

---

# *Paisaje, Percepción y Biodiversidad*

Tesis de Maestría - PEDECIBA 2018

Sub-Área: Ecología y Evolución

Lic. Esteban Ortiz

Orientador: Dr. Matías Arim

Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias  
Departamento de Ecología Teórica y Aplicada, Centro  
Universitario Regional Este (CURE)

Universidad de la República

Julio 2018

## ÍNDICE

<b>I. RESUMEN</b> .....	4
<b>II. MARCO TEÓRICO</b> .....	6
II.i Desde comunidades locales a meta-comunidades: evolución conceptual.....	6
II.ii Mecanismos meta-comunitarios modeladores de la diversidad .....	8
II.iii Estructura de redes metacomunitarias y diversidad: avances teóricos y limitaciones empíricas .....	13
II.iv Percepción taxa-específica como aproximación para superar limitaciones empíricas....	15
<b>III. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b> .....	17
<b>IV. OBJETIVOS</b> .....	18
iv.i Objetivo general .....	18
iv.ii Objetivos específicos .....	18
<b>V. METODOLOGÍA</b> .....	19
v.i Sistema de estudio: metacomunidad de charcos temporales .....	19
v.ii Determinación de las Redes de Flujo .....	22
v.iii Estimación de métricas de estructura de redes de flujo .....	24
v.iv Efectos de la estructura metacomunitaria sobre los patrones de diversidad.....	26
v.iv.i Estimación de métricas de diversidad $\alpha$ , $\beta$ y $\gamma$ .....	26

v.iv.ii Relación estructura metacomunitaria-diversidad .....	26
<b>VI. RESULTADOS .....</b>	<b>27</b>
vi.i Redes de Flujo.....	27
vi.ii Métricas de estructura de redes de flujo .....	27
vi.iii Relación estructura metacomunitaria-diversidad .....	28
<b>VII. DISCUSIÓN .....</b>	<b>31</b>
vii.i Contribución al avance empírico .....	32
vii.ii Relación densidad de conexiones-diversidad .....	33
vii.iii Interacción densidad de conexiones-tamaño corporal .....	39
<b>XIX. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	<b>41</b>
<b>X. PERSPECTIVAS .....</b>	<b>43</b>
<b>XI. REFERENCIAS .....</b>	<b>45</b>
<b>XI. MATERIAL SUPLEMENTARIO.....</b>	<b>57</b>

## I. RESUMEN

Estudios teóricos y empíricos indican que la red metacomunitaria es un importante determinante de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Sin embargo, las evaluaciones en sistemas reales involucrando gradientes de estructura metacomunitaria (conectividad, fragmentación y alcance) son limitados. Esto se debe a la poca disponibilidad de datos que capturen este tipo de gradientes. La existencia de diferencias en la percepción de un mismo paisaje por especies con distintos patrones de movilidad, está emergiendo como un interesante abordaje para el análisis empírico de la conexión entre la estructura de la red metacomunitaria y los patrones de diversidad asociados. En este contexto, la presente tesis evaluó la asociación entre la estructura de la red metacomunitaria y la diversidad alfa, beta y gamma. Para esto se estimaron redes metacomunitarias taxón-dependiente para 11 órdenes de animales que habitan un sistema de charcos temporales. Se detectó una asociación positiva y consistente entre los tres patrones de diversidad con la densidad de conexiones entre charcos, métrica que da cuenta de la conectividad de la red metacomunitaria. Sin embargo, también se detectó para todas las métricas de diversidad una interacción significativa entre la densidad de conexiones y el tamaño corporal promedio de los taxa. Esta interacción indicó que la importancia de la densidad de conexiones disminuye con el tamaño corporal de los organismos. Es así que la estructura de la red metacomunitaria determina la diversidad de los organismos más pequeños del sistema de estudio pero no así la de los grandes. Estos resultados apoyan las predicciones teóricas disponibles para la diversidad alfa y gama pero no para la diversidad beta, al no detectar el efecto homogeneizador que la dispersión tiene sobre la composición local de especies. Notablemente, este aumento en la diversidad beta con la dispersión

no es predicho por ningún modelo teórico pero ha sido reportado recientemente en datos empíricos, probablemente asociado a un aumento de la contingencia histórica en el ensamblaje de las comunidades locales. Este patrón también puede originarse por las diferencias en las tasas de dispersión entre especies. Cuando la dispersión promedio es baja, las especie con tasas de dispersión relativas más altas pueden colonizar varios parches generando bajos niveles de diversidad beta. A mayores tasas de dispersión, el aumento tanto en el efecto de prioridad entre especies funcionalmente similares como en la magnitud del arreglo de especies entre especies funcionalmente diferentes podría determinar la diferenciación de las comunidades y el aumento en la diversidad beta. Modelos y experimentos novedosos deberían considerar el balance entre el rol homogeneizador y diferenciador de la migración sobre la diversidad beta, así como los cambios en los mecanismos metacomunitarios dominantes en función del tamaño corporal de las especies.

## **II. MARCO TEÓRICO**

### **II.i Desde comunidades locales a meta-comunidades: evolución conceptual**

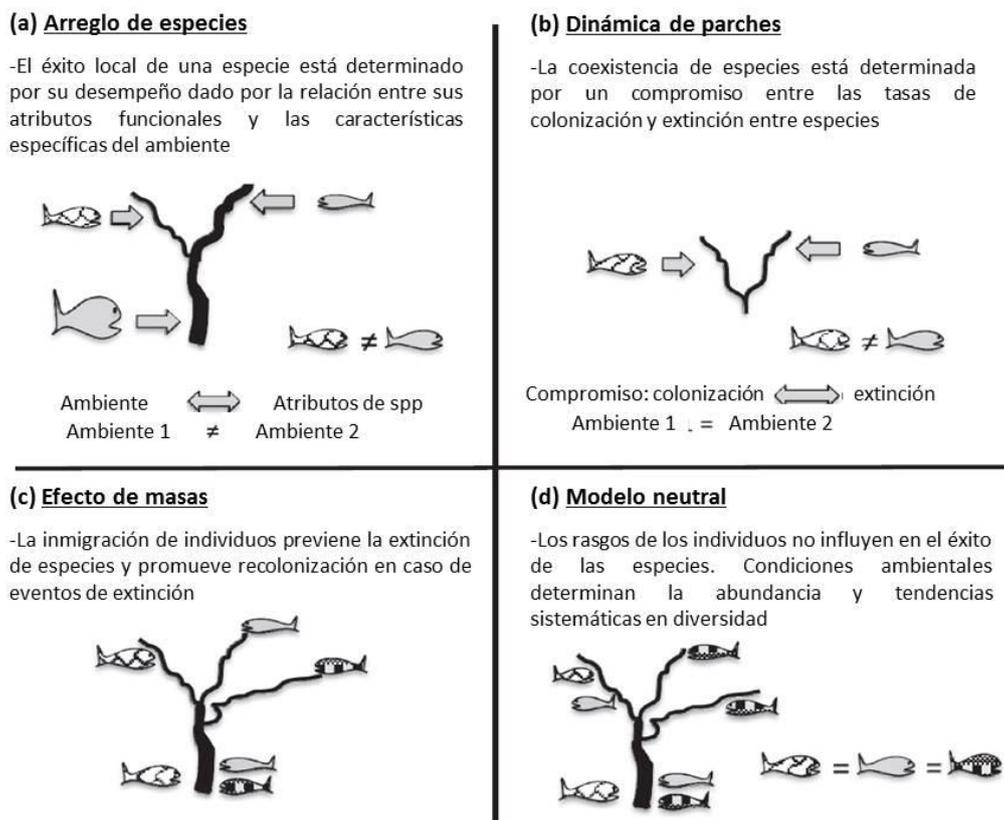
Uno de los principales objetivos históricos de la Ecología de Comunidades ha sido dilucidar los mecanismos y procesos que rigen los patrones de diversidad (Leibold et al. 2004). Durante la segunda mitad del siglo XX, las principales teorías y modelos propuestos se centraron en el rol preponderante de procesos a escala local como determinantes de la riqueza de especies (Paine 1966, MacArthur y Levins 1967, Pianka 1972, 1974). En este sentido, teorías clásicas de competencia (MacArthur y Levins 1967, Pianka 1972, 1974, Rosenzweig 1995, Chesson 2000), depredación (Paine 1966), mutualismo (Bertness y Callaway 1994) y efectos ambientales (Connell 1978), desde sus raíces hasta finales del siglo XX remarcaron la importancia de las interacciones inter-específicas locales y de la heterogeneidad ambiental como los modeladores de la diversidad (Mouquet y Loreau 2002, Leibold y Chase 2018). Esto lleva a considerar a las comunidades locales como principal objeto de estudio, modelándolas en forma de entidades puntuales relativamente cerradas y aisladas entre sí (Leibold et al. 2004). Sin embargo, tempranos trabajos teóricos (MacArthur y Levins 1967, Levins 1969) y empíricos (Huffaker 1958, Huffaker et al. 1969) sugerían un papel central al movimiento de los organismos en el paisaje. Esta visión ha ganado importante terreno en los últimos años con la Teoría Neutral Unificada de Biodiversidad y Biogeografía (Hubbell 2001, Rosindell et al. 2011) y la posterior consolidación de la Teoría de Metacomunidades (Holyoak et al. 2005, Borthagaray et al. 2015a, Leibold y Chase 2018). Este nuevo marco conceptual incorpora la importancia de procesos ecológicos y ambientales operantes a una escala supra-local

(regional) para dar cuenta de la estructura comunitaria, resaltando la conexión entre comunidades como piedra angular en la determinación de la riqueza específica local (Logue et al. 2011). Esta conectividad implica una dinámica de dispersión entre las comunidades locales (parches) por medio de flujos de individuos provenientes de cada una de ellas. Así, se introduce el concepto de meta-comunidad como una entidad compuesta por varias comunidades locales conectadas por flujos de individuos (Hanski y Gilpin 1991, Hubbell 2001, Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011).

Una perspectiva meta-comunitaria puede considerarse como una extensión del concepto clásico de meta-poblaciones (Hanski y Gilpin 1991, Leibold et al. 2004). En ella se vincula teorías tanto comunitarias como biogeográficas, estableciendo una asociación explícita entre la riqueza de cada comunidad y un pool de especies regional a través de flujos de individuos migrantes (Borthagaray et al. 2015a). En función de esto, se reconocen cuatro grandes mecanismos no excluyentes que determinarían los patrones de biodiversidad: (i) arreglo de especies (SS); (ii) dinámica de parches (PD); (iii) efecto de masas (ME); y (iv) dinámicas neutrales (ND) (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011) (Figura 1). De forma complementaria, estos mecanismos reúnen conceptos provenientes tanto de las teorías clásicas (i.e. ensamblaje de especies mediado por selección de atributos, segregación de nicho, efecto de masa) como de las más novedosas (i.e. neutralidad) para explicar los patrones de diversidad local.

## II.ii Mecanismos meta-comunitarios modeladores de la diversidad

El *arreglo de especies* (Figura 1a) supone que la ocurrencia local se explica principalmente por diferencias en los desempeños de las especies entre comunidades locales (Mouquet y Loreau 2003, Leibold et al. 2004). Establece que la capacidad de reclutamiento y crecimiento de una especie está dada por la combinación de sus rasgos y que el desempeño de dicha combinación varía entre especie según el lugar específico donde habita (Logue et al. 2011). Asume que los distintos ambientes tienen condiciones específicas, quedando cada comunidad conformada por aquellas especies



**Figura 1** Principales mecanismos planteados por la Teoría de Metacomunidades para explicar la coexistencia de especies y patrones de diversidad (tomado y modificado de Borthagaray et al. 2015a).

con la mejor relación ambiente-desempeño (Mouquet y Loreau 2002, 2003, Leibold et al. 2004). En este sentido, la diversidad regional dependerá del grado de heterogeneidad entre parches (Mouquet y Loreau 2002, 2003). Este mecanismo también incorpora la necesidad de cierto flujo de migrantes entre parches que asegure el reclutamiento de las especies, pero cuya intensidad no borre/contrarreste la relación ambiente-desempeño (Leibold et al. 2004). De esta forma se espera que: (i) la selección de especies sea un mecanismo estructurador en un escenario con bajas tasas de migración entre parches; y (ii) su efecto disminuya a medida que esta aumenta (pudiendo ser sustituido por el efecto de masas) (Borthagaray et al. 2015a).

La *dinámica de parches* (Figura 1b) es un mecanismo que parte del modelo de dinámica de ocupación de parches (Levins 1969) para explicar la coexistencia de especies. Supone un set de parches idénticos y un compromiso entre dos tipos de rasgos: los asociados a la capacidad de colonización de ambientes deshabitados y los asociados con la habilidad de defender un parche de futuros migrantes (i.e. competencia) (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011, Borthagaray et al. 2015a). En base a esto, si se clasifican a las especies según sus capacidades de competencia y dispersión, aquellas que sean competitivamente inferiores solo podrán subsistir en los ambientes donde no estén presentes las especies más competitivas. Agregando el efecto que tiene el aislamiento comunitario sobre la tasa de migración (donde un mayor aislamiento implica menor colonización) (MacArthur y Wilson 1967, Economo y Keitt 2010, Altermatt et al. 2013), la dinámica de parches genera dos predicciones: (i) las especies con menor capacidad de competencia tendrán una mayor dispersión que les permita acceder a aquellos sitios en donde los competidores dominantes no estén presentes o la tasa de extinción de éstos sea mayor que la de los primeros; (ii)

dependiendo si el aislamiento de las comunidades afecta más a competidores dominantes o subordinados este puede promover o comprometer la coexistencia (Borthagaray et al. 2015a).

El *efecto de masas* (Figura 1c) es un mecanismo meta-comunitario que también se extiende de dos conceptos provenientes de modelos típicamente meta-poblacionales: dinámica fuente-sumidero y efecto rescate (Borthagaray et al. 2015a). Una dinámica fuente-sumidero implica flujos de individuos desde poblaciones situadas en ambientes más favorables (poblaciones fuente) hacia poblaciones ubicadas en parches de menor calidad (poblaciones sumidero) (Shmida y Wilson 1985, Hanski 1998). Esta inmigración genera una disminución en la probabilidad de extinción local conocida como efecto rescate (Gotelli 1991). De esta forma, el efecto de masas se define como un mecanismo que, a partir de flujos de migrantes desde comunidades que actúan como fuente hacia comunidades sumidero, mantiene (o aumenta) la riqueza local de especies al reducir la probabilidad de extinción de las distintas poblaciones y permitir la recolonización en el caso de que se hayan extinto (Mouquet y Loreau 2002, Borthagaray et al. 2015a). Las predicciones asociadas establecen que: (i) a mayor grado de centralidad comunitaria (menor aislamiento) la magnitud del efecto rescate también será mayor (producto del aumento en las tasas de inmigración); (ii) comunidades más centrales tendrán mayor diversidad alfa; (iii) una alta intensidad en el efecto de masas producirá una disminución en la diversidad beta (Borthagaray et al. 2015a). Sin embargo, si el mismo flujo que permite el efecto de masa es muy intenso es esperable una reducción en la diversidad local y regional, producto de la dominancia local de aquellas especies superiores en términos de competencia y depredación (Leibold et al. 2004).

A diferencia de los mecanismos anteriores, una *dinámica neutral* establece que los rasgos a nivel específico no influyen en la selección de especies componentes de una comunidad, siendo la migración y especiación los factores clave en la riqueza local (Hubbell 2001, Leibold et al. 2004, Rosindell et al. 2011) (Figura 1d). Así, los individuos son modelados con idéntica probabilidad de supervivencia y reproducción (i.e. procesos demográficos estocásticos) independientemente del sitio o la especie (Hubbell 2001). Los mecanismos con base neutral pueden incluir tanto dinámicas de competencia como efectos asociados a perturbaciones y estructura del paisaje (e.g. Teoría de Biogeografía de Islas), siempre y cuando se mantenga el supuesto antes mencionado (Hubbell 2001). Las dinámicas neutrales y la selección de especies pueden considerarse como los extremos de un continuo de procesos operantes (con efectos combinados) que dan cuenta de la riqueza comunitaria local (Tillman 2004, Cadotte 2006, Adler et al. 2007, Matthews y Whittaker 2014, Loranger et al. 2018). Dado un gradiente de aislamiento, en aquellos escenarios donde la intensidad de inmigración sea suficiente como para contrarrestar la relación ambiente-desempeño, es esperable una dinámica neutral frente a una selección mediada por atributos y viceversa (Borthagaray et al. 2015a). Las principales predicciones meta-comunitarias en relación al papel de la neutralidad establecen que: (i) una mayor centralidad determina un aumento en el efecto de masas, disminuye la selección rasgo-dependiente y favorece entonces una dinámica neutral a nivel de la comunidad local; (ii) al aumentar el grado de aislamiento disminuye la diversidad alfa y la tasa de recambio de especies, y aumenta la diversidad beta espacial; (iii) dado un gradiente de aislamiento (dispersión), las comunidades más alejadas tenderán a ser una sub-muestra anidada de las comunidades más centrales. Un aspecto importante a tener en cuenta para que

una dinámica neutral opere a escala local, es la necesidad de que a nivel meta-comunitario se den procesos mediados por selección de nichos que garanticen flujos de migrantes desde sitios fuente hacia comunidades sumidero (Borthagaray et al. 2015a).

Los distintos mecanismos planteados representan cuatro escenarios no excluyentes y es poco probable que todas las especies del pool estén sometidas al mismo tipo de dinámica (Urban y Keitt 2001, Mouquet y Loreau 2002, Borthagaray et al. 2015b). En este sentido, es de esperar que los cuatro paradigmas modelen la estructura local (Logue et al. 2011, Mortiz et al. 2013) y meta-comunitaria abarcando diferentes escalas y taxas (Leibold et al. 2004). Por último, debe destacarse que los distintos modelos conceptuales y formales que han sido planteados hacen predicciones consistentes en relación al efecto del flujo de individuos entre comunidades sobre los patrones de diversidad. Específicamente, la diversidad alfa tendería a presentar un patrón en joroba en el gradiente de flujo, mientras que la diversidad beta tendería a disminuir monotónicamente (Mouquet y Loreau 2002, 2003, Vanschoenwinkel et al. 2007, Brow y swan 2010, Pillai et al. 2011, Heino et al. 2015, Grainger y Gilbert 2016, Mogui y Kondoh 2016).

## **II.iii Estructura de redes metacomunitarias y diversidad: avances teóricos y**

### **limitaciones empíricas**

Otro foco actual de mayor atención en ecología de comunidades es el efecto que tiene la estructura de las redes metacomunitarias sobre la estructura de las comunidades (Turner et al. 2001, Cadotte 2006, Economo y Keitt 2010, Borthagaray et al. 2012, Carrara et al. 2012, Altermatt 2013, Altermatt et al. 2013, Thompson et al. 2017, Hill et al. 2017), y cómo esto afecta a su vez a los patrones de diversidad local (alfa - $\alpha$ -), inter-local (beta - $\beta$ -) y regional (gamma - $\gamma$ -) (Whittaker 1960). Existen varios estudios que resaltan la importancia de la estructura de la red metacomunitaria sobre la diversidad. Por ejemplo, sistemas con el mismo número de comunidades locales e igualmente conectadas pero organizadas de forma aleatoria o dendríticas, pueden presentar patrones de diversidad contrastantes (Economo y Keitt 2008, 2010, Carrara et al. 2012, Arim et al. 2016).

En términos generales, la estructura de una red puede definirse a partir de su conectividad, alcance y fragmentación (Bodin y Norberg 2007). La conectividad es una medida de la cantidad relativa de conexiones (flujo de individuos) entre las comunidades que conforman a la metacomunidad (Urban y Keitt 2001, Minor y Urban 2008). El alcance refiere a qué tan fácil es circular a través de la red (Minor y Urban 2008) y la fragmentación indica su compartimentalización (Newman y Girvan 2004). Estas características están fuertemente asociadas a la configuración de las comunidades en términos de su arreglo espacial (Turner et al. 2001). Esto a su vez determina la centralidad de las comunidades en relación a su proximidad o aislamiento respecto a las otras comunidades del sistema (Urban y Keitt 2001, Borthagaray et al.

2015a). La estructura de una red metacomunitaria influye en la movilidad de los individuos afectando su dispersión, tasas de colonización y reclutamiento (Mouquet y Loreau 2002, Carrara et al. 2012). Así mismo, se ha propuesto que el patrón de dispersión determinaría la importancia relativa de procesos de ensamble mediado por nicho o neutralidad (Brown y Swan 2010, Borthagaray et al. 2015a, Heino et al. 2015).

La Teoría de Metacomunidades ha experimentado un desarrollo teórico vertiginoso generando numerosas hipótesis y predicciones. Sin embargo, el avance empírico en esta área presenta limitaciones significativas, lo cual ha sido repetidamente resaltado por diversos autores (Driscoll y Lindenmayer 2009, Logue et al. 2011, Grainger y Gilbert 2016, Hill et al. 2017). Específicamente, a pesar de realizar predicciones claras sobre el efecto esperado de la dispersión sobre la diversidad, pocos estudios empíricos evalúan predicciones y supuestos básicos de la teoría (Logue et al. 2011; Vannette y Fukami 2017). A pesar de haberse duplicado entre el 2011 y el 2016 el número de estudios experimentales en relación a la teoría de metacomunidades, la implementación de la mayoría de los experimentos ha fallado en la incorporación de los supuestos teóricos (Grainger y Gilbert 2016). Notablemente, de 50 estudios experimentales muy pocos de ellos consideraron heterogeneidad en las condiciones ambientales entre comunidades, diferencias en las capacidades de dispersión entre especies y en la estructura inicial en las comunidades (Grainger y Gilbert 2016). Esto es sorprendente, debido a que las predicciones de la teoría se basan en estas tres fuentes de heterogeneidad, lo cual limita considerablemente el alcance de los experimentos reportados.

En la misma línea, a pesar de la fuerte evidencia sobre el papel central de la estructura de la red metacomunitaria sobre los patrones de diversidad, solo cinco de los 50 estudios consideró este aspecto (Grainger y Gilbert 2016). De hecho, cuando este punto ha sido considerado típicamente involucra dos niveles de tratamiento, como ser redes dendríticas (ríos) versus redes aleatorias u homogéneas (lattice) (Carrara et al. 2012). Tanto en abordajes experimentales como en estudios comparativos, la capacidad de contar con gradientes de estructura de red metacomunitaria, con taxonomías y colectas comparables, podría considerarse casi utópico. En particular, no existe información empírica sobre gradientes de diversidad y de estructura de redes metacomunitarias con los cuales explorar su relación causal. Gradientes de estructura de redes metacomunitarias son difíciles de obtener incluso en condiciones de laboratorio y los datos obtenidos en campo incluyen muchas fuentes de ruido al combinar información obtenida de diferentes ecosistemas, ensambles de especies, historias biogeográficas, rasgos funcionales, métodos de muestreo y condiciones ambientales (Logue et al. 2011, Grainger y Gilbert 2016).

#### **II.iv Percepción taxa-específica como aproximación para superar limitaciones empíricas**

Utilizar las diferencias en percepción que distintos taxa tienen sobre un mismo paisaje para generar redes metacomunitarias taxón específicas está emergiendo como un importante herramienta para la evaluación empírica de predicciones teóricas (Keitt et al. 1997, Urban y Keitt 2001, Borthagaray et al. 2014a, 2015b, Jones et al. 2015). El pool de especies que conforman la metacomunidad típicamente está constituido por

organismos con capacidades y estrategias de dispersión diferentes, asociadas a combinaciones de atributos particulares (Leibold et al. 2004, Vanschoenwinkel et al. 2007, Loreau 2010, Borthagaray et al. 2015a, Jones et al. 2015, Coux et al. 2016). En función de esto, diferentes taxa dentro de una misma metacomunidad tendrán percepciones distintas de un mismo paisaje asociadas principalmente a su tamaño corporal, siendo las escalas espaciales y mecanismos que afecten su viabilidad también diferentes (Urban y Keitt 2001, Vanschoenwinkel et al. 2007, Borthagaray et al. 2012, De Bie et al. 2012, Borthagaray et al. 2015a, Jones et al. 2015, Soininen 2016). Esta percepción taxón-dependiente del paisaje ha sido exitosamente utilizada para detectar el efecto de diferentes tasas de dispersión sobre patrones de diversidad (Vanschoenwinkel et al. 2007, Borthagaray et al. 2015a, Jones et al. 2015). De esta forma, la utilización de la percepción diferencial de un mismo paisaje por diferentes taxa que conforman la metacomunidad representa una aproximación prometedora para generar un cuerpo teórico más robusto, bien enraizado en datos empíricos (Marquet et al. 2014).

### III. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

La estructura de la red metacomunitaria está determinada por la capacidad de dispersión del pool de especies, típicamente asociada al tamaño corporal de los organismos. Esta red representa el flujo de individuos que llega a las comunidades locales favoreciendo el reclutamiento de especies y el efecto rescate. Esto produce un aumento en la diversidad local (alfa) y una disminución de la diversidad beta al aumentar la similitud entre comunidades. Sin embargo, cuando el flujo es relativamente alto homogeniza el conjunto de comunidades promoviendo la dominancia de especies competitivamente superiores a nivel metacomunitario en las comunidades locales. Esto produce una caída en la diversidad local y una mayor homogeneización entre las comunidades (menor diversidad beta). Dependiendo del balance entre la caída en la diversidad beta y un patrón en joroba de la diversidad alfa, la diversidad regional (gamma) podrá seguir un patrón en joroba o monotónico decreciente.

#### Predicciones

- i) La diversidad local presentará una asociación en joroba con las métricas de redes metacomunitarias asociadas al flujo de individuos (alcance, fragmentación y conectividad)
  
- ii) La diversidad beta presentará una asociación monotónica y negativa con las métricas de redes asociadas a flujo de individuos.

iii) La diversidad gamma podrá presentar una asociación negativa o en joroba con las métricas de flujo de redes.

iv) La distancia a la cual dos comunidades se ven mutuamente afectadas en su estructura aumenta con el tamaño corporal de las especies involucradas.

#### **IV. OBJETIVOS**

##### **iv.i Objetivo general**

Evaluar el efecto de la estructura de las redes metacomunitarias, potencialmente determinada por el tamaño corporal de los organismos, sobre los patrones de biodiversidad alfa, beta y gamma.

##### **iv.ii Objetivos específicos**

1. Determinar las potenciales percepciones del paisaje (redes metacomunitarias) para los taxa de animales presentes en el sistema de estudio.

2. Evaluar el efecto que tiene la estructura de las redes metacomunitarias, considerando métricas que reflejan su alcance, fragmentación y conectividad, sobre los patrones de diversidad alfa, beta y gamma.

3. Analizar el efecto del tamaño corporal y su interacción con la estructura de las redes metacomunitarias sobre los patrones de diversidad alfa, beta y gamma

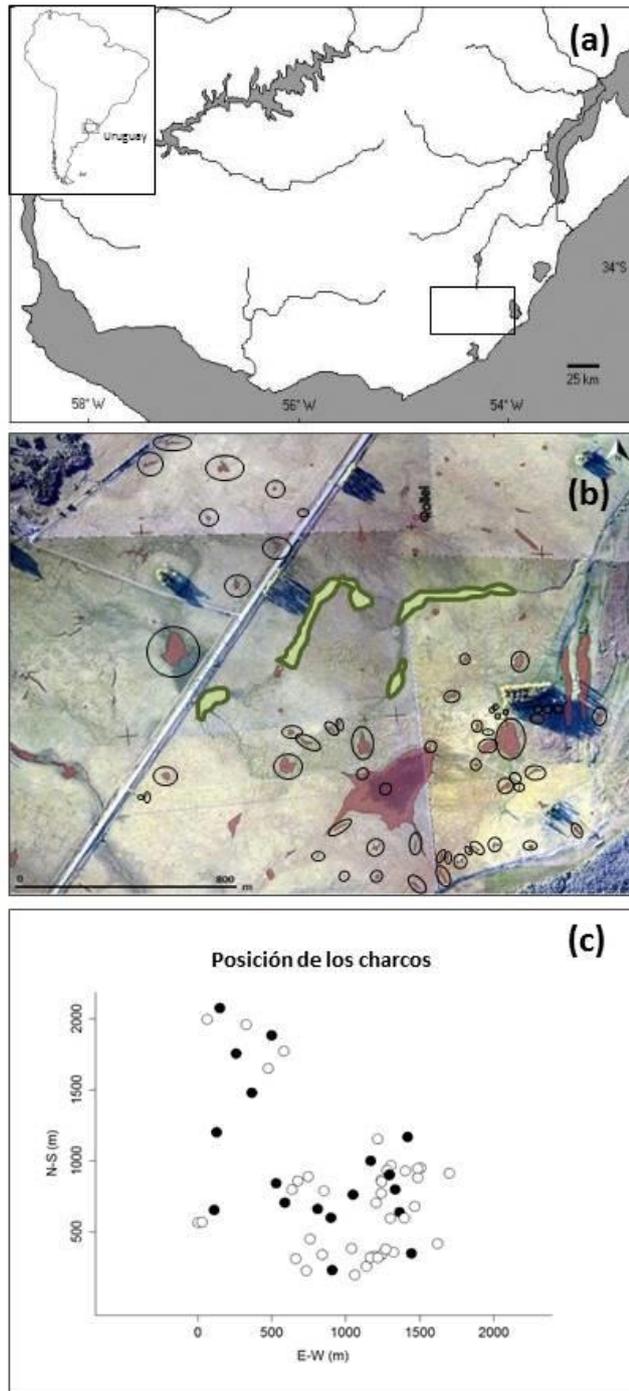
## **V. METODOLOGÍA**

### **v.i Sistema de estudio: metacomunidad de charcos temporales**

El sistema de estudio consiste en una metacomunidad compuesta por 58 charcos temporales naturales ubicados sobre una región de pradera en la base de la cuenca de la Laguna de Castillos (34°25'47"S, 53°98'10"W), departamento de Rocha, Uruguay (Arim et al. 2011) (Figura 2). Los charcos temporales consisten en cuerpos de agua efímeros formados a partir de depresiones en el suelo durante la estación lluviosa (cuando el aporte de agua pluvial supera la tasa de pérdida por evaporación), secándose en la primavera. Todos los charcos han mantenido la misma posición desde al año 2005 hasta ahora presentando una estructura espacial estable en el tiempo, y cubren un gradiente amplio de condiciones ambientales asociado con sus dimensiones físicas (desde 13 m<sup>2</sup> to 66378 m<sup>2</sup>; ver Material Suplementario, Tabla 1).

Una de las características más destacables de los charcos es la gran biodiversidad que presentan, la cual se compone de aproximadamente 100 especies de plantas macrófitas, 200 de macro-invertebrados (representando 22 órdenes y 76 familias), 5 especies de peces y 5 de anfibios (Arim et al. 2011). Cada charco representa

una comunidad local con límites claramente definibles. Sin embargo, eventos esporádicos de inundación pueden ocurrir provocando una conexión directa entre ellos (Borthagaray et al. 2015b). Así, los charcos temporales se conectan por flujos de individuos a través de dispersión tanto pasiva (i.e. semillas y estructuras de resistencia) como activa (i.e. animales voladores y peces) conformando una metacomunidad (Cohen y Shurin 2003, Cottenie et al. 2003, Havel y Shurin 2004). Este sistema es reconocido como un modelo de estudio excepcional, ya que los charcos son logísticamente abarcables cubriendo amplios gradientes ambientales (Zarucki 2014).



**Figura 2** (a, b) Sistema de estudio compuesto por una metacomunidad de 58 charcos temporales (marcados con círculos) ubicados en el departamento de Rocha, Uruguay. Las áreas verdes corresponden a zonas inundables esporádicas que no conforman la metacomunidad. (c) Posición de los charcos. En negro se indican los charcos muestreados.

Este trabajo está basado en un evento de muestreo realizado en octubre del 2008, al final del hidroperíodo del sistema, cuando 18 de los 58 charcos estaban todavía con agua. Las muestras fueron tomadas con un calderín (15x20cm, 1mm de ancho de malla) por medio de un diseño estandarizado en donde cinco unidades muestrales fueron tomadas a puntos equidistantes a lo largo de los dos ejes ortogonales principales de cada charco. En aquellos charcos cuyos ejes presentaban un largo menor a 10m, las unidades muestrales se redujeron de forma que la distancia mínima entre dos muestras fuera 2m. Para los charcos con ejes mayores a 50m, se agregaron muestras siendo la separación entre ellas de 10m (Ziegler et al. 2014). Los individuos capturados fueron clasificados a la mayor resolución taxonómica posible, y se tomaron medidas de su largo, ancho y alto utilizando un calibre manual para estimar su biovolumen con la fórmula:  $V = \frac{4\pi}{3(largo*ancho*alto)}$ . De todos los órdenes que habitan el sistema, solo fueron considerados aquellos con un modo de vida acuático cuya riqueza estuviera representada por al menos tres especies (Material Suplementario, Tabla 2).

## **v.ii Determinación de las Redes de Flujo**

La red de flujo para un taxón se define como aquella que mejor representa su percepción del paisaje determinando los procesos espaciales que moldean el ensamble en cuestión (Borthagaray et al. 2015b). Una herramienta reconocida para analizar y cuantificar la estructura de las redes metacomunitarias y el grado de aislamiento (centralidad) de cada comunidad local asociado a la conexión del paisaje es la Teoría

de Grafos (Economio y Keitt 2010, Altermatt 2013, Borthagaray et al. 2015b). Un *grafo* se define como un conjunto de *nodos* o *vértices* conectados entre sí por *bordes* o *enlaces*. En la representación de las metacomunidades como grafos, cada comunidad local es un nodo y los enlaces reflejan cierto tipo de relación funcional entre ellas (i.e. dispersión) (Keitt et al. 1997, Urban y Keitt 2001, Economio y Keitt 2010).

La determinación de las redes de flujo para cada uno de los 11 taxa incluidos en este trabajo se realizó siguiendo lo propuesto por Borthagaray et al. (2015b) (Figura 3). Primero, a partir de la posición geográfica de los charcos y sus distancias euclidianas geográficas se generó un conjunto de 400 redes teóricas en base a un gradiente de 400 distancias umbrales de conexión entre nodos (e.g. 0m, 50m, 100m, etc.), obteniéndose una red por valor umbral (Figura 3a). Esto significa que la red teórica asociada a cada valor de conexión umbral se obtuvo uniendo solo aquellos pares de nodos posicionados a una distancia menor o igual a la distancia umbral, en donde a mayor distancia de conexión la red obtenida resulta más conectada. Lo importante a resaltar es que el conjunto de las 400 redes teóricas refleja un gradiente de conectividad metacomunitario obtenido a partir de un único sistema.

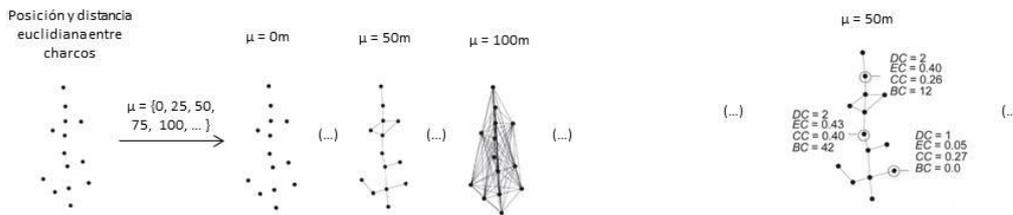
Segundo, para cada una de las 400 redes teóricas construidas se calculó la centralidad de cada nodo (charco) utilizando la métrica *grado* (Figura 3b) (Estrada y Bodin 2008). La centralidad de grado indica el número de charcos (conexiones) con los que un charco se conecta (Estrada y Bodin 2008, Economio y Keitt 2010).

El último paso en la determinación de las redes de flujo consiste en calcular el grado de correlación de Pearson ( $r$ ) entre los valores de centralidad de cada red teórica y la riqueza observada por taxón en cada charco (Figura 3c). Aquella red que maximice

el valor de correlación para un taxón dado será considerada como su red de flujo. A su vez, la distancia de conexión umbral asociada a cada red de flujo fue considerada como un proxi de la capacidad de dispersión de cada taxón en metros.

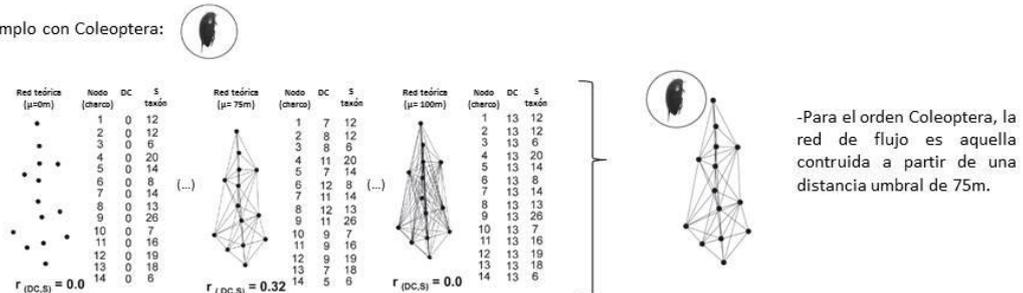
a) A partir de la posición espacial de los charcos y la distancia euclidiana entre ellos, se crean 400 redes teóricas usando un vector  $\mu$  compuesto por 400 distancias de conexión umbral

b) Para cada red teórica, se estima la centralidad de cada uno de los nodos utilizando cuatro métricas de centralidad: grado (DC), auto-vectorial (EC), cercanía (CC) e intermediación (BC)



c) Una vez estimada la centralidad para cada red teórica, se estima el coeficiente de correlación de Pearson entre el vector de centralidad de cada red y el vector de riqueza observado para cada uno de los taxa. La red que maximice el valor de correlación para un determinado taxón será considerada como su red de flujo

Ejemplo con Coleoptera:



**Figura 3** Metodología para determinar las redes de flujo asociadas a cada taxón (tomado y modificado de Borthagaray et al. 2015b).

### v.iii Estimación de métricas de estructura de redes de flujo

Para cada una de las 11 redes de flujo obtenidas se estimaron las siguientes métricas estructurales: i) *densidad de conexiones*, definida como el número de conexiones promedio por comunidad (grado promedio); ii) *distancia umbral de*

*conexión*, siendo la distancia a partir de la cual se define la red metacomunitaria (Urban y Keitt 2001, Borthagaray et al. 2015a); iii) *modularidad* estima el grado con que ciertas comunidades tienen mayor probabilidad de conectarse entre ellas que con otras comunidades de la red (Newman y Girvan 2004, Ramos-Jiliberto et al. 2012); iv) *número de componentes* es el número total de grupos aislados de comunidades conectadas, incluyendo parches desconectados considerados como grupos aislados; v) *diámetro* es la distancia más larga de todos aquellos caminos más cortos entre los pares de nodos de la red; vi) *largo característico* se define como el promedio de todos los caminos más cortos entre los pares de nodos; y (vii) *coeficiente de agrupamiento*, indica la probabilidad que dos comunidades estén conectadas cuando ambas están conectadas a una tercera (revisión en Minor y Urban 2008). Para determinar la modularidad, diámetro y largo característico de las redes de flujo el algoritmo requiere que la red esté conectada. Por lo tanto, para cada red de flujo, el componente más grande fue seleccionado y las métricas calculadas sobre este (Bodin y Norberg 2007).

Este conjunto de métricas define la conectividad (densidad de conexiones y distancia umbral de conexión), el alcance (diámetro, largo característico y coeficiente de agrupamiento) y la fragmentación (modularidad y número de componentes) de la red de flujo de cada taxón. Todas las métricas de estructura fueron calculadas usando el paquete *igraph* (Csárdi y Nepusz 2006) del software estadístico R (R Development Core Team 2008). Una vez estimadas se calculó el coeficiente de correlación de Pearson entre las métricas de estructura, y entre aquellas que presentaran una correlación mayor a 0,8 se incluyó únicamente la que presentara la interpretación biológica más intuitiva (Material Suplementario, Figura 1).

#### **v.iv Efectos de la estructura metacomunitaria sobre los patrones de diversidad**

##### **v.iv.i Estimación de métricas de diversidad $\alpha$ , $\beta$ y $\gamma$**

Debido a la alta variabilidad en abundancia entre los 11 órdenes, se estimó la diversidad alfa esperada por charco para un nivel de abundancia estandarizado de 40 individuos. Este abordaje fue determinado siguiendo las recomendaciones de Chao y Jost (2012), Chao et al. (2014) y Hsieh et al. (2016). Para esto se utilizó el paquete iNEXT (Hsieh et al. 2016) del software estadístico R (R Development Core Team 2008). Los métodos utilizados de interpolación y extrapolación permiten, para cada orden, obtener un valor de riqueza comparable entre charcos (Chao y Jost 2012, Chao et al. 2014).

Para cada orden se estimó la diversidad alfa promedio (número promedio de especies por charco) y diversidad gamma (número total de especies). La diversidad beta fue estimada a partir de la diversidad alfa promedio y diversidad gamma considerando la relación aditiva:  $\beta = \gamma - \bar{\alpha}$  (Jost et al. 2010, Chao y Jost 2012) entre ellas.

##### **v.iv.ii Relación estructura metacomunitaria-diversidad**

Una vez estimadas tanto las métricas de estructura de metacomunidad como las de diversidad para cada taxón seleccionado, se usaron modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la relación estructura-diversidad. También se incluyó en el análisis el tamaño corporal medio de cada orden como variable explicativa, considerando su interacción con las diferentes métricas de estructura. Se utilizó una

rutina de exploración de modelos completa, evaluando todos los modelos posibles con un máximo de dos variables independientes (McLeod y Xu 2014). Los modelos fueron ordenados por medio del criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson 2002). El mejor modelo seleccionado fue aquel con el menor valor de AIC (Hilborn y Mangel 1997), y se consideró una diferencia en dos unidades de AIC entre modelos como estadísticamente significativa (Burnham y Anderson 2002).

## **VI. RESULTADOS**

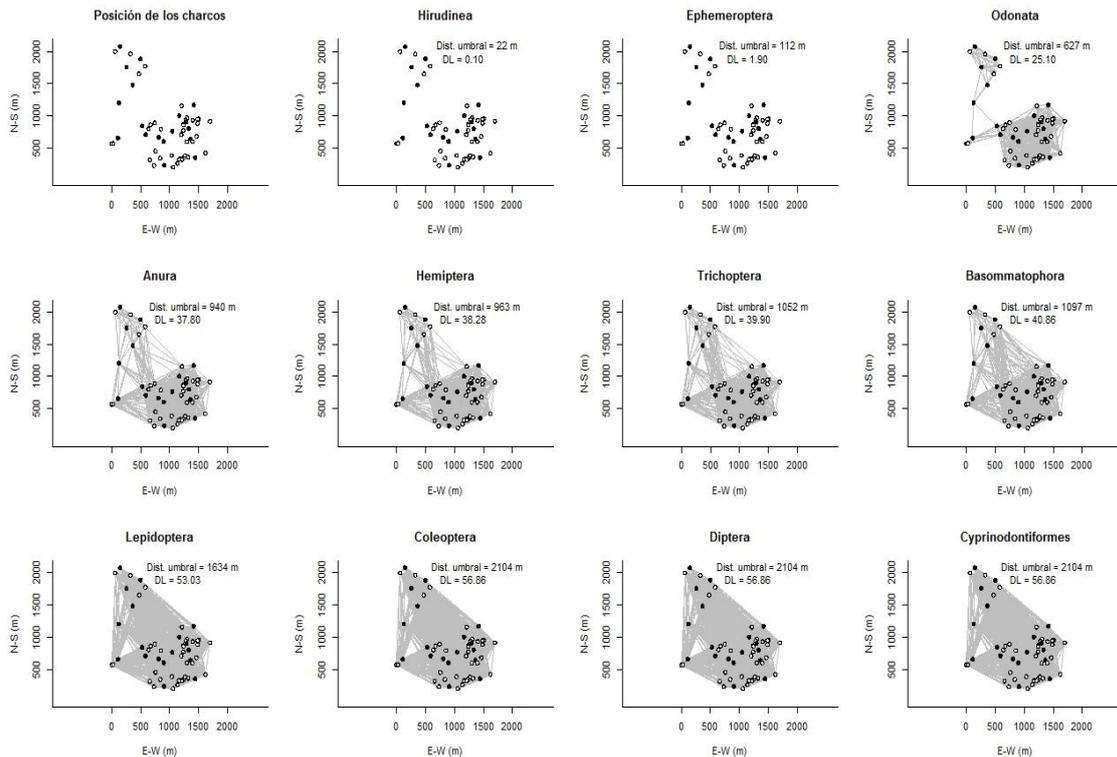
### **vi.i Redes de Flujo**

Las redes de flujo estimadas para los 11 órdenes variaron en su distancia de conexión umbral generando un gradiente en la conectividad de los charcos entre taxa (Figura 4). Las redes se tornaron más conectadas hacia mayores valores de distancia de conexión umbral, cuyo rango fue desde 22m generando una red completamente desconectada en el caso de Hirudinea, hasta 2104m determinando redes altamente conectadas para Coleoptera, Diptera y Cyprinodontiformes (Figura 4).

### **vi.ii Métricas de estructura de redes de flujo**

De entre todas las variables estructurales estimadas, el largo característico, el diámetro y el coeficiente de agrupamiento, así como la densidad de conexiones y

distancia de conexión umbral mostraron una correlación mayor a 0.8 (Material Suplementario: Figura 1). Consecuentemente, de todas estas, solo el largo característico y la densidad de conexiones fueron incluidas en el análisis.

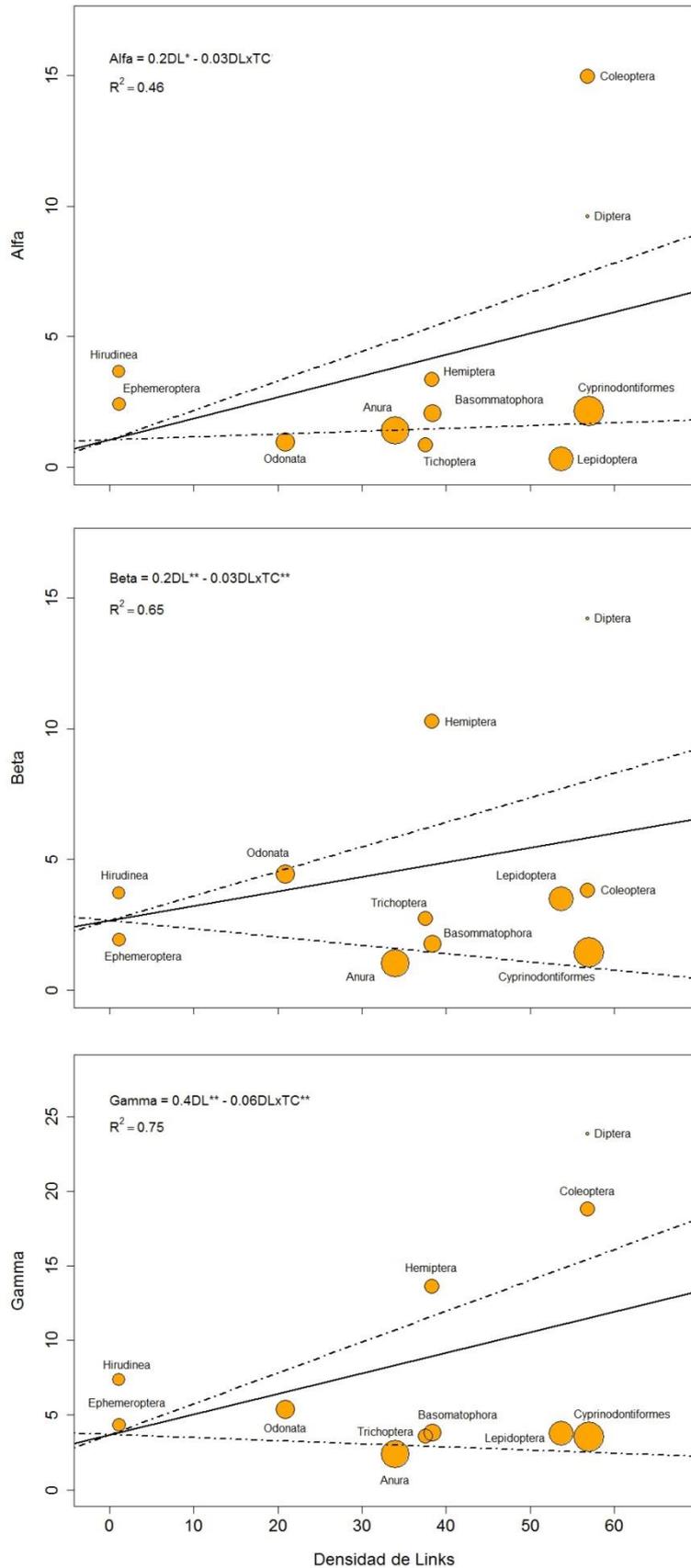


**Figura 4** Redes de flujo estimadas para los 11 órdenes analizados. Las redes están ordenadas por nivel de conectividad creciente, el cual refleja las diferentes percepciones que los taxa tendrían del mismo paisaje. Dist. umbral es la distancia de conexión umbral: todos los charcos que se encuentren a una distancia menor a esta son conectados. DL es la densidad de conexiones estimada para cada red metacomunitaria.

### vi.iii Relación estructura metacomunitaria-diversidad

Para los 11 órdenes analizados, la densidad de conexiones estuvo consistentemente asociada de forma positiva y significativa con la diversidad alfa, beta

y gamma (Figura 6, Material Suplementario: Tabla 3). A su vez, para las tres métricas de diversidad, se detectó una interacción significativa entre el efecto de la densidad de conexiones y el tamaño corporal promedio de los taxa (Figura 6, Material Suplementario: Tabla 3). Esta interacción indica que, mientras la diversidad de los taxa con tamaños corporales pequeños está positivamente asociada con la densidad de conexiones (Figura 6, círculos pequeños), esta relación no se detecta para aquellos taxa con grandes tamaños corporales (Figura 6, círculos grandes).



**Figura 6** Efecto de la densidad de conexiones (DL) sobre la diversidad alfa promedio (a), beta (b) y gamma (c) y su interacción con el tamaño corporal promedio (TC) de los taxa. Para todas las métricas de diversidad, se detectó una tendencia positiva y significativa con la densidad de conexiones (líneas centrales sólidas). Esta tendencia se vio acentuada para aquellos taxa con los tamaños corporales más chicos - círculos pequeños y líneas punteadas superiores- (cuantíl 0,1 del tamaño corporal de las especies). Sin embargo, esta asociación se vio atenuada para los taxa con mayores tamaños corporales -círculos grandes y líneas punteadas inferiores (cuantíl 0,9 del tamaño corporal de las especies)

## VII. DISCUSIÓN

Si bien la ecología de metacomunidades ha tenido un desarrollo teórico “vertiginoso”, el avance empírico asociado ha sido comparativamente limitado (Driscoll y Lindenmayer 2009, Logue et al. 2011, Grainger y Gilbert 2016). La falta de análisis empíricos amplios se explica en algunos temas por la incapacidad de capturar la esencia de los mecanismos propuestos en abordajes experimentales acordes (Logue et al. 2011, Grainger y Gilbert 2016). Sin embargo, específicamente en relación al efecto de la estructura de la red metacomunitaria sobre los patrones de diversidad, la ausencia de datos empíricos sería la principal limitante para la puesta a prueba las predicciones teóricas (Logue et al. 2011, Grainger y Gilbert 2016). La interrelación teoría-datos (inducción-deducción) es un requerimiento ineludible para la consolidación de un constructo teórico (Box 1976, Marquet et al. 2014). Esto ha demostrado ser un problema persistente en la ecología en general (Hanski 1999, Abrams 2001, Arim et al. 2007) y la emergente ecología de metacomunidades en particular (Grainger y Gilbert 2016). El presente foco en gradientes estructurales de redes metacomunitarias, obtenidas a partir de la percepción taxón-específica de un mismo paisaje (Urban y Keitt 2001), ha surgido como una herramienta poderosa para la evaluación de las predicciones teóricas (De Bie et al. 2012, Vanschoenwinkel et al. 2013, Jones et al. 2015, Grainger y Gilbert 2016). Esta tesis intentó avanzar en esta aproximación reportando por primera vez la asociación entre las diversidades alfa, beta y gamma con gradientes continuos de estructura en redes metacomunitarias. Para esto, se utilizó de forma novedosa la percepción taxón-dependiente del paisaje lográndose las siguientes contribuciones: (i) se demostró la existencia de una asociación entre la estructura de la red metacomunitaria y la diversidad a escala local,

inter-local y regional; (ii) se identificó a la densidad de conexiones como la principal métrica de redes metacomunitarias asociada a las diferencias en diversidad alfa, beta y gamma entre taxa; y (iii) se encontró que el efecto de la estructura de la red metacomunitaria sobre la diversidad interactúa significativamente con el tamaño corporal medio de los taxa, determinando una fuerte asociación en los taxa de menor tamaño corporal pero ausencia de efectos significativos entre los órdenes de mayor tamaño.

#### **vii.i Contribución al avance empírico**

Los trabajos empíricos que han sustentado la existencia de un efecto de la estructura de las redes metacomunitarias sobre los patrones de diversidad, se han basado en gradientes estructurales teóricos idealizados (Economu y Keitt 2008, 2010, Carrara et al. 2012, Borthagaray et al. 2014a, Arim et al. 2016, Bertuzzo et al. 2016, Mougi y Kondoh 2016). Típicamente se han considerado contrastes dicotómicos entre redes espaciales aleatorias (e.g. Mougi y Kondoh 2016), dendríticas (Seymour y Altermatt 2014, Seymour et al. 2015) o en lattice (Carrara et al. 2012). Estos estudios han significado avances notables demostrando que una misma cantidad de parches, con iguales condiciones locales, pueden albergar patrones de diversidad muy contrastantes solamente por su ubicación relativa en el espacio (Economu y Keitt 2008, 2010, Borthagaray et al 2012, 2014a). No obstante, no se han logrado analizar gradientes de estructura de redes metacomunitarias que permitan cuantificar el patrón de asociación entre esta estructura del paisaje y la diversidad que alberga. Asimismo, se ha avanzado poco en la identificación de la importancia relativa de los

distintos atributos de las redes metacomunitarias que afectarían la diversidad biológica. Sumado a esto, es posible que los gradientes estructurales reales difieran de las estructuras espaciales idealizadas que han sido consideradas en los abordajes teóricos y experimentales (Urban y Keitt 2001, Carrara et al. 2012, Borthagaray et al. 2014a, 2015b). La utilización de la percepción taxón-específica permite superar estas limitaciones, reflejando variaciones reales y no dicotómicas en la estructura de las redes metacomunitarias, no basadas en decisiones hechas por parte de los investigadores sobre las estructuras relevantes a considerar. En este sentido, es importante resaltar que las configuraciones de paisaje obtenidas por medio de algoritmos como “random fields” (Borthagaray et al. 2015b), o las típicamente consideradas estrella, dendrítica, cadena o redes aleatorias (Economio y Keitt 2008, 2010, Carrara et al. 2012, Seymour et al. 2015, Arim et al. 2016), pueden diferir significativamente de los gradientes estructurales que existen en metacomunidades reales (Borthagaray et al. 2014a). En este sentido, los gradientes estructurales estimados a partir de un único sistema natural obtenidos en esta tesis es una contribución en sí misma.

#### **vii.ii Relación densidad de conexiones-diversidad**

El efecto positivo de la densidad de conexiones en las tres métricas de diversidad consideradas está probablemente determinado por su asociación con las tasas de dispersión de los taxa (Urban y Keitt 2001, Bodin y Norberg 2007, Estrada y Bodin 2008). La densidad de conexiones se define como el número promedio de conexiones que un charco presenta con otras comunidades (Urban y Keitt 2001). Cada

conexión entre un par de charcos indica la potencial existencia de un intercambio de individuos entre ellos (Leibold et al. 2004, Economo y Keitt 2008, 2010). Así, a mayor número de conexiones, mayor va a ser el flujo de individuos y especies que potencialmente llegan a la comunidad (Borthagaray et al. 2015a). Modelos que dan cuenta del efecto espacial de forma implícita (Loreau y Mouquet 1999, Mouquet y Loreau 2002, 2003, Loreau 2010, Matias et al. 2012, Mougi y Kondoh 2016) o explícita (Economo y Keitt 2008, 2010, Carrara et al. 2012), consistentemente predicen un efecto de la dispersión sobre la diversidad. Explícitamente, la diversidad local seguiría un patrón en joroba en gradientes de flujo tanto a nivel de la metacomunidad completa (e.g. Mouquet y Loreau 2002, 2003), como del movimiento relativo de individuos entre las comunidades locales (Economo y Keitt 2008, 2010). Asimismo, la diversidad beta debería disminuir con el flujo de individuos entre comunidades cualquiera sea su naturaleza (Leibold et al. 2004). En este contexto, los resultados obtenidos en esta tesis apoyan las principales predicciones teóricas para la diversidad alfa y gamma. No obstante, a pesar que los abordajes teóricos y los resultados experimentales (Grainger y Gilbert 2016) consistentemente indican un aumento en la homogeneización con el flujo, se reporta en esta tesis el patrón opuesto (ver también Vannette y Fukami 2017). Específicamente, a medida que el flujo potencial de individuos aumenta con la cantidad de conexiones entre comunidades, estas presentan una mayor diferenciación y no el efecto homogeneizador esperado.

El aumento en la diversidad beta a mayores niveles de dispersión podría estar determinado por un aumento tanto en el efecto de prioridad entre especie funcionalmente similares, como por el incremento del arreglo de especies entre organismos funcionalmente diferentes. El efecto prioridad refiere a cambios en la

estructura y composición de especies entre comunidades determinados por el azar en los tiempos de arribo y reclutamiento (Fukami 2010). Esto puede involucrar especies con atributos distintos que al establecerse condicionan los reclutamientos subsiguientes (Fukami y Morin 2003). No obstante, este efecto prioridad es más probable cuando especies funcionalmente similares logran dominar y/o excluirse mutuamente dependiendo del azar en sus tiempos de reclutamiento (Hubbell 2001, Fukami y Nakajima 2011, Vannette y Fukami 2017). Al aumentar el flujo de individuos entre comunidades, más especies logran acceder a cada parche pero el componente aleatorio en los arribos determina que la composición de especies entre comunidades difiera. Este mecanismo fue recientemente propuesto por Vannette y Fukami (2017) para explicar patrones similares a los de la presente tesis en estudios experimentales donde el flujo y la diversidad beta estuvieron positivamente asociados. De forma complementaria y no excluyente al mecanismo anterior, al aumentar el flujo entre comunidades podría aumentar la importancia del arreglo de especies (Leibold et al. 2004). Bajos niveles de flujo no permitirían la llegada de especies con los atributos que están siendo seleccionados en las comunidades locales. Esto determinaría la dominancia de las mismas especies con mayores capacidades de dispersión en las distintas comunidades locales (Mouquet y Loreau 2002, 2003). Si existe heterogeneidad ambiental entre parches, al aumentar el flujo aumenta el arreglo de especies, diferenciándose las comunidades (Leibold et al. 2004, Cadotte y Tucker 2017). A pesar que el aumento en la importancia del arreglo de especies con el flujo fue planteado desde los artículos fundacionales de la ecología de metacomunidades (ver Leibold et al. 2004), su potencial efecto positivo en la diversidad beta no fue considerado.

Consecuentemente, el presente reporte de una asociación positiva entre métricas asociadas al flujo de individuos y la diversidad beta es particularmente importante. La forma en que han sido analizados los modelos teóricos y en que se han implementado los abordajes experimentales no han permitido evidenciar este patrón (Grainger y Gilbert 2016, Vannette y Fukami 2017). Este resultado es importante ya que el modo en que los modelos y experimentos son implementados resalta el efecto homogeneizador de la migración (Grainger y Gilbert 2016) por encima de su rol potencial en la diferenciación de las comunidades (Leibold et al. 2004, Borthagaray et al. 2015a, Vannette y Fukami 2017). Usualmente, los diseños experimentales consideran parches homogéneos e igual composición inicial de especies, sin incluir además las diferencias en las capacidades de dispersión entre las especies (Logue et al 2011, Grainger y Gilbert 2016). Esto dificulta la detección de mecanismos metacomunitarios importantes basados en estas diferencias (Grainger y Gilbert 2016). En efecto, el patrón reportado en este trabajo para la diversidad beta puede originarse a partir de diferencias en las tasas de dispersión entre los taxa. Cuando la dispersión promedio es reducida debido a bajos niveles de conectividad metacomunitaria (i.e. bajos valores de densidad de conexiones), las especies con mayores tasas de dispersión relativa pueden colonizar varios parches generando una baja diversidad beta (Vellend et al. 2014). A medida que la metacomunidad se torna más conectada, el incremento en la magnitud del arreglo de especies puede determinar una diferenciación entre comunidades locales (Vellend et al. 2014, Vannette y Fukami 2017). Sin embargo, si la tasa de dispersión promedio es muy alta puede generar el efecto homogeneizador esperado sobre las comunidades (Leibold et al. 2004). Esto sugiere que la diversidad beta también presentaría un patrón en joroba en el gradiente

de dispersión, de la misma forma que ha sido propuesto para la diversidad alfa (Leibold et al. 2004). Sin dudas, este es un aspecto en donde más análisis teóricos y empíricos son requeridos. Más si consideramos que la diversidad beta es uno de los más importantes determinantes de la diversidad a nivel del paisaje (Chase y Leibold 2002, Leibold y Chase 2018).

Con respecto a la densidad de conexiones como métrica asociada consistentemente con los patrones de diversidad, su buen desempeño en relación a métricas estructurales alternativas puede estar relacionado a su capacidad de representar la estructura de la red metacomunitaria a escala tanto local como regional (Janssen et al. 2006). A escala local, la densidad de conexiones representa el número promedio de comunidades con las que se intercambian individuos. Como tal, está asociada al conjunto de propiedades de los nodos vinculadas a su centralidad o aislamiento en el paisaje (ej. grado, intermediación, cercanía), la modularidad de la red y roles topológicos de los parches (Borthagaray, et al. 2014, Borthagaray, et al. 2015), o el coeficiente de agrupamiento (Minor y Urban 2008). A escala de la red, la densidad de conexiones refleja el nivel de interconexión de todo el sistema (Janssen et al. 2006, Bodin y Norberg 2007, Estrada y Bodin 2008). Métricas como el diámetro y largo característico de la red, conectividad o el número de componentes están también asociados a la densidad de conexiones. Congruentemente, la densidad de conexiones mostró una alta correlación (mayor a 0,5) con otras métricas de estructuras de red (ver material suplementario: Figura SM 1). De esta forma tanto a escala local como regional la densidad de links es esperable que afecte directamente a la diversidad del sistema. No obstante, esta métrica también tiene la capacidad de representar a un conjunto amplio de atributos estructurales de las redes, las cuales podrían ser las que estén

afectando directamente a la diversidad (Minor y Urban 2008). El buen desempeño de la métrica se explicaría así tanto por su vínculo directo con la dispersión, como por representar una variable proxy de otras variables estructurales que también la determinan. Un aspecto importante a analizar es el de otras métricas de estructura de red metacomunitaria que se esperaba tuvieran un efecto sobre la biodiversidad, pero no lo tuvieron. Además de métricas asociadas con la conectividad del paisaje (e.g. densidad de conexiones), se consideraron métricas relacionadas con la accesibilidad (diámetro y largo característico) y fragmentación (modularidad y número de componentes). Ninguna de estas métricas fue seleccionada en los modelos finales. Esto es particularmente interesante en relación a la modularidad, la cual es una medida de la fragmentación del paisaje que ha sido repetidamente relacionada con la biodiversidad (Borthagaray et al. 2014a, Haddad et al. 2015, Economo et al. 2015, Nogales et al. 2016). Esta discrepancia puede estar relacionada a tres aspectos metodológicos. Primero, la modularidad, el largo característico y el diámetro no pueden ser estimados en redes fragmentadas, por lo que las tres métricas se estiman a partir del componente más grande de la red (Urban y Keitt 2001). Si bien esto puede sugerir que la utilización de estas métricas produce una caracterización la estructura de la red inadecuada, solo las redes asociadas a tres taxa presentaban algún grado de fragmentación. Segundo, la red metacomunitaria compuesta de 50 nodos podría presentar bajo poder estadístico para la detección de la modularidad (Olesen et al. 2007). No obstante, si bien la detección de una modularidad significativa puede estar comprometida por el tamaño de la red, la existencia de gradientes en la magnitud de la modularidad puede ser de todas formas detectada y relacionada con la diversidad del sistema (Canavero et al. 2009, 2014). Por último, los pequeños rangos de valores

observados en el sistema asociados a estas tres métricas, podrían estar limitando el poder asociado a cada una de ellas. Esto indicaría que no es la importancia de estas métricas la que está puesta en duda a nivel general, sino su capacidad de determinar diferencias entre taxa en el sistema de estudio aquí considerado.

### **vii.iii Interacción densidad de conexiones-tamaño corporal**

Las interacciones estadísticas usualmente aportan gran cantidad de información biológica la cual no es posible obtener teniendo en cuenta únicamente los efectos simples de cada variable (Underwood 1997). La interacción detectada entre la densidad de conexiones y el tamaño corporal en este estudio da cuenta de ello. Si bien los efectos de la densidad de conexiones sobre la diversidad fueron siempre significativos, su interacción con el tamaño corporal produce una asociación que cambia desde la independencia para los taxa con mayor tamaño corporal, a positiva para los órdenes más pequeños (Figura 6). Notablemente, un estudio previo realizado en el mismo sistema mostró que el aislamiento de las comunidades locales es un consistente determinante de su biodiversidad, pero solo en los taxa de mayor tamaño corporal (Borthagaray et al. 2015b). Este resultado implica una diferencia interesante sobre el efecto que tiene la estructura de la red metacomunitaria en el ensamblaje de las comunidades. El aislamiento de una comunidad afecta principalmente a la diversidad en órdenes de mayor tamaño corporal, pero es la conectividad de toda la red metacomunitaria la que determina la diversidad de los taxa más pequeños. Probablemente, las metapoblaciones de organismos grandes son particularmente afectadas por el flujo de individuos hacia el parche, lo cual está relacionado con métricas de aislamiento (Estrada y Bodin 2008, Brown et al. 2011, Altermatt et al.

2013, Arim et al. 2016). Por otro lado, la diversidad de los organismos más chicos dependería del flujo entre todas las comunidades. En este punto, es importante resaltar que es posible observar un importante gradiente de aislamiento entre comunidades locales para un mismo valor de densidad de conexiones (Bodin y Norberg 2007; Economo y Keitt 2010). Esta diferencia es esencial para entender el efecto que tiene la densidad de conexiones reportada en este trabajo para los organismos pequeños pero no para las especies de mayor tamaño. Los organismos más chicos son vulnerables a las condiciones locales (Borthagaray et al. 2012, 2014a, Borthagaray et al. 2015a). En este caso, el flujo de individuos puede proveer los “bloques de construcción” para que las condiciones locales actúen sobre la estructura de la diversidad comunitaria (Shiplely 2010). En un sistema que presenta variaciones en las condiciones locales (i.e. filtros e interacciones biológicas) entre años (Piñeiro-Guerra et al. 2014), la disponibilidad de especies puede ser un determinante importante de la diversidad comunitaria (Shiplely 2010).

En resumen, el efecto de la conectividad sobre la biodiversidad puede ser un tema de cantidad de flujo poblacional para grandes organismos que permita la viabilidad a nivel metapoblacional. No obstante, para los organismos más pequeños puede ser un tema de calidad al determinar la llegada de especies del pool regional hacia comunidades con filtros locales que cambian en el tiempo y espacio (Cadotte y Tucker 2017). En este contexto, los estudios metacomunitarios teóricos y empíricos deberán considerar los cambios en los mecanismos dominantes al cambiar los atributos de las especies, en particular su tamaño corporal.

## **XIX. CONCLUSIONES GENERALES**

1) **El abordaje propuesto en la presente tesis permitió detectar un efecto significativo de la estructura del paisaje sobre los patrones de biodiversidad** del sistema de estudio. En este sentido, la presente contribución se suma a una creciente evidencia empírica sobre la importancia de los procesos a nivel metacomunitario en general y la estructura de la red metacomunitaria en particular, como determinantes de los patrones de biodiversidad en un nivel comparable o superior a los reportados para procesos locales.

2) En el presente trabajo **se logró, por primera vez, analizar la asociación entre diversidad y estructura de redes metacomunitarias reales** cubriendo un gradiente estructural de redes. La obtención de estos gradientes estructurales permitieron superar limitaciones de trabajos previos, en donde típicamente se han considerado estructuras metacomunitarias que no necesariamente reflejan gradientes reales o que se limitaron a escenarios dicotómicos.

3) **La diversidad beta del sistema aumentó con el nivel de dispersión entre comunidades.** Este resultado resalta la importancia de la interacción entre teoría y datos para el desarrollo de una ciencia sana (Box 1976, Marquet et al. 2014). Los modelos teóricos solo han predicho un aumento de la similitud al aumentar el flujo entre comunidades (Logue et al. 2011). La implementación de los estudios experimentales, e incluso de simulación, han sido guiados por la concepción teórica de los modelos originales. Consecuentemente, se han comenzado los experimentos con

comunidades que o cuentan con todas las especies de la metacomunidad o con una única especie. Al introducir flujo entre comunidades a este sistema se fuerza a detectar un efecto de homogeneización. No es de sorprender que el único resultado que consistentemente sustenta las predicciones teóricas es la asociación negativa entre flujo y diversidad beta (Grainger y Gilbert 2016). Es en este contexto que los resultados de esta tesis, sumados a recientes reportes (Vannette y Fukami 2017), indican que la diversidad estaría influenciada por mecanismos metacomunitarios poco considerados hasta el momento. Futuros trabajos de campo y experimentales deberán prestar mayor atención a mecanismos como el efecto prioridad (Fukami 2010) o el aumento en el arreglo de especies con la dispersión (Leibold et al. 2004).

**4) Los taxa que conforman una misma metacomunidad tendrían percepciones cualitativamente diferentes del mismo, lo cual estaría asociado a sus atributos biológicos (i.e. tamaño corporal).** Esta es la primera vez que se reporta la interacción entre la estructura de la red metacomunitaria que determina la diversidad de cada taxón y sus tamaños corporales. Así, la diversidad de organismos de distinto tamaño está determinada por diferentes procesos que operan a diferentes escalas, a pesar de estar interactuando y formando parte de una misma metacomunidad. Considerar este aspecto resulta importante tanto para el avance teórico de la ecología como para la implementación de estrategias de manejo enfocadas en la conservación de la diversidad.

## **X. PERSPECTIVAS**

**1) Incorporar modificaciones al método de estimación de redes que capturen de forma más realista el efecto del paisaje y cuenten con sustento estadístico.** El método utilizado ha sido suficientemente bueno como para detectar el efecto de la estructura del paisaje sobre los patrones de diversidad (Borthagaray et al. 2015b). No obstante, es una aproximación que podría ser mejorada tanto en los mecanismos que es capaz de incorporar como en la robustez estadística de los patrones reportados (Gotelli y Graves 1996). El modelo utilizado asume una función de conexión entre parches dicotómica: parches más próximos a una distancia umbral están conectados. Sin embargo, es bien sabido que el flujo de individuos y/o la probabilidad de conexión entre parches podría ser una función continua de la distancia entre parches (Economu y Keitt 2010). Por el otro, la confianza en la red metacomunitaria estimada sería mucho mayor si es posible demostrar que difiere significativamente de lo esperado por azar. Es decir, que en ausencia de una conexión paisaje-diversidad, esta red no es significativa y que lo opuesto también sea cierto (Gotelli y Graves 1996).

**2) Ampliar este estudio a sistemas que presenten una mayor diversidad taxonómica, y que contemplen mayores rangos de estructura de redes.** Si bien el sistema de estudio es particularmente diverso (Arim et al. 2011), solo 11 órdenes presentaron niveles de riqueza y ocurrencia en el paisaje como para ser considerados. Asimismo, se trata de un sistema con un nivel de conectividad relativamente alto y en donde varias métricas de estructura de red presentaron pocas diferencias entre órdenes. El análisis de otros sistemas, con estructuras espaciales contrastantes permitiría avanzar en el

potencial papel de otros componentes de las redes metacomunitarias sobre los patrones de diversidad.

**3) Proponer y formalizar mecanismos que den cuenta del aumento en diversidad beta con la dispersión.** Para esto se podrían utilizar los modelos teóricos fundacionales de la ecología de metacomunidades (Mouquet y Loreau 2002, 2003). Estos modelos incorporan todos los componentes de heterogeneidad en condiciones locales y atributos de las especies como para replicar los mecanismos propuestos en la presente tesis y por otros autores (Vannette y Fukami 2017). Notablemente, estos modelos fueron pobremente utilizados en relación a la gama de mecanismos que pueden representar. Asimismo, modelos de lotería neutrales o con selección de atributos podrían capturar paisajes complejos y amplios gradientes de estructura y diversidad de atributos.

## **XI. REFERENCIAS**

- Abrams, P. A. 2001. Describing and quantifying interspecific interactions: a commentary on recent approaches. - *Oikos* 94: 209-218.
- Adler, P. B. et al. 2007. A niche for neutrality. – *Ecology Letters* 10: 95-104.
- Altermatt, F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. - *Aquat Ecol* 47: 365–377.
- Altermatt, F. et al. 2013. River network properties shape  $\alpha$ -diversity and community similarity patterns of aquatic insect communities across major drainage basins. - *Journal of Biogeography* 40: 2249–2260.
- Arim, M. et al. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. - In: Belgrano, A. (ed), *Advances in Ecological Research. The Role of Body Size in Multispecies Systems*. Academic Press, pp. 1–39.
- Arim, M. et al. 2016. Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73: 685–692.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. - *Trends Ecol. Evol.* 9: 191–193.
- Bertuzzo, E. et al. 2016. Geomorphic controls on elevational gradients of species richness. - *Proc Natl Acad Sci U S A* 113: 1737–1742.
- Bodin, Ö. y Norberg, J. 2007. A Network Approach for Analyzing Spatially Structured Populations in Fragmented Landscape. - *Landscape Ecology* 22: 31–44.

- Borthagaray, A. I. et al. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. - *Oikos* 121: 697–710.
- Borthagaray, A. I. et al. 2014a. Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. - *Ecography* 37: 564–571.
- Borthagaray, A. I. et al. 2014b. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. - *Proc. Biol. Sci.* in press.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015a. Chapter 4 - Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures: From Theoretical Predictions to Empirical Evaluations. - In: Belgrano, A. et al. (eds), *Aquatic Functional Biodiversity*. Academic Press, pp. 75–111.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015b. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. - *Oikos* 124: 1383–1390.
- Box, G. E. P. 1976. Science and Statistics. - *Journal of the American Statistical Association* 7, 791-799.
- Brown, B. L. y Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *J Anim Ecol* 79: 571–580.
- Brown, B. L. et al. 2011. Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine

- communities and ecosystems. - *Journal of the North American Benthological Society* 30: 310–327.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. - Springer-Verlag.
- Cadotte, M. W. 2006. Metacommunity influences on community richness at multiple spatial scales: a microcosm experiment. - *Ecology* 87: 1008–1016.
- Cadotte, M. W. y Tucker, C. M. 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 32: 429–437.
- Canavero, A. et al. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: the role of diversity and climate. - *Austral Ecology* 34: 741-750.
- Canavero, A. et al. 2014. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. - *Austral Ecology* 39: 455-461.
- Carrara, F. et al. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. - *PNAS* 109: 5761–5766.
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. - *Ecology* 93: 2533–2547.
- Chao, A. et al. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. - *Ecological Monographs* 84: 45–67.

- Cohen, G. M. y Shurin, J. B. 2003. Scale-Dependence and Mechanisms of Dispersal in Freshwater Zooplankton. - *Oikos* 103: 603–617.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science* 199: 1302–1310.
- Cottenie, K. et al. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. - *Ecology* 84: 991–1000.
- Coux, C. et al. 2016. Linking species functional roles to their network roles. - *Ecology Letters* 19: 762–770.
- Csárdi, G. y Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research. - *InterJournal Complex Systems* in press.
- De Bie, T. et al. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. - *Ecol. Lett.* 15: 740–747.
- Driscoll, D. A. y Lindenmayer, D. B. 2009. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. - *Ecological Monographs* 79: 485-501.
- Economo, E. P. y Keitt, T. H. 2008. Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. - *Ecol. Lett.* 11: 52–62.
- Economo, E. P. y Keitt, T. H. 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. - *Oikos* 119: 1355–1363.

- Economo, E. P. et al. 2015. Breaking out of biogeographical modules: range expansion and taxon cycles in the hyperdiverse ant genus *Pheidole*. - *Journal of Biogeography* 42: 2289–2301.
- Estrada, E. y Bodin, Ö. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. - *Ecological Applications* 18: 1810–1825.
- Fukami, T. 2010. Community assembly dynamics in space. *Community ecology: processes, models, and applications* (ed. by H.A. Verhoef and P.J. Morin), pp. 45-54. Oxford University Press, Oxford.
- Fukami, T. y Morin, P. J. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature*, 424, 423-426.
- Fukami, T. y Nakajima, M. 2011. Community assembly: alternative stable states or alternative transient states? - *Ecology Letters* 14: 973–984.
- Gotelli, N. J. 1991. Metapopulation Models: The Rescue Effect, the Propagule Rain, and the Core-Satellite Hypothesis. - *The American Naturalist* 138: 768–776.
- Gotelli, N. J y Graves, G. R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Grainger, T. N. y Gilbert, B. 2016. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. - *Oikos* 125: 1213–1223.
- Haddad, N. M. et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. - *Sci Adv* 1: e1500052.

- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. - *Nature* 396: 41–49.
- Hanski, I. y Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3–16.
- Havel, J. E. y Shurin, J. B. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. - *Limnology and Oceanography* 49: 1229–1238.
- Heino, J. et al. 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. - *Freshwater Biology* 60: 845–869.
- Hilborn, R. y Mangel, M. 1997. *The Ecological Detective: Confronting Models with Data*. - Princeton University Press.
- Hill, M. J. et al. 2017. Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. - *Oikos* 126: 1575–1585.
- Holyoak, M. et al. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hsieh, T. C. et al. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). - *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451–1456.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. - Princeton University Press

- Huffaker, C. 1958. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. - *Hilgardia* 27: 343–383.
- Huffaker, C. B. et al. 1969. The Ecology of Tetranychid Mites and Their Natural Control. - *Annual Review of Entomology* 14: 125–174.
- Janssen, M. et al. 2006. Toward a Network Perspective of the Study of Resilience in Social-Ecological Systems. - *Ecology and Society* in press.
- Jones, N. T. et al. 2015. Dispersal mode mediates the effect of patch size and patch connectivity on metacommunity diversity. - *Journal of Ecology* 103: 935–944.
- Jost, L. et al. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. - *Diversity and Distributions* 16: 65–76.
- Keitt, T. et al. 1997. Detecting Critical Scales in Fragmented Landscapes. - *Ecology and Society* 1: 1–4.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. - *Bull Entomol Soc Am* 15: 237–240.
- Logue, J. B. et al. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 26: 482–491.

- Loranger, J. et al. 2018. What makes trait–abundance relationships when both environmental filtering and stochastic neutral dynamics are at play? – *Oikos*. Accepted Author Manuscript. doi: [10.1111/oik.05398](https://doi.org/10.1111/oik.05398)
- Loreau, M. 2010. *From Populations to Ecosystems: Theoretical Foundations for a New Ecological Synthesis*. - Princeton University Press
- Loreau, M. y Mouquet, N. 1999. Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. - *Am. Nat.* 154: 427–440.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton University Press
- MacArthur, R. y Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. - *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Marquet, P. A. et al. 2014. On Theory in Ecology. - *BioScience* 64: 701–710.
- Matthews, T.J. y Whittaker, R.H. (2014) Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. - *Ecology and Evolution* 4: 2263-2277.
- Matias, M. G. et al. 2012. Dispersal stochasticity mediates species richness in source–sink metacommunities. - *Oikos* 122: 395–402.
- McLeod, A.I. & Xu, C. 2014. *bestglm: Best Subset GLM*.
- Minor, E. S. y Urban, D. L. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. - *Conserv. Biol.* 22: 297–307.

- Mortiz, C. et al. 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. - *Oikos* 122: 1401–1410.
- Mougi, A. y Kondoh, M. 2016. Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. - *Scientific Reports* 6: 24478.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2002. Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. - *The American Naturalist* 159: 420–426.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. - *The American Naturalist* 162: 544–557.
- Newman, M. E. J. y Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. - *Phys. Rev. E* 69: 026113.
- Nogales, M. et al. 2016. Seed-dispersal networks on the Canaries and the Galápagos archipelagos: interaction modules as biogeographical entities. - *Global Ecology and Biogeography* 25: 912–922.
- Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 19891–19896.
- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. - *The American Naturalist* 100: 65–75.
- Pianka, E. R. 1972. *r* and *K* Selection or *b* and *d* Selection? - *The American Naturalist* 106: 581–588.
- Pianka, E. R. 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. - *PNAS* 71: 2141–2145.

Pillai, P. et al. 2011. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. - PNAS 108: 19293-19298

Piñeiro-Guerra, J. M. et al. 2014. Biodiversity–productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. - Austral Ecology 39: 808–818.

R Development Core Team 2008. 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>.

Ramos-Jiliberto, R. et al. 2012. Topological plasticity increases robustness of mutualistic networks. - Journal of Animal Ecology 81: 896–904.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species Diversity in Space and Time. - Cambridge University Press.

Rosindell, J. et al. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. - Trends Ecol. Evol. (Amst.) 26: 340–348.

Seymour, M. y Altermatt, F. 2014. Active colonization dynamics and diversity patterns are influenced by dendritic network connectivity and species interactions. - Ecol Evol 4: 1243–1254.

Seymour, M. et al. 2015. Dendritic network structure and dispersal affect temporal dynamics of diversity and species persistence. - Oikos 124: 908–916.

- Shiple, B. 2010. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. - *Oikos* 119: 604–609.
- Shmida, A. y Wilson, M. V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. - *Journal of Biogeography* 12: 1–20.
- Soininen, J. 2016. Spatial structure in ecological communities – a quantitative analysis. - *Oikos* 125: 160–166.
- Tillman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. - *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 10854-10861.
- Thompson, P. L. et al. 2017. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. - *Ecography* 40: 98–108.
- Turner, M. G. et al. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. - Springer-Verlag.
- Underwood, A. J. 1997. *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. - Cambridge University Press, Cambridge.
- Urban, D. y Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. - *Ecology* 82: 1205–1218.
- Vannette, R. L. y Fukami, T. 2017. Dispersal enhances beta diversity in nectar microbes. - *Ecology Letters* 20: 901–910.

- Vanschoenwinkel, B. et al. 2007. The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. - *Oikos* 116: 1255–1266.
- Vanschoenwinkel, B. et al. 2013. Disturbance regime alters the impact of dispersal on alpha and beta diversity in a natural metacommunity. - *Ecology* 94: 2547–2557.
- Vellend, M. et al. 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. - *Oikos* 123: 1420–1430.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - *Ecological Monographs* 30: 279–338.
- Zarucki, M. 2014. Variabilidad y determinantes del auto-raleo en un gremio de peces anuales.
- Ziegler, L. et al. 2014. Discontinuities and alternative scalings in the density–mass relationship of anuran larvae. - *Hydrobiologia* 723: 123–129.

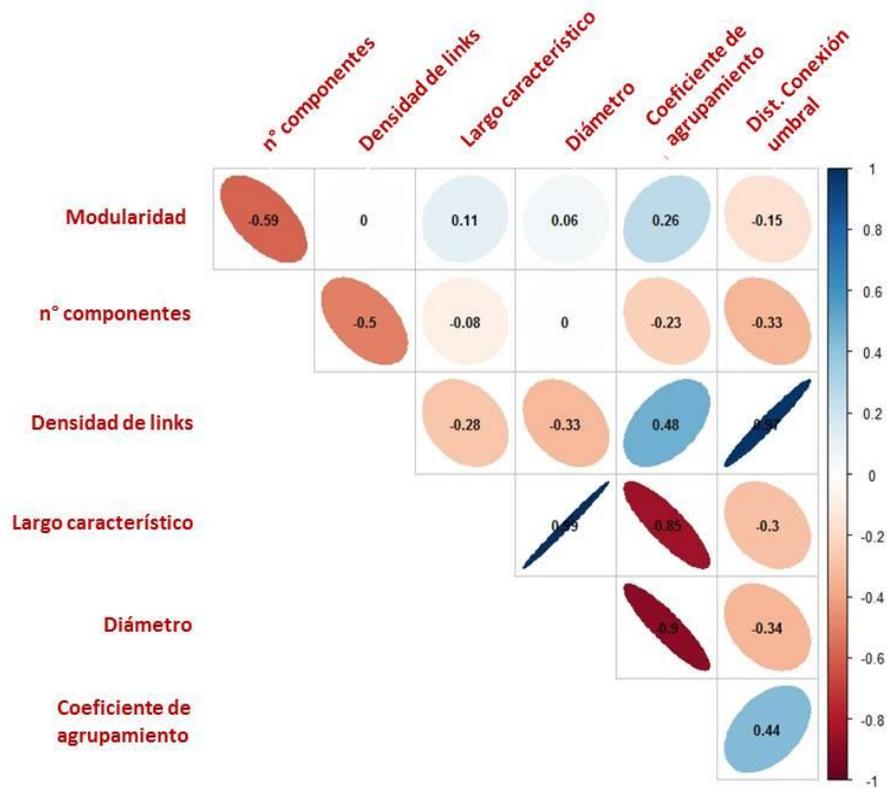
## XI. MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Material Suplementario, Tabla MS1** Valores de las variables ambientales medidas en cada charco.

Charco	Biomasa vegetal promedio (g/su)	Riqueza de plantas	Área (m <sup>2</sup> )	Profundidad media (cm)	Volumen (m <sup>3</sup> )	Heterogeneidad (n° cortes)	Forma
2	2,7	8	13	6,3	82,6	0	4,2
6	2,9	13	4477	10,8	48191,1	2	2,5
8	2,0	8	576	14,4	8292,3	2	1,1
10	5,7	12	2001	11,8	23614,1	1	1,1
11	5,6	13	65	7,1	457,5	1	1,1
25	1,1	11	153	14,5	2211,4	1	1,1
30	1,6	4	97	9,3	901,5	1	1,4
40	2,0	15	1003	10,0	9977,8	2	1,8
41	2,9	12	377	12,1	4577,7	2	1,9
43	2,7	10	103	10,7	1104,0	1	1,6
44	0,4	9	104	6,7	694,3	2	1,3
47	1,0	6	55	8,6	476,5	1	1,2
49	3,6	7	148	11,3	1670,0	2	3,9
51	4,6	14	8426	8,3	69617,0	2	1,2
55	3,8	9	1963	15,1	29550,6	1	1,0
56	5,1	12	1963	12,2	23856,5	1	1,0
66	2,0	11	104	5,9	613,7	2	1,5
222	3,7	8	66378	22,2	1471384,5	0	1,1

**Material Suplementario, Tabla MS2** Lista de los órdenes de animales que componen la metacomunidad de charcos temporales y su tamaño corporal medio y dieta asociada. En este trabajo se consideraron únicamente aquellos órdenes acuáticos que tuvieran al menos tres especies (marcados con \*).

<b>Taxa</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Abundancia</b>	<b>Tamaño corporal medio</b>	<b>Dieta</b>
Amphipoda	1	275	7.2	H
Anura*	4	641	158	H
Araneae	15	20	12.8	C
Basommatophora*	6	565	21.6	H
Calanoida	1	58	0.01	F
Characiformes	1	1	1992	C
Bivalvia	2	15	23	F
Hirudinea*	9	261	9.8	C
Hydrozoa	1	8	0.05	C
Oligochaeta	4	826	1.2	H
Ostracoda	2	324	2.2	H
Clitellata	1	60	1.4	H
Coleoptera*	67	1664	13.3	C, O, H
Collembola	2	6	0.2	D
Cyclopoida	1	20	0.1	H
Cyprinodontiformes*	4	1074	223	C
Decapoda	1	35	292	H
Diplostraca	3	17	0.8	F
Diptera*	40	193	1.9	C, O, H, D
Entomobriomorfa	1	1	0.2	D
Ephemeroptera*	5	286	11	H, D
Hemiptera*	17	91	13	C, O, H
Hymenoptera	9	20	89	C, O, H
Isopoda	2	7	19.3	D
Lepidoptera*	3	5	81	H
Mesogastropoda	1	20	429.3	H
Odonata*	4	31	30.8	C
Orthoptera	4	4	26	H
Nematoda	1	93	0.02	NaN
Acari	9	62	0.7	D
Trichoptera*	4	87	14	H, D



**Material Suplementario, Figura MS1** Valores de correlación de Pearson entre métricas de estructura de red metacomunitaria que representan la conectividad (densidad de conexiones distancia de conexión umbral), grado de fragmentación (modularidad y número de componentes) y alcance (diámetro, largo característico y coeficiente de agrupamiento). Densidad de conexiones (valor de centralidad de grado promedio) está altamente correlacionada con la distancia de conexión umbral. Largo característico está asociado con diámetro y coeficiente de agrupamiento.

**Material suplementario, Tabla MS2.** Resultados de la selección de modelos para los determinantes de la diversidad alfa, beta y gamma. Los cinco modelos con los valores de AIC más bajos son presentados. Para cada métrica de diversidad, el mejor modelo consistentemente incluyó la densidad de conexiones y su interacción con la tamaño corporal medio de los taxa.

Diversidad alfa									
Modularidad	Número de componentes	Densidad de conexiones	Largo característico	Tamaño corporal	Densidad de conexiones *Tamaño corporal	Modularidad*Tamaño corporal	AIC	wi	R <sup>2</sup>
0	0	0.196*	0	0	-0.025*	0	63.536	0.394	0.46
0	0	0	0	0	0	-1.140	66.023	0.187	0.25
-38.256*	-0.205	0	0	0	0	0	66.208	0.171	0.37
-15.318	0	-1.001	0	0	0	0	66.713	0.133	0.34
0	0	0.105*	0	0	-1.342*	0	66.974	0.116	0.45

Diversidad beta									
Modularidad	Número de componentes	Densidad de conexiones	Largo característico	Tamaño corporal	Densidad de conexiones *Tamaño corporal	Modularidad*Tamaño corporal	AIC	wi	R <sup>2</sup>
0	0	0.197**	0	0	-0.031**	0	55.726	0.716	0.65
0	0	0.082*	0	-1.563**	0	0	58.295	0.198	0.63
0	-0.084	-1.351*	0	0	0	0	60.946	0.053	0.53
4.757	0	-1.449*	0	0	0	0	62.211	0.028	0.47
0	0	0	0	0	-0.011	0	65.735	0.005	0.13

Diversidad gamma									
Modularidad	Número de componentes	Densidad de conexiones	Largo característico	Tamaño corporal	Densidad de conexiones *Tamaño corporal	Modularidad*Tamaño corporal	AIC	wi	R <sup>2</sup>
0	0	0.393**	0	0	-0.057**	0	66.268	0.742	0.75
0	0	0.187*	0	-2.905**	0	0	68.718	0.218	0.74
0	-0.120	-2.469*	0	0	0	0	73.364	0.021	0.53
-10.560	0	-2.450	0	0	0	0	74.022	0.015	0.50
-56.317*	-0.383*	0	0	0	0	0	76.774	0.004	0.36

Referencias: \*p<0.1; \*\*p<0.05; \*\*\*p<0.01; wi: pesos de Akaike (reflejan el apoyo relativo para el modelo i – probabilidades posteriores de los modelos)