

UNIVERSIDAD DE CHILE

Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza

Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

Incorporando la red trófica a objetos de conservación en ecosistemas dulceacuícolas. El caso del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye.

Jorge Majlis
Biólogo Marino

Santiago
Chile, 2024

HOJA DE AUTORIZACION PARA PROPUESTA DE PROYECTO DE GRADO

Habiéndose revisado la presente propuesta de Proyecto de Grado, por cada uno de los profesores firmantes, se autoriza su ejecución y se designa los profesores guías y consejeros que se indican.

Coordinador de Programa

Profesor(a)

Nombre

Firma

Profesor(a)Guía/

Nombre Carmen Luz de la Maza A.

Firma

Profesor(a) Co-guía

Nombre Konrad Górski

Firma

Comité de Proyecto de Grado

Profesor(a) Guía	Carmen Luz de la Maza
------------------	-----------------------

Profesor(a) Co-guía	Konrad Górski
---------------------	---------------

Profesor(a) Consejero(a)	Nicole Colin
--------------------------	--------------

Profesor(a) Consejero(o)	Cristián Estades
--------------------------	------------------

Agradecimientos

A Paloma, sin ti, no lo hubiese logrado.

A mi familia, por su apoyo incondicional en las buenas y en las malas.

A Carlos, por invitarme a esta aventura en la Patagonia.

A mis profesores: Nicole Colin, Carmen Luz de la Maza y Konrad Górski, por compartir su conocimiento y guiarme con paciencia en cada etapa de este proceso.

Al equipo de la Fundación Kreen: Estefanía, Antonino, Coté, por ayudarme en este proceso y aguantarme todo este tiempo hablándoles de redes tróficas, modelos, puyes y un largo etcétera.

A Madeline y Pamela, por creer en mí. Su apoyo me permitió contribuir con un granito de arena a la conservación de un lugar tan especial como es el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye.

Índice

Agradecimientos	4
Resumen.....	8
Palabras clave.....	8
Summary	9
Key words	9
1. Introducción.....	10
2. Objetivos.....	16
2.1. Objetivo general.....	16
2.2. Objetivos específicos.....	16
3. Materiales y Métodos	17
3.1. Obtención de muestras y datos para modelo de red trófica	17
3.1.1. Área de estudio	17
3.1.2. Toma de muestras.....	19
3.1.3. Preparación y envío de muestras	19
3.1.4. Preparación de datos	21
3.2. Modelamiento de la red trófica	22
3.2.1. Análisis de posición trófica	22
3.2.2. Proporciones de dieta y construcción de red trófica.....	23
3.3. Atributos estructurales y funcionales de las redes tróficas	24
3.4. Identificación de elementos clave para la conservación	25
3.4.1. Identificación de grupos clave	25
3.4.2. Identificación de interacciones clave	27
3.5. Recomendaciones de objetos de conservación anidados	28
4. Resultados	29
4.1. Análisis preliminares.....	29
4.2. Posición trófica.....	32
4.3. Modelamiento de red trófica.....	32
4.4. Atributos estructurales y funcionales de la red trófica	34
4.5. Identificación de grupos clave	35
4.6. Interacciones clave.....	36
4.7. Objetos de conservación anidados.....	37
5. Discusión	38
5.1. Consideraciones de la metodología.....	38
5.2. Atributos estructurales y funcionales.....	41

5.3.	Posición trófica.....	42
5.4.	Grupos clave	44
5.5.	Recomendaciones para la conservación.....	48
6.	Conclusiones	52
7.	Bibliografía	53
8.	Anexos	66
8.1.	Resultados análisis PERMANOVA	66
8.2.	Visualizaciones preliminares	67
8.3.	Resultados análisis de correlación de Spearman	68
8.4.	Resultados modelamiento de la red trófica	69

Lista de figuras

Figura 1. Localización y extensión del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye y la cuenca del río Cuervo.	18
Figura 2. Gráfico de dispersión de promedios de la variabilidad isotópica en carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para diferentes grupos funcionales en el SNMP Alto.....	31
Figura 3. Boxplot de las posiciones tróficas de los grupos funcionales en el ecosistema dulceacuícola del SNMP.....	32
Figura 4. Modelo de la red trófica del SNMP Alto.....	34
Figura 5. Cambio en la estabilidad estructural de la red trófica tras la eliminación de interacciones clave.	36

Lista de cuadros

Cuadro 1. Mínimo nivel taxonómico de identificación de las muestras.	29
Cuadro 2. Número de muestras por grupo funcional.	30
Cuadro 3. Resultados del análisis de grupos clave.....	35

Resumen

Los ecosistemas de agua dulce son fundamentales para la biodiversidad global, pero enfrentan diversas amenazas, como la introducción de especies invasoras y el impacto del cambio climático. Para conservar estos ecosistemas de manera efectiva, es necesario un enfoque integral que contemple no solo la protección de especies individuales, sino también la preservación de sus interacciones ecológicas. Esta investigación se centra en modelar la red trófica de los ecosistemas de agua dulce del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye (SNMP), ubicado en la Patagonia chilena, mediante el uso de análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Con este modelo se busca identificar elementos clave para la conservación del Objeto de Conservación (OdeC) "Puye y otros peces nativos" usando diferentes análisis de la estructura y funcionalidad de la red, además de análisis de índices de centralidad y de interacciones. La red trófica modelada presentó un nivel moderado de anidamiento (41,7%), lo cual sugiere una estructura robusta que favorece la resiliencia del ecosistema. Los índices de centralidad identificaron a los trituradores y los autótrofos terrestres como nodos clave, esenciales para la transferencia de energía. Asimismo, se determinó que las interacciones entre los consumidores primarios, los autótrofos terrestres y el bentos son cruciales para la estabilidad de la red. Con base en estos resultados, se generaron recomendaciones para la conservación del OdeC "Puye y otros peces nativos". Se sugirió incluir a estos grupos funcionales como objetos de conservación anidados dentro del OdeC. Para asegurar la conservación efectiva de estos elementos, se recomendó realizar un monitoreo detallado de macroinvertebrados bentónicos en las áreas litorales del lago Yulton, así como la zonificación y protección de subcuencas cercanas, especialmente aquellas con abundante presencia de detritos de origen terrestre. También se propuso implementar medidas de prevención y control de la especie invasora *Didymo*, siguiendo protocolos estrictos de bioseguridad. Finalmente, se recomendó buscar la protección del caudal del río Cuervo para mantener su función como barrera natural contra la introducción de especies invasoras, como los salmónidos.

Palabras clave

Red trófica, Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye, Conservación, Ecosistemas dulceacuícolas, Isótopos estables.

Summary

Freshwater ecosystems are fundamental to global biodiversity but face various threats, such as the introduction of invasive species and the impact of climate change. To effectively conserve these ecosystems, a comprehensive approach is required, one that considers not only the protection of individual species but also conservation of their ecological interactions. This research focuses on modeling the food web of the freshwater ecosystems in the Meullín-Puye Nature Sanctuary (SNMP), located in Chilean Patagonia, through analyses of stable carbon and nitrogen isotopes. This research aimed to identify key elements for the conservation of the conservation target "Puye and other native fish" by using different analyses of the structure and functionality of the food web, as well as centrality and interaction indices. The modeled food web showed a moderate level of nesting (41.7%), suggesting a robust structure that promotes ecosystem resilience. Centrality indices identified shredders and terrestrial autotrophs as key nodes essential for energy transfer. Furthermore, it was determined that interactions between primary consumers, terrestrial autotrophs, and benthic primary sources are crucial for the stability of the network. Based on these results, recommendations were made for the conservation of the conservation target "Puye and other native fish." It was suggested to include shredders as nested conservation objects within the conservation target. To ensure effective conservation of these elements, it was recommended to conduct detailed monitoring of benthic macroinvertebrates in the littoral areas of Lake Yulton, as well as zoning and protecting nearby sub-basins, especially those with abundant terrestrial detritus. Additionally, implementing prevention and control measures for the invasive species *Didymo* was proposed, following strict biosecurity protocols. Finally, it was recommended to seek the protection of the Cuervo River flow to maintain its function as a natural barrier against the introduction of invasive species such as salmonids.

Key words

Food web, Meullín-Puye Nature Sanctuary, Conservation, Freshwater ecosystems, Stable isotopes.

1. Introducción

La pérdida acelerada de la biodiversidad es consecuencia de las actividades humanas y uno de los grandes desafíos que enfrentará la humanidad durante el siglo XXI (Barnosky et al. 2011, Almond, Grooten & Peterson 2020). La comunidad científica ha advertido en repetidas ocasiones que de no abordarse esta crisis con la mayor de las urgencias las consecuencias serán catastróficas (Ripple et al. 2017). Los ecosistemas de agua dulce juegan un rol clave en la conservación de la biodiversidad. Aunque el agua dulce representa solo el 0,01% de toda el agua en la tierra (Lehner & Doll 2004), estos ecosistemas albergan una gran diversidad de especies. Se estima que en los ecosistemas de agua dulce viven alrededor de un 9,5% de todas las especies animales conocidas (Balian et al. 2007) y que la riqueza de especies de peces (Actinopterygii) es similar para ambientes marinos y dulceacuícolas, a pesar de la enorme diferencia en tamaño de estos (Carrete Vega & Wiens 2012). Además, más del 50 % de la población humana vive a menos de tres kilómetros de un cuerpo de agua dulce, aunque estos solo representan el 1 % de la superficie del planeta (Kummu et al. 2011). La cercanía de los asentamientos humanos con los cuerpos de agua dulce se explica por las vitales contribuciones que estos aportan a la sociedad, tales como la regulación de la calidad del agua, la provisión de agua dulce, o aspectos recreacionales o culturales, entre muchos otros (Hanna et al. 2018, Kaval 2019). Esta proximidad con los seres humanos puede constituir una amenaza para las especies de agua dulce y sus hábitats (He et al. 2017). El impacto es tal en estos ecosistemas, que las poblaciones de especies dulceacuícolas se están reduciendo a una tasa más rápida que las poblaciones de especies marinas o terrestres (Almond, Grooten & Peterson 2020). Dudgeon y colaboradores (2006) identificaron la protección de sistemas dulceacuícola como un desafío prioritario, una preocupación que Tickner y colaboradores (2020) refuerzan al proponer un plan de recuperación urgente para revertir la acelerada pérdida de biodiversidad en ecosistemas acuáticos a nivel global. A pesar de la urgencia y el rápido aumento de creación de áreas protegidas que contienen ecosistemas de agua dulce en los últimos años, la biodiversidad de estos sistemas sigue declinando rápidamente, por lo que la efectividad de la conservación en estas áreas ha sido puesta en duda por muchos autores (ej. Pittock et al. 2015, Acreman et al. 2020). Los ecosistemas de agua dulce han sido, en general, escasamente considerados como objetos principales de conservación, o bien, su gestión se ha limitado a los tramos que están dentro de las áreas protegidas, sin una consideración

integral de las cuencas o subcuencas necesarias para asegurar su sostenibilidad a largo plazo (Higgins et al. 2021).

En este contexto la Patagonia chilena es un lugar de gran importancia ya que constituye una de las grandes reservas de agua dulce del mundo. En este remoto lugar encontramos agua dulce en todas sus expresiones, en forma de enormes campos de hielo, grandes y profundos lagos, extensos humedales palustres o caudalosos ríos. Además, es un lugar donde los impactos del desarrollo humano aún son incipientes, aunque aumentan a gran velocidad (Marquet et al. 2021). Esto es preocupante debido a la falta de comprensión y estudios sobre los diferentes ecosistemas que encontramos en esta región (Armesto et al. 2021). Las principales amenazas identificadas para la biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce en la Patagonia son el cambio climático, las especies exóticas invasoras, las enfermedades, las floraciones de algas nocivas y alteraciones a la red hídrica (Reid et al. 2021; Habit et al. 2024). De estas, la amenaza identificada como la más dañina para los ecosistemas de agua dulce de la Patagonia chilena son las especies invasoras (Reid et al. 2021).

Los salmónidos invasores, como las truchas (ej. trucha marrón *Salmo trutta* y trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*) y salmones (ej. salmón chinook *Oncorhynchus tshawytscha*), que ya encontramos naturalizados en la gran mayoría de los ríos y lagos de Chile, tienen enormes impactos sobre la diversidad biológica nativa (Habit et al. 2015). De hecho, a nivel nacional, la mayoría de los ecosistemas de agua dulce de elevaciones bajas e intermedias están dominados por estas especies de salmónidos invasores (Habit et al. 2010), las cuales son consideradas de las especies invasoras más dañinas a nivel mundial (Cambray 2003). Se ha registrado que las especies de peces nativos no tienen las adaptaciones para hacer frente a los mecanismos de depredación, competencia por alimento y hábitat de especies invasoras como los salmónidos, por lo que son altamente vulnerables y han sido negativamente impactadas (Habit et al. 2015). Otra especie invasora de gran impacto y distribución es la diatomea invasiva Didymo *Didymosphenia geminata* la cual ya se encuentra en la mayoría de las cuencas del Sur de Chile (Res. Ex. De la Subpesca 1855/2022). Esta microalga invasora genera impactos en los ecosistemas donde se establece, principalmente a través de modificaciones a aspectos físicos y biogeoquímicos de los cuerpos de agua (Reid & Torres 2014). Ambos tipos de invasiones, tanto de salmónidos como de Didymo, subrayan la fragilidad de los ecosistemas acuáticos del Sur

de Chile ante especies exóticas, destacando la necesidad de medidas efectivas para preservar estos ecosistemas.

La Patagonia chilena tiene más de la mitad de su territorio protegido con alguna figura de conservación, sin embargo, la conservación efectiva de ecosistemas dulceacuícolas está en duda (Astorga et al. 2021, Reid et al. 2021). Hasta ahora los enfoques "tradicionales" para la conservación de la naturaleza son areales (ej. Áreas Silvestres Protegidas) o vinculados a especies individuales (ej. Planes de conservación específicos a una especie como los planes RECOGE). Las áreas silvestres protegidas son una de las estrategias más comunes para enfrentar la crisis de la pérdida de la biodiversidad y una herramienta considerada por muchos como la piedra angular de la conservación (Watson et al. 2014). Estas se pueden definir como ambientes naturales delimitados, bajo protección legal y que presentan un manejo orientado hacia la conservación (Dudley 2008). Existen numerosas figuras de conservación que abordan los diferentes escenarios y necesidades de distintos lugares, una de estas figuras son los Santuarios de la Naturaleza. De acuerdo con el artículo 31° de la ley N° 17.288 (modificada el 2010 por la ley N° 20.417) "Son santuarios de la naturaleza todos aquellos sitios terrestres o marinos que ofrezcan posibilidades especiales para estudios e investigaciones geológicas, paleontológicas, zoológicas, botánicas o de ecología, o que posean formaciones naturales, cuyas conservaciones sea de interés para la ciencia o para el Estado".

Conservar la biodiversidad de un determinado lugar, como un Santuario de la Naturaleza, es muy complejo. Para abordar esta complejidad durante la planificación de la conservación en áreas protegidas se definen objetos de conservación (OdeC), los cuales sirven para canalizar los esfuerzos sobre un conjunto reducido de objetivos (CONAF 2017). Estos objetos de conservación pueden ser de carácter biológico o cultural. Los OdeC biológicos suelen ser especies carismáticas, en categoría de conservación o "especies paraguas". Una forma de seleccionar los OdeC es agrupar objetos de interés. Estos pueden compartir procesos, amenazas o coocurrir en el espacio y tiempo (FOS 2009). De esta forma resultan OdeC que engloban distintos objetivos de conservación, los cuales resultan anidados dentro del OdeC. Además, los recursos para conservación son usualmente limitados e insuficientes, por lo que la eficiencia de su distribución es de suma importancia. Un "Objeto anidado" se refiere a un elemento o conjunto específico de elementos biológicos o ecológicos que se encuentra incrustado o "anidado" dentro de un objeto de conservación

más amplio y complejo. Estos objetos anidados pueden ser especies particulares, hábitats, procesos ecológicos o incluso interacciones específicas que son esenciales para la integridad del objeto de conservación más grande. Estos objetos anidados son cruciales porque, aunque pueden parecer componentes menores en el contexto más amplio, su preservación y salud son fundamentales para mantener la estabilidad, resiliencia y funcionalidad del sistema completo. Además, no tener en cuenta la red ecológica en la que está integrado, un objeto de conservación biológico puede conducir a medidas de gestión contraproducentes (Tylianakis 2010). Otra forma de entender los objetos anidados es como Atributos Ecológicos Clave (AEC) “Un aspecto de la biología o ecología de un objeto, que, en caso de falta o alteración, dará lugar a la pérdida de ese objeto de conservación a través del tiempo” (CONAF 2017). Al identificar y proteger estos objetos anidados, se busca que el objeto de conservación más amplio se conserve y gestione de manera más efectiva.

Se ha argumentado que el enfoque “tradicional” (concentrado en especies y áreas) de la conservación no está funcionando, en vistas del continuo deterioro y estado actual de la biodiversidad (Harvey et al. 2017). Este enfoque tradicional tiende a ser reactivo y basado en características sin relevancia funcional, lo que puede llevar a resultados sin impactos reales de conservación (Gotelli et al. 2012). Autores han propuesto que enfocarse en redes de interacciones podría ser más efectivo y eficiente a la hora de conservar ecosistemas (Tylianakis et al. 2010, Harvey et al. 2017). Esto no es reciente, Margalef lo postulaba desde mediados del siglo XX, diciendo que tal es la complejidad de interacciones en un ecosistema que una perspectiva de redes podría ser útil (Margalef 1968, 1991).

Una red trófica es la representación de la trama de las relaciones entre diferentes especies en un ecosistema en términos de sus hábitos alimenticios y la transferencia de energía y nutrientes entre ellas (Elton 1927, Paine 1966). Se puede pensar en ella como una representación gráfica de una red alimentaria, que muestra el flujo de energía y nutrientes desde los productores primarios (como las plantas) a través de los diferentes niveles tróficos del ecosistema hasta los depredadores tope. El análisis de estas redes puede ser una herramienta crucial para comprender las interacciones entre especies y las dinámicas ecológicas subyacentes. Estas redes reflejan la estructura y el flujo de energía y materiales en un ecosistema. Al estudiar estas redes, podemos identificar grupos clave o "nodos" que, si se ven afectados, podrían desencadenar cambios significativos en toda la red. En los ecosistemas de agua dulce, las redes tróficas muestran una organización compleja donde

los peces desempeñan un rol fundamental en la regulación de las dinámicas tróficas. La presencia y abundancia de peces depredadores influye directamente en las poblaciones de invertebrados y, en consecuencia, la productividad del ecosistema (Carpenter et al. 1985).

Las redes tróficas se pueden modelar utilizando isótopos estables para medir y rastrear el flujo de materia y energía a través de los diferentes niveles tróficos. Los isótopos estables son versiones estables (es decir, no radioactivas) de elementos químicos que se encuentran en la naturaleza y que se pueden medir con precisión (Fry 2006). Las técnicas que utilizan isótopos estables pueden proporcionar una medida continua de la posición trófica que integra la asimilación de energía, a través de todas las vías tróficas que conducen a un organismo. Los isótopos estables tienen el potencial de captar simultáneamente interacciones complejas, incluida la omnivoría trófica y rastrear el flujo de energía a través de comunidades ecológicas (Peterson & Fry 1987). La proporción del isótopo estable de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se puede usar para estimar el nivel trófico de un organismo debido a que la proporción de este isótopo aumenta (usualmente por 3-4‰) con respecto a su dieta (Peterson & Fry 1987). La proporción del isótopo estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) cambia poco a medida que el carbono se transfiere por las redes tróficas, y por lo tanto esta proporción se puede utilizar para discernir entre vías de transmisión de energía con fuentes de carbono distintas (France & Peters 1997).

Usualmente en los estudios de redes tróficas se consideran solamente la presencia o ausencia de depredación, y las interacciones se consideran con un peso igual (Dunne et al. 2002a, Jordán et al. 2006). Estos tipos de modelos solamente pueden implicar la presencia o ausencia de una interacción entre dos nodos, el no incorporar el peso de la interacción (i.e. la magnitud de la interacción), lo que puede hacer que la clasificación de importancia de los nodos basada en la red de enlaces no se refleje con exactitud (Allesina et al. 2009). Se ha probado que considerar el peso de las interacciones tiene influencia significativa en los resultados (Jordán 2009). En cuanto a la predicción de la dinámica de las redes tróficas y la identificación de especies clave, un estudio ha demostrado que la centralidad ponderada puede alcanzar hasta un 70 % de precisión en la predicción de la dinámica de las redes tróficas y la identificación de especies clave (Gouveia et al. 2021). El incorporar la proporción de la dieta como el peso de las interacciones (sensu Xing et al. 2021) y usar isótopos estables para obtener las proporciones de la dieta se considera un método eficaz para explicar la relación entre los nodos de la red trófica (Parnell et al. 2010).

El Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye (SNMP) ubicado en la cuenca del río Cuervo, Región de Aysén, alberga lagos, ríos y humedales prácticamente sin intervención humana. Los sistemas lacustres corresponden a lagos de origen glaciar oligotróficos; el lago Yulton y el lago Meullín, con profundidades máximas superiores a 150 m. El ensamble de peces en los sistemas hídricos de la parte alta de la cuenca está compuesto únicamente por el puye grande *Galaxias platei* Steindachner, 1898, especie endémica de la Patagonia chilena y argentina (Cussac et al. 2004). Esta especie es particularmente vulnerable a la invasión de salmónidos y por tanto su conservación en los últimos espacios libres de estos es clave (Ortiz-Sandoval et al. 2017). *Galaxias platei* ocupa dos nichos muy distintos durante su desarrollo, los juveniles habitan zonas litorales someras en las orillas alimentándose principalmente de invertebrados bentónicos, mientras que los adultos migran a zonas profundas y se alimentan principalmente de juveniles de su propia especie. Este patrón de ocupación de nicho, hace que esta especie juegue un rol clave en la mantención del funcionamiento de los ecosistemas donde se encuentra (Belk et al. 2014). Uno de los objetos de conservación en el SNMP es “El Puye y otros peces nativos”, sin embargo, se desconoce qué elementos de la red trófica a la cual este pertenece son claves para su conservación. En este contexto el análisis de la red usando isótopos estables permite abordar esta brecha de conocimiento al permitirnos modelar la red trófica y analizarla.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Identificar elementos o atributos de los ecosistemas dulceacuícolas presentes en el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye para incorporarlos en el Objeto de Conservación "Puye y otros peces nativos"

2.2. Objetivos específicos

1. Modelar las redes tróficas de los ecosistemas dulceacuícolas presentes en el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye mediante el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono.
2. Analizar la estructura y funcionamiento de las redes tróficas modeladas como insumo para la generación de indicadores para gestión de objetos de conservación.
3. Identificar elementos o atributos clave de estas redes.
4. Proponer la integración de los elementos o atributos clave identificados en las redes tróficas como componentes esenciales anidados dentro del Objeto de Conservación "Puye y otros peces nativos" para su conservación efectiva.

3. Materiales y Métodos

3.1. Obtención de muestras y datos para modelo de red trófica

3.1.1. Área de estudio

El área de estudio se sitúa en el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye (SNMP), comuna de Aysén, región de Aysén, ubicado en 45°08'21" latitud Sur y 72°58'08" longitud Oeste. El sector muestreado se ubica al Norte del fiordo Aysén, limitado al Sur por el citado fiordo, y al Norte por la cuenca hídrica de los lagos Yulton y Meullín, incluido el sistema volcánico Macá – Cay. Esta cuenca se ubica 30 km Norponiente de la ciudad de Puerto Aysén, la población más cercana con alrededor de 27.000 habitantes.

En la zona alta de la cuenca se ubican los lagos Yulton y Meullín con áreas superficiales 61,8 km² y 9,5 km², respectivamente, que reciben los aportes puntuales de los esteros Caipillán (longitud de cauce 12 km) y Barrientos (longitud de cauce 11,3 km) y del río Macá (longitud de cauce 21,3 km), además de los aportes difusos de una hoya intermedia que es comparable en área superficial a la suma de las áreas de los tres cauces antes indicados. Todo este sector, aguas arriba del nacimiento del río Cuervo, denominamos la parte alta de la cuenca (SNMP Alto). El lago Meullín descarga sus aguas en el cauce del río Cuervo propiamente tal, y éste fluye por una distancia de 19 km a lo largo de un valle angosto y de pronunciada pendiente en dirección Sur, hacia su desembocadura en el fiordo Aysén. El sector de la desembocadura del río Cuervo en el fiordo de Aysén corresponde al sector bajo de la cuenca (SNMP Bajo). Los sistemas de agua dulce en la parte alta del SNMP se caracterizan por ser monoespecíficos, con la única especie de pez siendo *Galaxias platei*. Estos lagos oligotróficos y sus afluentes se encuentran rodeados principalmente por bosques siempreverde templado con dominancia de las especies del género *Nothofagus*. El estudio se realizó en los diferentes componentes del sistema hídrico presente en el SNMP, tales como lagos, ríos, turberas y mallines, donde no hay presencia de salmónidos ni de *Didymosphenia geminata* además de no haber desarrollo antrópico (**Figura 1**).

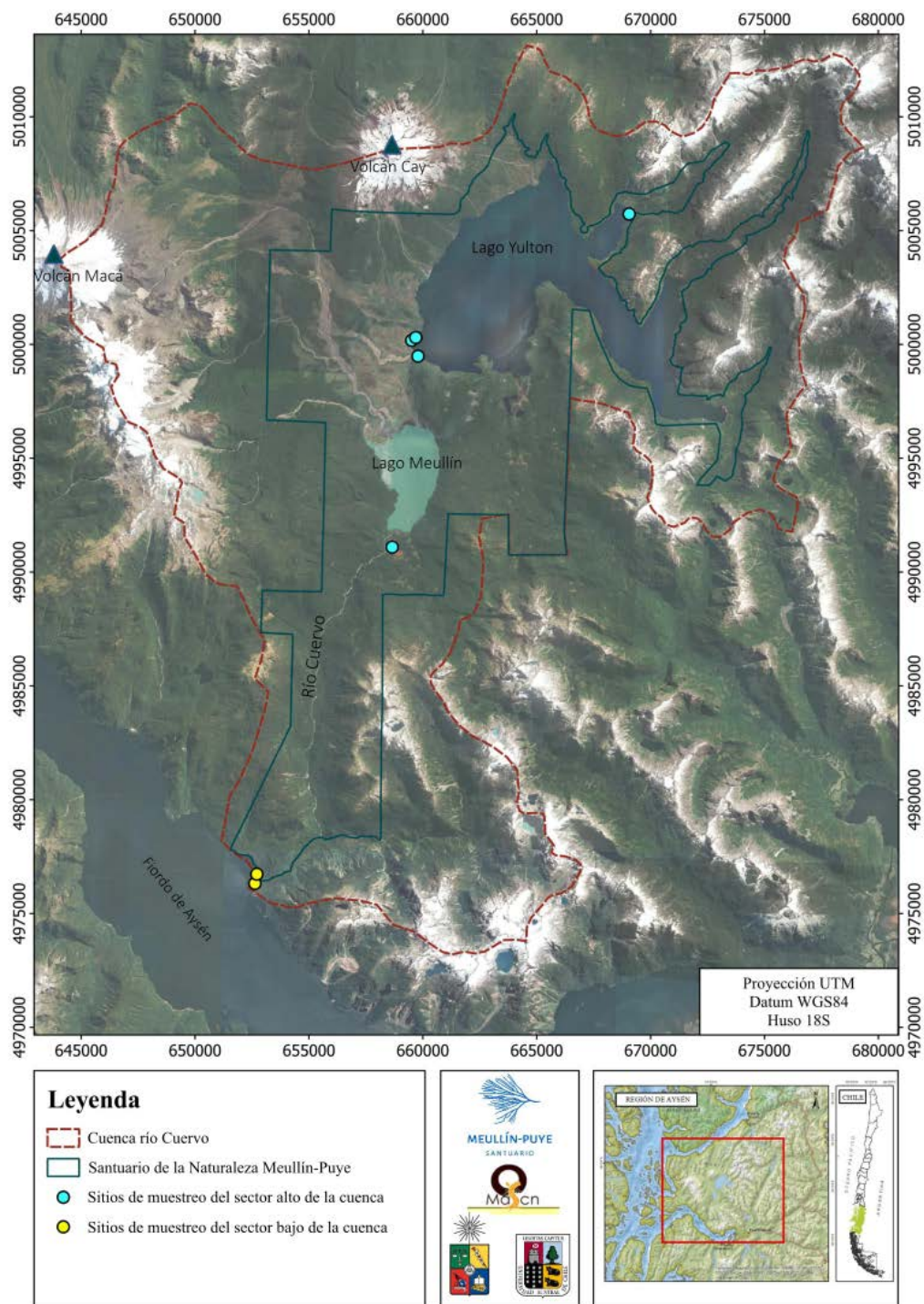


Figura 1. Localización y extensión del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye (SNMP) y la cuenca del río Cuervo. Los puntos representan los sitios de muestreo durante la expedición, en celeste aquellos en el SNMP alto y en amarillo aquellos en el SNMP bajo. Podemos ver la extensión de la cuenca del río Cuervo y del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye y los puntos donde se obtuvieron muestras durante la expedición.

3.1.2. Toma de muestras

En función de cumplir con el objetivo de modelar la red trófica de los ecosistemas dulceacuícolas a través del análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono fue necesario obtener muestras de especímenes de todos los niveles tróficos presentes en el SNMP. Para esto se llevó a cabo una expedición durante el verano de 2022. Para evaluar la estructura y función del ecosistema utilizando la red trófica como indicador (Townsend et al. 2014; Kortsch et al. 2021), se estableció una línea base mediante la recolección de autótrofos terrestres (i.e. hojas de árboles, herbáceas y otros), autótrofos dulceacuícolas (i.e. macroalgas de agua dulce), autótrofos marinos (i.e. macroalgas marinas), organismos raspadores como proxy de las fuentes bentónicas y organismos filtradores como proxy de las partículas suspendidas en el seston (Post, 2002). Además, en cada sitio de muestreo se recogieron diversos consumidores primarios y secundarios de invertebrados para evaluar la variabilidad del carbono que entra en las redes tróficas. La contribución de las fuentes de energía terrestres se evaluó mediante análisis de las plantas terrestres presentes en cada uno de los sitios de muestreo. Como representantes de los niveles tróficos más altos en los ecosistemas acuáticos del Santuario se colectaron peces. Los especímenes de peces para el estudio se colectaron mediante uso de redes de arrastre de orilla y pesca eléctrica. Específicamente la pesca eléctrica (SAMUS1000, Białystok, Polonia) se utilizó en ambientes loticos, con sustrato pedregoso, donde los peces tienen abundancia de refugios. La red de arrastre; 1.5 m alta, 10 m larga con tamaño de malla de 6 mm se utilizó en ambientes lénticos u orillas de cuerpos de agua (Fiordo y Lago Yulton), con sustrato de gravilla o arena.

3.1.3. Preparación y envío de muestras

La obtención de los contenidos de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las muestras obtenidas, los cuales son necesarios para generar el modelo de la red trófica, requieren de análisis en equipos especializados de gran complejidad. Las muestras se prepararon para el análisis isotópico en el Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos (Ko_Lab) en la Universidad Austral de Chile y luego se enviaron a UC Davis Stable Isotope Facility (EEUU) donde se efectuó el análisis de contenido isotópico. Para la preparación de las muestras se siguieron los protocolos estándar para preparación de muestras para análisis de isótopos

estables de carbono y nitrógeno, los cuales varían dependiendo del tipo de tejido que se esté preparando y su origen (Fry 2006).

Las muestras vegetales y de tejido muscular animal fueron inicialmente lavadas con agua destilada para eliminar contaminantes externos. Posteriormente, las muestras se cortaron en piezas más pequeñas para facilitar el secado y la trituración. Para las muestras de peces se intentó seleccionar solamente tejido muscular. Esto no fue posible en los ejemplares más pequeños, que corresponden a individuos de *Galaxias platei* juveniles. Los tejidos se colocaron en tubos Eppendorf con la tapa abierta y se secaron en una estufa a 60°C durante 24 horas, permitiendo una evaporación eficiente del agua. Para los invertebrados con exoesqueleto, se llevó a cabo un procedimiento adicional de descalcificación después del secado para eliminar el carbonato de calcio, dado que la presencia de CaCO_3 puede alterar significativamente los resultados de isótopos de carbono. Se utilizó HCl 0.5 M para tratar las muestras, cambiando el ácido repetidamente hasta que no se observaron más burbujas, indicando la completa reacción del ácido con el carbonato. Además, los lípidos pueden interferir en los resultados por lo que las muestras de tejidos animal fueron tratadas para extraerlos. Esto se realizó utilizando una solución de diclorometano-metanol (2:1). Las muestras se lavaron repetidamente con la solución hasta que el sobrenadante se mantuvo transparente, indicando la completa extracción de lípidos. Cada muestra se trató con una pipeta Pasteur distinta para evitar la contaminación cruzada. Después de la desecación y los tratamientos químicos, las muestras fueron secadas una segunda vez, en las mismas condiciones que la primera (60°C por 24 horas), para luego ser trituradas en un mortero hasta alcanzar una consistencia de polvo fino. Finalmente, las muestras se pesaron y encapsularon. La precisión en el pesaje es crucial para la medición de isótopos estables, donde la cantidad exacta de muestra puede influir significativamente en la precisión de los resultados. Dado que es requerimiento contar con un peso específico de las muestras a analizar este paso se realizó usando una balanza semi-analitica. Una vez obtenido la cantidad de material necesario se encapsuló en una capsula de estaño. Las muestras encapsuladas y pesadas se almacenaron meticulosamente etiquetadas para los análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono.

Las muestras encapsuladas fueron almacenadas en bandejas para PCR, etiquetadas y enviadas al Stable Isotope Facility de la Universidad de California Davis, California, Estados Unidos. Las muestras se analizaron utilizando un espectrómetro de masas de flujo continuo

acoplado a un analizador elemental. Las proporciones de isótopos estables se midieron con un analizador elemental Vario ISOTOPE conectado a un espectrómetro de masas de proporción isotópica SerCon 20-22 (Sercon Ltd., Cheshire, Reino Unido). La composición isotópica se expresó como $\delta^{15}\text{N}$ para nitrógeno y $\delta^{13}\text{C}$ para carbono, y se calculó para cada muestra siguiendo la ecuación $\delta X = (R \text{ muestra}/R \text{ estándar}) - 1$, donde X es la relación de la composición isotópica del tejido en unidades delta (δ), R muestra son las relaciones isotópicas absolutas de la muestra y R estándar es la relación isotópica estándar (Fry 2006; Coplen 2011). Los estándares para carbono y nitrógeno fueron calcita fósil (Vienna Pee Dee Belemnite o 17 VPDB) y nitrógeno atmosférico, respectivamente. Los valores delta (δ) se expresaron en partes por mil (‰).

3.1.4. Preparación de datos

Para poder cumplir con el objetivo específico de modelar la red, primero fue necesario depurar las matrices de datos de los resultados de los análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Un total de 120 muestras fueron enviadas para análisis de isótopos estables a la UC Davis Isotope Facility. Primero, se limpiaron los datos no utilizables, como aquellos con resultados de algún isótopo fuera de los rangos naturales. Para los organismos a los cuales se llegó a un nivel taxonómico suficientemente bajo se identificó el grupo funcional al cual este pertenece (Meritt & Cummins 1996, Cummins, Meritt & Andrade 2005, Tomanova, Goitia & Helešić 2006). La resolución taxonómica empleada para asignar un invertebrado a un grupo funcional se lleva a cabo solo hasta el nivel de detalle necesario para caracterizar dicho grupo. Por ejemplo, todos los miembros del orden Odonata son depredadores, por lo que la clasificación a nivel de orden es suficiente. En la mayoría de los casos, la separación a nivel de Orden o Familia permite la caracterización de los grupos funcionales (Meritt & Cummins 1996, Meritt, Cummins & Berg 2017, Meritt et al. 2002). Se consideró productores todos los organismos fotosintéticos (autótrofos) de cada ecosistema que fueron muestreados. Además, los organismos raspadores se utilizaron como proxy de la señal isotópica del bentos y los organismos filtrados como proxy de la señal isotópica de la columna de agua.

Se filtró el conjunto de datos para poder distinguir entre los sectores muestreados (SNMP Alto y SNMP Bajo) y se excluyeron los grupos funcionales con un solo representante. Se calculó una serie de estadísticos descriptivos para las concentraciones isotópicas de

carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente) agrupadas por grupo funcional distinguiendo dos sectores del área de estudio, la parte alta de la cuenca del río Cuervo (SNMP Alto) y la desembocadura del río Cuervo (SNMP Bajo). La diferencia isotópica entre los grupos funcionales se analizó usando un PERMANOVA (Anderson 2014) con 999 permutaciones basado en la matriz de disimilitud euclidiana, para determinar la significancia estadística de las variaciones isotópicas entre los grupos.

Para llevar a cabo de manera adecuada el objetivo general de recomendar elementos clave de la red trófica para la conservación de los ecosistemas dulceacuícolas del SNMP, primero fue necesario generar ciertas visualizaciones exploratorias de los resultados, de forma de poder posteriormente analizarlos de manera adecuada. Para esto se graficaron los contenidos de los isótopos estudiados de los grupos funcionales en un gráfico de dispersión separando ambos sectores (SNMP Alto y SNMP Bajo). Con base en el análisis de la dispersión de las señales isotópicas entre los sectores SNMP Alto y SNMP Bajo (ver Anexo, Figura A1), se determinó que, para los fines de este estudio, se continuaría únicamente con el análisis correspondiente a la parte alta de la cuenca.

3.2. Modelamiento de la red trófica

3.2.1. *Análisis de posición trófica*

Como parte del análisis de modelo trófico (objetivo específico 1) y además para complementar los análisis estructurales de la red modelada (objetivo específico 2) se analizaron los niveles tróficos de los grupos funcionales estudiados. Este análisis se realizó utilizando el paquete `TrophicPosition` en R (Quezada-Romegialli et al. 2018). Este paquete utiliza un enfoque bayesiano para determinar la posición trófica de los consumidores en las redes alimentarias. En este caso se utilizó el modelo de dos líneas bases isotópicas, autótrofos terrestres y autótrofos dulceacuícolas, e incorporando tanto el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) como el carbono ($\delta^{13}\text{C}$) como las señales isotópicas a analizar. El modelo también utiliza factores de enriquecimiento para calcular la posición trófica, para lo cual dada la falta de información local se utilizaron los valores propuestos por Post et al. 2002 (i.e. $3,4 \pm 0,98$ para $\delta^{15}\text{N}$ y $0,39 \pm 1,3$ para $\delta^{13}\text{C}$). El paquete realiza simulaciones de Monte Carlo usando Cadenas de Markov (MCMC) para estimar las distribuciones posteriores de la posición trófica y otros parámetros relevantes. Este método permite la inclusión de incertidumbres

inherentes a los datos isotópicos. Se ajustaron los parámetros del modelo, como el número de iteraciones (200000) y cadenas (5), para mejorar la precisión y la robustez de las estimaciones. Los resultados de la modelización se resumieron y visualizaron en boxplots para comparar las posiciones tróficas por grupo funcional.

3.2.2. Proporciones de dieta y construcción de red trófica

Para construir la red trófica, primer objetivo específico e insumo esencial para el objetivo general del estudio, es necesario obtener las proporciones de la dieta de los componentes de esta red. Para esto se evaluó la posición isotópica y las fuentes de energía primarias de la red trófica a partir de los análisis de su composición isotópica, donde se evaluaron las señales de los isótopos de carbono y nitrógeno.

Para modelar la red trófica usamos la composición isotópica de los grupos estudiados para estimar la proporción de la dieta de consumidores. Para esto se empleó el paquete MixSIAR en R (Stock & Semmens 2016). Este paquete utiliza un modelo bayesiano que integra múltiples fuentes de incertidumbre en los análisis de datos de isótopos estables. Este paquete permite integrar de manera coherente los errores y la variabilidad en los datos, facilitando una interpretación más precisa de las proporciones de diferentes fuentes de alimento en la dieta de los consumidores. El paquete utiliza una matriz de mezcla isotópica (datos isotópicos de los consumidores), datos de isótopos de las fuentes potenciales (señales promedio de fuentes) y factores de discriminación para modelar la contribución proporcional de cada fuente alimenticia a la dieta del consumidor. Debido a la falta de información específica sobre factores de discriminación de los grupos estudiados se utilizaron los valores proporcionados por Post (2002), de la misma forma se utilizaron priors no informativos en todos los modelos.

El proceso computacional de MixSIAR implica la estimación de parámetros a través de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC), asegurando una exploración exhaustiva del espacio de parámetros y proporcionando estimaciones robustas de las incertidumbres. Se evaluaron diferentes estructuras de error con covarianza, específicamente las opciones 'Residual * Process', 'Residual only' y 'Process only', para determinar la influencia de estos errores en la adecuación del modelo a los datos isotópicos. Además, se probó dos formas de ingresar los datos de consumidores. Por una parte, utilizando todos los grupos

funcionales, exceptuando los autótrofos, como consumidores, sin distinción. Por otra parte, apoyado en los resultados del nivel trófico y en la literatura sobre los grupos funcionales representados, se jerarquizaron las interacciones (por ejemplo, para el primer nivel trófico las fuentes solamente fueron los autótrofos y los consumidores correspondieron a grupos funcionales de consumidores primarios, y así para cada nivel). Para determinar el modelo que mejor se ajusta a los datos se utilizó el "Deviance Information Criterion" (DIC). El análisis fue configurado para ajustar los modelos con y sin error del proceso, permitiendo comparar la idoneidad del modelo a través del DIC. Los modelos con el menor valor DIC fueron considerados como los más adecuados, sugiriendo un mejor equilibrio entre la complejidad del modelo y la adecuación a los datos. La opción con las interacciones jerarquizadas mostró resultados con valores de DIC mucho menores, por lo cual estos resultados fueron seleccionados para los análisis posteriores. Para evaluar la convergencia de los resultados de los modelos se utilizaron los diagnósticos de Gelman y Geweke. Los resultados corresponden a las proporciones de la dieta de los consumidores en base a cada una de las fuentes.

3.3. Atributos estructurales y funcionales de las redes tróficas

En función del segundo objetivo específico, que apunta a analizar la estructura y funcionamiento de la red trófica modelada, se realizaron diferentes análisis. Con respecto a la estructura de la red, primero calculamos el número total de interacciones. Esto corresponde al número total de enlaces únicos presentes en la red (L). La densidad de interacción se calculó dividiendo la diversidad de interacciones por la riqueza de nodos (L/N), proporcionando una medida de cuán conectada está la red. La conectancia de la red se evaluó como la proporción del número posible de conexiones que están efectivamente ocupadas por interacciones. Ésta se calculó dividiendo la diversidad de interacciones por el cuadrado de la cantidad de nodos menos la cantidad de nodos ($\frac{L}{N^2} - N$).

Con respecto a los atributos funcionales del segundo objetivo específico se evaluó el anidamiento de la red. Para esto convertimos la red a una matriz de adyacencia y utilizamos el paquete bipartite de R con el método "NODF" (Dormann, Gruber & Frund 2008, Almeida-Neto & Ulrich 2011). Este método calcula la medida de anidamiento basada en la disminución de las frecuencias de especies y sus interacciones en la red, donde un valor

más alto indica un mayor anidamiento estructural. El rango de anidamiento es $0 \leq NODF \leq 100$, donde 0 indica una matriz de bloques (es decir, perfectamente modular, como un tablero de ajedrez) y 100 corresponde a una estructura perfectamente anidada.

3.4. Identificación de elementos clave para la conservación

3.4.1. Identificación de grupos clave

En función de identificar elementos clave de la red modelada para incorporarlos como elementos anidados al objeto de conservación “Puye grande y otros peces nativos” se evaluaron una serie de índices, tales como: índice PageRank (Page et al. 1998) y los índices de centralidad como “Centralidad de grado ponderado” wD_i (Gouveia et al. 2021), “Centralidad de intermediación” B_i y “Centralidad de cercanía” C_i (Jordán, Liu & Davis 2006).

La Centralidad de grado ponderado (wD_i), que es la forma más directa de medir la centralidad de un nodo, que mide el número de conexiones directas (tanto entrantes como salientes) para cada nodo en la red, considerando el peso de cada conexión, en este caso la proporción de la dieta. Esta métrica es fundamental para entender la participación directa de cada especie en la red trófica, reflejando su rol como consumidor o recurso dentro de la comunidad.

$$wD_i = \sum_{i_i^a} a_i$$

wD_i Representa el índice de centralidad ponderado de un nodo i , a_i representa el total de conexiones que pasan por el nodo i .

Centralidad de intermediación (B_i) mide la cantidad de veces que un nodo actúa como un puente a lo largo del camino más corto entre dos otros nodos. Esto refleja cuán influyente es un nodo en el flujo de información o materia a través de la red. Se calcula para cada nodo como el número de estos caminos más cortos que pasan a través del nodo (Freeman 1977).

$$B_i = \sum_{v \neq i \neq j} \sigma_{vj}(i)$$

B_i representa el “betweenness centrality” de un nodo i . σ_{vj} representa el camino más corto entre los nodos v y j y $\sigma_{vj}(i)$ es el número de veces que el camino más corto entre v y j pasa por i .

Centralidad de cercanía (C_i) mide la cercanía promedio (inversa de la distancia) de un nodo a todos los otros nodos en la red. Los nodos con una alta centralidad de cercanía pueden acceder rápidamente a todos los otros nodos (Okamoto, Chen & Li 2008).

$$C_i = \sum_{j \neq i}^n d_{ij}$$

Donde C_i representa la “centralidad de cercanía” del nodo i y d_{ji} el camino mas corto entre los nodos j e i .

PageRank ($PR(A)$) es un algoritmo desarrollado originalmente por los creadores de Google para medir la importancia de las páginas web en sus resultados de búsqueda (Page et al. 1998). Este se utiliza para evaluar la importancia o influencia de un nodo dentro de la red. La idea fundamental detrás del algoritmo es que un nodo es importante si está conectado por otros nodos importantes. Matemáticamente, el PageRank de un nodo se calcula utilizando la siguiente fórmula recursiva:

$$PR(A) = (1 - d) + d(PR(T_1)/C(T_1) + \dots + PR(T_n)/C(T_n))$$

$PR(A)$ es el valor PR de la página A ; $PR(T_i)$ es el valor PR de la página T_i ; la página T_i se refiere a una página específica entre todas las páginas de A ; $C(T_i)$ es el grado de salida de la página T_i , es decir, el número de enlaces hacia otras páginas que T_i apunta; d es el coeficiente de amortiguación, que representa la probabilidad de que un nodo enlace al siguiente nodo en cualquier momento.

Se calcularon las diferencias y relaciones entre los diferentes índices de centralidad usando el análisis de correlación de Spearman. Se consideraron las variables significativamente correlacionadas si $P < 0,05$. El ranking de correlación de Spearman se expresó como S . A mayor valor de S , mayor correlación.

3.4.2. *Identificación de interacciones clave*

Para complementar la identificación de elementos clave a través del análisis de los nodos de la red (objetivo específico 3), se realizó un análisis del impacto de las interacciones específicas entre los grupos funcionales en la estabilidad estructural del sistema. Para esto se utilizó un enfoque basado en el índice de estabilidad comunitaria propuesto por Sauve et al. (2016). Este índice representa la competencia mínima necesaria para que el sistema sea estable. Se considera más estable cuanto menor es el valor del índice. El análisis se implementó utilizando el material suplementario disponible online de Sauve et al. (2016) y Harvey et al. (2017).

Se utilizó una matriz de adyacencia para representar la red trófica, donde las filas indican las especies en su papel de consumidor y las columnas como recurso. Los valores en la matriz indican la proporción de la dieta, entre 0 y 1, de interacciones directas, y se ajustaron para representar la dirección de las interacciones (i.e., $m_{ij} = 1$ y $m_{ji} = 0$ si la especie i se alimenta de j). Además, se cargó un vector que identifica a las especies basales (ie. Autótrofos).

A continuación, se realizó un análisis iterativo ($n=50,000$ iteraciones) para parametrizar aleatoriamente las fuerzas de interacción en la matriz jacobiana derivada de la matriz de adyacencia, utilizando valores extraídos de una distribución normal (media=1, desviación estándar=0.1). Para cada iteración, se calculó el índice de estabilidad comunitaria y se determinó la mediana de estos valores como la métrica central de estabilidad inicial del sistema.

Para cada interacción en la red, se simuló su remoción y se recalculó el índice de estabilidad. El índice de estabilidad es la cantidad mínima de competencia intraespecífica necesaria para mantener la red estable, siguiendo el enfoque de Neutel et al. (2002). Se registró el cambio en la estabilidad estructural como el porcentaje de cambio con respecto a la estabilidad inicial. Esto permitió clasificar las interacciones según su impacto en la estabilidad del sistema.

3.5. Recomendaciones de objetos de conservación anidados

En función de dar cumplimiento al objetivo general de este proyecto, y al cuarto objetivo específico, que con la información obtenida en los análisis previamente descritos, se identificaron los grupos clave e interacciones críticas para la conservación de las redes tróficas de los sistemas dulceacuícolas del SNMP. A través del análisis de estabilidad y estructura de la red, incluyendo métricas como densidad de interacción, conectancia, anidamiento y modularidad, se determinaron las especies y conexiones más importantes para mantener la estabilidad del ecosistema. Esta información será compilada y presentada en forma de recomendaciones para ser incorporadas como elementos anidados al OdeC “Puye y otros peces nativos”, con el fin de lograr una más efectiva conservación del OdeC y una distribución más eficiente de recursos.

4. Resultados

4.1. Análisis preliminares

Después de proceder a limpiar los datos, se redujeron a 112 las muestras utilizables. Se identificaron estas 112 muestras al nivel taxonómico más bajo posible (Cuadro 1). Se logró identificar un 76,8% de las muestras a un nivel de especie, un 8,9% a nivel de género, un 10,7% a nivel de familia y un 3,6% a nivel de orden. En base a esto se identificaron 12 grupos funcionales presentes en la red trófica (3 de peces, 3 de autótrofos y 6 de invertebrados).

Cuadro 1. Mínimo nivel taxonómico de identificación de las muestras. Se indica la cantidad de muestras identificadas al mínimo nivel taxonómico posible y el porcentaje del total de muestras.

Nivel taxonómico	Cantidad	%
Especie	86	76,8
Género	10	8,9
Familia	12	10,7
Orden	4	3,6

Se identificaron los siguientes grupos funcionales de macroinvertebrados:

- Trituradores: invertebrados que consumen hojarasca en descomposición o tejido vegetal (CPOM, materia orgánica particulada gruesa).
- Raspadores: invertebrados que recolectan algas adheridas de los diferentes sustratos presentes en el ecosistema. Este grupo se utilizó como proxy de la señal isotópica del bentos (sensu Post 2002).
- Filtradores: invertebrados que se alimentan de materia orgánica particulada fina (FPOM por sus iniciales en inglés) suspendida en la columna de agua. Este grupo se utilizó como proxy de la señal isotópica de la columna de agua, el seston (sensu Post 2002).
- Recolectores: invertebrados que se alimentan de FPOM de los intersticios en los sedimentos del fondo.
- Depredadores: aquellos invertebrados que capturan y consumen presas vivas (ie. otros invertebrados).

- Hematófagos facultativos: invertebrados terrestres que se alimentan en parte de sangre.
- Herbívoros terrestres.

Los peces fueron clasificados en tres grupos funcionales, herbívoros, invertívoros y piscívoros (Martin & Bastida 2008, Pérez et al. 2021, Niklitschek & Toledo 2008). Los individuos de *Galaxias platei* fueron separados en dos grupos funcionales diferentes ya que durante su desarrollo cambia su nicho trófico, pasando principalmente de alimentarse de invertebrados cuando es juvenil a peces cuando es adulto (Belk et al. 2014). Se discriminó entre individuos adultos y juveniles por su tamaño, en base al trabajo de Milano y Barriga (2018).

- Los invertívoros o *Galaxias platei* juveniles, corresponden a aquellos peces que se alimentan principalmente de macroinvertebrados
- Los piscívoros facultativos o *Galaxias platei* adultos, son peces que se alimentan preferentemente de otros peces. Es importante recalcar que no son piscívoros estrictos (que solamente se alimentan de otros peces).

Los resultados del análisis PERMANOVA arrojaron que existen diferencias significativas en las señales isotópicas de los grupos funcionales con $p < 0,05$ (anexos Cuadro A1).

Cuadro 2. Número de muestras por grupo funcional.

Grupos funcionales	N
Autótrofo dulceacuícola	15
Autótrofo marino	4
Autótrofo terrestre	13
Seston (Filtradores)	2
Recolectores	4
Hematófago	3
Herbívoro terrestre	2
<i>Galaxias platei</i> juvenil	39
<i>Galaxias platei</i> adulto	15
Depredador	5
Bentos (Raspadores)	7
Trituradores	3

Los puntos en la figura 2 representan los promedios de los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para diferentes grupos funcionales, con sus respectivas barras de error estándar. Este análisis es una visión preliminar de lo que será la red trófica a modelar

como parte de los objetivos. Los niveles tróficos más altos corresponden a los grupos de *Galaxias platei* adultos y *Galaxias platei* juveniles. En contraste, entre los invertebrados, los trituradores presentan el nivel trófico más bajo. En los niveles intermedios vemos otros grupos de consumidores primarios, tales como los raspadores (Bentos) o recolectores, y en la parte media alta vemos los consumidores secundarios, los invertebrados depredadores.

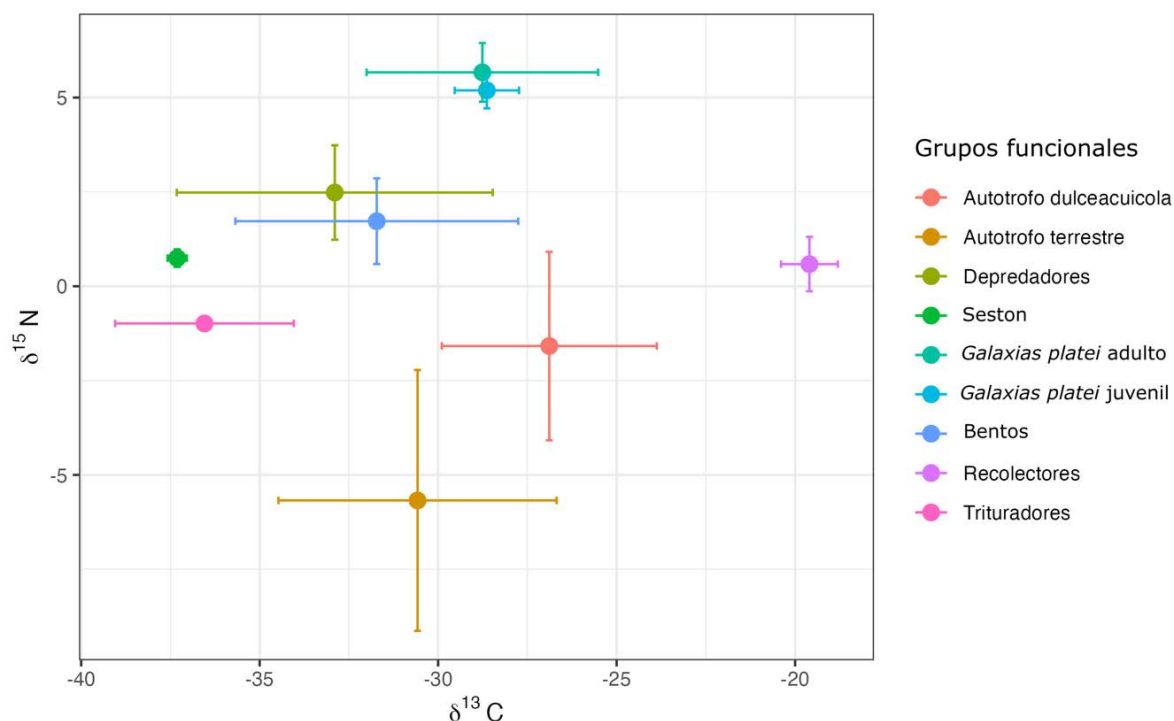


Figura 2. Gráfico de dispersión de promedios de la variabilidad isotópica en carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para diferentes grupos funcionales en el SNMP Alto. Cada punto en el gráfico representa el promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para un grupo funcional específico, mientras que las barras representan el intervalo de confianza (95%) asociado a las mediciones de cada grupo.

El gráfico comparativo entre SNMP Alto y SNMP Bajo de isótopos sugiere fuentes de carbono diferentes en la parte alta y baja de la cuenca (anexos figura A1). En la figura A1 vemos la distribución de las muestras en un gráfico de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$. En el eje horizontal ($\delta^{13}\text{C}$), podemos ver las diferentes fuentes de carbono en la red trófica, en este caso a la izquierda parecen estar las fuentes de carbono terrestres y dulceacuícolas mientras que valores más a la derecha indican una fuente marina. En el eje vertical ($\delta^{15}\text{N}$), los valores más altos tienden a asociarse con niveles tróficos superiores, aunque esta relación puede

estar influenciada por diferencias en las líneas base entre ambientes marinos y de agua dulce.

4.2. Posición trófica

Para aportar al modelamiento de la red trófica, parte del primer objetivo específico, se analizaron las posiciones tróficas de los grupos funcionales estudiados (Figura 3). La posición trófica indica el nivel de cada grupo en la cadena alimenticia. El grupo de los trituradores tiene la posición trófica más baja indicada por el boxplot amarillo con valor 1,9. Por otro lado, los grupos *Galaxias platei* adulto (3,9) y *Galaxias platei* juvenil (3,8), ocupan las posiciones tróficas más altas. Los siguen los Depredadores (3), el bentos (2,7), el seston (2,4) y los recolectores (2,2).

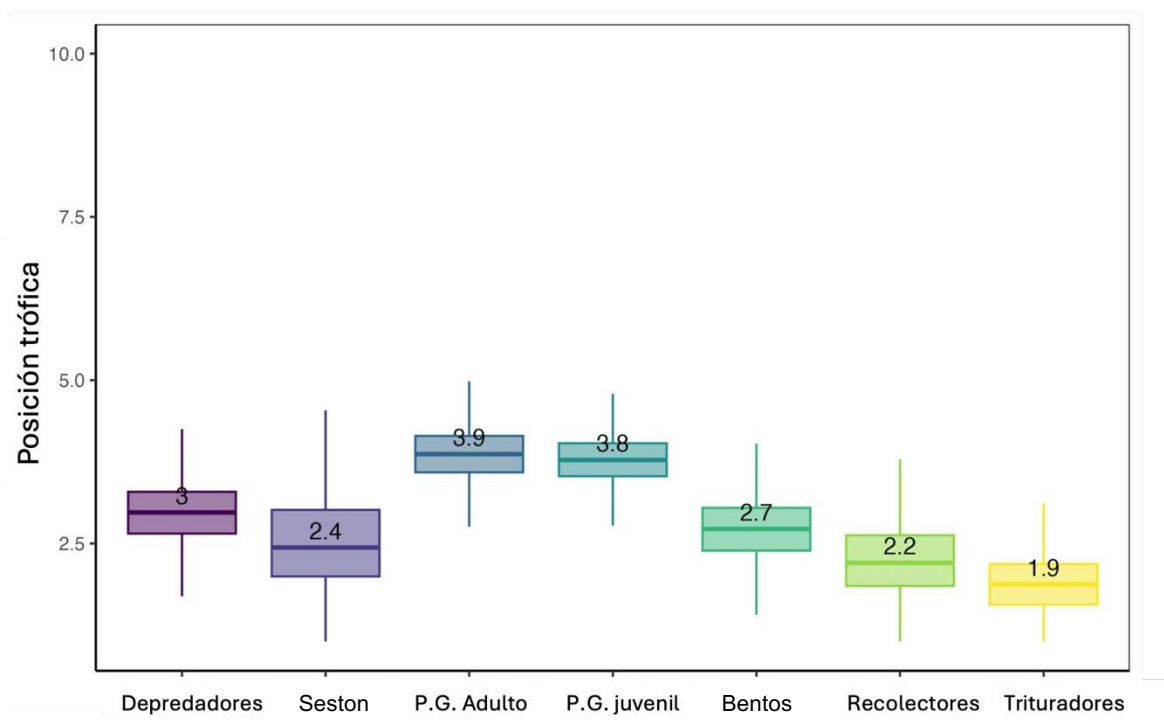


Figura 3. Boxplot de las posiciones tróficas de los grupos funcionales en el ecosistema dulceacuícola del SNMP. P.G. corresponde a *Galaxias platei*. Los números dentro de las cajas representan la media de la posición trófica para ese grupo.

4.3. Modelamiento de red trófica

Una red trófica es una representación de las relaciones alimenticias entre los organismos de un ecosistema, mostrando cómo la energía y los nutrientes fluyen a través de la red, desde los productores primarios hasta los depredadores tope (Elton 1927, Paine 1966) y por lo tanto para cumplir el primer objetivo específico del estudio se obtuvieron las proporciones de dieta de los grupos funcionales. El modelo que mejor se ajustó a los datos fue el con las interacciones jerarquizadas (i.e. consumidores primarios solo consumen fuentes primarias y así para cada nivel), y donde se utilizó la estructura de error 'Residual * Process'. El valor promedio del DIC fue de 28,2 y el promedio de los resultados del diagnóstico Gelman y Geweke fue 3,25.

Los recolectores mostraron una mayor dependencia de los autótrofos terrestres con una proporción media de la dieta de 0,427, seguidos de autótrofos dulceacuícolas con una media de 0,318. Los trituradores presentaron una gran dependencia de los autótrofos terrestres, con una proporción media de 0,609, complementada por autótrofos dulceacuícolas (0,209). Los depredadores mostraron una dieta compuesta principalmente por trituradores (0,772). Los juveniles de *Galaxias platei* presentaron una dieta basada mayoritariamente en depredadores (0,584) y recolectores (0,307). Los adultos de *Galaxias platei*, por su parte, tuvieron una dieta diversa, con un 0,359 de juveniles de *Galaxias platei*, 0,222 de recolectores, 0,195 de depredadores y 0,223 de trituradores. Los resultados de las proporciones de la dieta (Anexo A3) fueron graficados para una mejor interpretación (Figura 4).

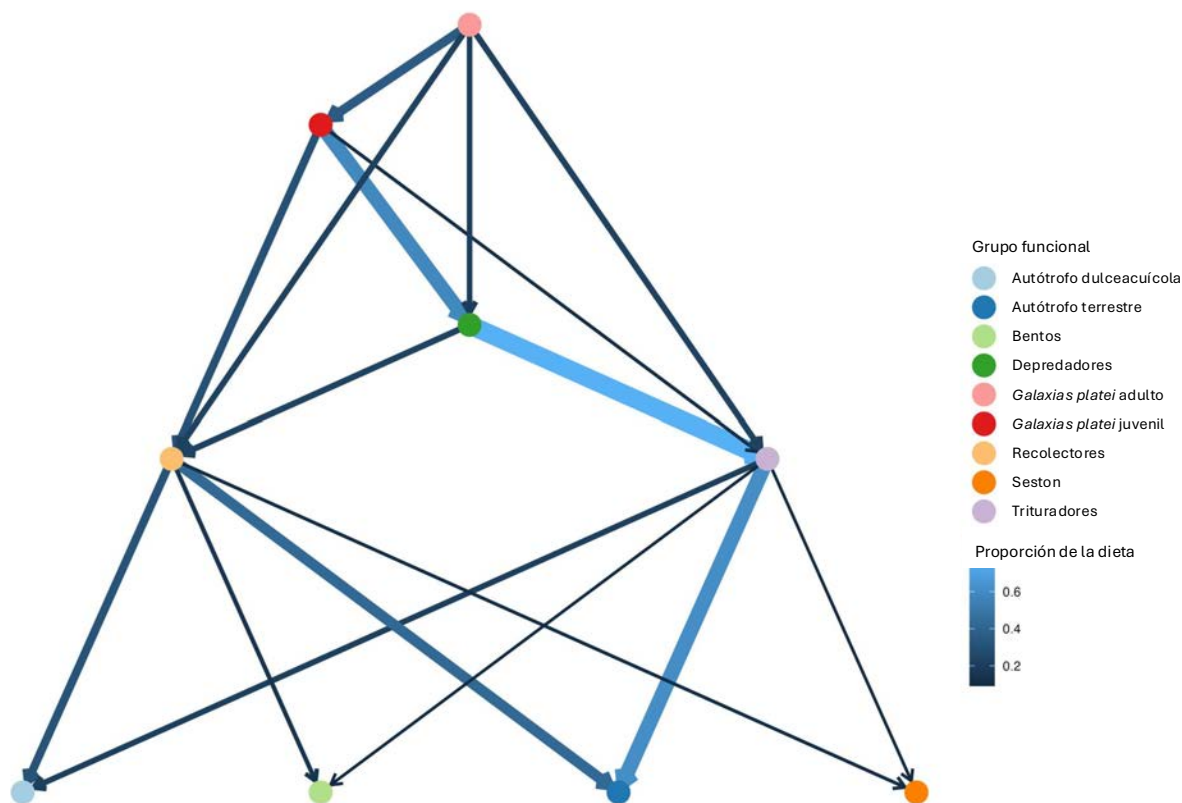


Figura 4. Modelo de la red trófica del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye sector Alto (SNMP Alto). El gráfico muestra las interacciones tróficas entre los diferentes grupos funcionales del SNMP Alto, basadas en la proporción de la dieta. Cada nodo representa un grupo funcional y las líneas indican las relaciones tróficas entre ellos. El grosor de las líneas y la intensidad del color azul indican la proporción de la dieta, con líneas más gruesas y colores más claros indicando una mayor proporción. Los colores de los nodos representan a los diferentes grupos funcionales.

4.4. Atributos estructurales y funcionales de la red trófica

Se calcularon algunos atributos estructurales y funcionales de la red trófica, en función del segundo objetivo específico. Con respecto a los atributos estructurales, la red trófica del SNMP Alto presenta una diversidad de interacciones de 17, lo que indica un total de 17 enlaces únicos presentes entre los distintos grupos funcionales. La densidad de interacciones de 1,88 sugiere que, en promedio, cada nodo está conectado con 1,88 otros nodos. La conectancia de la red es de 0,24, lo que significa que el 24 % de las conexiones posibles entre los nodos están efectivamente ocupadas por interacciones. En cuanto a

atributos funcionales de la red, esta presenta un valor de anidamiento de 41,7 (sobre 100), medido mediante el método NODF, lo que sugiere un nivel moderado de estructura anidada en la red.

4.5. Identificación de grupos clave

Con el propósito de poder recomendar elementos para la conservación del SNMP (objetivo general) se analizaron los nodos para identificar grupos clave (objetivo específico 3) usando teoría de redes. La centralidad de grado ponderado mide el número de conexiones directas de cada nodo ponderado por el peso de interacción, en forma de proporción de la dieta. Los trituradores presentan la mayor centralidad de grado ponderado ($wD_i = 2,10$). Les siguen los depredadores ($wD_i = 1,78$) y los recolectores ($wD_i = 1,76$). La centralidad de cercanía mide la distancia promedio de un nodo a todos los demás nodos en la red. El grupo trituradores tiene la mayor centralidad de cercanía ($C_i = 4,11$), seguido muy de cerca por los recolectores ($C_i = 4,10$). PageRank mide la importancia de un nodo en función de la cantidad y la calidad de sus conexiones. Los autótrofos terrestres tienen el valor más alto ($PR = 0,18$) seguidos de los trituradores ($PR = 0,15$).

Cuadro 3. Resultados del análisis de grupos clave. Resultados del análisis de centralidad de la red trófica del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye sector Alto. El cuadro presenta los valores de centralidad de grado ponderado (wD_i), centralidad de intermediación (B_i), centralidad de cercanía (C_i) y PageRank (PR) para los diferentes grupos funcionales. Estos índices miden la importancia relativa de cada grupo funcional dentro de la red trófica.

Grupos Funcionales	Centralidad de grado ponderado (wD_i)	Centralidad de cercanía (C_i)	PageRank (PR)
Recolectores	1,76	4,10	0,12
Trituradores	2,10	4,11	0,15
Depredadores	1,78	2,44	0,11
<i>Galaxias platei</i> juvenil	1,36	2,96	0,08
<i>Galaxias platei</i> adulto	1,00	2,99	0,06
Autótrofo dulceacuícola	0,53	2,53	0,12
Autótrofo terrestre	1,04	1,63	0,18
Seston	0,20	3,89	0,08
Bentos	0,24	3,66	0,09

4.6. Interacciones clave

Con el fin de complementar los análisis de grupos clave, se analizaron las interacciones para identificar cuáles de ellas son las más importantes para mantener la estabilidad (objetivo específico 3). El resultado del análisis de interacciones clave muestra que la eliminación de la interacción entre los trituradores y los autótrofos terrestres provoca el mayor descenso en la estabilidad estructural. Las interacciones entre los recolectores y los autótrofos terrestres, los trituradores y el bentos, los recolectores y el bentos son las otras interacciones que tienen un impacto negativo en la estabilidad de la red si son removidas.

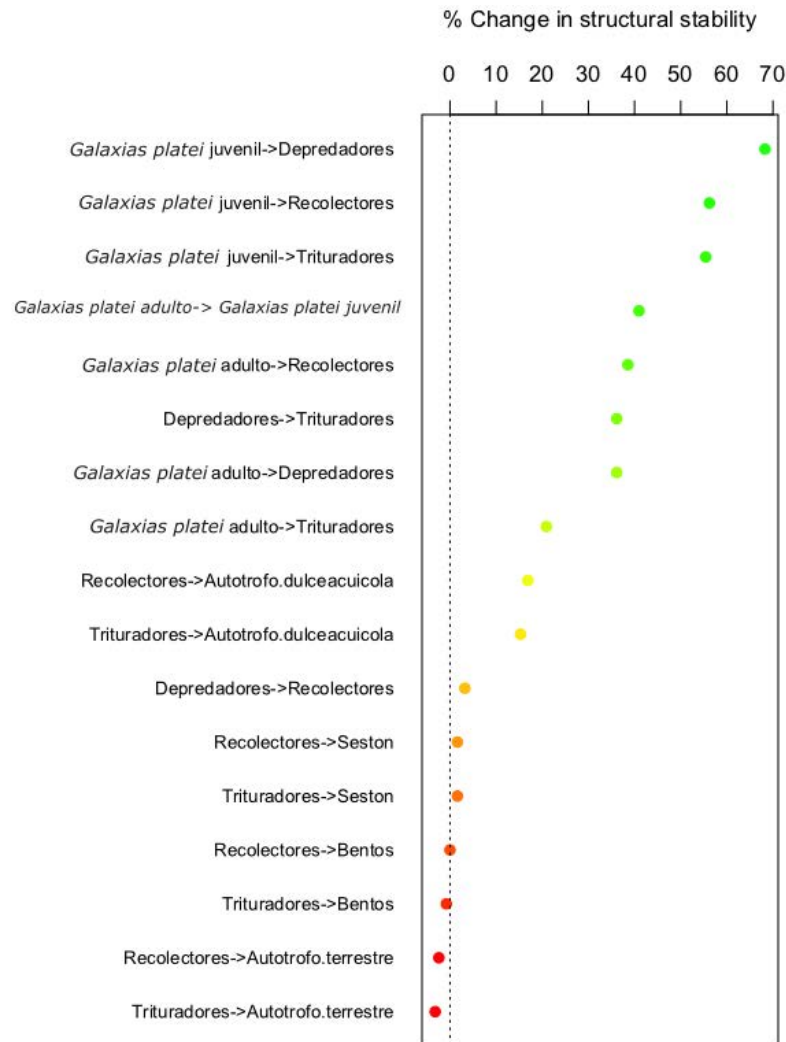


Figura 5. Cambio en la estabilidad estructural de la red trófica tras la eliminación de interacciones clave. Se muestra el cambio porcentual en la estabilidad estructural de la red trófica modelada para el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye sector Alto después de la eliminación de interacciones específicas.

4.7. Objetos de conservación anidados

Los análisis para identificar grupos clave no arrojaron un solo grupo funcional como prioritario para la red trófica desde la perspectiva de la teoría de redes. En base a los resultados presentados previamente se pueden dilucidar dos elementos esenciales para la conservación del OdeC “Puye grande y otros peces nativos”. Por una parte, están los invertebrados consumidores primarios, en particular el grupo funcional de los trituradores, y su rol como vector de ingreso de carbono de la materia orgánica proveniente de los ecosistemas terrestres al ecosistema acuático. Este grupo presentó el valor más alto en el análisis de centralidad de grado ponderado y en el análisis de centralidad de cercanía y además arrojó el segundo valor más alto en el índice PageRank, lo que sugiere su rol clave en la red trófica. Además, la interacción entre este grupo y los autótrofos terrestre fue la que mostró ser más importante para la estabilidad de la red. Por otra parte, los autótrofos terrestres obtuvieron el mayor valor en el análisis PageRank y sus interacciones con los consumidores primarios mostraron ser las más importantes para mantener la estabilidad de la red.

5. Discusión

La presente investigación se centró en la modelación de la red trófica en los ecosistemas dulceacuícolas del Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye (SNMP) y en la identificación de elementos clave para aportar a la conservación del OdeC “Puye grande y otros peces nativos”. A través del análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono, se logró modelar la estructura y el funcionamiento de esta red, proporcionando una visión detallada de las interacciones tróficas y los flujos de energía dentro del ecosistema. En el proceso de modelación de la red trófica, se analizaron 112 muestras, agrupadas en 12 grupos funcionales. Entre estos, se destacó la importancia de los trituradores como consumidores primarios. Los análisis de posición trófica y proporciones de dieta revelaron la dependencia de estos consumidores primarios de fuentes de carbono terrestre, subrayando su rol crucial en la red trófica. La red trófica modelada presentó una conectancia moderada (24%) y un nivel de anidamiento también moderado (41,7), lo que sugiere una estructura relativamente robusta. Los índices de centralidad identificaron a los trituradores y a los autótrofos terrestres como nodos clave en la red, destacando su importancia para la estabilidad y el funcionamiento del ecosistema. Además, el análisis de la red mostró que los autótrofos terrestres y el bentos participan en interacciones con consumidores primarios, que de perderse afectarían negativamente la estabilidad de la red.

5.1. Consideraciones de la metodología

La elección de utilizar grupos funcionales en el análisis de la red trófica se fundamenta en la necesidad de simplificar la complejidad inherente de estas redes. Esta simplificación permite un análisis más accesible y manejable sin perder información crítica sobre la estructura y función del ecosistema. Gini, Re & Facchini (2022) demostraron que la agrupación de especies puede mantener la mayoría de los índices topológicos generales, como la centralidad y los niveles tróficos, con una pérdida mínima de información. Además, Merritt & Cummins (1996) proporcionaron un enfoque práctico para la identificación de invertebrados acuáticos basado en grupos funcionales, lo cual es esencial para el análisis ecológico. Sin embargo, aun agrupando en grupos funcionales, hay un bajo número de muestras para la mayoría de los grupos de invertebrados (cuadro 2). El tamaño muestral es una variable crítica en estudios ecológicos, ya que puede afectar la precisión y confiabilidad de los resultados obtenidos. En el presente estudio, el tamaño muestral

limitado podría haber influido en la variabilidad de los datos y en la interpretación de las interacciones tróficas. Gotelli & Colwell (2001) discuten los procedimientos y las trampas en la cuantificación de la biodiversidad, subrayando que tamaños muestrales pequeños pueden llevar a una subestimación de la complejidad ecológica. En este caso el bajo tamaño muestral de algunos grupos funcionales puede impedir capturar adecuadamente la complejidad de la red trófica. En algunos casos, se ha observado que ciertas métricas de la red se ven significativamente afectadas por el tamaño de la muestra. Por ejemplo, un tamaño pequeño de la muestra puede llevar a estimaciones mucho menores y menos precisas de la centralidad de cercanía, comparado con aproximaciones de modularidad con esfuerzos de muestreo similares (McLeod et al. 2021). Por otra parte, el bajo número de muestras o la ausencia de estas de algunos grupos funcionales probablemente se debe a la menor abundancia de estos. Según Scotti y Jordán (2015), los grupos menos abundantes tienden a ocupar posiciones periféricas en la red trófica y tienen un rol marginal en la propagación de efectos indirectos. Esto sugiere que su ausencia en el muestreo podría no impactar significativamente el análisis de las interacciones tróficas dominadas por grupos más abundantes. Es por esto por lo que es importante considerar cada índice de la red por sí mismo, y así generar alguna recomendación para la conservación de la red.

El análisis de la dispersión de las señales isotópicas entre la parte alta de la cuenca del río Cuervo (SNMP Alto) y la desembocadura del río Cuervo (SNMP Bajo) (anexo figura A1) reveló diferencias significativas en las fuentes de carbono. La separación en paneles permite comparar los espacios isotópicos entre las dos zonas, con la posibilidad de observar diferencias en las fuentes de energía y niveles tróficos entre ellos. Se puede apreciar que la fuente de carbono marina tiene una gran influencia en el ecosistema del SNMP Bajo, como se evidencia por los valores de $\delta^{13}\text{C}$. Además, los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en el SNMP se encuentran fuera del rango presentado en el SNMP Alto. Estos hallazgos resaltan una diferencia significativa entre ambos ecosistemas. Todo esto indica diferencias significativas en las bases de recursos entre las dos áreas, lo que podría complicar la extrapolación de datos y modelos si trabajamos con los dos sectores simultáneamente. Por estas razones es que se decidió continuar el estudio únicamente con la parte alta de la cuenca (SNMP Alto) para desarrollar el modelo de red trófica.

El presente estudio se basa en un muestreo realizado durante la temporada estival. En verano se observan aumentos de temperaturas superficiales y, por tanto, un incremento de

las temperaturas del agua en las zonas litorales de los lagos. En primavera, las condiciones de deshielo pueden modificar algunos parámetros químicos, como la presencia de sólidos disueltos (Campo 1984). Estos cambios intra anuales tienen impactos en las características observadas en las redes tróficas (Tavares-Cromar & Williams, 1996). Esto puede ser particularmente relevante en una red trófica como la que se modeló, ya que muestra una gran dependencia a las fuentes de carbono autóctonas (es decir, terrestres). El ingreso de este material orgánico de origen terrestre varía notablemente durante el año debido a eventos de lluvia y derretimiento, que arrastran mayores cantidades de materia orgánica, y por el aumento de material durante el otoño por la caída de hojas de árboles caducifolios, abundantes en la parte alta de la cuenca (García et al. 2023). Las partes altas de la cuenca que rodea al lago Yulton se encuentra dominada por grandes extensiones de bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*). El muestreo para este estudio fue realizado durante el verano, donde la presencia de hojarasca de lenga en el lago era mínima. Sin embargo, también es importante considerar que las señales isotópicas integran carbono y nitrógeno asimilado en periodos de tiempo variables, por ejemplo, el músculo en los últimos 6 a 8 meses (Heady & Moore 2013). Esto sugiere que muchas de las variaciones estacionales mencionadas podrían estar reflejadas en los datos isotópicos obtenidos. Durante el año también varían las características fisicoquímicas de los cuerpos de agua. Todas estas variaciones impactan la red trófica y modifican sus características (Wallace et al. 1997).

El muestreo donde se obtuvieron los datos para modelar la red trófica se realizó solamente en hábitats litorales. En los lagos ultra oligotróficos con bajas temperaturas de la Patagonia los ambientes pelágicos y bénticos profundos suelen ser pobres en diversidad y abundancia de biota (Modenutti et al. 1998). Sin embargo, es posible que, aunque poco abundantes, estos hábitats profundos sean importantes como refugio o fuente de recursos para algunos de los nodos de la red trófica, especialmente bajo condiciones ambientales adversas o cambios estacionales. En este contexto, es importante considerar que los peces, en particular especies como *Galaxias platei* que se mueven entre zonas someras y profundas, son un elemento clave en la conexión entre hábitats dentro de los lagos (Schindler & Scheuerell, 2002). Por lo tanto, aunque este estudio se centró en los hábitats litorales, futuros trabajos que incorporen muestreos en zonas más profundas podrían complementar el entendimiento de la dinámica trófica en el lago Yulton y aportar una visión más integral del ecosistema.

Los modelos de redes tróficas, como cualquier tipo de modelo ecológico, están inherentemente sujetos a sesgos. Uno de los principales problemas es que estos modelos siempre generan un resultado, independientemente de la calidad o la completitud de los datos utilizados. Este fenómeno puede llevar a interpretaciones erróneas o sobreestimaciones de la estabilidad y funcionamiento de la red trófica. Por ejemplo, si el conjunto de datos es incompleto o no representa adecuadamente la diversidad y abundancia de especies, el modelo puede no capturar las interacciones críticas que sustentan la red ecológica (Williams & Martinez, 2000). Además, la falta de datos detallados sobre ciertos niveles tróficos o hábitats específicos puede resultar en una representación sesgada de las interacciones tróficas y la estructura de la red (Dunne et al. 2002a). En este caso, al usar proxis como los filtradores para representar el seston y los raspadores para representar el bentos, estamos simplificando un sistema complejo. Aunque hay evidencia de que los filtradores pueden ser buenos representantes de la señal isotópica del seston, y los raspadores del bentos (Post 2002), estas aproximaciones siguen siendo eso: aproximaciones. Sin embargo, estas tienen ventajas importantes, ya que integran la señal isotópica a lo largo del tiempo (Phillips & Eldridge 2006), lo que reduce el impacto de la variabilidad temporal que suele observarse en fuentes como las algas, cuya señal puede cambiar rápidamente en función de condiciones ambientales y que requerirían un muestreo frecuente y exhaustivo para ser útiles en modelos (Cabana & Rasmussen 1996). Por lo tanto, aunque los proxis simplifican el sistema, ofrecen una alternativa práctica y robusta para capturar patrones generales en sistemas complejos. En este aspecto, el ecosistema modelado presenta una ventaja adicional, ya que es un sector aislado y autocontenido, con una estructura trófica relativamente simple y con baja diversidad, lo que hace que el modelo desarrollado se acerque significativamente a la realidad y sea una herramienta útil para el entendimiento y la conservación del ecosistema.

5.2. Atributos estructurales y funcionales

La densidad de interacciones y la conectancia son métricas que nos ayudan a evaluar y entender la complejidad y la estabilidad de las redes tróficas (Dormann, Gruber & Fründ 2008, Almeida-Neto & Ulrich 2011). En particular la conectancia y el anidamiento son indicadores de la robustez de la red frente a disturbios externos (Baumgartner 2020, Dunne et al. 2002a). La conectancia de la red de interacciones tróficas indica que el 24% de las conexiones posibles entre los nodos están efectivamente ocupadas por interacciones. Este

valor es significativo porque nos indica un nivel moderado de complejidad estructural y por lo tanto un nivel moderado de resiliencia, entendiendo esta como la capacidad de la red de mantener su estructura, función y adaptarse a las perturbaciones (Holling 1973). Este nivel de conectancia se explica en parte por la baja cantidad de nodos de la red, ya que se ha visto que a mayor cantidad de nodos menor la conectancia (Martinez 1991, Schmid-Araya et al. 2002). Dado que los nodos de la red modelada corresponden a agrupaciones en grupos funcionales de una cantidad variable de especies la interpretación de esta variable estructural pierde relevancia.

El anidamiento, medido mediante el método NODF y con un valor de 41,6, sugiere un nivel un poco superior al promedio de anidamiento en la red de acuerdo con la literatura. Se ha documentado que para redes tróficas basadas en grupos funcionales el promedio de anidamiento basado en NODF es $32,47 \pm 2,64$ (Kondoh, Kato & Sakato 2010). El anidamiento en redes ecológicas implica que los grupos funcionales con menos interacciones tienden a interactuar con un subconjunto de los grupos más conectados (Bascompte et al. 2003). Un nivel moderado de anidamiento puede contribuir a la resiliencia de la red al asegurar que los grupos funcionales más especializados se mantienen conectados a la red durante perturbaciones y por lo tanto se evitan extinciones secundarias, lo que facilita la persistencia de las interacciones tróficas (Tylianakis et al. 2010).

5.3. Posición trófica

Se observó que los trituradores ocupan la posición trófica más baja, mientras que *Galaxias platei*, tanto juveniles y adultos, se encuentran en los niveles tróficos superiores. Sin embargo, los adultos de *Galaxias platei* muestran un nivel trófico apenas superior a los juveniles (3,9 y 3,8 respectivamente), reflejando su rol como depredador tope del ecosistema. La posición de los trituradores es reflejo de su rol fundamental como descomponedores de materia orgánica gruesa proveniente de ecosistemas terrestres, ya que las hojas de plantas terrestres están empobrecidas en ^{15}N comparado con las plantas acuáticas, especialmente en ecosistemas templados (Peterson & Fry 1987, Martinelli et al. 1999). Los trituradores, al consumir la materia orgánica gruesa, facilitan el ingreso de nutrientes y de energía hacia los niveles tróficos superiores (Wallace & Webster, 1996). Los recolectores presentan un bajo nivel trófico, lo que se contradice con otros estudios similares donde registró que este grupo ocupaba niveles tróficos más altos que otros grupos

funcionales de consumidores primarios (Anderson & Cabana 2007). Esto podría ser por la relevancia del material orgánico proveniente de fuentes terrestres empobrecidas en ^{15}N . Se espera que el bentos ocupe un nivel trófico relativamente alto, ya que su señal isotópica es obtenida a través del grupo proxy de los raspadores, los cuales se alimentan de biofilm. El biofilm es una comunidad compleja formada por bacterias, algas y otros microorganismos que se desarrollan sobre superficies (Romaní 2010). Este biofilm, al estar compuesto por microorganismos, tiende a acumular isótopos más pesados, como el nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), debido al fraccionamiento isotópico que ocurre durante los procesos tróficos (Post 2002). La señal isotópica del seston se obtiene a través del análisis de los filtradores, que en este caso corresponden a esponjas de agua dulce del género *Spongilla*. Se ha reportado para este género en otros lagos que depende fuertemente de recursos pelágicos (Skelton & Strand 2013). La posición trófica de *Galaxias platei*, tanto del adulto como del juvenil, sugiere una dieta compuesta principalmente por otros organismos de niveles tróficos intermedios, subrayando su papel en el control de las poblaciones de sus presas y en la regulación de la estructura de la red trófica.

La similitud en el nivel trófico entre los juveniles y adultos de *Galaxias platei* (Figura 3), y el bajo porcentaje de canibalismo observado en la dieta de los adultos (anexo cuadro A3) comparado con la literatura (Belk et al. 2014), sugiere que no existe canibalismo entre los individuos muestreados. El modelo probablemente muestra un porcentaje de dieta de *Galaxias platei juvenil* en la dieta de *Galaxias platei adulto* porque ambos tienen una señal isotópica muy similar (Figura 2). En contraste, la literatura describe que, en ambientes aislados, la dieta de los adultos de esta especie depende significativamente del canibalismo de juveniles y que ambos grupos presentan señales isotópicas muy diferentes (Belk et al. 2014). Esta diferencia se puede deber a que los individuos caníbales observados por Belk et al. (2014) superaban los 20 cm, mientras que en este estudio ningún ejemplar superó los 15 cm. El hecho de que el muestreo en este estudio se realizó exclusivamente en zonas litorales, excluyendo áreas profundas, podría haber inducido este sesgo. Para este análisis, se diferenciaron juveniles y adultos de *Galaxias platei* según el tamaño, utilizando el largo total umbral de 10 cm como referencia (Milano & Barriga 2018). Sin embargo, algunos estudios señalan que son los adultos mayores de 20 cm los tienden a migrar a zonas profundas y alimentarse de juveniles (Barriga et al. 2002; Habit et al. 2010). Históricamente, en los registros de los lagos Yulton y Meullín, los que incluyen monitoreos en áreas profundas de los lagos, hay muy pocos registros de individuos de más de 20 cm (Majlis,

2024). Por lo tanto, aunque lo más probable es que existan unos pocos individuos grandes en las profundidades del lago Yulton y tengan una dieta principalmente caníbal, probablemente son muy poco abundantes. Esto plantea la pregunta de por qué estos adultos grandes son tan escasos en un lago que parece reunir todas las condiciones necesarias para su desarrollo.

5.4. Grupos clave

Las proporciones de la dieta de los diferentes grupos funcionales revelan la dependencia de diversas fuentes de alimento y cómo estas estructuran la red trófica (Cuadro 3, figura 4). Stock & Semmens (2016) desarrollaron MixSIAR, un software que permite estimar las proporciones de la dieta en modelos de mezcla considerando múltiples fuentes de incertidumbre basándose en estadística bayesiana. En el modelo de red obtenido, el seston y el bentos no representan la porción mayoritaria de la dieta de ninguno de los grupos funcionales de consumidores primarios (anexo Cuadro A3). Los resultados obtenidos sugieren que la principal ruta de transmisión de energía dentro de la red es: Autótrofos terrestres → Trituradores → Depredadores → *Galaxias platei*.

El análisis de correlación de Spearman (anexo Cuadro A2) arrojó que el índice de Centralidad de cercanía ponderado (wC_i) y el de centralidad de intermediación (B_i) están fuerte y significativamente correlacionados (correlación de 0,73 con $p < 0,05$). Además, el índice de centralidad de intermediación, por su naturaleza, no aporta información extra sobre los nodos en los extremos de la red (Brandes 2001). El índice de centralidad de grado ponderado se ha reportado como el índice que mejor predice las dinámicas de una red trófica modelada (Gouveia, Mórén & Jordán 2021). Por estas razones se decidió usar los índices de centralidad de grado ponderado (wD_i), el índice de cercanía (C_i) y el índice PageRank para los análisis y dejar fuera el índice de centralidad de intermediación.

La centralidad de grado ponderado mide el número de conexiones directas de cada nodo. Los trituradores presentan la mayor centralidad de grado ponderado ($wD_i = 2,10$), indicando que tienen el mayor número de conexiones directas en la red. Les siguen los depredadores con $wD_i = 1,78$ y los recolectores con $wD_i = 1,76$. Este resultado sugiere que los trituradores juegan un papel crucial en la conectividad y estabilidad de la red trófica del Santuario de la

Naturaleza Meullín-Puye (SNMP). Estudios previos han demostrado que los nodos con alta centralidad de grado ponderado, también conocidos como "nodos centrales", son esenciales para el mantenimiento de la estructura de la red y la resiliencia del ecosistema (Dunne, Williams & Martinez, 2002). La alta centralidad de grado ponderado de los trituradores implica que su conservación podría tener un efecto desproporcionado en la estabilidad y función del ecosistema acuático. Jordán et al. (2006) identificaron especies clave en redes tróficas utilizando índices de centralidad y encontraron que las especies con alta centralidad de grado ponderado eran cruciales para la integridad de la red. Del mismo modo, Estrada (2007) destacó la importancia de las especies altamente conectadas para la robustez de las redes ecológicas ante perturbaciones. Otros estudios (Scotti & Jordán 2010) han encontrado que las especies clave suele ocupar niveles intermedios en la jerarquía trófica, lo cual se condice con los hallazgos presentados.

La centralidad de cercanía mide la distancia promedio de un nodo a todos los demás nodos en la red, en el contexto de redes tróficas, esto puede interpretarse como la eficiencia con la que un nodo puede interactuar con todos los demás nodos de la red. El grupo de los trituradores tiene la mayor centralidad de cercanía ($C_i = 4,11$), seguido de cerca por los recolectores ($C_i = 4,10$), lo que indica que estos grupos funcionales son los que están más cercanamente conectado en promedio con todos los demás nodos en la red trófica y que por lo tanto tienen una gran capacidad de interactuar eficientemente con muchos otros nodos de la red (i.e. grupos funcionales). Esta alta centralidad de cercanía sugiere que los trituradores, y los recolectores en menor medida, juegan un papel crucial en la transferencia de energía y materia dentro del ecosistema. En contextos ecológicos, Jordán et al. (2006) encontraron que las especies con alta centralidad de cercanía eran cruciales para la resiliencia del ecosistema, ya que su capacidad para conectarse con múltiples nodos reduce el impacto de perturbaciones locales. Opsahl et al. (2010) y Estrada & Bodin (2008) demostraron que la pérdida de nodos con alta centralidad de cercanía puede causar una fragmentación significativa en la red, disminuyendo la conectividad y la eficiencia del ecosistema.

El índice PageRank es una herramienta útil para identificar especies clave en redes tróficas. Page & Brin (1998) desarrollaron esta metodología para evaluar la importancia relativa de los nodos en una red, basándose en sus conexiones y su capacidad para influir en otros nodos. PageRank mide la importancia de un nodo en función de la cantidad y la calidad de

sus conexiones. Este índice ya ha sido utilizado por otros investigadores para buscar especies clave en redes tróficas modeladas en base a isótopo estables (Xing et al. 2021). Los autótrofos terrestres tienen el valor más alto (PR = 0,18). Este resultado sugiere que los autótrofos terrestres juegan roles fundamentales en la red trófica. Allesina & Pascual (2009) demostraron que la pérdida de los nodos de alto valor del índice pagerank puede desencadenar efectos en cascada, afectando la estructura y la función del ecosistema y causando extinciones secundarias. En el contexto del SNMP, la conservación de los autótrofos terrestres es vital, ya que son las principales fuentes de energía para la red trófica y su pérdida podría desestabilizar todo el ecosistema.

Estudios han demostrado que la vegetación terrestre, al contribuir materia orgánica y nutrientes a los cuerpos de agua, juega un papel esencial en la estructura y función de los ecosistemas acuáticos (Tank et al. 2010, Lindeman 1942). La vegetación ribereña, por ejemplo, puede proporcionar materia orgánica que sustenta la base de la cadena alimentaria acuática, apoyando a los autótrofos dulceacuícolas y, por ende, a los consumidores primarios y secundarios en el agua (Vannote et al. 1980). Los resultados de PageRank indican que los autótrofos terrestres son nodos centrales en la red trófica, lo que significa que cualquier alteración en su abundancia o productividad puede tener efectos cascada significativos en el ecosistema acuático. En estudios similares, Baxter et al. (2005) encontraron que la degradación de los hábitats terrestres adyacentes a cuerpos de agua puede llevar a una reducción en la calidad del agua y en la biodiversidad acuática, subrayando la interconexión crítica entre estos sistemas. Los resultados previamente presentados parecen indicar que en el caso del ecosistema acuático modelado los aportes de los ecosistemas terrestres son un elemento central en el ecosistema.

La estabilidad estructural de la red trófica puede ser significativamente afectada por la eliminación de interacciones específicas. Sauve et al. (2016) propusieron un índice de estabilidad comunitaria que permite evaluar cómo la remoción de interacciones puede impactar la estabilidad del sistema. Se observó que la eliminación de la interacción entre trituradores y los autótrofos terrestres provoca el mayor descenso en la estabilidad estructural, lo que subraya la importancia de esta interacción para la resiliencia del ecosistema (figura 5). Neutel, Heesterbeek & de Ruiter (2002) también destacan cómo las interacciones débiles pueden tener un papel desproporcionadamente grande en la estabilidad de las redes tróficas. El resultado del análisis de interacciones clave muestra

que la eliminación de la interacción entre los trituradores y los autótrofos terrestres provoca el mayor descenso en la estabilidad estructural, con un cambio aproximado del -5%. Todas las otras interacciones identificadas como clave involucran productores y consumidores primarios, lo cual puede indicar que las interacciones entre productores primarios y consumidores pueden ser críticas para la estabilidad del ecosistema.

Los grupos funcionales identificados como prioritarios en los análisis de red son los trituradores, y en menor medida, los recolectores. Los consumidores primarios (trituradores y recolectores) tiene un rol clave como vector de ingreso de carbono de la materia orgánica proveniente de los ecosistemas terrestres al ecosistema acuático. Estos grupos presentaron los valores más altos en el análisis de centralidad de grado ponderado y obtuvieron puntuaciones elevadas en el índice PageRank. Además, varias de las interacciones que, al ser eliminadas, tuvieron un impacto significativo en la estabilidad de la red involucraron a estos grupos y su relación con las fuentes de alimento terrestres, lo que subraya su rol clave en la estructura y funcionamiento de la red trófica. Estos resultados indican que cualquier perturbación en sus poblaciones podría tener efectos cascada significativos en la red trófica, por lo tanto, la protección de estos organismos puede ayudar a mantener la integridad ecológica y asegurar la estabilidad a largo plazo del ecosistema acuático del SNMP.

Los trituradores son aquellos invertebrados que consumen hojarasca en descomposición o tejido vegetal (CPOM, materia orgánica particulada gruesa). En este caso están representados por los órdenes amphipoda e isópoda pertenecientes al filo de los artrópodos. Los ecosistemas de arroyos rodeados de vegetación ripariana son altamente dependientes de la materia orgánica proveniente de los ecosistemas terrestres (Wallace et al. 1997, Mathuriau and Chauvet 2002) pero usualmente su importancia decrece aguas abajo (Graça & Canhoto 2006). Sin embargo, en este caso vemos como su importancia se mantiene aguas abajo, en el ecosistema lacustre, por los resultados de los análisis de centralidad, PageRank y de interacciones. Esto puede deberse a la condición de lago ultra oligotrófico y a su clasificación como un lago de bajo orden. Por un lado, la ultra oligotrofia del lago, caracterizada por una gran limitación en la cantidad de nutrientes, no permite una abundante proliferación de productores primarios como el fitoplancton, lo que impide sostener un sistema predominantemente autótrofo (Blomqvist et al. 2002). Esto implica que el lago depende de fuentes de energía externas para mantener su red trófica. En este

contexto, y considerando que es un lago de bajo orden, es decir, alimentado por esteros de bajo orden, los cuales están dominados por trituradores debido a la alta descomposición de la materia orgánica en estas corrientes, se entiende la preponderancia de trituradores en la red trófica del lago Yulton. Esto se ve reforzado por la baja dependencia de fuentes autóctonas (seston y bentos) en la dieta de los consumidores primarios y los bajos valores obtenidos en el análisis de redes para estas fuentes de energía.

Los recolectores son invertebrados que se alimentan de materia orgánica particulada fina (FPOM) de los intersticios en los sedimentos del fondo. En este caso están representados principalmente por larvas de la familia Chironomidae (Orden Diptera). La importancia de los recolectores suele ser infravalorada ya que también juegan un rol de disponibilizar FPOM para otros grupos funcionales. Este proceso es crucial para la productividad del ecosistema acuático, ya que convierte la materia orgánica en formas accesibles para otros organismos (Wallace & Webster, 1996). Esto facilita la transferencia de energía a lo largo de la red trófica, contribuyendo significativamente a la productividad y estabilidad del ecosistema acuático (Kirby 1982). El FPOM puede proceder de muchas fuentes, como la descomposición de partículas más grandes por fuerzas físicas, el consumo animal, los procesos microbianos, la floculación de sustancias disueltas y los aportes terrestres (Wotton 2020). Dado el bajo orden del lago Yulton, lo más probable es que el origen del FPOM en este ecosistema provenga de la acción de organismos trituradores. La relevancia de este grupo en los análisis de la red trófica apunala la relevancia de los trituradores como grupo clave, además de la relevancia de los aportes de materia orgánica de origen terrestre para la conservación de la red.

5.5. Recomendaciones para la conservación

En base a lo expuesto previamente se generan las siguientes recomendaciones. Primero se recomienda incorporar los consumidores primarios, en particular los trituradores, al OdeC “Puye grande y otros peces nativos” en la forma de un objeto anidado, ya que fue demostrado que es un elemento clave que sostiene la red trófica en la cual el OdeC está inmerso. Para llevar a cabo la conservación de estos grupos se recomienda un monitoreo pormenorizado de macroinvertebrados bentónicos de todo el sector litoral del lago Yulton, donde se identifiquen las áreas de mayor abundancia de los grupos identificados. Para realizar estos monitoreos se deben utilizar metodologías que permitan el monitoreo de

abundancia de los grupos de interés relevados en este trabajo, particularmente de los trituradores. Sumar a esto un monitoreo permanente en el tiempo de los tamaños poblacionales de estos grupos funcionales permitirá evaluar cambios en la composición de la comunidad y esto a su vez, nos permitirá anticiparnos a efectos en toda la red. Con esta información se podrán tomar decisiones para la conservación de objetos de conservación tales como el puye grande o la red hídrica, actuando entonces como un sistema de alerta temprana.

También se recomienda incorporar, como objeto anidado al OdeC “Puye grande y otros peces nativos”, las zonas litorales con alta presencia de detritos de origen terrestre y/o de vegetación acuática sumergida. Para incorporar este elemento al plan de conservación del SNMP se recomienda comenzar por identificar las subcuencas aledañas al lago Yulton que dan origen a los principales afluentes y considerarlas como áreas de conservación prioritarias, en particular la vegetación ribereña. Esto podría ser incorporado a través de la zonificación del Santuario, definiendo estas subcuencas y la vegetación ribereña en sus esteros como áreas de preservación (CONAF 2017). Luego se recomienda identificar los sectores del lago donde, por efecto de las corrientes y vientos, se acumula la mayor cantidad de materia orgánica terrestre. Esto se puede traducir en zonificar estas áreas para que se limite la navegación en estos puntos clave de acumulación, y así no perturbar estos sectores importantes para el ecosistema.

Otra recomendación es implementar medidas para el control de la especie invasora *Didymo*. Uno de los impactos más estudiados del *Didymo* es su capacidad de alterar la abundancia y la composición de las comunidades de macroinvertebrados en los ecosistemas donde se establece (Kilroy, Larned & Biggs 2009, Gillis & Chalifour 2010). No existe consenso sobre cómo actúa esta especie invasora sobre los macroinvertebrados bentónicos, sin embargo, lo más probable es que los impactos sean múltiples. Por ejemplo, las floraciones de *Didymo* alteran las velocidades de las corrientes, modificando la cantidad de desprendimientos de los macroinvertebrados del lecho (Larnet et al. 2011). Estas floraciones también pueden afectar el tamaño de las partículas de material particulado fino, afectando directamente por ejemplo a los grupos de recolectores (Reid & Torres 2014). Además, se ha sugerido que las floraciones de esta alga invasora son resistentes al pastoreo por invertebrados como los trituradores (Rost 2010). Dado el potencial gran impacto de esta especie invasora en los grupos funcionales destacados como clave es que

se recomienda un plan de acción que disminuya lo máximo posible la posibilidad del ingreso de *Didymo* al ecosistema. Es importante considerar existe documentación de especies de animales actuando como vectores de dispersión en la Patagonia, en particular el visón, el cual se encuentra presente en el SNMP (Leone et al. 2014). Dado que no hay presencia de *Didymo* en el SNMP las medidas recomendables se concentran en la prevención del ingreso. Por una parte, se recomienda el desarrollo de un protocolo de bioseguridad para la prevención de *Didymo*. Este debería considerarse para todas las actividades que se ejecuten dentro del Santuario. Debería estar basado en las directrices de SERNAPESCA que recomienda las siguientes medidas preventivas. **Remover:** Antes de ingresar al santuario, revise y elimine cualquier presencia visible de algas en calzado, vestimenta, equipos de pesca, vehículos u otros elementos que hayan estado en contacto con agua. **Deseche** los restos en el lugar indicado o en la basura. **Lavar:** Lleve un set de limpieza que incluya un balde grande, detergente biodegradable o cloro doméstico, escobilla y bolsas desechables. Evite el uso de botas con fieltro y vestimenta absorbente. Después de usar los implementos, sumérjalos en una solución de detergente por 1 a 2 minutos y no devuelva el agua al río. Limpie vehículos y embarcaciones con una solución desinfectante, asegurándose de limpiar neumáticos y partes inferiores. **Secar:** Seque completamente todos los objetos antes de ingresar al santuario, ya que *Didymo* puede sobrevivir en ambientes húmedos por meses. Espere al menos 48 horas antes de reutilizar los aparejos de pesca. Además, se recomienda la instalación de infraestructura de control y limpieza en los puntos de acceso al SNMP. Esta debería contar con pediluvios y cepillos para el calzado a los cuales se les pueda aplicar la solución recomendada para eliminación del alga, estanques con solución limpiadora y señalética con recomendaciones a seguir.

Galaxias platei ya es un OdeC del SNMP y sabemos en base a los resultados previamente descritos y a la literatura que esta especie depende de la disponibilidad de invertebrados (Belk et al. 2014). Los salmónidos han sido descritos como grandes competidores por recursos alimentarios de *Galaxias platei* (Habit et al. 2015) y por lo tanto su ausencia en el SNMP es clave para su conservación. La ausencia de salmónidos en la parte alta de la cuenca del río Cuervo se explica por las características del río Cuervo que le permiten actuar como una barrera natural a las migraciones de estas especies invasoras. Sin embargo, bajo ciertos escenarios de cambio climático, se prevé que los caudales de los ríos en Patagonia disminuyan (Pessacg et al. 2020, Aguayo et al. 2019). Por lo tanto, la conservación de este caudal es un elemento esencial para la preservación de un ambiente

libre de salmónidos, y de la conservación de *Galaxias platei*. Históricamente la cuenca del río Cuervo ha sido un lugar de interés para desarrollo de energía hidroeléctrica debido a sus características hidrológicas, en particular su alta pendiente y gran caudal. En este contexto que la protección efectiva del caudal del río es de suma importancia. Con la reforma al Código de Aguas por medio de la Ley N°21.435 de 2022, se incorpora a la legislación la figura de los derechos de aprovechamiento no extractivos o in situ destinados a la conservación y al turismo recreativo, entre otras finalidades. Estos nuevos derechos, de los que se da cuenta en el artículo 129 bis 1 A y siguientes del Código de Aguas constituyen una novedad, puesto que se traducen en que su titular podrá solicitar un derecho con el solo objetivo de dejar las aguas correr, sin necesidad de contar con obras de extracción y sin que la autoridad sancione este hecho con la aplicación de la patente por no uso de las aguas. La aplicación de esta nueva normativa protegerá al Santuario, en el sentido de que se podrá evitar que en un futuro se pretenda la instalación y/o desarrollo de proyectos cuyos fines no sean compatibles con los del Santuario, como, por ejemplo, la generación de energía eléctrica.

Es importante repetir que el ecosistema modelado se encuentra en una excelente situación de conservación, prácticamente en su estado natural, y que por lo tanto las acciones de conservación están enfocadas en el monitoreo y prevención más que en acciones de restauración u otras. Además, sabiendo que los trituradores y recolectores dependen fuertemente de los ecosistemas terrestres que rodean los cuerpos de agua del SNMP, cambios en las poblaciones de estos podría indicar que algo está sucediendo agua arriba, en los bosques ribereños. Es esencial complementar las recomendaciones previamente mencionadas con un seguimiento de las condiciones fisicoquímicas del hábitat, como temperatura, pH, oxígeno disuelto y concentración de nutrientes, para correlacionar estos datos con las poblaciones de macroinvertebrados y entender mejor los factores que afectan su distribución y abundancia. En lagos pobres en nutrientes, como el lago Yulton, se ha documentado que los hábitats litorales son fuentes de energía clave para el ecosistema (Vadeboncouer, Zanden & Lodge 2002). Estos hábitats litorales en lagos dependen de principalmente de algas, macrofitas y material terrestre (Doi 2009). Esto es consistente con nuestros hallazgos donde se identificaron las fuentes de energía provenientes de fuentes alóctonas (autótrofos terrestres) como elementos clave para la red trófica estudiada. El aporte de material orgánico de proveniencia terrestre se incorpora al lago principalmente a

través de los afluentes y luego se distribuye por el efecto del viento en las corrientes superficiales.

6. Conclusiones

La presente investigación permitió identificar elementos esenciales para la conservación, tales como los trituradores (y recolectores en menor medida) y sus interacciones con fuentes de carbono terrestre. Se recomendó incorporar estos grupos funcionales como objetos de conservación anidados dentro del OdeC "Puye y otros peces nativos". Para la efectiva conservación de este elemento anidado se sugirió un monitoreo detallado de macroinvertebrados bentónicos en sectores litorales del lago Yulton y la zonificación y protección de subcuencas aledañas al lago, especialmente aquellas con alta presencia de detritos de origen terrestre. También se recomendó la implementación de medidas de prevención y control de la especie invasora *Didymo*, siguiendo protocolos de bioseguridad estrictos. Además, se sugirió la búsqueda de protección del caudal del río Cuervo para asegurar su función como barrera natural contra la introducción de salmónidos invasores. Es importante reconocer las limitaciones de este estudio, como el bajo tamaño muestral de algunos grupos funcionales y el muestreo limitado a la temporada estival, que pueden afectar la precisión de los resultados, además de los sesgos inherentes a trabajar con modelos.

En conclusión, a través de la identificación de elementos clave de la red trófica de los ecosistemas dulceacuícolas del SNMP, se generaron recomendaciones para conservación del OdeC "Puye grande y otros peces nativos", lo que permitirá una mejor planificación de las estrategias de conservación, asegurando la protección de los elementos más críticos del ecosistema. Las recomendaciones formuladas pueden contribuir a una gestión más efectiva y sostenible de estos valiosos recursos naturales. Este estudio destaca la importancia de considerar las redes de interacciones tróficas en la conservación de ecosistemas acuáticos y proporciona herramientas prácticas para la implementación de medidas de conservación más integradas y efectivas en el Santuario de la Naturaleza Meullín-Puye.

7. Bibliografía

Acreman, M., Hughes, K. A., Arthington, A. H., Tickner, D., & Dueñas, M. A. (2020). Protected areas and freshwater biodiversity: A novel systematic review distils eight lessons for effective conservation. *Conservation Letters*, 13(1), e12684.

Aguayo, R., León-Muñoz, J., Vargas-Baecheler, J., Montecinos, A., Garreaud, R., Urbina, M., ... & Iriarte, J. L. (2019). The glass half-empty: climate change drives lower freshwater input in the coastal system of the Chilean Northern Patagonia. *Climatic Change*, 155, 417-435.

Allesina, S., & Pascual, M. (2009). Googling food webs: can an eigenvector measure species' importance for coextinctions?. *PLoS computational biology*, 5(9), e1000494.

Allesina, S., Tang, S. (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*.

Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ. Model. Softw.* 26: 173–178

Almond, R. E., Grooten, M., & Peterson, T. (2020). Living Planet Report 2020-Bending the curve of biodiversity loss. World Wildlife Fund.

Anderson, C., & Cabana, G. (2007). Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(2), 273-285.

Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15.

Armesto, J.J., Martínez-Harms, M. J., Castilla, J. C., Fuentes-Catillo, T. (2021). Una visión integrada de la conservación para la Patagonia chilena. En Castilla, J.C., Armesto, J.J., y Martínez-Harms, M.J. (Eds.), *Conservación en la Patagonia chilena: evaluación del conocimiento, oportunidades y desafíos*. (1ª ed., pp. 259-288). Santiago, Chile: Ediciones Universidad Católica.

Astorga, A., Reid, B., Moreno, P., & Rojas, P. (2021). Donde nacen los ríos: cuencas de bosques prístinos en la Patagonia occidental austral. *Conservación en la Patagonia chilena: conocimiento, oportunidades y desafíos*, 167-198.

Balian, E. V., Segers, H., Martens, K., & Lévêque, C. (2007). The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. *Freshwater animal diversity assessment*, 627-637.

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., ... & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. *Nature*, 471(7336), 51-57.

Barriga, J. P., Battini, M. A., Macchi, P. J., Milano, D., & Cussac, V. E. (2002). Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36(2), 345-359.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16), 9383-9387.

Baumgartner, M. T. (2020). Connectance and nestedness as stabilizing factors in response to pulse disturbances in adaptive antagonistic networks. *Journal of Theoretical Biology*, 486, 110073.

Baxter, C. V., Fausch, K. D., & Carl Saunders, W. (2005). Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater biology*, 50(2), 201-220.

Belk, M. C., Habit, E., Ortiz-Sandoval, J. J., Sobenes, C., & Combs, E. A. (2014). Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish*, 23(4), 615-621.

Blomqvist, P., Nilsson, E., & Brunberg, A. K. (2002). Habitat Distribution, Water Chemistry and Biomass and Production of Pelagic and Benthic Microbiota in Lake Eckarfjärden, Forsmark. *SKB*.

Brandes, U. (2001). A faster algorithm for betweenness centrality. *Journal of mathematical sociology*, 25(2), 163-177.

Brin, S., & Page, L. (2012). Reprint of: The anatomy of a large-scale hypertextual web search engine. *Computer networks*, 56(18), 3825-3833.

Cabana, G., & Rasmussen, J. B. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 93(20), 10844-10847.

Cambray, J. A. (2003). Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia*, 500(1), 217-230.

Campos, H. (1984). Limnological study of Araucanian lakes (Chile) *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 22(2), 1319-1327.

Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634-639.

Carrete Vega, G., & Wiens, J. J. (2012). Why are there so few fish in the sea? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1737), 2323-2329.

CONAF 2017. Manual para la planificación del manejo de las áreas protegidas del SNASPE. Santiago de Chile, Chile. 230 pp.

Coplen, T. B. (2011). Guidelines and recommended terms for expression of stable-isotope-ratio and gas-ratio measurement results. *Rapid communications in mass spectrometry*, 25(17), 2538-2560.

Csardi, M. G. (2013). Package 'igraph'. Last accessed, 3(09), 2013.

Cummins, K. W., Merritt, R. W., & Andrade, P. C. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(1), 69-89.

Cussac, V. E., Barrantes, M. E., Boy, C. C., Górski, K., Habit, E., Lattuca, M. E., & Rojo, J. H. (2020). New insights into the distribution, physiology and life histories of South American galaxiid fishes, and potential threats to this unique fauna. *Diversity*, 12(5), 178.

Cussac, V., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M. E., Barriga, J. P., ... & Gross, M. (2004). The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography*, 31(1), 103-121.

Doi, H. (2009). Spatial patterns of autochthonous and allochthonous resources in aquatic food webs. *Population Ecology*, 51, 57-64.

Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *interaction*, 1(0.2413793), 8-11.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.

Dudley, N. (Ed.). (2008). Guidelines for applying protected area management categories. IUCN.

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

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002b). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922.

Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson.

Estebenet, A. L., Cazzaniga, N. J., & Pizani, N. V. (2002). The natural diet of the Argentinean endemic snail *Chilina parchappii* (Basommarophora: Chiliniidae) and two other coexisting pulmonate gastropods. *VELIGER-BERKELEY*, 45(1), 71-78.

Estrada, E., & Bodin, Ö. (2008). Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications*, 18(7), 1810-1825.

Foundations of Success (FOS). (2009). Conceptualización y Planificación de Proyectos y Programas de Conservación: Manual de Capacitación. Bethesda, Maryland, Estados Unidos: Foundations of Success.

France, R. L., & Peters, R. H. (1997). Ecosystem differences in the trophic enrichment of ¹³C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(6), 1255-1258.

Freeman, L. C. (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry*, 35-41.

Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). Springer.

Garcia, R. D., Diéguez, M. C., Garcia, P. E., & Reissig, M. (2023). Spatial and temporal patterns in the chemistry of temperate low order Andean streams: effects of landscape gradients and hydrology. *Aquatic Sciences*, 85(4), 102.

Gillis, C. A., & Chalifour, M. (2010). Changes in the macrobenthic community structure following the introduction of the invasive algae *Didymosphenia geminata* in the Matapedia River (Québec, Canada). *Hydrobiologia*, 647, 63-70.

Gini, A., Re, S., & Facchini, A. (2022). A network simplification approach to ease topological studies about the food-web architecture. *Scientific Reports*, 12(1), 13948.

Gotelli, N. J., Chao, A., Colwell, R. K., Hwang, W. H., & Graves, G. R. (2012). Specimen - based modeling, stopping rules, and the extinction of the ivory-billed woodpecker. *Conservation Biology*, 26(1), 47-56.

Gouveia, C., Mór  h,   ., & Jord  n, F. (2021). Combining centrality indices: Maximizing the predictability of keystone species in food webs. *Ecological Indicators*, 126, 107617.

Gra  a, M. A., & Canhoto, C. (2006). Leaf litter processing in low order streams. *Limnetica*, 25(1-2), 001-10.

Habit, E., Gonz  lez, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., & Sobenes, C. (2015). Efectos de la invasi  n de salm  nidos en r  os y lagos de Chile. *Ecosistemas*, 24(1), 43-51.

Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Belk, M. C., Cussac, V. E., ... & Colin, N. (2010). Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 697-710.

Haedicke, C. W., Redei, D., & Kment, P. (2017). The diversity of feeding habits recorded for water boatmen (Heteroptera: Corixoidea) world-wide with implications for evaluating information on the diet of aquatic insects. *EJE*, 114(1), 147-159.

Hanna, D. E., Tomscha, S. A., Ouellet Dallaire, C., & Bennett, E. M. (2018). A review of riverine ecosystem service quantification: Research gaps and recommendations. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1299-1311.

Harvey, E., Gounand, I., Ward, C. L., & Altermatt, F. (2017). Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 371-379.

He, F., Bremerich, V., Zarfl, C., Geldmann, J., Langhans, S. D., David, J. N., ... & J  hnig, S. C. (2018). Freshwater megafauna diversity: Patterns, status and threats. *Diversity and Distributions*, 24(10), 1395-1404.

Heady, W. N., & Moore, J. W. (2013). Tissue turnover and stable isotope clocks to quantify resource shifts in anadromous rainbow trout. *Oecologia*, 172, 21-34.

Higgins, J., Zablocki, J., Newsock, A., Krolopp, A., Tabas, P., & Salama, M. (2021). Durable freshwater protection: A framework for establishing and maintaining long-term protection for freshwater ecosystems and the values they sustain. *Sustainability*, 13(4), 1950.

Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems.

Jordán, F., 2009. Keystone species and food webs. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364 (1524), 1733-1741. doi:10.1098/rstb.2008.0335.

Jordán, F., Liu, W. C., & Davis, A. J. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112(3), 535-546.

Jordán, F., Takács-Sánta, A., & Molnár, I. (1999). A reliability theoretical quest for keystones.

Kaval, P. (2019). Integrated catchment management and ecosystem services: A twenty-five year overview. *Ecosystem Services*, 37, 100912.

Kilroy, C., Larned, S. T., & Biggs, B. J. F. (2009). The non-indigenous diatom *Didymosphenia geminata* alters benthic communities in New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 54(9), 1990-2002.

Kondoh, M., Kato, S., & Sakato, Y. (2010). Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*, 91(11), 3123-3130.

Kortsch, S., Frelat, R., Pecuchet, L., Olivier, P., Putnis, I., Bonsdorff, E., ... & Nordström, M. C. (2021). Disentangling temporal food web dynamics facilitates understanding of ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology*, 90(5), 1205-1216

Kummu, M., De Moel, H., Ward, P. J., & Varis, O. (2011). How close do we live to water? A global analysis of population distance to freshwater bodies. *PloS one*, 6(6), e20578.

Larned, S. T., Packman, A. I., Plew, D. R., & Vopel, K. (2011). Interactions between the mat-forming alga *Didymosphenia geminata* and its hydrodynamic environment. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 1(1), 4-22.

Lehner, B., & Döll, P. (2004). Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. *Journal of hydrology*, 296(1-4), 1-22.

Leone, P. B., Cerda, J., Sala, S., & Reid, B. (2014). Mink (*Neovison vison*) as a natural vector in the dispersal of the diatom *Didymosphenia geminata*. *Diatom Research*, 29(3), 259-266.

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

Lysy, M., Stasko, A. D., Swanson, H. K., & Lysy, M. M. (2021). Package 'nicheROVER'.

Majlis, J. (2024). Ichthyological sampling in the Meullín-Puye Nature Sanctuary (Chile) and its influence area. Version 1.2. Fundación Kreen. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/4v9f4g> accessed via GBIF.org on 2024-07-29.

Manosalva AJ, Pérez S, Toledo B, Colin N, Habit EM, Górski K (2021) Variation of stomach content and isotopic niche of Puye Galaxias maculatus (Jenyns, 1842) in large river systems of southern Chile. *Freshw Biol* 66:1110–1122.

Margalef, R. 1968. Perspectives in ecological theory. - *Univ. Of Chicago Press*.

Margalef, R. 1991. Networks in ecology. - In: Higashi, M. and Burns, T. P. (eds), Theoretical studies of ecosystems-the network perspective. *Cambridge Univ. Press*, pp. 41-57.

Marquet, P. A., Buschmann, A. H., Corcoran, D., Díaz, P., Fuentes-Castillo, T., Garreaud, R., ... & Salazar, A. (2021). Cambio global y aceleración de las presiones antrópicas en los ecosistemas patagónicos. *Conservacion en la Patagonia chilena: evaluacion del conocimiento, oportunidades y desafíos*, 65-103.

Martin, J. P., & Bastida, R. (2008). Contribución de las comunidades bentónicas en la dieta del róbalo (*Eleginops maclovinus*) en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Latin american journal of aquatic research*, 36(1), 1-13.

Martinelli, L. A., Piccolo, M. D. C., Townsend, A. R., Vitousek, P. M., Cuevas, E., McDowell, W., ... & Treseder, K. (1999). Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 46, 45-65.

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

Mathuriau, C., & Chauvet, E. (2002). Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the north American benthological society*, 21(3), 384-396.

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

McLeod, A., Leroux, S. J., Gravel, D., Chu, C., Cirtwill, A. R., Fortin, M. J., ... & Wood, S. A. (2021). Sampling and asymptotic network properties of spatial multi-trophic networks. *Oikos*, 130(12), 2250-2259.

Merritt, R. W., & Cummins, K. W. (Eds.). (1996). An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall Hunt.

Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2017). Trophic relationships of macroinvertebrates. In *Methods in stream ecology*, volume 1 (pp. 413-433). *Academic Press*.

Merritt, R. W., Cummins, K. W., Berg, M. B., Novak, J. A., Higgins, M. J., Wessell, K. J., & Lessard, J. L. (2002). Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach in the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. *Journal of the North American Benthological Society*, 21(2), 290-310.

Merritt, R. W., Cummins, K. W., Hauer, F. R., & Lamberti, G. A. (1996). *Methods in stream ecology. Trophic Relations of Macroinvertebrates*.

Milano, D., & Barriga, J. P. (2018). Reproductive aspects of *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a deep lake in North Patagonia. *Marine and Freshwater Research*, 69(9), 1379-1388.

Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., Queimaliños, C. P., Añón Suárez, D. A., Diéguez, M. C., & Albariño, R. J. (1998). Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 3(3-4), 179-186.

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

Niklitschek, E. J., & Toledo, P. (2008) Evaluación cuantitativa del estado trófico de salmónidos de vida libre en el Fiordo Aysén, XI Región. Informe Final FIP, 97–118. Universidad Austral de Chile (Centro Trapanada), Coyhaique, Chile.

Okamoto, K., Chen, W., & Li, X. Y. (2008, June). Ranking of closeness centrality for large-scale social networks. In International workshop on frontiers in algorithmics (pp. 186-195). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Opsahl, T., Agneessens, F., & Skvoretz, J. (2010). Node centrality in weighted networks: Generalizing degree and shortest paths. *Social networks*, 32(3), 245-251.

Ortiz-Sandoval, J., Górski, K., Sobenes, C., González, J., Manosalva, A., Elgueta, A., & Habit, E. (2017). Invasive trout affect trophic ecology of *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *Hydrobiologia*, 790(1), 201-212.

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

Pérez, S., Manosalva, A., Colin, N., González, J., Habit, E., Ruzzante, D. E., & Górski, K. (2021). Juvenile salmon presence effects on the diet of native puye *Galaxias maculatus* in lakes and estuaries of Patagonian fjords. *Biological Invasions*, 1-12.

Pessacg, N., Flaherty, S., Solman, S., & Pascual, M. (2020). Climate change in northern Patagonia: critical decrease in water resources. Theoretical and Applied Climatology, 140(3), 807-822.

Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 293-320.

Phillips, D. L., & Eldridge, P. M. (2006). Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia*, 147, 195-203.

Pittock, J., Finlayson, M., Arthington, A. H., Roux, D., Matthews, J. H., Biggs, H., ... & Viers, J. (2015). Managing freshwater, river, wetland and estuarine protected areas. *Protected area governance and management*, 569-608.

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

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

Reid, B., & Torres, R. (2014). Didymosphenia geminata invasion in South America: ecosystem impacts and potential biogeochemical state change in Patagonian rivers. *Acta Oecologica*, 54, 101-109.

Reid, B., Astorga, A., Madriz, I., & y Correa, C. (2021). Estado del conocimiento y conservación de los ecosistemas dulceacuícolas de la Patagonia occidental austral. In J. C.

Castilla, J. J. Armesto y & M. J. Martínez-Harms (Eds.), Conservación en la Patagonia chilena: evaluación del conocimiento, oportunidades y desafíos (pp. 429–471). Santiago, Chile: Ediciones Universidad Católica de Chile.

Ripple, W. J., Wolf, C., Newsome, T. M., Galetti, M., Alamgir, M., Crist, E., ... & 15,364 Scientist Signatories from 184 Countries. (2017). World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience*, 67(12), 1026-1028.

Romaní, A. M. (2010). Freshwater biofilms. *Biofouling. Wiley-Blackwell, Oxford*, 137-153.

Rost, A. L. (2010). *Ecology of the stalked diatom, Didymosphenia geminata, in Sierra Nevada streams* (Doctoral dissertation, University of Nevada, Reno).

Sauve, A.M.C., Thébault, E., Pocock, M.J.O., Fontaine, C. (2016). How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology*.

Schindler, D. E., & Scheuerell, M. D. (2002). Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*, 98(2), 177-189.

Schmid-Araya, J. M., Schmid, P. E., Robertson, A., Winterbottom, J., Gjerløv, C., & Hildrew, A. G. (2002). Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology*, 1056-1062.

Skelton, J., & Strand, M. (2013). Trophic ecology of a freshwater sponge (*Spongilla lacustris*) revealed by stable isotope analysis. *Hydrobiologia*, 709, 227-235.

Scotti, M., & Jordán, F. (2015). The structural importance of less abundant species in Prince William Sound food web. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 61(2), 77-89.

Stock, B. C. and B. X. Semmens (2016). MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1.

Tank, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A., & Stephen, M. L. (2010). A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 118-146.

Tavares-Cromar, A. F., & Williams, D. D. (1996). The importance of temporal resolution in food web analysis: evidence from a detritus-based stream. *Ecological Monographs*, 66(1), 91-113.

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853-856.

Tomanova, S., Goitia, E., & Helešić, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556, 251-264.

Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2014). *Essentials of ecology*. Third edition. John Wiley & Sons.

Tickner, D., Opperman, J. J., Abell, R., Acreman, M., Arthington, A. H., Bunn, S. E., ... & Young, L. (2020). Bending the curve of global freshwater biodiversity loss: an emergency recovery plan. *BioScience*, 70(4), 330-342.

Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.

Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M. J., & Lodge, D. M. (2002). Putting the Lake Back Together: Reintegrating Benthic Pathways into Lake Food Web Models: Lake ecologists tend to focus their research on pelagic energy pathways, but, from algae to fish, benthic organisms form an integral part of lake food webs. *Bioscience*, 52(1), 44-54.

Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology*, 41(1), 115-139.

Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L., & Webster, J. R. (1997). Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science*, 277(5322), 102-104.

Watson, J. E., Dudley, N., Segan, D. B., & Hockings, M. (2014). The performance and potential of protected areas. *Nature*, 515(7525), 67-73.

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

Wotton, R. S. (2020). *The biology of particles in aquatic systems*. CRC Press.

Xing, M., Wang, Q., Li, X., Li, Y., & Zhou, X. (2021). Selection of keystone species based on stable carbon and nitrogen isotopes to construct a typical food web on the shore of Xingkai Lake, China. *Ecological Indicators*, 132, 108263

8. Anexos

8.1. Resultados análisis PERMANOVA

Cuadro A1. Resultados análisis PERMANOVA. Análisis comparando las señales isotópicas de los grupos funcionales.

Factores	Df	SumOfSqs	R2	F	Pr(>F)
Grupos Funcionales	8	2065,533	0,711	21,224	0,001
Residual	69	839,361	0,288		
Total	77	2904,894	1		

8.2. Visualizaciones preliminares

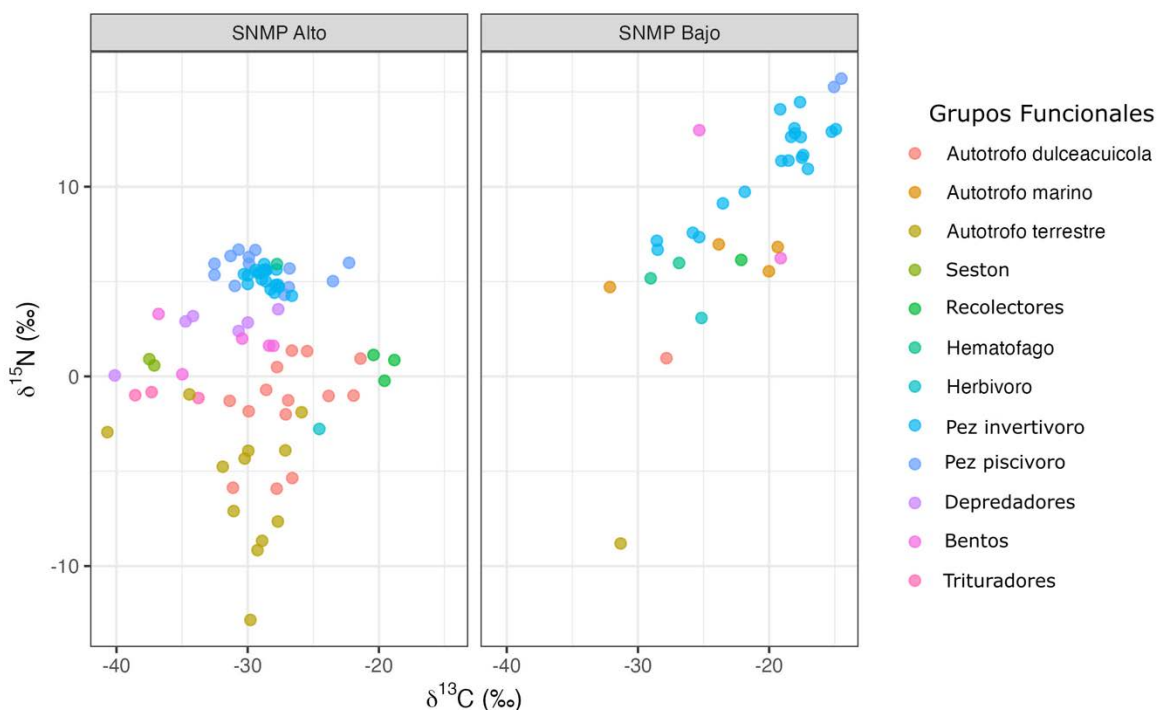


Figura A1. Gráfico de dispersión de los valores de isótopos estables de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para distintos grupos funcionales en el Santuario de la naturaleza Meullín-Puye (SNMP) Alto y Bajo. Cada punto representa una medición individual de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, y cada color es para diferentes grupos funcionales en estas áreas. A la izquierda (SNMP Alto) vemos el ecosistema de agua dulce de la parte alta de la cuenca del río Cuervo y a mano derecha (SNMP Bajo) vemos el ecosistema estuarino del sector de la desembocadura del río Cuervo en el fiordo Aysén.

8.3. Resultados análisis de correlación de Spearman

Cuadro A2. Correlación de Spearman entre índices de centralidad y PageRank.

	Centralidad de grado ponderado (wDi)	Centralidad de intermediación (Bi)	Centralidad de cercanía (Ci)	PageRank (PR)
Centralidad de grado ponderado (wDi)	1,00			
Centralidad de intermediación (Bi)	0,64	1,00		
Centralidad de cercanía (Ci)	0,08	0,73*	1,00	
PageRank (PR)	0,37	0,43	-0,12	1,00

* indica $P < 0,05$.

Los resultados del análisis de correlación de Spearman entre índices indican una importante y significativa relación positiva entre el índice de centralidad de cercanía (Ci) y el índice de centralidad de intermediación (Bi). El resto de los índices no muestran correlaciones significativas ($P > 0,05$).

8.4. Resultados modelamiento de la red trófica

Cuadro A3. Proporciones de la dieta de consumidores. Las proporciones de la dieta se estimaron mediante análisis isotópico de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) utilizando el modelo de mezcla MixSIAR. Los valores presentados corresponden al promedio de las proporciones de la dieta para cada grupo funcional, y la desviación estándar representa la variabilidad entre los individuos analizados.

Consumidor	Fuente	Proporción de la dieta	Desviación estándar
Recolectores	Autótrofo dulceacuícola	0.318	0.208
Trituradores	Autótrofo dulceacuícola	0.209	0.175
Recolectores	Autótrofo terrestre	0.427	0.153
Trituradores	Autótrofo terrestre	0.609	0.185
Recolectores	Seston	0.106	0.092
Trituradores	Seston	0.091	0.109
Recolectores	Bentos	0.149	0.120
Trituradores	Bentos	0.091	0.095
Depredadores	Recolectores	0.228	0.108
Depredadores	Trituradores	0.772	0.108
<i>Galaxias platei</i> juvenil	Depredadores	0.584	0.090
<i>Galaxias platei</i> juvenil	Recolectores	0.307	0.077
<i>Galaxias platei</i> juvenil	Trituradores	0.108	0.061
<i>Galaxias platei</i> adulto	Depredadores	0.195	0.143
<i>Galaxias platei</i> adulto	<i>Galaxias platei</i> juvenil	0.359	0.100
<i>Galaxias platei</i> adulto	Recolectores	0.222	0.077
<i>Galaxias platei</i> adulto	Trituradores	0.223	0.086