

### 6.3. Indagini sullo zooplancton e sulla rete trofica pelagica attraverso analisi di isotopi stabili

#### 6.3.1. Analisi di isotopi stabili di carbonio e azoto e rete trofica pelagica

Il complesso delle analisi relative agli isotopi stabili di carbonio e azoto degli organismi appartenenti al comparto zooplanctonico pelagico del Lago Maggiore permette di caratterizzare alcuni tratti importanti della dinamica stagionale dei differenti taxa. I campionamenti sono stati effettuati in tre stazioni lacustri (Ghiffa, Baveno, Lesa) per la cui descrizione si rimanda al Report annuale della Campagna 2008 (Manca *et al.*, 2009). In ognuno degli anni del quinquennio è stato dato rilievo, oltretutto ai tratti della dinamica stagionale, ad aspetti specifici (i.e. analisi del segnale litorale, analisi del seston e analisi della componente ittica), in modo da chiarire, in aggiunta alle modificazioni nella dinamica stagionale, anche i fattori di controllo delle stesse. I primi dati, relativi all'anno 2008 sono serviti a tipizzare le variazioni nella linea di base, e come esse potessero essere rappresentate dal segnale isotopico di carbonio e azoto del principale "particle feeder", *Daphnia* (Fig. 6.3.1.). Per essere legittimati a fare ciò, sono stati analizzati anche campioni di materiale sestonico nell'intervallo dimensionale utile ( $76 \leq \mu\text{m} \leq 126$ ) per gli organismi componenti il mesozooplancton. Essendo inoltre interessati a verificare come (vale a dire attraverso quanti e quali livelli) la base alimentare venisse incorporata nei più alti livelli della rete pelagica, nel 2008 sono stati oggetto di indagine anche i principali pesci zooplanctivori (vale a dire, coregone, agone e l'invasore gardon) di età inferiore o uguale ai 3 anni. Il complesso dei dati acquisiti ha permesso in primo luogo di verificare una sostanziale omogeneità tra le diverse stazioni, fatto che ha consentito fin dal 2008 di considerare i campioni prelevati in zone diverse del lago come vere e proprie repliche. È emersa una sostanziale corrispondenza tra il Lago Maggiore e i laghi profondi quali il Lemano, ove in precedenza erano stati intrapresi studi di dinamica stagionale degli organismi zooplanctonici (Perga & Gerdeaux, 2006). Tali tratti generali della dinamica stagionale sono riassumibili nella tendenza verso valori meno negativi (vale a dire meno impoveriti nell'isotopo più pesante) del segnale isotopico del carbonio con il progredire del riscaldamento delle acque dall'inverno ai mesi estivi, con un graduale ritorno alle condizioni invernali a partire dai mesi autunnali. Diversi sono i fattori che possono influenzare questo ciclo, puntualmente verificatosi nei diversi anni da noi analizzati. Uno di questi è la temperatura ambientale, capace di influenzare la solubilità del carbonio e le possibili fonti di sostegno alla produzione fitoplanctonica (Caroni *et al.*, 2012). L'altro è la struttura e la composizione degli organismi che maggiormente contribuiscono al seston in ambiente quali il Lago Maggiore, vale a dire gli organismi componenti il fitoplancton (Caroni *et al.*, 2012). Dati in letteratura, anche risultanti da esperimenti di laboratorio, hanno infatti messo in luce come organismi a differente forma e rapporto superficie/volume possono differire nell'uptake del carbonio (Popp, 1998), sì da poter spiegare le variazioni stagionali osservate. Tuttavia, dati ottenuti anche in ambienti molto diversi dal Maggiore sembrerebbero oggi suggerire che a predominare sia proprio l'effetto della temperatura e dei fattori relativi alla stratificazione termica delle acque con il progredire della stagione. In laghi profondi quali il Maggiore, sono infatti ben evidenti sugli organismi zooplanctonici gli effetti della stratificazione termica, con un evidente tendenza di alcuni organismi, quali i ciclopidi, a preferire acque più profonde, come indicato dai valori più negativi del segnale isotopico del carbonio (Manca *et al.* 2010; Fig. 6.3.2.). I dati del segnale isotopico di questi organismi sembrerebbero anche

suggerire come essi siano poco legati ai cladoceri quanto a rapporti trofici: essi potrebbero nei diversi momenti dell'anno utilizzare maggiormente i rotiferi, piuttosto che i cladoceri (Visconti *et al.*, 2013). Ad analoghe conclusioni giunse anche Perga (com. pers.) analizzando i dati relativi ai copepodi del Lemano. Tuttavia, analisi dei rotiferi sono lungi dall'essere intraprese per la difficoltà di trattare organismi così piccoli quando il livello minimo di peso necessario per ottenere analisi attendibili del contenuto isotopico si attesta su valori dell'ordine del milligrammo di peso secco. Per le stesse ragioni, le analisi dei copepodi si sono limitate alle sole componenti adulta e subadulta delle loro popolazioni, trascurando gli stadi naupliari e quelli iniziali di copepodite.

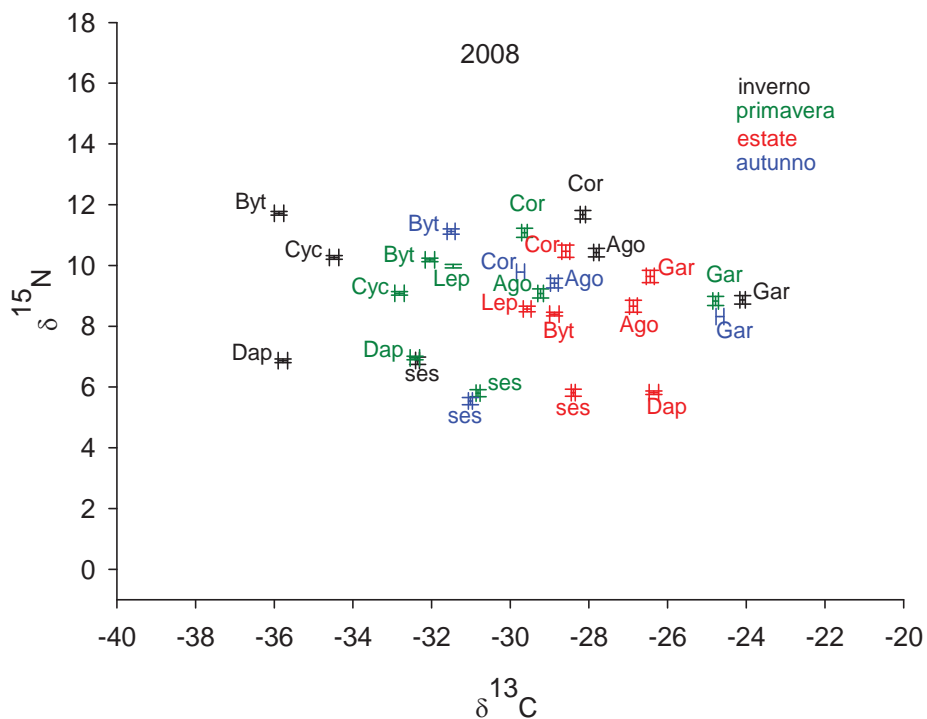


Fig. 6.3.1. Grafico trofochimico relativo al popolamento zooplanctonico, del seston e dei pesci zooplanctivori del Lago Maggiore nell'anno 2008 ( $\pm$  D.S; cfr. testo).

I dati del 2008 sono serviti anche a tracciare la dinamica stagionale del segnale isotopico dell'azoto, sia quella della linea di base del pelago, sia quelle degli organismi ad essa relazionabili, attraverso rapporti diretti e mediati, che definiscono i ruoli trofici dei diversi taxa zooplanctonici. Nel caso dell'azoto, i valori massimi osservati sono risultati inferiori a quelli riportati per il Lemano (Perga & Gerdeaux, 2006), confermando quanto atteso, essendo il Lemano più arricchito in nutrienti algali rispetto al Maggiore. Il risultato forse più interessante deriva dall'analisi delle variazioni stagionali taxa-specifiche dell'arricchimento del segnale isotopico dell'azoto nel corso dell'anno. E' infatti risultato come tale arricchimento non sia costante durante l'anno, ma esso vari da valori più elevati in inverno a valori più bassi in primavera-estate. Tale risultato, ottenuto grazie al fatto che i campionamenti erano effettuati nelle diverse stagioni dell'anno, da un lato contrasta con quanto assunto dai modelli comunemente usati per l'analisi delle reti trofiche e dall'altro mette in luce la necessità di meglio considerare anche l'importanza dei rapporti tra litorale e pelago. Emerge infatti come la transizione tra valori più arricchiti rispetto alla linea di base e valori meno arricchiti in uno stesso taxon

zooplanctonico sia legata allo spostamento dei pesci zooplanctivori dal litorale al pelago lacustre (Visconti *et al.*, 2013). Tale migrazione è risultata evidente anche grazie all'applicazione di un modello misto dinamico (*Dynamic Baseline Mixing Model* ; Woodland *et al.*, 2012) ai segnali isotopici dei pesci. Tale modello consente di tener conto del variare nel tempo del segnale isotopico della linea di base che serve a identificare il variare nel tempo delle fonti alimentari, tenendo conto inoltre dei parametri di accrescimento dei tessuti dei pesci.

I dati del 2008 e quelli del 2009 hanno consentito di mettere in luce come un andamento stagionale molto simile del segnale isotopico del carbonio interessi sia la linea di base del pelago sia quella del litorale (Figs. 6.3.1., 6.3.2.). Quest'ultimo è risultato variare entro un ambito simile a quello del pelago, ma con valori tendenzialmente meno negativi rispetto ai primi. Solitamente, gli studi sugli isotopi stabili, quand'anche prendano in esame le variazioni stagionali, si limitano a considerare il litorale come invariato nel tempo e nello spazio. Le analisi condotte nei primi due anni di indagini hanno al contrario messo in luce come, non tenendo conto delle variazioni anche del segnale isotopico del litorale, si possano ottenere stime non corrette, sopra- o sotto-stimate a seconda dei casi, delle fonti pelagiche/litorali a supporto dello zooplancton pelagico.

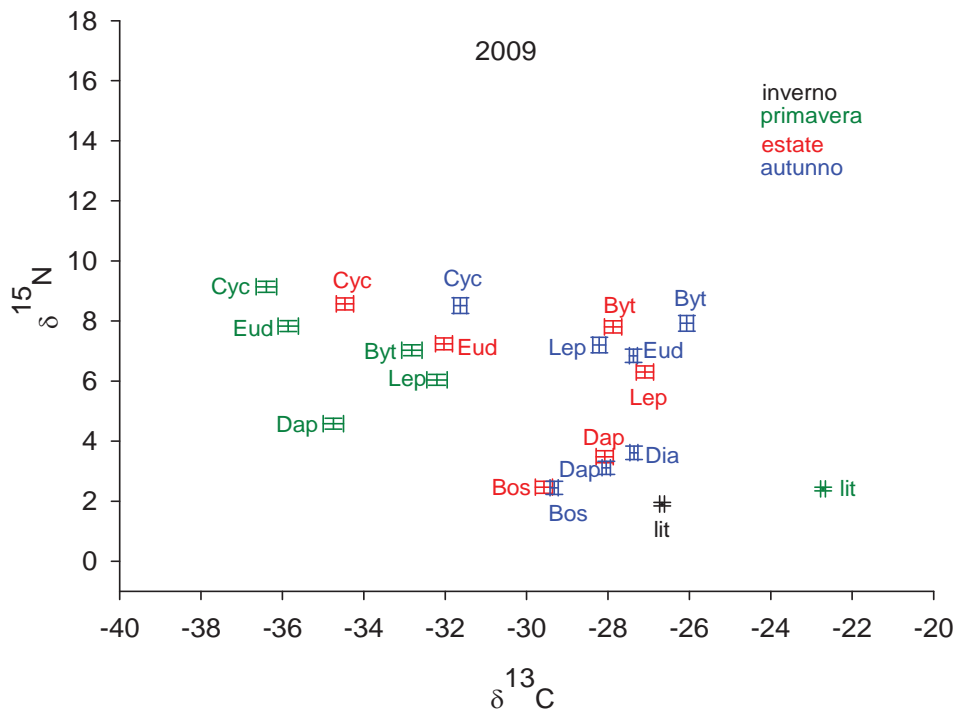


Fig. 6.3.2. Grafico trofochimico relativo al popolamento zooplanctonico e del litorale del Lago Maggiore nell'anno 2009 ( $\pm$  E.S; cfr. testo).

I dati dei cinque anni sono serviti a mettere in luce anche come l'utilizzo di *Daphnia* come indicatore della linea di base del sistema pelagico possa portare a trarre erranee conclusioni, seppure motivato dalla presenza costante nell'arco dell'anno e da un'ottima correlazione con il segnale isotopico del seston (Manca *et al.*, 2009). La linea di base dovrebbe, infatti, rappresentare il più basso livello cui poter riferire i segnali degli organismi nei diversi livelli trofici. Verificato tale requisito, *Bosmina*, sembrerebbe maggiormente rappresentativa di tale linea di base, quanto meno durante il periodo nel

quale essa compare nel pelago, avendo essa i valori minimi del segnale isotopico dell'azoto, inferiori rispetto a quelli di *Daphnia*. Il fatto che *Bosmina* presenti il minimo livello di arricchimento, molto prossimo a zero, del segnale isotopico dell'azoto sta ad indicare, con tutta probabilità, la sua capacità di utilizzare anche cianobatteri o altre fonti rispetto a *Daphnia*. Il riferimento alla corretta fonte alimentare è infatti fondamentale per l'esatta interpretazione dei rapporti trofici: ad esempio, quando riferita al consumatore primario *Bosmina*, *Leptodora* risulta in estate correttamente interpretata come consumatore secondario, pur in situazioni nelle quali il suo segnale isotopico dell'azoto sembri essere sovrapposto a quello e.g. di *Daphnia* (Fig. 6.3.2.).

Le analisi via via più dettagliate, rese possibili anche grazie alla standardizzazione delle metodiche di laboratorio, che ha notevolmente migliorato l'efficienza nella raccolta e nel trattamento dei campioni, sono servite a confermare negli anni 2010-2012 i rapporti e i ruoli trofici tra gli organismi del mesozoo plancton (Figs. 6.3.3., 6.3.4., 6.3.5.). La rappresentazione attraverso grafici trofici infatti altro non è se non una rappresentazione schematica della nicchia trofica e del livello di sovrapposizione della stessa. L'analisi dei grafici riprodotti nelle figure (2009) consente di vedere come, ad esempio, in piena estate (agosto) *Diaphanosoma* abbia il medesimo ruolo trofico di *Daphnia*, essendo appieno sovrapposti i loro "fingerprint" isotopici di carbonio e azoto. Analogamente, la sovrapposizione nello stesso momento dell'anno di *Bosmina* e *Daphnia* (e.g. nella primavera del 2012) sembrerebbe essere resa possibile in virtù delle buone condizioni di disponibilità di alimento tipiche del periodo primaverile.

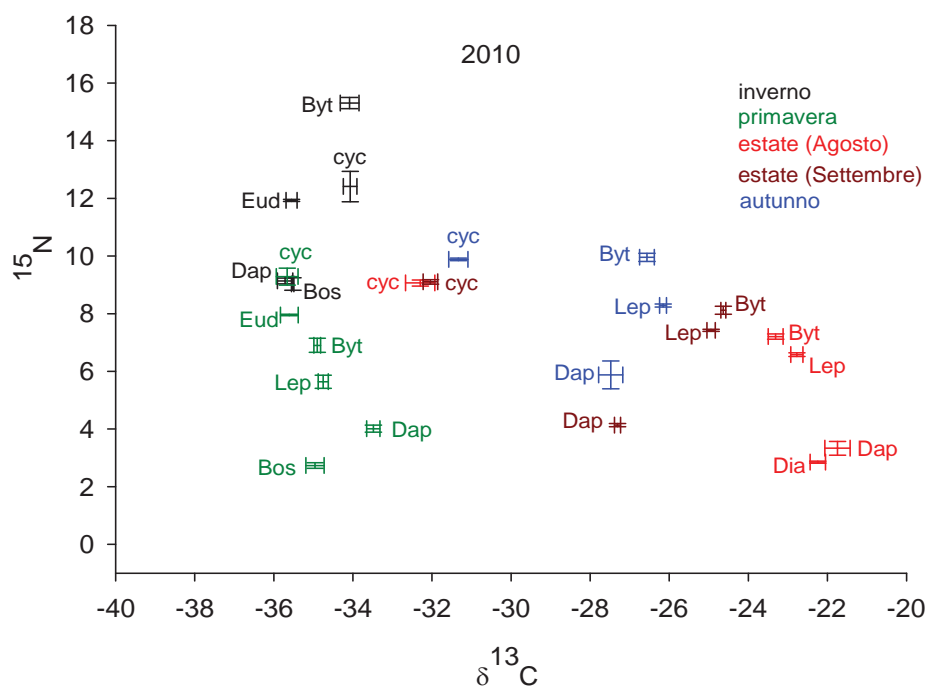


Fig. 6.3.3. Grafico trofochimico dei segnali isotopici degli organismi zooplanctonici campionati nelle tre diverse stazioni del pelago lacustre nel corso del 2010. I colori consentono di identificare i diversi campionamenti eseguiti nei quattro momenti stagionali. In particolare, il nero si riferisce al campionamento invernale, il verde a quello primaverile, il rosso e il marrone a quelli estivi, l'azzurro al campionamento autunnale

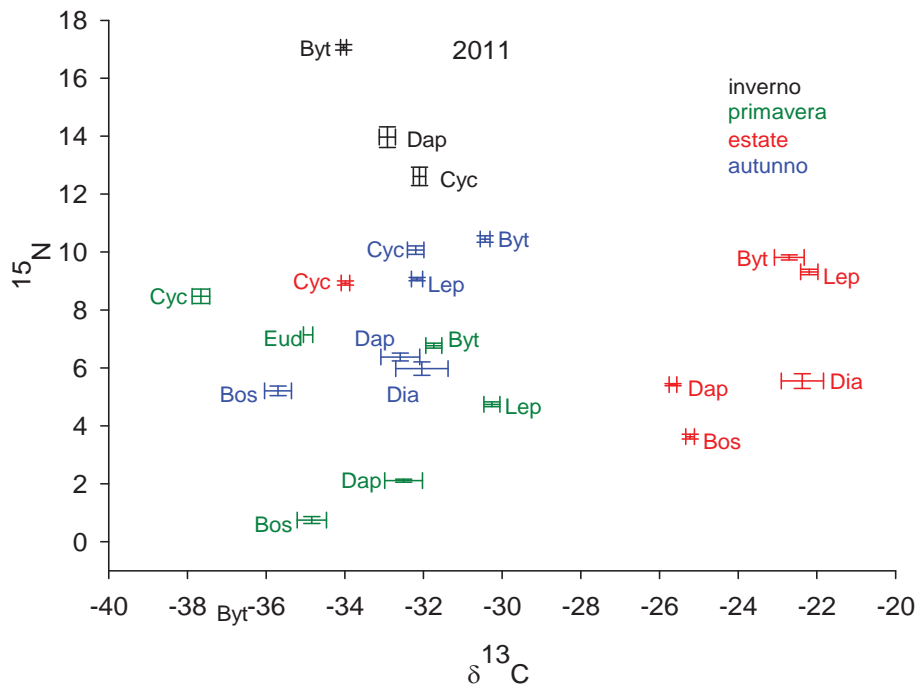


Fig. 6.3.4. Grafico trofochimico riassuntivo dei segnali isotopici di carbonio e azoto dei taxa zooplanctonici che componevano il popolamento zooplanctonico di rete del Lago Maggiore nei quattro momenti stagionali del 2011. Ogni punto sul grafico rappresenta la media di sei repliche; le barre verticali e orizzontali si riferiscono, all'errore standard delle misure del segnale isotopico del carbonio e dell'azoto, rispettivamente.

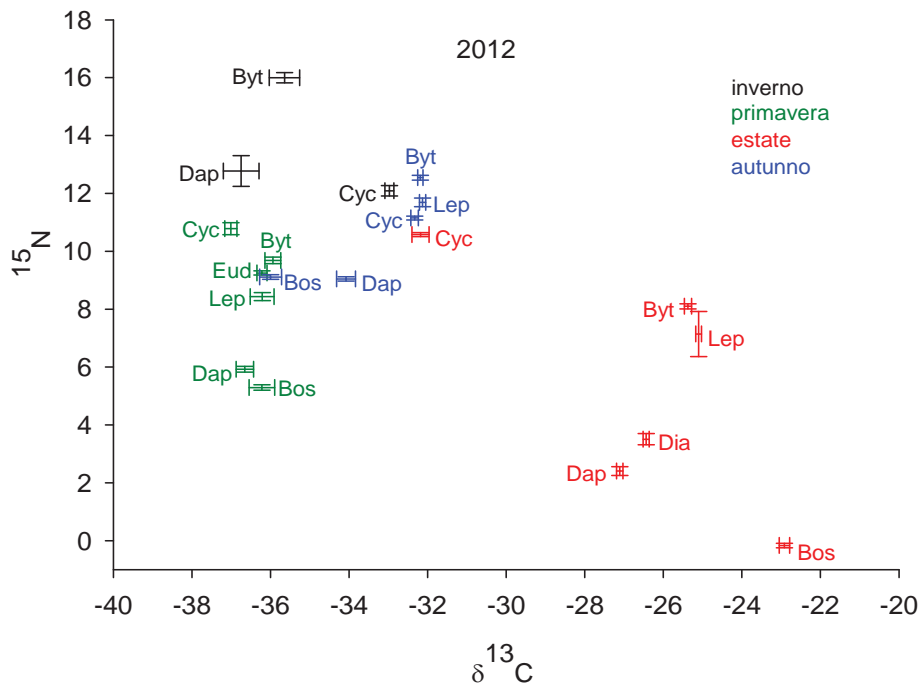


Fig. 6.3.5. Grafico trofochimico relativo al popolamento zooplanctonico del Lago Maggiore nell'anno 2012. I dati isotopici sono stati ottenuti dalla media dei valori stagionali nelle stazioni ( $\pm$  E.S.).

### 6.3.2. Indagini sullo zooplancton

Nell'arco del quinquennio variazioni interannuali nella densità di popolazione dei differenti gruppi componenti lo zooplancton di rete sono state evidenziate sia per la stazione di Ghiffa, per la quale sono disponibili dati a lungo termine, sia per altre due, di Lesa e di Baveno, la prima in zona basso lago, la seconda in zona soggetta all'influenza delle torbide del Fiume Toce. Il confronto tra le tre stazioni ha permesso, anno dopo anno, di mettere in luce tratti comuni e differenze nella presenza numerica e nella dinamica stagionale dei diversi taxa. In generale, la stazione di Lesa è stata caratterizzata da una maggiore abbondanza numerica del popolamento, e da una maggiore importanza della componente a cladoceri rispetto alle altre due stazioni. In tutte e tre le stazioni, il massimo sviluppo numerico è stato puntualmente registrato a maggio, mese nel quale i rotiferi e, in misura minore, i copepodi hanno avuto il picco di abbondanza. Massimi livelli di abbondanza primaverile sono stati rilevati negli anni 2011 e 2012 nella stazione di Ghiffa, mentre in quelle di Baveno e Lesa i valori di maggio sono risultati più elevati negli anni 2008 e 2010. Il significato di tali differenze è tuttavia abbastanza limitato, in quanto risultato di campionamenti stagionali attraverso i quali picchi di densità determinati dalle componenti del popolamento a taglia minore (rotiferi e stadi giovanili di copepodi), a rapida crescita numerica, possono essere sottostimati. Tuttavia, l'esperienza maturata nell'arco di trent'anni di monitoraggio dello zooplancton lacustre consente di affermare che i periodi scelti sono quelli più rappresentativi per delineare tendenze ed eccezioni nella serie a lungo termine dello zooplancton del lago. Nei diversi anni del quinquennio sono stati osservati diversi livelli di densità numerica nel periodo autunnale, in taluni casi responsabili di un secondo picco in densità successivo al declino del periodo estivo. In particolare, nel 2009, il picco autunnale è risultato molto simile a quello primaverile in tutte e tre le stazioni. Al contrario, nel 2010, i livelli di densità numerica del popolamento sono risultati molto ridotti e simili a quelli estivi. Tale variabilità interannuale è anche un tratto caratteristico dell'evoluzione recente del lago, come sottolineato in rapporti precedenti.

L'analisi del popolamento a copepodi permette di evidenziare come, anche per il quinquennio 2008-2012, tendano a prevalere, soprattutto nella stazione di Ghiffa, i diaptomidi. Tuttavia, l'analisi dei grafici in figura 6.3.6. consente di rilevare un aumento nell'importanza dei ciclopidi nelle fasi primaverile ed estiva, nell'anno 2012 in estate e in autunno. Tale incrementata presenza potrebbe essere interpretata come un ritorno a condizioni pre-oligotrofizzazione del lago.

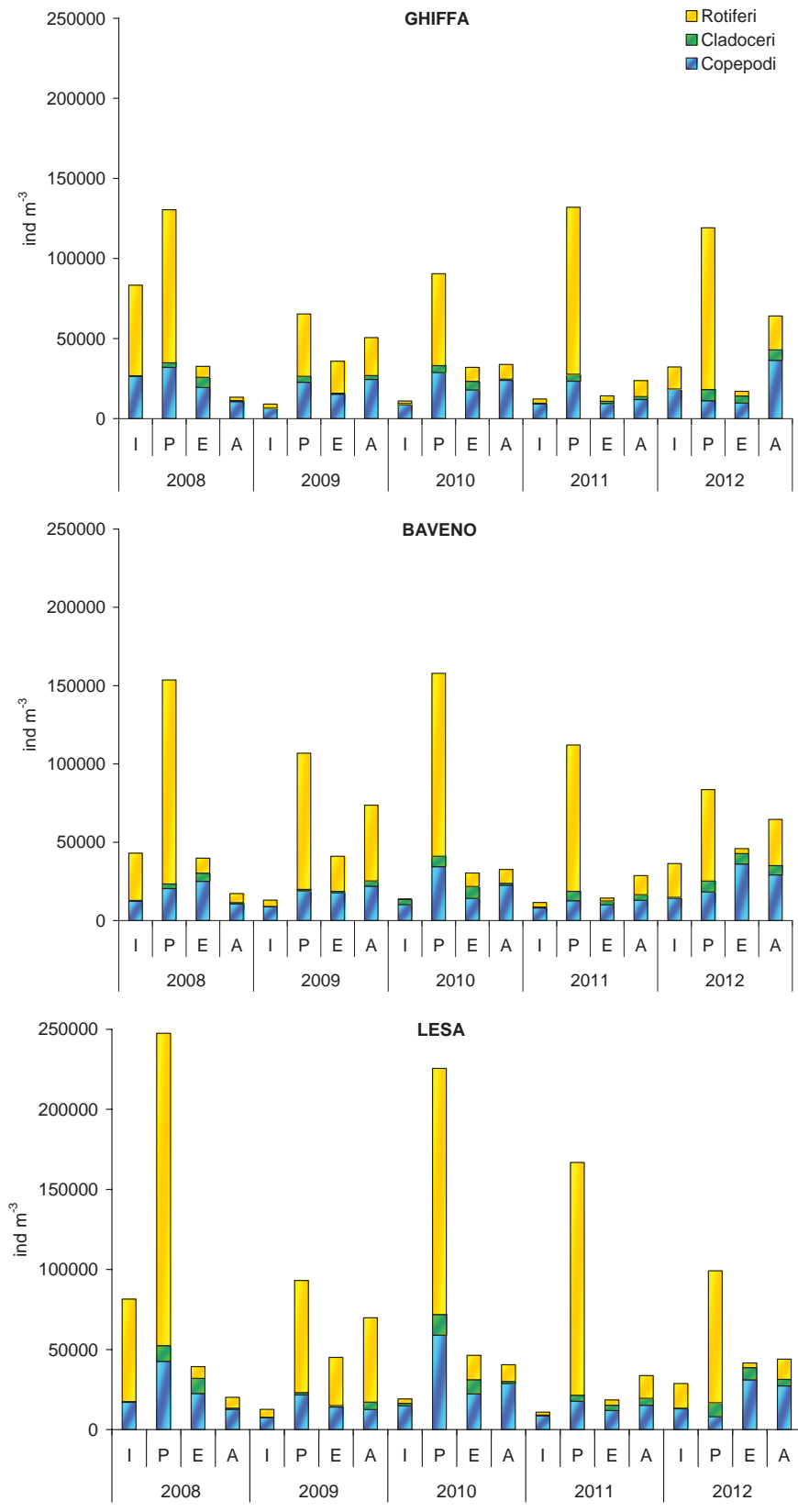


Fig. 6.3.6. Densità di popolazione delle tre componenti costituenti lo zooplancton di rete del Lago Maggiore nel quinquennio 2008-2012.

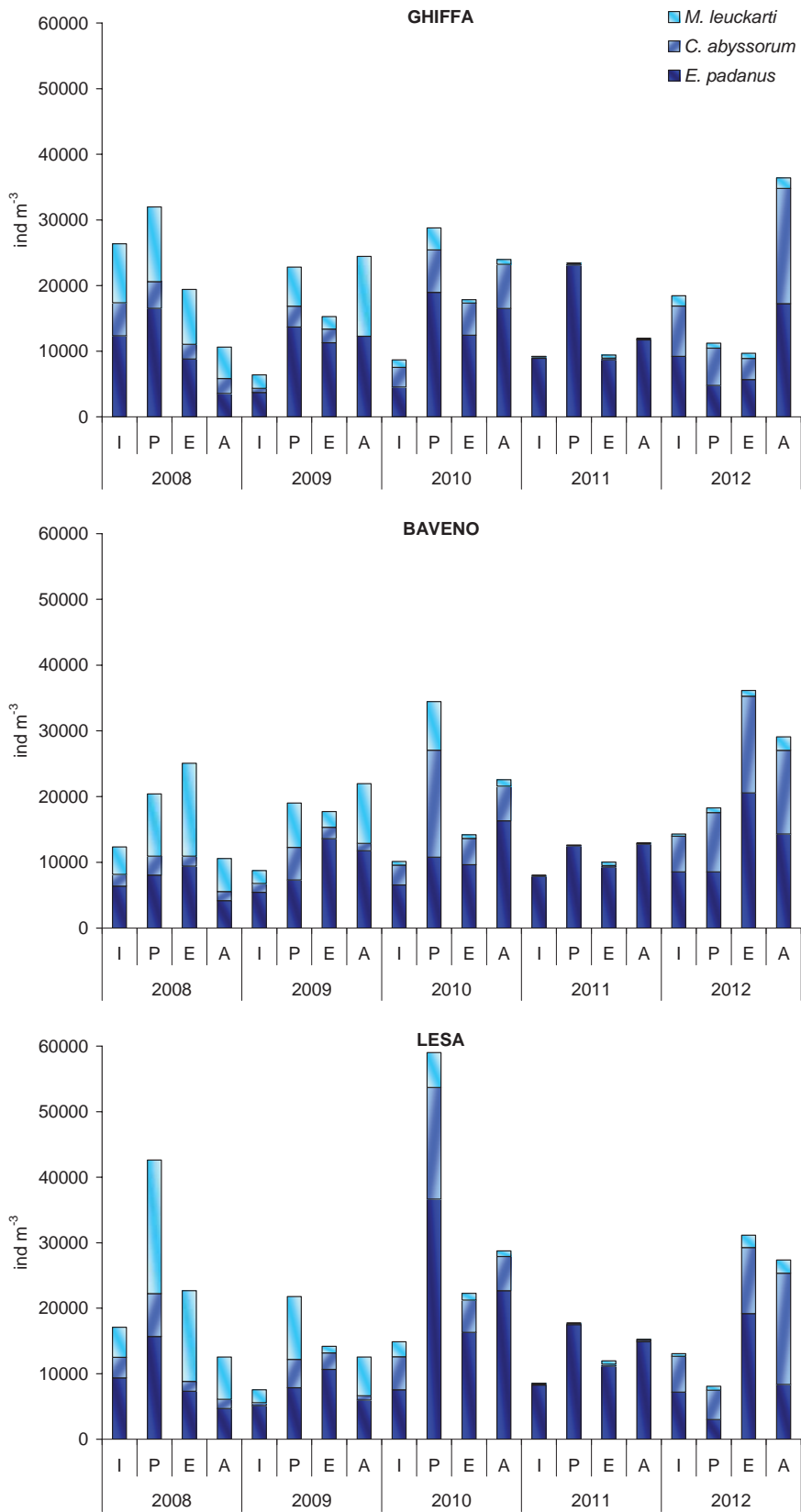


Fig. 6.3.7. Densità di popolazione dei Copepodi del Lago Maggiore nel quinquennio 2008-2012.



All'interno del popolamento a cladoceri, per i quali i dati di abbondanza sono risultati nettamente più elevati nella stazione di Lesa rispetto a quanto rilevato nelle altre due, è stato possibile negli anni del quinquennio evidenziare con una discreta regolarità la transizione, nell'arco dell'anno da un popolamento primaverile, dominato da *Daphnia*, ad uno estivo, dominato da *Diaphanosoma*. A queste due fasi di massima presenza numerica dei cladoceri non predatori, ha fatto seguito, nel 2012, una seconda, fase di massima presenza numerica in autunno. In questa fase, a predominare è stata la specie *Eubosmina longispina*, nelle stazioni di Ghiffa e Baveno presente su livelli di densità comparabili a quelli rilevati, in primavera per *Daphnia*. Analogamente, nella stazione di Lesa il picco massimo del quinquennio è stato rilevato nella primavera 2010 a carico di *Eubosmina*. Tale aumentata presenza rappresenta anch'essa un ritorno a condizioni pregresse, e conferma che quanto osservato nel quinquennio 2003-2007 era l'inizio di una nuova fase dell'evoluzione a lungo termine dei cladoceri, rispetto a quanto in precedenza rilevato. L'analisi dei grafici relativi ai cladoceri consente anche di mettere in luce come i predatori *Leptodora* e *Bythotrephes* abbiano raggiunto i livelli massimi di densità numerica in estate, successivamente al picco in densità di *Daphnia*. I livelli rilevati nella stazione di Lesa sono risultati decisamente più elevati di quelli delle altre due stazioni, soprattutto per *Leptodora kindtii* nell'anno 2010 e per *Bythotrephes longimanus* nel 2012. Analogamente, pur con livelli più bassi, a Ghiffa è stata massima l'importanza di *Leptodora* nel 2010, e di *Bythotrephes* nel 2012. I due predatori sono oramai caratterizzati da valori di densità numerica dello stesso ordine di grandezza, differente da quanto veniva osservato negli anni pre-oligotrofizzazione del lago (i.e. anteriori all'inizio della sua ascesa numerica nel 1988-1992), quando *Bythotrephes* era una presenza effimera nel plancton del lago.

Anche per la componente a rotiferi (Fig. 6.3.8.) Lesa è risultata essere la stazione nella quale sono stati rilevati i valori più alti di densità numerica registrati durante i picchi primaverili, tranne che nel 2012 quando il valore massimo primaverile è stato invece riscontrato nella stazione di Ghiffa. Nonostante, come è già stato sottolineato in precedenza, quella a rotiferi sia la componente più volubile dello zooplankton, per la quale campionamenti solo stagionali potrebbero portare a una sottostima della popolazione, il campionamento stagionale consente comunque di fare delle considerazioni di carattere generale. Il confronto pluriennale evidenzia che il popolamento a rotiferi è risultato essere costituito da 8 taxa predominanti (*Notholca acuminata-labis*, *Conochilus unicornis-hippocrepis*, *Kellicotia longispina*, *Polyarthra* spp., *Trichocerca* spp., *Synchaeta* spp., *Keratella* spp. e *Asplanchna priodonta*). In particolare si è potuto osservare un cambiamento nel contributo relativo dei taxa durante il picco primaverile. Infatti, mentre durante gli anni 2008-2010 la composizione era caratterizzata dalla presenza di *Keratella*, *Synchaeta*, *Polyarthra* e *Notholca*, negli anni 2011-2012 si è potuto osservare un cospicuo aumento relativo dell'abbondanza del rotifero coloniale *Conochilus*.

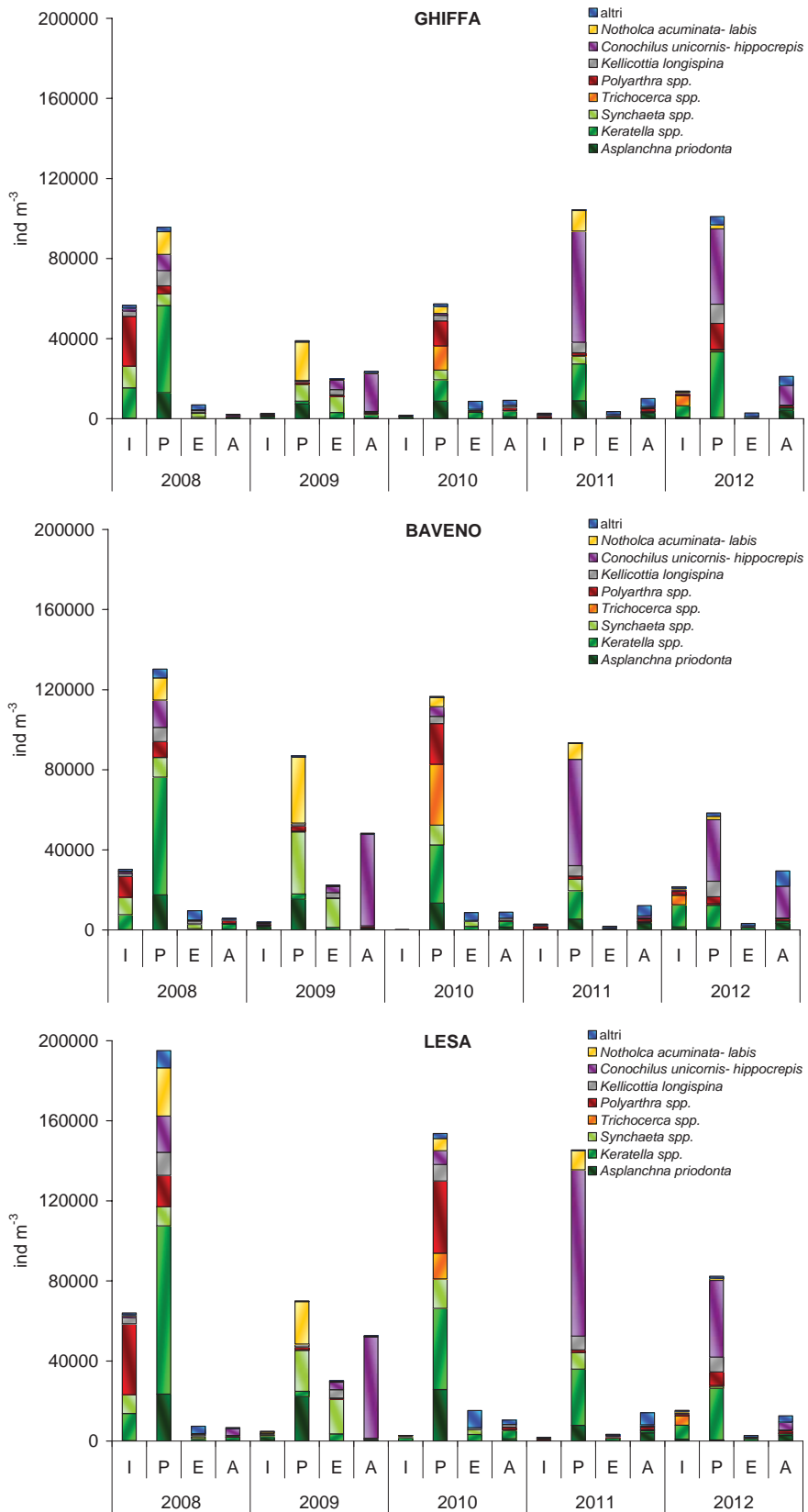


Fig.6.3.8. Densità di popolazione dei Rotiferi del Lago Maggiore nel quinquennio 2008-2012.

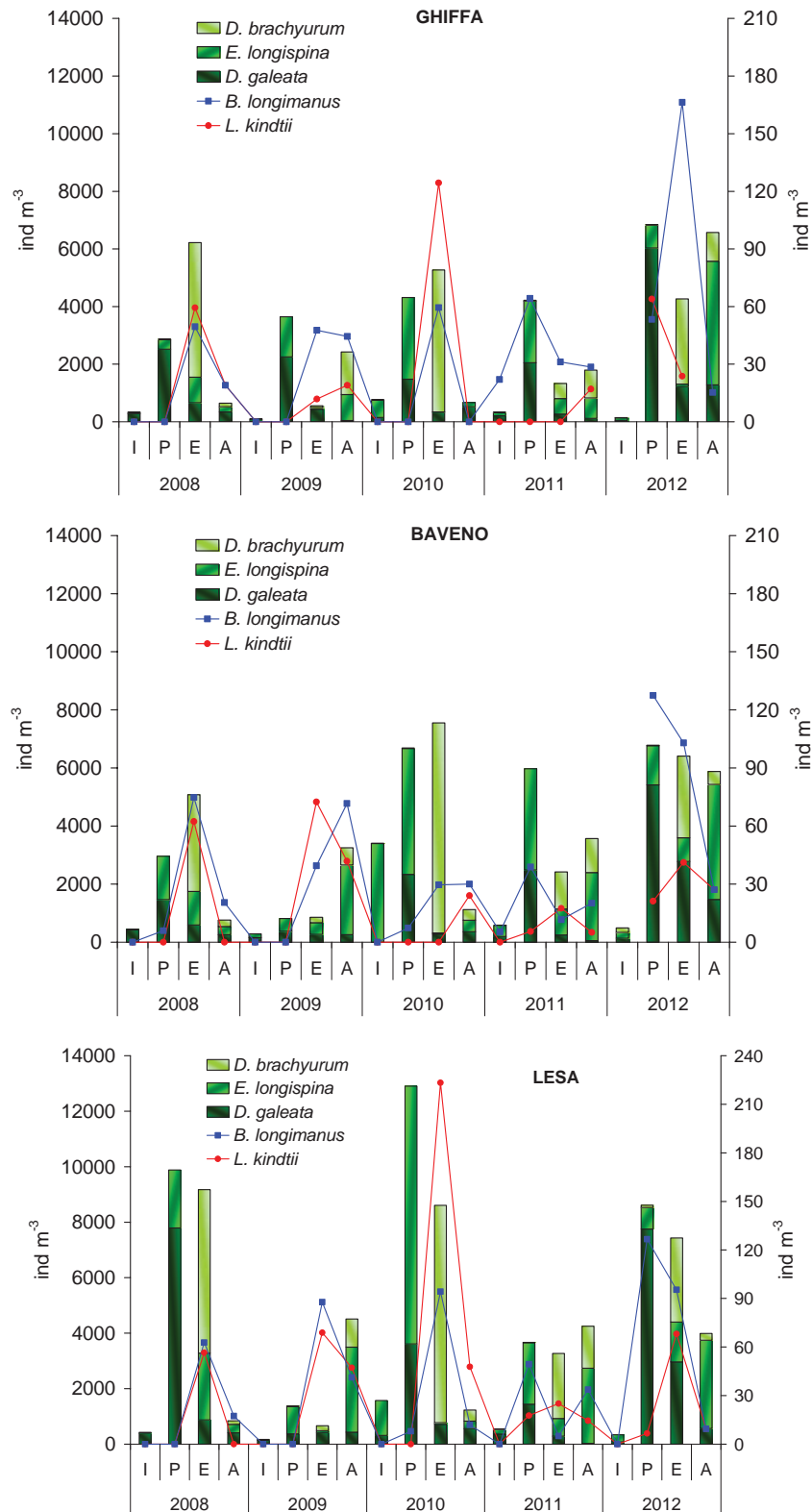


Fig. 6.3.9. Densità di popolazione dei Cladoceri del Lago Maggiore nel quinquennio 2008-2012. La scala a sinistra rappresenta i consumatori primari, quella a destra i consumatori secondari.

Quest'ultimo è stato abbondante in passato sia quando il lago era in condizioni di mesotrofia sia nella seconda metà degli anni '90 quando la densità di popolazione di

*Daphnia* aveva raggiunto valori minimi. L'analisi della densità di popolazione dei cladoceri (Fig. 6.3.9.), non ha, tuttavia, evidenziato un crollo del popolamento di *Daphnia*, pertanto l'aumento di *Conochilus* potrebbe essere indicativo di un ritorno alle condizioni di pre-oligotrofizzazione in risposta a fattori meteo-climatici.

### 6.3.3 Conclusioni

Nel complesso, i dati relativi alla densità di popolazione dello zooplancton negli anni 2008-2012 consentono di evidenziare come ad un trend in declino osservato negli anni 2008-2010 abbia fatto seguito un aumento nei due anni successivi, fino al raggiungimento di livelli di presenza numerica paragonabili a quelli registrati negli anni di mesotrofia del lago (Fig. 6.3.10.). Sebbene con la dovuta cautela, dettata dal fatto che a determinare le variazioni sono le componenti più volubili del popolamento, quelle per le quali il campionamento su base stagionale è meno appropriato, è possibile comunque fare delle considerazioni in merito all'evoluzione pluriennale del popolamento. Questo anche in virtù del fatto che i campionamenti sono stati effettuati nei mesi che, sulla base dell'esperienza di oltre 30 anni di monitoraggio risultano maggiormente significativi per tracciare tendenze evolutive e tratti peculiari di singoli anni.

Il dato più interessante relativo alle variazioni nella densità numerica è che esse si verificano a fronte di condizioni di relativa stabilità della trofia del lago. Esse sono, con tutta probabilità, espressione di variazioni legate, direttamente o indirettamente, a fattori meteo-climatici, ai quali il popolamento zooplanctonico sembra rispondere in modo abbastanza chiaro e prevedibile (Morabito *et al.* 1997). La generale tendenza all'aumento delle temperature del lago entro lo strato nel quale la maggior parte degli organismi zooplanctonici vivono, e la più pronunciata variazione infra- e interannuale delle condizioni termiche, sembrano spiegare le variazioni anche nella struttura del popolamento, anche per il tramite di meccanismi di interazione competitiva (Manca *et al.* 2008a, b). Per questo, a dispetto delle migliorate condizioni di trofia del lago è, oggi più che mai, importante continuare a monitorare lo zooplancton del Lago Maggiore. Se in passato, infatti, gli effetti delle condizioni di mesotrofia del lago potevano, almeno in parte, mascherare quelli riconducibili all'impatto delle variabili meteo-climatiche, oggi possono essere investigate, divenendone emblematiche, le conseguenze a breve e a lungo termine dei cambiamenti globali, facendo del caso del Lago Maggiore uno degli esempi migliori di studi su questo importante tema.

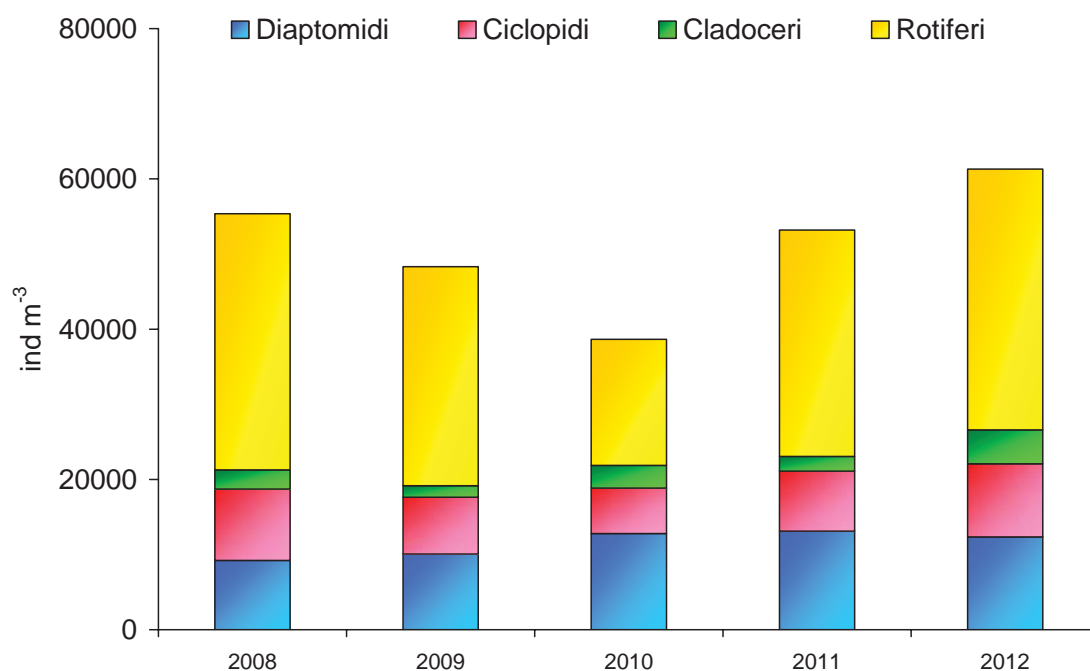


Fig. 6.3.10. Evoluzione pluriennale della densità media di popolazione dei principali gruppi componenti lo zooplancton di rete del Lago Maggiore, strato 0-50 m, nel periodo 2008-2012.

## Bibliografia

- Caroni Rossana, Gary Free, Anna Visconti and Marina Manca. 2012. Phytoplankton functional traits and seston stable isotopes signature: a functional-based approach in a deep, subalpine lake, Lake Maggiore (N. Italy) *Journal of Limnology*, 71(1): 84-94.
- Manca, A. Fadda & A. Visconti. 2010. Analisi di isotopi stabili di Carbonio e Azoto e rete trofica pelagica. In: *Ricerche sull'evoluzione del Lago Maggiore. Aspetti limnologici. Programma quinquennale 2008-2012. Campagna 2009. Commissione internazionale per la protezione delle acque italo-svizzere (Ed.): 32-39.*
- Manca, M., A. Visconti & R. de Bernardi. 2008a. Indagini sullo zooplancton. In: *Ricerche sull'evoluzione del Lago Maggiore. Aspetti limnologici. Programma quinquennale 2003-2007. Campagna 2007 e Rapporto quinquennale 2003-2007. Commissione Internazionale per la protezione delle acque italo-svizzere (Ed.): 60-66.*
- Manca, M., A. Visconti & R. de Bernardi. 2008b. Zooplancton. In: *Ricerche sull'evoluzione del Lago Maggiore. Aspetti limnologici. Programma quinquennale 2003-2007. Campagna 2007 e Rapporto quinquennale 2003-2007. Commissione Internazionale per la protezione delle acque italo-svizzere (Ed.): 104-114.*
- Manca, M., A. Visconti, A. Fadda, R. Caroni, I. Cerutti & P. Volta. 2009. Introduzione. In: *Ricerche sull'evoluzione del Lago Maggiore. Aspetti limnologici. Programma quinquennale 2008-2012. Campagna 2008. Commissione internazionale per la protezione delle acque italo-svizzere (Ed.): 35-46.*
- Morabito, G., M. Manca & D. Ruggiu. 1997. Seasonal dynamics of planktonic communities in Lago Maggiore and clear-water phase during 1993. *Atti del 12°*

- Congresso dell'Associazione Italiana di Oceanologia e Limnologia (Isola di Vulcano, 18-21 Settembre 1996), Vol. 1- Genova: A.I.O.L., Piccazzo M. (ed.): 265-274.*
- Perga M.E. and D. Gerdeaux. 2006. Seasonal variability in the  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the zooplankton taxa in two alpine lakes. *Acta Oecol.*, 30. 69-77
- Popp BN, Laws EA, Bidigare RR, Dore JE, Hanson KL, & Wakeham SG. 1998. Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochim. Cosmochim. Acta*: 62: 66-77.
- Visconti A., P. Volta, A. Fadda, A. Di Guardo & M. Manca. 2013. Seasonality, littoral vs. pelagic carbon sources and stepwise  $^{15}\text{N}$ -enrichment of pelagic food web in a deep subalpine lake: the role of planktivorous fish. *CJFAS*: submitted.
- Woodland R. J., Rodríguez M.A., Magnan P., Glémet H. & Cabana G. 2012. Incorporating temporally dynamic baselines in isotopic mixing models. *Ecology*, 93, 131–144.