



Facultad de Ciencias
Universidad de la República



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

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

*Relación estructura comunitaria, riqueza específica y
heterogeneidad espacial en comunidades vegetales de
charcos temporales*

Bachiller Verónica Pinelli Schmidt

Orientador: Dr. Matías Arim

**Sección Zoología Vertebrados
Departamento de Ecología y Evolución
Facultad de Ciencias
Universidad de la República**

**Tribunal:
Álvar Carranza
Andrés Canavero**

Junio 2011

INDICE

Contenido	Pág.
Resumen.....	3
Introducción.....	4
Patrones: anidamiento y co-ocurrencia negativa.....	5
<i>Anidamiento</i>	5
<i>Co-ocurrencia negativa</i>	6
Diversidad y estructura comunitaria.....	7
Heterogeneidad ambiental.....	7
Hipótesis.....	8
<i>Predicción 1</i>	9
<i>Predicción 2</i>	9
<i>Predicción 3</i>	9
<i>Predicción 4</i>	9
Objetivos.....	9
<i>Objetivo general</i>	9
<i>Objetivos particulares</i>	9
Metodología.....	10
Sistema de estudio.....	10
Muestreo y análisis de datos.....	11
Resultados.....	15
Estructura en las comunidades vegetales locales (charcos).....	15
Asociación estructura-riqueza específica- heterogeneidad ambiental.....	16
<i>Relación riqueza específica-heterogeneidad ambiental</i>	16
<i>Relación estructura- heterogeneidad ambiental</i>	17
<i>Relación estructura- riqueza específica</i>	17
Estructura en la meta-comunidad.....	17
Discusión.....	18
Agradecimientos.....	21
Referencias bibliográficas.....	21
Anexo.....	26

RESUMEN

Un tema central en ecología es la identificación de patrones de estructuración espacial de las especies, los cuales representan uno de los atributos más estudiados de las comunidades y meta-comunidades. El principal foco en este sentido ha estado en el análisis de anidamiento y co-ocurrencia negativa de especies, los cuales reflejarían la acción de procesos ecológicos y evolutivos específicos, capturados en “reglas de ensamble”. La meta de estas reglas de ensamble es encontrar los mecanismos subyacentes a los patrones en comunidades locales, constituidas a partir de un pool regional de especies. A su vez, la heterogeneidad ambiental ha sido señalada como uno de los principales factores determinantes de la riqueza a nivel local. El mecanismo subyacente a esta conexión implicaría un aumento en la segregación espacial de las especies con la heterogeneidad. Congruentemente, se esperaría que al aumentar la heterogeneidad espacial, aumente la segregación negativa o el grado de anidamiento y con esto la riqueza local. A mayor escala, entre comunidades, los gradientes en heterogeneidad implicarían un patrón anidado de especies. Si bien la asociación heterogeneidad-riqueza ha sido frecuentemente reportada, la mediación de un cambio estructural en co-ocurrencia ha sido poco considerada. En este trabajo se analizó la estructura espacial de las comunidades vegetales de 47 charcos temporales, evaluando explícitamente la relación entre riqueza específica, heterogeneidad ambiental y la estructura de co-ocurrencia. La meta-comunidad vegetal mostró un grado de anidamiento significativo a nivel de charcos ($N_{col}=57,4$; $p = 0,022$). No se detectó un grado significativo de estructuración en los patrones de anidamiento en filas (N_{row}), anidamiento general (NODF) y co-ocurrencia negativa (C-score). Se detectaron patrones de anidamiento y co-ocurrencia negativa en algunas comunidades, pero esto estuvo débilmente relacionado con la heterogeneidad espacial de los charcos y con su riqueza ($R^2 \sim 0,09$, $p < 0,05$). Por otro lado el número de especies de cada comunidad estuvo débilmente asociado ($R^2 \sim 0,2$, $p < 0,05$) de manera directa a la heterogeneidad espacial. Los resultados hallados no apoyan de manera sólida la hipótesis que relaciona el grado de estructuración espacial y la biodiversidad de las comunidades con la heterogeneidad de la matriz ambiental en que estas se desarrollan. Probablemente otros factores, como el gradiente de áreas, la complejidad de la trama trófica, los procesos de colonización-extinción local estén jugando un rol más importante en determinar la riqueza local.

INTRODUCCIÓN

La ecología de comunidades ha estado dedicada en gran medida a describir patrones de composición y distribución de especies y a dilucidar los procesos y mecanismos que los causan (Morin 1999). La perspectiva espacial tiene particular interés en tanto afecta directamente nuestra percepción del ambiente (Bloch et al. 2007). Recientemente Bloch y colaboradores (2007) han remarcado la existencia de cinco grandes patrones comunitarios en relación a co-ocurrencia de especies, entre ellos el de “tablero de ajedrez” (Diamond 1975), gradientes Clementsianos, gradientes Gleasonianos, anidamiento (Patterson y Atmar 1986) y distribuciones azarasas (Simberloff 1983). Los mecanismos subyacentes a estos patrones de coexistencia han sido abordados desde varias disciplinas como la biogeografía, ecología y evolución.

Mientras la ecología evolutiva aborda explícitamente la formación del pool regional de especies, mediante procesos de especiación y extinción, los ecólogos de comunidades dedican sus esfuerzos a encontrar reglas de ensamble que predigan cómo las distintas comunidades se forman a partir de ese pool de especies (Weiher y Keddy 1999). La forma en que las especies de un determinado ensamble coexisten en el espacio se expresa en su patrón de distribución, pero los mecanismos ecológicos subyacentes a la coexistencia son variados y comparativamente poco considerados. Un objetivo de las reglas de ensamble es encontrar la vinculación entre los patrones de coexistencia y los procesos que los causan. Para asegurar la universalidad de estas reglas, fin último dentro de este marco teórico, se hacen necesarios la obtención de datos empíricos provenientes de una gama diversa de escenarios contrastantes (Carranza et al. 2010) y el seguimiento de los sistemas de estudio por períodos prolongados de tiempo (Canavero et al. 2009).

Se han propuesto diversas reglas enfatizando la importancia de las interacciones interespecíficas (competencia, mutualismo) en la composición de las comunidades. El modelo de Diamond (1975), fue pionero en establecer reglas de ensamble y aún mantiene vigencia. Si bien Diamond discutía la influencia de factores como la dispersión, la disponibilidad de hábitat y la posibilidad de colonización en la composición de los ensambles de avifauna en los Archipiélagos de Bismark; para él las interacciones competitivas entre las especies eran las principales determinantes del patrón de segregación de especies (Diamond 1975). La significancia, e incluso la existencia de las reglas de ensamble han sido profundamente debatidas (Gotelli y Graves 1996). Sus proponentes

argumentan que procesos tales como la explotación de recursos, las jerarquías competitivas o los efectos de prioridad son importantes determinantes de reglas de ensamble (Gotelli y Graves 1996).

Las principales críticas a estos modelos apuntaron a señalar tautologías y su bajo poder predictivo (Connor y Simberloff 1979). No obstante, este bajo desempeño predictivo se debía al incipiente desarrollo de los modelos nulos, los cuales tenían poca capacidad de detectar patrones (Gotelli 2000). De hecho, un meta-análisis de 96 sistemas con modelos nulos más apropiados, detectó patrones de estructura espacial que diferían significativamente de los esperados por azar (Gotelli y Mc Cabe 2002). La detección de un menor número de combinaciones de especies, mayor cantidad de pares de especies mutuamente excluyentes y menor co-ocurrencia en las matrices reales que lo esperado por azar, fue congruente con reglas de ensamble inicialmente propuestas por Diamond (1975). Por otro lado, Ulrich (2004) demostró que los mismos patrones de estructura hallados por Gotelli y Mc Cabe en 2002 pueden ser encontrados en comunidades generadas por procesos neutrales. Este resultado es particularmente importante porque implica que las co-ocurrencias negativas pueden tener lugar sin la necesidad de invocar diferencias en los atributos de las especies involucradas. Estas diferencias han estado en la base de todas las explicaciones que dan cuenta de estos patrones. A la luz de estos resultados Ulrich (2004) cuestiona que, si bien es importante determinar con precisión la naturaleza de los patrones de estructura espacial, hay que poner el énfasis en los mecanismos que los generan, dado que los patrones no azarosos pueden estar generados tanto por interacciones entre especies, como por procesos neutrales (Ulrich 2004).

Anidamiento y co-ocurrencia negativa

Los patrones de organización espacial más ampliamente reportados en meta-comunidades y comunidades son el anidamiento y la co-ocurrencia negativa de especies. En las últimas décadas el desarrollo de modelos nulos adecuados para evaluar la significancia de las métricas de coexistencia ha sido centro de atención (ver Ulrich y Gotelli 2007 b, Ulrich et al. 2009).

Anidamiento

Una meta-comunidad anidada es aquella en la cual los sitios con menor riqueza específica tienden a estar habitados por subconjuntos de las especies que están presentes en

los sitios más ricos (Atmar y Patterson 1993). Diferentes mecanismos pueden dar cuenta de la existencia de anidamiento entre comunidades. En este sentido se destacan: *i*), diferencias en características ambientales, como el área, el grado de aislamiento y tipo de ambientes, o el anidamiento entre ambientes (Atmar y Patterson 1993, Almeida-Neto et al. 2008); *ii*) diferencias en los atributos de las especies que pueden llegar a una comunidad, como la tolerancia a factores ambientales, los requerimientos de área o su abundancia relativa (Almeida-Neto et al. 2008); *iii*) procesos históricos como la extinción ordenada y la colonización diferencial en función del tamaño del sistema (Patterson y Atmar 1986) y *iv*). Por último, el muestreo pasivo asociado al aumento en el número total de individuos con el área o calidad del sistema (Ulrich y Gotelli 2007a, Almeida-Neto et al. 2008).

Co-ocurrencia negativa

Este patrón sucede cuando ciertas especies tienden a estar segregadas, no ocurriendo en los mismos ambientes, dando lugar a un patrón de distribución espacial con forma de tablero de ajedrez (Diamond 1975). Algunas combinaciones de especies tienden a ocurrir juntas con una frecuencia mayor a la esperada por azar, mientras que otras combinaciones o pares de especies presentan una frecuencia de co-ocurrencia menor a la esperada (combinaciones perdidas). En este caso, procesos históricos de especiación o colonización diferencial, interacciones antagónicas entre las especies y distintos requerimientos de nicho son algunas de las causas que se han propuesto para explicar el patrón de tablero de ajedrez (Gotelli y Graves 1996, Canavero et al. 2009).

Co-ocurrencia negativa y anidamiento han sido planteados inicialmente como patrones de organización espacial excluyentes o alternativos. Sin embargo, ha sido probado que una matriz con co-ocurrencia negativa de especies, puede estar también altamente anidada, dependiendo de los procesos biológicos involucrados (Ulrich y Gotelli 2007a). Una asociación positiva entre estos dos atributos de estructura comunitaria puede tener su origen en el anidamiento interno de grupos de especies que están segregados entre sí o en grupos anidados internamente segregados (Lewinsohn et al. 2006, Ulrich & Gotelli 2007a, Canavero et al. 2009).

Frecuentemente se han reportado diferencias significativas con los modelos nulos para estas métricas, lo cual sugiere que ellas reflejan procesos centrales en la estructura de las comunidades (Gotelli & Mc Cabe 2002, Ulrich et al. 2009). Sin embargo, los procesos biológicos que las causan varían entre ensamblajes y se ha avanzado comparativamente poco en su identificación (Ulrich et al. 2009). En este sentido, a pesar de existir cientos de trabajos

demostrando estructuras de coexistencia no aleatorias, son escasos los trabajos que explícitamente evalúan los mecanismos operando en cada caso (e.g. Canavero et al. 2009).

Diversidad y estructura comunitaria

Recientemente, se ha llamado la atención a la importancia de considerar a las bioestructuras asociadas a la diversidad (McCann 2007). Propiedades tales como la complejidad y la estabilidad de las comunidades están relacionadas con la diversidad y el grado de estructuración que estas presentan (McCann 2000, Bascompte y Jordano 2007). La estructura de una comunidad o ensamble es una propiedad emergente de este nivel de organización biológica, que da cuenta de su grado de complejidad y que está relacionada con muchas de las funciones ecosistémicas.

Tempranamente se demostró que el número de especies por si mismo tiene la capacidad de desestabilizar a los sistemas biológicos (May 1972, 1974). Sin embargo, las comunidades alrededor del mundo han demostrado ser altamente diversas y persistentes. Es por tanto clave comprender qué atributos comunitarios, relacionados con la diversidad, promueven su estabilidad (Arim 2007). Se ha observado una asociación positiva entre la biodiversidad y el grado de estructuración, ya sea en la trama trófica, la estructura espacial y temporal o las asociaciones mutualistas (Canavero et al. 2009, Winmilller et al. 2001). Es probable por tanto que esta estructura confiera estabilidad a las comunidades, permitiéndoles ser más diversas. En ese sentido los factores que han sido identificados como determinantes de la riqueza local podrían estar afectando directamente el grado de estructuración del ensamble (e.g. patrón de coexistencia) y a través de éste a la diversidad.

Heterogeneidad ambiental

Desde el punto de vista teórico, a escala local, algunos factores se han señalado como los más importantes en permitir la persistencia de una alta riqueza específica. Ellos son la existencia de efectos de borde, la condición de no equilibrio, una alta complejidad de la trama trófica, la historia de colonización entre los parches, y la heterogeneidad espacial (Tilman y Pacala 1993). La correlación positiva entre diversidad de especies y heterogeneidad ha sido ampliamente corroborada y documentada en varios taxa (Rosenzweig 1995).

La heterogeneidad espacial puede definirse como la condición o el grado de distribución no homogénea de los recursos y/o factores ambientales (físicos, químicos,

biológicos) en un área dada. Se generan así distintos “micro-ambientes” con condiciones particulares de recursos y factores ambientales. Algunos modelos plantean que, para un área con al menos dos recursos limitantes, no habría límite superior para el número de especies vegetales que pueden coexistir en un hábitat heterogéneo (Tilman y Pacala 1993). De esta forma, la heterogeneidad espacial probablemente permita la coexistencia de mayor número de especies en relación a un ambiente homogéneo. Es fundamental considerar que los distintos abordajes teóricos y empíricos en este sentido, consideran que la heterogeneidad permite a las distintas especies habitar distintas regiones en el espacio. Esto implica que la relación diversidad-heterogeneidad estaría mediada por un aumento en el grado de co-ocurrencia negativa entre especies. Sin embargo, hasta la fecha ningún modelo basado en teoría de nicho logra predecir con éxito la riqueza observada y tampoco ofrecen una forma de cuantificar la heterogeneidad ambiental (Ritchie 2010).

En las últimas décadas se ha avanzado significativamente en la identificación y cuantificación de las estructuras de coexistencia de especies. La heterogeneidad es uno de los principales determinantes locales de la diversidad. Las teorías en este sentido suelen involucrar un aumento de la segregación espacial o temporal de las especies con la heterogeneidad. No obstante, la evaluación explícita de esta predicción ha sido poco considerada hasta el momento (e.g. Briand 1983; Ritchie 2010). Este trabajo busca avanzar en la relación entre la estructura de las comunidades vegetales, su riqueza específica y la heterogeneidad de la matriz ambiental en la que se desarrolla.

Hipótesis

La heterogeneidad ambiental de los charcos temporales determina el grado de estructuración de la comunidad vegetal, así como su riqueza específica.

La heterogeneidad del ambiente implica una distribución no homogénea de recursos limitantes y condiciones ambientales afectando diferencialmente a la viabilidad de las especies vegetales. Al aumentar la heterogeneidad aumenta el número de especies que pueden encontrar condiciones ambientales favorables o menor competencia promoviendo su establecimiento y por tanto la riqueza total.

A nivel metacomunitario, las diferencias en heterogeneidad entre comunidades locales determinan un gradiente en el número de especies que estas pueden sustentar, reflejado en una estructura anidada de diversidad entre charcos.

Predicción 1

Las comunidades con ambientes más heterogéneos presentarán mayor riqueza de especies.

Predicción 2

Las comunidades que se desarrollan en ambientes más heterogéneos presentarán mayor grado de estructuración.

Predicción 3

Las comunidades con mayor riqueza específica presentarán mayor grado de estructuración espacial.

Predicción 4

A nivel metacomunitario existirá un patrón anidado de especies entre charcos.

Objetivos

Objetivo general

Analizar la relación estructura comunitaria – riqueza específica – heterogeneidad ambiental en un sistema de charcos temporales.

Objetivos particulares

Objetivo 1: Estimar el grado de estructuración en anidamiento y co-ocurrencia negativa en las comunidades vegetales de los charcos temporales.

Objetivo 2: Analizar la asociación entre la heterogeneidad física y la riqueza de especies vegetales de los charcos temporales.

Objetivo 3: Analizar la asociación entre la heterogeneidad ambiental y el grado de estructuración espacial de las comunidades vegetales en los patrones de anidamiento y tablero de ajedrez.

Objetivo 4: Analizar la asociación entre el grado de estructuración de las comunidades vegetales y su riqueza específica.

Objetivo 5: Estimar el grado de estructuración en anidamiento y co-ocurrencia negativa en la meta-comunidad de charcos temporales.

METODOLOGÍA

Sistema de estudio

Los Humedales del Este están ubicados en el departamento de Rocha, Uruguay ($34^{\circ} 15' S$, $53^{\circ} 58' W$). Esta región fue declarada Reserva de la Biósfera por el programa MAB de la UNESCO, y presenta una gran diversidad de ecosistemas naturales entre los cuales se encuentra el área de estudio. Esta está ubicada a ambos lados de la ruta 9, a la altura del Km. 198 (fig. 1). El sistema de estudio está conformado por un conjunto de charcos temporales que se forman en leves depresiones de suelos llanos. Esta pradera inundable se sitúa en la cuenca de la Laguna de Castillos y es utilizada para la explotación ganadera. Los charcos que allí se forman se encuentran activos (funcionando como ecosistemas lénticos) durante el otoño e invierno, época en que los aportes pluviales superan las pérdidas por evaporación y escorrentía (Laufer et al. 2009). Al comenzar los días de mayor temperatura y fotoperíodo más largo, en primavera y verano, éstos se secan.

Estos charcos presentan una importante diversidad de organismos con diferentes adaptaciones a este particular régimen hídrico. Desde el año 2005 ha sido monitoreada de manera ininterrumpida la diversidad de productores primarios, invertebrados y vertebrados, así como las características morfológicas de los charcos, constituyéndose así una importante base de datos. Este sistema tiene las siguientes características que lo hacen adecuado como modelo de estudio a nivel de comunidades y ecosistemas: i) presenta un importante gradiente de áreas abarcando cinco órdenes de magnitud (de 1 a 25000 m^2), ii) posee subunidades (charcos) bien delimitadas, con la ventaja de ser fácilmente medibles *in situ*, característica que no es común en otros ambientes (Giller et al. 2004), iii) las variables físicas profundidad y número de montículos de tierra firme determinan gradientes de heterogeneidad fácilmente

cuantificables y iv) las especies que conforman las comunidades vegetales han sido identificadas a bajos niveles taxonómicos (Piñeiro, 2008).

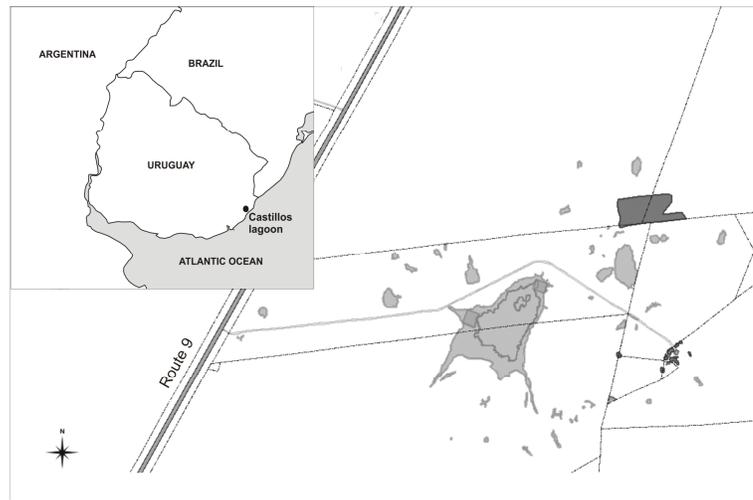


Figura 1. Localización del sistema de estudio. Se observa la disposición espacial de los charcos así como su gradiente de áreas y distintas formas.

Muestreo y análisis de datos

El trabajo de campo se realizó en el marco del proyecto PDT “Efecto de la energía en la estructura trófica de las comunidades” a cargo de Dr. Matías Arim en el mes de Julio de 2007. Se muestrearon 47 charcos. Los charcos fueron georeferenciados mediante un geoposicionador satelital (GPS). Se registraron diámetro mayor, diámetro menor y profundidad como variables físicas en cada charco. A lo largo del diámetro mayor y menor de cada charco se estableció una transecta utilizando cintas métricas; la toma de muestras y datos se realizó siempre a lo largo de éstas. Las estaciones de muestreo, preestablecidas en el protocolo en un total de cinco estaciones por charco, se ubicaron con una distancia sucesiva de entre 2 y 10 metros, quedando equidistantes a lo largo de la longitud total de la transecta. En los casos en que el diámetro mayor no superó los 2 metros, se procedió con una sola estación de muestreo. Cuando el diámetro mayor fue superior a 50 metros, se agregaron estaciones manteniendo una distancia máxima de 10 metros entre muestras.

El muestreo de vegetación se realizó en las estaciones de muestreo del diámetro mayor de cada charco con la ayuda de un cuadrante de 20 x 20 cm. de lado. Dentro del cuadrante, sujeto éste contra el fondo del charco, se cortó con tijera toda la biomasa vegetal por encima del suelo. Los montículos son pequeñas elevaciones del suelo y vegetación que

ocurren dentro del charco, sobresaliendo parte de estos por encima del espejo de agua. En caso de que la estación coincidiera con un montículo en el espejo de agua, el cuadrante se ubicaba al costado inmediato del mismo, paralelo a la transecta. Se cuantificó el número de montículos de tierra firme en el espejo de agua a lo largo de las transectas (número de cortes), como una medida de la heterogeneidad de hábitats de los charcos. Se midió la profundidad en ambos diámetros con una vara calibrada, las mediciones se tomaron a no menos de un metro de distancia sucesiva y a no más de cinco metros, quedando equidistantes entre sí a lo largo de la longitud total de la transecta. La mitad de las medidas de profundidad en el diámetro mayor coincidió con las estaciones de muestreo de vegetación, la otra mitad quedó intercalada con las anteriores.

El procesamiento de las muestras se realizó en Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Se identificaron las especies vegetales con el mayor grado de precisión taxonómica posible, en la mayoría de los casos llegando a nivel de especie, con la ayuda de claves de identificación y bibliografía de referencia (Lombardo 1982, Lombardo 1983, Lombardo 1984, Paz 1997, Hurrell et al. 2004, Zomleffer 1994). La diversidad fue evaluada mediante listas de riqueza de especies (anexo I).

La heterogeneidad ambiental se midió a través de dos parámetros: coeficiente de variación de la profundidad dentro de cada charco y número de montículos. La variación en la profundidad de los cuerpos de agua es una fuente de heterogeneidad ambiental para la comunidad vegetal, en tanto es crucial en determinar la cantidad y calidad de radiación solar que incide sobre la columna de agua, así como el perfil de concentración de O₂ y CO₂ que se encuentran disueltos en esta. Se calculó el coeficiente de variación en profundidad (CV) como $CV = \text{desvío estándar de la profundidad media} / \text{profundidad media}$.

Los montículos fueron considerados como una de las probables principales fuentes de heterogeneidad en el sistema por representar porciones de ecosistemas terrestres insertas en el ecosistema acuático. Esto implica aporte de nutrientes, refugio para la fauna y un aumento en la longitud de la zona de interacción tierra- agua (borde) del charco. Se calculó la densidad de montículos (cortes) como el número de cortes promedio por metro lineal de charco ($\text{cortes} = (\text{cortes diámetro mayor} + \text{cortes diámetro menor}) / (\text{metros de diámetro mayor} + \text{metros de diámetro menor})$).

Para evaluar la estructura interna de cada comunidad-charco se construyó una matriz de presencia (1) – ausencia (0), con las especies vegetales en las filas y los “marcos” (estaciones de muestreo) en las columnas. Para evaluar la estructura de la meta-comunidad

se construyó otra matriz de presencia- ausencia con las especies vegetales en las filas y las comunidades-charcos en las columnas.

Se utilizó el C-score (CS) (Stone y Rogerts 1990) para estimar la co-ocurrencia negativa entre especies. Para un par de especies ij , se define el C-score $_{ij}$ como: $C\text{-score}_{ij} = (R_i - S)(R_j - S)$, donde R_i es el total de la fila i (total de presencias de la especie i), R_j es el total de la fila j , y S es en número de sitios en los cuales ambas especies están presentes. El C-score fue calculado para todos los pares únicos de especies de la matriz y fue promediado, obteniendo así un único valor de C- score por charco, y también un único valor para la meta-comunidad. Un valor alto de C- score indica que más pares de especies están segregadas en sus ocurrencias o alta co-ocurrencia negativa (Ulrich y Gotelli, 2007).

El grado de anidamiento de cada comunidad y de la meta-comunidad fue evaluado utilizando el índice NODF, por: “nestedness metric based on overlap and decreasing fill” (Almeida-Neto et al. 2008). Esta métrica de anidamiento se basa en dos propiedades de la matriz de presencia- ausencia: DF (decreasing fill), “llenado decreciente” y PO “solapamiento pareado o entre pares” (paired overlap). Asumiendo que, para una matriz con m filas y n columnas, la fila i está inmediatamente por encima de la fila j , y la columna l se encuentra a continuación de la columna k hacia la derecha, MT (marginal total) será el total marginal, o sea, la suma de unos de cualquier fila o columna. Para un par de filas i y j , DF_{ij} será igual a 100 si MT_j es menor a MT_i y DF_{ij} será igual a 0 si MT_j es mayor o igual a MT_i . Del mismo modo, para cualquier par de columnas k y l , si MT_l es menor que MT_k , DF_{kl} será igual a 100; si, por el contrario, MT_l es mayor o igual que MT_k , DF_{kl} será igual a 0.

Para columnas, PO_{kl} es el porcentaje de unos de una columna l que están ubicados en la misma posición de la fila que en una columna k . Para filas, PO_{ij} es el porcentaje de unos de la fila j que están ubicados en el mismo lugar (misma columna), en la fila anterior i .

Para cada par de columnas (de izquierda a derecha) y para cada par de filas (de arriba a abajo), se define un grado de anidamiento pareado (N_{pareado}) como sigue:

- si $DF_{\text{pareado}} = 0$, entonces $N_{\text{pareado}} = 0$
- si $DF_{\text{pareado}} = 100$, entonces $N_{\text{pareado}} = PO$

A partir de las $n(n-1)/2$ y $m(m-1)/2$ medidas de anidamiento pareado para n columnas y m filas, se calcula una medida del anidamiento entre todas las columnas, N_{col} , y entre todas las filas, N_{row} , promediando todos los valores pareados de columnas y filas respectivamente.

Finalmente, la medida de anidamiento para toda la matriz está dada por:

$$NODF = \frac{\sum N_{\text{paired}}}{\left[\frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[\frac{m(m-1)}{2} \right]}$$

De acuerdo con esta métrica, una matriz alcanza el grado máximo de anidamiento si posee dos propiedades: solapamiento completo de unos en las columnas de derecha a izquierda y de filas desde abajo hacia arriba, y totales marginales decrecientes entre todos los pares de filas y pares de columnas. Un grado alto y significativo de N_{col} refleja un alto anidamiento en la composición de especies entre sitios, donde las especies presentes en los sitios con menor riqueza son un subconjunto de las especies de los sitios más ricos. N_{row} mide el grado de solapamiento en la distribución de las especies, los sitios ocupados por las especies con distribución menor son un subconjunto de los ocupados por las de distribución más amplia. Se calculó el C-score y NODF de las matrices para evaluar el grado de estructuración en estos patrones a nivel de comunidad y de meta-comunidad.

Se evaluó la significancia de estas medidas mediante el uso de un intervalo de confianza del 95 % generado por el algoritmo de un modelo nulo de tipo FF. Este modelo mantiene fijos los totales de filas y columnas de la matriz original (Connor y Simberloff 1979, Gotelli 2000), pero aleatoriza su estructura interna utilizando una variante del algoritmo “sequential swap” (Manly 1995, Gotelli y Graves 1996, Gotelli y Entsminger 2001). Los modelos de tipo FF han probado ser los menos propensos a error estadístico de tipo I y II (Ulrich y Gotelli 2007a). Su uso, en combinación con el índice C-score es recomendado para el estudio de meta-poblaciones (Gotelli 2000). Se comparó el valor observado con la distribución nula (2000 simulaciones), y con los valores de otras comunidades realizando la transformación z de los estadísticos. Para esto se restó a la distribución de cada métrica su media, y se lo dividió entre su desvío, obteniendo así una distribución centrada (con media igual a 0 y desvío igual a 1). Con esta distribución se estableció el intervalo de confianza, tomando como límite los valores correspondientes a 2 y -2 desvíos estándar.

Para cada charco se obtuvo un valor de anidamiento y de co-ocurrencia negativa estandarizados (ZNODF y ZC-score respectivamente). Así mismo se contó con estimaciones de heterogeneidad (número de cortes y coeficiente de variación en profundidad) y de la riqueza total de especies para cada charco. La relación entre estos tres componentes de las comunidades de charcos, estructura, heterogeneidad y riqueza fue evaluada mediante regresiones lineales, múltiples y no lineales. Se seleccionó el mejor modelo según el criterio de información Akaike, AIC. El análisis de datos se realizó usando R 2.12.2.

RESULTADOS

Estructura en las comunidades vegetales locales (charcos)

A nivel de comunidades locales, en 6 de los 47 charcos analizados (charcos 5, 9, 53, 54, 57 y 666) no fue posible testear la significancia de las métricas debido al pequeño tamaño de la matriz (Gotelli 2000). Se detectó grado de estructuración en anidamiento (NODF) significativo ($p < 0,05$) en las comunidades vegetales de los charcos número 4 y 56 (figuras 2 y 3 A y B). En los charcos 4, 45 y 56 el índice de anidamiento en filas (N_{row}) fue significativo. En ningún charco se detectó estructura anidada en columnas (i.e. marcos) (N_{col}). Los charcos 4, 6, 12, 30 y 50 presentaron grado de estructuración significativo ($p < 0,05$) en el patrón de “tablero de ajedrez” (C-score, figuras 2 y 3 C, D y E). Únicamente en un charco (4) se detectaron estructuras significativas en las dos métricas consideradas.

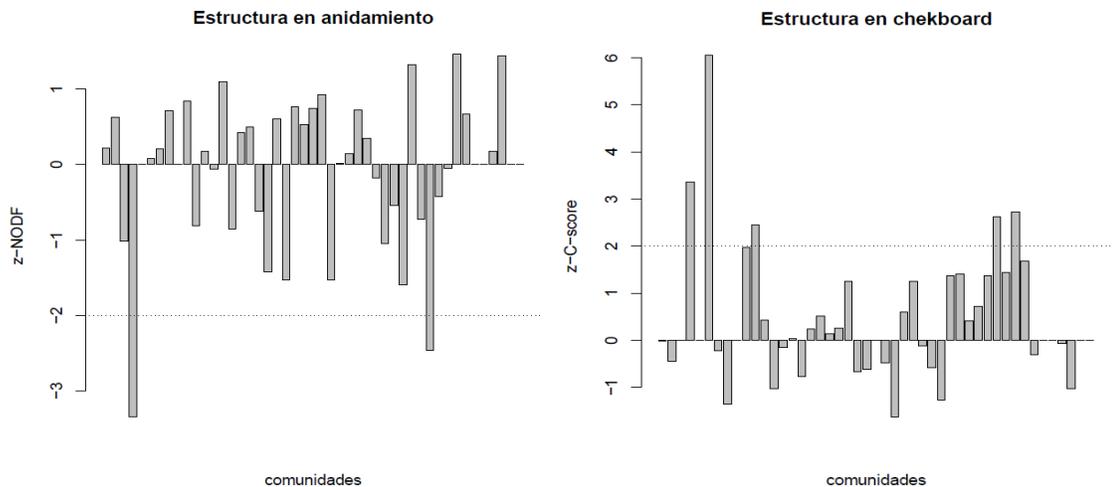


Figura 2- Grado de estructuración en anidamiento (izquierda) y en co-ocurrencia negativa (derecha) halladas en las comunidades vegetales de 47 charcos temporales. Se realizó la transformación z de las métricas (NODF y C-score respectivamente) utilizadas para evaluar el grado de estructuración en ambos patrones espaciales. El intervalo de confianza de 95 % se señala con línea punteada.

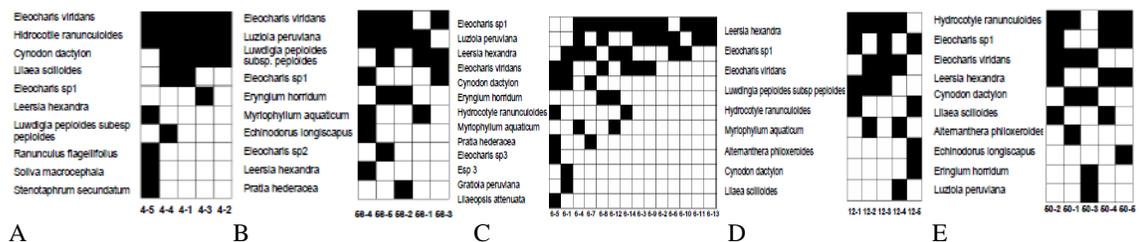


Figura 3- Matrices de presencia (casilleros en negro)- ausencia (casilleros vacíos) correspondientes a las comunidades de los charcos 4 (A), 56, (B), 6 (C), 12 (D) y 50 (E). En las filas se encuentran las distintas especies vegetales y en las columnas las estaciones de muestreo (“marcos”) dentro de cada charco. Las especies se muestran ordenadas según su distribución de manera decreciente de arriba a abajo y las estaciones de muestreo según su riqueza decreciendo hacia la derecha de la matriz. Las plantas del charco número 4 se distribuyen en el espacio siguiendo un patrón anidado y de co-ocurrencia negativa a la vez, mientras que las del charco 56 únicamente están anidadas y las de los charcos 6, 12 y 50 están estructurados en forma de tablero de ajedrez. Estas son algunas de las comunidades que mostraron estructura significativa ($p < 0,05$) en estos patrones.

Asociación estructura- riqueza específica- heterogeneidad ambiental

Relación riqueza específica-heterogeneidad ambiental

La riqueza específica de los charcos aumentó de manera significativa tanto con el aumento en la densidad de cortes, cortes al cuadrado y la combinación de ambos como con el aumento en el coeficiente de variación en la profundidad, su término cuadrático y la suma de ambos ($p < 0,05$) (figura 4). Sin embargo, en ambos casos la asociación es débil ($R^2 = 0,11$ y $R^2 = 0,13$ respectivamente). En ambos casos, según el criterio AIC, las tres combinaciones posibles de las variables independientes son igualmente parsimoniosas entre ellas (AIC = 245 y 244 respectivamente). La relación entre riqueza específica y la combinación del número de cortes con la variación en profundidad es levemente más fuerte que las anteriores ($R^2 = 0,214$, $p \ll 0,05$) con un menor valor de Akaike (AIC = 241).

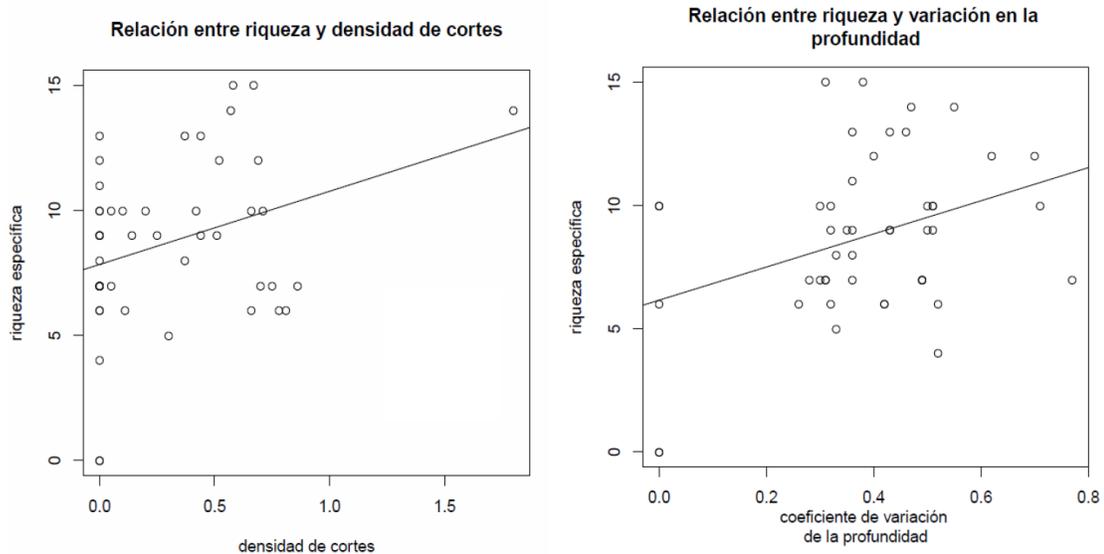


Figura 4- Efecto de la heterogeneidad ambiental sobre la diversidad de las comunidades vegetales. En ambos casos la diversidad fue medida como el número total de especies vegetales (riqueza) encontradas en cada charco. La heterogeneidad ambiental fue evaluada a través de dos variables; como el número de cortes por metro lineal a

lo largo del diámetro mayor (izquierda), y como el coeficiente de variación de la profundidad, CV, calculado como el desvío estándar de la profundidad/ profundidad media (derecha).

Relación estructura-heterogeneidad ambiental

En términos generales, el grado de estructuración de las comunidades no está directamente relacionado con ninguna de las medidas de heterogeneidad ambiental (número de cortes y coeficiente de variación de la profundidad), con sus términos cuadráticos ni con la combinación de ambos ($p > 0,05$). Como excepción a esto, se detectó una relación débil de proporcionalidad directa entre el índice de anidamiento en filas y el número de montículos; un 9 % de la varianza en N_{row} es explicada por la variación en la densidad de cortes ($R^2 = 0,09$, $p < 0,05$).

Relación estructura- riqueza específica

En cuanto a la relación entre la estructura de las comunidades y su riqueza específica, únicamente el índice de co-ocurrencia negativa crece significativamente de manera lineal con el aumento en el número de especies, su término cuadrático y la combinación de ambos ($p < 0,05$), sin embargo esta relación es débil ($R^2 = 0,09$). Las métricas de anidamiento en columnas, filas o total de las comunidades no están directamente relacionadas con la riqueza específica, tampoco con su término cuadrático, ni con la combinación de ambas.

Estructura en la meta-comunidad

La meta-comunidad vegetal mostró un grado de anidamiento significativo a nivel de charcos ($N_{col}=57,4$; $p = 0,022$ figura 5). No se detectó un grado significativo de estructuración en los patrones de anidamiento en filas (N_{row}), anidamiento general (NODF) y co-ocurrencia negativa (C-score).

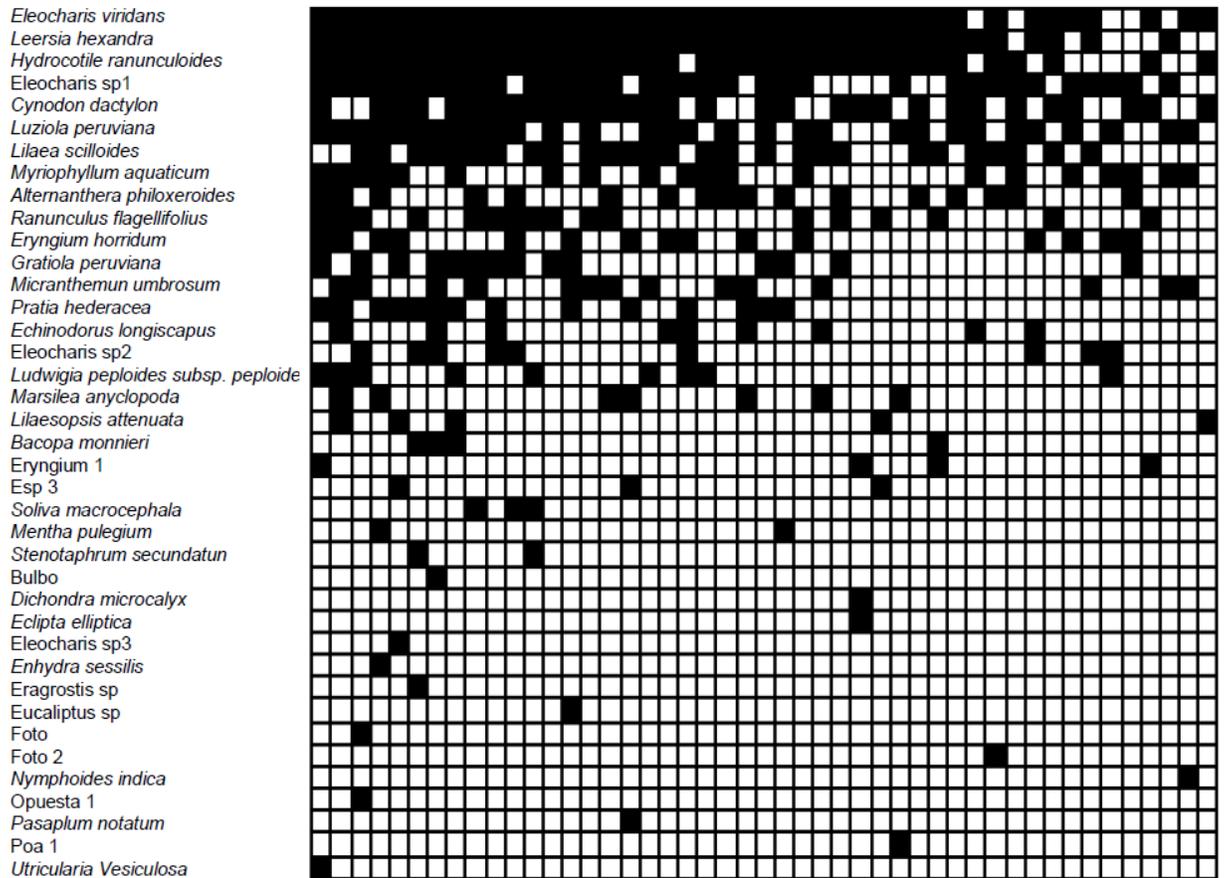


Figura 5 – Patrón de co-ocurrencia de las especies vegetales (filas) en los 47 charcos temporales (columnas) analizados. Se observa anidamiento significativo en columnas ($p < 0,05$).

DISCUSIÓN

La hipótesis que propone a la heterogeneidad ambiental como uno de los determinantes de la riqueza a nivel local está ampliamente respaldada por evidencia empírica que da cuenta de esa correlación (Morin 1999). Tempranamente ha sido demostrado que la variabilidad ambiental afecta la estructura de las comunidades en una amplia variedad de ecosistemas (Briand 1983). En las últimas décadas abordajes basados en redes de interacción y patrones de coexistencia han permitido avanzar en el análisis de la complejidad de la estructura comunitaria (Bascompte y Jordano 2007, Bascompte et al. et al. 2009, McCann 2000, 2007). Específicamente, se han podido capturar las propiedades emergentes de los sistemas biológicos no detectables en estudios de pares de interacciones.

En este estudio se detectaron patrones de coexistencia espacial significativos para las especies vegetales tanto a nivel de meta-comunidad como en las comunidades locales. La detección de anidamiento y co-ocurrencia negativa en una misma comunidad reafirma el hecho de que no son patrones mutuamente excluyentes (Canavero et al 2009, Ulrich y Gotelli 2007a). Los patrones encontrados variaron entre los niveles de organización considerados. Mientras que en la meta-comunidad sólo fue significativo el anidamiento entre sitios (charcos), en las comunidades locales los patrones con grado de estructuración significativa fueron el anidamiento en especies, anidamiento general y co-ocurrencia negativa. Esto sugiere que los procesos que inciden en estructurar a las especies en el espacio pueden variar entre escalas, aún cuando el pool de especies y ambientes involucrados sean los mismos (Levin 1992). A nivel de la meta-comunidad, el efecto del gradiente en heterogeneidad, pero también otros gradientes como las de áreas de los charcos, su grado de aislamiento o el proceso histórico de colonización entre ellos, serían congruentes con el patrón observado.

En las comunidades locales, el patrón de anidamiento observado es congruente con mecanismos basados en los atributos de las especies. Estos involucrarían gradientes en las respuestas a variaciones en factores ambientales como profundidad, incidencia lumínica y nutrientes y en la capacidad de dispersión de las plantas (Atmar y Patterson 1993, Almeida-Neto et al. 2008). El patrón de tablero de ajedrez puede estar explicado por relaciones antagónicas entre las especies o distintos requerimientos de nicho (Diamond 1975, Gotelli y Graves 1996). No obstante, no se detectó una asociación significativa consistente entre el grado de estructuración espacial y la heterogeneidad ambiental o la riqueza específica. Este resultado no es congruente con la hipótesis de una conexión heterogeneidad-diversidad mediada por un cambio en la estructuración espacial de las ocurrencias. En este sentido, el patrón de tablero de ajedrez estuvo débilmente asociado al aumento en el número de especies y no se asoció con la heterogeneidad ambiental. Esto sugiere que la segregación espacial puede implicar un mayor número de especies coexistiendo en la comunidad más allá del grado de heterogeneidad que aquí se ha considerado. Esto deja abierta la posibilidad de que otras variables determinantes de heterogeneidad puedan estar operando en el sistema de estudio (Petchey 2010). Por otro lado el grado de anidamiento entre especies se correlacionó débilmente con el número de montículos por metro lineal, y no lo hizo con la riqueza específica. Probablemente las especies se distribuyan según su tolerancia a los factores ambientales o la disponibilidad de nutrientes, con la distribución de las menos tolerantes o especialistas anidada en la de las más tolerantes. No obstante, la baja frecuencia de patrones significativos

dentro de las comunidades locales podría asociarse a una alta tasa de dispersión a nivel del sistema (e.g. Carranza et al. 2010).

Entorno a un 20 % de la variación en el número de especies fue asociado con la heterogeneidad ambiental. Estudios anteriores realizados con la misma base de datos, muestran a la heterogeneidad espacial como determinante directo de la productividad primaria (Piñeiro 2008). Por otro lado, algunos modelos proponen que la heterogeneidad ambiental tendría un efecto en la abundancia relativa de las distintas especies vegetales, más que en su patrón de presencia-ausencia, afectando así a otro componente de la biodiversidad que no fue directamente abordado en este trabajo (Tilman y Pacala 1993). Probablemente otros factores, como el gradiente de áreas, la complejidad de la trama trófica, los procesos de colonización-extinción local estén jugando un rol más importante en determinar la riqueza local (Schluter y Ricklefs 1993, Ritchie 2010).

Si bien los resultados de este estudio no respaldan de manera sólida la hipótesis planteada, sería imprudente rechazarla sin antes evaluar otras posibles expresiones del mecanismo propuesto. La heterogeneidad ambiental como determinante de la biodiversidad a nivel local también se expresa en la dimensión temporal, como cambios o fluctuaciones de las condiciones físicas a lo largo del tiempo (Tilman y Pacala 1993). Estudios previos han reportado patrones temporales de coexistencia de las especies y se ha demostrado su relación directa e indirecta con la riqueza específica, las fluctuaciones en la temperatura y las perturbaciones (Bloch et al. 2007, Canavero et al. 2009). En este sentido, el carácter estacional del sistema de estudio y su alta dependencia del régimen de lluvias y evaporación probablemente determine un importante papel de la heterogeneidad temporal en la estructuración del sistema.

El presente estudio intentó avanzar en la evaluación explícita de los mecanismos subyacentes a los patrones de biodiversidad. Es interesante que uno de los mecanismos más frecuentemente invocados para dar cuenta de la asociación diversidad-heterogeneidad no encuentre sustento empírico en este sistema. La consolidación de una teoría ecológica robusta depende de contrastar teoría con datos empíricos, una práctica poco frecuente en ecología. Actualmente existen modelos nulos robustos para la cuantificación del grado de estructuración de las comunidades. Importantes teorías ecológicas explícitamente invocan cambios en los patrones de coexistencia como determinantes de la diversidad comunitaria. Las herramientas actuales permiten evaluar los mecanismos subyacentes a estas teorías ecológicas. El presente artículo intenta contribuir en esta línea de desarrollo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está dedicado a mi familia, en especial a mi madre sin el apoyo de la cual me hubiera sido imposible llevar adelante no sólo este estudio sino toda la carrera. También a mis hijos Nara y Mauro, agradeciendo el cariño, la paciencia y la alegría con que compartieron este trayecto conmigo; y a mi hermana Laura, compañera de toda la vida.

Agradezco especialmente a la Fundación Chamangá para jóvenes vocacionales por el apoyo económico, social y anímico que me brindó durante todo el año 2010; y por la importante labor que realizan en nuestro país desde hace más de diez años.

Al proyecto PDT “Efecto de la energía en la estructura trófica de las comunidades” a cargo del Dr. Matías Arim por permitirme utilizar sus datos en mi trabajo de pasantía.

Al Dr. Matías Arim, por el tiempo y las ganas puestas en orientarme en este proceso; y a los miembros del tribunal, Álvar Carranza y Andrés Canavero, gracias por sus aportes, comentarios y correcciones que contribuyeron a mejorar mi trabajo.

A los integrantes del Jolgory-lab, por sus aportes de distinta índole: a mi amiga Lucía Ziegler por haberme acercado a este equipo de trabajo; a J.M. Barreneche por su ayuda con los scripts en R; a Matías Zarucki, Mauro Berazategui y Lucía Z. por las tertulias compartidas acerca de los temas involucrados en mi pasantía y del sistema de estudio; a César Fagúdez por su ayuda en la identificación de especies y por su disposición para enseñar; a Carlita por sus comentarios y a Seba y Lucho por las imágenes, a todos gracias por la ayuda, y el tiempo compartido!!!! Por último gracias Marcelino por acompañarme en este proceso, por tu cariño y los buenos consejos, ambos muy bienvenidos!!!!

BIBLIOGRAFÍA

Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. – *Oikos* 117: 1227-1239.

Arim, M. 2007. Redes tróficas. En Jaksic, F.M. y Marone, L. *Ecología de comunidades*, capítulo 11.- Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336 pp.

Atmar, W. y Patterson, B.D. 1993. The measurement of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. – *Oecología* 96: 373-382.

Bascompte, J. et al. 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325: 416-419.

Bascompte, J. y Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Diversity. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-93.

Bloch, C.P., Higgins, C.L. and Willig, M.R. 2007. Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. – *Oikos* 116: 395-406.

Briand, F. 1983. Environmental Control of Food Web Structure. – *Ecology* 64(2): 253-263.

Canavero, A. et al. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate.- *Austral Ecology* 34: 741-750,

Carranza, A. et al. 2010, Coexistence patterns of benthic gastropods on the Uruguayan shelf. - *Oikos* 000: 001-007.

Connor, E.F. y Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? - *Ecology* 60: 1132-1140,

Diamond, M. 1975. Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. M. L. Cody y J. M. Diamond) pp 342-444. Belknap Press. Cambridge.

Gotelli, N. 2000, Null Model Analysis of Species Co-occurrence Patterns. *Ecology* 81(9): 2606-2621.

Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour.- *Oecología* 129: 281-291.

Giller, P. S., Hillebrand, H., Berninger, U., Gessner, M. O., Hawkins, S., Inchausti, P., Inglis, C., Leslie, H., Malmqvist, B., Monaghan, M. T., Morin, P. J., O'Mullan, G. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. - *Oikos* 104: 423-436.

Gotelli, N. y Graves, G. R. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Gotelli N.J. (2000) Null model analysis of species cooccurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606-2621.

Gotteli, N. y Mc Cabe, D. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. -*Ecology* 38: 2091-2096.

Hurrell, J. A., Lahitte, H. B., Mehlreter, K., Belgrano, M. J., Jankowski, L. S., Haloua, M. O., Canda, G., 2004. Plantas de la costa. 1ª edición. 1ª reimpresión. Buenos Aires: Literature of Latin America. 200 pp.

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.

Levin S. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943-1967.

Lombardo, A. 1982. Flora montevidensis. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo I. 316 pp.

Lombardo, A. 1983. Flora montevidensis. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo II. Gamopétaleas. 347 pp.

Lombardo, A. 1984. Flora montevidensis. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo III. Monocotiledóneas. 465 pp.

Manly, B.F.J. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. – Ecology 76: 1109- 1115.

May, R.M. 1972. Will a large complex system be stable? – Nature 238: 413-414.

May, R.M. 1974. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press.

McCann, K. 2000, The diversity – stability debate. – Nature 405: 228-233.

McCann, K. 2007. Protecting biostructure. Nature 446: 29.

Morin, P. J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science, Inc. Malden.

Patterson, B.D. y Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. En: Heaney, L.R., Patterson, B.D. (eds) Island biogeography of mammals. – Academic Press, London, 65-82.

Paz, E. A. 1997. Plantas acuáticas de los humedales del este. Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este. 238 pp.

Petchey 2010.

Piñeiro- Guerra, J.M. 2008. Relación productividad-diversidad en comunidades vegetales de charcos temporales.

Ritchie, M. E. 2010, Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities. Princeton University Press.

Rosenzweig, M. 1995. Species diversity in space and time. - Cambridge University Press.

Schluter, D. y Ricklefs, R.E. 1993. Species Diversity. An introduction to the Problem. En: Ricklefs, R. y Schluter, D. (eds) Species Diversity in Ecological Communities.- The University of Chicago Press. 13-25.

Simberloff, D. 1983. Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. American Naturalist 122: 626-635.

Simberloff, D. y Connor, E. F. 1979. Q-mode and R- mode analyses of biogeographic distributions: null hypotheses based on random colonization. En: Patil GP, Rosenzweig ML (eds) Contemporary quantitative ecology and related ecometrics. – International Cooperative Publishing House, Fairland, 123-138.

Stone, L. y Roberts, A. 1990, The checkerboard score and species distributions. – Oecología 85: 74-79.

Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. En: Ricklefs, R. y Schluter, D. (eds) Species Diversity in Ecological Communities.- The University of Chicago Press. 13-25.

Ulrich, W. 2004. Species co-occurrences and neutral models: reassessing J.M. Diamond's assembly rules. – Oikos 107: 603-609.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. y Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. – Oikos 118: 3-17.

Ulrich, W. Y Gotelli, N. 2007a. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. – Oikos 116: 2053-2061.

Ulrich, W. y Gotelli, N. 2007b. Null model analysis of species nestedness patterns. – Ecology 88(7): 1824-1831.

Weiher, E. and Keddy, P. 1999. Ecological Assembly Rules. Perspectives, advances, retreats. - Cambridge Univ. Press.

Winmiller, K. Et al. 2001. Notes and Comments. Food Web Laws or Niche Theory? Six Independent Empirical Tests. - The American Naturalist. 158(2): 193-199.

Zomleffer, W.B. 1994. Guide to Flowering Plant Families. The University of Northon Carolina Press. Chapel Hill and London. 430 pp.

ANEXO

Tabla 1: Listado de las especies vegetales de los charcos temporales, presentes en el muestreo del estudio realizado. Se excluyeron las que no han sido identificadas al menos hasta el nivel de especie.

Familias	Nombres científicos
ALISMATACEAE	<i>Echinodorus longiscapus</i> Arechav.
AMARANTHACEAE	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.
APIACEAE	<i>Eryngium horridum</i> Malme
APIACEAE	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
APIACEAE	<i>Lilaeopsis attenuata</i> (Hook. & Arn.) Fernald
ASTERACEAE	<i>Soliva macrocephala</i> Cabrera
ASTERACEAE	<i>Eclipta elliptica</i> DC.
ASTERACEAE	<i>Enhydra sessilis</i> DC.
CAMPANULACEAE	<i>Pratia hederacea</i> (Cham.) G. Don
CONVOLVULACEAE	<i>Dichondra microcalyx</i> (Hallier f.) Fabris
CYPERACEAE	<i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Oken
DROSERACEAE	<i>Utricularia vesiculosa</i>
HALORAGACEAE	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.
JUNCAGINACEAE	<i>Lilaea scilloides</i> (Poir.) Hauman
LAMIACEAE	<i>Mentha pulegium</i> L.
MARSILEACEAE	<i>Marsilea ancylopoda</i> A. Braun
MENYANTHACEAE	<i>Nymphoides indica</i> (L.) Kuntze
ONAGRACEAE	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. Raven
POACEAE	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.
POACEAE	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.
POACEAE	<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze
POACEAE	<i>Leersia hexandra</i> Sw.
POACEAE	<i>Luziola peruviana</i> Juss. ex J.F. Gmel.
RANUNCULACEAE	<i>Ranunculus flagellifolius</i> Nakai
SCROPHULARIACEAE	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.
SCROPHULARIACEAE	<i>Gratiola peruviana</i> L.
SCROPHULARIACEAE	<i>Micranthemum umbrosum</i> S.F. Blake