

# Complejidad y estabilidad en redes tróficas: un análisis de redes empíricas

TOMÁS I. MARINA<sup>1</sup> & NATHAN COLBRUNN<sup>2</sup>

1. <https://orcid.org/0000-0002-9203-7411>

2. <https://orcid.org/0009-0004-7950-5286>

## OPEN ACCESS

### Recibido:

26/02/2023

### Revisado:

04/08/2023

### Aceptado:

11/08/2023

### Publicado en línea:

06/09/2023

### Editor en Jefe:

Dr. Américo Montiel San Martín

ISSN 0718-686X



## RESUMEN

Las redes tróficas describen las interacciones presa-depredador que ocurren en un hábitat determinado. Son herramientas útiles para analizar la complejidad y la estabilidad, así como la relación entre estas propiedades, en ecosistemas naturales. En este trabajo se estudió la estabilidad, medida mediante la conectividad ( $C=L/S^2$ , donde  $S$  es el número de especies y  $L$  el número de interacciones), y la relación complejidad-estabilidad a través de 314 redes tróficas empíricas, considerando distintos ecosistemas (dulceacuícolas, marinos y terrestres) con un amplio rango de complejidad. Para esto se consideraron dos indicadores de estabilidad, modularidad y el índice 'Quasi-Sign Stability', que fueron evaluados de manera general mediante una prueba no paramétrica (Kruskal-Wallis), y por tipo de ecosistema mediante comparaciones pareadas post-hoc (prueba de Wilcoxon). Los resultados muestran diferencias significativas en los indicadores de estabilidad analizados según el tipo de ecosistema. Con base en la modularidad, el orden creciente de estabilidad fue: redes marinas, dulceacuícolas y terrestres; con base en el índice 'Quasi-Sign Stability': terrestres, marinas y dulceacuícolas. La relación complejidad-estabilidad fue diferente no solo de acuerdo al indicador de estabilidad considerado, sino también al tipo de ecosistema. De esta manera, se sugiere que es fundamental considerar la multidimensionalidad de la estabilidad al evaluarla específicamente y en el contexto de la relación complejidad-estabilidad en redes tróficas, al igual que el tipo de ecosistema.

Palabras clave: interacción presa-depredador, modularidad, 'Quasi-Sign Stability', ecosistema dulceacuícola, ecosistema marino, ecosistema terrestre.

## Complexity and stability in food webs: an empirical analysis

### Contribución de los autores

**T.I.M.:**  
conceptualización, análisis formal, administración del proyecto, supervisión, escritura del manuscrito original, revisión y edición.

**N.C.:** Curación de los datos, análisis formal, investigación.

### Conflicto de intereses:

Los autores declaran no tener conflictos de intereses de ningún tipo.

### Financiamiento:

Proyecto de Investigación Plurianual "¿Cuáles son los efectos de los cambios ambientales antropogénicos en las interacciones tróficas de las comunidades de los ecosistemas marinos en el gradiente latitudinal Atlántico Sudoccidental Antártida?" CONICET (cód. 11220210100907CO).

### ABSTRACT

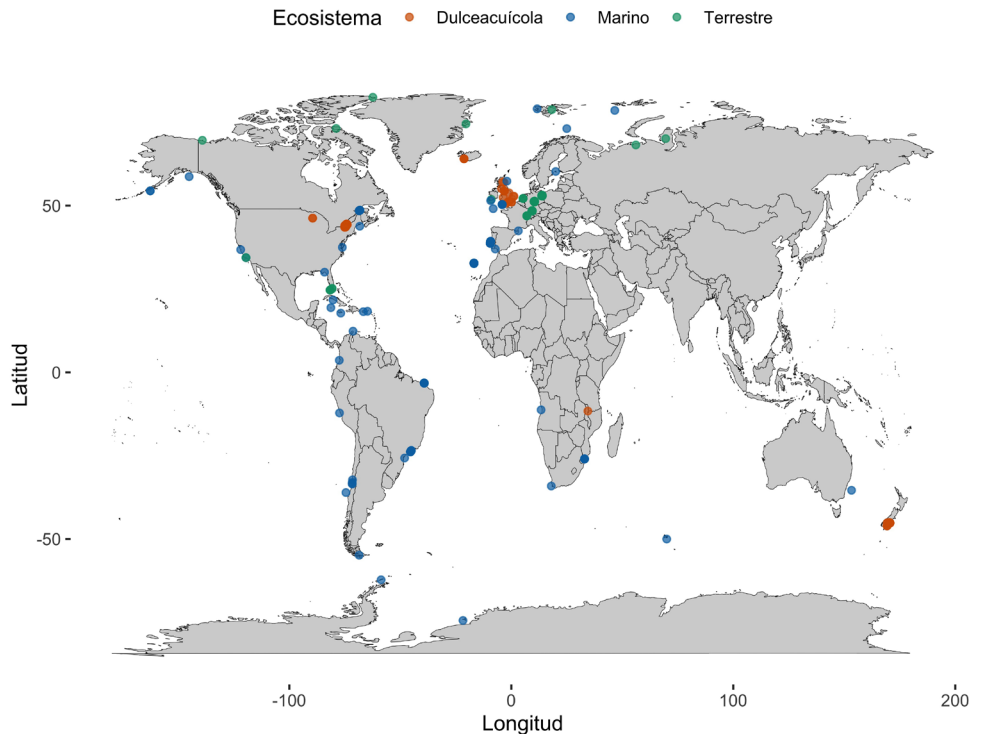
Food webs describe the predator-prey interactions that occur in a given habitat. They are useful tools for analyzing complexity and stability, as well as the relationship between these properties, in natural ecosystems. In this work we studied stability, measured as connectance ( $C=L/S^2$ , where  $S$  is the number of species and  $L$  the number of interactions), and the complexity-stability relationship in 314 empirical food webs considering different type of ecosystems (freshwater, marine and terrestrial) in a wide complexity range. For this we considered two indicators of stability, modularity and the 'Quasi-Sign Stability' index, which we evaluated generally using a non-parametric test (Kruskal-Wallis), and by ecosystem type applying post-hoc comparisons (Wilcoxon test). Our results show significant differences in the stability indicators analyzed according to the type of ecosystem. Based on modularity, the increasing order of stability was: marine, freshwater and terrestrial networks; based on the 'Quasi-Sign Stability' index: terrestrial, marine and freshwater. The complexity-stability relationship was different not only according to the stability indicator considered, but also the type of ecosystem. In this sense, we suggest that it is essential to consider the multidimensionality of stability when evaluating it specifically and in the context of the complexity-stability relationship in food webs, as well as the type of ecosystem.

Keywords: prey-predator interactions, modularity, Quasi-Sign Stability, freshwater ecosystem, marine ecosystem, terrestrial ecosystem.

### INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas naturales están compuestos por una gran diversidad de especies y sus interacciones. Una forma de abordar esta diversidad es mediante el concepto de red trófica, que describe la red de interacciones ecológicas (presa-depredador) que ocurren con más frecuencia entre especies en un ecosistema (Pascual & Dunne, 2005). Entender los patrones en la estructura y función de las redes ecológicas a escala local y global es crucial para comprender aspectos fundamentales y aplicados de la ecología y la biogeografía (Windsor *et al.* 2023). Particularmente la relación entre la complejidad y la estabilidad de las redes tróficas es de vital importancia para el mantenimiento y la conservación de todos los servicios naturales que brindan los ecosistemas (Montoya *et al.* 2003).

Fig. 1. Ubicación geográfica de las redes tróficas empíricas analizadas y tipo de ecosistema al que pertenecen (dulceacuicola = 81, marino = 160, terrestre = 73).



El estudio de la complejidad y la estabilidad en redes tróficas utilizando la teoría de redes comenzó en la década de 1970 con el análisis de comunidades terrestres y dulceacuícolas (Briand & Cohen, 1987; Cohen & Stephens, 1978; May, 1973). Durante esta época, May (1973) sugirió de manera teórica, la relación entre complejidad (analizada mediante la conectividad, es decir, el número de interacciones y el número de especies) y estabilidad, de esta manera a mayor conectividad de la red, menor estabilidad. Así se generó una contradicción entre la persistencia de ecosistemas naturales muy diversos (Naeem & Li, 1997; Paine, 1966) y la hipótesis de May. Con el advenimiento de redes tróficas empíricas de mayor resolución (*i.e.* mayor representación de especies biológicas que de grupos funcionales agregados), así como nuevas metodologías para estimar la estabilidad, el debate complejidad-estabilidad tomó relevancia como una línea de investigación en la ecología (Allesina & Tang, 2015; Jacquet *et al.* 2016; McCann, 2000; Mougi, 2022; Namba, 2015).

El debate complejidad-estabilidad sigue en discusión en la actualidad, hecho que se sustenta por los resultados contradictorios (Landi *et al.* 2018) y, sobre todo, por la multidimensionalidad del concepto de estabilidad (Dominguez-García *et al.* 2019; Donohue *et al.* 2016). El análisis de estabilidad en redes tróficas puede abordarse de manera directa e indirecta. En este último caso, existen ciertas propiedades estructurales de la red que se utilizan como indicadores de estabilidad ya que describen dimensiones de la misma, como la resistencia ante perturbaciones. Asimismo, el modularidad, es uno de estos indicadores, por lo que establece cuán fuerte es la cohesión, es decir, la cantidad de interacciones entre especies de un mismo módulo con respecto a otros módulos (Krause *et al.* 2003). Se espera que redes tróficas más modulares (*i.e.* con mayor cohesión), sean

más resistentes a perturbaciones debido a que los módulos actuarían previniendo la dispersión al resto de las especies de la red (Grilli *et al.* 2016). Existen otros indicadores, que analizan la estabilidad de manera directa. Uno de ellos es el índice 'Quasi-Sign Stability' (QSS), que analiza la estabilidad local de la red revelando la amplificación de pequeñas perturbaciones cerca del punto de equilibrio (Allesina & Pascual, 2008), de esta manera aborda la resiliencia de la red.

Recientemente se ha sugerido que una de las maneras para mejorar la comprensión entre complejidad y estabilidad es investigar las relaciones entre estas propiedades a través de diferentes escalas, como la local y regional, así como a través de los gradientes de complejidad de la red (Windsor *et al.* 2023). El presente trabajo tiene como objetivo general estudiar la estabilidad y la relación complejidad-estabilidad en redes tróficas empíricas considerando un rango amplio de complejidad y una variedad de ecosistemas. Para esto se analizaron dos propiedades de la estabilidad: modularidad e índice QSS. Estas propiedades se evaluaron de manera general, es decir sin considerar el tipo de ecosistema, y particularmente para ecosistemas dulceacuícolas, marinos y terrestres.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Base de datos

Se consideraron dos repositorios públicos de redes tróficas empíricas para construir la base de datos. Dichos repositorios han sido utilizados en diferentes trabajos de investigación (Brose *et al.* 2019; Marina *et al.* 2018; Perkins *et al.* 2022). Uno de los repositorios es 'GATEWAY' (Global daTabasE of traits and food Web Architecture) (Brose, 2018), y contiene información sobre 290 redes tróficas de distintas latitudes y ecosistemas. El otro repositorio está almacenado en el paquete de R 'multiweb', y contiene 29 redes tróficas complejas de ecosistemas marinos (Saravia, 2022, <https://github.com/lsaravia/multiweb>). Se descartaron aquellas redes tróficas que tenían más de un componente, es decir que presentaban grupos de especies tróficas desconectados entre sí. De acuerdo a los metadatos provistos por los repositorios, se clasificaron las redes de acuerdo al tipo de ecosistema: dulceacuícola, marino o terrestre.

La base de datos está compuesta por 314 redes tróficas empíricas, que varían de 10 a 521 en el número de especies y de 16 a 15.821 en el número de interacciones, y que pertenecen a ecosistemas dulceacuícolas ( $n = 81$ ), marinos ( $n = 160$ ) y terrestres ( $n = 73$ ) (Fig. 1).

### Propiedades de complejidad y estabilidad

Existen diferentes propiedades que caracterizan la complejidad de una red trófica. Éstas son: el número de especies ( $S$ ), el número de interacciones ( $L$ ), la densidad de interacciones ( $L/S$ ) y la conectividad ( $L/S^2$ ) (Martínez, 1992). En este trabajo se consideró la conectividad como propiedad resumen de la complejidad, porque tiene en cuenta ambos componentes de una red, las especies y sus interacciones, y revela la proporción de interacciones reales con respecto a la posible cantidad de interacciones (Dunne *et al.* 2002).

Para analizar la estabilidad de las redes tróficas se tuvieron en cuenta dos propiedades: 1) modularidad y 2) índice 'Quasi-Sign Stability'. La modularidad caracteriza la fuerza, en cantidad de interacciones, con la que ciertas especies se conectan entre sí formando grupos

(módulos) con respecto a especies de otros grupos. Redes más modulares son más estables, ya que los módulos previenen la dispersión de perturbaciones a lo largo de la red (Grilli *et al.* 2016; Stouffer & Bascompte, 2011). Se calcula como la diferencia entre las interacciones reales y las esperadas dentro de los módulos dividida por el número total de interacciones. Se usó el algoritmo estocástico 'simulated annealing' (Guimerà & Nunes Amaral, 2005), que asume que las especies de un mismo módulo tienen más interacciones de las que se esperarían en una red aleatoria. De esta forma, la ecuación para calcular la modularidad se define como:

donde  $s$  es el número total de módulos,  $l_s$  es el número de interacciones entre especies del mismo módulo,  $d_s$  es la suma de las interacciones totales de las especies del módulo y  $L$  es el número total de interacciones de la red. Esto quiere decir que cuanto mayor sea la cantidad de interacciones entre especies del mismo módulo, mayor será la modularidad de la red. Es importante aclarar que se consideró el valor de modularidad y no la cantidad de módulos como medida indirecta de la estabilidad.

El índice 'Quasi-Sign Stability' (QSS) es una medida directa de la estabilidad que revela la amplificación o no de pequeñas perturbaciones cerca del punto de equilibrio (Allesina & Pascual, 2008). Para describir la estabilidad local de la red trófica se consideró la parte real del autovalor más grande de las matrices comunitarias o matriz jacobiana. Para ello se simuló matrices aleatorias de la red a analizar manteniendo el signo de la interacción, en este caso positivo para el depredador y negativo para la presa. Cuanto más negativo o cercano a cero sea el autovalor, mayor será la probabilidad de que las perturbaciones no se amplifiquen en la red trófica manteniendo así el equilibrio. Cuanto más positivo o alejado del cero sea el autovalor, mayor será la probabilidad de amplificación de las perturbaciones a lo largo de la red trófica, eventualmente convergiendo a un nuevo régimen ecológico (Yletyinen *et al.* 2016).

### Análisis de complejidad y estabilidad

Con el objetivo de evaluar posibles diferencias en la modularidad y el índice QSS según el tipo de ecosistema, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis utilizando como factor el tipo de ecosistema (dulceacuicola, marino y terrestre) y, en el caso de encontrar diferencias significativas, post-hoc comparaciones pareadas mediante la prueba de Wilcoxon (Dodge, 2008). Todas las redes tróficas se consideraron en dichas evaluaciones, sin importar el rango de interacciones o conectividad. Además, con el objetivo de evaluar el efecto del tamaño de muestra en las diferencias observadas se estimó el estadístico 'epsilon-squared'  $\epsilon^2$  (King *et al.* 2018) por pares (marino vs terrestre, marino vs dulceacuicola, terrestre vs dulceacuicola) y para cada propiedad de estabilidad utilizada (modularidad e índice QSS). Para decidir sobre el efecto se utilizaron los siguientes rangos:  $< 0.08$  (bajo),  $0.08 - 0.26$  (medio),  $\geq 0.26$  (alto) (Vargha & Delaney, 2000).

Para estudiar la relación entre complejidad y las propiedades de estabilidad descritas anteriormente, se realizaron análisis de regresión lineal (utilizando la media) y regresión por cuantiles. Cuando la dispersión de los datos de la variable dependiente era amplia, se llevó a cabo regresión por cuantiles (25, 50 y 75) y se evaluaron posibles diferencias significativas mediante un análisis de la varianza (Wilkinson & Rogers, 1973). La influencia del tipo de ecosistema en la relación complejidad-estabilidad se evaluó analizando posibles diferencias significativas en las tendencias lineales de las regresiones lineales mediante una prueba pareada post-hoc (Lenth, 2022).

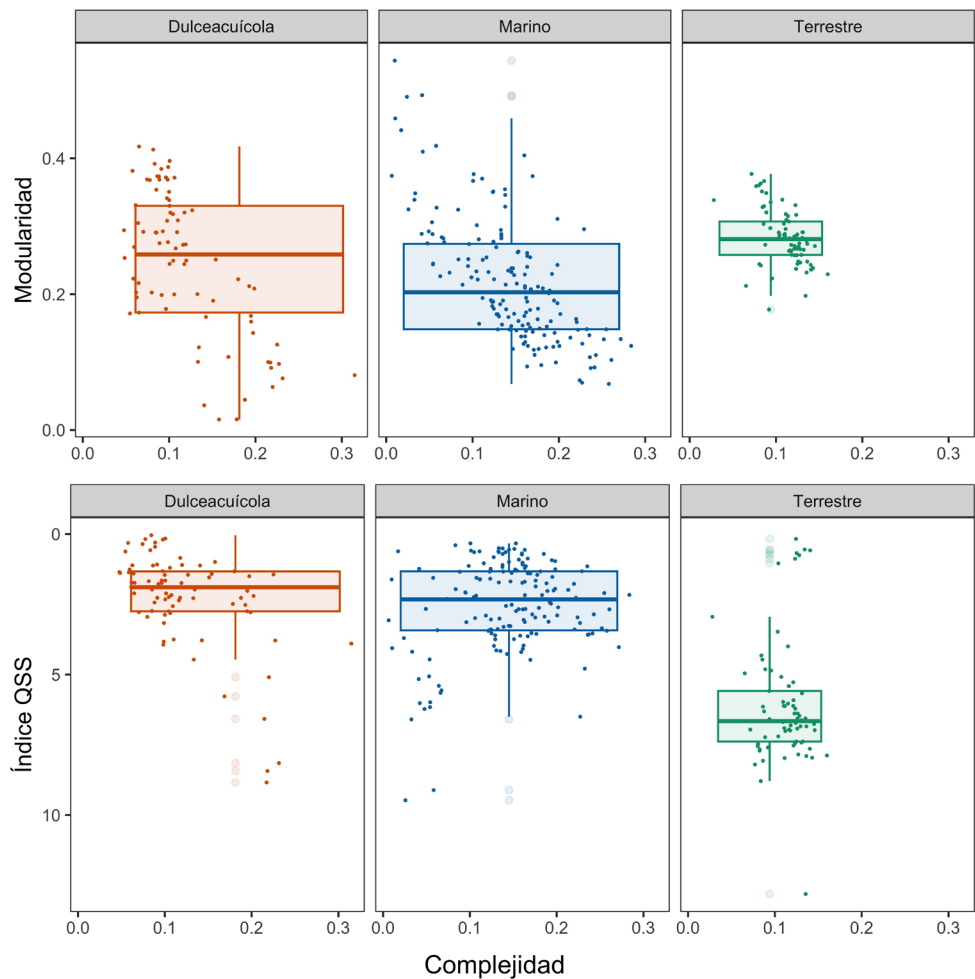


Fig. 2. Modularidad e índice QSS según el tipo de ecosistema. Cada punto representa una red trófica. En el diagrama de cajas y bigotes, la altura de la caja representa el intercuartil 25-75, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales superior e inferior los percentiles 95 y 5, respectivamente.

Todos los análisis se llevaron a cabo con el software R (Team, 2022) utilizando los siguientes paquetes: stats (Team, 2022), dplyr (Wickham *et al.* 2022), igraph (Csardi & Nepusz, 2006) y multiweb (Saravia, 2022). La base de datos y el código desarrollado para el análisis de los datos se encuentra en <https://github.com/TomasMarina/Estabilidad-Complejidad>.

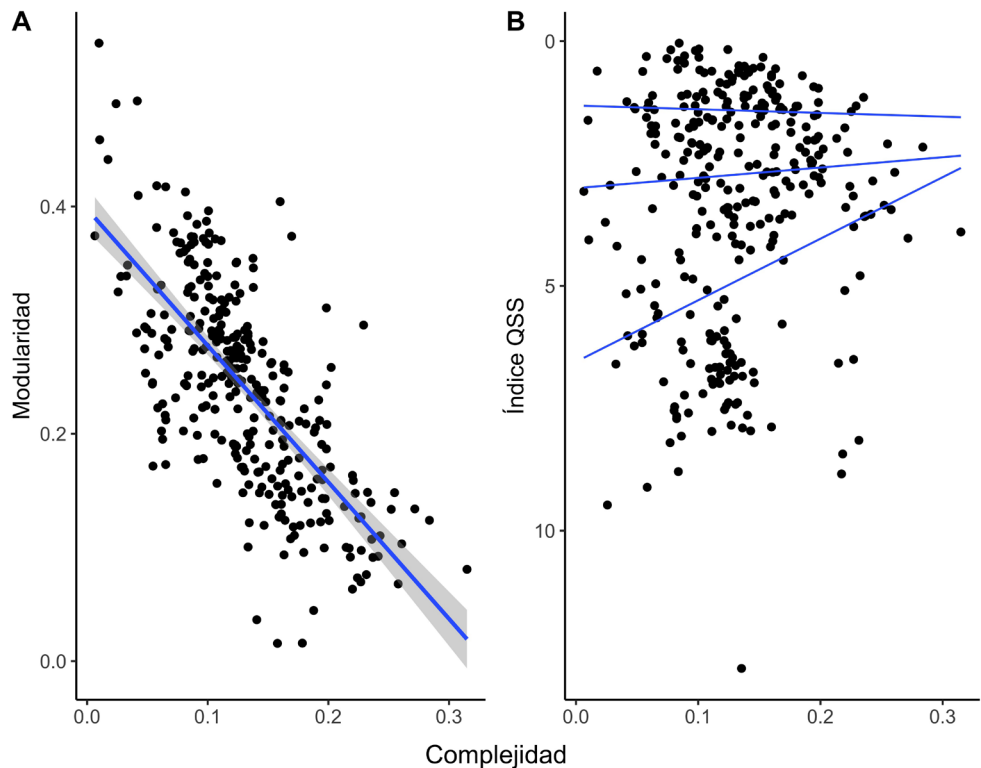
## RESULTADOS

### Estabilidad según el tipo de ecosistema

Se encontraron diferencias en las propiedades de estabilidad analizadas de acuerdo al tipo de ecosistema (Fig. 2).

En el caso de la modularidad, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ( $\epsilon^2 = 37,41$ ,  $p < 0,001$ ) y la prueba pareada de Wilcoxon determinó diferencias entre redes tróficas dulceacuícolas y marinas ( $p = 0,02$ ), siendo mayor la modularidad en redes dulceacuícolas; y

Fig. 3. Relación entre complejidad y (A) modularidad e (B) índice QSS en redes tróficas empíricas. Cada punto representa una red trófica. Regresión lineal para modularidad ( $y = 0,40 - 1,2x$ ,  $R^2 = 0,50$ ,  $p$ -value  $< 2,16e - 16$ ) e índice QSS ( $y = 3,86 - 4,2x$ ,  $R^2 < 0,01$ ,  $p$ -value = 0,09). En (B) la relación complejidad-QSS se muestran las regresiones de cuantiles 25 y 75



entre marinas y terrestres ( $p < 0,001$ ), siendo mayor en redes terrestres. El efecto del tamaño de la muestra fue bajo-medio en todas las comparaciones ( $\epsilon^2 < 0,19$ ).

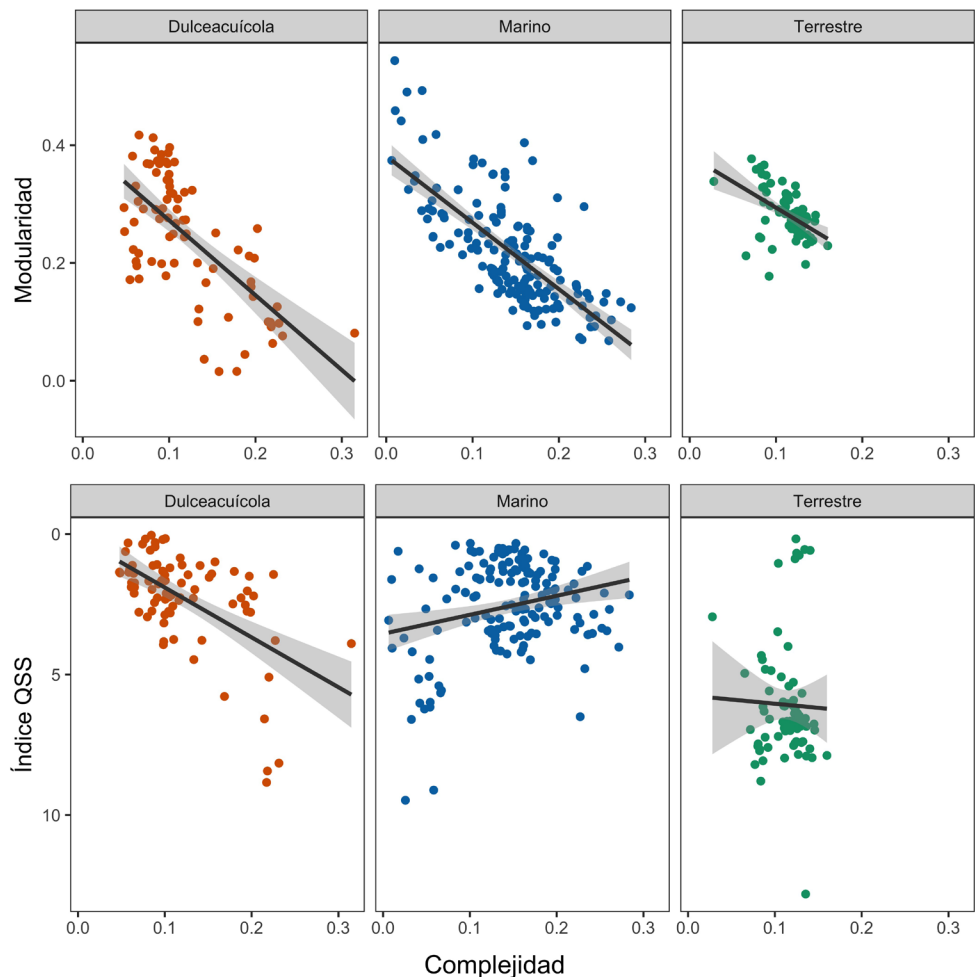
En el caso del índice QSS, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ( $X^2 = 96,55$ ,  $p < 0,001$ ). La prueba pareada de Wilcoxon determinó diferencias entre redes tróficas dulceacuícolas y terrestres ( $p < 0,001$ ), mostrando menor QSS en redes dulceacuícolas; y entre marinas y terrestres ( $p < 0,001$ ), mostrando menor QSS en redes marinas. El efecto del tamaño de la muestra fue medio-alto en todas las comparaciones ( $\epsilon^2 < 0,42$ ), es decir, que las diferencias deben ser consideradas con cierto recaudo.

### Relación complejidad-estabilidad

La relación complejidad-estabilidad en las redes tróficas estudiadas fue diferente de acuerdo a la propiedad de estabilidad considerada (Fig. 3).

En términos generales, es decir, sin tener en cuenta el tipo de ecosistema, la relación complejidad-modularidad fue negativa, donde redes con mayor conectividad presentaron valores de modularidad relativamente más bajos. Para el caso de la relación complejidad-índice QSS, las líneas de regresión mostraron diferentes pendientes como consecuencia de una amplia dispersión en los valores del índice. Las regresiones lineales de los cuantiles 50 y 25 del índice mostraron pendientes hacia valores de mayor estabilidad (*i.e.* más cercanos a cero) a medida que aumentaba la complejidad. Sin embargo, la regresión del cuantil 75, que representa a redes tróficas relativamente más estables, presentó un comportamiento uniforme a lo largo del eje de variación de complejidad.

Fig. 4. Relación complejidad-modularidad (panel superior) y complejidad-índice QSS (panel inferior) en redes tróficas empíricas según el tipo de ecosistema. Regresión lineal para redes dulceacuícolas (modularidad:  $y = 0,4 - 1,3x$ ,  $R^2 = 0,44$ ,  $p$ -value < 0,001; QSS:  $y = -0,13 - 18x$ ,  $R^2 = 0,32$ ,  $p$ -value < 0,001), marinas (modularidad:  $y = 0,38 - 1,1x$ ,  $R^2 = 0,52$ ,  $p$ -value < 0,001; QSS:  $y = -3,5 - 6,8x$ ,  $R^2 = 0,06$ ,  $p$ -value < 0,002) y terrestres (modularidad:  $0,38 - 0,88x$ ,  $R^2 = 0,24$ ,  $p$ -value < 0,001; QSS:  $y = -5,7 - 3x$ ,  $R^2 < 0,01$ ,  $p$ -value < 0,799).



Al considerar el tipo de ecosistema, 'dulceacuicola', 'marino' y 'terrestre', la relación complejidad-estabilidad fue similar y negativa cuando se consideró la modularidad como propiedad de estabilidad (Fig. 4, panel superior). Por otro lado, la relación complejidad-índice QSS presentó distintas tendencias y diferencias significativas entre los ecosistemas dulceacuicola y marino (prueba pareada, < 0,001). Las redes tróficas de ecosistemas dulceacuícolas presentaron una tendencia negativa, donde redes más complejas fueron menos estables; mientras que las redes marinas más complejas mostraron mayor estabilidad (índice QSS más cercano a cero) (Fig. 4, panel inferior).

## DISCUSIÓN

La búsqueda de similitudes y diferencias entre ecosistemas ha dado lugar al conocimiento de algunos de los más informativos patrones y procesos de la ecología (Shurin *et al.* 2005). Sin embargo, es a partir de las últimas décadas donde comparaciones directas y cuantitativas se han empezado a realizar como consecuencia de la disponibilidad de grandes bases de datos (Allesina



& Pascual, 2008; Brose *et al.* 2019; Marina *et al.* 2018). En este trabajo se describe, por primera vez, la multidimensionalidad de la estabilidad y la relación complejidad-estabilidad utilizando una base de datos de más de 300 redes tróficas empíricas cubriendo un rango amplio de complejidad en distintos tipos de ecosistemas.

### Estabilidad

Nuestros resultados muestran que la estabilidad de las redes tróficas varía según el ecosistema. Las redes tróficas terrestres y marinas son distintas considerando no solo indicadores indirectos (modularidad) sino también directos de estabilidad (índice QSS). En este sentido, existen diferencias importantes entre las redes acuáticas en general (dulceacuícola + marina) y las terrestres. Los ecosistemas acuáticos y terrestres son contrastantes en sus procesos biológicos y ecológicos, como la tasa de crecimiento de los productores primarios (Cebrian & Lartigue, 2004), la incidencia de características de las especies (tamaño corporal) en las interacciones presa-depredador (Yodzis & Innes, 1992) y el flujo de energía (Nowlin *et al.* 2008).

El acoplamiento de hábitats y el subsidio de energía diferencial podrían explicar que las redes tróficas acuáticas sean relativamente más estables (índice QSS más cercano a cero) que las terrestres. En general, los ecosistemas acuáticos reciben más subsidios de recursos alóctonos (tanto orgánicos como inorgánicos) que los terrestres (Pace *et al.* 2004; Rodríguez-Flórez *et al.* 2023). En particular la materia orgánica o detrito sustenta altos niveles de producción secundaria, generando así una comunidad diversa de especies detritívoras. Dichas especies acumulan menos biomasa y son más eficientes en el reciclado de materia en los ecosistemas acuáticos que en los terrestres (Cebrian, 2004; Cebrian & Lartigue, 2004). Estas diferencias en la estructura y funcionamiento trófico podrían sustentar redes tróficas acuáticas más estables en comparación con las terrestres.

### Relación complejidad-estabilidad

Este trabajo muestra que la relación complejidad-estabilidad varía de acuerdo al indicador de estabilidad considerado y según el tipo de ecosistema evaluado.

El debate complejidad-estabilidad en redes tróficas, que se originó a partir del trabajo de May (1973), ha generado una vasta cantidad de trabajos de investigación teóricos y empíricos. Existen tantas investigaciones que sugieren una relación negativa entre complejidad y estabilidad, como investigaciones que sugieren lo contrario (ver tabla 4 en Landi *et al.* (2018)). Esto se basa en la diversidad de indicadores de complejidad utilizados (*e.g.* número de especies, conectividad), pero sobre todo en los referidos a la estabilidad debido a su naturaleza multidimensional (Domínguez-García *et al.* 2019; Donohue *et al.* 2016). Nuestros resultados no escapan a esta realidad, ya que describen una relación claramente negativa entre complejidad y estabilidad al considerar la modularidad como indicador, y relaciones positivas y uniformes con respecto al índice QSS.

La relación negativa entre complejidad y modularidad que se encontró no solo a nivel general, sino para cada uno de los tipos de ecosistema, confirma lo sugerido originalmente y de manera teórica por May (1973). Las redes tróficas empíricas de menor conectividad, propiedad utilizada para describir la complejidad, suelen representar ecosistemas naturales grandes,

donde la estructura de las redes es la de subgrupos de especies más conectados entre sí que con el resto de las especies, incrementando así la modularidad (Frelat *et al.* 2022; Kortsch *et al.* 2015; Rodríguez *et al.* 2022). Por otro lado, la baja modularidad en redes tróficas empíricas podría deberse a una alta proporción de especies generalistas y/u omnívoras observada en ecosistemas naturales (Digel *et al.* 2014; Thompson *et al.* 2007), donde las interacciones entre módulos reducirían la formación de subgrupos.

El indicador de estabilidad QSS es un índice relativamente novedoso (Allesina & Pascual, 2008); de hecho, esta es la primera vez que es utilizado en una base grande de datos empíricos. Nuestros resultados plantean diferencias en la relación complejidad-estabilidad de acuerdo a la estabilidad relativa de las redes tróficas. Redes relativamente menos estables aumentarían su estabilidad con la complejidad, describiendo una relación complejidad-estabilidad positiva. Esto sugiere que en este tipo de redes, la complejidad (conectividad) aumentaría la robustez y actuaría previniendo el colapso frente a perturbaciones (extinciones de especies) (Dunne & Williams, 2009; Gilbert, 2009). Esta relación positiva parecería ser propia de redes tróficas de ecosistemas marinos. Por otro lado, nuestros resultados sugieren que redes más estables son invariantes a variaciones en la complejidad, estableciendo una relación complejidad-estabilidad uniforme. Esta ausencia de relación fue propuesta originalmente por Jacquet *et al.* (2016) luego de analizar 116 redes tróficas empíricas cuantitativas (considerando la fuerza de interacción) de ecosistemas dulceacuícolas, marinos y terrestres. Los autores concluyen que las propiedades clásicas de complejidad (número de especies, conectividad y fuerza de interacción) no están asociadas con la estabilidad en redes tróficas empíricas. Nuestro trabajo confirma dicho patrón extendiéndolo a redes cualitativas, donde solo la presencia-ausencia de la interacción (topología) es analizada, pero restringiéndolo a redes tróficas empíricas de ecosistemas terrestres.

La relación complejidad-estabilidad (índice QSS) claramente negativa en redes tróficas dulceacuícolas es opuesta a la de sus pares marinas y terrestres. Sin embargo, sigue el patrón descripto cuando se considera la modularidad como indicador de estabilidad. Aquí la alta proporción de especies generalistas y omnívoras tendría un rol particularmente crucial en la estabilidad de las redes de ecosistemas de agua dulce (Blanchette *et al.* 2014; Thompson *et al.* 2012).

## CONCLUSIONES

Se concluye que es fundamental considerar el tipo de ecosistema al evaluar la estabilidad y la relación complejidad-estabilidad en redes tróficas. En este trabajo se demostró que redes de diferentes ecosistemas (dulceacuícola vs marino) pueden presentar relaciones opuestas. De la misma manera, se enfatiza que abordar la estabilidad en sus múltiples dimensiones (resiliencia, resistencia), así como las distintas relaciones con la complejidad, es esencial para comprender el impacto real de cambios antropogénicos y ambientales en ecosistemas complejos.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la institución educativa School for International Training (SIT) y al programa "People, Environment, and Climate Change in Patagonia and Antarctica", marco en el cual NC desarrolló la presente investigación bajo la tutoría de TIM. También agradecemos al Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET) por dar el espacio físico para tal fin.

## LITERATURA CITADA

- Allesina, S., & Pascual, M. (2008). Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1(1): 55–64. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0007-8>
- Allesina, S., & Tang, S. (2015). The diversity–stability relationship at age 40: A random matrix perspective. *Population Ecology*, 57(1): 63–75. <https://doi.org/10.1007/s10144-014-0471-0>
- Blanchette, M. L., Davis, A. M., Jardine, T. D., & Pearson, R. G. (2014). Omnivory and opportunism characterize food webs in a large dry-tropics river system. *Freshwater Science*, 33(1): 142–158. <https://doi.org/10.1086/674632>
- Briand, F., & Cohen, J. (1987). *Environmental Correlates of Food Chain Length* | Science. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.3672136>.
- Brose, U. (2018). GlobAL daTabasE of traits and Food Web Architecture (GATEWAY). iDiv Data Repository. <https://doi.org/10.25829/IDIV.283-3-756>
- Brose, U., Archambault, P., Barnes, A. D., Bersier, L.-F., Boy, T., Canning-Clode, J., ... & Iles, A. C. (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6): 919–927. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0899-x>
- Cebrian, J. (2004). Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters*, 7(3): 232–240. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00574.x>
- Cebrian, J., & Lartigue, J. (2004). Patterns of Herbivory and Decomposition in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecological Monographs*, 74(2): 237–259. <https://doi.org/10.1890/03-4019>
- Cohen, J. E., & Stephens, D. W. (1978). *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press.
- Nepusz, G. C. A. T., & Csárdi, G. (2006). The igraph software package for complex network research. *Complex Systems*, 16(5): 1–9. Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., & Brose, U. (2014). Unravelling the complex structure of forest soil food webs: Higher omnivory and more trophic levels. *Oikos*, 123(10): 1157–1172. <https://doi.org/10.1111/oik.00865>
- Dodge, Y. (2008). Kruskal-wallis test. In *The concise encyclopedia of statistics* (pp. 288–290). New York: Springer.
- Dominguez-García, V., Dakos, V., & Kéfi, S. (2019). Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(51), 25714–25720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904470116>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., ... & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9): 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Dunne, J. A., & Williams, R. J. (2009). Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524): 1711–1723. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0219>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20): 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Frelat, R., Kortsch, S., Kröncke, I., Neumann, H., Nordström, M. C., Olivier, P. E. N., & Sell, A. F. (2022). Food web structure and community composition: A comparison across space and time in the North Sea. *Ecography*, 2022(2). <https://doi.org/10.1111/ecog.05945>
- Gilbert, A. J. (2009). Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators*, 9(1): 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.010>
- Grilli, J., Rogers, T., & Allesina, S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7(1), 12031. <https://doi.org/10.1038/ncomms12031>
- Guimerà, R., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028): 895–900. <https://doi.org/10.1038/nature03288>
- Jacquet, C., Moritz, C., Morissette, L., Legagneux, P., Massol, F., Archambault, P., & Gravel, D. (2016). No complexity-stability relationship in empirical ecosystems. *Nature Communications*, 7(1): 12573. <https://doi.org/10.1038/ncomms12573>

- King, B. M., Rosopa, P. J., & Minium, E. W. (2018). *Statistical Reasoning in the Behavioral Sciences* (7a ed.). Hoboken, NJ: John Wiley & Sons. ISBN: 978-1-119-37973-7.
- Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V., & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814), 20151546. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1546>
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, Å., Hui, C., & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60(4), 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Lenth, R. V. (2022). Emmeans: *Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Marina, T. I., Saravia, L. A., Cordone, G., Salinas, V., Doyle, S. R., & Momo, F. R. (2018). Architecture of marine food webs: To be or not be a “small-world.” *PLOS ONE*, 13(5), e0198217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>
- Martinez, N. D. (1992). Constant Connectance in Community Food Webs. *The American Naturalist*, 139(6), 1208–1218. <https://doi.org/10.1086/285382>
- May, R. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228–233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- Montoya, J. M., Rodriguez, M. A., & Hawkins, B. A. (2003). Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters*, 6(7), 587–593. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>
- Mougi, A. (2022). Predator interference and complexity–stability in food webs. *Scientific Reports*, 12(1): 2464. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06524-w>
- Naeem, S., & Li, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(6659), 507–509. <https://doi.org/10.1038/37348>
- Namba, T. (2015). Multi-faceted approaches toward unravelling complex ecological networks. *Population Ecology*, 57(1): 3–19. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0482-5>
- Nowlin, W. H., Vanni, M. J., & Yang, L. H. (2008). Comparing Resource Pulses in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecology*, 89(3): 647–659. <https://doi.org/10.1890/07-0303.1>
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Van de Bogert, ... & Bastviken, D. (2004). Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*, 427(6971): 240–243. <https://doi.org/10.1038/nature02227>
- Paine, R. T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100(910): 65–75. <https://doi.org/10.1086/282400>
- Pascual, M., & Dunne, J. A. (2005). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.
- Perkins, D. M., Hatton, I. A., Gauzens, B., Barnes, A. D., Ott, D., Rosenbaum, ... & Brose, U. (2022). Consistent predator–prey biomass scaling in complex food webs. *Nature Communications*, 13(1): 4990. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32578-5>
- Rodriguez, I. D., Marina, T. I., Schloss, I. R., & Saravia, L. A. (2022). Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174: 105561. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>
- Rodriguez-Flórez, C. N., Paczkowska, J., Martín, J., Gil, M. N., Flores-Melo, X., & Malits, A. (2023). Terrigenous dissolved organic matter input and nutrient-light-limited conditions on the winter microbial food web of the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, 103860. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103860>
- Saravia, L. A. (2022). *Multweb: Ecological network analyses including multiplex networks*.
- Shurin, J. B., Gruner, D. S., & Hillebrand, H. (2005). All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582): 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3377>

- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9): 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Team, R. C. (2022). R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Thompson, R. M., Dunne, J. A., & Woodward, G. (2012). Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology*, 57(7): 1329–1341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02808.x>
- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). Trophic Levels and Trophic Tangles: The Prevalence of Omnivory in Real Food Webs. *Ecology*, 88(3): 612–617. <https://doi.org/10.1890/05-1454>
- Vargha, A., & Delaney, H. D. (2000). A critique and improvement of the CL common language effect size statistics of McGraw and Wong. *Journal of Educational and Behavioral Statistics*, 25(2): 101-132.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2022). *Dplyr: A Grammar of Data Manipulation*.
- Wilkinson, G. N., & Rogers, C. E. (1973). Symbolic Description of Factorial Models for Analysis of Variance. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 22(3): 392–399. <https://doi.org/10.2307/2346786>
- Windsor, F. M., van den Hoogen, J., Crowther, T. W., & Evans, D. M. (2023). Using ecological networks to answer questions in global biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 50(1), 57–69. <https://doi.org/10.1111/jbi.14447>
- Yletyinen, J., Bodin, Ö., Weigel, B., Nordström, M. C., Bonsdorff, E., & Blenckner, T. (2016). Regime shifts in marine communities: a complex systems perspective on food web dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1825): 20152569. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2569>
- Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist*, 139(6): 1151–1175. <https://doi.org/10.1086/285380>

Apéndice: Afiliación declara por cada uno de los autores

Número afiliación	Nombre de la institución y/u organización
1	Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET), Ushuaia, Argentina. ✉ tomasimarina@gmail.com
2	School for International Training (SIT), Brattleboro, Estados Unidos de América y Hope College, Michigan, Estados Unidos de América.

Autor	Afiliación
T. Marina	1
N. Colbrunn	2