



Facultad de Ciencias
Universidad de la República



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**EVALUACIÓN DE PREDICCIONES
ALTERNATIVAS SOBRE EL EFECTO
DE LA DIVERSIDAD EN LA
ESTRUCTURA TRÓFICA**

Marcelo Canteiro

Orientador: Dr. Matias Arim

Departamento de Ecología y Evolución

Tribunal

Matias Arim

Daniel Hernández

Andrés Canavero

Mayo 2011

Indice

- Resumen _____ 1
- Introducción _____ 2
- Materiales y metodos _____ 6
- Resultados _____ 7
- Discusión _____ 13
- Agradecimientos _____ 14
- Bibliografía _____ 15

Resumen

Las redes tróficas tienen un papel central en la teoría ecológica, relacionándose con patrones a diversos niveles de organización. La estructura de las comunidades y ecosistemas está determinada en gran parte por los patrones de interacciones tróficas. Dentro de este marco existen dos grandes abordajes teóricos a la eventual conexión entre la riqueza de especies y la estructura trófica de las comunidades, uno, basado en la teoría de nicho y el otro en teoría de redes tróficas. La teoría de nicho plantea que al aumentar el número de especies en una comunidad o gremio disminuiría la amplitud promedio de los nichos de las especies. Por otro lado la teoría de redes tróficas se ha enfocado en el número total de conexiones y en las conexiones promedio por especie, al aumentar la riqueza de especies en la comunidad. En este contexto se planteó la Ley de escalamiento especies-conexiones donde las especies presentarían siempre el mismo número medio de conexiones y la hipótesis de conectividad constante donde las conexiones de cada especie serían proporcionales a la riqueza de especies en la comunidad. Es notable que ambos abordajes, con un elevado desarrollo teórico y observaciones empíricas que los respaldan, hagan predicciones contrapuestas sobre el efecto de la riqueza en la estructura de la red. Mientras que la teoría de nicho predice una reducción en la amplitud de nicho y así en el número de conexiones tróficas, la teoría de redes predice un valor constante de conexiones o un aumento sistemático. El único intento previo por realizar contrastes empíricos independientes y simultáneos de las distintas predicciones no fue concluyente, esencialmente debido a la combinación de información de comunidades muy diferentes. El objetivo de este trabajo es contraponer las predicciones planteadas, trabajando en un sistema de charcos temporales. Esta meta-comunidad presenta un mismo pool de especies y se conoce el tamaño de cada sistema, lo cual nos da una medida Proxy de los recursos disponibles. Al encontrarse las comunidades locales en una misma región están expuestas a las mismas perturbaciones y son eventualmente accesibles por todas las especies del pool regional, debido a esto, este tipo de sistema sortean a priori las limitaciones involucradas en la puesta a prueba de dichas predicciones. En este trabajo se observaron patrones empíricos congruentes con las tres teorías disponibles, por lo cual se plantea la necesidad de avance hacia una teoría unificada en redes tróficas.

Introducción

Las redes tróficas tienen un papel central en la teoría ecológica, relacionándose con patrones a diversos niveles de organización. La estructura de las comunidades y ecosistemas está determinada en gran parte por los patrones de interacciones tróficas. Estas interacciones dan cuenta de la coexistencia y composición de especies, acumulación de biomasa y flujos de materia y energía. A su vez, la dinámica de una población es el resultado de la trama trófica en la cual están insertos los organismos que la integran (ver Arim et al. 2007).

El abordaje tradicional de la teoría de redes (Odum 1953, MacArthur 1955 y Elton 1958) planteaba que la diversidad de especies, específicamente la riqueza, afectaba positivamente la estabilidad de las comunidades. Esto se fundamentó basándose en sistemas simples con pocas especies, donde las invasiones serían frecuentes, pero no se comprobó que sistemas más diversos fueran más estables. Esta visión fue puesta en duda cuando Robert May demostró matemáticamente que los sistemas más complejos podían ser menos estables (May 1971). May, demostró que en sistemas de especies ensamblados al azar, con fuerzas de interacción también aleatorias, la relación entre la fuerza de interacción, conectividad y riqueza debía ser constante (May 1971). Este resultado puso el foco en la detección de aquellos atributos y procesos que permiten a las comunidades ser diversas y estables.

Existen dos grandes abordajes teóricos al estudio de los mecanismos involucrados en la estructuración trófica de las comunidades asociada a variaciones en la riqueza de especies. Uno, basado en la teoría de nicho clásica (MacArthur & Levins, 1967) y el otro en la teoría de redes tróficas (e.g. Cohen et al., 1990; Martinez, 1992). Ambos marcos teóricos realizan predicciones contrapuestas, las cuales al ser contrastadas con nuevas bases de datos, independientes a las utilizadas para generar las teorías, no han sido capaces de realizar predicciones que describan de buena manera los patrones naturales (ver Winemiller et al., 2001). A continuación se presentarán y explicarán ambos marcos teóricos y la incongruencia en sus predicciones.

En lo que refiere a la teoría de nicho clásica, MacArthur & Levins (1967), propusieron el modelo de empaquetamiento de especies, el cual plantea que al aumentar el número de especies en una comunidad o gremio, debería disminuir la amplitud promedio de los nichos de las especies presentes:

$$S = \frac{R}{(B(1 + \alpha S'))}$$

donde S es el número de especies, R el número de recursos, B la amplitud del nicho, S' el número de especies competidoras y α la sobreposición de nicho promedio. La amplitud de nicho refiere al número de categorías de recursos usados por una población o especie, ponderado por la frecuencia de uso de cada categoría. Esta se puede estimar a través de índices como el de Levins (1968):

$B = \frac{1}{\sum} (pi^2)$. Donde “pi” es la frecuencia relativa con que una especie cualquiera “p” utiliza los recursos “i”, esta toma en cuenta el consumo del organismo, pero no la disponibilidad del recurso. En resumen esta teoría predice una disminución en la amplitud de nicho, y por tanto en el número de conexiones tróficas por especies, al aumentar la riqueza de especies.

La teoría de redes tróficas intenta por su lado dar cuenta de las variaciones en el número total de conexiones y en el número promedio de conexiones presentado por cada especie, al aumentar la riqueza de especies en la comunidad. Dentro de este marco, en los años 80 Cohen et al. (1990) plantean la Ley de escalamiento especies-conexiones. Esta plantea que el número total de conexiones de un sistema va a aumentar conforme aumente la riqueza específica, con una pendiente próxima a uno. Esto ocurriría debido a que asumen, a partir de datos empíricos, que el número promedio de conexiones por especie es independiente del tamaño de la red trófica y específicamente próximo a dos unidades. Para lo planteado por esta teoría esperamos que la amplitud promedio de nicho sea constante al asociarla con la riqueza de especies.

Por otro lado Martínez (1992) propuso la hipótesis de conectividad constante, la cual se basa en asumir que la conectividad del sistema es constante y el número de conexiones aumenta con una pendiente igual a dos. La asunción de conectividad constante del sistema, es debido a que cada organismo tendría una proporción constante de conexiones tanto con sus presas como con sus depredadores. De esta forma, al aumentar la riqueza del sistema estas conexiones van a aumentar por haber mayor disponibilidad de presas y mayor presencia de depredadores. Si la conectividad, C, ($L/S^2 = C$, donde L es el número de conexiones que presentan los depredadores) es constante, el número medio de conexiones por especie deberá aumentar con la riqueza con una pendiente igual a la conectividad. Martínez (1992) analizó un gran número de redes tróficas, encontrando un valor de pendiente de 1.54. Este valor no concuerda con el predicho por él mismo en este trabajo al describir la hipótesis de conectividad constante, en el cual el valor de la pendiente es dos. A su vez tampoco

concuera con lo predicho por la ley de escalamiento de conexiones-riqueza de especies donde el valor de la pendiente es uno. Martínez fundamento que la discrepancia de estos valores se debía a la baja calidad de muchas de las redes utilizadas. Posteriormente, Brose et al. (2004), tratan de dar cuenta de esta discrepancia incorporando la relación especie-área ($S=C*A$) y como afecta esto la probabilidad de coexistencia entre el depredador y sus presas. Este análisis logra una mejor congruencia con los patrones empíricos, a la vez que continua prediciendo una relación positiva entre la densidad de conexiones por especie y la riqueza del sistema. Para la hipótesis de conectividad constante esperamos que la amplitud promedio de nicho aumente al asociarla con la riqueza de especies

Es notable que ambos abordajes, con un elevado desarrollo teórico e incluso con observaciones empíricas que los respaldan, estarían haciendo predicciones contrapuestas sobre el efecto de la riqueza en la estructura trófica de la comunidad. Mientras que la teoría de nicho predice una reducción en la amplitud de nicho y así en el número de conexiones tróficas, la teoría de redes predice un valor constante de conexiones o un aumento sistemático. Esta incongruencia fue lúcidamente identificada por Winemiller et al. (2001). Estos autores plantean la importancia de la evaluación crítica de las predicciones desprendidas de las teorías disponibles, con datos no utilizados para generarlas. En cuatro sistemas, no encontraron una asociación significativa entre la amplitud de nicho y la riqueza de especies, lo cual no concuerda con ninguna de las predicciones planteadas. Uno de los sistemas se corresponde con el modelo de empaquetamiento de especies y otro con la hipótesis de conexiones constantes. El número medio de conexiones nunca fue congruente con la ley de escalamiento de especies (2 conexiones). Esta incongruencia podría deberse a que las teorías son constructos que no se aplican a los sistemas naturales o a que el abordaje en el contraste empírico no fue apropiado. En este último sentido diversas fuentes de variación en los datos fueron invocadas como determinantes de los bajos éxitos predictivos de las teorías. Específicamente, diferencias en la composición específica, en las historias ecológicas y evolutivas y variaciones en las técnicas de muestreo. En cualquier caso, este estudio evidenció la fragilidad de las teorías existentes al ser evaluadas en sistemas naturales independientes.

El estudio de redes tróficas en sistemas de charcos temporales, ayuda a sortear muchas de las limitaciones previamente involucradas en la puesta a prueba de las predicciones discutidas. En la región de Barra Grande en Rocha, se realiza un monitoreo de un conjunto de charcos temporales con un importante gradiente de áreas y riqueza de especies (Laufer et al. 2009). Estos charcos fueron muestreados por el mismo equipo de investigadores y con las mismas técnicas. Esta meta-comunidad presenta un mismo pool potencial de especies y se conoce el tamaño de cada sistema, lo cual nos da una medida Proxy de los recursos disponibles. Al encontrarse las comunidades locales en una misma región están expuestas a las mismas perturbaciones y son eventualmente accesibles

por todas las especies del pool regional. Estas características hacen que los charcos sean un modelo ideal para evaluar las predicciones contrapuestas de la teoría de redes tróficas y teoría de nicho superando las limitaciones de estudios anteriores. Este trabajo apunta al contraste de las predicciones claves de las teorías planteadas en un sistema modelo para este fin.

Hipótesis - Nicho

A medida que aumenta el tamaño del sistema, aumenta la riqueza de especies y la cantidad total de recursos disponibles. El aumento en la riqueza de competidores implica más interacciones antagónicas entre especies. Esto genera una compresión de sus nichos como forma de disminuir la intensidad de las interacciones. Congruentemente, la reducción en la amplitud de nicho determina una disminución en la densidad de conexiones.

Hipótesis - Densidad Constante de Conexiones

Las especies presentan en promedio un número fijo de interacciones tróficas independiente de la riqueza del sistema. Consecuentemente, al aumentar la riqueza específica la densidad de conexiones se mantiene constante.

Hipótesis - Conectividad Constante

Las especies tienen una proporción constante de conexiones tróficas con el total de presas y depredadores de la comunidad. Al aumentar la riqueza de especies la densidad de conexiones aumenta manteniendo constante la conectividad del sistema.

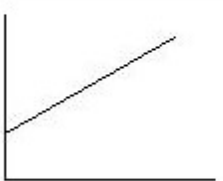

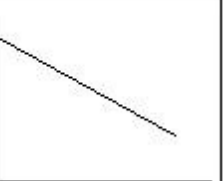
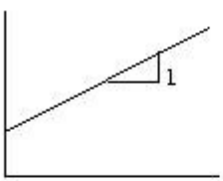
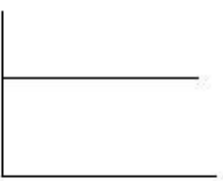

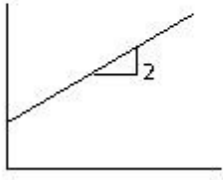
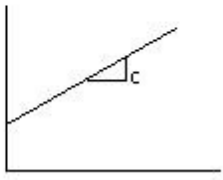
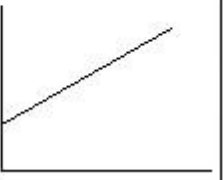
	log L vs log S	L/S vs S	Amp./S vs S
Teoría de nicho clásica			
Ley de escalamiento especies-conexiones			
Hipótesis de conectividad constante			

Figura 1. Esquema explicativo de las tres predicciones a evaluar, donde c representa la conectividad. En todos los ejes la riqueza de especies es expresada en el eje x. La variable del eje y es presentada al comienzo de cada columna.

Materiales y Métodos

En la región de Barra Grande, Rocha, Uruguay, se realiza un monitoreo en un sistema de charcos temporales ubicados en praderas. Los charcos consisten en depresiones del suelo con una profundidad que no supera los 30 cm y un área muy variable. Durante el otoño y el invierno estos charcos suelen tener mucha agua por el aporte de lluvias y llegada la primavera los charcos se secan debido a una mayor temperatura. En estos encontramos una importante diversidad de organismos tanto vertebrados (peces y anuros), macrófitas, como invertebrados. Estos presentan diferentes adaptaciones a este particular régimen hidrológico.

Para este estudio se utilizaron muestras de peces de 13 de los charcos monitoreados. En el invierno del 2006, se tomaron medidas de profundidad, largo (l) y ancho (a) de cada charco, estimando con estas el área ($\frac{4}{3} \cdot \pi \frac{a}{2} \cdot \frac{l}{2}$) y volumen del mismo. Los peces fueron colectados con una red de mano (15 x 20 cm, 1 mm de malla). Luego de capturados fueron sometidos eutanasia, con una dosis letal de 2-fenoxietanol e inmediatamente fijados en solución de formol al 4%. Los individuos fueron clasificados a nivel específico en laboratorio. Para cada charco se estimó la

riqueza de especies de peces y la abundancia de cada una de estas. Posteriormente los especímenes fueron disecados y su contenido estomacal removido y extendido sobre un portaobjetos, identificándose los ítems presa bajo microscopio estereoscópico.

A partir de la información de dieta se estimó el número total de individuos presa presentes en cada charco, el número de conexiones que presentan los depredadores (L), el número de conexiones promedio por especie de todos los depredadores (L/S), las amplitudes de cada depredador (B) y la amplitud promedio en la dieta de los peces de cada charco.

La relación entre el número medio de conexiones por especie (L/S) y la riqueza del sistema (S) se analizaron con regresiones lineales (Sokal & Rohlf 1995). Se relacionó el número de conexiones promedio por especie de todos los depredadores (L/S) con las conexiones de cada depredador (L). También se relacionaron estas dos variables en función de la riqueza y la abundancia de depredadores (N). Esto permitió explorar el efecto de la variación en riqueza y abundancia de depredadores sobre el total de conexiones por depredador y las conexiones promedios de cada especie de depredador. También se evaluó con regresiones lineales la asociación entre la riqueza y la abundancia del sistema, así como la asociación entre la amplitud promedio en la dieta de los peces de cada charco y la amplitud de nicho de cada especie, con la riqueza y abundancia de depredadores.

Resultados

La riqueza de depredadores se asoció significativamente con la abundancia total de individuos (Fig. 2). Congruentemente con lo predicho por la teoría de Nicho Clásica y contrariamente con lo planteado por las teorías de redes tróficas, la amplitud promedio del sistema disminuye de manera significativa a medida que aumenta tanto la abundancia como la riqueza del mismo (Figs. 3 y 4).

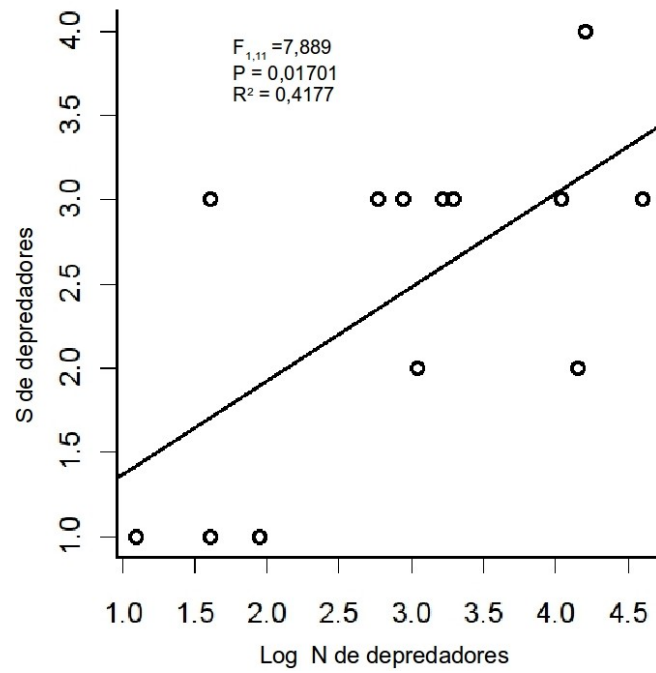


Figura 2. Relación entre riqueza y abundancia de depredadores.

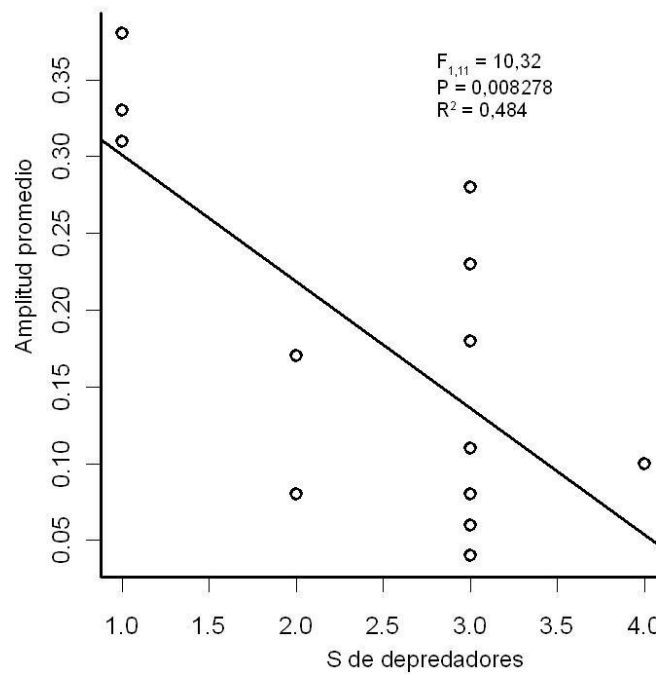


Figura 3. Efecto de la riqueza de depredadores en la amplitud promedio del sistema.

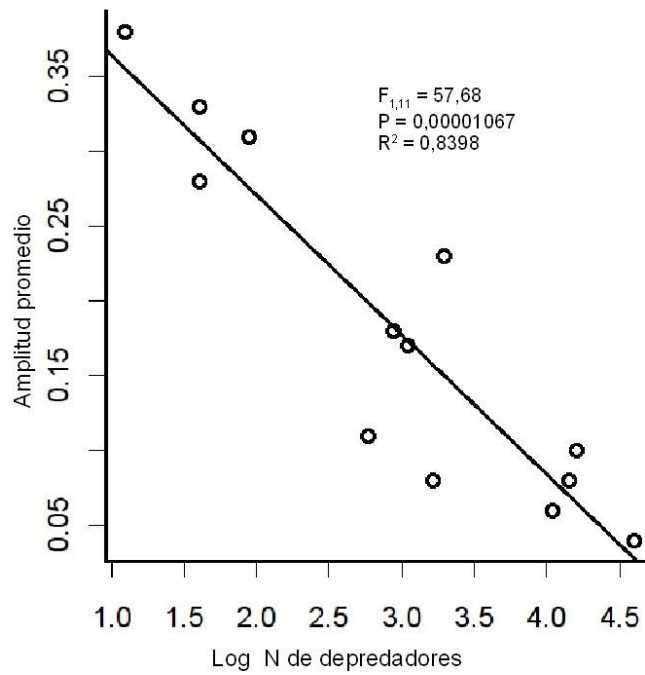


Figura 4. Efecto del número de depredadores en la amplitud promedio del sistema.

En cuanto al número total de conexiones que presentan los depredadores, estas aumentaron de manera significativa, a medida que se incrementa tanto la riqueza como la abundancia de peces (Figs. 5 y 6). El incremento del número total de conexiones relacionado con la riqueza de peces lo encontramos relacionado a una pendiente de 0,86 (0,52 – 1.20). Por otra parte el número de conexiones promedio por depredador no se relacionó de manera significativa con la abundancia, con la riqueza de depredadores o el número total de conexiones (Figs. 7, 8 y 9). A nivel de cada especie de depredador, la amplitud de nicho solo aumentó significativamente con la riqueza para *A. cheradophilus* (Fig. 10).

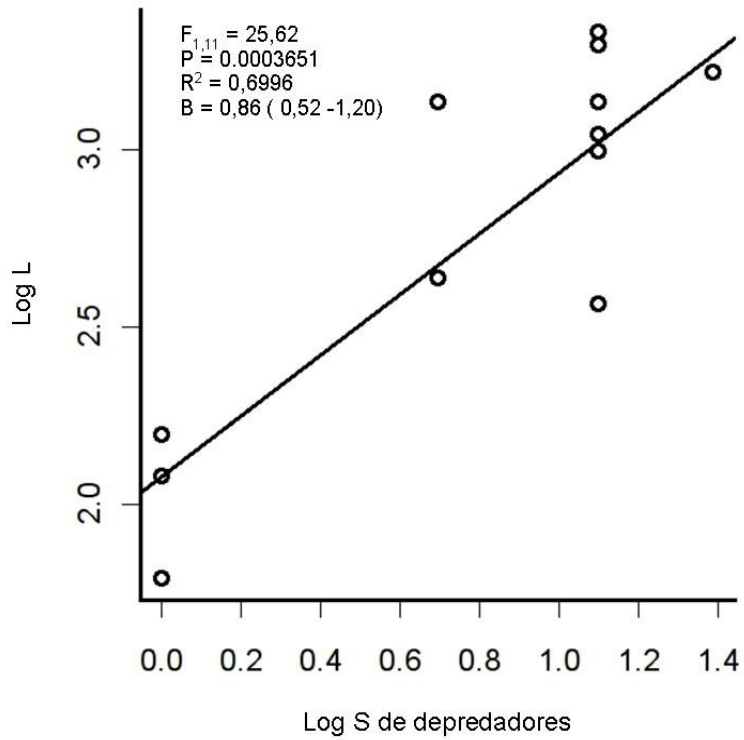


Figura 5. Número total de conexiones en función de la riqueza de depredadores.

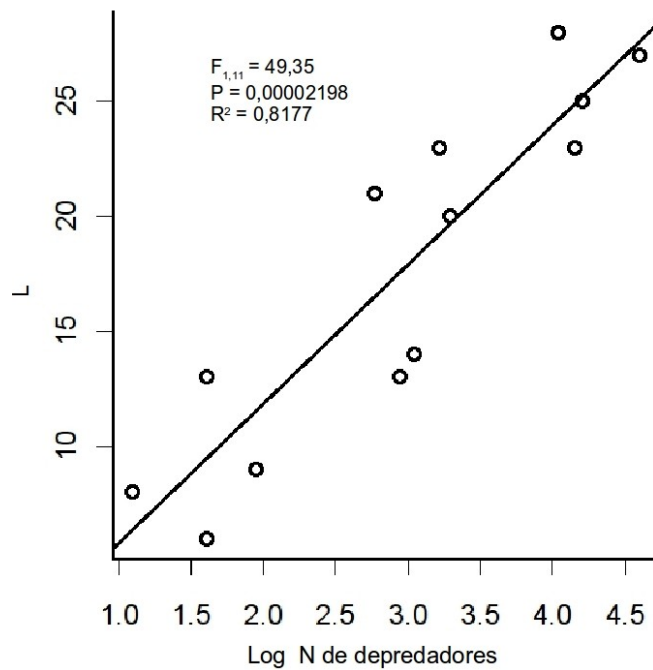


Figura 6. Asociación entre el número total de conexiones y abundancia de depredadores.

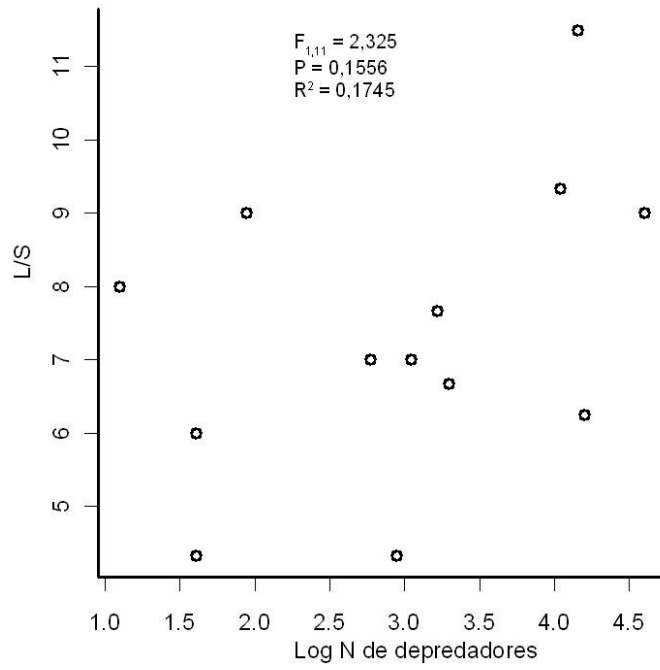


Figura 7. Asociación entre el número de conexiones promedio por depredador y la abundancia de depredadores del sistema.

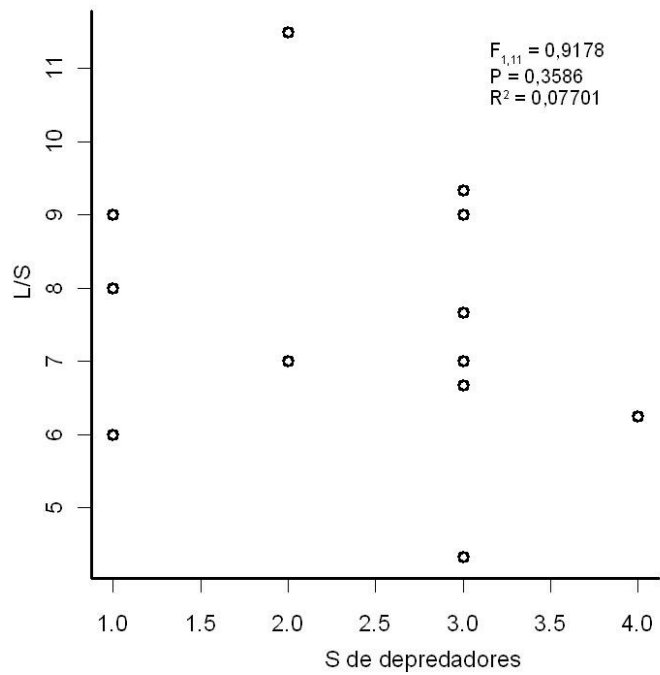


Figura 8. Asociación entre el número de conexiones promedio por depredador y la riqueza de depredadores del sistema.

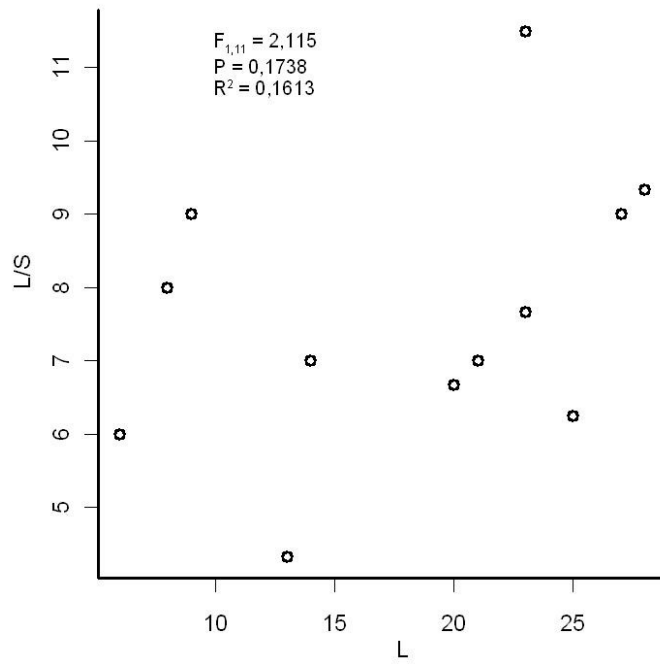


Figura 9. Asociación entre el número de conexiones promedio por depredador y el número de conexiones totales.

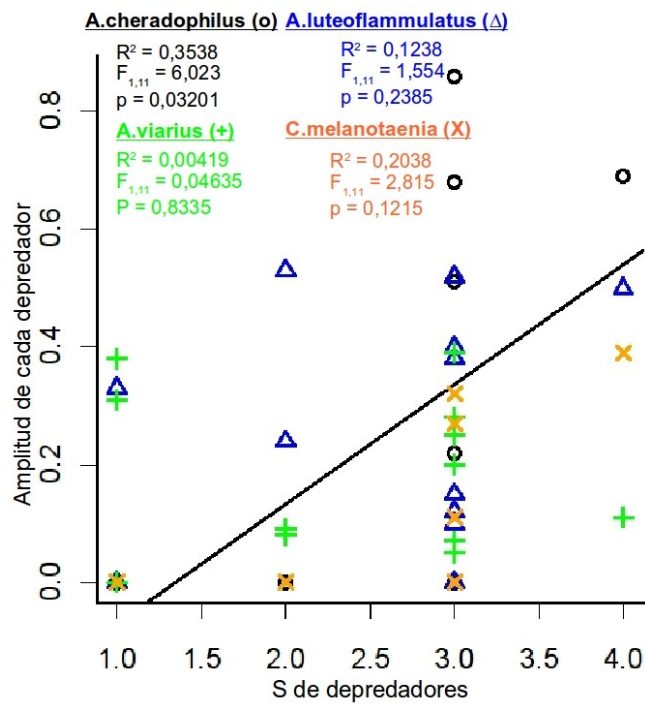


Figura 10. Relación entre la amplitud promedio en la dieta de cada depredador y la riqueza de depredadores del sistema.

Discusión

Se pusieron a prueba tres hipótesis fundamentales en ecología pero con predicciones contrapuestas sobre la relación entre diversidad y estructura de las comunidades (Winemiller et al. 2001). Notablemente, patrones empíricos que podrían considerarse como congruentes con distintos aspectos de cada una de estas teorías fueron encontrados en nuestro sistema de estudio, dependiendo de las variables consideradas. De acuerdo a la predicción de la teoría de nicho clásica, la riqueza y abundancia de depredadores se asoció con una disminución en la amplitud promedio de sus nichos (Fig. 3 y 4) y con un aumento en el número total de conexiones (Figs. 5 y 6). Esta teoría también implicaría que la amplitud de nicho se asocie directamente con el número promedio de conexiones (MacArthur & Levins, 1967). Contrariamente, no se detectaron tendencias en el número medio de conexiones con la abundancia o riqueza de depredadores (Figs. 7 y 8). Esta ausencia de tendencias sistemáticas es congruente con lo propuesto por la “Ley de escalamiento especies-conexiones” (Cohen et al. 1990). No obstante, el valor promedio de conexiones es sensiblemente mayor al propuesto originalmente. Esto se le puede atribuir a la baja calidad de las redes utilizadas al momento de desarrollar la teoría, a que no se tomaron en cuenta variables importantes como los recursos disponibles en el sistema y las diferencias en la biología de los organismos utilizados (Winemiller et al. 2001).

Congruentemente, con ambas teorías basadas en redes tróficas el número total de conexiones aumentó con la riqueza de especies (Fig. 5). Sin embargo la “Ley de escalamiento especies-conexiones” predice un aumento con una pendiente próxima a 1 y la hipótesis de conectividad constante lo predice con una pendiente de 2. En nuestro sistema encontramos una pendiente de 0.86 (0,52 – 1.20) no significativamente distinta de 1 pero si de 2. Este contexto daría soporte a la hipótesis de densidad de conexiones constante pero con valor de conexiones promedio por especie muy superior al originariamente propuesto por Cohen et al. (1990).

Aunque ambas hipótesis predicen un aumento en el número total de conexiones debido al incremento en la riqueza del sistema, lo explican por mecanismos diferentes. Por un lado la “Ley de escalamiento especies-conexiones” plantea que la riqueza del sistema aumenta manteniéndose constante el número de conexiones promedio por especie (Cohen et al. 1990). Mientras que la hipótesis de conectividad constante, propone que al aumentar la riqueza de especies se incrementa el número de conexiones promedio por especie, manteniéndose constante la conectividad (Martinez, 1992; Brose et al., 2004). Esto se corrobora en el sistema de estudio, no detectándose un aumento significativo en las conexiones promedios por especie en relación, tanto con la riqueza, con la abundancia de depredadores, como con el número total de conexiones (Figs. 7, 8 y 9). De acuerdo a lo planteado por la hipótesis de conectividad constante la amplitud de nicho de *A. cheradophilus*

aumentó significativamente con la riqueza de depredadores. No obstante, las amplitudes de las otras tres especies no se asociaron de forma significativa con la riqueza de estos (Fig. 10).

Winemiller et al. (2001) tuvieron la lucidez de identificar el problema de las predicciones contrapuestas, no obstante, la evaluación empírica puede requerir un abordaje un poco más amplio del presentado por estos autores. En este trabajo se identificaron los aspectos congruentes y contrapuestos de las teorías disponibles. Así mismo se realizó una evaluación de estas predicciones en una metacomunidad formada por un pool similar de especies. Esto supera mucha de las limitantes de abordajes previos donde las distintas comunidades evaluadas presentaban distintas composiciones de especies e historias evolutivas. En este contexto, y contrariamente a lo observado por otros autores (Winemiller et al 2001), se observaron patrones empíricos congruentes con las tres teorías disponibles. La necesidad de avance hacia una teoría unificada en redes tróficas es remarcado a partir de estos resultados.

Agradecimientos

A Matias Arim, primero que nada por aceptar ser mi tutor, y hacerlo de muy buena forma, guiándome, enseñándome, soportándome, todo con mucha paciencia, respeto y buena onda. A los compañeros del laboratorio, porque los ratos que compraté o cuando les solicité algún auxilio siempre estuvieron con muy buena onda y disposición. A Daniel Hernández y Andrés Canavero por sus correcciones y sugerencias. A mis amigos y compañeros de facultad, con los que recorrimos este camino juntos, siempre tirandonos para adelante unos a los otros, siendo un apoyo fundamental para poder seguir avanzando. A mis amigos de la vida, por estar siempre, y hasta algunos hoy sin terminar de entender lo que estudio y para que, siempre tiraron su buena onda. A mis padres, mi hermana y su familia, porque desde un principio disfrutaron esto junto a mi, aprendieron, preguntaron, y escucharon cosas que capaz ni idea tenían que eran, pero siempre demostraron el mayor interés, apoyandome y respetandome en todas las decisiones que tomé, muchas gracias. A Natalia, mi compañera de vida, por el apoyo, positivismo y por que junto a Ezequiel hacen que todo sea un poco mas fácil y que las cosas tengan otro color.

Esta pasantía fue realizada en el marco del proyecto Fondo Clemente Estable 2007-054

...hace algún tiempo, cuando tenia cerca de nueve años, soñaba con ser un científico loco, con el pelo parado, túnica blanca y haciendo experimentos que explotaran. Hoy, unos años mas tarde y en gran parte gracias a ustedes, creo estar un paso mas cerca de ese sueño...

Bibliografía

- Arim, M., L. Marone & F. M. Jaksic (2007). Redes Tróficas, Capítulo 11 en *Ecología de comunidades*, 2da. Edición (Jaksic F. M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336pp.
- Brose, U., A. Ostling, K. Harrison & N. D. Martinez (2004). Unified spatial scaling of species and their trophic interactions. *Nature* 428: 167-171.
- Cohen, J. E., F. Briand & C. M. Newman. (1990). *Community food web: data and theory*. Springer, London, UK.
- Elton, C.S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Methuen. London, UK.
- Laufer, G., M. Arim, M. Loureiro, J. M. Piñeiro, S. Clavijo & C. Fagúndez (2009). Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, 7(1):77-86, 2009.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: Some theoretical explorations*. Princeton, Nueva Jersey, EEUU. 120 p.
- McArthur, R. H. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of animal stability. *Ecology* 36: 533-536.
- MacArthur, R.H. & R. Levin. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101: 377-385.
- Martinez, N. (1992). Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 140,1208-1218.
- May, R. (2006). Network structure and the biology of populations, Review – *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 394-399.
- Odum, E. P. (1953). *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Sokal R.R. & Rohlf F.J. (1995) *Biometry*. 3rd edn. Freeman and Co., New York, NY.
- Winemiller, K., E. Pianka, L. Vitt & A. Joern (2001). Food Web Laws or Niche Theory? Six Independent Empirical Test. *The American Naturalist*, 158, 193-199.