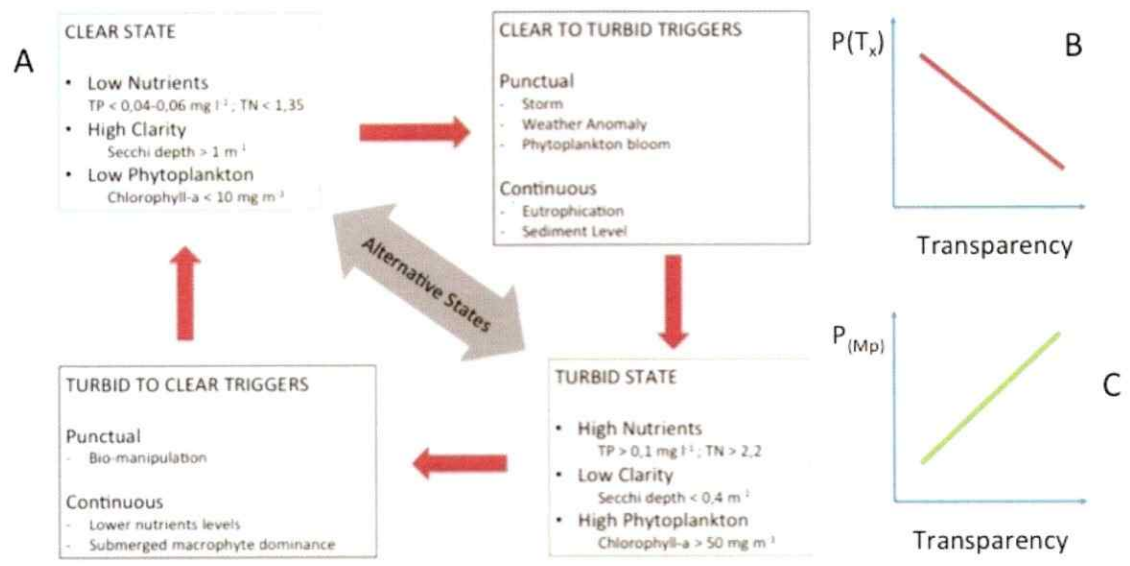


Figure 1: (A) Simplified conceptual model of regime shifts in shallow lake, the triggers involved in the process and the threshold values found on literature. (B) Predicted and simplified relationship between the probability of a turbid state ($P(T)$) -as defined by chlorophyll-a, total phosphorous and total nitrogen- and transparency.

Based on current theory on multiple stable states on shallow lakes, we can predict that: (a) shallow lakes with high phosphorous content should have high chlorophyll-a concentration inducing shallow Secchi disc depths and (b) clear states should have low phosphorus contents, low chlorophyll-a concentrations and high macrophyte coverage. The main objective of this article is to show an empirical analysis of those predictions based on a nutrient, turbidity, phytoplankton and macrophytes database for 183 Dutch shallow lakes

Material and Methods

Database and data processing.

The analyzed database is part of the 5th Eutrophication Survey from the Dutch Water Authority, Rijkswaterstaat (www.helpdeskwater.nl; Pot, 2010). It is made of irregular time series of four variables - Secchi depth (Sd), total phosphorous (TP), Chlorophyll-a (Chl-a) and total nitrogen (TN) - for 287 shallow, deep and brackish Dutch lakes, with more than 112000 records from 1970 to 2009. A lake is considered shallow when its depth is less than 3 meters. Brackish lakes were not included in this analysis. Individual lake coverage goes from a few records –eight per lake- to complete monthly time-series for a couple of lakes. The database also includes macrophyte species list for each lake. A general description of the database is shown in Table 1.

Table 1: Description of the original data sets used on the probabilistic analysis.

| Lakes | | Records | | | |
|---------|-----|---------|-------|-------|--------|
| Type | Nº | Chl-a | TN | TP | Secchi |
| Shallow | 183 | 17243 | 19813 | 19912 | 20663 |
| Deep | 62 | 5227 | 5582 | 5731 | 6200 |
| Total | 286 | 25163 | 28528 | 28841 | 29531 |

Data for each variable were paired by date and lake (shallow and deep) and outliers were removed, eliminating 6 shallow lakes. Data processing, analysis and graphics were done using the R software (version 2.10; R Development Core Team, 2011). Scripts are available on <ftp://ecosistemas.uchile.cl/pub/scripts>. The final subset consisted on 183 shallow and 62 deep lakes. The analysis started with the generation of two derived matrices (see below); one containing information on time changes of chlorophyll-a and nutrients (state matrix) and the other with macrophyte data (macrophyte matrix).

Defining ecosystem state

Our main aim was to detect, despite differences on the specific characteristics of each lake, the presence of alternative ecosystem regimes defining threshold values for each state variable (chlorophyll-a and nutrients). Although values are available on the literature, thresholds seem to depend on various parameters, including lake size, depth and macrophyte coverage (Scheffer and Van Nes, 2007, Van Geest et al. 2007), a concept defined by Schimtz (2010) as “contingency” (i.e. the fact that the nature and strength of ecosystem functioning is dependent on the location where they are studied). For the purposes of this study we used the threshold values (Chl-a, TN and TP) for turbid and clear water states described by Ibelings et al (2007). Using those values we assigned each record to a state S_x , where x corresponds to the specific variable used. The result was a binary matrix where $S_x = 1$ corresponded to a lake in a turbid state and $S_x = 0$ to a lake in a clear state. We then

calculated, for the whole range of Secchi depth values (from 0 to 3 m, with intervals of 0.1 m), the probability of finding a turbid state record, $P(x,i)$. Theoretically, we should expect a decrease in this probability as we move from low to high transparency (Fig. 1B). Probabilities were calculated using the following equation:

$$P(x,i) = NS_{x,i} / N_{(sd,i)} \quad (1)$$

Where $NS_{x,i}$ is the number of records in turbid state according to the x variable at Secchi depth interval i and $N_{(sd,i)}$ is the total number of records at the same interval. We checked the sensitivity of the resulting probability distribution changing threshold values by $\pm 10\%$ and $\pm 50\%$.

Defining submerged macrophytes presence

The macrophyte database consisted of a compilation of records of species, dates and quantities from three different sources. Although each source uses a different abundance scale, they are all modified versions of Tansley's abundance scale (Knapp, 1984). Subsequently, they were standardized to a single quantitative scale going from rare (1), to frequent (2) and abundant (3) (Pot, 2010). We selected lakes with samples from at least 5 different dates. The final subset used in macrophyte analysis was composed of only 19 of the 183 shallow lakes, with a total of 2667 records. A macrophyte was considered as present in a lake at a given time if at least one sample had a value above 2 in the standardized abundance scale. This analysis was performed for all submerged macrophytes genres associated to Dutch shallow lakes (*Elodea*, *Chara*, *Potamogeton* and *Ceratophyllum*; Scheffer, 2004) and

also for floating plants (*Lemna*, *Nymphaea* and *Nuphar*; Scheffer, 2004). Then, we matched both derived data sets (states and macrophytes) in order to assign to each macrophyte record a Secchi depth value. We finally calculated the probability of submerged macrophytes presence ($P(M,i)$) for each Secchi depth interval i . According to underwater light dynamics, the probability of macrophyte presence should be near zero in shallow lakes with Secchi depths below 0.4 m and high in lakes with transparency –measured as Secchi depth– above 1 m (Scheffer, 2004; Ibelings et al. 2007).

Results

Results show that, with the exception of chlorophyll-a (Fig. 2a), the probabilities of finding shallow lakes in a turbid state, in relation to Secchi depth as master variable (Fig. 2a-b-c), do not follow the predicted pattern (Fig. 1b). Unexpectedly, both nitrogen and phosphorous probability distributions showed “v” shaped graphs, with similar high values at the low and high ends of transparency (Fig. 2b-c). This means that there is a high proportion of records showing high transparencies (> 2 m.) but with nutrient levels equivalent to a turbid lake (values above 0.1 mg l^{-1}). The minimum overall probability of finding a turbid lake was found at Secchi depths between 1.0 and 1.1 m. On the contrary, deep lakes didn't display a recognizable pattern for nutrients (Fig. 2e-f), showing the same dynamics than shallow lakes only for chlorophyll-a.

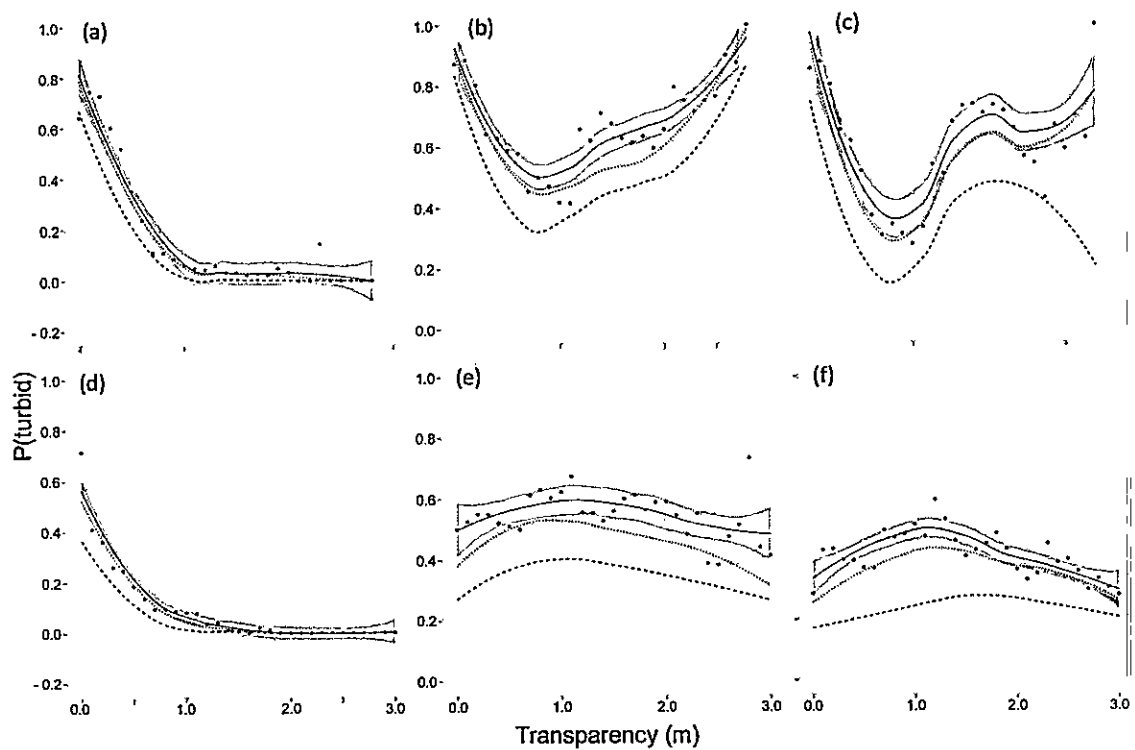


Figure 2: Probability of turbid state samples versus transparency (points). Turbid state was defined according to different variables and thresholds; (a-d) chl-a [$> 50 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$]; (b-e) TP [$> 0,1 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$]; (c-f) TN [$> 2,2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$]. Solid lines represent linear smoothing. Gray areas represents 95% standard errors. Dotted and dashed lines represent an increase of 10% and 50% increase in threshold values, respectively. Upper panel show only shallow lakes. Lower panel show the same analysis for deep lakes only.

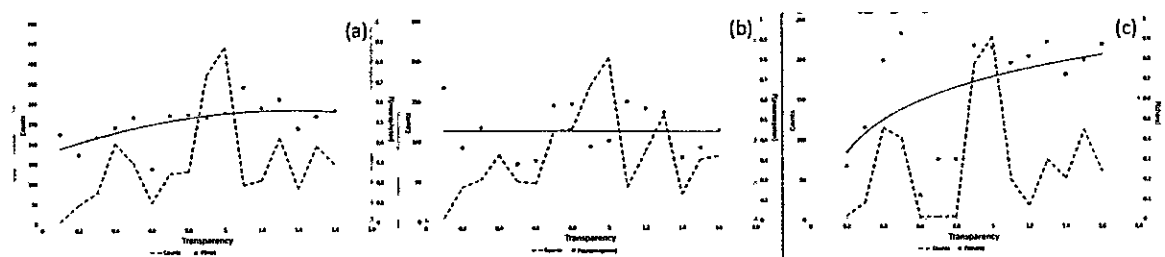


Figure 3: (Points and trendline) Probability of macrophyte presence in shallow lakes according to Secchi depth. (a) All submerged macrophytes genres (Chara, Potamogeton, Elodea and Ceratophyllum). (b) Potamogeton only. (c) Chara only. (Dashed line) Submerged macrophyte presence counts.

The probability of submerged macrophyte presence, when all species are lumped together (2381 records), showed only a minor response to increasing transparency (Fig. 3a). This could be explained by the opposite responses of the genres *Potamogeton* and *Chara*. On one side, the probability of *Potamogeton* did not increase with higher transparency (Fig. 3b); on the other, *Chara's* presence (Fig. 3c) displayed low probabilities at transparency values below 0.3 m reaching higher probabilities (> 0.75) at transparency values above 1 m.

Despite the opposing response of submerged macrophytes according to genre, a common response emerged when analyzing counts –not probabilities– (Fig. 3a-c, dashed lines): maximum counts were found at 1 m. of transparency for each analyzed genre. Floating plant presence was very low (67 cases) and the probability analysis showed maximum abundances at a transparency of 0.6 m. Finally, we found no submerged or floating macrophyte presence on records with transparencies above 1.6 m. and 1.1 m. respectively.

Discussion

Previous research on ecosystem regime shifts in shallow lakes have resulted in theoretical models proposing the existence of two conspicuous states; a clear, low nutrient, low chlorophyll, submerged macrophyte-dominated state and a turbid, high nutrient, high chlorophyll state with absence of macrophytes (Scheffer 2004). Further empirical research, based mostly on the Dutch lake Veluwe, added a third intermediate state (Ibelings et al. 2007). The same year the theory was expanded

by Scheffer and Van Nes (2007), who proposed the existence of a continuum of changes in lake community composition along eutrophication gradients. There, the authors propose that classic clear and turbid states would correspond to critical points of “dramatic shifts to a contrasting alternative regime dominated by different species” (Scheffer and Van Nes 2007, p. 455).

Our results, based on a probabilistic analysis of 183 Dutch shallow lakes with turbidity (Secchi depth as proxy) as master variable, suggest the existence of three states, different from those defined by Ibelings et al. (2007), yet supporting the theoretical idea of a continuum (Fig. 4, Supplementary Material): a turbid state, characterized by low macrophyte presence, mainly *Potamogeton*, high chlorophyll-*a* concentration, high nutrients –both nitrogen and phosphorous- and low (< 0.7-0.9 m) transparency. On this regime, phytoplankton would be the dominant primary producer, thus highly sensitive to nutrient inputs –available from sediments and water column- and submerged macrophyte expansion could be inhibited by re-suspension of sediments, phytoplankton blooms and drawdowns (Marin et al. 2009). Subsequently, moving to higher transparency values (between 0.7-0.9 and 1.3-1.5 m. of Secchi depth), a “clear” state is reached, with submerged macrophyte presence at their highest value, inhibiting phytoplankton response to nutrient inputs by resource competition and preventing nutrient re-suspension from the sediments (Scheffer 2004). Our results suggest, confirming those obtained previously (Van Geest et al. 2003 Fig.1), that submerged macrophyte coverage is highly probable at transparency values near 1 m. On these light penetration ranges

(0.9 – 1.1 m.), high submerged vegetation presence would play a dominant role on nutrient dynamics acting as ecosystem engineers (Yarrow et al. 2009).

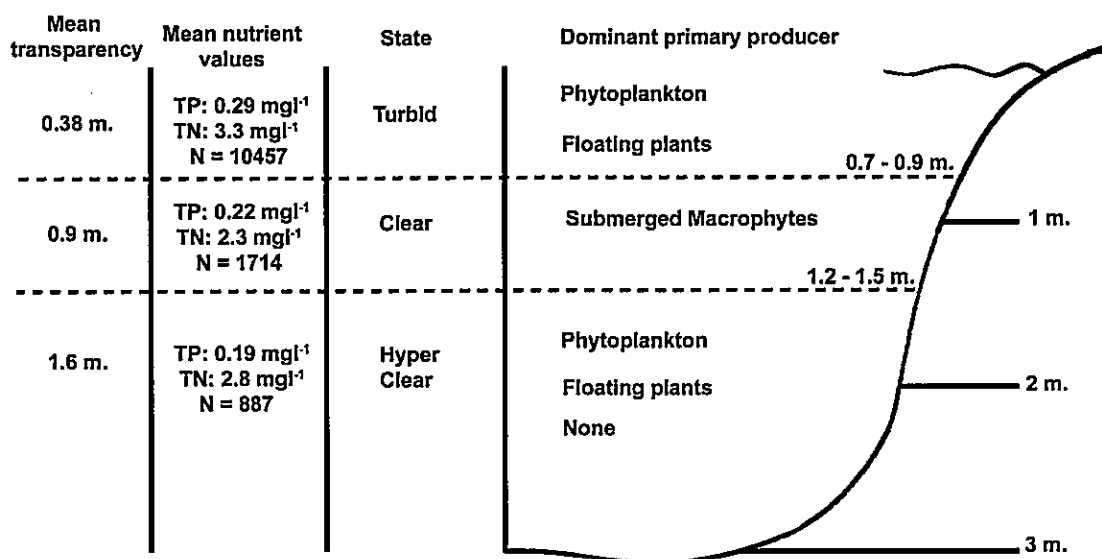


Figure 4: Proposed states on a shallow lake. Dominant primary producer, nutrients and transparency values for each state are provided according to proposed thresholds (Table 2).

Finally, at the highest range of shallow lake transparency values (between 1.5 and 3 m), we propose the existence of a hyper-clear state. At these transparency values, macrophyte presence is inhibited by the plant's physiology and their recovery after seasonal perturbations is also inhibited, since submerged macrophyte recruiting decreases at low light penetration values (Blindow 1992; Scheffer 2004). Indeed, Van Geest et al. (2003) have shown that macrophyte coverage goes below 40% on lakes with depths above 1.5 m. However, this regime would also be highly sensitive to phytoplankton blooms, since there are high nutrient concentrations and no submerged macrophytes, producing an "empty niche", available to primary

producers. Accordingly, the most probable shift from this state is to a turbid condition. It could also be argued that these deeper shallow clear lakes could represent the “ghost” states proposed by Van Geest et al. (2003). Indeed, the “stable” status of the proposed hyper-clear state needs further evaluation.

Our findings support the idea that regime shifts are conspicuous and sudden changes on the species that dominates primary production on a shallow lake (Scheffer and Van Nes 2007; Scheffer 2004), modulated by transparency and nutrient levels. Since this trophic level corresponds to the “root” of an ecosystem (Allesina and Bodini 2004), these changes influence the way in which an ecosystem is connected to the sun, and each path –either through phytoplankton, submerged macrophytes or floating plants- will have its own “circuitry”, or species composition. So far, the robust theory and evidence about shallow lake ecosystems dynamics could be another example supporting the idea that dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of ecosystems (Sasaki and Lauenroth 2011).

Finally, this work provides the largest amount, so far, of empirical evidence of regime shifts in shallow lake ecosystems, with thresholds patterns emerging for more than 180 lakes and a new state, the hyper-clear. Results agree with updates on shallow lake ecology (Scheffer and Van Nes 2007) addressing the importance of primary producers on the configuration of each state, and how nutrients and

transparency define the conditions when each species –phytoplankton, submerged or floating macrophytes- will dominate the basal trophic level.

Electronic Supplementary Material

Article | Regime shifts in shallow lakes: introducing the hyper-clear state.

Authors | Antonio Tironi^{5,a} and Víctor H. Marín^a

^a *Laboratorio de Modelación Ecológica, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile.*

¹ Corresponding author: Address: Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile. Phone: (562) 9787319; Fax: (562) 2727363. E-mail:tironi@gmail.com

Statistical analysis of ecological states in Dutch shallow lakes.

Using a series of statistical analysis, we checked for evidence of the three states (turbid, clear and hyper-clear) suggested in the main text and the limits or thresholds defining them. We used different tools, from simple visual analysis of probability's distributions to clustering; the latter assumes that if each state has its own nutrient-chlorophyll-a dynamics, clusters should appear. Here we describe the methods. All analysis was done using the R Statistical software.

1. Visual inspection: The first evidence of thresholds in our data came from visual inspection of probability's distributions, especially for total phosphorus and total nitrogen (Fig. 5). Using the probability distributions of total phosphorus (Fig. 5b) and nitrogen (Fig. 5c) we hypothesized the existence of three groups.

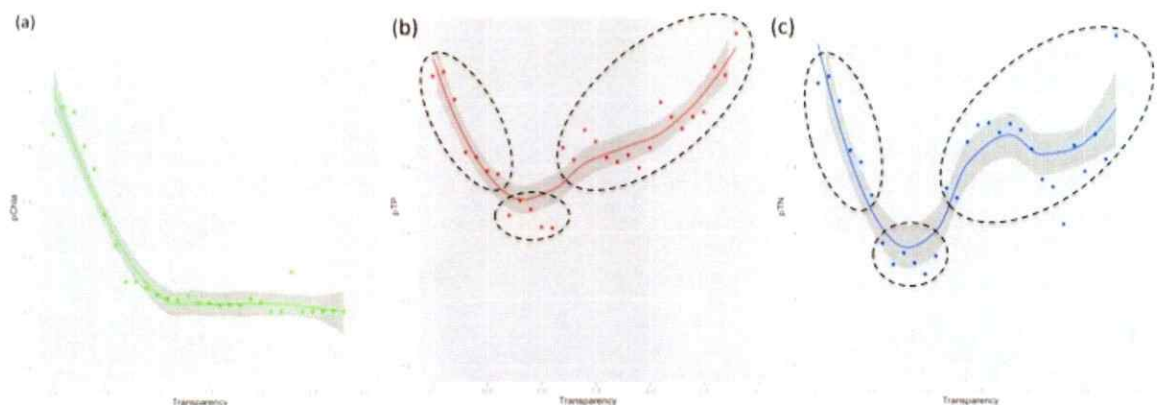


Figure 5: Probabilistic analysis of Turbid state. For methods see main text. Dashed lines show proposed grouping of points for three groups.

2. Cluster analysis: The first step was to define the ideal number of clusters. We used the *kmeans* method and checked for clustering for all data (Secchi depth, Chl-a, TN and TP) and in pairs, assuming different clustering for each variable (Secchi-TN, Secchi-TP, Secchi-Chla). To define the appropriate number of clusters, we plotted the within groups sum of squares against number of clusters (Heverit & Hothorn, 2006). Results were coincident with our visual inspection; that is, the minimum number of clusters was three (Fig. 6).

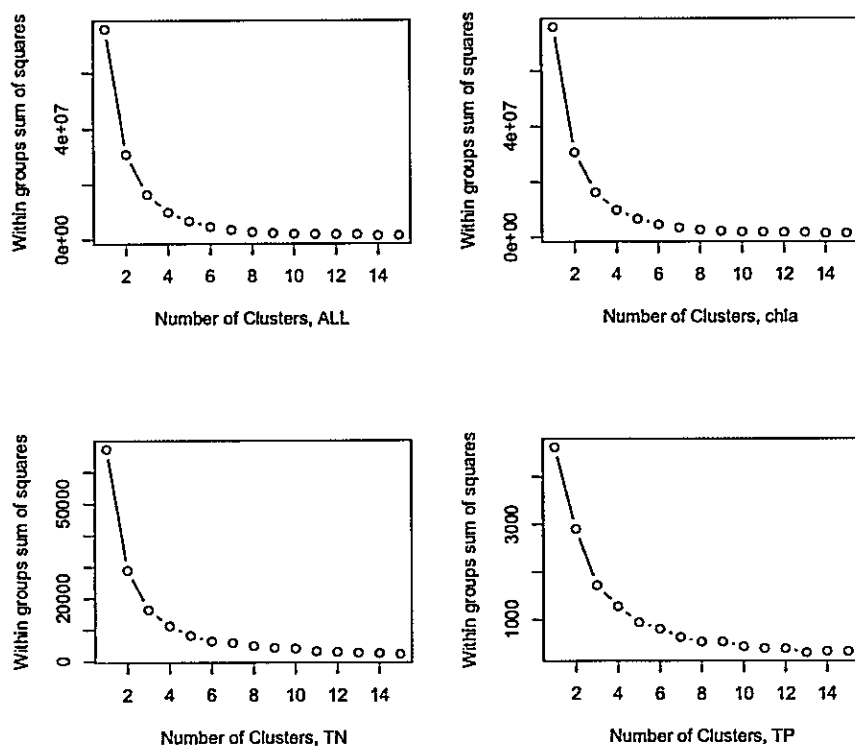


Figure 6: Plots of within groups sum of squares against number of clusters. Plots for all data, Chl-a, Total Nitrogen and Total Phosphorous are showed. Groups where obtained using the kmean function in R-Statistical Software.

We further plotted each variable against Secchi depth as master variable (Fig. 3). There, two patterns emerged: (1) when clustering was defined by chlorophyll-a and Secchi depth, cluster's limits (Fig. 3a) corresponded to previously defined

states based on macrophyte coverage by Ibelings et al. (2007; Fig. 1). (2) When clustering was done using total phosphorus and Secchi values there is a clear limit at 0,8-1 m. of transparency. Total nitrogen did not show clear patterns.

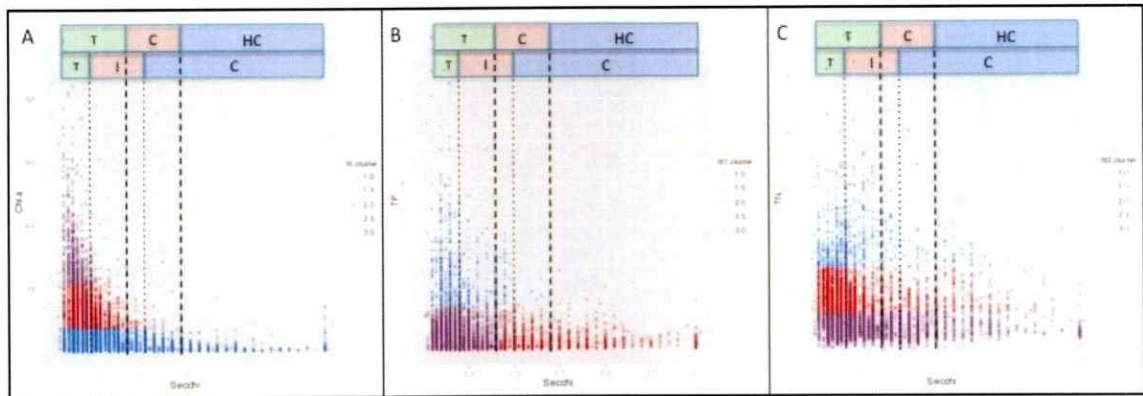


Figure 7: Chl-a (A), TP (B) and TN (C) plotted against Transparency, measured as Secchi depth. Different colors represent each cluster obtained. Colored bands represent stable states along the transparency gradient. Upper band/point: line showing turbid (T), intermediate (I) and clear (C) states defined by Ibelings et al.(2007) on the Veluwe Lake. Lower band/dashed line: Turbid, clear and hyper-clear states proposed on this paper.

Finally, we calculated general descriptive statistics for each cluster –defined by transparency threshold values (Table 2). Correlations between variables vary depending on the state, suggesting that interactions change along the transparency gradient. Average values for each variable at each state where significantly different (pairwise t-test, $p < 0.01$)

Table 2: Correlation coefficients and average values for each state in Dutch shallow lakes, as defined on the main text. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

| Threshold (m.) | States in Dutch shallow lakes | | | | | |
|----------------|-------------------------------|-----|--------------------|-----|--------------------------|---|
| | Turbid 0 – 0.7 | | Clear 0.7 – 1.2 | | Hyper-Clear 1.2 – 2.8 | |
| Correlations | Value | S | Value | S | Value | S |
| Chla - Secchi | -0.38 | *** | -0.15 | *** | -0.01 | |
| TP - Secchi | -0.19 | *** | -0.06 | ** | 0.04 | |
| TN - Secchi | -0.23 | *** | -0.03 | | 0.03 | |

| | | | |
|---|----------|----------|-------------|
| Chla - TP | 0.13 *** | 0.15 *** | 0.07 * |
| Chla - TN | 0.22 *** | 0.15 *** | |
| TP -TN | 0.31 *** | 0.31 *** | 0.26 *** |
| Average values | Turbid | Clear | Hyper-Clear |
| Chla ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)*** | 78.8 | 22.8 | 14.3 |
| TP ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)*** | 0.29 | 0.22 | 0.19 |
| TN ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)*** | 3.3 | 2.3 | 2.8 |
| Secchi (m)*** | 0.38 | 0.9 | 1.6 |

CAPITULO 2

RECONSTRUYENDO REDES ECOLÓGICAS

Reconstruyendo Redes Ecológicas

Antonio Tironi^{6,a}, Luisa Delgado^a, Stefano Allesina^b, Karla Ramirez^a, Víctor H. Marín^a

^a *Laboratorio de Modelación Ecológica, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile.*

^b *Department of Ecology and Evolution, Computation Institute, University of Chicago, Chicago, IL 60637*

⁶ Corresponding author: Address: Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago, Chile. Phone: (562) 9787319; Fax: (562) 2727363. E-mail:tironi@gmail.com

Introducción

La escala actual del impacto humano sobre los ecosistemas es global y está alcanzando magnitudes peligrosas tanto para sí mismos como para las sociedades humanas que dependen de ellos. El cambio climático, la pérdida de biodiversidad, la eutrofización y la degradación de suelos son ejemplos de ello (Rockström et al, 2009). Es tal la escala y magnitud de la influencia humana, que se ha propuesto el inicio de una nueva era, el Antropoceno (Crutzen, 2002). Tomando en cuenta nuestra fuerte dependencia de la estabilidad de estos sistemas naturales en la provisión de servicios ecosistémicos (Bai et al, 2008), se hace clave para el desarrollo futuro de la humanidad el desarrollar metodologías de análisis que permitan conocer los mecanismos, componentes e interacciones que le dan –o quitan- estabilidad a un ecosistema (Novak et al, 2011; Levin & Lubchenco, 2008; Tylianakis et al, 2008). Si bien es un tema de discusión actual y existe un fecundo debate sobre qué elementos o procesos le dan estabilidad a un ecosistema, esta es sin duda una propiedad que emerge de los múltiples tipos de interacción entre todos sus componentes. Es decir, emerge de la red ecológica completa (McCann, 2000; Thebault & Fontaine, 2010).

En este contexto, el enfoque más adecuado y utilizado para analizar redes de interacciones ecológicas es el de redes complejas, basado en la teoría de grafos (Bascompte, 2009). Una red ecológica está compuesta por nodos –especies, trofoespecies, grupos funcionales- conectados por enlaces –relaciones depredador-

presa, polinización, parasitismo, etc. (Ings et al, 2008). Para el análisis de estas redes existen varias escalas de análisis o niveles de descripción, en tres niveles: topología, estructura y dinámica (Newman, 2003). El primero solo involucra conocer los componentes y los vínculos entre estos. Es una red "binaria" donde el único dato necesario es la existencia o no de cada nodo y vínculo. Luego, la estructura de una red, que va más allá de solo la topología e involucra un segundo nivel de información, la magnitud y la dirección asociada a cada nodo y link. Finalmente, la dinámica implica conocer cómo esta estructura varía en el tiempo (Jordan & Scheuring, 2004; Newman, 2003). Como es evidente, cada nivel implica más información. Y como en cualquier red, estos requerimientos de información crecen a la potencia de 2 (N^2). Donde N corresponde al número de nodos.

Si bien la topología de una red es su nivel de descripción más básico, esta ha sido usada para caracterizar su estabilidad, sin requerir una cantidad excesiva de información (Dunne et al, 2002; Jordan & Scheuring, 2004). En la mayoría de las redes reales, hay unos pocos nodos con muchas conexiones. Estos nodos altamente conectados, o "hubs", son claves en la conectividad y estabilidad de la red. Su desaparición trae consecuencias graves para toda la red, mediante una reacción en cadena de extinciones, pudiendo provocar la desintegración de la red en diferentes compartimientos (Dunne et al, 2002). También hay nodos que, sin estar necesariamente más conectados que el resto, son claves al ser la raíz o enchufe del sistema a su fuente de energía, y su desaparición puede provocar el colapso de la red completa (Allesina et al, 2009). Por ejemplo, en una red ecológica, el grupo de

productores primarios representa la conexión del ecosistema con su principal fuente de energía, el sol, y su desaparición puede provocar cambios a nivel del sistema completo o simplemente significar el colapso de la red (Allesina & Bodini, 2004). Por otro lado, en una red ecológica, las interacciones débiles, que son mayoría, son también determinantes en su estabilidad. Además, la diversidad de componentes o nodos y en particular la diversidad de funciones que estos componentes tengan, aumentan la estabilidad de la red ecológica (McCann, 2000).

Otro aspecto en el que la topología de una red influye en su estabilidad es la conectancia, o la fracción de vínculos o enlaces (L) realizados del total de vínculos posible (L/N^2). Por ejemplo, la robustez de una red frente a extinciones secundarias aumenta con su conectancia (Dunne et al, 2002). Trabajos recientes han mostrado que la modularidad en redes tróficas -y el anidamiento en redes mutualistas- aumentan la persistencia de una red ecológica (Thebault & Fontaine, 2010).

Es claro entonces que la topología de una red permite conocer varios aspectos de su estabilidad. Permite conocer sus nodos -o taxa- más importantes respecto a las extinciones secundarias que produce y algunas de las métricas sobre su arquitectura -conectancia, modularidad, conectividad algebraica- están asociadas con su estabilidad (eg. persistencia, robustez) (Dunne et al, 2002; Allesina & Bodini, 2004; Jamakovic & Uhlig, 2008). De esta forma, el enfoque topológico para analizar un ecosistema puede ser caracterizado sobre la base de tres atributos: (1)

mantiene en un mínimo los requerimientos de información, (2) permite un enfoque holista y sistémico y (3) permite tener información sobre su estabilidad.

¿Qué métodos existen para construir el mapa de conexiones –la topología– de una red ecológica? Una alternativa es el clásico enfoque empírico, donde mediante extensivos muestreos se analizan los contenidos estomacales de decenas –e incluso cientos– de taxa para ver quién se come a quién. Este enfoque requiere una enorme cantidad de recursos, tiempo de muestreo y personal altamente calificado para realizar las identificaciones taxonómicas (Bascompte, 2010) y estas redes nunca están 100% completas (Lafferty et al, 2008; Blüthgen et al, 2008). Adicionalmente, las redes reflejan el estado de las relaciones de un grupo en un punto en el tiempo. Si los datos fueran recogidos durante un período de tiempo largo no todas las relaciones representadas pueden haber existido en el mismo periodo de tiempo, ni tampoco podrían tener a todos los individuos juntos de forma simultánea (Wey et al., 2008), lo que influye en la calidad de los datos al construir una red.

Otro enfoque es el de la modelación y hasta el momento, si bien los modelos disponibles obtienen buenos resultados al simular las características macro de una red (número de especies, nº de links, nº especies por grupo funcional, distribución de grados de cada nodo, etc.), estos no son capaces de predecir la identidad de cada nodo (Williams & Martinez, 2000; Allesina et al, 2008; Allesina & Pascual, 2009). En este contexto, debiera existir un método que permitiera evaluar la estabilidad de

una red trófica real sin los requerimientos de presupuesto y tiempo de los métodos actualmente disponibles.

El objetivo de este trabajo es proponer una respuesta a ese vacío desarrollando una estrategia de modelación y análisis de redes tróficas que: (1) minimice los requerimientos de información, (2) utilice fuentes de conocimiento comunes y abundantes y (3) esté basada en tecnologías de información modernas. En este artículo desarrollamos un método que, utilizando información de diversas fuentes, permite generar modelos empíricos de redes tróficas. El método se basa en la metodología desarrollada por Dunne y colaboradores para la compilación de redes tróficas del Cámbrico (Dunne et al, 2008), complementándola con una herramienta de validación mediante modelación colaborativa que puede ser utilizado para modelar cualquier tipo de red. Los resultados muestran que este método permitiría realizar un conjunto de análisis de redes sobre estos modelos empíricos, con un gran potencial para su uso en modelación y análisis de redes, proyectos de biología de la conservación (Tylianakis et al, 2010; Brose, 2010) o para el monitoreo de los efectos del cambio climático en variados ecosistemas (Tylianakis et al, 2008).

Metodología

La metodología utilizada es una versión modificada de la desarrollada por Dunne y colaboradores (2008) para compilar redes tróficas del Cámbrico. Básicamente, los nodos de la red se definen en base a listados de especies disponibles para el área de estudio, mientras que las uniones entre los nodos se construyen en base a una

revisión bibliográfica de las dietas de cada especie heterótrofa. La principal novedad consiste en el desarrollo de un portal en línea de validación de redes ecológicas, una suerte de Panel *Delphi* en línea para poder acceder al conocimiento de expertos sobre el ecosistema a modelar, de manera de poder asignar valores de incerteza a cada link o nodo. La estrategia de modelación y análisis de redes ecológicas se describe en la Fig. 8.

La estrategia de modelación fue probada para reconstruir la red trófica de una serie de lagunas de aguas someras ubicadas en Holanda. Se decidió utilizar esta clase de ecosistemas basado en tres argumentos: (1) la facilidad con que se pueden establecer los límites de estos, definidos por una barrera física clara, el cuerpo de agua, (2) no existía una red trófica empírica para estos ecosistemas y (3) la existencia de un programa de monitoreo a largo plazo sobre un conjunto de más de 180 lagunas, con catastros de especies cubriendo los principales grupos tróficos; fitoplancton, macrófitas, peces, aves y bentos. Para una descripción detallada de las fuentes y metodologías de muestreo ver Pot (2010).

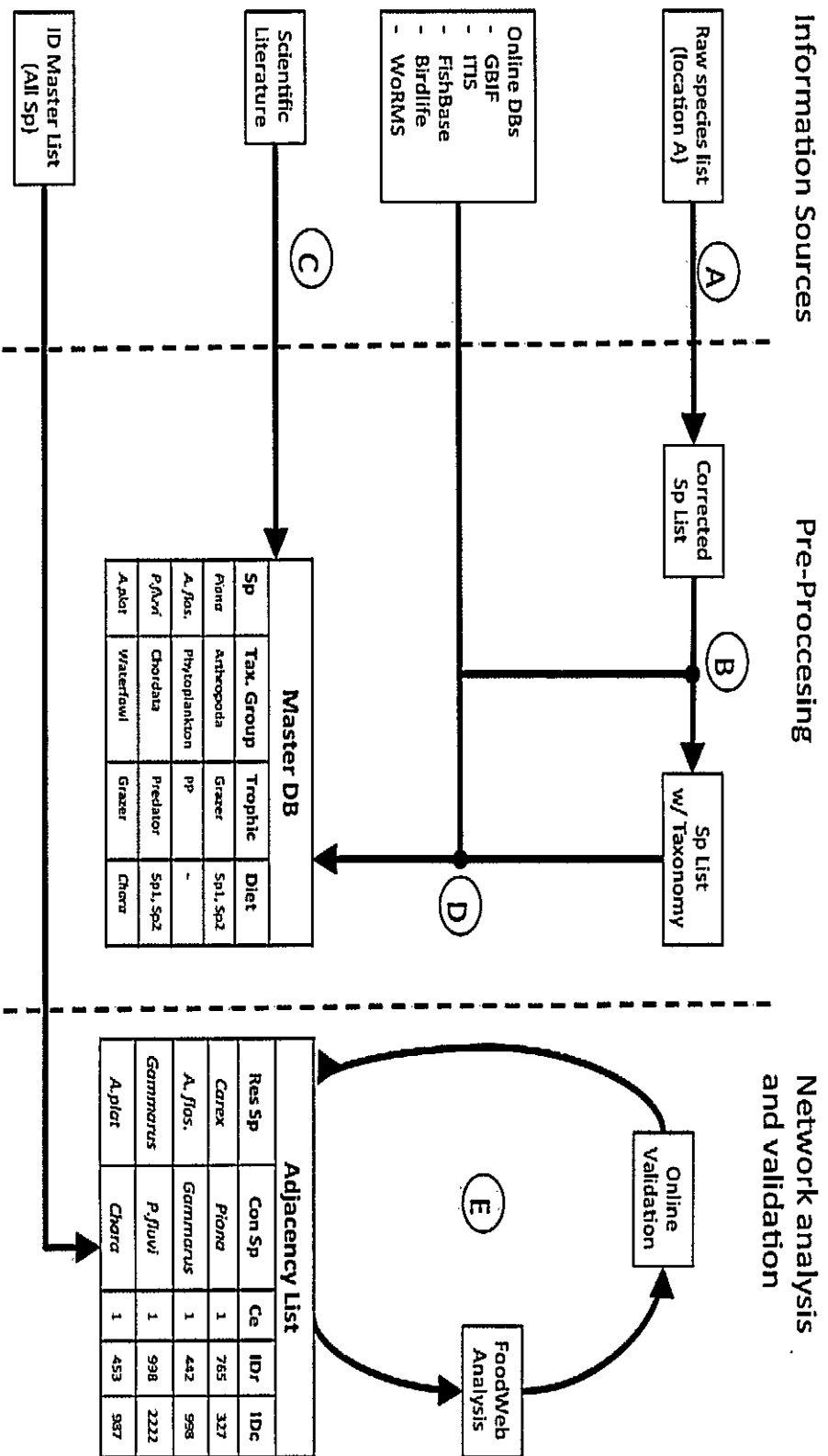


Figura 8: Estrategia de análisis y modelación de redes tróficas. Se muestran las fuentes de información, el procesamiento de esta y las diferentes etapas de construcción de la red trófica.

Definición de nodos

Los nodos fueron definidos en base a listados de especies disponibles para cada laguna somera, como parte de la quinta encuesta de eutrofización del gobierno holandés (Pot, 2010). Estas listas estaban divididas en cuatro grandes grupos tróficos: Macrófitas, macrofauna, fitoplancton y peces. Para el caso de las aves, el listado de especies fue obtenido de Centro Holandés de Ornitología de Campo⁷. En el caso de los listados obtenidos de Pot (2010), estos fueron construidos en base a una compilación de una serie de muestreos, realizados en un rango de tiempo que varió entre 12 y 18 años. La mayoría de los registros están disponibles a nivel de especie en su binomio en latín, otros solo a nivel de orden. El nivel de definición taxonómico varió entre orden y sub-especie. Los niveles taxonómicos de sub-especies y variedades fueron eliminados y se mantuvo solo el nombre de la especie. En el caso de existir un registro a nivel de género y otro a nivel de especie para la misma laguna, se utilizó este último. Los censos de aves corresponden a conteos anuales, realizados cada enero entre 1976 y 2009. Ambos muestreos –el de Pot (2010) y el de aves- no fueron realizados sobre las mismas lagunas, y se utilizó el software Google Earth para encontrar aquellas lagunas donde coincidían ambos muestreos. Considerando la movilidad de la avifauna, se estableció un radio de 15 km como máxima distancia para hacer coincidir ambas fuentes de información. De esta manera, la lista de especies final para cada laguna consistió en una compilación

⁷ www.sovon.nl

de una serie de muestreos desde diversas fuentes, realizados a lo largo de varios años.

Luego se elaboró una lista compilando todos los listados de especies en una sola tabla, obteniendo más de 3500 entradas únicas, que incluían en la mayoría de los casos el binomio en latín o el género. Sin embargo, algunas entradas corresponden a una descripción morfológica general (larva de insecto) y grandes grupos taxonómicos (alga verde) que fueron eliminados. Además, para cada especie podían existir varias entradas, producto de errores de tipeo (eg. *Anabaena flos-aquae* y *Anabaena flos?aquae*) o faltas de ortografía en el nombre de la especie (eg *Piona* y *Pionna*). Para solucionar este problema, se revisó manualmente la lista completa y se le asignó un número (ID) a cada especie y sus entradas similares. Es decir, en el ejemplo de *Piona*, ambas entradas –*Pionna* y *Piona*- tenían la misma ID. Esta tabla maestra con las ID de todas las entradas fue utilizada posteriormente para construir las tablas de adyacencia. Una vez que se compilaron todos los muestreos de especies realizados en cada laguna –y 15 km de radio, en el caso de la avifauna–, el primer filtro para la selección de las lagunas cuyas redes tróficas fueron modeladas con esta metodología buscó que la cobertura de datos incluyera los cinco grupos tróficos señalados anteriormente. Luego fueron compiladas y corregidas las listas de especies para cada laguna (Fig. 8 A), el primer paso fue conocer la taxonomía de cada especie. Esto se obtuvo desde la base de datos online “Integrated Taxonomic Information System” (www.itis.gov), mediante un script de

navegación automática escrito en el lenguaje de programación Python⁸. El código utiliza como entrada una lista de especies en su binomio en latín (o solo género en algunos casos) y entrega una tabla con la taxonomía de cada entrada de la lista, siempre y cuando esté disponible en la base de datos mencionada. Este paso sirvió para ubicar cada especie en un grupo taxonómico y para eliminar las sinonimias y/o taxonomías en desuso (Fig. 8 B).

Para definir los vínculos tróficos, se procedió a revisar la literatura y las bases de datos en línea para compilar la dieta de cada especie heterótrofa presente en cada laguna. Cuando no existió información de nivel de especies, se buscó el siguiente nivel en la jerarquía taxonómica (Fig. 8 C). La descripción de las dietas para cada especie varió desde categorías funcionales (raspador, filtrador, etc.) hasta el género o especie específico de la dieta para el caso de algunas aves. Cuando las descripciones eran generales, se revisó la literatura sobre ecología de ecosistemas acuáticos para encontrar las especies más relacionadas con las dietas de cada categoría funcional (Scheffer, 2004; Belgrano et al, 2005). Luego, para cada laguna, se construyó lo que denominaremos *MasterDB*, que consiste en la lista de especies para cada laguna, su categoría trófica y/o dieta según la información disponible y la certeza de esa información (Fig 8 D). Finalmente, para cada especie heterótrofa, se le asignó como presa cada especie y/o género que coincidiese con la descripción de su dieta. Con esta información, se realizaron las listas de adyacencia, o depredador/presa, para cada laguna (Fig. 8 E). Utilizando los paquetes *network*, *sna*

⁸ disponible en el disco adjunto.

e *igraph* del software R (versión 2.10; R Development Core Team, 2011) se construyeron las matrices de adyacencia, se graficaron las redes, se calcularon varias medidas topológicas, se hicieron los análisis estadísticos y los modelos nulos (Fig. 8 F; Tabla 3).

Comparación con modelos nulos de redes tróficas y redes empíricas

Para contextualizar los resultados de esta metodología, las redes reconstruidas fueron comparadas con 1000 redes generadas según un modelo nulo. El modelo nulo construye una matriz $N \times N$, donde N es el número de nodos de la red a comparar y luego asigna enlaces entre los nodos de manera aleatoria hasta alcanzar el mismo número de enlaces que la red en comparación. Luego se calculan, para cada red generada aleatoriamente, todas las métricas topológicas indicadas en la Tabla 3. El mismo ejercicio se hizo con 17 redes tróficas obtenidas de la literatura (Eklöf et al, 2011).

Panel Delphi en línea

Una vez construidas las redes tróficas, estas fueron subidas a un portal de modelación colaborativa en línea (<http://mecproyecto.appspot.com/web/>). El portal permite visualizar las redes y aprobar o desaprobar cada nodo y vínculo de la red. Adicionalmente, el sistema registra cada cambio realizado, asociando cada cambio al experto que hizo las modificaciones. De esta manera, cada experto genera una revisión de la red.

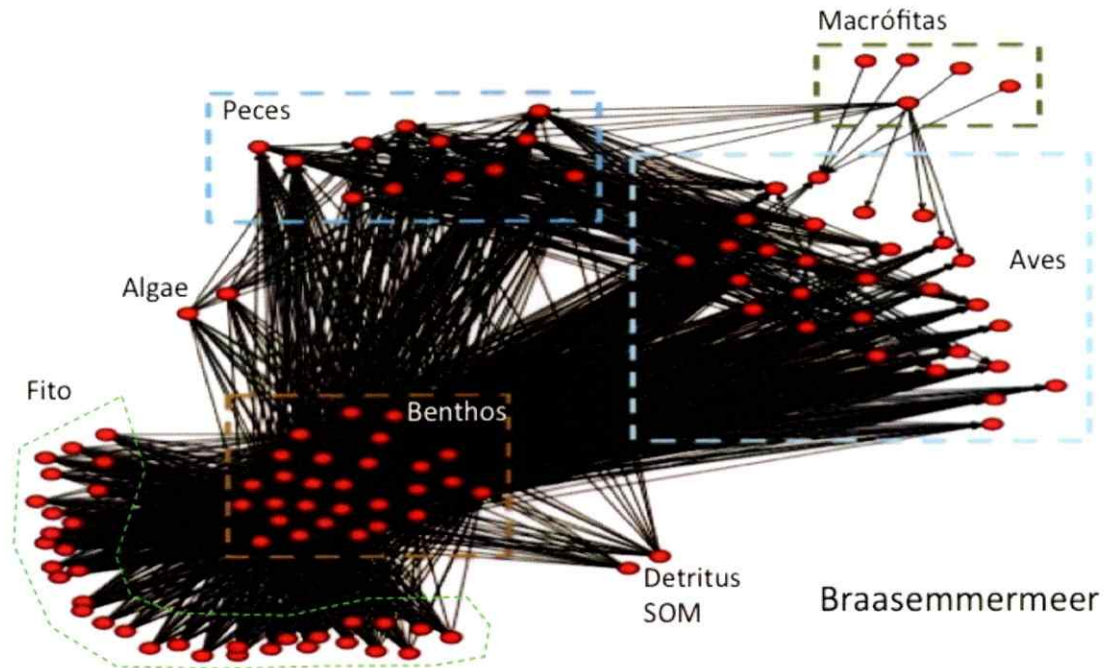
Tabla 3: Métricas utilizadas para comparar las redes reconstruidas con redes empíricas y modelos nulos. Descripción obtenida de Vermaat et al, 2009.

| Propiedad | Descripción |
|-----------|---|
| N | Número de nodos de cada red. Para el caso de las redes reconstruidas en este trabajo, la definición es a nivel de especie o género |
| L | Número de links. Representa una relación depredador-presa. |
| C | Conectancia total. Se calcula según la fórmula L/N^2 |
| dCon | Conectancia dirigida. Corresponde a la conectancia sin contar los autociclos. Se calcula utilizando la fórmula $2*L/(N*(N-1))$ |
| L/S | Densidad de vínculos por nodo. |
| B | Proporción de especies basales en la red. Corresponde a las especies autótrofas, que no tienen presas. |
| I | Proporción de especies intermedias en la red. Corresponde típicamente a herbívoros y otras especies que tienen presas y depredadores. |
| T | Proporción de especies superiores en la red. Corresponde a las especies que solo tiene presas y nadie las depreda. |
| Gensd | Desviación estándar normalizada de la generalidad de la dieta de cada especie, o el número de presas por nodo estandarizado por L/S |
| Vulsd | Desviación estándar normalizada de la vulnerabilidad de la dieta de cada especie (número de consumidores por nodo) o el número de depredadores de cada nodo normalizado por L/S |
| Maxsim | Corresponde al promedio de la máxima similitud trófica entre dos especies <i>i</i> de cada red. La similitud trófica es la proporción entre las presas y depredadores compartidos entre dos especies y su total de depredadores y presas. |
| mean.TL | Largo promedio de las cadenas tróficas presentes en cada red |
| max.TL | Largo máximo de las cadenas tróficas presentes en cada red |
| pOm | Proporción de especie omnívoras, o que se alimentan de más de un nivel trófico |
| sd.TL | Desviación estándar del largo de las cadenas tróficas presentes en cada red |
| NH | Proporción de herbívoros y taxa que se alimenta de especies basales. |
| Clust | Coficiente promedio de agrupamiento o clustering, o la probabilidad que dos taxas unidos al mismo taxa estén también unidos entre si. |
| CPL | <i>Characteristic path length</i> , o la mínima distancia promedio entre pares de especies. |

Luego, a partir de las revisiones de los expertos, se asigna un valor de incerteza a cada nodo y vínculo, en una escala de 0 a 1, asignándole una probabilidad de existencia a cada interacción en base al conocimiento de expertos. Tomando en cuenta que es un proceso que permite la participación de expertos de todo el mundo, y que esta toma tiempo, a cada vínculo se le asigna una probabilidad inicial de 1 la que es corregida en función de las revisiones de cada experto. Así, se configura una aproximación iterativa de modelación colaborativa de redes tróficas basada en información empírica (Fig. 8).

Resultados

Las redes tróficas reconstruidas (RTR), sus principales grupos tróficos y algunas métricas de redes se muestran en la Figura 9. Estas corresponden a las redes reconstruidas para dos lagunas someras holandesas; Sneekerveer (SNE) y Braassemaerveer (BRA). La Tabla 4 muestra los resultados para las principales métricas topológicas de ambas matrices reconstruidas y de otras 17 redes tróficas obtenidas de la bibliografía, representando una variada gama de ecosistemas terrestres, marinos y de agua dulce (Eklof et al, 2011).



| Lugar | N Nodos | Links | Densidad | Conectividad | dCon | L/S |
|----------------|---------|-------|----------|--------------|-------|--------|
| Braasemmermeer | 113 | 1649 | 0,13 | 0,261 | 0,129 | 14,593 |
| Sneekermeer | 188 | 934 | 0,027 | 0,053 | 0,026 | 4,968 |

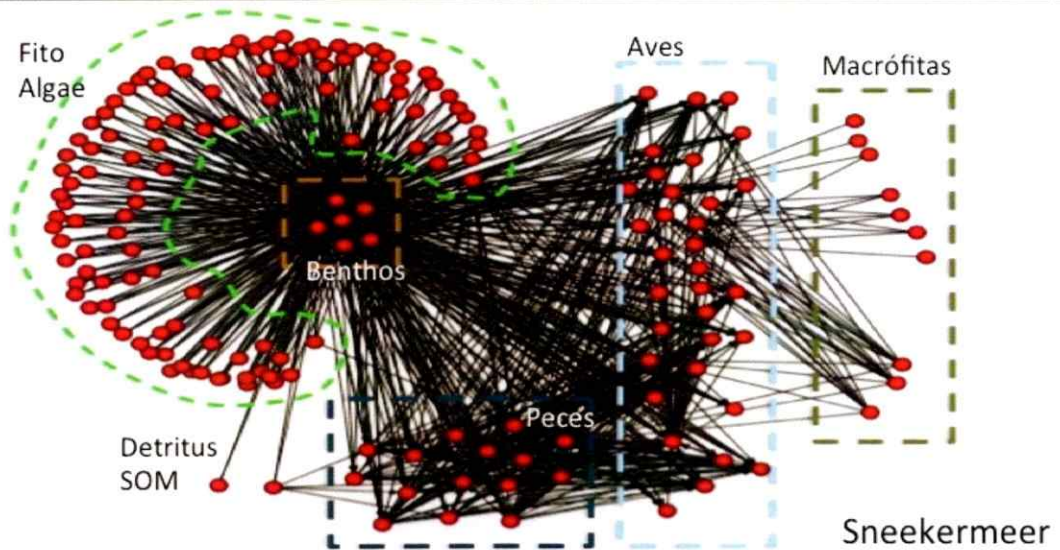


Figura 9: Redes reconstruidas mediante la metodología propuesta. Los grandes grupos tróficos están indicados. En el Anexo 2 se puede ver el listado de especies y las listas de adyacencia.

Tabla 4: Resultados de 18 métricas topológicas para las matrices reconstruidas mediante el método presentado y 17 otras redes empíricas obtenidas de la literatura. En negrita se destacan aquellas métricas cuyo valor no difiere del promedio \pm 1SD de las otras 17 redes. En gris están destacadas ambas RTR y aquellas métricas cuyos resultados están fuera del rango recién mencionado. Para una descripción de cada propiedad ver Tabla 1.

| Ecosystem | N | L | C | dCon | L/S | pBas | plnt | pTop | GenSD | VulSD | Maxsim | mTL | max.TL | sd.TL | NH | pOm | Clust | CPL |
|------------|-----|-------|-------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|
| broad | 29 | 156 | 0,186 | 0,384 | 5,379 | 0,690 | 0,310 | 0,000 | 0,057 | 0,018 | 0,836 | 1,442 | 2,556 | 0,673 | 0,000 | 0,310 | 0,541 | 1,622 |
| sierra | 33 | 175 | 0,161 | 0,331 | 5,303 | 0,636 | 0,182 | 0,182 | 0,046 | 0,022 | 0,898 | 1,498 | 3,384 | 0,697 | 0,030 | 0,303 | 0,411 | 1,787 |
| grassland | 65 | 108 | 0,026 | 0,052 | 1,662 | 0,292 | 0,354 | 0,354 | 0,025 | 0,020 | 0,495 | 1,832 | 2,833 | 0,583 | 0,477 | 0,231 | 0,221 | 0,000 |
| skipwith | 71 | 347 | 0,069 | 0,140 | 4,887 | 0,648 | 0,268 | 0,085 | 0,024 | 0,013 | 0,563 | 1,444 | 2,562 | 0,618 | 0,099 | 0,254 | 0,285 | 2,407 |
| tuesday | 73 | 410 | 0,077 | 0,156 | 5,616 | 0,548 | 0,438 | 0,014 | 0,021 | 0,015 | 0,921 | 1,608 | 3,793 | 0,790 | 0,315 | 0,137 | 0,095 | 2,081 |
| mill | 80 | 367 | 0,057 | 0,116 | 4,588 | 0,438 | 0,000 | 0,563 | 0,015 | 0,024 | 0,588 | 1,563 | 2,000 | 0,499 | 0,563 | 0,000 | 0,000 | 2,475 |
| ythan91 | 92 | 421 | 0,050 | 0,101 | 4,576 | 0,054 | 0,609 | 0,337 | 0,014 | 0,017 | 0,571 | 2,698 | 4,306 | 0,837 | 0,391 | 0,478 | 0,166 | 2,219 |
| canton | 109 | 708 | 0,060 | 0,120 | 6,495 | 0,514 | 0,202 | 0,275 | 0,013 | 0,012 | 0,568 | 1,519 | 2,986 | 0,574 | 0,404 | 0,073 | 0,026 | 0,000 |
| Braas | 113 | 1649 | 0,129 | 0,261 | 14,593 | 0,398 | 0,345 | 0,257 | 0,009 | 0,006 | 0,921 | 2,173 | 4,406 | 1,135 | 0,212 | 0,389 | 0,266 | 1,971 |
| stony | 113 | 832 | 0,065 | 0,132 | 7,363 | 0,558 | 0,257 | 0,177 | 0,013 | 0,012 | 0,546 | 1,517 | 3,500 | 0,651 | 0,319 | 0,106 | 0,020 | 0,000 |
| ythan96 | 134 | 598 | 0,033 | 0,067 | 4,463 | 0,037 | 0,575 | 0,388 | 0,009 | 0,012 | 0,510 | 3,086 | 4,467 | 0,922 | 0,269 | 0,590 | 0,144 | 2,384 |
| broom | 154 | 370 | 0,016 | 0,031 | 2,403 | 0,007 | 0,240 | 0,753 | 0,006 | 0,018 | 0,791 | 3,096 | 5,000 | 0,609 | 0,123 | 0,195 | 0,208 | 3,372 |
| elverde | 156 | 1510 | 0,062 | 0,125 | 9,680 | 0,135 | 0,686 | 0,180 | 0,007 | 0,008 | 0,521 | 5,547 | 8,611 | 2,069 | 0,006 | 0,814 | 0,232 | 2,286 |
| caricaje | 158 | 1349 | 0,054 | 0,109 | 8,538 | 0,525 | 0,304 | 0,171 | 0,010 | 0,005 | 0,747 | 1,668 | 3,460 | 0,741 | 0,057 | 0,418 | 0,180 | 2,304 |
| littlerock | 181 | 2375 | 0,073 | 0,146 | 13,122 | 0,348 | 0,646 | 0,006 | 0,009 | 0,004 | 0,898 | 2,042 | 4,405 | 0,949 | 0,354 | 0,238 | 0,334 | 2,214 |
| Sneek | 187 | 935 | 0,027 | 0,054 | 5,000 | 0,717 | 0,267 | 0,016 | 0,018 | 0,007 | 0,945 | 1,527 | 3,955 | 0,899 | 0,037 | 0,246 | 0,140 | 2,173 |
| caribbean | 249 | 3313 | 0,053 | 0,107 | 13,305 | 0,020 | 0,976 | 0,004 | 0,008 | 0,005 | 0,622 | 3,677 | 5,778 | 0,890 | 0,048 | 0,868 | 0,155 | 1,932 |
| kongs | 270 | 1647 | 0,023 | 0,045 | 6,100 | 0,152 | 0,796 | 0,044 | 0,006 | 0,008 | 0,849 | 2,184 | 4,806 | 0,820 | 0,563 | 0,267 | 0,085 | 0,000 |
| weddell | 488 | 15880 | 0,067 | 0,134 | 32,541 | 0,414 | 0,518 | 0,059 | 0,003 | 0,002 | 0,886 | 2,244 | 5,169 | 1,264 | 0,076 | 0,502 | 0,266 | 0,000 |

La Tabla 4 muestra que, para la mayoría de las métricas topológicas, las RTR están dentro del rango formado por el promedio de cada métrica \pm una desviación estándar. Dependiendo del grupo de redes empíricas seleccionadas para realizar el contraste, algunas métricas aparecen fuera de ese rango:

- Al compararlas con las 17 redes empíricas disponibles, Maxim, una medida de la similitud de las dietas entre pares de nodos muestra que ambas RTR muestran los valores máximos para esta variable. Estos resultados sugieren que este fenómeno es un sesgo del método, como se discutirá más adelante. Adicionalmente, la RTR de la laguna Braassemmermeer muestra valores altos de conectancia de la red. En el caso de la conectancia dirigida, ambas RTR se muestran fuera del rango promedio \pm 1SD, pero cada una se ubica en un extremo de la distribución; BRA mostrando el tercer valor más alto de dCon y SNE mostrando el quinto valor más bajo. La RTR de la laguna Sneekermeer mostró también el valor más alto en la proporción de especies basales, seguramente producto de la gran diversidad de fitoplancton de esa red.
- Al reducir el grupo de comparación, seleccionando solo 13 redes con un número de nodos similar a los de ambas RTR –eliminando 2 redes en cada extremo de la distribución de número de nodos-, se suman a lo descrito anteriormente otras métricas topológicas donde ambas RTR muestran valores fuera del rango promedio \pm 1SD. En el caso de BRA, ahora muestra el valor máximo para el número promedio de links por nodo (L/S), que se puede explicar por su alta conectancia. Adicionalmente, muestra un alto

coeficiente de clustering, apenas (1%) por sobre el rango utilizado para estas comparaciones (promedio \pm 1SD). En el caso de SNE, la red muestra el segundo valor más bajo de especies herbívoras, indicando que existe una baja diversidad de zooplancton en esta red. Finalmente, esta red muestra también valores bajos de pTop, la proporción de especies tope en la red trófica.

La Figura 10 muestra la comparación de las métricas en función del número de nodos, para todas las redes analizadas. Los resultados de esta comparación reiteran los problemas de este método con homogenizar las dietas de cada nodo (altos valores de Maxsim). Otro fenómeno interesante es que para varias métricas (dCon, C, L/S, B, T, Num.H) ambas lagunas se ubican en extremos diferentes de la distribución de valores.

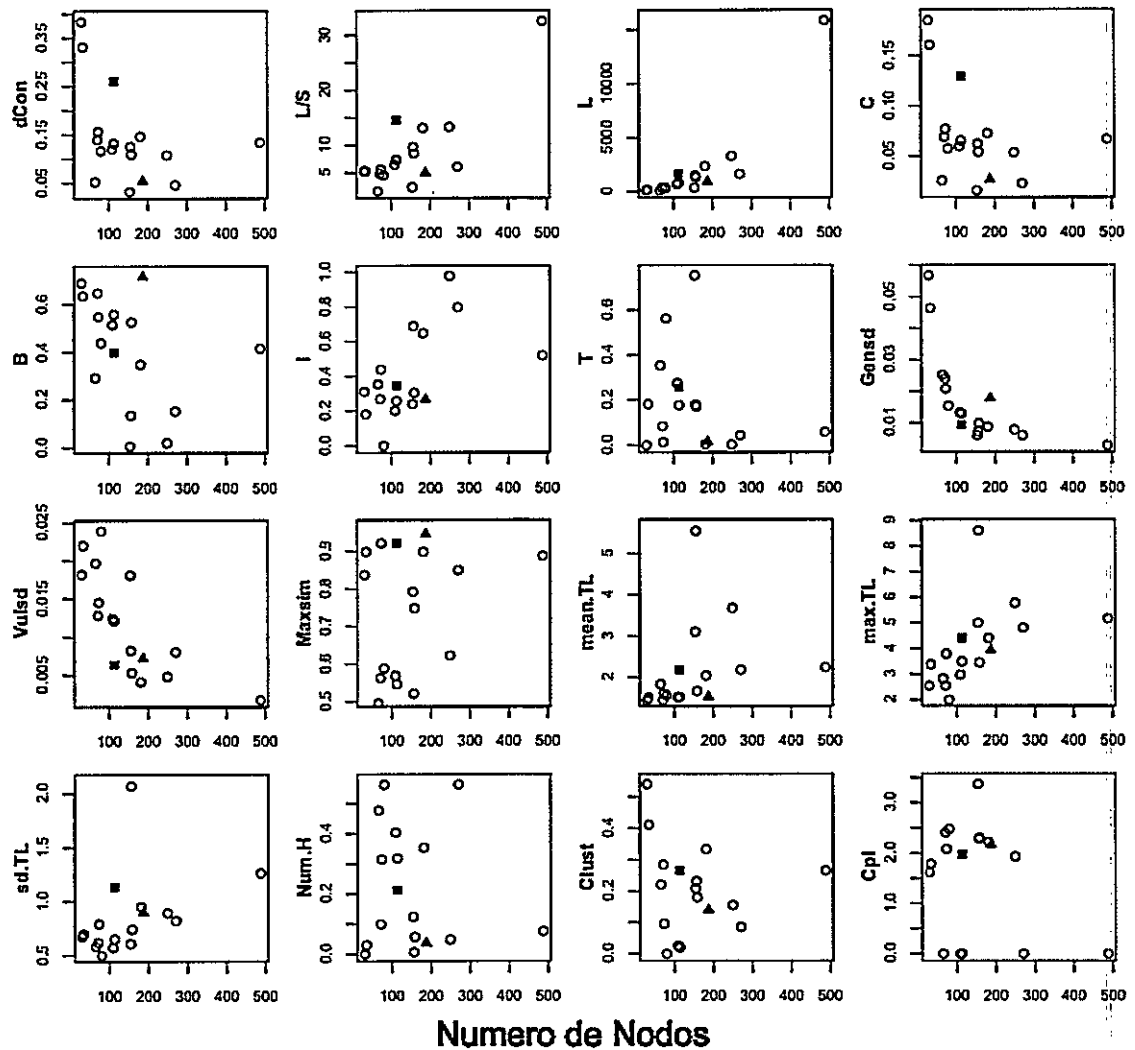


Figura 10: Comparación entre 17 redes empíricas (círculos abiertos) y dos redes reconstruidas a partir de una lista de especies e información bibliográfica para las métricas analizadas. La RTR de Braasemmermeer está indicada con un cuadrado, Sneekermeer con un triángulo. El eje x corresponde al número de especies.

Modelos Nulos

Respecto a la comparación con modelos nulos para ambas redes reconstruidas, las Figuras 11 y 12 muestran los histogramas con la distribución de valores para cada métrica obtenido de 1000 iteraciones y su comparación con los valores obtenidos de las redes generadas en este trabajo. Cuando el valor obtenido de las redes reconstruidas estuvo dentro del rango de valores de cada histograma, está indicado con una línea roja.

Para el caso de la Laguna Braassemmermeer. (Fig. 12), se muestran solo 8 de las 12 métricas utilizadas en la comparación. Esto se debió a un error en los modelos nulos. La conectividad de esta laguna es demasiado alta, lo que produce que todos los nodos generados aleatoriamente quedan ubicados como especies intermedias (Fig. 12, histograma titulado "I_Brass").

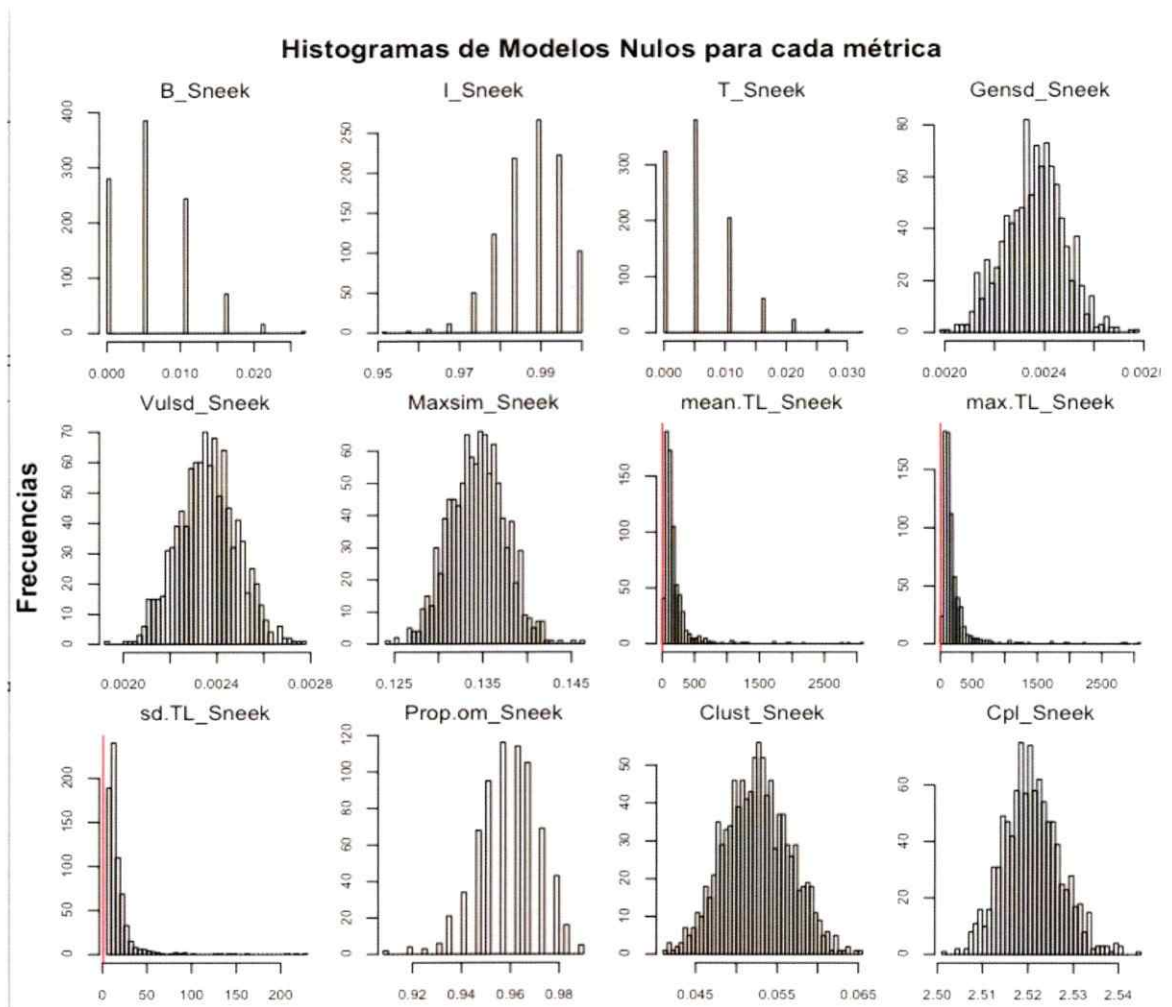


Figura 11: Comparación de las métricas de la red de la laguna Sneekmermeer con los valores obtenidos de 1000 modelos aleatorios.

Esto provoca que todas las cadenas tróficas tengan una longitud igual a cero, por lo que no se incluyeron en esta figura las métricas referentes a esa propiedad (mean.TL, max.TL, sd.TL). Como muestran las Figuras 11 y 12, la probabilidad de que los resultados obtenidos de ambas redes reconstruidas estén dentro del rango de valores generados por un modelo nulo es cero ($p = 0$).

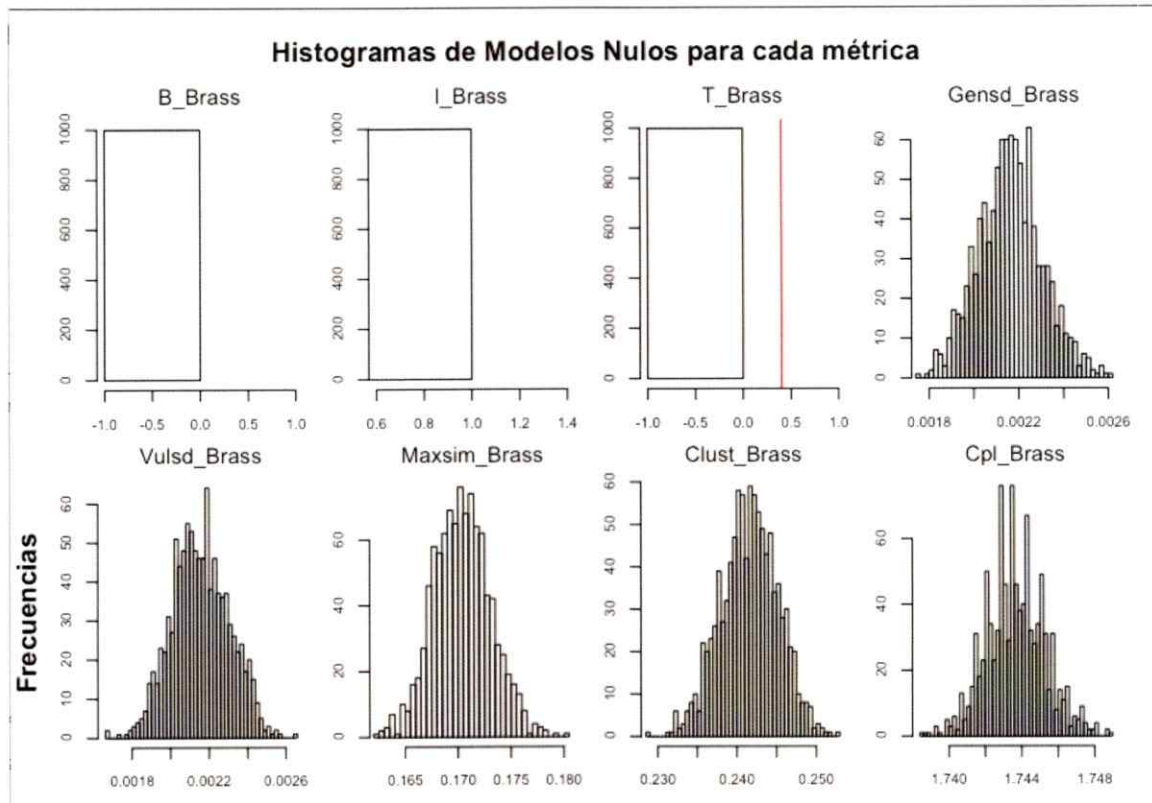


Figura 12: Comparación de las métricas de la red de la laguna Braasemmermeer con los valores obtenidos de 1000 modelos aleatorios.

Panel Delphi en línea

El portal de modelación está 100% operativo y en línea, con ambas redes disponibles para validar, en una versión completa y otras versiones por grupo funcional. El sitio tiene un sistema de inscripción que permite identificar la identidad de cada experto, y el administrador del sitio puede tener control total sobre quién puede acceder a modificar las redes.

Lamentablemente, lograr la participación de expertos requiere tiempo, y lograr que se motiven a participar a resultado ser más difícil de lo esperado. Al ser esta una estrategia iterativa de modelación colaborativa, se irán probando diferentes

incentivos a la participación (co-autoría de manuscritos, acceso al portal para otras redes, etc.) sin que esto tenga una fecha de término pre-definida.

Discusión/Conclusiones

La principal propuesta de este trabajo es que es posible reconstruir redes tróficas a partir de una lista de especies, literatura sobre la ecología trófica de las especies presentes en el ecosistema y bases de datos disponibles públicamente. Esto quiere decir que ya existe una base de información suficiente como para establecer las interacciones tróficas entre casi cualquier par de especies y que esta información está disponible públicamente gracias a Internet, con grados de incerteza manejables.

El método, aunque tiene varias ventajas, también tiene algunas debilidades. La principal ventaja es que permite construir la red de interacciones tróficas de un lugar de manera relativamente rápida y por una fracción mínima del costo de muestrear una red "real", logrando un nivel de información de suficiente calidad como para realizar análisis de redes (ej. estabilidad frente a la eliminación de nodos, especies basales, intermedias y superiores, centralismo, modularidad y anidamiento, entre otros) (Dunne et al, 2004). Adicionalmente, permite identificar especies claves para diversos procesos ecológicos como la producción primaria o el reciclaje de nutrientes (detritivoría) y aquellas especies fundamentales para la integridad de la red (Allesina et al, 2010). Otra ventaja de las redes reconstruidas

con este método aparece al pensar en ellas como *modelos* empíricos de la red trófica potencial de un ecosistema en particular. Desde esta perspectiva, estas redes tróficas reconstruidas sirven como base para simulaciones que permitan medir y analizar el efecto de diferentes dietas para los depredadores, o para generar modelos dinámicos en los que cada nodo pueda tener una identidad. Esto podría implicar grandes mejoras en la utilidad de estos modelos, tomando en cuenta como mejoran los resultados de los modelos dinámicos de redes tróficas cuando se incorpora la información de los grupos taxonómicos en ellos (Eklof et al, 2011).

La principal debilidad del método reside en que elimina la variabilidad que existe entre individuos en una población (Bolnick et al, 2002; Araújo et al, 2009; Pires et al, 2011) y entre poblaciones de diferentes lugares (Turingan et al, 1995), ya que las preferencias de alimento, al ser reconstruidas bibliográficamente y considerando información de muchos lugares, resultan en dietas agregadas. Esto se observa claramente en los resultados que muestran altos valores de Maxsim para ambas redes reconstruidas con este método. Otro efecto esperado de la agregación de dietas sería la alta conectividad y densidad de links. Sin embargo, esto solo se observó para la red de Braasemmermeer. Las posibles explicaciones para estas diferencias serán tratadas en profundidad en el siguiente capítulo.

Otra debilidad del método es la dificultad para poder conocer el nivel de "realidad" de la red trófica reconstruida, un tema controversial incluso para las

redes construidas de manera 100% empírica, teniendo en cuenta que varias de estas métricas topológicas muestran una fuerte dependencia con el esfuerzo de muestreo, las especies raras y la dificultad para muestrearlas (Goldwasser & Roughgarden, 1997; Ings et al, 2009; Blüthgen et al, 2008; Tylianakis et al, 2010). En términos de número de nodos o especies, nuestros resultados sugieren que este método permite una mayor resolución de la red que los métodos netamente empíricos, ya que las listas de especies son basadas en muestras obtenidas con el propósito de identificación taxonómica y no solo a partir de contenidos estomacales, donde es más difícil identificar algunas especies (eg. plantas, fitoplancton). Adicionalmente, al ser dietas agregadas, es más probable que estén incluidas las especies raras.

En cuanto al número de enlaces, nuestros resultados muestran señales opuestas. Por una parte, al ser definidos basados en bibliografía, lo que se espera observar es la gama *potencial* de interacciones tróficas de cada especie, las que no necesariamente son las interacciones *realizadas* en un ambiente y tiempo dado – haciendo una analogía con los conceptos de nicho potencial y nicho realizado (Hutchinson, 1957). En estas condiciones lo que se espera es una sobre-estimación de links. Sin embargo, los resultados obtenidos muestran señales opuestas al ser comparados con las redes tróficas empíricas existentes. Mientras una red (SNE) muestra una densidad de links menor a la esperada para redes con una cantidad de especies similar (Tabla 4), la otra (BRA) muestra valores de conectividad y links por nodo cercanos al máximo de todas las redes analizadas.

Un potencial de este método sería en la biología de la conservación, cambiando el foco actual de conservar especies aisladas de su contexto, para dar paso a desarrollar estrategias que apunten a conservar la red de interacciones que sustenta cada especie en un ecosistema (Tylianakis et al, 2010; Brose, 2010). Existen métodos para elaborar un ranking de especies según su efecto en la estabilidad de la red en función de las extinciones secundarias que produce (Allesina et al, 2009) basados solo en la topología de conexiones. O una sencilla exploración gráfica de la red ecológica permite identificar especies claves para mantener la conectividad de la red, como el bajo número de especies herbívoras en la laguna Sneekerveer, donde solo 3 especies conectan a los productores primarios acuáticos con el resto de la red. Este es un grupo trófico cuya importancia a veces es subestimado en ecosistemas de agua dulce (Jeppesen et al, 2011) y estos resultados muestran que cumplen un papel clave conectando los niveles basales de la red -productores primarios- con sus niveles superiores.

En conclusión, este trabajo presenta una metodología para modelar sistemas complejos -como una red trófica- a partir de una reconstrucción bibliográfica, el conocimiento de expertos y herramientas informáticas colaborativas que genera redes tróficas con características similares a las generadas de manera 100% empírica. Este método contribuye a incentivar la utilización de una mirada que a veces hace falta en ecología, ya sea por pragmatismo, falta de recursos o simple reduccionismo: la perspectiva (eco)sistémica (Jorgensen et al, 2010). De hecho, este método puede ser utilizado

para la modelación de otro tipo de redes complejas, como redes eco-sociales (Bodin & Prell, 2011), redes sociales clásicas (de amistad, de relaciones comerciales, etc.) o para distintos tipos de redes ecológicas.

CAPITULO 3

CAMBIOS DE ESTADO EN LAGUNAS SOMERAS: UN ENFOQUE DE REDES ECOLÓGICAS

Introducción

Actualmente, todos los ecosistemas del planeta están siendo perturbados de una u otra forma. La naturaleza prístina, en el sentido de “lejos de la influencia humana”, es ya un mito. Existen perturbaciones de escala local, como el cambio de uso de suelo, la contaminación o las especies invasoras y perturbaciones a escala global, como el cambio climático, la acidificación de los océanos o el agujero en la capa de ozono (Rockström et al, 2009). Los principales efectos *presentes* de estas perturbaciones son la pérdida de biodiversidad y la reducción de servicios ecosistémicos, entre muchos otros (Montoya & Raffaelli, 2010; Tylianakis et al, 2008). Sin embargo, a *futuro* se espera el colapso de las pesquerías naturales del mundo (Worm et al, 2006), el aumento de los extremos climáticos como inundaciones u olas de calor y de seguir las tendencias actuales de emisiones de gases de efecto invernadero está el riesgo del colapso de Groenlandia y un aumento de más de 10 metros del nivel del mar (Lenton et al, 2008). Es muy importante hacer esta distinción temporal, ya que los ecosistemas son *resistentes* a estas perturbaciones. Y mientras resisten, los cambios o alteraciones a estos son graduales, apenas perceptibles en la escala de tiempo humano, puesto que se mantienen dentro de su resiliencia y el sistema es capaz de recuperarse del impacto de estas perturbaciones. Pero cuando ya no pueden resistir más, los ecosistemas, como cualquier sistema termodinámico auto-catalítico, tienen dos alternativas; “desarmarse” o re-organizarse. Cuando un ecosistema se desarma,

deja de ser un ecosistema, pierde su identidad, y pasa a ser otra cosa: un terreno baldío, un montón de nieve, roca expuesta, un escorial del lava. Se retira hacia el equilibrio termodinámico: la muerte. Pero cuando un ecosistema se re-organiza, adecua sus componentes adaptables (generalmente los bióticos) acorde con las nuevas condiciones ambientales. Y esto implica grandes cambios, como la aparición de un desierto, el colapso completo de una pesquería o la desaparición de un arrecife de coral (Scheffer et al, 2002; Scheffer & Carpenter, 2001).

Estos cambios no lineales, provocados por perturbaciones que superan la resiliencia ecológica⁹ de un ecosistema, son denominados cambios de régimen o cambios de estado (Folke et al, 2010). En un cambio de régimen, el ecosistema cambia su estructura, identidad y funciones de acuerdo a sus nuevas condiciones. En un sistema lineal, uno esperaría que estos grandes cambios ocurrieran producto de grandes perturbaciones. Sin embargo, en sistemas complejos, donde múltiples mecanismos y procesos co-ocurren en el espacio y en el tiempo, puede ocurrir lo inesperado: frente a sutiles y graduales perturbaciones, el sistema de pronto ve superada su resiliencia y se re-organiza, generando grandes cambios en sí mismo y en su relación con el entorno. Es un ejemplo natural del concepto de la gota que rebasa el vaso. Estos límites, difíciles de detectar y definir (Scheffer et al, 2009; ver capítulo 1), son denominados umbrales o puntos de inflexión (*thresholds* o *tipping points* en inglés) y suelen ser irreversibles (Lenton et al, 2008).

⁹ La resiliencia ecológica es definida como "la magnitud de una perturbación que un ecosistema es capaz de resistir sin perder su estructura, identidad y funciones."

En resumen, la capacidad de un ecosistema para resistir perturbaciones está dada por su resiliencia, y ésta tiene diferentes sensibilidades dependiendo de la naturaleza de la perturbación y en los límites de esta resiliencia, están estos umbrales o puntos de no retorno. La clásica heurística para explicar esto es la analogía con una cuenca y una bola (Figura 13). Claro que en este caso, con una bola muy móvil y una cuenca que cambia de forma constantemente.

Los ecosistemas cambian constantemente, ya sea por la evolución de sus especies, por los ciclos de Milankovich, por cambios en la estación, etc. Por eso no se puede pensar en ellos como en equilibrio puntual –en el sentido matemático de equilibrio-. Mas bien, los ecosistemas están en un equilibrio dinámico (Holling, 1970; Buchanan, 2010). Son sistemas complejos, jerárquicos y adaptativos (Costanza et al, 2002), constantemente sometidos a perturbaciones, fluctuando en torno a múltiples atractores y enraizados a una

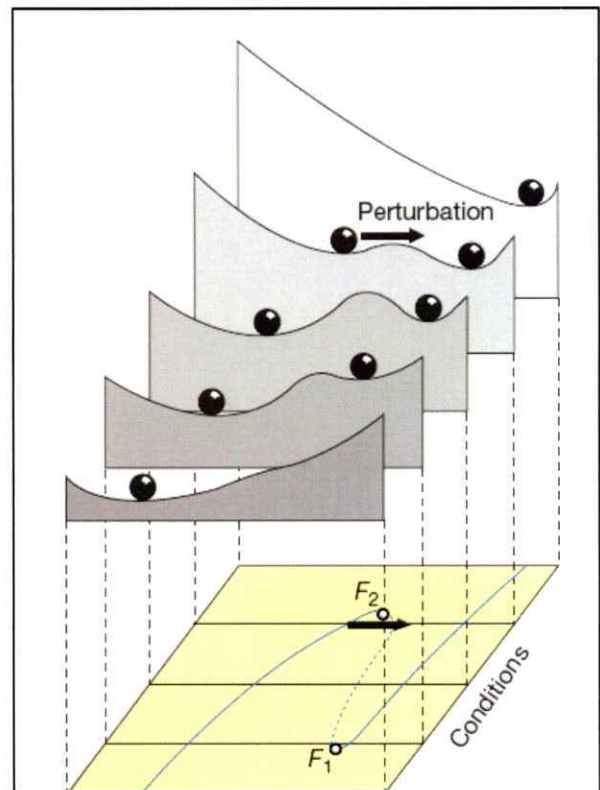


Figura 13: Esquema representativo del concepto de resiliencia (Scheffer et al, 2001)

o varias fuente de energía –el sol, una fumarola submarina– respondiendo a estas fluctuaciones sin desaparecer, siempre y cuando sea dentro de cierto rango de

condiciones externas –temperatura, precipitación, radiación, etc.– e internas – genéticas, poblacionales o comunitarias–.

Estos rangos definen los distintos tipos de ecosistemas que estas condiciones permiten y al acercarnos a cualquiera de los extremos, la vida organizada en un ecosistema desaparece. Un ejemplo ilustrativo y sencillo es la temperatura. Para un mismo rango de temperatura pueden (co)existir tipos diferentes de ecosistemas. Pueden ser diferentes biotopos (bosque, laguna), diferentes etapas o *seres* en una sucesión (bosque, matorral) o diferentes “estados alternativos” de un mismo ecosistema (laguna de aguas claras, laguna de aguas turbias).

De esta manera, una serie de factores externos (temperatura, viento, lluvia, heladas, etc.) generan un espacio dinámico multidimensional (la cuenca de la Fig. 13), donde una comunidad ecológica, determinada a su vez por varios factores “internos” (competencia, deriva génica, mutaciones, especies invasoras, etc.), forma una unidad de organización ecológica (la bola de la Fig. 13). La interacción y evolución conjunta de ambas entidades sería lo que en esta tesis se entiende como un ecosistema.

Ahora, si bien la resiliencia es un concepto ampliamente utilizado, aún carece de medidas operativas aceptadas (Gunderson et al, 2009). No hay seguridad respecto a qué es la resiliencia, a pesar de su utilidad heurística para explicar la estabilidad de un ecosistema. Sin embargo, ya se le han atribuido ciertas características. Primero, la resiliencia sería una propiedad emergente (Folke et al, 2004), por lo

que solo puede ser medible a nivel sistémico. Al simplificar el sistema a solo alguna de sus partes, ésta es una propiedad que debería desaparecer. Otros autores han propuesto que la resiliencia sería perturbación-dependiente. Es decir, habría que hablar de resiliencia de que para que (Carpenter et al, 2001). Por ejemplo, una pradera es muy resistente a un incendio, ya que luego del incendio vuelve a aparecer una pradera. Sin embargo, un bosque es muy sensible a un incendio, ya que deja de ser bosque y se requerirá de cientos de años para tener un bosque de nuevo.

Desde otra óptica, la teoría y práctica de la ecología de comunidades, la pregunta sobre la estabilidad de la comunidad ecológica tiene una larga historia, en lo que se conoce como el debate estabilidad-biodiversidad (McCann, 2000). Antes de los 70, basados en trabajos de Elton (1958), MacArthur (1955) y Odum (1953) la idea predominante, basada en la evidencia empírica de la gran biodiversidad presente en la naturaleza, era que mientras más biodiversidad tuviera una comunidad, más estable sería. Varias explicaciones apoyaban esta idea; comunidades más simples son más sensibles a grandes perturbaciones, al carecer de vías para disipar su impacto. El mecanismo explicativo asume que a más vías o links tiene una comunidad, estas ayudan a disipar estas perturbaciones sin que el sistema perdiera su estructura o identidad. De esta manera, el aumento explosivo, por ejemplo, de un depredador invasivo, produciría menos impacto sobre la comunidad ecológica mientras más presas tuviera disponible, evitando así la extinción de

alguna en particular, como posiblemente ocurriría si tuviera solo una presa (MacArthur, 1955).

Otros argumentos a favor de esta idea son las hipótesis relacionadas con la redundancia y abundancia de funciones en una comunidad, correlacionadas positivamente con la biodiversidad de ésta. Este argumento es simple; a más biodiversidad, los distintos grupos funcionales de la comunidad ecológica poseen respuestas diferenciales frente a una perturbación, y adicionalmente, más reemplazantes tendrá cada función en la comunidad ecológica. Es decir, a más biodiversidad, la comunidad ecológica tendrá una variedad de posibles "respuestas" frente a una perturbación y además, las especies responsables de generar estas respuestas tendrán uno o varios reemplazantes. En términos específicos, los mecanismos detrás de esta relación diversidad-estabilidad se conocen como las hipótesis del efecto seguro o redundancia, el efecto de promedios y el efecto de covarianzas negativas (McCann, 2000)

Luego, en uno de los trabajos más influyentes en Ecología, Robert May (1974) desarrolló modelos matemáticos de redes tróficas con interacciones aleatorias para explorar rigurosamente la relación entre diversidad y estabilidad. Contrariamente a lo esperado, May encontró una relación inversa entre estabilidad y diversidad. Mientras más elementos tenía la malla trófica, más baja era la probabilidad de que

fueran estables localmente¹⁰. May trabajó con modelos de interacciones aleatorias, pero actualizaciones de estos modelos, probando topologías de interacciones más realistas y utilizando diferentes combinaciones de interacciones (mutualismo, competencia, depredador-presa, etc.), confirmaron y expandieron los resultados (Allesina & Tang, 2012).

En este contexto, resulta clave conocer: ¿qué determina esta resistencia o estabilidad de los ecosistemas? ¿Qué factores determinan la forma de la cuenca? ¿Cuáles son esos límites entre los diferentes estados?

Un tipo de cambio catastrófico en ecosistemas lo constituyen los cambios de estado. Está aceptado, en la teoría y en la práctica, que en un cambio de estado la resiliencia del estado que tenía el ecosistema *antes* del cambio se ve superada (Folke et al, 2004). Un cambio de estado ocurre cuando para un cierto rango de condiciones internas y externas del ecosistema, existen dos o más configuraciones alternativas del ecosistema, con probabilidades similares de existencia, que compiten (Scheffer, 2004). Un pequeño cambio en estas condiciones puede provocar la re-organización completa del ecosistema para pasar de una estado a otro. El mejor ejemplo –el más documentado– son las lagunas someras.

La teoría y la evidencia ecológica contemporánea sobre ecosistemas de aguas someras proponen la existencia de una serie de estados estables, con diferencias en

¹⁰ La estabilidad local de un sistema se refiere a la capacidad del sistema de volver a un punto de equilibrio luego de una pequeña perturbación. Matemáticamente, un punto de equilibrio es estable si los valores propios *-eigenvalues-* de la matriz comunitaria tiene valores reales y negativos.

variables como la cobertura y composición de sus macrófitas, la estructura comunitaria de peces o la composición y abundancia del plancton. (Scheffer et al, 1993; Scheffer and Van Nes, 2007). Pero sin duda, los dos estados más conocidos y estudiados, son los llamados “aguas claras” y “aguas turbias”. El primero se caracteriza por una alta cobertura de macrófitas sumergidas, baja concentración de nutrientes en la columna de agua, alta sedimentación y aguas transparentes, con bajas concentraciones de sólidos suspendidos (Scheffer, 2004). Por su parte, el estado de aguas turbias se identifica por altas concentraciones de fitoplancton en la columna de agua, la ausencia de macrófitas sumergidas y un mayor nivel de sólidos suspendidos producto de su resuspensión mecánica por viento y olas (Scheffer et al, 1993; Scheffer and Jeppesen, 2007; Madsen et al, 2001).

En ambos estados es posible identificar una serie de procesos que sustentan su resiliencia ecológica (sensu Holling, 1973). Las aguas claras se mantienen principalmente gracias a la cobertura de macrófitas, que aumentan la sedimentación, reducen la fuerza de las corrientes y disminuyen la resuspensión de sedimentos y nutrientes del fondo por efecto del viento (Madsen et al, 2001). La presencia de macrófitas también otorga refugio al zooplancton, disminuyendo su depredación y aumentando su capacidad de controlar el crecimiento de fitoplancton (Blindow et al, 2000). Por su parte, el estado de aguas turbias se sostiene gracias a la constante resuspensión de sedimentos, lo que disminuye la claridad del agua impidiendo la recolonización de las macrófitas sumergidas (Tanner et al, 1993). Adicionalmente, la resuspensión aumenta la concentración de

nutrientes en el agua provenientes desde el sedimento, favoreciendo el crecimiento de fitoplancton, aumentando aún más la turbidez del agua (Scheffer and Van Nes, 2007). Este enriquecimiento de la columna de agua sustenta también la aparición de fauna íctica, la que fortalece el estado de aguas turbias mediante dos mecanismos que aumentan la turbidez del agua, según el tipo de dieta del pez: (1) la resuspensión de sedimentos al forrajear el bentos para peces bentívoros, (2) un aumento en la depredación del zooplancton -controlador del fitoplancton- al dejar de recibir la función de refugio que le otorgaban las macrófitas, para peces zooplancívoros (Moss et al, 2003; Stephen et al, 2004; Jeppesen, 1998; Mazzeo et al, 2003).

En este contexto, esta tesis plantea que una forma de buscar métricas para medir la resiliencia ecológica, sería utilizando una perspectiva sistémica para analizar los cambios de estado en lagunas someras. En este tipo de sistemas, la eutrofización sería la perturbación que provoca el cambio de estado. Entonces, utilizando como marco conceptual y metodológico la teoría de redes complejas (Strogatz, 2000; Newman, 2003), se pretende buscar las diferencias entre el estado de aguas claras y aguas turbias en un cambio de estado en lagunas de aguas someras, y que es lo que hace que ciertas lagunas soporten altos niveles de nutrientes sin cambiar de estado. La escala de análisis es el esqueleto de estabilidad de una comunidad ecológica (Allesina & Tang, 2012) y sus interacciones: la red trófica. El objetivo de este capítulo es comparar la topología de ambas redes para analizar sus diferencias y ver cómo éstas pueden aportar al debate estabilidad-diversidad.

Materiales y Métodos

El primer paso fue realizar un análisis de la base de datos descrita en el primer capítulo sobre lagunas de aguas someras para definir qué parámetros, y qué valores, definían cada estado en una laguna de aguas someras. La metodología utilizada está descrita en el primer capítulo de la tesis.

Luego fue necesario recopilar y construir una red trófica que representara cada estado de aguas claras. La metodología para reconstruir redes tróficas a partir de bibliografía y listas de especies está descrita y desarrollada en el capítulo 2 de la tesis.

Selección y construcción de meta-redes.

Lo primero fue buscar el grupo de lagunas que tuviera la mejor cobertura de datos; en específico, con las listas de especies que incluyeran todos los grandes grupos tróficos: macrófitas, peces, fitoplancton, aves y macrofauna. Luego, entre esas lagunas, se definió el estado de cada laguna, para cada vez que fue muestreada. El criterio para definir una laguna en estado de aguas claras fue 1m. de claridad medida según el disco Secchi (ver capítulo 1). Luego se calculó el porcentaje en que cada laguna estuvo en ambos estados. De esta lista, se seleccionaron varias lagunas representativas de cada estado, de manera de compilar dos listas de especies, para luego modelar dos redes:

- Sneekermeer: esta laguna ha presentado valores de aguas turbias el 98% de las 209 veces que fue muestreada entre 1994 y 2007. Todos los grandes grupos de especies –macrófitas, peces, fitoplancton, aves y macrofauna– fueron muestreados al menos una vez. En total, fueron identificadas 302 entradas únicas en los diferentes muestreos en esta laguna, lo que no necesariamente implican especies (ver Capitulo 2)
- Braasemmermeer: esta laguna mostró valores de transparencia sobre 1 metro en el 64% de las 201 veces que fue muestreada, entre 1988 y 2006. Todos los grupos grandes, menos el fitoplancton, fueron muestreados al menos una vez. En total, fueron identificadas 114 entradas únicas en los diferentes muestreos de flora y fauna que se realizaron en esta laguna. Para incluir especies de fitoplancton a esta laguna, se agregaron las especies de fitoplancton presentes en una laguna que estuvo siempre en estado claro.

Luego se procedió a caracterizar cada laguna en sus niveles de nutrientes, clorofila y transparencia. Adicionalmente, se calcularon una serie de métricas topológicas de cada red para analizar sus diferencias (ver Capitulo 2 para las metodologías utilizadas). Todas las figuras y análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software R (versión 2.10; R Development Core Team, 2011) y el software Network3D (Williams, 2010; Yoon et al, 2004)

Resultados

Al revisar una serie de tiempo para todas las variables utilizadas, ambas lagunas muestran niveles similares en el tiempo para nutrientes y clorofila. De hecho, se hace difícil distinguir cada serie de datos (Fig. 14). En el caso del disco Secchi, se puede ver que la laguna Braassemmermeer se ha mantenido la mayor parte del tiempo en estado claro, mostrando algunas oscilaciones en sus valores de turbidez por debajo del valor umbral. Por su parte, la laguna Sneekermeer ha estado, salvo 5 puntos, siempre en estado turbio.

Sin embargo, al revisar los datos desde una perspectiva general, aparecen diferencias interesantes. La Figura 15 muestra gráficos de violín, una manera de representar un clásico boxplot sumado a la densidad de kernel de los datos. Así, el rectángulo, la línea y la cruz que se muestra dentro de cada "violín" corresponde a un boxplot, mientras que los violines muestran la densidad de kernel del eje y.

Al comparar ambas lagunas mediante este método, aparecen resultados inesperados. La laguna en estado claro (BRA), tiene, en promedio, más claridad y menos clorofila que la laguna turbia (SNE) ($p < 0,05$), lo que es totalmente esperable. Sin embargo, BRA muestra también más fósforo (PO_4) que la laguna turbia ($p < 0,05$) y no hay diferencias significativas en el Nitrógeno ($p = 0,4$).

Este resultado rechazó la segunda hipótesis de esta tesis. Si bien en un principio se trabajó bajo el supuesto, basado en la teoría de cambios de estado en lagunas someras (Scheffer, 2003), que serían las lagunas en estado claros los sistemas más vulnerables, considerando a la eutrofización como una perturbación que disminuye

su resiliencia, estos resultados muestran precisamente lo contrario. La laguna Braassemmermeer (BRA) ha mantenido el estado claro, a pesar de tener niveles de fósforo correspondientes a un estado turbio. Es decir, esta laguna resulta ser resistente a cambiar de estado -como lo muestran sus oscilaciones en torno al metro de transparencia.

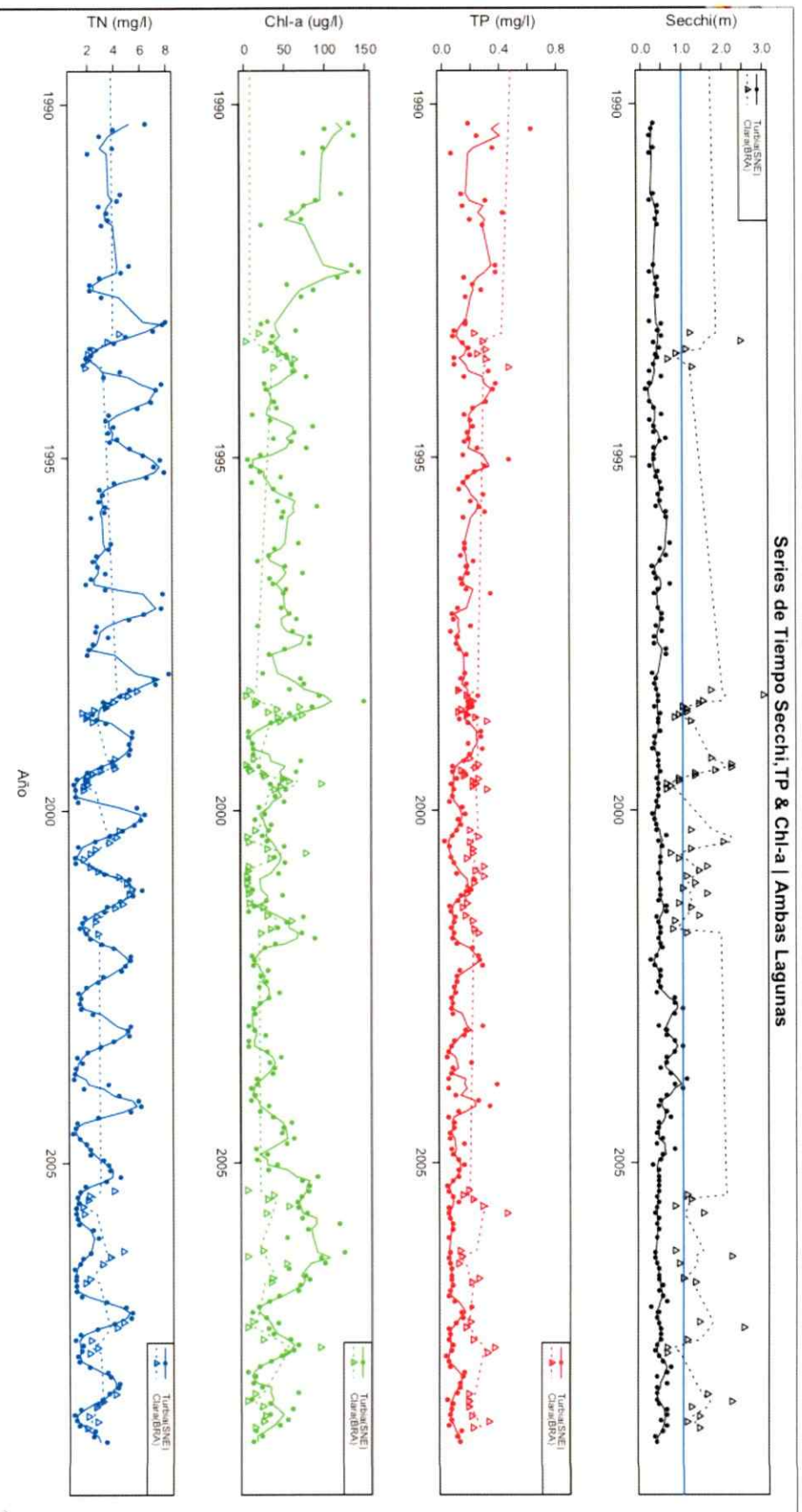


Figura 14: Series de tiempo para Secchi (negro), Fósforo Total (rojo), Clorofila-a (verde) y Nitrogeno Total (azul). Las líneas muestra el promedio corrido de 3 medidas. La línea continua y los puntos corresponden a la laguna SNE. La línea punteada y los triángulos corresponden a BRA. La línea azul en el primer gráfico muestra el valor umbral para el cambio de estado (1 m.)

¿Entonces, qué hace que esta laguna sea resistente a cambiar al estado turbio? Que hace que el fitoplancton no experimente un florecimiento producto del exceso de nutrientes? Los resultados de la comparación de ambas redes tróficas entrega interesantes conclusiones

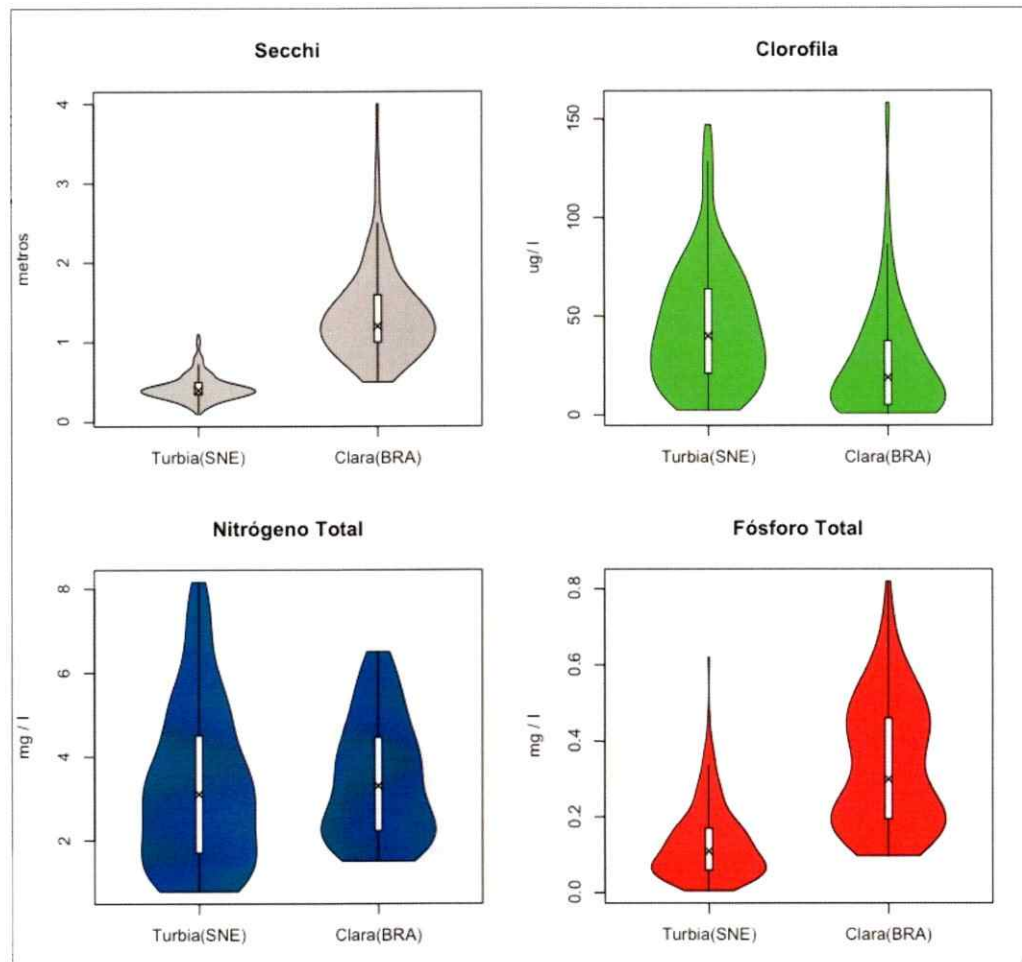


Figura 15: Gráficos de “violín” mostrando las diferencias entre ambas lagunas para transparencia, clorofila-a, nitrógeno y fósforo total.

La Figura 17 muestra la comparación entre ambas comunidades ecológicas en términos de grupos taxonómicos. Se puede ver que hay dos grandes diferencias entre el estado de aguas claras y aguas turbias; fitoplancton, macro-bentos. El estado de aguas claras muestra hasta 8 veces más diversidad de especies bentónicas que el estado de aguas turbias. Este a su vez, muestra 4 veces más especies de fitoplancton y hasta 10 veces más especies de algas bentónicas. En peces y aves no mostraron diferencias en la cantidad de especies de cada grupo.

En términos más generales, por grupo trófico, una laguna en estado turbio presenta una red trófica con más especies, una mayor diversidad de productores primarios, baja diversidad

de consumidores secundarios y la misma diversidad de consumidores terciarios, en comparación con una laguna de aguas claras (Fig. 18)

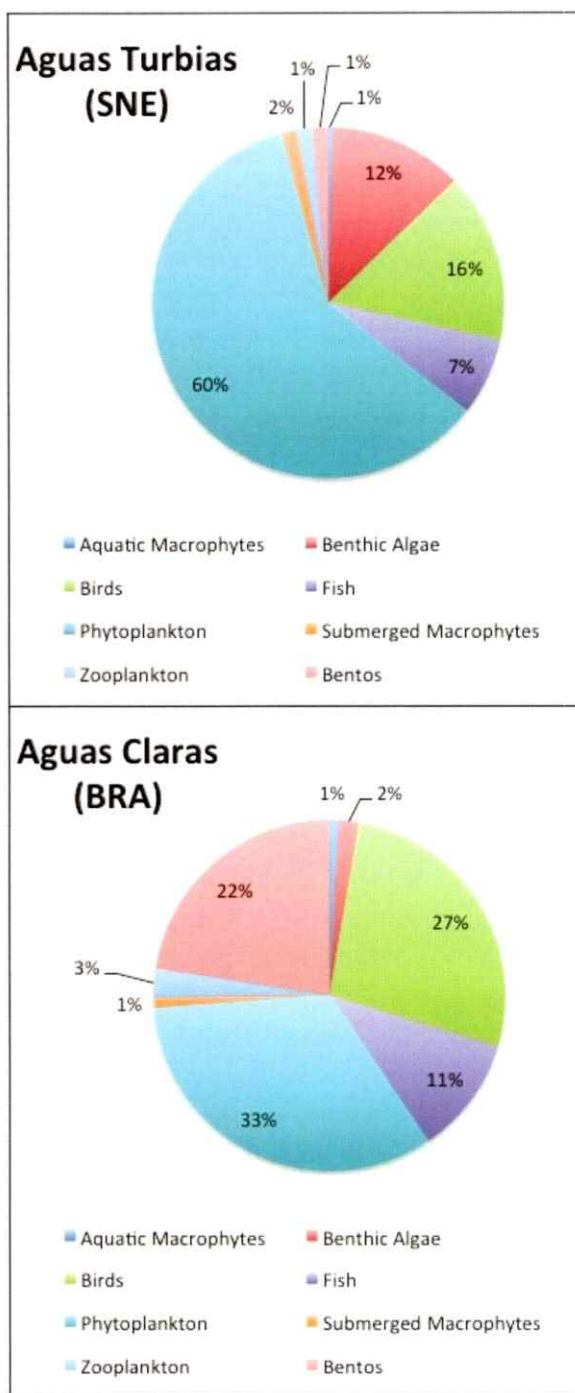


Figura 17: Comparación de grupos funcionales en las comunidades ecológicas de ambas lagunas.

Ahora, al comparar ambas redes utilizando métricas topológicas, también aparecen claras diferencias. La laguna de aguas turbias, Sneekerveer, presenta un mayor número de nodos, menos conectancia y menos número de links por nodo. También muestra diferencias significativas en las proporciones de especies basales, intermedias y superiores (Tabla 5).

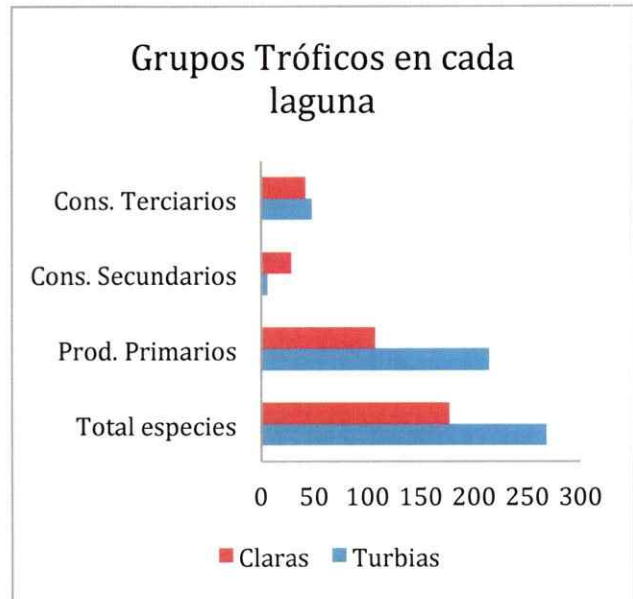


Figura 18: Número de especies por grupo trófico para una laguna de aguas claras (BRA) y una de aguas turbias (SNE).

La laguna de aguas turbias (SNE) muestra un 76% de especies basales (B) y menos de un 1% de especies superiores (T). Curiosamente, a pesar de la alta proporción de especies basales, la laguna presenta una baja proporción de herbívoros, o especies que se alimenta solo de especies basales (NH) y un 20% de omnívoros. En métricas topológicas, SNE muestra una alta variabilidad de presas por especie (GenSD), un nivel trófico promedio (mean.TL) significativamente menor que BRA, cadenas más largas (CPL), mayor coeficiente de clustering (Clust), una distancia más corta hasta una especie basal (MSC) y muestra una red más anidada (NODF).

Tabla 5: Comparación de ambas lagunas para una serie de medidas topológicas. Para el significado de cada métrica ver capítulo 2. MSC corresponde a la distancia mínima promedio hasta una especie basal. Los asteriscos indican diferencias significativas entre ambas lagunas ($p < 0,01$).

| Propiedades | Aguas Claras | Aguas Turbias |
|---------------|--------------|---------------|
| S | 112 | 219 |
| L | 1658 | 1120 |
| L/S | 14,804 | 5,114 |
| C | 0,132 | 0,023 |
| T | 0,250 | 0,005 |
| I | 0,357 | 0,242 |
| B | 0,393 | 0,753 |
| NH | 0,214 | 0,041 |
| Mean.TL(*) | 2,040 | 1,386 |
| GenSD | 1,046 | 3,730 |
| VulSD | 0,716 | 1,279 |
| MSC(*) | 1,893 | 1,301 |
| pOm | 0,554 | 0,233 |
| CPL(*) | 1,950 | 2,118 |
| Clust(*) | 0,117 | 0,221 |
| NODF | 0,250 | 0,364 |
| ResourceCount | 84 | 218 |
| ConsumerCount | 68 | 54 |

La laguna de aguas turbias (SNE) muestra un 76% de especies basales (B) y menos de un 1% de especies superiores (T). Sin embargo, a pesar de la alta proporción de especies basales, la laguna presenta una baja proporción de herbívoros, o especies que se alimenta solo de especies basales (NH) y un 20% de omnívoros. En métricas topológicas, SNE muestra una alta variabilidad de presas por

especie (GenSD), un nivel trófico promedio (mean.TL) significativamente menor que BRA, cadenas más largas (CPL), mayor coeficiente de clustering (Clust), una distancia más corta hasta una especie basal (MSC) y muestra una red más anidada (NODF).

Por su parte, la laguna de aguas claras, Braasemmermeer, muestra menos nodos, mayor conectancia y una alta cantidad de vínculos por especie. Al mirar las proporciones de especies basales, intermedias y superiores, se ve que las especies están repartidas en proporciones similares, cercanas al tercio para cada grupo, con una leve mayoría de especies basales. El nivel trófico promedio es 2, lo que muestra

la preponderancia de especies intermedias. Cabe destacar que los indicadores de clustering y de anidamiento fueron menores que en la laguna de aguas turbias, lo que será discutido más adelante.

Ahora, al realizar una inspección gráfica a ambas redes (Figs. 19 y 20), se pueden apreciar claramente las diferencias. La laguna de aguas claras muestra cierta proporcionalidad –casi 1/3 de las especies perteneciendo a cada nivel trófico (Basal, Intermedio y Superior)– entre los distintos niveles tróficos. El fitoplancton, las algas bentónicas y las macrófitas se agrupan entre las especies basales, el zooplancton y el macro-bentos están claramente ubicados en el nivel intermedio y las aves y peces se agrupan en los niveles superiores. Por su parte, la laguna de aguas turbias muestra una gran base de fitoplancton, algas bentónicas y macrófitas. Al subir al estado intermedio, se ve una pronunciada “cintura” en la red trófica, donde solo 6 especies unen la gran “corona” de especies basales con los grupos tróficos superiores. Llama la atención la casi ausencia de especies superiores (ver Tabla 5). A simple vista, es esta red la que aparece como la más vulnerable, un resultado de cierta manera inesperado, considerando la estabilidad del estado turbio una vez que aparece (Marin et al, 2009). Este tema es analizado en profundidad en la discusión general de esta tesis.

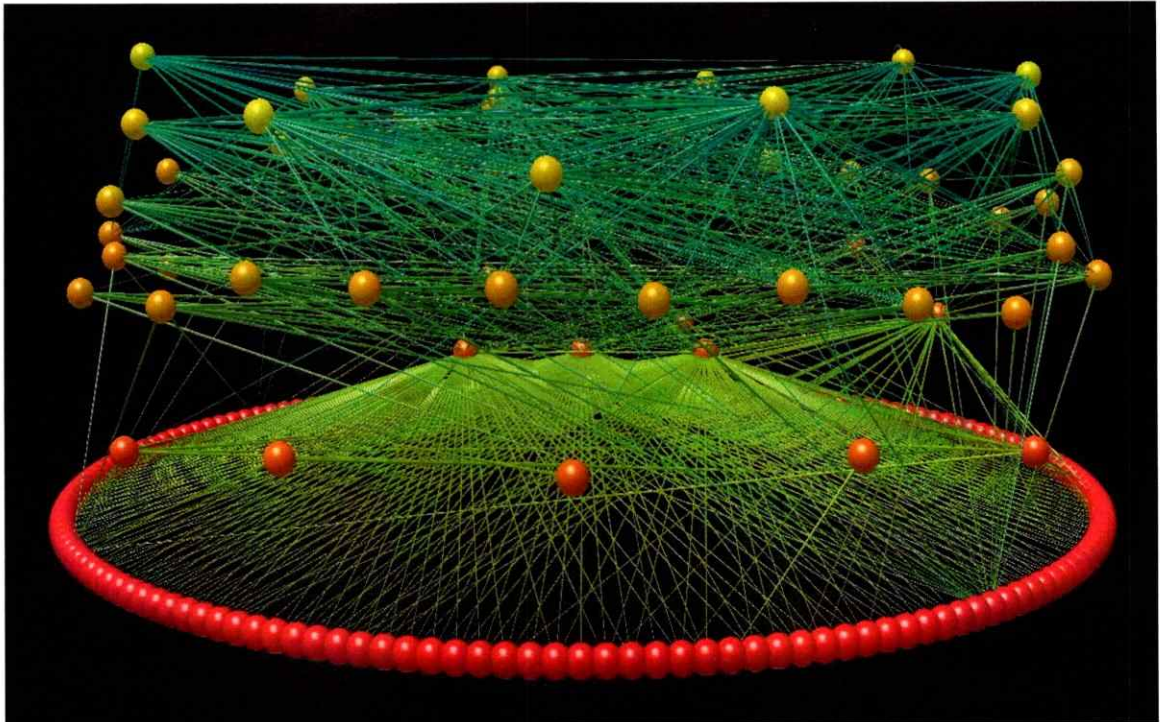


Figura 19: Red trófica de la Laguna de aguas turbias Sneekermeer. Cada nodo representa una especie, los links relaciones depredador presa. Los colores indican el nivel trófico. La figura fue realizada con el software Network3D (Yoon et al, 2004; Williams, 2010)

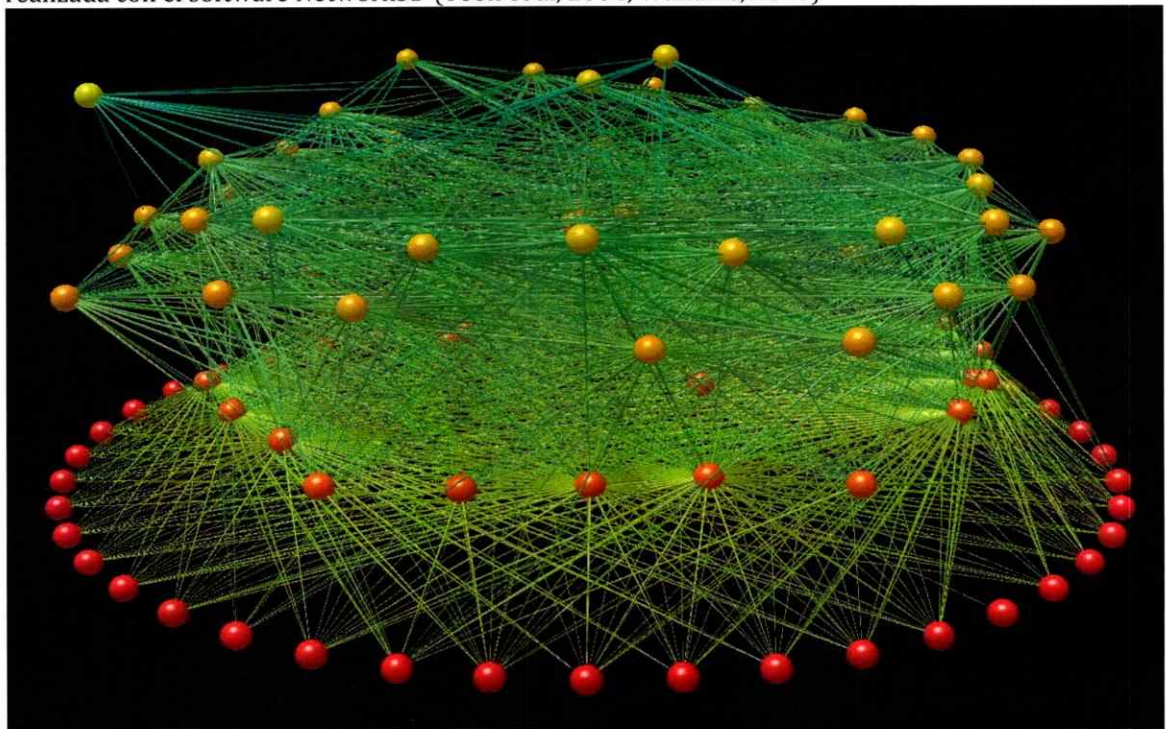


Figura 20: Red trófica de la Laguna de aguas claras Braasemmermeer. Cada nodo representa una especie, los links relaciones depredador presa. Los colores indican el nivel trófico. La figura fue realizada con el software Network3D (Yoon et al, 2004; Williams, 2010).

CAPITULO 4

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Discusión.

Los resultados de esta tesis confirman diversos aspectos del marco teórico sobre el que fue desarrollada. En particular, respecto a la existencia de diversos estados estables en lagunas de aguas someras, las principales causas del cambio y también sobre el debate diversidad-estabilidad. También es un ejemplo de la potencia del análisis de redes ecológicas, y como este otorga una perspectiva sistémica de los sistemas ecológicos, la “escala básica” de análisis en ecología según Jørgensen y Muller (2000).

En el primer capítulo, un análisis a gran escala de más de 180 lagunas, demostró la existencia de al menos dos estados alternativos en lagunas de aguas someras. Mediante un análisis de coherencia sistémica con la teoría de cambios de estado en aguas someras, se pudo ver cómo cambió la dinámica de estos ecosistemas a valores menores y mayores al metro de transparencia y cómo la cobertura de macrófitas sumergidas, que mostró un máximo a dicho nivel de transparencia (e.g. 1 m), aparece como un factor determinante del cambio. Sin embargo, esta respuesta no se observó para todos los géneros de macrófitas sumergidas (Capítulo 1), mostrando la importancia de la identidad del componente en una red trófica o un ecosistema. Así, los cambios de estado en lagunas someras ocurrirían producto de cambios abruptos en la dominancia de diferentes productores primarios, una suerte de sucesión de estados alternativos (Schmitz et al, 2006); fitoplancton, macrófitas sumergidas o macrófitas flotantes (Scheffer & Van Nes, 2007). La

predominancia de lagunas en estado turbio estaría explicada por la ventaja competitiva que tiene el fitoplancton frente a las macrófitas sumergidas en la tasa de captación de nutrientes en lagunas con alto contenido de éstos (Scheffer, 2004).

En el capítulo 2, se presenta una nueva metodología o estrategia de modelación para la reconstrucción de redes tróficas a partir de listas de especies, bases de datos y bibliografía, basada en la desarrollada por Dunne y colaboradores (2008) para reconstruir redes del Cámbrico. Este trabajo es el primer intento de aplicar la metodología a redes tróficas contemporáneas y tiene una modificación importante; un portal de modelación colaborativa de redes ecológicas. Este elemento supera una dificultad del método de Dunne, el acceso al conocimiento de expertos, totalmente dependiente del investigador y sus contactos. Sin embargo, es importante reconocer las dificultades que se han experimentado para lograr la participación de expertos en este portal.

El método genera redes tróficas con características bastante similares a las producidas mediante métodos 100% empíricos, a una fracción del tiempo y coste requerido mediante trabajo de terreno. Para una discusión más extensa al respecto, ver capítulo 2.

Luego, al comparar las redes trófica de cada estado alternativo en lagunas someras (Capítulo 3), se ven claras diferencias entre los dos estados, pudiendo definir dos identidades topológicas para cada uno. Esta fue una de las hipótesis de esta investigación. El estado de aguas claras presenta una red con alta conectancia, alto

número de links por especie, menos especies, alta proporcionalidad entre la diversidad y cantidad de cada nivel trófico y una gran proporción de omnívoros. Además presenta una topología más estable a la eliminación aleatoria de nodos (Fig. 21).

Por su parte el estado de aguas turbias muestra una baja conectividad, alto número de especies, una gran presencia de especies basales (+70%) pero pocos herbívoros, una baja proporción de especies intermedias y casi ninguna especie superior. En términos generales, la red de aguas turbias parece el resultado de un crecimiento desproporcionado de especies basales. Es lo que se espera de sistemas altamente perturbados y con exceso de nutrientes, mostrando un crecimiento desproporcionado, o inorgánico. Es también la topología más inestable a remoción de especies (Fig. 21).

En este sentido, destaca la gran diferencia entre las especies bentónicas de cada laguna, lo que sugiere una explicación para la importancia de las macrófitas sumergidas en todo este proceso de cambio, que estaban representadas con unas pocas especies en cada laguna. Además, explicaría la resiliencia de la laguna que ha mantenido su estado claro a pesar de altas concentraciones de fósforo. Este tipo de vegetación, además de alterar varios factores abióticos del ecosistema, como la resuspensión de sedimentos, el efecto del viento y oxigenando los sedimentos, funciona como refugio y hábitat para el zooplancton y macro-bentos (Scheffer, 2003). Esta función, de ingeniero ecosistémico, había sido propuesta antes (Yarrow

et al, 2008), pero hasta este trabajo la importancia de esta función no había sido puesta en contexto. Esta función de adecuación de hábitat generada por las macrófitas sumergidas, permite que el zooplancton y bentos efectúe un control "top-down" sobre el fitoplancton, lo que estaría provocando que la laguna Braassemmermeer se mantenga en estado claro a pesar de tener altos niveles de nutrientes. La importancia del control top-down en los niveles inferiores de la red más estable, confirma los resultados de trabajos anteriores (Jeppesen et al, 1997; Van Donk & De Bunk, 2002). Así, las macrófitas logran aumentar su ventaja competitiva frente al fitoplancton al generar un hábitat para los controladores naturales de su competencia. Recientemente, existe además evidencia de efectos alelopáticos de ciertas macrófitas sobre el fitoplancton (Vanderstukken et al, 2011). También se explicaría el efecto catastrófico que tiene la introducción de peces bentívoros -como la carpa- en lagunas someras. La introducción de este tipo de peces ha sido la causa del cambio de un estado claro a un estado turbio (Zambrano et al, 2001)

Respecto al debate estabilidad-diversidad, esta tesis entrega varios resultados interesantes, apoyando ciertos aspectos de ambas visiones (MacArthur, 1954, McCann, 2000; May, 1973) y en oposición a otros (Pimm, 1984). La red más estable, la de aguas claras, resultó ser aquella la de menor cantidad componentes, pero mejor conectados. Además, la red más estable es aquella que tiene una mayor diversidad dentro de cada grupo trófico, apoyando la noción de MacArthur (1954),

donde una comunidad más compleja permite disipar mejor una perturbación –el exceso de nutrientes.

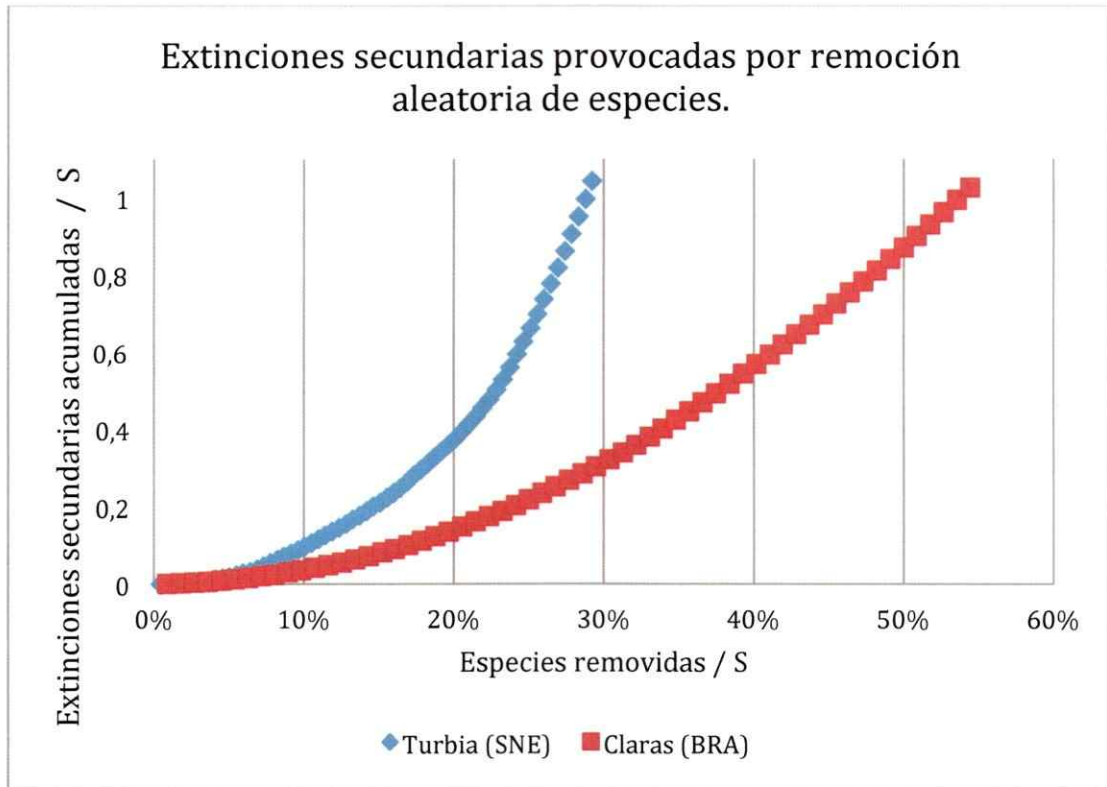


Figura 21: Resultados de experimentos de remoción aleatoria de especies y las extinciones secundarias que provoca. Cada punto es el promedio de 100 remociones aleatorias.

En este caso, la eutrofización (perturbación) parece ser resistida gracias a un bentos complejo y diverso. También aporta evidencia apoyando las hipótesis sobre el efecto de seguro o redundancia (McCann, 2000). Estos resultados son contrarios al trabajo de Pimm (1984), donde sugiere que los sistemas más estables serían aquellos con pocas especies y baja conectancia.

Estos resultados sugieren que sistemas complejos sería estables en la medida que tengan alta conectividad (Dunne et al, 2002), cierta proporcionalidad entre los diferentes niveles tróficos y en el caso particular de este tipo de lagunas, interacciones fuertes hacia los niveles basales (de Ruiter et al, 1995) para controlar los efectos de la eutrofización. Es decir, habrían ciertas condiciones para la existencia de las comunidades complejas que observamos empíricamente. Así, la complejidad sería el resultado de redes estables, y no la causa, en línea con los resultados de May (1973), donde comunidades complejas de interacciones aleatorias tenían una probabilidad de existencia cercana a cero.

Ahora, según toda la evidencia recopilada y literatura revisada en esta tesis, ¿cuáles serían los pasos que llevarían a una laguna de un estado claro a un turbio, y por qué se presenta la paradoja de que, el estado turbio de una laguna es tan estable?

La evidencia y teoría sobre cambios de estado en lagunas someras establece al fósforo como el principal responsable, y los resultados de este trabajo de cierta forma lo corroboran, aunque con ciertas diferencias. Según la teoría sobre resiliencia de estos sistemas (Scheffer et al, 2001), el aumento de nutrientes afecta "invisiblemente" la resiliencia del estado claro, hasta pasar un umbral, por sobre el cual el estado claro ve superada su capacidad de resistir esa cantidad de nutrientes y éste cambia a estado turbio. Los resultados de este trabajo sugieren que esto no es así. No es que exista un valor umbral para el fósforo -como si existe para la transparencia. Simplemente, en la constante competencia entre los diferentes

productores primarios excluyentes entre sí –como el fitoplancton y las macrófitas sumergidas-, el alto contenido de nutrientes es una ventaja *constante* para el fitoplancton. Está siempre latente la posibilidad de que haya un florecimiento y aspectos como la estación del año, temperatura, eventos climáticos extremos, sobre-explotación por herbívoros, cambios drásticos en el nivel del agua o cualquier evento que afecte la sobrevivencia de las macrófitas sumergida, favorecen la aparición de floraciones algales. Una vez que esto pasa, las macrófitas mueren por sombramiento y comienza un ciclo de retroalimentación positiva de expansión del estado turbio –por resuspensión de sedimentos-, ocupando toda la superficie de la laguna en poco tiempo. Este proceso también disminuye el oxígeno en los sedimentos y disminuye la diversidad del bentos

Además de lo visto al comparar ambas redes tróficas, hay dos líneas de evidencia que apoyan este mecanismo para los cambios de estado. Primero, si existiera un umbral de nutrientes, no existirían lo que en el Capítulo 1 se presentó como el estado “hiper-claro”. Hay lagunas someras de aguas claras –con más de 2 metros de transparencia- con alto contenido de nutrientes, como la analizada en el Capítulo 3. Segundo, hay varios casos donde el cambio de estado no ocurre por nutrientes, si no por las causas recién mencionadas –cambios en el nivel del agua, tormentas, temperaturas bajo cero, etc. (Marin et al, 2009).

De esta manera, más que seguir intentando predecir cuándo ocurrirá el cambio, la propuesta de esta tesis es que se deben analizar y revisar, para cualquier cambio de

estado, los factores y procesos que afectan o determinan la dominancia de las diferentes especies que dominan el nivel trófico más bajo, los productores primarios (PP). Esto tiene mucho sentido bajo el lente de la termodinámica. Si vemos las redes tróficas como sistemas de disipación de energía (Jørgensen et al, 2007), “enchufados” al Sol por los productores primarios, es improbable que al cambiar de “enchufe” se mantenga la misma estructura. Cada especie de productor primario tiene diferentes tasas de consumo y de eficiencia en la transformación de la energía y la cadena trófica completa debe acomodarse a eso (Rooney et al, 2006). Desde esta perspectiva, la diversidad de los diferentes niveles tróficos, implicaría diferentes vías de energía hacia los niveles superiores del sistema, aumentando la estabilidad del ecosistema.

Todos los cambios de estado involucran un cambio en los PP entre ambos estados alternativos (Scheffer et al, 2001) y son los factores que afectan la competencia entre estas especies lo que determinaría el cambio. En el caso de las lagunas someras, un factor determinante es la especie de macrófitas sumergidas presente en la laguna. Cada especie tiene diferentes vulnerabilidades y ventajas frente a la “amenaza” del fitoplancton. Algunas son sensibles a la desecación (Yarrow et al, 2008), otras provocan efectos alelopáticos sobre el fitoplancton (Vanderstukken et al, 2011). La profundidad de la laguna, su posición respecto al viento predominante en el área y el tipo de sedimentos del fondo también son importantes en el establecimiento de las macrófitas sumergidas. La profundidad ideal está en el rango entre 60 cm y 1.5 m. Menos profundidad y la laguna es muy sensible a resuspensión

por viento, más profundidad dificulta el establecimiento de las macrófitas. Otro aspecto importante es su capacidad para proveer buen hábitat para el bentos y el zooplancton, y aquí algunos aspectos de la morfología y fisiología de la macrófita sumergida son importantes, como la capacidad para oxigenar el sedimento o otorgar refugio al zooplancton (Van Donk & De Bunk, 2002)

Resiliencia en lagunas someras.

Entonces, cumpliendo con los objetivos de esta tesis y según la hipótesis de este trabajo ¿es posible establecer una medida de resiliencia?

La propuesta de este trabajo es que sí. Pero como en todo sistema ecológico y sobre todo al ser una propiedad sistémica, esta es una propiedad multi-escalar, o con una dimensión general y una particular (Folke et al, 2010). A nivel sistémico y general, la resiliencia estaría relacionada con la conectividad, la proporcionalidad de los distintos niveles tróficos y por la diversidad funcional de la red trófica, apoyando propuestas anteriores sobre el tema (MacArthur, 1954; Nystrom et al, 2008; Janssen et al, 2006; McCann, 2000).

Luego, a nivel más específico, la identidad de los nodos de la red trófica adquiere una importancia muchas veces subestimada. Por ejemplo, no da lo mismo la especie de macrófitas sumergida (Capítulo 1) y la resiliencia de todo un ecosistema de aguas someras en estado claro puede depender de aspectos de la fisiología de la planta, como su resistencia a bajas temperaturas. Otro ejemplo es que tampoco da lo mismo las especies de zooplancton en una red, pues sus adaptaciones al estado

de aguas turbias puede también ser responsable de la dificultad de alterar el estado turbio (Marin et al, 2009), a pesar de ser la red menos estable.

Como reflexión final, si queremos alguna vez resolver la complejidad de los ecosistemas, o mejorar nuestra comprensión de su dinámica, es importante tener en cuenta la contingencia del sistema –es decir, considerar la identidad de la especie *i* en el ecosistema *x* en un momento *t*- (Schmitz, 2010). Tanto en el caso de la medida de resiliencia, como los mecanismos detrás de un cambio de estado, la *identidad* de los componentes del ecosistema son claves al momento de intentar entender su estado y dinámica.

Bibliografía

1. Allesina S, Alonso D, Pascual M (2008) A general model for food web structure. *Science (New York, N Y)* 320:658-61
2. Allesina S, Bodini A (2004) Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions. *J Theor Biol* 230:351-8
3. Allesina S, Pascual M (2009) Food web models: a plea for groups. *Ecology letters* 12:652-62
4. Allesina S, Pascual M (2009) Googling food webs: can an eigenvector measure species' importance for coextinctions? *PLoS computational biology* 5:e1000494
5. Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* <http://dx.doi.org/10.1038/nature10832>
6. Amaral LA, Scala A, Barthelemy M, Stanley HE. 2000. Classes of small-world networks. *Proc Natl Acad Sci US A* 97: 11149-11152.
7. Araujo MS, Martins EG, Cruz LD, Fernandes FR, Linhares AX, dos Reis SF, Guimaraes PR (2010) Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos* 119:81-88
8. Bai ZG, Dent DL, Olsson L, Schaepman ME (2008) Proxy global assessment of land degradation. *Soil Use and Management* 24:223-234
9. Barabasi AL (2009) Scale-Free networks: A decade and beyond. *Science* 325:412-413.

10. Barrat A, Barthelemy M, Pastor-Satorras R, Vespignani A. 2004. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 3747-3752.
11. Bascompte J (2010) Structure and dynamics of ecological networks. *Science* 329:765
12. Beisner B, Haydon D, Cuddington K (2003) Alternative stable states in ecology. *Front Ecol Environ* 1:376–382
13. Belgrano A (2005) *Aquatic food webs: an ecosystem approach*. Oxford University Press
14. Blindow I, Hargeby A, Wagner BMA, Andersson G. 2000. How important is the crustacean plankton for the maintenance of water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation? *Freshwater Biology* 44: 185-197.
15. Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology* 89:3387–3399
16. Bodin Ö, Prell C (2011) *Social Networks and Natural Resource Management: Uncovering the Social Fabric of Environmental Governance* [Paperback]. Cambridge University Press
17. Bolnick DI, Yang LH, Fordyce J a, Davis JM, Svanbäck R (2002) Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology* 83:2936-2941

18. Brönmark C, Brodersen J, Chapman BB, Nicolle A, Nilsson PA, Skov C, Hansson L-A (2010) Regime shifts in shallow lakes: the importance of seasonal fish migration. *Hydrobiologia* 646:91-100
19. Brose U (2010) Improving nature conservancy strategies by ecological network theory. *Basic and Applied Ecology* 11:1-5
20. Carpenter S, Walker B, Anderies JM, Abel N. 2001. From Metaphor to Measurement: Resilience of What to What? *Ecosystems* 4: 765-781.
21. Carpenter SR, Brock W a (2006) Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecol Lett* 9:311-8
22. Carpenter SR, Cole JJ, Pace ML, Batt R, Brock W a, Cline T, Coloso J, Hodgson JR, Kitchell JF, Seekell D a, Smith L, Weidel B (2011) Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science* 332:1079-82
23. Carpenter SR, Lathrop RC (2008) Probabilistic Estimate of a Threshold for Eutrophication. *Ecosystems* 11:601-613
24. Costanza R, Jorgensen SE, 2002. Understanding and Solving Environmental Problems in the 21st Century: Toward a New, Integrated Hard Problem Science. Elsevier Science.
25. Crutzen PJ (2002) Geology of mankind. *Nature* 415:23
26. çScheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18:648-656

27. de Ruiter PC, Wolters V, Moore JC, Melville-Smith K, 2005. Dynamic Food Webs: Multispecies Assemblages, Ecosystem Development, and Environmental Change. Academic Press.
28. Delgado LE, Marín VH, Bachmann PL, Torres-gomez M (2009) Conceptual Models for Ecosystem Management through the Participation of Local Social Actors : the Ríó Cruces Wetland Conflict. Ecology And Society 14
29. DeYoung B, Barange M, Beaugrand G, Harris R, Perry RI, Scheffer M, Werner F (2008) Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. Trends Ecol Evol 23:402-9
30. Dunne J, Williams R, Martinez N (2004) Network structure and robustness of marine food webs. Marine Ecology Progress Series 273:291-302
31. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 99:12917-22
32. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. Ecology Letters 5:558-567
33. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND, Wood R a, Erwin DH (2008) Compilation and network analyses of cambrian food webs. PLoS biology 6(102)

34. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND, Wood RA, Erwin DH (2008)
Compilation and network analyses of Cambrian food webs. *PLoS Biol* 6(4):
e102. doi:10.1371/journal.pbio.0060102
35. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Food-web structure and network
theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National
Academy of Sciences* 99: 12917-12922.
36. Eklof A (2011) Relevance of evolutionary history for food web structure.
Proceedings of the Royal Society of London, Series B In Press
37. Fath BD, Scharler UM, Ulanowicz RE, Hannon B. 2007. Ecological network
analysis: network construction. *Ecological Modelling* 208: 49-55.
38. Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling
CS. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem
Management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 557-
581.
39. Folke C, Carpenter SR, Walker B, Scheffer M, Chapin T, Rockström J (2010)
Resilience thinking: integrating resilience, adaptability and transformability.
Ecology and Society 15:20
40. Geest GJ, Coops H, Scheffer M, Nes EH (2007) Long Transients Near the
Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water
Levels. *Ecosystems* 10:37-47
41. Girvan M, Newman MEJ. 2002. Community structure in social and biological
networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 7821-7821.

42. Goldwasser L, Roughgarden J (1997) Sampling Effects and the Estimation of Food-Web Properties. *Ecology* 78:41
43. Gunderson LH, Allen CR, Holling CS (2009) Foundations of ecological resilience. Island Press
44. Gunderson LH, Holling CS, 2002. Panarchy: Understanding Transformations In Human And Natural Systems. Island Press.
45. Gunderson LH, Pritchard L, 2002. Resilience and the Behavior of Large-Scale Systems. Island Press.
46. Gunderson LH. 2000. Ecological resilience--in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 425-439.
47. Guttal V, Jayaprakash C (2007) Impact of noise on bistable ecological systems. *Ecol Modell* 201:420-428
48. Holling CS. 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 4: 1-23.
49. Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology* 22, 415-427.
50. Ibelings BW, Portielje R, Lammens EHRR, Noordhuis R, Berg MS, Jooisse W, Meijer ML (2007) Resilience of Alternative Stable States during the Recovery of Shallow Lakes from Eutrophication: Lake Veluwe as a Case Study. *Ecosystems* 10:4-16
51. Ings TC, Montoya JM, Bascompte J, Blüthgen N, Brown L, Dormann CF, Edwards F, Figueroa D, Jacob U, Jones JI, Lauridsen RB, Ledger ME, Lewis

- HM, Olesen JM, van Veen FJF, Warren PH, Woodward G (2009) Ecological networks--beyond food webs. *The Journal of animal ecology* 78:253-69
52. Jamakovic A, Uhlig S 2008 On the relationships between topological measures in real-world networks. *Networks and Heterogeneous Media* 3: 345-345
53. Jamakovic A. 2008. Characterization of Complex Networks: Application to Robustness Analysis. Tesis Doctoral, Universidad Tecnica de Delft.
<http://repository.tudelft.nl/view/ir/uuid%3A1ad87d96-5c2d-4463-957e-e104495b05cb/>
54. Janssen MA, Bodin Ö, Anderies JM, Elmqvist T, Ernstson H, McAllister RRJ, Olsson P, Ryan P (2006) Toward a network perspective of the study of resilience in social-ecological systems. *Ecology and Society* 11:15
55. Jeppesen E, Jensen JP, Søndergaard M, Lauridsen T, Pedersen LJ, Jensen L (1997) Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342:151-164
56. Jeppesen E, Søndergaard M, Jensen JP, Mortensen E, Hansen AM, Joergensen T. 1998. Cascading Trophic Interactions from Fish to Bacteria and Nutrients after Reduced Sewage Loading: An 18-Year Study of a Shallow Hypertrophic Lake. *Ecosystems* 1: 250-267.
57. Jordan F, Scheuring I. 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews* 1: 139-172.

58. Jørgensen SE, Fath B, Bastianoni S, Marques J, Muller F, Nielsen SN, Patten B, Tiezzi E, Ulanowicz R (2007) *A new ecology: Systems Perspective*.
59. Jørgensen SE, Muller F, 2000. *Handbook of Ecosystem Theories and Management*. CRC Press.
60. Junker BH, Schreiber F, 2008. *Analysis of Biological Networks (Wiley Series in Bioinformatics)*. Wiley-Interscience New York, NY, USA.
61. Knapp R (1984) *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science: relevé surveys, "Vegetationsaufnahmen," floristic analysis of plant communities*. Springer
62. Krause AE, Frank KA, Mason DM, Ulanowicz RE, Taylor WW. 2003. *Compartments revealed in food-web structure*. *Nature* 426: 282-285.
63. Lafferty KD, Allesina S, Arim M, Briggs CJ, De Leo G, Dobson AP, Dunne J a, Johnson PTJ, Kuris AM, Marcogliese DJ, Martinez ND, Memmott J, Marquet P a, McLaughlin JP, Mordecai E a, Pascual M, Poulin R, Thieltges DW (2008) *Parasites in food webs: the ultimate missing links*. *Ecology letters* 11:533-46
64. Levin SA, Lubchenco J (2008) *Resilience, Robustness, and Marine Ecosystem-based Management*. *BioScience* 58:27
65. Madsen JD, Chambers PA, James WF, Koch EW, Westlake DF. 2001. *The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes*. *Hydrobiologia* 444: 71-84.
66. Marín VH, Tironi A, Delgado LE, Contreras M, Novoa F, Torres-Gómez M, Garreaud R, Vila I, Serey I (2009) *On the sudden disappearance of Egeria*

- densa from a Ramsar wetland site of Southern Chile: A climatic event trigger model. *Ecol Modell* 220:1752-1763
67. Maslov S, Sneppen K, 2002. Specificity and Stability in Topology of Protein Networks.
68. May, RM. 1974. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press.
69. Mazzeo N, Rodriguez-Gallego L, Kruk C, Meerhoff M, Gorga J, Lacerot G, Quintans F, Loureiro M, Larrea D, Garcia-Rodriguez F. 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506: 591-602.
70. McCann KS (2000) The diversity-stability debate. *Nature* 405:228-33
71. Melian CJ, Bascompte J. 2004. Food Web Cohesion. *Ecology* 85: 352-358.
72. Milo R, Shen-Orr S, Itzkovitz S, Kashtan N, Chklovskii D, Alon U. 2002. Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks. *Science* 298: 824-824.
73. Montoya JM, Pimm SL, Sole RV. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.
74. Moss B, McKee D, Atkinson D, Collings SE, Eaton JW, Gill AB, Harvey I, Hatton K, Heyes T, Wilson D. 2003. How important is climate? Effects of warming, nutrient addition and fish on phytoplankton in shallow lake microcosms. *Journal of Applied Ecology* 40: 782-792.

75. Newman MEJ (2003) The structure and function of complex networks. *SIAM review*:167-256
76. Novak M, Wootton JT, Doak DF, Emmerson M, Estes JA, Tinker MT (2011) Predicting community responses to perturbations in the face of imperfect knowledge and network complexity. *Ecology* 92:836-846
77. Nyström M, Graham N a J, Lokrantz J, Norström a V (2008) Capturing the cornerstones of coral reef resilience: linking theory to practice. *Coral Reefs* 27:795-809
78. Odum EP, 1997. *Ecology: A Bridge Between Science and Society*. Sinauer Associates.
79. Pickett STA, Cadenasso ML. 2002. The Ecosystem as a Multidimensional Concept: Meaning, Model, and Metaphor. *Ecosystems* 5: 1-10.
80. Pires MM, Guimarães PR, Araújo MS, Giaretta a a, Costa JCL, Dos Reis SF (2011) The nested assembly of individual-resource networks. *The Journal of animal ecology* 80:896-903
81. Pot R (2010) Situation and trends in the Dutch water quality of lakes and ponds. Research report for Rijkswaterstaat Water Service. Lelystad
82. Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 345-353.
83. R Development Core Team (2011) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.

84. Resilience Alliance; Santa Fe Institute (2004) Thresholds and alternate states in ecological and social-ecological systems.
85. Rockström J, Steffen W, Noone K, Persson Å, Chapin FS, Lambin EF, Lenton TM, Scheffer M, Folke C, Schellnhuber HJ, others (2009) A safe operating space for humanity. *Nature* 461:472-475
86. Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC (2006) Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442:265-9
87. Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.
88. Rooney N, McCann KS, Moore JC. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*.
89. Ruiters PCD, Neutel A-margriet, Moore JC, Series N, Sep N (2008) Energetics, Patterns of Interaction Strengths, and Stability in Real Ecosystems. *Ecosystems* 269:1257-1260.
90. Sasaki T, Lauenroth WK (2011) Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia* 166:761-8
91. Scheffer M (2004) *Ecology of shallow lakes*. Springer
92. Scheffer M, Carpenter S, Foley J a, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-6
93. Scheffer M, Holmgren M, Brovkin V, Claussen M. 2005. Synergy between small-and large-scale feedbacks of vegetation on the water cycle. *Global Change Biology* 11: 1003-1012.

94. Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol* 8:275-9
95. Scheffer M, Jeppesen E. 2007. Regime Shifts in Shallow Lakes. *Ecosystems* 10: 1-3.
96. Scheffer M, Szabo S, Gagnani A, Van Nes EH, Rinaldi S, Kautsky N, Norberg J, Roijackers RMM, Franken RJM (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:4040-5
97. Scheffer M, van Nes EH. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455-466.
98. Schmitz OJ (2010) *Resolving Ecosystem Complexity*. Princeton University Press
99. Schmitz OJ, Kalies EL, Booth MG (2006) Alternative Dynamic Regimes and Trophic Control of Plant Succession. *Ecosystems* 9:659-672
100. Sinha S, Tripathi T, Chowdhury D, Arizmendi F, Zquette DH, Kleinlogel S, White AG, Haines BM, Aranson IS, Berlyand L. 2008. From Network Structure to Dynamics and Back Again: Relating dynamical stability and connection topology in biological complex systems. Arxiv preprint arXiv:0804.0977
101. Sinha S. 2005. Complexity vs. stability in small-world networks. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 346: 147-153.

102. Sole RV, Montoya JM. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 268: 2039-2045.
103. Solomon S, Plattner G-K, Knutti R, Friedlingstein P. 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 1704-1709.
104. Stephen D, Balayla DM, Becares E, Collings SE, Fernandez-Alaez C, Fernandez-Alaez M, Ferriol C, Garcia P, Goma J, Gyllstrom M. 2004. Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: introduction to a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology* 49: 1517-1524.
105. Strogatz SH. 2001. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-276.
106. Tanner CC, Clayton JS, Wells RDS. 1993. Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Botany* 45: 299-310.
107. Tansley AG. 1935. *The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms*. *Ecology* 16: 284-307.
108. Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science (New York, N Y)* 329:853-6
109. Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle D a (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363

110. Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J (2010) Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation* 143:2270-2279
111. Ulanowicz RE (2009) The dual nature of ecosystem dynamics. *Ecological Modelling* 220:1886-1892.
112. Ulanowicz RE. 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry* 28: 321-339.
113. Van Donk E, Van De Bund WJ (2002) Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto-and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72:261-274
114. Vanderstukken M, Mazzeo N, Van Colen W, Declerck SAJ, Muylaert K (2011) Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*: a mesocosm study. *Freshwater Biology* 56:1837-1849
115. Vermaat JE, Dunne J a, Gilbert AJ (2009) Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90:278-82
116. Walker B, Meyers JA (2004) Thresholds in ecological and socialecological systems: a developing database. *Ecology and Society* 9:3
117. Walker B, Salt D, 2006. *Resilience Thinking: Sustaining Ecosystems and People in a Changing World*. Island Press.
118. Watts DJ, Strogatz SH. 1998. Collective dynamics of small-world'networks. *Nature* 393: 409-410.

119. Wey T, Blumstein DT, Shen W, Jordán F (2008) Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality. *Animal Behaviour* 75:333-344
120. Williams RJ, Martinez ND (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404:180-3
121. Williams, R. J. 2010. Network3D Software. Microsoft Research, Cambridge, UK.
122. Wilmers CC. 2007. Understanding ecosystem robustness. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 504-506.
123. Yarrow M, Marín VH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F (2009) The ecology of *Egeria densa* Planchón (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Revista chilena de historia natural* 82:299-313
124. Zhou C, Kurths J. 2006. Hierarchical synchronization in complex networks with heterogeneous degrees. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* 16: 015104-015104.