

---

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

## **Efecto de la diversidad y el área en el escalamiento densidad-tamaño: invertebrados de charcos temporales como modelo**

**Lucía Rodríguez-Tricot**

**Orientador: Dr. Matías Arim**

**Departamento de Ecología y Evolución**

**Facultad de Ciencias**

**Universidad de la República**

**Tribunal: MSc. Mauro Berazategui & Dra. Ana Borthagaray**

**Febrero 2012**

# Índice

Resumen.....	3
Introducción .....	4
Hipótesis general .....	8
Predicciones .....	8
Objetivos .....	9
Metodología .....	9
Área de estudio.....	9
Muestreo.....	10
Procesamiento de muestras .....	10
Análisis de datos.....	11
Resultados .....	13
Discusión.....	20
Agradecimientos .....	25
Bibliografía .....	26

## Resumen

El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes de un organismo relacionada con la mayoría de sus atributos biológicos. Representa una importante conexión entre propiedades de los individuos, la historia natural de las poblaciones y la estructura y dinámica de las comunidades. En este sentido, el escalamiento entre densidad (D) y tamaño corporal (M) es uno de los patrones más estudiados en ecología. Repetidamente se ha reportado que la densidad poblacional varía de acuerdo a  $D = a.M^b$ , siendo a una constante de normalización. El exponente b de esta relación suele ser negativo pero su magnitud ha sido ampliamente discutida. En este estudio, se analiza la eventual existencia de un patrón de autoraleo en invertebrados herbívoros a nivel metacomunitario. Si bien el principal foco ha estado en la variabilidad del coeficiente de escalamiento, el parámetro de normalización también involucra importantes procesos biológicos. Mayores riquezas de consumidores y recursos determinarían mayor eficiencia en el flujo de recursos, y por tanto un aumento en la densidad y biomasa de consumidores. El tamaño del sistema también estaría implicado en este mecanismo de acuerdo a la relación especie-área. En este contexto, se evaluó el efecto de la diversidad local de presas y consumidores y área del sistema en las desviaciones de la relación general para un sistema de charcos temporales. Se seleccionó como modelo de estudio a la Familia Curculionidae (Orden Coleoptera) dada su alta representatividad en el sistema, tanto en número como en riqueza. Se realizaron regresiones lineales simples y múltiples, contrastándose los distintos modelos mediante AIC. Los resultados obtenidos son discrepantes en relación al sustento de las teorías consideradas. No se detectó un patrón consistente con limitaciones energéticas al aumentar el tamaño corporal de los curculiónidos. La diversidad de recursos no afectó a la biomasa de consumidores. En cambio, la diversidad de consumidores sí estuvo asociada significativamente con su biomasa. Si bien este efecto positivo es un resultado consistente con la teoría, la evidencia empírica en este sentido no es suficiente. Finalmente, el efecto positivo del área en la densidad total estaría en consonancia con algunas hipótesis de fuerte apoyo. Este estudio contribuye a la comprensión de los determinantes de un atributo central de la estructura de las comunidades, la relación densidad - tamaño corporal y su interacción con la diversidad biológica y el área del sistema.

## Introducción

El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes de un organismo relacionada con la mayoría de sus atributos biológicos (Peters 1983, Brown *et al.* 2004). Características como la historia de vida (Calder 1996, Marquet & Taper 1998, Woodward *et al.* 2005), la tasa metabólica, de ingestión (McNab 2002), crecimiento, natalidad, mortalidad y el tiempo de generación (Peters 1983, Brown *et al.* 2004) están estrechamente asociadas con la masa de los individuos. Por tanto, representa una importante conexión entre propiedades de los individuos, la historia natural de las poblaciones y la estructura y dinámica de las comunidades (Woodward & Warren 2007). El tamaño corporal es también un determinante de los patrones de depredación pudiendo afectar la estructura y dinámica de todo el sistema (Woodward *et al.* 2005, Brose 2010). Además de reflejar gran cantidad de información biológica, la masa de un organismo es fácil de estimar y es un atributo compartido por todos los seres vivos (Marquet & Taper 1998, Warren 2005, Loeuille & Loreau 2006).

El escalamiento entre densidad (D) y tamaño corporal (M) es uno de los patrones más estudiados en ecología (White *et al.* 2007). Repetidamente se ha reportado que la densidad poblacional varía de acuerdo a  $D = a.M^b$ , siendo  $a$  una constante de normalización (Damuth 1981, Peters 1983, Russo *et al.* 2003, Lewis *et al.* 2008). El exponente  $b$  de esta relación suele ser negativo (Damuth 1981, Nee *et al.* 1991, Cohen *et al.* 2003, Marquet *et al.* 2005) pero su magnitud ha sido ampliamente discutida (Loeuille & Loreau 2006, Lewis *et al.* 2008). A nivel comunitario, una de las implicancias más importantes del valor que tome este parámetro es la eventual existencia de una Regla de Equivalencia Energética (Damuth 1981, Nee *et al.* 1991, Jennings & Mackinson 2003, Loeuille & Loreau 2006, Hildrew *et al.* 2007). Ésta considera que, si la densidad poblacional es proporcional a  $D = a_1.M^{-3/4}$  (Brown *et al.* 2004, Woodward *et al.* 2005) y la tasa metabólica individual (TM) es proporcional a  $TM = a_2.M^{3/4}$ , la tasa de uso de energía poblacional por unidad de área es independiente del tamaño corporal (Damuth 1981, Nee *et al.* 1991, Hildrew *et al.* 2007):

$$TM.D = a_2.M^{3/4}.a_1.M^{-3/4} = a_1.a_2.M^0$$

A pesar de cumplirse la condición de equivalencia en varios sistemas, muchos otros presentan un amplio rango de valores de  $b$  (Blackburn & Gaston 1998, Gaston & Blackburn 2000). Esta variación podría deberse al sistema de estudio, a la escala espacial (Russo *et al.* 2003), al grupo taxonómico (Damuth 1981, Marquet *et al.* 1990, Nee *et al.* 1991, Cohen *et al.* 2003) y/o al rango de posiciones tróficas involucradas (Marquet *et al.* 2005). Dentro de un nivel trófico se han estimado exponentes próximos a  $-3/4$  mientras que entre niveles tróficos se han reportado valores próximos a  $-1$  (Damuth 1981, Peters 1983, Nee *et al.* 1991, Marquet *et al.* 2005). Este patrón podría explicarse por la baja eficiencia en el flujo de energía hacia posiciones tróficas superiores, lo cual reduce los recursos disponibles y por tanto la densidad poblacional (Brown & Gilloly 2003, Jennings & Mackinson 2003, Petchey *et al.* 2007). Asimismo se ha llamado la atención a que bajo el título de densidad-tamaño, existen al menos cinco relaciones estadísticas distintas y ampliamente consideradas (Cohen & Carpenter 2005, White 2007, Reuman *et al.* 2008, Arim *et al.* 2011).

La relación global entre la densidad y tamaño promedio (GSDR) de una especie ( $b \approx -0.75$ ) se construye mediante abundancias agregadas de escala continental y global presentes en la literatura (White *et al.* 2007). Esto presenta complicaciones para su interpretación ya que en general se trata de registros realizados con distintas metodologías y en distintos ambientes. Además, puede existir un sesgo hacia mayores abundancias ya que los investigadores tienden a estudiar las poblaciones donde son más abundantes (Marquet *et al.* 1995). Por otro lado, la relación local entre la densidad y el tamaño promedio (LSDR) de una especie se enfoca en comunidades locales y considera un menor rango de tamaños corporales. Si bien esto podría introducir sesgos en la estimación de parámetros, el amplio rango de tamaños observado en sistemas acuáticos evitaría este problema (White *et al.* 2007). El autoraleo ocurriría en comunidades con recursos limitantes donde al aumentar el tamaño medio de los individuos, disminuye la abundancia total. El análisis de esta relación puede realizarse comparando comunidades en distintos tiempos y/o localidades (White *et al.* 2007). Finalmente, la distribución de frecuencias de tamaños individuales (ISD) se enfoca en la distribución de individuos entre las distintas clases de tamaños de una comunidad, sin considerar la identidad de los individuos (White *et al.* 2007, Reuman *et al.* 2008). Este enfoque resulta interesante en

ecosistemas acuáticos donde los organismos presentan un amplio espectro de tamaños durante su ciclo de vida (Hildrew *et al.* 2007). Este análisis también puede realizarse a nivel de especies considerando sus tamaños promedios (SMSD; Reuman *et al.* 2008).

Todos estos abordajes son necesarios e informativos, pero en el contexto de la Regla de Equivalencia Energética el autoraleo es un patrón particularmente interesante. Los abordajes que vinculan información de diferentes regiones a gran escala (GSDR) involucran simultáneamente varios procesos ecológicos y evolutivos y consideran distintos pools de especies (Loeuille & Loreau 2006). Por otro lado, enfoques intracomunitarios (LSDR, ISD) pueden ser particularmente sensibles a cambios en la competencia, depredación y posición trófica con el tamaño (Nee *et al.* 1991, Russo *et al.* 2003). El autoraleo sin embargo, involucra un mismo grupo de organismos en condiciones ambientales comparables, en las cuales la reducción en densidad por aumento en demanda energética deberían visualizarse con mayor claridad (White *et al.* 2007).

Si bien el principal foco ha estado en la variabilidad en el coeficiente de escalamiento, el parámetro de normalización también involucra importantes procesos biológicos (Long *et al.* 2006). El estudio de sus determinantes frecuentemente implica transformar la relación potencial en una logarítmica, donde  $\log D = \log a + b \cdot \log M$ . Al menos tres mecanismos asociados con la diversidad podrían afectar el valor del intercepto:

1) La riqueza de depredadores ha sido identificada como un determinante de la eficiencia en el consumo de presas (Tilman *et al.* 1997). Esto podría responder a un “*efecto de selección*”, por el cual al aumentar la riqueza aumenta la probabilidad de incluir especies con alta eficiencia de consumo (Long *et al.* 2006). También puede ocurrir un “*efecto compensatorio*” en donde las diferencias en la utilización de recursos entre consumidores implican un uso más amplio de los recursos disponibles y por tanto una mayor eficiencia en el consumo de recursos por el conjunto de los depredadores (Duffy *et al.* 2007). Asumiendo que estos efectos son similares en todas las clases de tamaño corporal repercutirían en mayores densidades de todos los consumidores y consecuentemente

mayores interceptos en la relación D-M. Estos efectos también sería observables en la biomasa total (Tilman *et al.* 1997).

2) Los invertebrados herbívoros típicamente pueden consumir un rango bajo de especies de plantas (Condon *et al.* 2008). Esto implica que aquellas comunidades con mayor riqueza de plantas presentarán mayor eficiencia de flujo de recursos (Duffy *et al.* 2007). Consecuentemente a mayor diversidad vegetal, mayor será la eficiencia de flujo hacia los herbívoros y mayor será el intercepto de la relación D-M. Este efecto debería generar un aumento en la biomasa total de invertebrados herbívoros.

3) Uno de los patrones más recurrentes en ecología es la relación especie-área, reportando un aumento en la diversidad con el tamaño de los sistemas (Lawton 1989; Rosenzweig 1995). Estos aumentos en la diversidad con el área del sistema deberían afectar a la eficiencia de flujo energético en base a los mecanismos presentados en los puntos anteriores. Congruentemente, al aumentar el área debería aumentar la eficiencia de flujo y por tanto el intercepto de la relación D-M. Asimismo, el efecto podría responder a un mayor número de inmigrantes llegando a áreas de mayor tamaño (MacArthur & Wilson 1967). Todos estos efectos, a su vez, podrían redundar en un aumento de la biomasa total de consumidores con el área del sistema.

No obstante, es importante considerar que si organismos de diferente tamaño no se ven igualmente afectados por los cambios en diversidad, esto provocaría cambios en la pendiente de la relación densidad-tamaño corporal. La eventual existencia de un efecto de la biodiversidad en el intercepto y pendiente de la relación densidad-tamaño corporal tendría notables implicancias en la comprensión de los determinantes de este atributo comunitario y de los impactos de los cambios en biodiversidad que están ocurriendo a nivel planetario.

## Hipótesis general

Al aumentar el tamaño corporal aumenta la demanda energética de los organismos, disminuyendo proporcionalmente la cantidad de individuos viables para una disponibilidad dada de recursos. Sistemas con mayor riqueza de recursos o consumidores determinan una mayor eficiencia en el flujo de recursos y por tanto mayores densidades. De esta forma la diversidad de presas y consumidores determina la pendiente e intercepto de la relación densidad-tamaño corporal. Asimismo, mayores áreas con mayor diversidad de recursos y consumidores permitirían mayores densidades de consumidores y presas, afectando también la pendiente e intercepto de la relación D-M.

### Predicciones

1. Al aumentar la riqueza de herbívoros, aumentaría la eficiencia en el consumo de los recursos, permitiendo mayores densidades poblacionales. Esto se evidencia en mayores interceptos y eventualmente en menores pendientes en la relación densidad- tamaño corporal.
2. Al aumentar la riqueza de plantas del sistema, aumentaría la eficiencia en el flujo de recursos, permitiendo un aumento en la densidad poblacional de los consumidores. Esto se evidencia en mayores interceptos y eventualmente en menores pendientes en la relación densidad- tamaño corporal.
3. Al aumentar el área, aumenta la diversidad de recursos y consumidores permitiendo mayores densidades poblacionales. La evidencia de este efecto también sería el aumento de los valores de interceptos y la disminución de pendientes en la relación densidad- tamaño corporal.

## **Objetivo general**

Evaluar la existencia de un patrón de autoraleo y sus determinantes en comunidades de invertebrados herbívoros.

## **Objetivos específicos**

- Analizar la relación densidad poblacional – tamaño corporal en invertebrados herbívoros a nivel metacomunitario.
- Evaluar el efecto de la diversidad local de presas y consumidores en las desviaciones de la relación general.
- Evaluar el efecto del área del sistema en las desviaciones de la relación general.

## **Metodología**

### Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en una sistema de charcos temporales ubicado en la cuenca de la Laguna Castillos en el Departamento de Rocha, Uruguay. En el marco de los Proyectos PDT-07.54 y FCE 05-076, este sistema viene siendo estudiado de forma estandarizada, contándose con información detallada de las comunidades de zooplancton, invertebrados, peces y plantas acuáticas. Se trata de más de 50 charcos localizados en una pradera inundable utilizada para actividades ganaderas. Los charcos temporales son depresiones en el suelo que se llenan durante otoño e invierno cuando las precipitaciones superan las pérdidas por evaporación (Laufer *et al.* 2009). En general, su profundidad no supera los 30 cm. Cuando la temperatura comienza a ascender, al principio de la primavera, los charcos se secan. Además de la particular dinámica estacional del sistema, se destaca su alta diversidad (Arim *et al.* 2011) y el amplio rango de tamaños que presentan los cuerpos de agua que lo componen (de 1 a 25.000 m<sup>2</sup>; Laufer *et al.* 2009). Estas características hacen de este sistema un buen modelo para evaluar el efecto de la diversidad y el área en la relación D-M.

## Muestreo

Para este estudio se consideró la base de datos correspondiente a la primavera de 2008. La metodología de muestreo consiste en asumir que los charcos tienen forma elíptica y establecer transectas sobre los diámetros mayor y menor de cada charco. Sobre estas, se ubican las estaciones de muestreo. Para diámetros entre 10 y 50 m se colectan 5 muestras. Si los diámetros miden menos de 10 m, se establecen estaciones al menos cada 2 m para garantizar la independencia de las muestras. En el caso de charcos mayores a 50 m se colectan todas las muestras posibles con al menos 10 m de separación entre ellas. Los invertebrados son colectados con un calderín cuadrado de 30 x 30 cm, malla de 2 mm de diámetro y conservados en formol al 10% hasta su procesamiento en laboratorio. La colecta de macrófitas se realiza únicamente en los diámetros mayores de cada charco e implica remover todo el material vegetal de un cuadrante de 20 x 20 cm.

## Procesamiento de muestras

Una vez en el laboratorio, se realizó la identificación al máximo nivel taxonómico posible de invertebrados y macrófitas, mediante la utilización de claves taxonómicas (Lombardo 1982, 1983, 1984, Lopretto & Tell 1995, Marvaldi & Lanteri 2005) y se estimó su riqueza en cada charco. Todos los invertebrados fueron medidos con el fin de calcular su biovolumen. A partir de las medidas tomadas en campo, se calculó el área de cada charco de acuerdo a  $A_{elipse} = \pi.a.b$ , donde  $a$  y  $b$  corresponden a los radios mayor y menor.

Con el fin de obtener un patrón más claro en relación al flujo de recursos entre niveles tróficos y su asignación al crecimiento y reproducción (abundancia) se optó por trabajar con un grupo de invertebrados herbívoros. Luego de revisar la base de datos y consultar bibliografía, se seleccionó a la familia Curculionidae (Orden Coleoptera) como modelo de estudio. Esta decisión obedeció a sus atributos biológicos y representatividad en el sistema de estudio. Sin embargo, su estudio no estuvo exento de dificultades ya que su clasificación taxonómica se encuentra en continua revisión (Oberprieler *et al.* 2007). Se trata de la familia animal más diversa, con más de 50.000

especies descritas (Thompson 1992, Jach & Balke 2008). Presentan una dieta herbívora durante su estado larvario y adulto (Marvaldi & Lanteri 2005, Oberprieler *et al.* 2007), y relativamente especialista (Marvaldi *et al.* 2002, McKenna *et al.* 2009). Son capaces de atacar cualquier órgano vegetal (hojas, raíces, frutos, semillas, flores, tallos) (Marvaldi *et al.* 2002), por lo que son considerados plaga en muchos cultivos (Lanteri *et al.* 2003, Oberprieler *et al.* 2007). Se encuentran bien representados en la gran mayoría de los charcos muestreados en esta campaña, tanto en número como en riqueza. Estas características brindan un marco adecuado para evaluar las hipótesis planteadas.

Se consideraron 15 charcos del sistema, registrándose para cada uno el número total de curculiónidos. A partir de la abundancia, se estimó la densidad total de cada charco considerando solamente las unidades muestrales donde estos estaban presentes. El tamaño corporal de los individuos se calculó asumiendo un volumen elipsoidal de los mismos, de acuerdo a  $V = \frac{4}{3}\pi.a.b.c$ , donde  $a$ ,  $b$  y  $c$  corresponden a la mitad de las medidas de largo, ancho y alto de los organismos. Para cada charco se estimó el tamaño promedio de los invertebrados. Dado que los individuos presentan cambios en la ontogenia en relación a su tamaño, morfología y preferencia de dieta (Hildrew *et al.* 2007) que podrían introducir ruido en los patrones que se pretenden estudiar, solo se consideraron los individuos adultos. Finalmente, se calculó la biomasa total de curculiónidos ( $B$ ) por charco, de acuerdo a  $B = N.M$ , donde  $N$  corresponde a la abundancia y  $M$  al tamaño promedio.

### Análisis de datos

El análisis de datos se realizó con el software libre R (R Development Core Team 2007). Las estimaciones de tamaño medio ( $M$ ) de los curculiónidos de cada charco y su densidad total ( $D$ ) fueron transformadas a escala logarítmica (base 2) y luego se estudió su relación mediante regresiones lineales simples, considerando  $D$  como variable de respuesta y  $M$  como variable independiente. El efecto de la diversidad local de plantas y

herbívoros y el área se evaluó incorporando estas variables como co-variables en regresiones múltiples y contrastando los modelos posibles mediante Criterio de Información de Akaike (AIC, Hilborn & Mangel 1997). De acuerdo a este método el modelo con menor valor es el más parsimonioso. Por convención, se considera como significativa una diferencia mayor a 2 entre dos valores de AIC.

Con el fin de visualizar la asociación entre las variables consideradas y el tamaño corporal de los curculiónidos, se analizaron los residuos de regresiones que incluyeran a todas las variables excepto a la de interés. Este procedimiento fue reiterado con el área del charco y la riqueza de herbívoros. Cabe destacar que esta aproximación fue realizada exclusivamente con el fin de lograr una mejor visualización de los resultados y no fue considerada en la verificación de la hipótesis.

Posteriormente, se analizó la relación entre la biomasa total de curculiónidos y su riqueza, riqueza de macrófitas y área de charco mediante regresiones lineales simples y múltiples, seleccionándose el modelo más parsimonioso de acuerdo al Criterio de Información de Akaike.

## Resultados

Se identificaron 11 unidades taxonómicas pertenecientes a la Familia Curculionidae en los charcos considerados, siendo el género el máximo nivel posible alcanzado (Tabla 1). En cuanto a la riqueza de macrófitas, no fue posible alcanzar el nivel específico en todos los casos. Se identificaron 30 unidades taxonómicas, 24 géneros y 22 especies (Tabla 2).

Tabla 1. Taxa de curculiónidos identificados y sus respectivas abundancias en los charcos considerados. Cada charco está identificado con un número (6-222). Se indica también la abundancia total de individuos por charco.

Taxa	Charco														
	6	8	10	11	25	30	40	41	43	47	49	51	55	56	222
Curculionidae no identificado	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyrtobagous sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	10
<i>Helodytes sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	32
<i>Lissorhoptrus sp.</i>	12	12	1	11	2	7	3	1	0	4	4	3	18	14	11
<i>Listronotus sp1.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0
<i>Listronotus sp3.</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0	0
<i>Lyxellus sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neohydronomus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0
<i>Onychylis sp.</i>	17	9	1	2	5	2	7	2	0	2	3	15	9	9	10
<i>Sphenophorus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tyloderma sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<b>Total</b>	29	21	2	15	7	9	13	5	1	6	9	21	36	29	63

Tabla 2. Taxa de macrófitas identificadas, indicando su presencia (1) o ausencia (0) en los charcos considerados. Cada charco está identificado con un número (6-222). Se señala también la riqueza total por charco.

Taxa	Charcos														
	6	8	10	11	25	30	40	41	43	47	49	51	55	56	222
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Echinodorus longiscapus</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eleocharis sp1</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eleocharis sp2</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Eleocharis sp3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Eleocharis viridans</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Eryngium horridum</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
Filamentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gratiola peruviana</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Leersia hexandra</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Lilaea scilloides</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
<i>Lilaeopsis attenuata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Ludwigia peploides montevidensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ludwigia peploides peploides</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Luziola peruviana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Marsilea ancylopoda</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Mentha aquatica</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Micranthemum umbrosum</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Nymphoides indica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Oxalis sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Paspalum sp</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum punctatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pratia hederacea</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ranunculus bonariensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Ranunculus flagelliformis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus sp</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Setaria geniculata</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Utricularia sp</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Riqueza total	13	8	12	13	11	4	15	12	10	6	7	14	9	12	8

Tabla 3. Valores de densidad total (log D), tamaño corporal medio (log M), riqueza de Curculionidae (Sc), riqueza de macrófitas (Sm), área (log A), cantidad de unidades muestrales (UM) y biomasa de Curculionidae (log Bc) para cada charco (Ch) considerado. Éstos están identificados con un número (6-222).

Ch	log D	log M	Sc	Sm	log A	UM	log Bc
6	1,16	-8,28	2	13	13,14	13	-3,43
8	1,58	-7,94	2	8	9,35	7	-3,54
10	1,00	-8,00	2	12	10,91	1	-7,00
11	1,32	-7,53	4	13	8,63	6	-3,62
25	0,49	-8,52	2	11	7,80	5	-5,71
30	0,58	-7,89	2	4	7,65	6	-4,72
40	1,12	-8,19	4	15	10,08	6	-4,49
41	0,74	-8,25	3	12	8,71	3	-5,92
43	0,00	-8,27	1	10	6,78	1	-8,27
47	0,58	-7,93	2	6	7,01	4	-5,35
49	1,17	-8,21	4	7	8,96	4	-5,04
51	1,22	-8,52	5	14	13,56	9	-4,12
55	1,85	-8,12	6	9	9,62	10	-2,95
56	1,69	-7,51	5	12	10,46	9	-2,65
222	2,07	-7,65	4	8	15,79	15	-1,67

La densidad total y el tamaño medio de los curculiónidos presentaron asociación positiva (Fig. 1), aunque no significativa ( $0,05 < p < 0,1$ ), con un valor de escalamiento de 0,87 y un intercepto de 8,15.

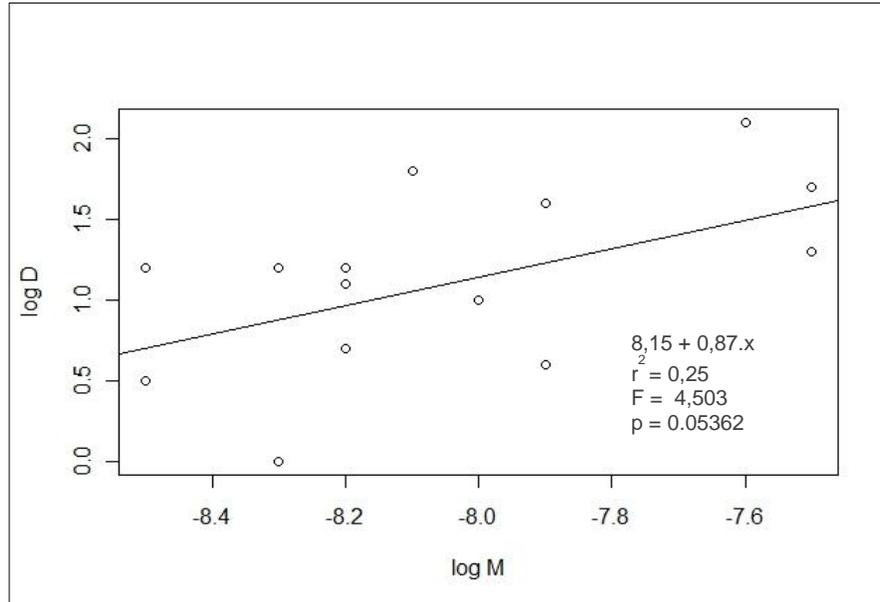


Figura 1. Asociación entre la densidad total (log D) de Curculionidae y su tamaño corporal (log M) transformados a escala logarítmica.

Las regresiones múltiples indicaron un efecto significativo de la riqueza de herbívoros y el área del charco ( $p < 0,05$ ) sobre la densidad de curculiónidos. De acuerdo al AIC, el modelo más parsimonioso incluiría solo estas variables como determinantes de la densidad de individuos sin efectos detectables del tamaño corporal, la riqueza o biomasa de macrófitas (Fig. 2B).

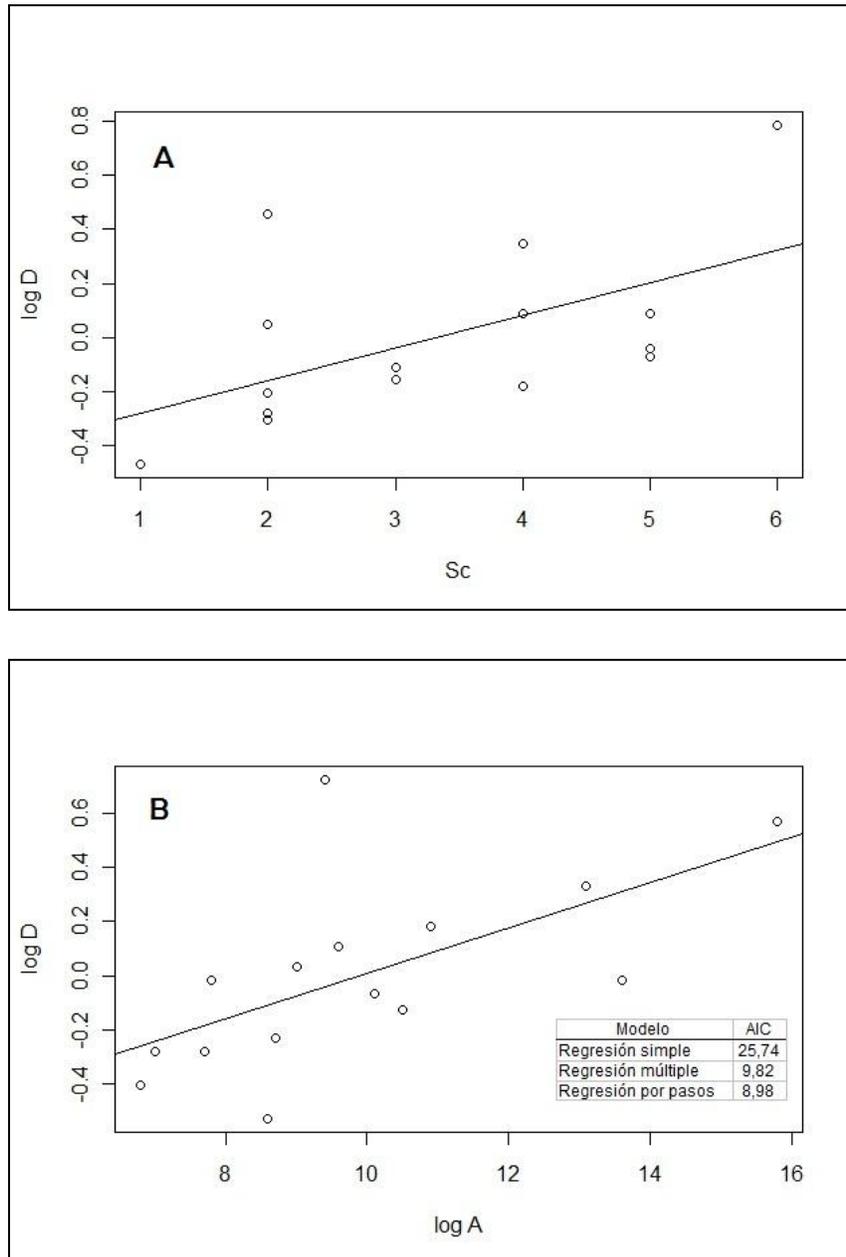


Figura 2. Asociación entre la densidad total de curculiónidos (log D) y: A- la riqueza de curculiónidos (Sc) y B- el área de charco (log A). Cada gráfico presenta en el eje de las ordenadas los residuos de una regresión múltiple que no incluyó a la variable de interés.

La biomasa total y la riqueza de curculiónidos presentaron una asociación positiva y significativa ( $p < 0,05$ ), con un valor de escalamiento de 0,75 y un intercepto de -6,96.

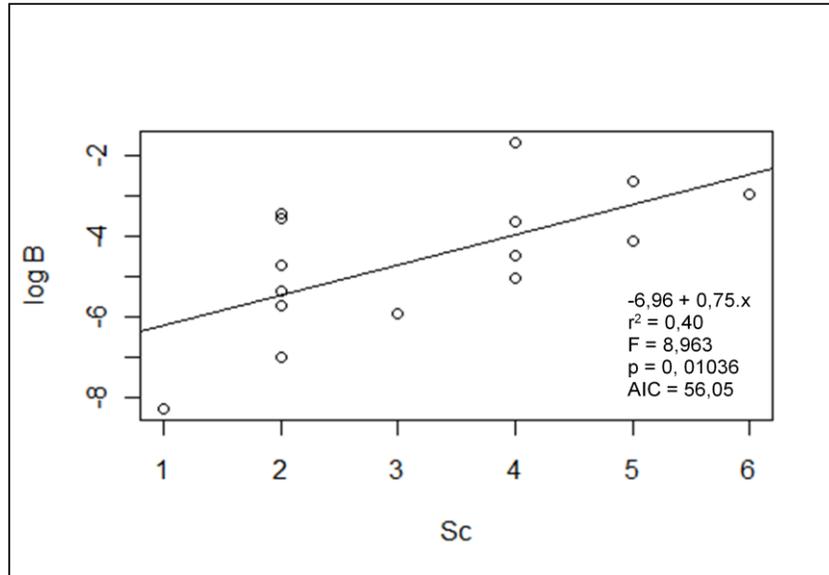


Figura 3. Asociación entre la biomasa total (log B) y la riqueza de curculiónidos (Sc).

Por otro lado, la biomasa total de curculiónidos y la riqueza de macrófitas no presentaron asociación.

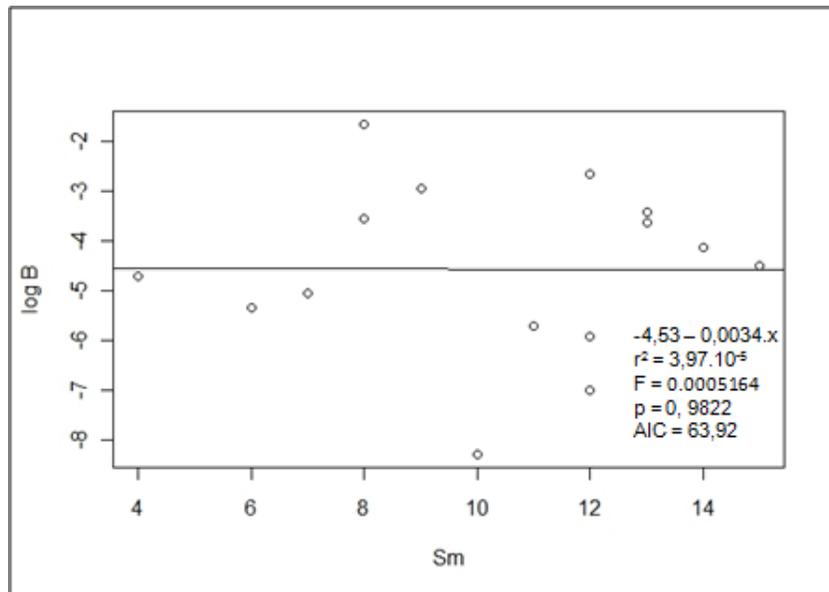


Figura 4. Asociación entre la biomasa total (log B) de curculiónidos y la riqueza de macrófitas (Sm).

La relación entre la biomasa total de curculiónidos y el área de charco fue significativa, presentando una pendiente de 0,40 y un intercepto de -8,60.

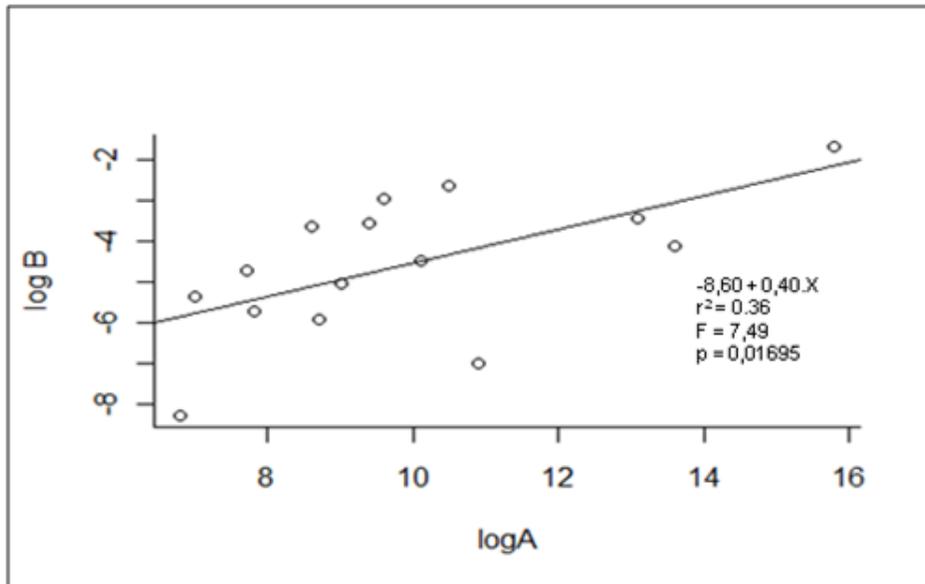


Figura 5. Asociación entre la biomasa total (log B) y el área de charco (log A).

Estos resultados fueron verificados por regresiones múltiples que indican una asociación positiva y significativa ( $p < 0,05$ ) entre la biomasa total (log B) y la riqueza de curculiónidos ( $S_c$ ) y el área de charco. Este modelo fue el más parsimonioso, de acuerdo al AIC (52,88), presentando valores mayores los modelos de regresión lineal simple que consideraron la riqueza de curculiónidos, macrófitas y área como variables independientes (56,05; 63,92; y 57,09 respectivamente).

## Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo son discrepantes en relación al sustento de las teorías consideradas. A pesar de que el autoraleo suele ser más evidente en individuos de la misma especie o gremio (Arim *et al.* 2011), no se detectó un patrón consistente con limitaciones energéticas al aumentar el tamaño corporal de los curculiónidos. Por otro lado, la diversidad de recursos no afectó a la biomasa de consumidores. En cambio, la diversidad de consumidores sí estuvo asociada significativamente con su biomasa. Si bien este efecto positivo es un resultado consistente con la teoría (Tilman *et al.* 1997, Loreau 2000, Loreau & Hector 2001), la evidencia empírica en este sentido no ha sido tan extensa como se esperaría para una cuestión central del marco teórico (Naeem *et al.* 1994, Cardinale 2011). El presente trabajo representaría el primer estudio en curculiónidos de charcos temporales. Finalmente, el efecto positivo del área en la densidad total estaría en consonancia con algunas hipótesis de fuerte apoyo. El aumento en la riqueza de consumidores (Lawton 1989, Rosenzweig 1995), y por tanto en la eficiencia de flujo energético, y un mayor número de inmigrantes en áreas mayores (MacArthur & Wilson 1967) podrían estar implicados en este efecto.

La ausencia de una asociación congruente con autoraleo por competencia en los curculiónidos podría responder a que sus tamaños corporales están dentro del rango de presas consumidas por los principales depredadores del sistema (Arim *et al.* 2010). La disminución de las restricciones morfológicas al consumo con el aumento del tamaño corporal determina que las pequeñas presas experimenten alta mortalidad por depredación, la cual disminuiría con el tamaño compensando el aumento en competencia (Arim *et al.* 2010, 2011). Por otro lado, puede que el rango de tamaños corporales considerado sea relativamente estrecho para permitir visualizar fenómenos de competencia dependientes del tamaño. Futuros estudios podrían explorar la importancia de este efecto en un mayor rango de tamaños, dentro de los curculiónidos o incluyendo otros grupos.

Las asociaciones positivas entre D y M son frecuentes en taxa de bajo nivel taxonómico y entre especies pertenecientes a tribus de larga edad evolutiva (Nee *et al.* 1991, Blackburn & Gaston 1999). Frecuentemente, los miembros de un mismo gremio ecológico están muy emparentados (Blackburn & Gaston 1999). La alta superposición de nichos podría originar una fuerte competencia interespecífica (Begon *et al.* 2006). En este contexto, y en el caso de que tamaños mayores fueran más ventajosos (Blackburn & Gaston 1999) se podría esperar una relación positiva entre D y M (Nee *et al.* 1991) como la observada. Otro mecanismo posiblemente implicado en este patrón es el aumento en el acceso a recursos que experimentan organismos de mayor tamaño (Jonsson *et al.* 2005). Esto, por lo expuesto anteriormente, permitiría una mayor eficiencia en el flujo de recursos determinando mayores abundancias. No obstante, los resultados obtenidos en este trabajo no parecen proporcionar apoyo a este mecanismo.

El efecto sinérgico de la diversidad de consumidores en su biomasa total es congruente con las predicciones teóricas. En este contexto, al aumentar la riqueza de curculiónidos, aumentaría la eficiencia en el consumo de los recursos determinando un aumento en la densidad poblacional (Duffy *et al.* 2007). Existen dos mecanismos propuestos para explicar este patrón. El “*efecto de selección*” implica que al aumentar la riqueza, aumenta la probabilidad de incluir organismos con alta eficiencia, permitiendo alcanzar mayores densidades poblacionales (Tilman *et al.* 1997). Esto supone que la biomasa total es equivalente a la biomasa producida por la especie más productiva en monocultivo (Loreau & Hector 2001). La realización de experimentos contrastando la productividad de sistemas monocultivo y combinaciones de especies permitiría confirmar este mecanismo (e.g. Tilman *et al.* 2001). Por otro lado, la “*complementariedad de nichos*” se enfoca en las diferencias en el uso de recursos entre los organismos presentes en el sistema (Loreau & Hector 2001). Al aumentar la riqueza de curculiónidos, los recursos disponibles serían mejor aprovechados, permitiendo un aumento de la densidad poblacional. De esta forma y congruentemente a lo reportado por Long *et al.* (2006), la asociación positiva entre la biomasa y riqueza de invertebrados reflejaría la acción de mecanismos de complementariedad de nichos (Fig. 3). No obstante, ambos mecanismos podrían estar operando al no ser mutuamente excluyentes (e.g. Tilman 2001). Cabe destacar que varios estudios han analizado su efecto en comunidades de productores

primarios (Tilman *et al.* 1997, Aarssen 1997, Loreau & Hector 2001, Long *et al.* 2007, Cardinale 2011). Sin embargo, son pocos los antecedentes en herbívoros y más aún en sistemas de humedales.

Existen varios estudios que se refieren a la dieta especialista de los curculiónidos (Marvaldi *et al.* 2002, McKenna *et al.* 2009), sin embargo la falta de asociación entre la densidad de curculiónidos y la diversidad de recursos registrada podría indicar lo contrario. Esto también podría brindar apoyo al mecanismo de competencia interespecífica propuesto para explicar una eventual relación positiva entre D-M. Organismos con nichos superpuestos, tienden a competir por los recursos (Begon *et al.* 2006). Si tamaños mayores representaran ventajas competitivas, estos organismos podrían acceder a mayor cantidad de recursos, determinando mayores abundancias.

Varias hipótesis han sido propuestas para explicar el efecto de la diversidad de recursos en la densidad y biomasa de los consumidores. Duffy (2002) plantea un mecanismo análogo al “*efecto de selección*” (Loreau & Hector 2001) pero al nivel de recursos: al aumentar la riqueza de recursos, aumentaría la probabilidad de incluir especies poco palatables, resistentes a la predación. Esto limitaría el consumo y por lo tanto la abundancia de curculiónidos. Por otro lado, en el caso de consumidores especialistas, una mayor diversidad de recursos reduciría su eficiencia en el consumo ya que implica menores abundancias de los recursos de interés (Root 1973). Este “*efecto dilutorio*” de la diversidad de recursos también limitaría la abundancia y biomasa de consumidores. Similares resultados se proponen en la hipótesis de “*enemigos naturales*” (Root 1973) pero haciendo referencia a la alta presencia de los mismos en policultivos, controlando o reduciendo así la abundancia de los consumidores. Este estudio no evaluó la presencia de los mismos, limitando la consideración del eventual potencial de esta hipótesis. No obstante, permite identificar a estos mecanismos como foco de futuros estudios. Finalmente, la hipótesis de “*dieta balanceada*” indica que una mayor diversidad de recursos implica un mayor rango de recursos nutricionales disponibles permitiendo una mayor biomasa de consumidores (DeMott 1998). Pero ésta no iría en concordancia con los resultados aquí presentados. Por tanto, si nos apoyáramos en la bibliografía que indica hábitos especialistas en los curculiónidos, la hipótesis de “*efecto dilutorio*” de la

diversidad de recursos podría estar explicando la falta de asociación entre la diversidad de macrófitas y la densidad de consumidores herbívoros.

Podría suceder que el rango de riqueza no fuera suficiente para observar cambios en la biomasa de curculiónidos. Sin embargo, este estudio consideró un amplio gradiente de diversidad, descartando esa posibilidad. Por otro lado, es importante considerar la relación entre la “fuerza del fenómeno” y el poder estadístico de la metodología empleada para detectarlo. La evaluación del desempeño de otros enfoques estadísticos puede realizar aportes en este sentido (e.g. Arim *et al.* 2011). En esta pasantía se exploró únicamente un abordaje; futuros estudios podrían considerar análisis alternativos que consoliden o contrapongan los resultados aquí presentados. En el mismo sentido, el análisis de un mayor número de individuos aportaría mayor robustez a los datos. Asimismo, permitiría evaluar estas hipótesis en un mayor rango de riqueza de consumidores y tamaños corporales.

El efecto del área en la densidad y la biomasa de curculiónidos podría responder a un aumento en la cantidad de inmigrantes. En el contexto de la Teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 1967), la tasa de colonización sería mayor en charcos de áreas mayores, permitiendo un aumento en el número total de individuos. La asociación positiva entre la riqueza y el área (Lawton 1989; Rosenzweig 1995) proporciona otra posible explicación. Varios mecanismos pueden estar implicados en este patrón. Una mayor diversidad de especies coexistiendo puede deberse, por ejemplo, a una mayor diversidad de hábitats (Williams 1964). Esta mayor diversidad permitiría, por los mecanismos mencionados anteriormente, un aumento de la densidad y consecuentemente de la biomasa total. En este estudio en particular, solo se encontró apoyo para el efecto de la diversidad de consumidores. En un mundo donde los sistemas están cada vez más fragmentados y aislados, comprender los mecanismos implicados en la relación del tamaño de los sistemas con su estructura y funcionamiento es fundamental.

La importancia de la utilización de los charcos temporales como modelo de estudio debe ser considerada. Su alta abundancia, ubicuidad, pequeño tamaño, la buena definición de sus límites permiten una fácil manipulación y replicación a la hora de evaluar hipótesis ecológicas (Blaustein & Schwartz 2001, de Meester *et al.* 2005).

Además, proporcionan un marco adecuado para evaluar la relación entre la estructura de las comunidades y el amplio gradiente de variables ecológicas que presentan (Biggs *et al.* 2005, de Meester *et al.* 2005). Estos sistemas son de alto valor para la conservación dadas las diferencias en la composición de especies entre charcos (diversidad beta) y su contribución a la diversidad regional (Oertli *et al.* 2002, Biggs *et al.* 2005). Además, debido a las fuertes presiones antrópicas a las que están siendo sometidos, poseen pool de especies únicos que deben ser preservados (Blaustein & Schwartz 2001). Finalmente, es imprescindible destacar que estos sistemas brindan servicios ecosistémicos esenciales como la provisión de agua potable, purificación, recarga de acuíferos y control de plagas (Allan & Castillo 2007, Lampert & Sommer 2007).

Actualmente nos encontramos ante una crisis de la biodiversidad a nivel mundial. Cambios en el uso del suelo, sobreexplotación de recursos naturales, contaminación, fragmentación y destrucción de hábitats, invasión de especies son algunas de las causas (Hooper *et al.* 2005). La alta tasa de pérdida de especies afecta el funcionamiento de los ecosistemas, responsables de regular los ciclos biogeoquímicos del planeta (Naeem *et al.* 1994, 1999). Ecosistemas con menor diversidad de especies son menos productivos (Tilman *et al.* 1997), menos estables y menos resistentes a perturbaciones ambientales (Naeem *et al.* 1999, Cardinale 2011). Conocer en detalle la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y las consecuencias de la pérdida de especies es fundamental para su conservación y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos de los que depende la humanidad. Este estudio contribuye a la comprensión de los determinantes de un atributo central de la estructura de las comunidades, la relación densidad - tamaño corporal y su interacción con la diversidad biológica. Esto resulta de interés tanto desde una perspectiva básica como para la comprensión del impacto de las actividades humanas en los ecosistemas naturales y la implementación de planes de conservación.

## **Agradecimientos**

Este camino no hubiese sido recorrido sin el apoyo de mucha gente. Para empezar, mi familia. Apoyo y respaldo para llevar a cabo esta opción, a pesar de muchas veces no saber de qué se trataba o cómo iba a resultar, y refugio de muchos momentos. Gracias por todas las oportunidades.

Amigos y compañeros de la vida, cada uno, desde su lugar y perspectiva, preguntando o motivando la discusión. Personas más cercanas o más lejanas, que quiero y aprecio mucho y que suman en todo momento de cuestionamiento. Gracias por las mil y una formas de ver el mundo.

Gracias a mi orientador; a pesar de que los inicios fueron erráticos, el camino recorrido fue muy interesante, como trabajo de finalización de carrera, como acercamiento al mundo teórico y como ejercicio y desafío personal en ese nuevo mundo. Gracias por el apoyo. A los miembros del tribunal por su buena disposición y veloces correcciones y aportes dadas las circunstancias. A los integrantes del Jolgory Lab. Además de coleccionar y procesar los datos con los que trabajé, cada uno contribuyó en algo, enseñando, discutiendo, aportando material, apoyo y buena onda en distintos momentos. Desde el conocimiento taxonómico para distinguir curculiónidos a la programación en R, desde la discusión teórica a una charla de murito.

Muchas gracias a todos.

## **Bibliografía**

- Aarssen L.W. (1997). High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80, 183–184.
- Allan J.D. & M.M. Castillo (2007). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. 2da Edición. Springer
- Arim M., Abades S.R., Laufer G., Loureiro M. & P.A. Marquet (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119, 147-153.
- Arim M., Berazategui M., Barreneche J.M., Ziegler L., Zarucki M. & S.R. Abades (2011). Determinants of density- body size scaling within food webs and tools for their detection. *Advances in Ecological Research*, 45, 1-43.
- Begon M, Townsend C.R. & J.L. Harper (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4ta edición. Blackwell, Oxford, UK.
- Biggs J., Williams P.J., Whitfield M., Nicolet P. & A.Weatherby (2005). 15 years of pond assessment in Britain: Results and lessons learned from the work of Pond Conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 693-714.
- Blackburn T.M. & K.J. Gaston (1998). Some methodological issues in macroecology. *American Naturalist*, 151, 68–83.
- Blackburn T.M. & K.J. Gaston (1999). The relation between animal abundance and body size: a review of the mechanisms. *Advances in Ecological Research*, 28, 181–210.
- Blaustein L. & S.S. Schwartz (2001). Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*, 47, 303-312.
- Brose U. (2010). Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology*, 24, 28-34.
- Brown J.H. & J.F. Gilloly (2003). Ecological food webs: High quality data facilitate theoretical unification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100 (4), 1467-1468.
- Brown J.H., Gilloly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & G.B. West (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789.
- Calder W.A. (1996). *Size, function, and life history*. Courier Dover Publications. 448.

- Cardinale B.J. (2011). Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, 472, 86-89.
- Cohen J.E., Jonsson T. & S.R. Carpenter (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 1781-1786.
- Cohen J.E. & S.R. Carpenter (2005). Species' average body mass and numerical abundance in a community food web: statistical questions in estimating the relationship. En: *Dynamic Food Webs - Multispecies Assemblages, Ecosystem Development and Environmental Change*. de Ruiter P., Wolters V. & J. C. Moore. Academic Press. Chapter/Section 4.1.
- Condon M.A., Scheffer S.J., Lewis M.L. & S.M. Swensen (2008). Hidden Neotropical Diversity: Greater Than the Sum of Its Parts. *Science*, 320, 928-931.
- Damuth J. (1981) Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699-700.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., Michels E. & L. Brendonck (2005). Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 715-725.
- DeMott W.R. (1998). Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology*, 79, 2463-2481.
- Duffy J.E. (2002). Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99, 201-219.
- Duffy J.E., Cardinale B.J., France K.E., McIntyre P.B., Thébault E. & M. Loreau (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10, 522-538.
- Gaston K. J. & T.M. Blackburn (2000). *Pattern and Process in Macroecology*. Oxford: Blackwell Science.
- Hilborn R. & M. Mangel (1997). *The Ecological Detective: confronting models with data*. Princeton University Press. Princeton, N.J. 315.
- Hildrew A.G., Raffaelli D.G. & R. Edmonds-Brown (2007). *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

- Hooper D.U., Chapin F.S.III, Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J. & D.A. Wardle (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Jach M.A. & M. Balke (2008). Global diversity of water beetles (Coleoptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 419-442.
- Jennings S. & S. Mackinson (2003). Abundance-body mass relationships in size-structured food webs. *Ecology Letters*, 6, 971-974.
- Jonsson T., Cohen J.E. & S.R. Carpenter (2005). Food webs, body size, and species abundance in ecological community description. *Advances in Ecological Research*, 36, 2-84.
- Lampert W. & U. Sommer (2007). *Limnoecology. The Ecology of Lakes and Streams*. Oxford University Press, 2da edición, 336.
- Lanteri A.A., Suarez S.M. & M.G. Del Rio (2003). Tipos de Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) depositados en la colección entomológica del Museo de La Plata. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 62, 35-45.
- Laufer G., Arim M., Loureiro M., Piñeiro-Guerra J.M., Clavijo-Baquet S. & C. Fagúndez (2009). Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology*, 7(1), 77-86.
- Lawton J.H. (1989). What is the relationship between population density and body size in animals? *Oikos*, 55, 429-434.
- Lewis H.M., Law R. & A.J. McKane (2008). Abundance-body size relationships: the roles of metabolism and population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1056-1062.
- Loeuille N. & M. Loreau (2006). Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9, 171-178.
- Lombardo A. (1982). *Flora Montevidensis. Tomo I*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Lombardo A. (1983). *Flora Montevidensis. Tomo II: Gamopétalas*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.
- Lombardo A. (1984). *Flora Montevidensis. Tomo III: Monocotiledóneas*. Intendencia Municipal de Montevideo, Montevideo, Uruguay.

- Long Z.T., Steiner C.F., Krumins J.A. & P.J. Morin (2006). Species richness and allometric scaling jointly determine biomass in model aquatic food webs. *Journal of Animal Ecology*, 75, 1014-1023.
- Long Z.T., John F.B. & J.E. Duffy (2007). Biodiversity Mediates Productivity through Different Mechanisms at Adjacent Trophic Levels. *Ecology*, 88(11), 2821-2829.
- Lopretto E.C. & G. Tell (1995). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Ediciones del Sur.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91, 3–17.
- Loreau M. & A. Hector (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72–76.
- MacArthur R.H. & E.O. Wilson (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Marquet P.A., Navarrete S.A. & J.C. Castilla (1990). Scaling population density to body size in rocky intertidal communities. *Science*, 250, 1125-1127.
- Marquet P.A., Navarrete S.A. & J.C. Castilla (1995). Body size, population density, and the Energetic Equivalence Rule. *Journal Of Animal Ecology*, 64, 325-332.
- Marquet P.A. & M.L. Taper (1998). On size and area: patterns of mammalian body size extremes across 25 landmasses. *Evolutionary Ecology*, 12, 127-139.
- Marquet P.A., Quiñones R.A., Abades S., Labra F., Tognelli M., Arim M. & M. Rivadeneira (2005). Scaling and power-laws in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 1749-1769.
- Marvaldi A.E., Sequeira A.S., O'Brien C.W. & B.D. Farrell (2002). Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification?. *Systematic Biology*, 51(5), 761-785.
- Marvaldi A.E. & A.A. Lanteri (2005). Clave de taxones superiores de gorgojos sudamericanos basada en caracteres de los adultos (Coleoptera, Curculionoidea). *Revista Chilena de Historia Natural*. 78, 65-87.
- McKenna D.D., Sequeira A. S., Marvaldi A.E., Farrell B.D. (2009). Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 106 (17), 7083-7088.

- McNab B.K. (2002). *The physiological ecology of vertebrates*. Cornell University Press, New York.
- Naeem S., Thompson L.J., Lawler S.P., Lawton J.H. & R.M. Woodfin (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Naeem S., Chapin III F.S., Costanza R., Ehrlich P.R., Golley F.B., Hooper D.U., Lawton J.H., O'Neill R.V., Mooney H.A., Sala O.E., Symstad A.J., and D. Tilman (1999) Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology 4*. Ecological Society of America. Washington D.C., USA.
- Nee S., Read A.F., Greenwood J.J.D. & P.H. Harvey (1991). The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351, 312-313.
- Oberprieler R.G., Marvaldi A.E. & R.S. Anderson (2007). Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa*, 1668, 491-520.
- Oertli B., Auderset J.D., Castella E., Juge R., Cambin D., Lachavanne J.B. (2002). Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation*, 104, 59–70.
- Petchey O.L., Long Z.T. & P.J. Morin (2007). The consequences of body size in model microbial systems. 245-265. En: Hildrew A., Raffaelli D. & R. Edmonds-Brown (eds.) *Body size; The structure and function of aquatic ecosystems*. Symposium of the British Ecological Society. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Peters R.H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- R Development Core Team (2007). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reuman D.C., Mulder C., Raffaelli D. & Cohen J.E. (2008) Three allometric relations of population density to body mass: Theoretical integration and empirical tests in 149 food webs. *Ecology Letters*, 11, 1216-1228.
- Root R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats – fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43, 95-124.
- Rosenzweig M.L. (1995). *Species Diversity in Time and Space*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

- Russo S.E., Rovinson, S.K. & J. Terborgh (2003). Size-abundance relationships in an Amazonian bird community: implications for the energetic equivalence rule. *American Naturalist*, 161, 267-283.
- Thompson R.T. (1992). Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups. *Journal of Natural History*, 26 (4), 835-891.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. & E. Siemann (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.
- Tilman D., Lehman C.L. & K.T. Thomson (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical Considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 94, 1857-1861.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D., T. Mielke & C. Lehman (2001). Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.
- Warren P.H. (2005). Wearing Elton's wellingtons: the importance of body size in food webs. En: de Ruiter P.C. , Walters V. & J.C. Moore (ed.) *Dynamic food webs*. Elsevier.
- White E.P., Morgan Ernest S.K., Kerkhoff A.J. & B.J. Enquist (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(6), 323-330.
- Williams C.B. (1964). *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. Academic Press, London.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A. & P.H. Warren (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 402-409.
- Woodward G. & Warren P.H. (2007). Body size and predatory interactions in freshwaters: scaling from individuals to communities. En: Edmonds-Brown V, Raffaelli D. & A. Hildrew (ed.). *Body size in aquatic communities*. Cambridge University Press.