

La estabilidad y la relación complejidad-estabilidad en redes tróficas empíricas varían según el tipo ecosistema

Tomás I. Marina & Nathan Colbrunn

Autoría

TIM: <https://orcid.org/0000-0002-9203-7411>. Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET), Ushuaia, Argentina. tomasimarina@gmail.com

NC: pasante del programa School for International Training (SIT) “People, Environment, and Climate Change in Patagonia and Antarctica”. Estudiante de Ciencias de la Computación, Hope College, Michigan, Estados Unidos.

Contribución de cada autor

TIM: Conceptualización, análisis formal, administración del proyecto, supervisión, escritura del manuscrito original, revisión y edición. NC: Curación de los datos, análisis formal, investigación.

Declaración de financiamiento

No hubo un financiamiento específico para el desarrollo de la investigación.

Evaluable

Marco Ortiz. Laboratorio de Modelamiento de Sistemas Ecológicos Complejos (LAMSEC), Instituto Antofagasta (IA), Universidad de Antofagasta, Antofagasta, Chile. marco.ortiz@uantof.cl

Andrés F. Navia. Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas - SQUALUS, Cali, Colombia. anavia@squalus.org

Jimmy Argüelles-Jiménez. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Veracruz, Mexico. cayix24@gmail.com

Resumen

Las redes tróficas describen las interacciones presa-depredador que ocurren en un hábitat determinado. Son herramientas útiles para analizar la complejidad y la estabilidad, así como la relación entre estas propiedades, en ecosistemas naturales. En este trabajo estudiamos la estabilidad, medida mediante la conectividad ($C = L/S^2$, donde S es el número de especies y L el número de interacciones), y la relación complejidad-estabilidad en más de 300 redes tróficas empíricas considerando un rango amplio de complejidad y una variedad de ecosistemas. Para esto consideramos dos indicadores de estabilidad, modularidad y el índice ‘Quasi-Sign Stability’, que evaluamos de manera general y particularmente para ecosistemas dulceacuícolas, marinos y terrestres. Nuestros resultados muestran diferencias significativas en los indicadores de estabilidad analizados de acuerdo al tipo de ecosistema. Además, la relación complejidad-estabilidad fue diferente no solo de acuerdo

al indicador de estabilidad considerado, sino también al tipo de ecosistema. De esta manera, sugerimos que es fundamental considerar la multidimensionalidad de la estabilidad al evaluarla específicamente y en el contexto de la relación complejidad-estabilidad en redes tróficas, al igual que el tipo de ecosistema.

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

Abstract

Food webs describe the predator-prey interactions that occur in a given habitat. They are useful tools for analyzing complexity and stability, as well as the relationship between these properties, in natural ecosystems. In this work we studied stability, measured as connectance ($C = L/S^2$, where S is the number of species and L the number of interactions), and the complexity-stability relationship in more than 300 empirical food webs considering a wide range of complexity and a variety of ecosystems. For this we considered two indicators of stability, modularity and the ‘Quasi-Sign Stability’ index, which we evaluated generally, and particularly for freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Our results show significant differences in the stability indicators analyzed according to the type of ecosystem. In addition, the complexity-stability relationship was different not only according to the stability indicator considered, but also the type of ecosystem. In this sense, we suggest that it is essential to consider the multidimensionality of stability when evaluating it specifically and in the context of the complexity-stability relationship in food webs, as well as the type of ecosystem.

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

Introducción

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

El estudio de la complejidad y la estabilidad en redes tróficas utilizando la teoría de redes comenzó en la década de 1970 con el análisis de comunidades terrestres y dulceacuícolas (Briand & Cohen, 1987; Cohen & Stephens, 1978; May, 1973). Durante esta época, R.M. May sugirió, de manera teórica, una relación entre complejidad, analizada mediante la conectividad ($C = L/S^2$ donde L es el número de interacciones y S el número de especies), y estabilidad: a mayor conectividad de la red, menor estabilidad (May, 1973). Así se generó una contradicción entre la persistencia de ecosistemas naturales muy diversos (Naeem & Li, 1997; Paine, 1966) y la hipótesis de May. Con el advenimiento de redes tróficas empíricas de mayor resolución (i.e. mayor representación de especies biológicas que de grupos funcionales agregados), así como nuevas metodologías para estimar la estabilidad, el debate complejidad-estabilidad tomó relevancia como una línea de investigación en sí misma en ecología (Allesina & Tang, 2015; Jacquet et al., 2016; McCann, 2000; Mougi, 2022; Namba, 2015).

El debate complejidad-estabilidad sigue en discusión en la actualidad, hecho que se sustenta por los resultados contradictorios (Landi et al., 2018) y, sobre todo, por la multidimensionalidad del concepto de estabilidad (Domínguez-García et al., 2019; Donohue et al., 2016). El análisis de estabilidad en redes tróficas puede abordarse de manera directa e indirecta. En este último caso, existen ciertas propiedades estructurales de la red que se utilizan como indicadores de estabilidad que describen dimensiones de la misma, como la resistencia ante perturbaciones. La modularidad es uno de ellos e indica cuán fuerte es la cohesión, medida en cantidad de interacciones, entre especies de un mismo módulo o subgrupo de especies con respecto a otros módulos (Krause et al., 2003). Se espera que redes tróficas más modulares, es decir con mayor cohesión en sus módulos, sean más resistentes a perturbaciones debido a que los módulos actuarían previniendo la dispersión al resto de las especies de la red (Grilli et al., 2016). Por otro lado, el índice ‘Quasi-Sign Stability’ (QSS) es una propiedad que analiza la estabilidad de manera directa. Este índice da cuenta de la estabilidad local de la red revelando la amplificación o no de pequeñas perturbaciones cerca del punto de equilibrio (Allesina & Pascual, 2008), describiendo así la resiliencia de la red.

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

Materiales y Métodos

Base de datos

Consideramos dos repositorios públicos de redes tróficas empíricas para construir la base de datos. Dichos repositorios han sido curados y utilizados en diferentes trabajos de investigación (Brose et al., 2019; Marina et al., 2018; Perkins et al., 2022). Uno de los repositorios es ‘GATEWAY’ (Global daTabasE of traits and food Web Architecture), recopilado por el German Center for Integrative Biodiversity Research (iDiv) (Brose & et. al., 2018), y contiene información sobre 290 redes tróficas de distintas latitudes y ecosistemas.

El otro repositorio está almacenado en el paquete de R ‘multiweb’, y contiene 29 redes tróficas complejas de ecosistemas marinos (Saravia, 2022, <https://github.com/lSaravia/multiweb>). Descartamos aquellas redes tróficas que tenían más de un componente, es decir que presentaban grupos de especies tróficas desconectados entre sí. De acuerdo a los metadatos provistos por los repositorios, clasificamos las redes de acuerdo al tipo de ecosistema: dulceacuícola, marino o terrestre.

La base de datos está compuesta por 314 redes tróficas empíricas, que varían de 10 a 521 en el número de especies y de 16 a 15821 en el número de interacciones, y que pertenecen a ecosistemas dulceacuícolas ($n = 81$), marinos ($n = 160$) y terrestres ($n = 73$) (Figura 1).

Propiedades de complejidad y estabilidad

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

Para analizar la estabilidad de las redes tróficas tuvimos en cuenta dos propiedades: 1) modularidad y 2) índice ‘Quasi-Sign Stability’. La modularidad es una medida indirecta de la estabilidad. Caracteriza la fuerza, en cantidad de interacciones, con la que ciertas especies se conectan entre sí formando grupos (módulos) con respecto a especies de otros grupos. Redes más modulares son más estables, ya que los módulos previenen la dispersión de perturbaciones a lo largo de la red (Grilli et al., 2016; Stouffer & Bascompte, 2011). Se calcula como la diferencia entre las interacciones reales y las esperadas dentro de los módulos dividida por el número total de interacciones. Usamos el algoritmo estocástico llamado recocido simulado o ‘simulated annealing’ (Guimerà & Nunes Amaral, 2005), que asume que las especies de un mismo módulo tienen más interacciones de las que se esperarían en una red aleatoria. Los módulos se obtienen dividiendo todas las especies de la red para maximizar la modularidad. De esta forma, la ecuación para calcular la modularidad se define como:

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

donde s es el número total de módulos, I_s es el número de interacciones entre especies del mismo módulo, d_s es la suma de las interacciones totales de las especies del módulo s y L es el número total de interacciones de la red.

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

Análisis de complejidad y estabilidad

Con el objetivo de evaluar posibles diferencias en la modularidad y el índice QSS según el tipo de ecosistema, realizamos la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y, en el caso de encontrar diferencias significativas, post-hoc comparaciones pareadas mediante la prueba de Wilcoxon (Dodge, 2008).

Para estudiar la relación entre complejidad y las propiedades de estabilidad descriptas anteriormente, realizamos análisis de regresión lineal (utilizando la media) y regresión por cuantiles. Cuando la dispersión

de los datos de la variable dependiente era amplia, hicimos regresión por cuantiles (25, 50 y 75) y evaluamos posibles diferencias significativas mediante un análisis de la varianza (Wilkinson & Rogers, 1973). La influencia del tipo de ecosistema en la relación complejidad-estabilidad la evaluamos analizando posibles diferencias significativas en las tendencias lineales de las regresiones lineales mediante una prueba pareada post-hoc (Lenth, 2022).

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

Resultados

Estabilidad según el tipo de ecosistema

Encontramos diferencias en las propiedades de estabilidad analizadas de acuerdo al tipo de ecosistema (Figura 2).

En el caso de la modularidad, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 37.41$, $p < 0.001$) y la prueba pareada de Wilcoxon determinó diferencias entre redes tróficas dulceacuícolas y marinas ($p = 0.02$), y entre marinas y terrestres ($p < 0.001$). En el caso del índice QSS, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 96.55$, $p < 0.001$) y la prueba pareada de Wilcoxon determinó diferencias entre redes tróficas dulceacuícolas y terrestres ($p < 0.001$), y entre marinas y terrestres ($p < 0.001$).

Relación complejidad-estabilidad

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

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

Al considerar el tipo de ecosistema, ‘dulceacuícola’, ‘marino’ y ‘terrestre’, la relación complejidad-estabilidad fue similar y negativa cuando consideramos la modularidad como propiedad de estabilidad (Figura 4, panel superior). Por otro lado, la relación complejidad-índice QSS presentó distintas tendencias y diferencias significativas entre los ecosistemas dulceacuícola y marino (prueba pareada, $p < 0.001$). Las redes tróficas de ecosistemas dulceacuícolas presentaron una tendencia negativa, donde redes más complejas fueron menos estables; mientras que las redes marinas más complejas mostraron mayor estabilidad (índice QSS más cercano a cero) (Figura 4, panel inferior).

Discusión

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

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

Estabilidad

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

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

Relación complejidad-estabilidad

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

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

La relación negativa entre complejidad y modularidad que encontramos no solo a nivel general, sino para cada uno de los tipos de ecosistema confirma lo sugerido originalmente y de manera teórica por May (1973). Las redes tróficas empíricas de menor conectividad, propiedad utilizada para describir la complejidad, suelen representar ecosistemas naturales grandes, donde la estructura de las redes es la de subgrupos de especies más conectados entre sí que con el resto de las especies, incrementando así la modularidad (Frelat et al., 2022; Kortsch et al., 2015; Rodriguez et al., 2022). Por otro lado, la baja modularidad en redes tróficas empíricas podría deberse a una alta proporción de especies generalistas y/u omnívoras observada en ecosistemas naturales (Digel et al., 2014; Thompson et al., 2007), donde las interacciones entre módulos reducirían la formación de subgrupos.

El indicador de estabilidad QSS es un índice relativamente novedoso (Allesina & Pascual, 2008); de hecho esta es la primera vez que es utilizado en una base grande de datos empíricos. Nuestros resultados plantean diferencias en la relación complejidad-estabilidad de acuerdo a la estabilidad relativa de las redes tróficas. Redes relativamente menos estables aumentarían su estabilidad con la complejidad, describiendo una relación complejidad-estabilidad positiva. Esto sugiere que en este tipo de redes, la complejidad (conectividad)

aumentaría la robustez y actuaría previniendo el colapso frente a perturbaciones (extinciones de especies) (Dunne & Williams, 2009; Gilbert, 2009). Esta relación positiva parecería ser propia de redes tróficas de ecosistemas marinos. Por otro lado, nuestros resultados sugieren que redes más estables son invariantes a variaciones en la complejidad, estableciendo una relación complejidad-estabilidad uniforme. Esta ausencia de relación fue propuesta originalmente por Jacquet et al. (2016) luego de analizar 116 redes tróficas empíricas cuantitativas, es decir considerando la fuerza de interacción. Los autores hipotetizan que la mayoría de las redes estudiadas tienen un control ‘top-down’ y que la fuerza de interacción intraespecífica es insignificante con respecto a la interespecífica, lo que promovería la ausencia de relación. Asimismo, concluyen que la organización energética intrínseca es un factor estabilizante que permite que ecosistemas complejos se recuperen luego de una perturbación. Nuestro trabajo confirma dicho patrón extendiéndolo a redes cualitativas, donde solo la presencia-ausencia de la interacción (topología) es analizada. Esta relación uniforme parecería ser propia de redes tróficas de ecosistemas terrestres.

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

Conclusiones

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

Agradecimientos

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

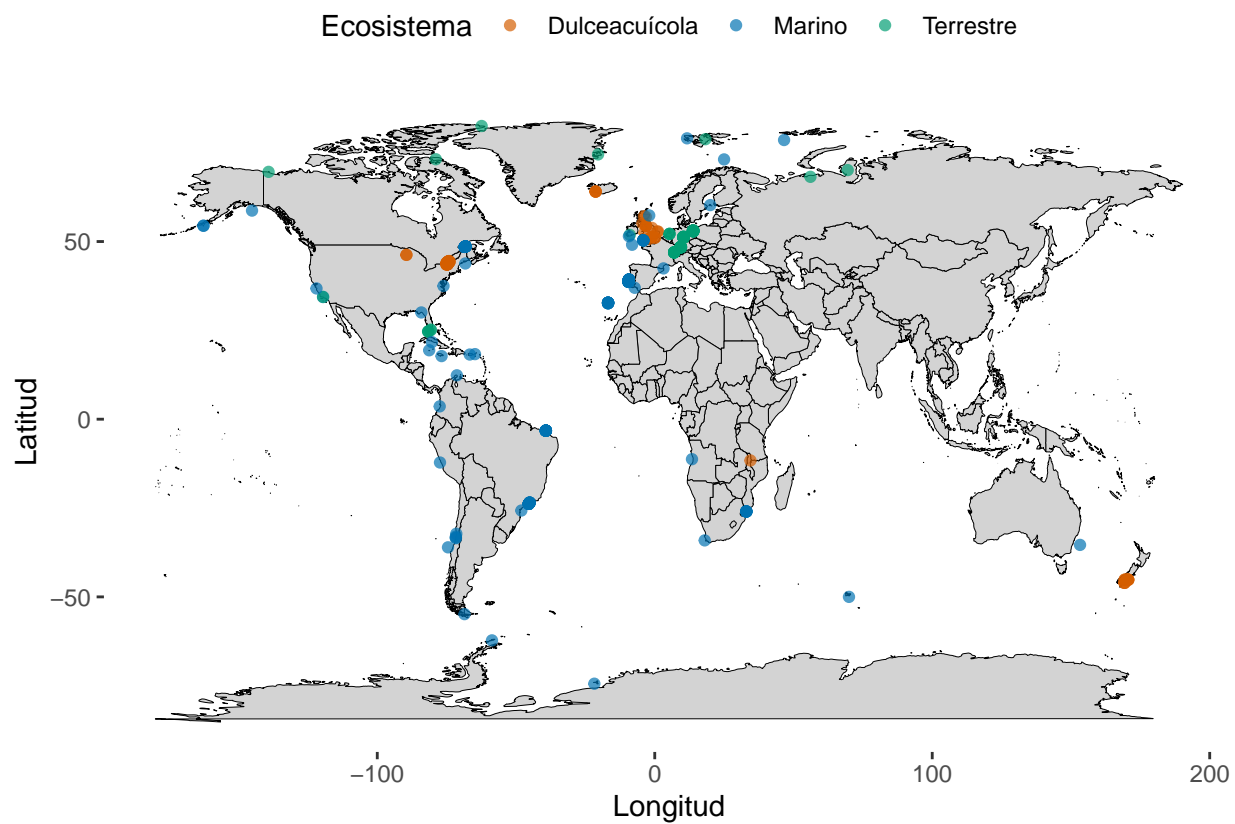


Figure 1: Ubicación geográfica de las redes tróficas empíricas analizadas y tipo de ecosistema al que pertenecen (dulceacuicola = 81, marino = 160, terrestre = 73).

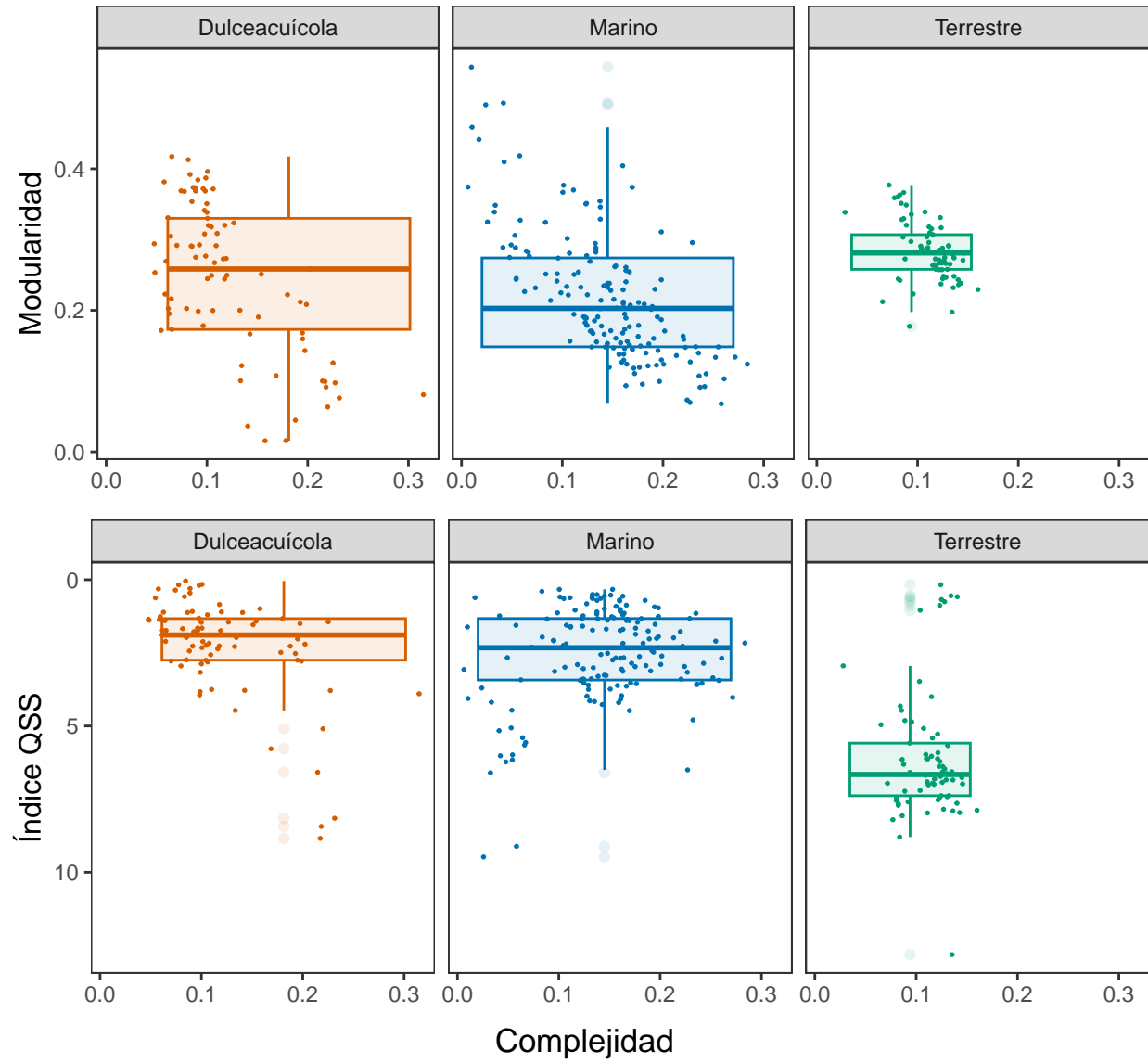


Figure 2: Modularidad e índice QSS según el tipo de ecosistema. Cada punto representa una red trófica. En el diagrama de cajas y bigotes, la altura de la caja representa el intercuartil 25-75, la línea horizontal la mediana y las líneas verticales superior e inferior los percentiles 95 y 5, respectivamente.

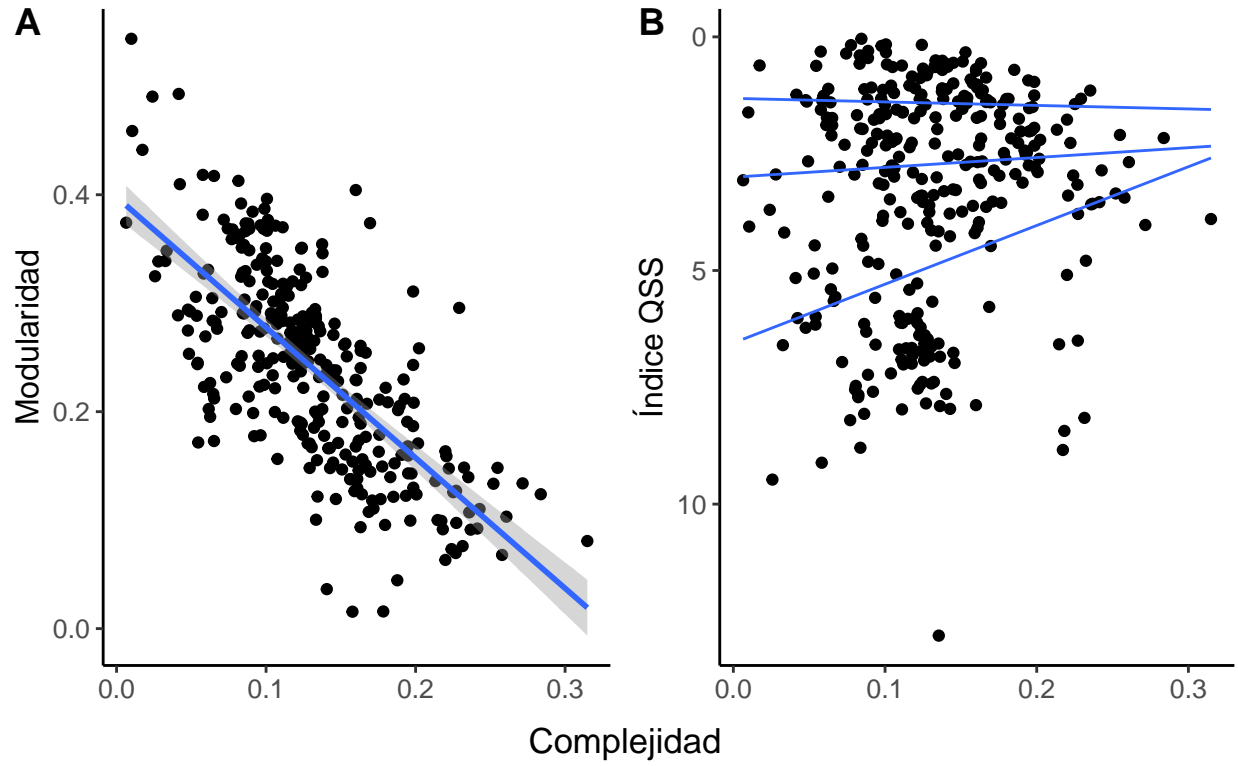


Figure 3: Relación entre complejidad y (A) modularidad e (B) índice QSS en redes tróficas empíricas. Cada punto representa una red trófica. Regresión lineal para modularidad ($y = 0.40 - 1.2x$, $R^2 = 0.50$, $p\text{-value} < 2.16e - 16$) e índice QSS ($y = 3.86 - 4.2x$, $R^2 < 0.01$, $p\text{-value} = 0.09$). En (B) la relación complejidad-QSS se muestran las regresiones de cuantiles 25 y 75.

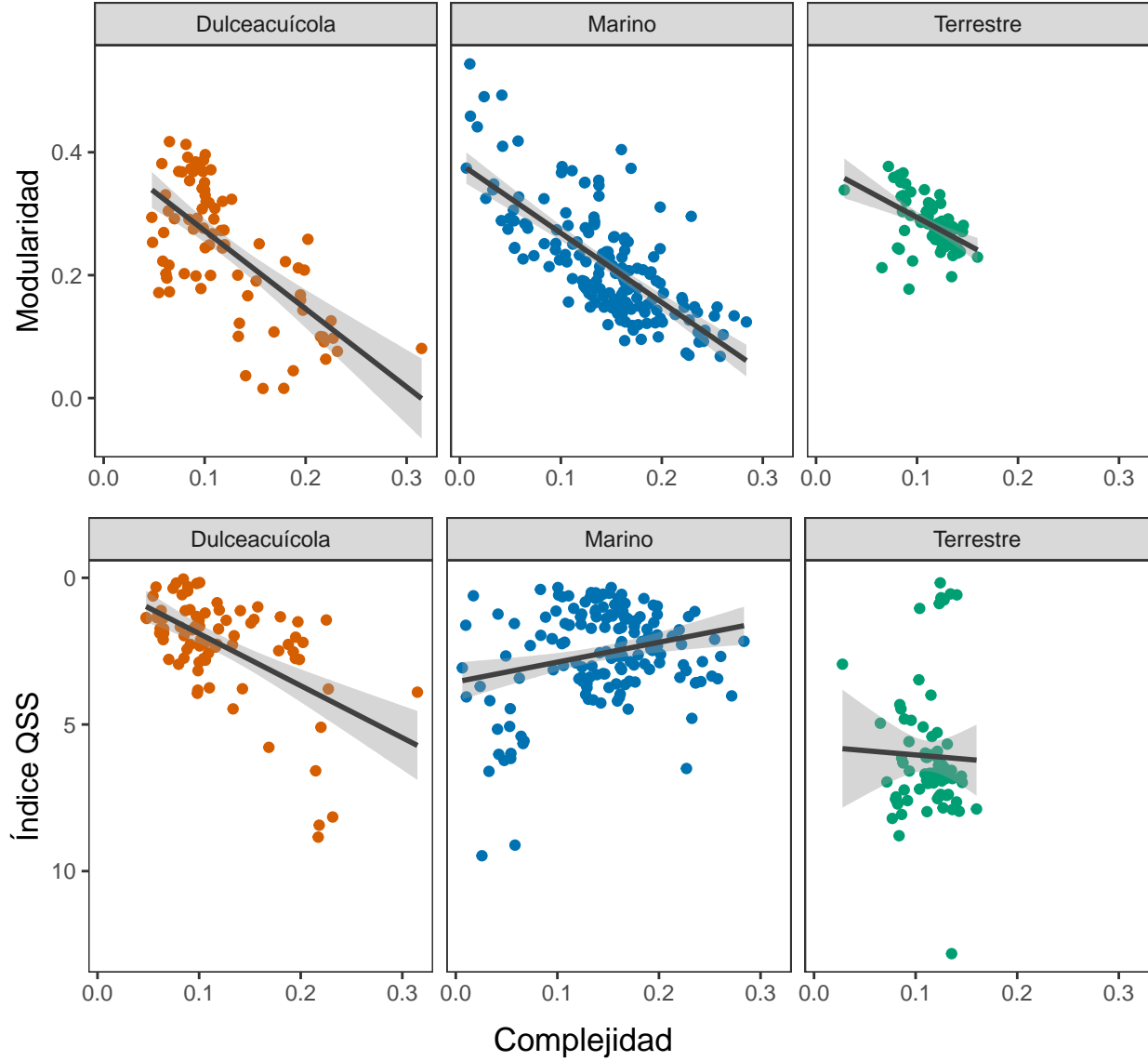


Figure 4: Relación complejidad-modularidad (panel superior) y complejidad-índice QSS (panel inferior) en redes tróficas empíricas según el tipo de ecosistema. Regresión lineal para redes dulceacuícolas (modularidad: $y = 0.4 - 1.3x$, $R^2 = 0.44$, p -value < 0.001 ; QSS: $y = -0.13 - 18x$, $R^2 = 0.32$, p -value < 0.001), marinas (modularidad: $y = 0.38 - 1.1x$, $R^2 = 0.52$, p -value < 0.001 ; QSS: $y = -3.5 - 6.8x$, $R^2 = 0.06$, p -value < 0.002) y terrestres (modularidad: $y = 0.38 - 0.88x$, $R^2 = 0.24$, p -value < 0.001 ; QSS: $y = -5.7 - 3x$, $R^2 < 0.01$, p -value < 0.799).

Literatura Citada

- Allesina, S., & Pascual, M. (2008). Network structure, predator–prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, 1(1), 55–64. <https://doi.org/10.1007/s12080-007-0007-8>
- Allesina, S., & Tang, S. (2015). The stability–complexity relationship at age 40: A random matrix perspective. *Population Ecology*, 57(1), 63–75. <https://doi.org/10.1007/s10144-014-0471-0>
- Blanchette, M. L., Davis, A. M., Jardine, T. D., & Pearson, R. G. (2014). Omnivory and opportunism characterize food webs in a large dry-tropics river system. *Freshwater Science*, 33(1), 142–158. <https://doi.org/10.1086/674632>
- Briand, F., & Cohen, J. (1987). *Environmental Correlates of Food Chain Length / Science*. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/science.1241111>
- Brose, U., Archambault, P., Barnes, A. D., Bersier, L.-F., Boy, T., Canning-Clode, J., Conti, E., Dias, M., Digel, C., Dissanayake, A., Flores, A. A. V., Fussmann, K., Gauzens, B., Gray, C., Häussler, J., Hirt, M. R., Jacob, U., Jochum, M., Kéfi, S., ... Iles, A. C. (2019). Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6), 919–927. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0899-x>
- Brose, U., & et. al. (2018). *GlobAL daTabasE of traits and food Web Architecture (GATEWAY) v.1.0*. iDiv Data Repository.
- Cebrian, J. (2004). Role of first-order consumers in ecosystem carbon flow. *Ecology Letters*, 7(3), 232–240. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00574.x>
- Cebrian, J., & Lartigue, J. (2004). Patterns of Herbivory and Decomposition in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecological Monographs*, 74(2), 237–259. <https://doi.org/10.1890/03-4019>
- Cohen, J. E., & Stephens, D. W. (1978). *Food Webs and Niche Space*. Princeton University Press.
- Csardi, & Nepusz. (2006). *The igraph software package for complex network research*.
- Digel, C., Curtsdotter, A., Riede, J., Klarner, B., & Brose, U. (2014). Unravelling the complex structure of forest soil food webs: Higher omnivory and more trophic levels. *Oikos*, 123(10), 1157–1172. <https://doi.org/10.1111/oik.00865>
- Dodge, Y. (2008). Kruskal-wallis test. In *The concise encyclopedia of statistics* (pp. 288–290). Springer New York.
- Domínguez-García, V., Dakos, V., & Kéfi, S. (2019). Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(51), 25714–25720. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904470116>
- Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O’Connor, N. E., O’Gorman, E. J., & Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19(9), 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>
- Dunne, J. A., & Williams, R. J. (2009). Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1711–1723. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0219>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Frelat, R., Kortsch, S., Kröncke, I., Neumann, H., Nordström, M. C., Olivier, P. E. N., & Sell, A. F. (2022). Food web structure and community composition: A comparison across space and time in the North Sea. *Ecography*, 2022(2). <https://doi.org/10.1111/ecog.05945>
- Gilbert, A. J. (2009). Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators*, 9(1), 72–80. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.01.010>
- Grilli, J., Rogers, T., & Allesina, S. (2016). Modularity and stability in ecological communities. *Nature Communications*, 7(1), 12031. <https://doi.org/10.1038/ncomms12031>
- Guimerà, R., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433(7028), 895–900. <https://doi.org/10.1038/nature03288>
- Jacquet, C., Moritz, C., Morissette, L., Legagneux, P., Massol, F., Archambault, P., & Gravel, D. (2016). No complexity–stability relationship in empirical ecosystems. *Nature Communications*, 7(1), 12573. <https://doi.org/10.1038/ncomms12573>
- Kortsch, S., Primicerio, R., Fossheim, M., Dolgov, A. V., & Aschan, M. (2015). Climate change alters the structure of arctic marine food webs due to poleward shifts of boreal generalists. *Proceedings of the Royal*

- Society B: Biological Sciences*, 282(1814), 20151546. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1546>
- Krause, A. E., Frank, K. A., Mason, D. M., Ulanowicz, R. E., & Taylor, W. W. (2003). Compartments revealed in food-web structure. *Nature*, 426(6964), 282–285. <https://doi.org/10.1038/nature02115>
- Landi, P., Minoarivelo, H. O., Brännström, Å., Hui, C., & Dieckmann, U. (2018). Complexity and stability of ecological networks: A review of the theory. *Population Ecology*, 60(4), 319–345. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>
- Lenth, R. V. (2022). *Emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*.
- Marina, T. I., Saravia, L. A., Cordone, G., Salinas, V., Doyle, S. R., & Momo, F. R. (2018). Architecture of marine food webs: To be or not be a “small-world.” *PLOS ONE*, 13(5), e0198217. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198217>
- Martinez, N. D. (1992). Constant Connectance in Community Food Webs. *The American Naturalist*, 139(6), 1208–1218. <https://doi.org/10.1086/285382>
- May, R. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228–233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- Montoya, J. M., Rodríguez, M. A., & Hawkins, B. A. (2003). Food web complexity and higher-level ecosystem services. *Ecology Letters*, 6(7), 587–593. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00469.x>
- Mougi, A. (2022). Predator interference and complexity–stability in food webs. *Scientific Reports*, 12(1), 2464. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-06524-w>
- Naeem, S., & Li, S. (1997). Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390(6659), 507–509. <https://doi.org/10.1038/37348>
- Namba, T. (2015). Multi-faceted approaches toward unravelling complex ecological networks. *Population Ecology*, 57(1), 3–19. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0482-5>
- Nowlin, W. H., Vanni, M. J., & Yang, L. H. (2008). Comparing Resource Pulses in Aquatic and Terrestrial Ecosystems. *Ecology*, 89(3), 647–659. <https://doi.org/10.1890/07-0303.1>
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Van de Bogert, M. C., Bade, D. L., Kritzberg, E. S., & Bastviken, D. (2004). Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*, 427(6971), 240–243. <https://doi.org/10.1038/nature02227>
- Paine, R. T. (1966). Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65–75. <https://doi.org/10.1086/282400>
- Pascual, M., & Dunne, J. A. (2005). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press.
- Perkins, D. M., Hatton, I. A., Gauzens, B., Barnes, A. D., Ott, D., Rosenbaum, B., Vinagre, C., & Brose, U. (2022). Consistent predator-prey biomass scaling in complex food webs. *Nature Communications*, 13(1), 4990. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32578-5>
- Rodríguez, I. D., Marina, T. I., Schloss, I. R., & Saravia, L. A. (2022). Marine food webs are more complex but less stable in sub-Antarctic (Beagle Channel, Argentina) than in Antarctic (Potter Cove, Antarctic Peninsula) regions. *Marine Environmental Research*, 174, 105561. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105561>
- Rodríguez-Flórez, C. N., Paczkowska, J., Martín, J., Gil, M. N., Flores-Melo, X., & Malits, A. (2023). Terrigenous dissolved organic matter input and nutrient-light-limited conditions on the winter microbial food web of the Beagle Channel. *Journal of Marine Systems*, 103860. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2023.103860>
- Saravia, L. A. (2022). *Multiweb: Ecological network analyses including multiplex networks*.
- Shurin, J. B., Gruner, D. S., & Hillebrand, H. (2005). All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1582), 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3377>
- Stouffer, D. B., & Bascompte, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(9), 3648–3652. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014353108>
- Team, R. C. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Thompson, R. M., Dunne, J. A., & Woodward, G. (2012). Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology*, 57(7), 1329–1341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02808.x>

- Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M., & Shurin, J. B. (2007). Trophic Levels and Trophic Tangles: The Prevalence of Omnivory in Real Food Webs. *Ecology*, 88(3), 612–617. <https://doi.org/10.1890/05-1454>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2022). *Dplyr: A Grammar of Data Manipulation*.
- Wilkinson, G. N., & Rogers, C. E. (1973). Symbolic Description of Factorial Models for Analysis of Variance. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 22(3), 392–399. <https://doi.org/10.2307/2346786>
- Windsor, F. M., van den Hoogen, J., Crowther, T. W., & Evans, D. M. (2023). Using ecological networks to answer questions in global biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 50(1), 57–69. <https://doi.org/10.1111/jbi.14447>
- Yodzis, P., & Innes, S. (1992). Body Size and Consumer-Resource Dynamics. *The American Naturalist*, 139(6), 1151–1175. <https://doi.org/10.1086/285380>