



**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**“Relación tamaño corporal – área en aves
que utilizan un sistema de charcos
temporales”**

Bach. Luciano Liguori Rechain

Orientador: Dr. Matías Arim

Sección Zoología Vertebrados

Departamento de Ecología y Evolución

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Tribunal: Dr. Diego Lercari & Dr. Alvaro Soutullo

Febrero 2011

Índice

Resumen	3
Introducción.....	4
Hipótesis de trabajo	7
Predicciones.....	7
Objetivos.....	7
Materiales y métodos.....	8
Área de estudio	8
Abordaje metodológico	8
Análisis estadístico	9
Resultados.....	11
Discusión	14
Agradecimientos.....	17
Bibliografía citada	18
Anexo I.....	23

Resumen

El tamaño corporal es un atributo fundamental en la biología de un organismo, determinando rasgos ecológicos, evolutivos y fisiológicos. En estudios ecológicos la masa de un organismo resume características como su área de acción, abundancia, recambio de nutrientes o tasas de ingestión y producción secundaria. A nivel organizmático, el tamaño corporal determina un aumento sistemático en sus demandas energéticas. Para suplir esta demanda los individuos incrementan sus tasas de consumo, aumentando su área de acción, diversidad de presas y fuentes energéticas. Los parches de hábitat más grandes poseen mayor cantidad de recursos permitiendo a organismos de mayor tamaño suplir sus demandas de recursos.

El presente estudio analiza las relaciones entre el tamaño corporal y la riqueza con el área en una comunidad de aves pertenecientes a un sistema de 36 charcos temporales en un rango de áreas de cinco órdenes de magnitud. Se observaron 51 especies de aves con tamaños corporales desde 9,7g hasta 4775g. Mediante regresiones lineales simples, se encontró una asociación positiva entre el tamaño corporal máximo y el área, y la biomasa total y el área. El análisis entre el tamaño corporal mínimo y el área mostró resultados marginalmente significativos y con una baja varianza explicada. La relación riqueza-área resultó en una asociación positiva y el valor de escalamiento entre estas variables fue congruente con la escala del sistema estudiado.

Los resultados refuerzan la hipótesis de que la utilización de parches por las especies depende del balance entre la disponibilidad de recursos determinada por el área del sistema y las demandas energéticas determinadas por el tamaño corporal de los organismos.

Introducción

Las redes tróficas describen los patrones de interacciones tróficas entre los organismos de un ecosistema, siendo claves en la comprensión de su funcionamiento (Post 2002). Desde hace más de 80 años, cuando Charles Elton postulara sus teorías sobre la pirámide alimenticia, se han desarrollado importantes estudios para entender la dinámica de las comunidades y sus relaciones interespecíficas, los procesos ecológicos y la estructura comunitaria (Post 2002). La teoría de redes ha estado en el eje de la teoría ecológica desde sus comienzos (Elton 1927, Lindeman 1942, Hutchinson 1959, Schoener 1989) y en especial en las últimas décadas (Williams & Martinez 2000, de Ruiter *et al.* 2005, Pascual & Dunne 2005, McCann 2007).

Las aves ocupan posiciones altas en las redes tróficas pudiendo jugar un papel central en la estructuración de toda la comunidad (Arim & Jaksic 2005, Arim *et al.* 2007c). Dentro de los ecosistemas acuáticos, como son los charcos temporales, suele considerarse que las posiciones tróficas más altas están ocupadas por peces piscívoros (Lampert & Sommer 2007, Laufer *et al.* 2009). Sin embargo, muchos vertebrados terrestres, especialmente aves, se alimentan en estos charcos (Steinmetz *et al.* 2003), siendo los depredadores tope de cada sistema y conectando las comunidades locales (McCann *et al.* 2005). De esta forma, al ampliar la escala de observación las aves pasarían a ocupar las mayores posiciones tróficas (Steinmetz *et al.* 2003). Los trabajos que analizan la participación de las aves en las redes tróficas de ecosistemas acuáticos tienen resultados dispares. Se han reportado tanto efectos significativos de las aves en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas acuáticas (Steinmetz *et al.* 2003) como la ausencia de cambios detectables (Carrer *et al.* 1999).

La existencia de una asociación entre la riqueza de especies y el área del sistema es un patrón recurrente, considerado por algunos autores como una ley en ecología (Lawton 1999). No obstante, estos cambios en riqueza implican la adición de especies con atributos que las diferencian de las ya presentes en áreas menores. Esto afecta la composición y el funcionamiento de todo el ecosistema. Específicamente uno de los atributos que diferenciaría a las especies incorporadas en distintas regiones de un gradiente de áreas es el tamaño corporal (Brown *et al.* 1993, Marquet & Taper 1998, Arim *et al.* 2010). El tamaño corporal es un atributo fundamental en la biología de un

organismo, determinando rasgos ecológicos, evolutivos y fisiológicos (McNab 2002, Brown *et al.* 2004). En estudios ecológicos la masa de un organismo resume características como su área de acción, abundancia, recambio de nutrientes o tasas de ingestión y producción secundaria (Woodward *et al.* 2005). El tamaño corporal determina una jerarquía en las conexiones tróficas en donde individuos grandes consumen otros más pequeños (Brose *et al.* 2006). Esta jerarquía determina la posición trófica del depredador y eventualmente la dinámica de toda la comunidad (Woodward *et al.* 2005, Brose *et al.* 2006, Arim *et al.* 2007a). Asimismo, los individuos de gran tamaño presentan mayores demandas energéticas, tendiendo a presentar limitaciones energéticas a la posición trófica, mientras que en individuos pequeños dominarían las limitaciones morfológicas (Arim *et al.* 2007a). Por otro lado, depredadores de mayor tamaño tienen acceso a recursos alóctonos, diferentes fuentes de energía dentro de la comunidad, integrando redes locales, incrementando el acceso total a recursos con el tamaño corporal del depredador (McCann *et al.* 2005, Rooney *et al.* 2008, Arim *et al.* 2010). Según el modelo de Brown, Marquet y Taper (BMT), existe un compromiso asociado al tamaño corporal, entre el acceso a recursos y la capacidad para transformarlos en descendencia (Brown *et al.* 1993). Los organismos necesitan obtener recursos del medio para su viabilidad, aumentando sistemáticamente a medida que aumenta su tamaño corporal. Asimismo, la capacidad de traducir la energía obtenida en descendencia se relaciona inversamente con el tamaño corporal. Es así, que del compromiso entre la capacidad de adquirir recursos y traducirlos a descendencia existiría un tamaño corporal óptimo, el cual sería de 100g para mamíferos (Brown *et al.* 1993, Marquet & Taper 1998) y 33g para aves (Maurer 1998).

El tamaño corporal de un organismo determina sus demandas energéticas las cuales dependen alométricamente de la masa (McNab 2002). Esto significa que a medida que aumenta la masa de un individuo, mayores serán sus requerimientos energéticos (Schoener 1968, Woodward *et al.* 2005). Para suplir esta demanda los individuos aumentan su área de acción (McCann *et al.* 2005). Asimismo, es esperable que ecosistemas más grandes posean mayor cantidad de recursos (Schoener 1989) y por tanto permitan la ocurrencia de organismos de mayor tamaño (Marquet & Taper 1998). La relación tamaño corporal (M) – área de acción (A) está descrita por una ecuación alométrica del tipo: $A = c.M^b$ (Marquet & Taper 1998). Según estudios realizados con

mamíferos, el coeficiente de escalamiento (b) estaría cercano a 1.0 (Brown 1995). El mecanismo que participa en este proceso sugiere que, para su supervivencia los organismos toman energía del medio, incrementando la demanda con el tamaño corporal. Como esta energía está distribuida en el espacio, entonces el tamaño corporal también afectará los requerimientos espaciales de los individuos y como tal su densidad por unidad de área. El área que un individuo precisa para su viabilidad afecta el área mínima requerida para la persistencia de toda la especie, dado que afecta su densidad poblacional. Entonces, el área mínima que precisa una especie para un determinado tamaño corporal es directamente proporcional al número mínimo de individuos requeridos para evitar la extinción multiplicado por el tamaño corporal promedio de la especie (Marquet & Taper 1998).

La búsqueda de leyes generales de organización comunitaria ha sido y es aún hoy, uno de los principales desafíos que afrontan los ecólogos de comunidades (Lawton 1999). Se han descrito diferentes patrones de distribución y abundancia de organismos pero estos sólo son viables con algunos taxones en particular (Jaksic & Marone 2007). Con este propósito, el tamaño corporal ha tomado un claro protagonismo, presentando patrones estadísticos de distribución de especies sorprendentemente similares entre comunidades a gran escala espacial (Brown *et al.* 1993, Brown 1995, Marquet *et al.* 1995, Marquet & Taper 1998, Maurer 1998, Gaston & Blackburn 2000). Debido a estos resultados encontrados (e.g. aves y mamíferos de Norteamérica), Brown y Maurer (1989) proponen el enfoque macroecológico para el análisis de ensamblajes continentales de especies y los procesos que los generan (Brown & Maurer 1989). Este enfoque estudia los patrones estadísticos de distribución de las especies, su abundancia y diversidad unificando ecología, macroevolución, fisiología, biogeografía y paleobiología entre otras ciencias naturales (Brown 1995). Uno de los principales desafíos actuales en ecología de comunidades es evaluar estos patrones en ensamblajes de especies locales. En este contexto y con los atributos del tamaño corporal antes presentados, el análisis de la relación tamaño corporal-área presenta particular interés. Estudios anteriores en aves de Inglaterra fueron congruentes con una asociación positiva entre estas variables (Gaston & Blackburn 2000).

El presente estudio analiza la comunidad de aves de un sistema de charcos temporales del departamento de Rocha. Este sistema involucra 36 charcos temporales en

un rango de áreas de cinco órdenes de magnitud, que hacen del mismo un modelo ideal para el análisis del marco teórico presentado. Este importante gradiente permite evaluar el efecto del tamaño del charco en su utilización por parte de las aves y por tanto en su eventual impacto en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas acuáticas.

Hipótesis de trabajo

La demanda energética de un organismo aumenta con su tamaño corporal. La tasa de adquisición de recursos de un organismo en una comunidad, está determinada por el área del sistema, existiendo un área umbral para la viabilidad energética en la utilización del sistema.

Predicciones

- Existe una asociación positiva entre el tamaño del charco y el tamaño de las aves observadas en el mismo.
- Existe una relación positiva entre el área de cada charco y el número de especies de aves observadas en el mismo.
- Para cada especie de ave existe un área umbral por debajo de la cual no hacen uso de estos charcos como recursos.

Objetivos

- Analizar la asociación entre el tamaño del charco y el tamaño corporal de las aves que lo utilizan, en un amplio gradiente de áreas.
- Analizar la relación entre el tamaño de cada charco y la riqueza de especies observadas en el mismo.
- Describir la relación entre el área de charcos utilizados por una especie y su tamaño corporal.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio se ubica en el km 198 de la ruta 9 (Fig. 1), departamento de Rocha, Uruguay (34° 15' S; 53° 58' W). Este sistema pertenece a los Humedales del Este, declarado Reserva de Biósfera por el programa MAB de UNESCO. Se trata de una pradera inundable con leves depresiones en el suelo, situada en la cuenca de la Laguna de Castillos y utilizada con fines ganaderos. Durante otoño e invierno, dichas depresiones se llenan de agua por efecto de las lluvias, dado que los aportes pluviales superan las pérdidas por evaporación y escorrentía (Laufer *et al.* 2009). En dichos charcos se realizan desde 2005 diversos estudios en ecología, monitoreándose la diversidad de productores primarios, invertebrados y vertebrados (e.g. larvas de anfibios y peces) del sistema (Laufer *et al.* 2009, Arim *et al.* 2010). Los charcos tienen un gradiente de área de cinco órdenes de magnitud (desde 1 a 25000 m²) y una profundidad que no sobrepasa los 30 cm.

Abordaje metodológico

Se realizaron tres salidas de campo durante los inviernos de 2008 (dos) y 2009 (una), estación en la cual los charcos están activos. Los muestreos implicaron el relevamiento de riqueza y abundancia de aves presentes en los charcos y hasta dos metros dentro de la pradera. Estos relevamientos consistieron en muestreos de punto de no más de tres minutos por charco. En cada salida, los 36 charcos fueron relevados con esta técnica en tres momentos del día, de 7 a 10 hs., de 11 a 14 hs. y de 15 a 18hs., apuntando a controlar el eventual sesgo en incidencia de las aves por variaciones en sus máximos de actividad (Bibby *et al.* 1998). Se utilizaron binoculares (7x32) y la guía para la identificación de aves Narosky e Izurieta (2003). Como medida del tamaño corporal de las aves se utilizó la masa promedio por especie obtenida de Dunning (2008). El área de cada charco se estimó asumiendo una forma oval según:

$$(Diámetro\ mayor \div 2) \times (Diámetro\ menor \div 2) \times \pi$$

Análisis estadístico

La asociación entre el área del sistema y la presencia de cada una de las especies de aves se analizó mediante regresiones logísticas (Hosmer & Lemeshow 1989, Neter *et al.* 1996). La presencia o ausencia de la especie se consideró como la variable dependiente y el área del charco la variable independiente. Este análisis permite detectar, en función de su presencia, el valor de área para el cual la probabilidad de encontrar a determinada especie es 0,5. A partir de la ecuación:

$$\text{Exp}(a + b \times x) \div [1 + \text{Exp}(a + b \times x)]$$

El valor de área se calculó como $x = -a \div b$, siendo a el valor del intercepto y b la pendiente de la curva.

Con estos valores de x (una por especie), se buscó la relación con el logaritmo en base 10 del tamaño corporal mediante una regresión lineal simple (Underwood 1997). El logaritmo del tamaño corporal se consideró como la variable independiente.

Para analizar la relación riqueza-área se realizó una regresión lineal simple (Underwood 1997). Dado que esta relación típicamente sigue una relación potencial ($S=cA^z$) se trabajó con las variables logaritmizadas, lo cual linealiza la relación. La relación biomasa total-área también se analizó con una regresión lineal simple (Underwood 1997) y las dos variables se utilizaron logaritmizadas (base 10). La biomasa total de aves de cada charco se calculó como la sumatoria de la masa de cada especie multiplicado por el n° de individuos de cada especie:

$$\sum (\text{Masa específica} \times \text{abundancia})$$

Dado que los muestreos de cada charco fueron realizados como varias sub-muestras a lo largo del día, como estimador de abundancia se utilizó el número máximo de individuos encontrados para cada charco.

Para explorar las relaciones de tamaño corporal-área (máximo y mínimo por charco) también se realizaron regresiones lineales simples (Underwood 1997). La masa máxima de cada charco se estimó como la masa del individuo de la especie de mayor

tamaño encontrado para ese charco, siendo a la inversa para la masa mínima de cada charco. Las dos variables se utilizaron logaritmizadas en base 10.

El área se utilizó como la variable independiente para todas las regresiones. El análisis estadístico se realizó con el software Statistica 6.0 (StatSoft, Inc. 2001).

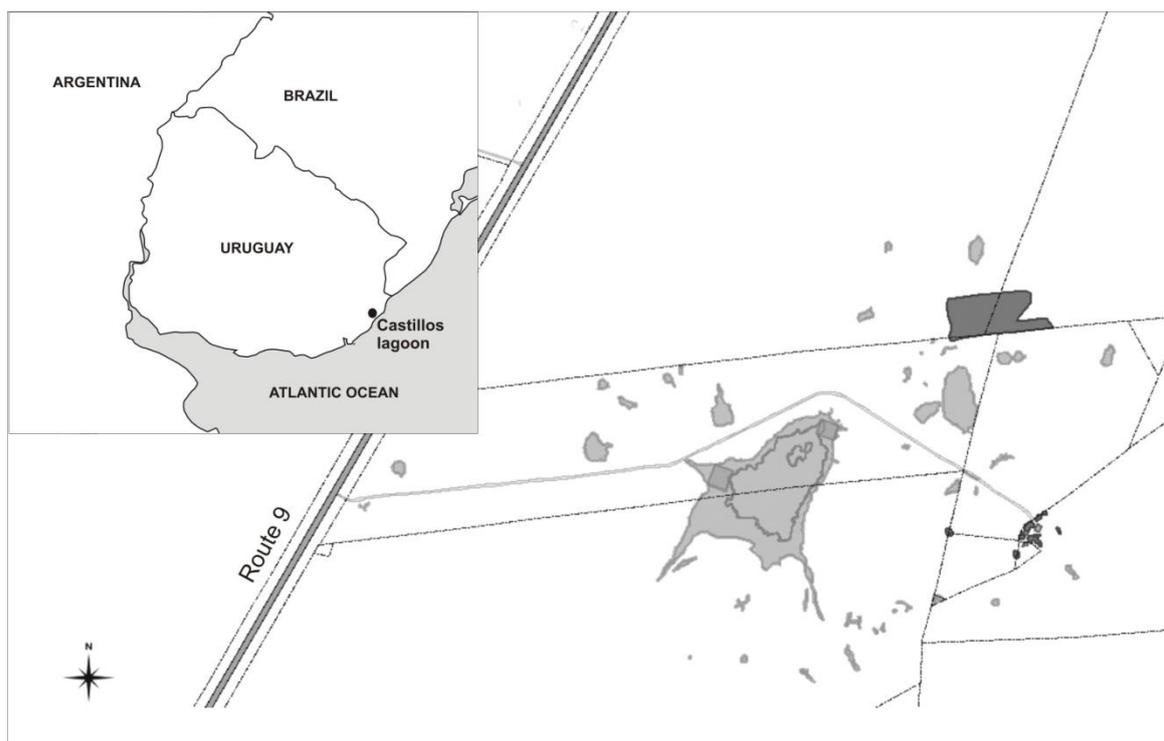


Figura 1. Área de estudio. A la derecha se observa la disposición espacial de los charcos y los diferentes tamaños de área.

Resultados

En el sistema de estudio se identificaron 51 especies, en un rango de tamaños corporales de 4775g a 9,7g (ver Tabla 1, Anexo I). La riqueza y el área presentaron asociación positiva y significativa (Fig. 2), con un valor de escalamiento estimado de 0,73. La biomasa de aves en cada charco también se asoció positiva y significativamente con el área del sistema (Fig. 3). El tamaño corporal máximo observado en cada charco también aumentó significativamente con el área del charco (Fig. 4). Contrariamente, el análisis del tamaño corporal mínimo presentó una tendencia a disminuir con el tamaño del charco aunque esta fue marginalmente significativa con una baja varianza explicada (Fig. 4).

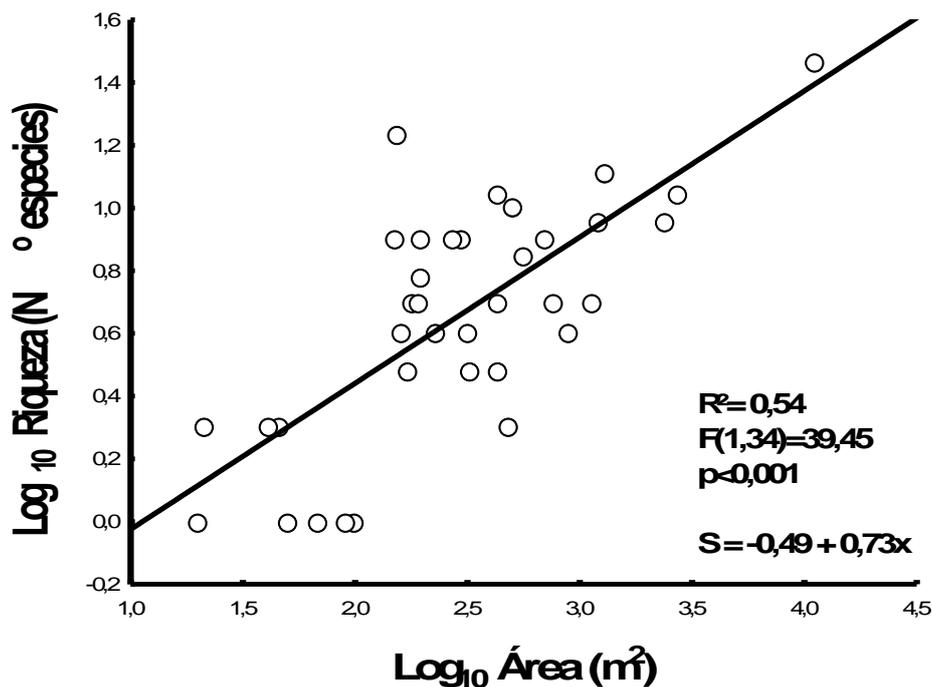


Figura 2. Asociación entre el área del sistema y la riqueza de especies observada.

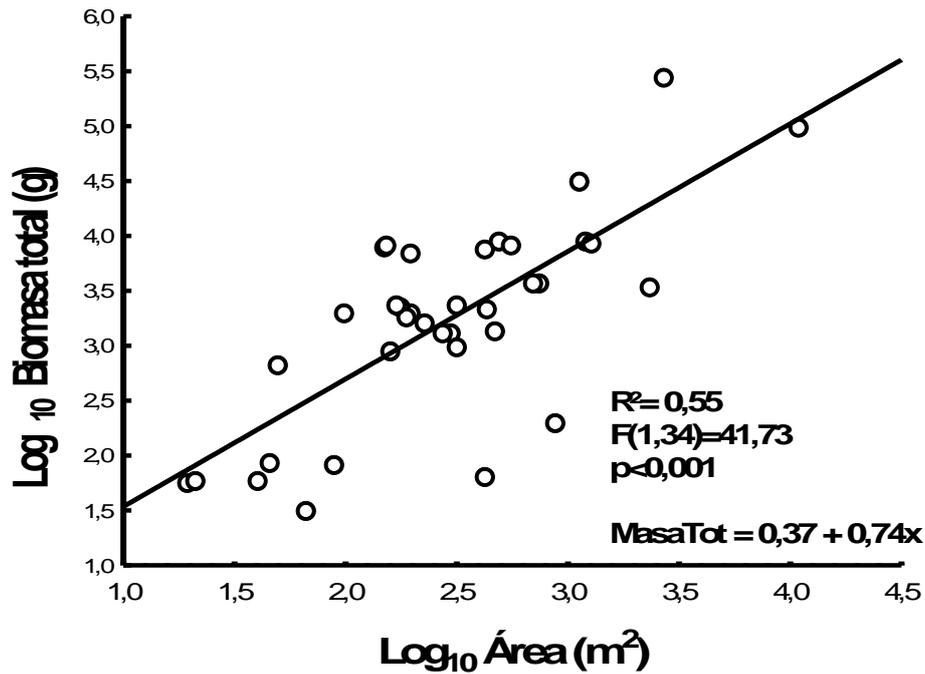


Figura 3. Asociación entre el área del sistema y la biomasa total de aves por charco.

Las regresiones logísticas de presencia/ausencia en relación con el área para todas las especies fueron en su mayoría no significativas (ver Tabla 1, Anexo I). Congruentemente, la relación entre el valor de área para el cual la probabilidad de observación de la especie es 0,5 y la masa de la especie tampoco mostró resultados significativos (ver Figura 5).

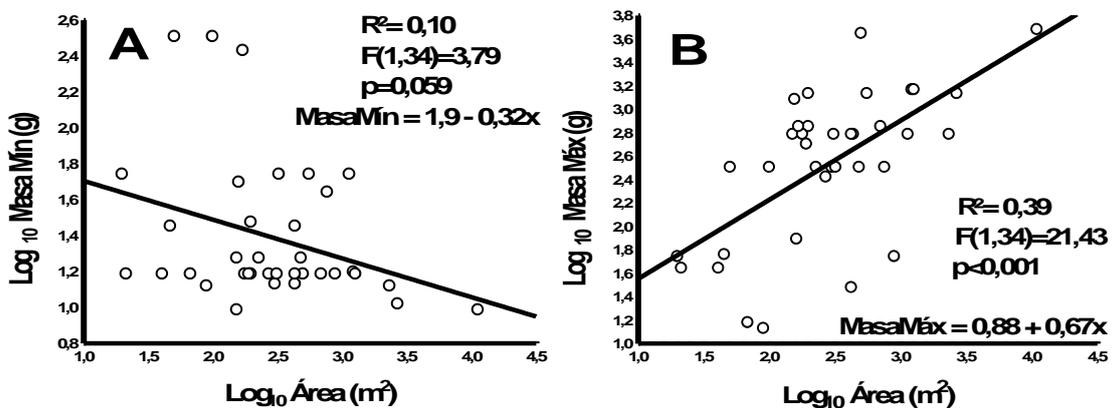


Figura 4. Asociación entre el área del sistema y los tamaños corporales mínimos (A) y máximos (B) observados.

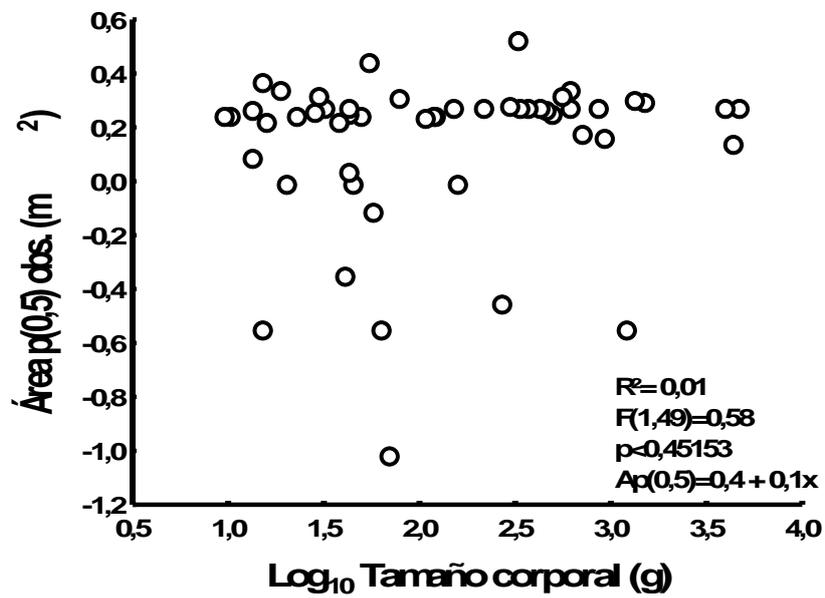


Figura 5. Asociación entre el tamaño corporal de cada especie y el área en la cual la probabilidad de observarlo es 0,5

Discusión

Los resultados de este estudio indican una marcada influencia del área sobre el ensamble de aves que hacen uso de los charcos. La asociación positiva entre la riqueza de aves y el área del sistema es congruente con ser uno de los patrones más antiguos y generales en ecología de comunidades (Mac Arthur & Wilson 1967, Rosenzweig 1995, Gaston & Blackburn 2000). La constante de escalamiento (z) es dependiente del contexto ecológico del estudio y debe ser foco de atención (Gaston & Blackburn 2000). Existen distintos tipos de relaciones en la curva “especie-área” (Rosenzweig 1995), con diferentes valores de z . El valor obtenido en nuestro sistema ($z = 0,73$) es congruente con lo observado en grandes biotas separadas geográficamente y con distinta historia evolutiva o en rango de áreas pequeñas (Hubbell 2001), como el sistema aquí estudiado. Estos escalamientos en los ecosistemas de menor tamaño se deberían a una alta incorporación de especies raras al aumentar el área. Las especies de baja abundancia e incidencia son poco observadas en sistemas pequeños con pocos individuos. La probabilidad de detectar estas especies aumenta notablemente con el número de individuos en la comunidad, el cual es función del área del sistema (Wright 1983, Gotelli & Grave 1996). En este sentido, el aumento en el número de individuos en la comunidad con el área del sistema y el efecto que esto tiene sobre la riqueza de especies explicarían los altos escalamientos en la relación especie-área reportados en nuestro sistema de estudio (Hubbell 2001).

Los tamaños corporales tienen una fuerte asociación con el área del sistema. Dado el aumento en requerimientos energéticos con el tamaño corporal, la obtención de estos recursos típicamente involucra el forrajeo en mayores áreas (McCann *et al.* 2005). Esto sugiere que especies de mayor tamaño precisan charcos de mayor tamaño para suplir la necesidad de alimento (Marquet & Taper 1998; Burness *et al.* 2001). Para los tamaños corporales mínimos por charco, el patrón observado tiene cierta similitud, aunque marginalmente significativa, al propuesto por Marquet & Taper (1998). Según estos autores, la relación negativa encontrada responde a procesos ecológicos y evolutivos donde tamaños corporales menores a un óptimo (e.g. 100g para mamíferos) tendrían menor probabilidad de sobrevivencia a menores áreas (Marquet & Taper 1998). Los organismos de pequeño tamaño, a pesar de ser energéticamente eficientes en la

generación de descendencia, tienen una muy baja eficiencia relativa en la adquisición de recursos (Brown *et al.* 1993, Marquet & Taper 1998, Maurer 1998). Debido a esto requieren mayores áreas para satisfacer sus demandas (Marquet & Taper 1998). Como consecuencia de estos procesos al aumentar el área debería disminuir el tamaño del organismo más pequeño en esta observado (Marquet & Taper 1998, Maurer 1998). En nuestro caso los mecanismos comportamentales (selección de parches) serían particularmente importantes debido a que los organismos que hacen uso de los charcos no están aislados como en el caso de islas.

No se detectó en este estudio una asociación entre la masa y el área umbral por debajo de la cual los organismos no hacen uso de los charcos. Esto podría deberse a que las especies menores al tamaño corporal óptimo presenten un patrón opuesto al de los organismos por encima de este óptimo (Marquet & Taper 1998 y Maurer 1998). Esto podría enmascarar una relación positiva y congruente al patrón de asociación observado entre masa y área del sistema. No obstante, al eliminar del análisis las masas menores a 33g, valor sugerido como óptimo en aves (Maurer 1998), los resultados no cambiaron. Esto es particularmente importante, sugiriendo que las asociaciones entre masa de los individuos y tamaño del sistema no se debe tanto a la existencia de umbrales en la utilización, como a la frecuencia de uso de los parches asociada al tamaño de los organismos. No obstante, es importante destacar que la mayoría de las especies presentaron asociaciones logísticas no significativas (ver Tabla 1, Anexo I). Esto podría estar determinado por un limitado poder estadístico, relacionado con la baja incidencia (Tabla 1, Anexo I) observada en la mayoría de las especies (ver Hosmer & Lemeshow 1989), aunque al considerar sólo aquellas especies con p-valores significativos el análisis tampoco mostró resultados significativos. Es así que, con estos resultados, no podemos deducir la existencia de un área umbral por debajo de la cual los organismos no hagan uso de la misma. Esto podría deberse a que las especies analizadas abarcan todo el rango de áreas o a la necesidad de más réplicas en los muestreos como para obtener resultados significativos.

El estudio de depredadores móviles en sistemas acuáticos tiene un rol central en las redes tróficas de dichos sistemas. Este tipo de depredadores (en este caso las aves) tienen implicancias directas en la dinámica de poblaciones de sus presas y en toda la red, así sea causando sincronía o efectos Top-down. La sincronía en las dinámicas de

distintas poblaciones es producida, entre otros mecanismos, por interacciones depredador-presa involucrando depredadores móviles (Bjornstad *et al.* 1999, Liebhold *et al.* 2004). La existencia de sincronía en las dinámicas es también un tema central en conservación debido a que metapoblaciones sincrónicas serían más propensas a extinciones globales (Earn *et al.* 2000). A su vez, los depredadores móviles afectarían negativamente a los consumidores topos dentro del sistema (e.g. peces, larvas de anfibios), efecto que podría propagarse hacia posiciones inferiores de la red trófica afectando la estructura de toda la comunidad (Lampert & Sommer 2007). Los resultados aquí presentados tienen entonces importantes implicancias de conservación al sugerir que las especies de parches grandes serían más propensas a presentar dinámicas sincrónicas, con el eventual riesgo de extinción global. Al presentar dinámicas desacopladas, los sistemas de menor tamaño serían entonces particularmente importantes como refugios de las especies ante extinciones globales en metacomunidades.

El presente estudio aporta a la comprensión de los cambios en la estructura de las comunidades subyacentes a la relación riqueza-área. Específicamente, se refuerza la hipótesis de que la viabilidad y utilización de parches por las especies depende del balance entre la disponibilidad de recursos determinada por el área del sistema y las demandas energéticas determinadas por el tamaño corporal de los organismos (Marquet & Taper 1998; Arim *et al.* 2010).

Agradecimientos

Este trabajo está dedicado a mis padres que siempre me apoyaron y creyeron en mí, así como mis hermanos, sobrinos y cuñados. Quiero agradecer a mi orientador y amigo Mato, por todas las enseñanzas, las técnicas y las de la vida, esas que no están en los libros. Gracias viejo!! A todos los compañeros de Averaves, por el apoyo, el uso del laboratorio y préstamo de materiales. A Bach. Carla Rivera, Lic. Juan M. Barreneche, Lic. Matias Zarucki y todo el Jolgory-Lab por la buena onda, las salidas compartidas, el préstamo de datos y materiales. A los muchos docentes y compañeros que me brindaron ayuda con este estudio, por mínima que haya sido la contribución, gracias!! A los integrantes del tribunal, Dr. Diego Lercari y Dr. Alvaro Soutullo, así como Dr. Matthias Seaman, Dr. Matías Arim, Lic. Javier Lenzi y Lic. Emanuel Machín por los valiosísimos aportes al manuscrito final. A Mag. Matilde Alfaro por el diseño final de la figura del área de estudio y el apoyo técnico y psicológico durante gran parte del estudio. A todos mis amigos, hermanos de la vida que no los cambio por nada y siempre estuvieron y estarán. Por último, este trabajo existe como tal gracias a la fuerza que me dieron y siguen dando las 2 personas más importantes de mi vida: Matilde y Francisco, gracias por hacer que cada día sea más lindo que el anterior!!!

Muchas gracias a todos!!

Bibliografía citada

- Arim, M., & Jaksic, F.M. 2005. Productivity and food web structure: association between and link richness among top predators. *J Anim Ecol*, **74**, 31-40.
- Arim, M., Bozinovic, F., & Marquet, P.A. 2007a. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, **116**, 1524-1530.
- Arim, M., Marone, L., & Jaksic, F.M. 2007b. Redes tróficas. Capítulo 11 en *Ecología de comunidades*, 2ª de. (Jaksic, F.M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.
- Arim, M., Marquet, P.A., & Jaksic, F.M. 2007c. On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *Am Nat*, **169**, 62-72.
- Arim, M., Abades, S.R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, **119**, 147-153.
- Bibby, C., Jones, M., & Marsden, S. 1998. Bird surveys. Royal Geographic Society, London.
- Bjørnstad, O.N., Ims, R.O., & Lambin, X. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *TRENDS in Ecol Evol*, vol. **14**, n° 11, 427-432.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E. L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L. F., Blanchard, J. L., Brey, T., Carpenter, S. R., Blandenier, M. F. C., Cushing, L., Dawah, H. A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M. E., Martinez, N. D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J. K., Rall, B. C., Rayner, T. S., Reuman, D. C., Ruess, L., Ulrich, W., Williams, R. J., Woodward, G., & Cohen, J. E. 2006. Consumer-resource body size relationships in natural food webs. *Ecology* **87** (10), 2411-2417.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Brown, J. H., & Maurer, B. A. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, vol. **243**, 1145-1149.
- Brown, J. H., Marquet, P. A., & Taper, M. L. 1993. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *Am Nat*, vol. **142**, n° 4.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85** (7), 1771-1789.
- Burness, G. P., Diamond, J., & Flannery, T. 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size. *PNAS*, vol. **98** (25), 14528-14523.
- Carrer, S., & Opitz, S. 1999. Trophic network model of a shallow water area in the northern part of the Lagoon of Venice. *Ecol Model* **124**, 193–219.
- de Ruiter, P.C., Wolters, V., & Moore, J.C. 2005. Dynamic food webs. In *Dynamics Food Webs—Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change* (Eds. de Ruiter, P., Wolters, V., & Moore, J.C.), pp. 3-9. Elsevier, Amsterdam.
- Dunning, J.B. Jr. 2008. Handbook of avian body masses. 2nd ed. CRC Press, Boca Ratón, Florida.
- Earn, D.J.D., Levin, S.A., & Rohani, P. 2000. Coherence and conservation. *Science*, vol. **290**, 1360-1364.
- Elton, C.S. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Gaston, K. J., & Blackburn, T. M. 2000. *Patterns and process in macroecology*. Blackwell Publishing, U.K.
- Gotelli, N. J. & Graves, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- Hosmer, D.W., & Lemeshow, S. 1989. *Applied logistic regression*. John Wiley & Sons, Inc., New York.

- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, New Jersey.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am Nat*, **93**, 145-159.
- Jaksic, F.M., & Marone, L. 2007. Diversidad. Capítulo 8 en *Ecología de comunidades*, 2ª de. (Jaksic, F.M. & L. Marone), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.
- Lampert, W., & Sommer, U. 2007. Limnoecology. Oxford University Press, New York.
- Laufer, G., Arim, M., Loureiro, M., Piñeiro-Guerra, J.M., Clavijo-Baquet, S., & Fagúndez, C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, **7(1)**, 77-86.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* vol **84** (2), 177-192.
- Liebhold, A., Koenig, W.D., & Bjørnstad, O.N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, **35**, 467-490.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**, 399-418.
- Marquet, P. A., & Taper, M. L. 1998. On size and area: Patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evol Ecol* **12**, 127-139.
- Marquet, P. A., Navarrete, S. A., & Castilla, J. C. 1995. Body size, population density and the energetic equivalence rule. *J Anim Ecol*, vol **64** (3), 325-332.
- Maurer, B. A. 1998. The evolution of body size in birds. II. The role of reproductive power. *Evol Ecol*, **12**, 935-944.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- McCann, K.S., Rasmussen, J.B., & Ulanowicz, J. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecol Lett*, **8**, 513-523.

- McCann, K.S. 2007. Protecting biostructures. *Nature*, **446**, 29.
- McNab, B.K. 2002. *The Physiological Ecology of Vertebrates*. Cornell University Press, New York.
- Narosky, T., & Izurieta, D. 2003. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. 15a ed. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., & Wasserman, W. 1996. *Applied Linear Statistical Models*. 4th ed. McGraw-Hill, New York.
- Pascual, M., & Dunne, J. 2005. From small to large ecological networks in a dynamic world. In *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (Eds. Pascual, M., & Dunne, J.). Oxford University Press, New York.
- Post, D.M. 2002. The long and short of food-chain length. *TRENDS in Ecol Evol*, vol. 17 (6), 269-277.
- Rooney, N., McCann, K.S., & Moore, J.C. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecol Lett*, Vol **11**, 8, 867-881.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York.
- Schoener, T.W. 1968. Size of feeding territories among birds. *Ecology*, vol. **49** (1), 123-141.
- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* vol.**70** (6), 1559-1589.
- StatSoft, Inc. 2001. *STATISTICA* (data analysis software system), version 6.
www.statsoft.com
- Steinmetz, J., Kohler, S. L., & Soluk, D. A. 2003. Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. *Ecology*, **84** (5), 1324-1328.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

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

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. 2005. Body size in ecological networks. *TRENDS Ecol Evol*, vol. **20 (7)**, 402-409.

Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**, 496-506.

Anexo I

Tabla 1. Listado de especies de aves observadas durante el presente estudio con su respectiva masa corporal (g) y los resultados de las regresiones logísticas. Se observan para cada especie, el área para la cual la probabilidad de observarla es 0,5 y su p-valor respectivo. Sólo las especies en negrita presentaron resultados significativos.

Especie	Masa corporal (g)	Área con p(obs.)= 0,5 (m²)	Intercepto	Pendiente	p-valor
<i>Cygnus melancoryphus</i>	4775	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Chauna torquata</i>	4400	0,13	5,36	-0,70	0,67
<i>Ciconia maguari</i>	4000	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Harpiprion caerulescens</i>	1500	0,29	15,06	-4,39	0,04
<i>Polyborus plancus</i>	1348	0,29	9,66	-2,88	0,02
<i>Cathartes aura</i>	1220	-0,56	1,55	0,86	0,64
<i>Cathartes burrovianus</i>	935	0,16	4,72	-0,74	0,54
<i>Casmerodius albus</i>	873,5	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Anas georgica</i>	718	0,17	5,36	-0,70	0,67
<i>Plegadis chihi</i>	621,5	0,33	7,05	-2,36	0,02
<i>Anas versicolor</i>	617	0,26	11,65	-3,08	0,06
<i>Phimosus infuscatus</i>	559	0,31	6,47	-2,00	0,03
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	500	0,25	7,19	-1,78	0,11
<i>Syrigma sibilatrix</i>	463	0,26	8,34	-2,17	0,07
<i>Anas flavirostris</i>	434	0,26	11,65	-3,08	0,06
<i>Egretta thula</i>	371	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Larus maculipennis</i>	339	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Vanellus chilensis</i>	327	0,52	3,85	-1,99	0,02
<i>Milvago chimango</i>	296	0,27	3,62	-0,99	0,16
<i>Nothura maculosa</i>	269,5	-0,46	0,86	0,40	0,64
<i>Himantopus mexicanus</i>	218	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Colaptes campestris</i>	158	-0,01	2,74	0,04	0,97
<i>Tringa melanoleuca</i>	153	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Colaptes melanolaimus</i>	121	0,24	6,73	-1,62	0,13
<i>Myiopsitta monachus</i>	120	0,24	11,09	-2,62	0,15
<i>Gallinago paraguaiae</i>	109,5	0,23	6,07	-1,39	0,19

<i>Pseudoleistes virescens</i>	80	0,3	5,88	-1,79	0,04
<i>Turdus rufiventris</i>	69,5	-1,02	0,84	0,86	0,52
<i>Mimus saturninus</i>	63,7	-0,56	1,55	0,86	0,64
<i>Turdus amaurochalinus</i>	57,9	-0,12	1,61	0,19	0,83
<i>Pitangus sulphuratus</i>	55	0,44	6,52	-2,87	0,01
<i>Molothrus bonariensis</i>	50,2	0,24	3,11	-0,74	0,3
<i>Embernagra platensis</i>	45,5	-0,02	3,41	0,06	0,97
<i>Furnarius rufus</i>	43,7	0,03	1,34	-0,04	0,96
<i>Xanthopsar flavus</i>	43	0,24	7,00	-1,71	0,12
<i>Heteroxolmis dominicana</i>	42,8	0,27	8,90	3,78	0,06
<i>Anumbius annumbi</i>	41,5	-0,35	2,17	-0,23	0,77
<i>Paroaria coronata</i>	37,9	0,21	8,55	-1,81	0,28
<i>Phaeoprogne tapera</i>	32	0,27	222,1	-59,5	0,99
<i>Cinclodes fuscus</i>	30	0,31	6,46	-2,00	0,03
<i>Xolmis irupero</i>	28,7	0,25	5,23	-1,31	0,14
<i>Hymenops perspicillatus</i>	22,9	0,24	11,82	-2,84	0,14
<i>Zonotrichia capensis</i>	20,4	-0,02	3,41	0,06	0,97
<i>Anthus sp.</i>	18,9	0,33	4,34	-1,45	0,05
<i>Sicalis luteola</i>	15,9	0,22	4,75	-1,03	0,26
<i>Sicalis flaveola</i>	15,4	-0,56	1,55	0,86	0,64
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	15,3	0,36	1,02	-0,37	0,53
<i>Carduelis magellanica</i>	13,6	0,08	3,58	-0,30	0,81
<i>Lessonia rufa</i>	13,4	0,26	8,58	-2,26	0,06
<i>Troglodytes aedon</i>	10,4	0,24	11,82	-2,84	0,14
<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	9,7	0,24	8,35	-2,01	0,13

Tabla 2. Atributos de los charcos. Se observan los valores de área, el tamaño corporal máximo y mínimo encontrado, y la riqueza de especies correspondiente.

Nombre	Área (m²)	Masa máxima (g)	Masa mínima (g)	Riqueza
2	295,5	327	13,6	8
3	886,3	55	15,3	4
5	90	13,4	13,4	1
6	1210	1500	15,9	9
6A	1123,1	621,5	55	5
7	753,1	327	43,7	5
8	562	1348	55	7
9	21,2	43,7	15,3	2
10	2712,9	1348	10,4	11
11	314,5	621,5	15,3	4
12	694,3	718	15,3	8
13	431,6	621,5	28,7	5
14	178,7	621,5	15,3	5
15	2346,5	621,5	13,4	9
16	271,5	269,5	15,3	8
20	160,7	80	50,2	4
21	46	57,9	28,7	2

24	495,3	4400	15,3	10
25	153,1	1220	9,7	17
26	189,7	500	15,3	5
28	475,1	327	18,9	2
29	150,7	621,5	18,9	8
30	194,6	718	15,3	6
32	168,8	718	269,5	3
33	226,4	327	18,9	4
35	19,6	55	55	1
38	67,1	15,3	15,3	1
40	1272,3	1500	15,3	13
41	425,9	621,5	15,3	11
42	318,9	327	55	3
91	40,6	43,7	15,3	2
134	424,1	30	13,6	3
135	194,6	1348	30	8
136	99	327	327	1
137	50	327	327	1
Bañado	11000	4775	9,7	29