

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Sub área Ecología y Evolución

PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS

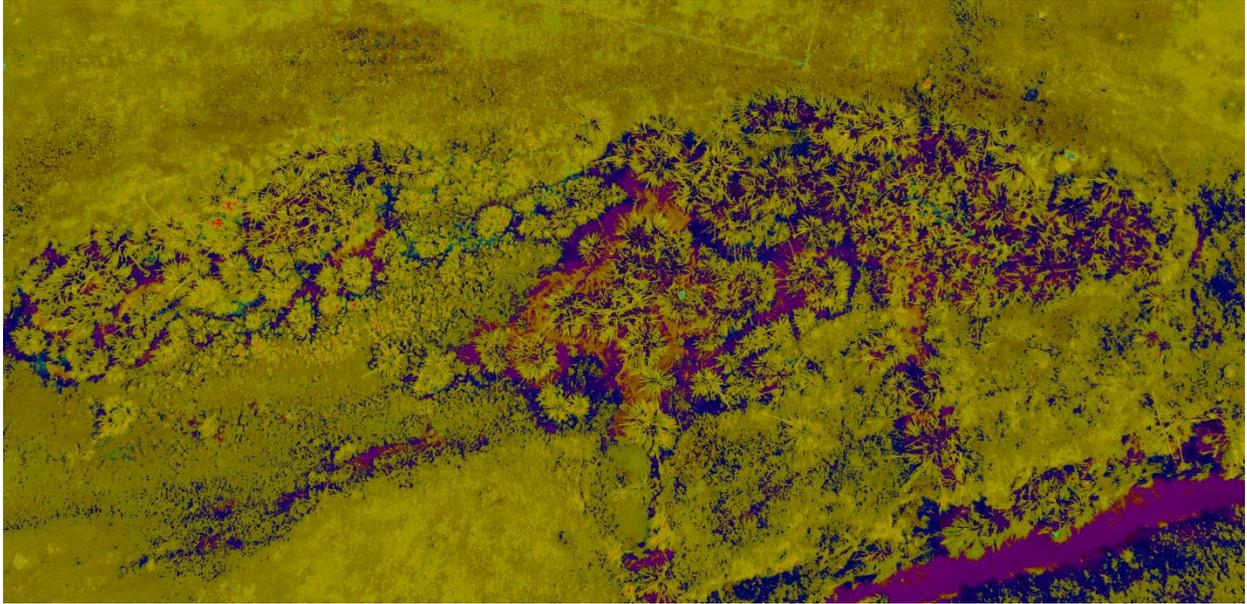
**Estructura del paisaje y coexistencia de especies
en una metacomunidad de charcos temporales**

Lic. Lucía Rodríguez Tricot

Director: Matías Arim Ihlenfeld

2016





Tribunal:

Dr. Danilo Calliari

Dr. Marcelo Loureiro

Dr. Pablo Marquet

Índice

Resumen.....	4
Agradecimientos	6
Introducción.....	7
Hipótesis.....	16
Predicciones	16
Metodología	17
Área de estudio	17
Muestreo y procesamiento de muestras.....	18
Descripción de la base de datos.....	19
Estimación de la dimensión fractal de las comunidades locales	20
Análisis de datos.....	23
Resultados	26
Distribuciones de tamaños corporales.....	26
Tendencias en similitud de tamaños corporales.....	28
<i>Tendencias en similitud de tamaños corporales a nivel de gremios</i>	<i>30</i>
<i>Tendencias en similitud de tamaños a nivel de grupos taxonómicos.....</i>	<i>31</i>
Efecto de los atributos del charco en la relación cociente de tamaños – tamaño corporal.....	32
<i>Análisis por gremios.....</i>	<i>34</i>
<i>Análisis por grupo taxonómico</i>	<i>35</i>
Discusión.....	38
Tendencias en similitud de tamaños corporales.....	40
Efectos de los atributos del charco en la relación cociente de tamaños – tamaño corporal.....	43
Referencias bibliográficas	52
Anexo	63

Resumen

Describir y comprender los patrones de la biodiversidad y los mecanismos subyacentes es uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades. En un contexto de desarrollo de nuevos enfoques teóricos, la Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) destaca por incorporar la estructura del paisaje en la determinación de patrones de biodiversidad. Esto es especialmente relevante considerando que la reducción, pérdida y fragmentación de hábitat han sido identificados como los principales determinantes de pérdida de biodiversidad y funcionamiento ecosistémico. La TEE considera una distribución fractal de los recursos en el espacio y sus consecuencias en la utilización de los mismos por parte de organismos de distinto tamaño corporal. Debido a las propiedades de los fractales, esto determina diferencias mínimas para poder coexistir y una reducción en la diferencia en tamaño corporal entre las especies de un gremio al aumentar su tamaño corporal promedio, contradiciendo teorías clásicas. No obstante, empíricamente se han observado resultados contrapuestos. El debate sobre la pertinencia de la TEE y su poder predictivo se ha enfocado en la falta de un nivel de agregación ecológica, una escala de análisis y un rango de tamaños corporales apropiados para una evaluación robusta. Asimismo, la TEE predice una mayor similitud promedio de tamaños corporales y una tendencia a la similitud más pronunciada en ambientes más heterogéneos, aspecto no contrastado hasta el momento. Esta tesis analiza la estructura de tamaños corporales de una metacomunidad de 18 charcos temporales, contrastando las predicciones más controvertidas de la TEE. La diversidad de especies, el gradiente de tamaños corporales y la heterogeneidad ambiental del sistema de estudio considerado permiten superar limitantes de estudios previos. En

concordancia con la TEE, se observa una disminución en la diferencia de tamaños corporales entre especies al aumentar su tamaño corporal promedio hasta cierto umbral de tamaños en donde el patrón se revierte. Este patrón en U si bien no es considerado explícitamente por la TEE está implícito en su formulación conceptual. Por otra parte, los resultados permitieron relacionar un gradiente de comunidades estructuradas en paisajes con distintas dimensiones fractales con sus estructuras de tamaños corporales. El conjunto de resultados obtenidos brindan apoyo a las predicciones pero también resultados que la contradicen, sugiriendo nuevas consideraciones para su futuro desarrollo.

Agradecimientos

A Matías Arim, por la oportunidad, las enseñanzas, la continua motivación y paciencia para el desarrollo y concreción de esta etapa.

A los integrantes del tribunal, por la buena disposición para corregir este trabajo y por sus valiosos aportes.

A la Licenciatura de Gestión Ambiental del Centro Universitario Regional Este, por el préstamo del *drone* que permitió obtener imágenes aéreas del sistema de estudio de gran resolución. En especial, a Guillermo Goyenola por compartir su conocimiento y experiencia con el equipo y colaborar en la salida de campo. También a Mauro Berazategui por la colaboración en la salida y el procesamiento.

A Pablo Muse y Gabriel Lima, investigadores del Departamento de Procesamiento de señales del Instituto de Ingeniería Eléctrica de la Facultad de Ingeniería (UdelaR) por introducirme en el manejo de herramientas para el procesamiento de imágenes.

A Matías Zarucki, Mauro Berazategui, Daniel Hernández, Lucía Gaucher, Verónica Pinelli, Lucía Ziegler, Esteban Ortiz, Matilde Alfaro y Massimiliano Drago por las discusiones teóricas y existenciales, los comentarios y el ánimo en distintos momentos de este camino.

A JULANA, por dibujar otros caminos posibles y por el aguante durante mis ausencias.

A Caro y Santi por haberme recibido en su casa cuando comencé a viajar al CURE.

A Franco Teixeira también por abrir las puertas de su casa para el nuevo contingente de estudiantes que íbamos llegando a Maldonado, pero además por la buena onda siempre.

A mi familia, por el apoyo y la comprensión siempre.

Esta tesis se realizó en el marco de un Proyecto de Iniciación a la Investigación de la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) y una Beca de Posgrado (POS_NAC_2014_1_102877) financiada por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII).

Introducción

Describir y comprender los patrones de biodiversidad y sus determinantes representa un objetivo central en Ecología (Vitousek *et al.* 1997, Morin 2011). Paralelamente, el papel de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas y servicios que estos proveen es hoy ampliamente aceptado (Tilman *et al.* 1997; Naeem *et al.* 2009). El escenario actual de cambio global, con fragmentación y reducción de ecosistemas (Haddad *et al.* 2015), pérdida de especies (May *et al.* 1995), invasiones biológicas (Arim *et al.* 2006) y tendencias significativas en las condiciones climáticas (Vitousek 1994), determina una urgente necesidad por comprender la relación entre estos componentes y el funcionamiento de los ecosistemas y los servicios que sustentan nuestras sociedades (Vitousek 1994).

En los años 90 se reconocían las limitaciones de abordajes tradicionales para avanzar en este objetivo (Ricklefs y Schluter 1993), motivando el surgimiento de nuevos abordajes como la macroecología (Brown y Maurer 1989, Brown 1995), la estequiometría ecológica (Sturner y Elser 2002), las teorías metabólica (Brown *et al.* 2004, Sibly *et al.* 2012), neutral (Hubbell 2001), de máxima entropía (Harte 2011) y de escalamiento espacial (Ritchie 2010). Asimismo, se han propuesto nuevas síntesis para la teoría de nicho (Chesson 2000; Chase y Leibold 2003) y nuevos abordajes basados en la selección de atributos (Shiplely 2010). En este contexto, se han identificado dos claros problemas para el necesario avance de la teoría ecológica: primero, la necesidad de unificar estos desarrollos en un único cuerpo teórico (McGill 2010; Marquet *et al.* 2014) y en segundo lugar, la falta de adecuados contrastes empíricos de las teorías tanto clásicas como contemporáneas (Hanski 1999; Abrams 2003; Arim *et al.* 2007). El

contraste empírico de predicciones teóricas claves es el motor del desarrollo de cualquier cuerpo teórico (Platt 1964; Box 1976; Hilborn y Mangel 1997). Sin embargo, muchas veces las teorías suelen pasar de moda sin haber sido pertinentemente evaluadas (McIntosh 1987; McGill *et al.* 2007, 2010; Marquet *et al.* 2014).

Los mecanismos que permiten o no la coexistencia de especies representan la base para la comprensión de los patrones de diversidad determinados en última instancia por estas coexistencias (Rosenzweig 1995; Chase y Leibold 2003). El principio de exclusión competitiva y la similitud límite entre especies de una misma comunidad han constituido una de las piedras angulares de la Ecología de comunidades (Begon *et al.* 2006; Morin 2011). La consecuente existencia de una diferencia mínima o límite entre los atributos de las especies coexistentes ha tenido un importante papel en este contexto (Gotelli y Graves 1996; Morin 2011). La similitud límite y el desplazamiento de caracteres fueron de los primeros determinantes considerados en la búsqueda de mecanismos de ensamblaje de comunidades (Brown y Wilson 1956; MacArthur y Levins 1967; Hutchinson 1959). La posición medular de estas ideas fue no obstante socavada con la introducción de modelos nulos (e.g. Strong *et al.* 1979) y análisis teóricos (Slatking 1980) que pusieron en duda su validez teórica y empírica (pero ver Bowers y Brown 1982; Taper y Case 1992). Los debates y posiciones en este sentido han sido revisados repetidamente en la literatura (e.g. Taper y Case 1992; Leibold 1998; Dayan y Simberloff 2005; Stuart y Losos 2013). En los últimos años nuevas contribuciones teóricas y evidencias empíricas (Allen y Holling 2002; Scheffer y van Nes 2006; Ritchie 2010) han vuelto a posicionar la similitud entre

especies a nivel comunitario como un componente clave en la organización de la biodiversidad (Dayan y Simberloff 2005; Abrams *et al.* 2008; Stuart y Losos 2013).

En este sentido, una de las predicciones más importantes es la existencia de cocientes constantes entre los tamaños de las especies de un gremio (Hutchinson 1959). En un escenario de competencia por un recurso, este patrón emergería por la acción de dos mecanismos: la similitud límite para la coexistencia y la regla de empaquetamiento de especies (Brown y Wilson 1956; MacArthur y Levins 1967; Pianka 1974). En base a modelos Lotka-Volterra se ha predicho que especies similares en atributos no deberían coexistir pero superado cierto umbral de diferencia la coexistencia sería posible (MacArthur y Levins 1967, Pianka 1974, Roughgarden 1974, Abrams *et al.* 2008). Asimismo, las especies se aproximarían a estos umbrales para utilizar de forma eficiente los recursos disponibles (Jaksic *et al.* 2007). Esto determina un “empaquetamiento de especies” en donde las especies utilizan todos los recursos disponibles limitándose en este uso por la competencia con otras especies. Consecuentemente, las comunidades presentarían mayores riquezas específicas cuando el sistema permite la coexistencia de especies más similares, las cuales utilizarían un menor rango de recursos (MacArthur y Levins 1967; Pianka 1974). Esta es una de las predicciones más importantes de la hipótesis de empaquetamiento de especies, la cual ha sido tanto sustentada como contradicha por datos empíricos quedando, notablemente, pendiente una adecuada consideración empírica del patrón (Winemiller *et al.* 2001).

El tamaño corporal es una de las propiedades más importantes de un organismo, relacionada con la mayoría de sus atributos ecológicos y fisiológicos

(Peters 1983; Brown 1995; Brown *et al.* 2004; Sibly *et al.* 2012). Esto implica que el tamaño de un organismo es un excelente *proxy* de una amplia gama de atributos funcionales (Woodward *et al.* 2005). En este sentido, los cocientes entre tamaños corporales no solo reflejarían la partición de un recurso trófico, incluyendo también similitudes límites asociadas a depredación, dispersión, refugios, etc. (Gotelli y Graves 1996, Leibold 1998). Por tanto, no es raro que el estudio de los cocientes entre atributos haya sido ampliamente considerado desde la perspectiva de los tamaños corporales (Stuart y Losos 2013). De hecho, uno de los ejemplos originales de Hutchinson (1959) fueron los cocientes de tamaño corporal y desplazamiento de caracteres en Corixidos de charcos temporales. Desde entonces patrones de tamaño congruentes con la existencia de una similitud límite han sido reportados en mamíferos, aves, reptiles, anfibios, invertebrados y plantas (revisado en Dayan y Simberloff 2005). No obstante, una evaluación empírica que efectivamente conecte los patrones con la teoría requiere evaluar una amplia gama de aspectos (Dayan y Simberloff 2005), lo cual solo se ha logrado en menos de una decena de estudios (Stuart y Losos 2013).

Entre los distintos procesos ecológicos que son dependientes del tamaño corporal también se encuentra la percepción del paisaje (Urban y Keitt 2001; Borthagaray *et al.* 2012, 2015a,b). Un mismo paisaje puede ser percibido de forma muy distinta dependiendo del tamaño corporal del individuo (Mac Arthur 1964; Holling 1992; Allen y Holling 2002; Borthagaray *et al.* 2015a). Lo que es heterogéneo y discontinuo para un organismo de pequeño tamaño puede no serlo para uno grande (MacArthur 1964; Wiens 2000; Urban y Keitt 2001). Recientemente, se han retomado estas ideas en la propuesta de nuevos mecanismos para dar cuenta de los patrones de diversidad

(e.g. Economo y Keitt 2008, 2010; Ritchie 2010; Borthagaray *et al.* 2015a,b; Arim *et al.* 2016). El punto común de estos abordajes es el papel asignado a la interacción entre la estructura del paisaje y su percepción “escala (tamaño) dependiente” como un importante determinante de los patrones de coexistencia de especies y biodiversidad (Borthagaray *et al.* 2012, 2014a,b, 2015a,b).

La Teoría de Escalamiento Espacial (TEE) es uno de los nuevos cuerpos teóricos de la Ecología (Ritchie 2010). Esta teoría pone el foco en la coexistencia de especies en relación a sus tamaños corporales, incorporando un potencial papel de la estructura del paisaje (Ritchie y Olf 1999). Esto es especialmente relevante considerando que la reducción, pérdida y fragmentación de hábitat han sido identificados empíricamente como los principales determinantes de pérdida de biodiversidad y funcionamiento ecosistémico (Soulé y Orians 2001). En particular, la TEE se enfoca en la estructura del paisaje y su consecuencia en la utilización de recursos por parte de organismos de distinto tamaño corporal (Ritchie y Olf 1999, Ritchie 2010). El primer punto de partida es el reconocimiento de que la mayoría de las comunidades se encuentran en paisajes fractales, con recursos y hábitats también distribuidos de forma fractal (Ritchie y Olf 1999; Ritchie 2010). Hasta hace unas décadas, la geometría Euclideana servía de representación para el estudio de los patrones y formas del mundo natural. Pero la naturaleza es compleja: “*Las nubes no son esferas, las montañas no son conos, los rayos no son líneas*” (Mandelbrot, 1983). El surgimiento de la geometría fractal ha proporcionado un abordaje más adecuado y nuevas perspectivas en diversas disciplinas, y en Ecología en particular (Krummel *et al.* 1987; Sugihara y May 1990; West *et al.* 1997; Halley *et al.* 2004). Los fractales (del latín

fractus, quebrado) se definen como formas irregulares, con una dimensión (D) característica de valor no entero ubicado entre las dimensiones clásicas (e.g. $1 < D < 2$ para una curva) (Mandelbrot 1983). Además, presentan patrones recurrentes a distintas escalas, propiedad denominada auto-similitud (Palmer 1988; Seuront 2009). Esto implica una estructura compuesta por estructuras similares a las distintas escalas en que se la observa. Una propiedad característica de los fractales es su escala-dependencia: su largo (o área) aumenta al disminuir la unidad de medida (Sugihara y May 1990), de acuerdo a una ley de potencia $L = k \cdot d^{1-D}$, donde L es el largo, d es la escala característica de medida y D es la dimensión fractal (Mandelbrot 1967; Milne 1988). Asociado a este fenómeno, los paisajes fractales presentan tendencias sistemáticas con la escala a la cual se los analiza: al aumentar la escala, la probabilidad de encontrar espacios ocupados en una unidad de paisaje aumenta pero la densidad disminuye (Ritchie 2010). A pesar de que se trata de abstracciones matemáticas, en la naturaleza este tipo de distribución espacial es aceptado como un fenómeno más frecuente que excepcional (Mandelbrot 1983; Sugihara y May 1990; Olf y Ritchie 2002). En este sentido, es destacable que siempre que el paisaje esté parcialmente ocupado y los parches no sean homogéneos existe una ocupación fractal del espacio (Mandelbrot 1983).

La Teoría de Escalamiento Espacial desarrolla una conexión mecanicista entre el grado de fractalidad del paisaje, los recursos y sus nutrientes y la capacidad de las especies para coexistir en función de sus tamaños corporales (Ritchie 2010). Considerar una distribución fractal de los recursos implica que individuos de pequeño tamaño en paisajes agregados tienen menor probabilidad de encontrar parches pero de

conseguirlos, encuentran altas densidades de recursos dentro de su área de acción (Ritchie 1998). Contrariamente, organismos más grandes tienen más probabilidad de encontrar parches, pero con menores densidades internas de recursos (Ritchie 1998, Ritchie 2010). Esto responde a que en distribuciones fractales, al aumentar la escala de observación, su densidad disminuye (Mandelbrot 1983). Esto tendría importantes consecuencias para la obtención de recursos y coexistencia de organismos (Ritchie y Olf 1999). Los individuos enfrentan un compromiso entre el mínimo tamaño de parche y la mínima concentración de recursos en el mismo que permitan satisfacer sus requerimientos energéticos (Ritchie 1998). Al aumentar el tamaño corporal, los organismos incrementan su capacidad de encontrar recursos pero disminuye la posibilidad de que estos satisfagan sus demandas energéticas, determinando umbrales masa dependientes para los tamaños de parches a ser explotados (Ritchie y Olf 1999; Ritchie 2010). Estas tendencias en la selección de parches tendrían consecuencias no evidentes en la coexistencia de especies y patrones de biodiversidad. La más importante es que al aumentar el tamaño corporal aumenta la cantidad de recursos que serían exclusivamente explotados (Ritchie y Olf 1999). De este modo, la similitud límite para la coexistencia de especies disminuiría con el tamaño corporal (Ritchie 2010). Esto implica una asociación negativa entre el cociente de tamaños corporales entre especies similares y su tamaño corporal (Ritchie y Olf 1999). Asimismo esto determina que al aumentar el tamaño corporal, aumentaría la riqueza de especies. No obstante, la naturaleza finita de los ecosistemas determina que las especies más grandes no cuenten con parches más grandes para ser exclusivamente explotadas por estas, lo cual se reflejaría en una reducción rápida en la riqueza de especies a grandes

tamaños. A partir de estos mecanismos la TEE predice una relación riqueza-tamaño corporal en joroba, con asimetría negativa (Ritchie y Olf 1999). Además, se predice una relación unimodal con asimetría positiva entre riqueza y productividad. Una mayor productividad permitiría mayores oportunidades para la partición de recursos y la existencia de un mayor número de especies (Ritchie y Olf 1999). Sin embargo, altas productividades implican la coalescencia de parches y los organismos solo pueden seleccionar parches similares, limitando el número de especies que pueden coexistir (Ritchie y Olf 1999).

Por tanto, la Teoría de Escalamiento Espacial predice la estructura y patrones de diversidad de las comunidades en relación al tamaño corporal de las especies y la distribución espacial del paisaje (Ritchie 2010). Predecir la distribución de tamaños corporales es probablemente la predicción más importante de la TEE, representando una predicción “de riesgo” (Ginzburg y Colyvan 2004). Por este motivo, el foco de atención y debate en la evaluación empírica de la teoría ha estado en este punto (Ritchie 2010, Bloch *et al.* 2011). La TEE predice una reducción en la diferencia en tamaño corporal entre las especies de un gremio al aumentar su tamaño corporal promedio (Ritchie y Olf 1999) contradiciendo teorías clásicas (Hutchinson 1959, Losos *et al.* 1989). No obstante, empíricamente se han observado tanto relaciones negativas, positivas, como ausencia de asociaciones significativas (Sota *et al.* 2000, Marquet *et al.* 2004, Laca *et al.* 2010, Ritchie 2010, Bloch *et al.* 2011). Comprender la fuente de resultados antagónicos es la base para la consolidación de marcos teóricos robustos (McIntosh 1987). Se ha propuesto que la discrepancia entre patrones empíricos se debe a tres factores: primero, la similitud ecológica de los organismos considerados

(Ritchie 2010). Mientras que la teoría se basa en gremios de organismos algunos resultados contradictorios se basaron en ensamblajes de especies de distintos gremios (Ritchie 2010, Rohde 2001). En segundo lugar, la escala espacial en el contraste empírico ha considerado datos geográficos, como fauna de continentes (Bloch *et al.* 2011). En cambio, la TEE se basa en un gremio de especies haciendo uso de un conjunto de parches (Ritchie 2010); lo cual no corresponde a la fauna de todo un continente. El ensamblaje de datos de múltiples comunidades es esperable que responda a otros procesos, incluyendo artefactos como el cambio en la distribución estadística al combinar distribuciones locales (Marquet *et al.* 2004). Por último, cuando la escala espacial y el análisis independiente de distintos gremios fueron considerados, se trabajó con rangos acotados de tamaños corporales (e.g. Poulin *et al.* 2008), limitando la capacidad de detección de patrones significativos (Neter *et al.* 1996).

El debate sobre la pertinencia de la TEE y su poder predictivo se ha enfocado en la falta de un nivel de agregación ecológica, una escala de análisis y un rango de tamaños corporales apropiados para una evaluación robusta de una teoría que fuera considerada de posición destacada en la teoría ecológica (Bloch *et al.* 2011). Finalmente, otras de las predicciones más relevantes de la teoría son aquellas que relacionan el cociente de tamaños corporales y su dependencia del tamaño con la dimensión fractal del sistema (Ritchie 2010). Explícitamente, se espera observar una asociación positiva entre la pendiente de la relación cociente de tamaños-tamaño y el grado de fractalidad del sistema (Ritchie 2010). No obstante, su evaluación requiere contar con varios sistemas con ensambles de especies comparables pero distintas dimensiones fractales (Ritchie 2010). En este sentido, esta tesis considera una

metacomunidad de charcos temporales la cual presenta una considerable diversidad de especies, con un amplio gradiente de tamaños corporales y heterogeneidad ambiental, reuniendo las características adecuadas para superar estas limitantes. Específicamente se analizan las predicciones más importantes y controvertidas de la TEE para distintos gremios y grupos taxonómicos. Además, se incorpora el efecto de un amplio número de variables ambientales favoreciendo la detección de los patrones estrictamente asociados a la TEE y su importancia relativa en relación a otros potenciales mecanismos.

Hipótesis

Los recursos y los hábitats presentan una distribución fractal. Los organismos interactúan con el ambiente a una escala característica determinada por su tamaño corporal. Al aumentar esta escala, aumenta la probabilidad de detectar recursos pero disminuye su densidad. Como consecuencia cada organismo tiene un tamaño mínimo y máximo de parche de recursos que puede utilizar eficientemente. Debido a que la incorporación de parches grandes ocurre a una tasa mayor que el rechazo de parches chicos, al aumentar el tamaño aumentan los recursos de uso exclusivo de la especie. Esto permite la coexistencia de especies de tamaños corporales más similares, cuanto más grande sea su tamaño corporal.

Predicciones

1. La similitud entre especies coexistentes de un mismo gremio aumenta con el tamaño corporal. Es decir, el cociente de tamaños corporales de especies adyacentes presenta una asociación negativa con el tamaño corporal.

2. La estructura del ambiente afecta la distribución de tamaños corporales. Ambientes más heterogéneos, con más recursos y mayores dimensiones fractales presentan una mayor similitud promedio de tamaños corporales y una asociación más pronunciada entre la similitud de las especies (cociente de tamaños) y su tamaño corporal.

Metodología

Área de estudio

Se trabajó con un sistema de charcos temporales, ubicado en la cuenca de la Laguna Castillos, Departamento de Rocha (Uruguay) (Fig. 1). Los charcos se encuentran en dos predios privados (“Barra Grande” y “El guri”) donde se practica ganadería extensiva (ver Laufer *et al.* 2009; Arim *et al.* 2011). Se trata de cuerpos de agua someros, que se forman consistentemente en las mismas depresiones del paisaje entre años. El llenado y secado de los charcos está asociado al régimen de lluvias, pudiéndose conectar en eventos de lluvias extremas (Borthagray *et al.* 2015a). En general, se llenan entre otoño e invierno, cuando las precipitaciones superan las pérdidas por evaporación y se secan al principio de la primavera, cuando la temperatura comienza a ascender y las precipitaciones disminuyen (Laufer *et al.* 2009). El sistema es muestreado estandarizadamente desde 2005, contándose con información biológica y morfológica detallada de cada charco. Se han registrado al menos 5 especies de peces, 4 especies de anfibios, más de 200 macroinvertebrados, 65 taxa de zooplancton y casi 100 especies de plantas; cubriendo un amplio rango de tamaños corporales (Arim *et al.* 2011, Vidal 2012). Los charcos cubren un amplio rango de áreas (desde unos pocos metros cuadrados a hectáreas) y heterogeneidad ambiental. Estas dos propiedades los hacen modelos excepcionales para evaluar predicciones de teorías ecológicas (Biggs

et al. 2005, de Meester et al. 2005), específicamente aquellas asociadas a la estructura y dimensiones del sistema.

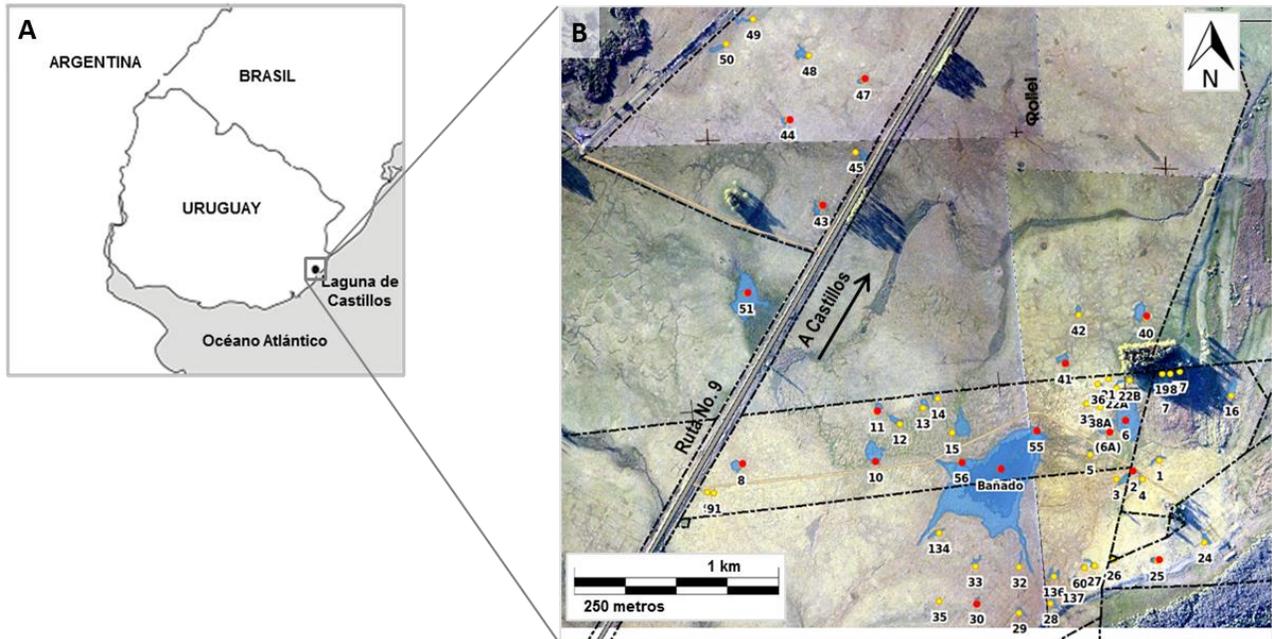


Figura 1. Localización del área de estudio: cuenca de la Laguna de Castillos, a 12 km de la ciudad de Castillos, Rocha, Uruguay (A). Imagen satelital con capa vectorial superpuesta del sistema de charcos temporales (B). Se observa la disposición espacial, gradiente de áreas y formas de los mismos. Los puntos rojos indican los charcos utilizados en este estudio. Como referencia se indica la Ruta Nacional No. 9.

Muestreo y procesamiento de muestras

El muestreo sigue una rutina estandarizada en donde se aproximan los charcos a un óvalo estableciendo unidades muestrales a lo largo de la diagonal principal y secundaria. Como base se toman cinco muestras equidistantes en cada una de las diagonales. Cuando alguna de las diagonales presenta menos de 10 m de diámetro, se establecen estaciones cada 2 m para procurar la independencia de las unidades muestrales. Cuando alguno de los diámetros supera los 50 metros, se toman muestras

cada 10 metros apuntando a capturar la mayor heterogeneidad potencial de los charcos más grandes. La colecta de macrófitas se realiza en las transectas mayores de cada charco, extrayendo todo el material vegetal por encima del suelo de un cuadrante de 20 cm de lado. La colecta de invertebrados y vertebrados se realiza con un calderín cuadrado de 20 x 30 cm, malla de aproximadamente 2 mm de diámetro, siendo conservados en formol al 10% hasta su procesamiento en laboratorio. Además de los diámetros, se registran otras medidas morfométricas de cada sistema: profundidad (en cada estación de muestreo y en el punto medio entre estaciones) y número de montículos que interceptan las transectas. Estos son pequeñas elevaciones de tierra firme cubiertas de vegetación y su medida es utilizada como *proxy* de la heterogeneidad ambiental (ver Fig. 2A). Las muestras animales y vegetales son trasladadas a laboratorio donde se identifican al máximo nivel taxonómico posible, utilizando bibliografía de referencia (ver Arim *et al.* 2010; 2011). Además, se calcula su riqueza para cada charco. Para todos los invertebrados y vertebrados se mide el largo, alto y ancho, estimando el biovolumen asumiendo un forma ovoide.

Descripción de la base de datos

Este trabajo consideró la base de datos correspondiente a octubre de 2008, por tratarse de la más completa en cuanto al procesamiento de todos los animales al máximo nivel posible de resolución taxonómica. Esta base contiene información de las comunidades animales y vegetales colectadas para 18 charcos del sistema, así como de las características abióticas de los mismos. Se calcularon los tamaños corporales promedio y varianza para aquellas especies o taxa con al menos 5 individuos y se les asignó un gremio trófico en base a bibliografía (carnívoro, herbívoro, omnívoro, filtrador

o detritívoro; ver Arim *et al.* 2010). Para los cálculos mencionados se consideraron larvas, juveniles y adultos de una misma especie, en el caso de haberse registrado y una vez constatado que compartían la misma dieta. La base de atributos ambientales de los charcos consideró la riqueza de especies vegetales y la biomasa vegetal, calculada como el promedio de los pesos secos de la vegetación para cada charco, como *proxy* de la productividad (Piñeiro-Guerra *et al.* 2014). En cuanto a las variables morfométricas, se consideró: el área como el área de una elipse en base al diámetro mayor y menor registrado; la profundidad, como el promedio de todas las profundidades medidas en el charco; el volumen, como área por profundidad promedio; y un índice de forma, calculado como *diámetro mayor/diámetro menor*. Debido a que presentaban un amplio rango de valores y una relación asintótica con las variables independientes, las variables área y volumen fueron trabajadas en escala logarítmica base diez. La heterogeneidad ambiental fue considerada como un conjunto de variables complementarias: i) el número de montículos registrados por metro de transecta en el diámetro mayor y menor, ii) el coeficiente de variación de profundidad de cada charco, calculado como el *Desvío Estándar/Media x 100* y, iii) de particular relevancia en el contexto de este proyecto, la dimensión fractal. Considerando el papel central de la dimensión fractal para la teoría en que la presente tesis se enfoca, se prestó especial atención a la estimación de este parámetro.

Estimación de la dimensión fractal de las comunidades locales

Existen distintos métodos para estimar la dimensión fractal de una imagen (Halley *et al.* 2004). En este caso, se utilizó el método de transecta, recomendado por su robustez y desempeño (Gneiting *et al.* 2012; Ritchie *com. pers.* 2015). Para ello se obtuvieron

imágenes aéreas del sistema, mediante un *drone* (Swinglet CAM Sensefly), que cuenta con una cámara automática Canon Ixus 127HS, 16 MP. Ésta fue utilizada en su configuración automática. Previo a la campaña, se planificaron y simularon vuelos con el software Emotion 2, versión 2.2.1. En el mismo se simularon distintas condiciones como la altura de vuelo, superficie cubierta o condiciones del tiempo (e.g. velocidad del viento) para evaluar el desempeño del equipo. En julio de 2014, se realizó una salida de campo al sistema de estudio para capturar las imágenes necesarias para los análisis planteados. Los vuelos fueron programados a una altura promedio de 81.2 m, asegurando un solapamiento mínimo entre fotos que permitiera la posterior configuración de un mosaico. Esta altura implica una resolución de 2.5 cm/píxel. Una vez finalizado cada vuelo se importaban las fotos e información asociada al vuelo. Se obtuvieron más de 900 imágenes, que fueron asociadas a la información de cada vuelo con el software Postflight Terra LT. Debido a que el procesamiento de las imágenes y la configuración de los mosaicos significaban una gran demanda computacional, se decidió trabajar con las fotos individuales que correspondían a los charcos presentes en la base de datos considerada. En los casos que la extensión del charco no permitía su captura en una sola imagen, se procesaron al menos 3 fotografías a efectos de obtener una estimación representativa de la heterogeneidad de los charcos. Las imágenes aéreas fueron procesadas con el paquete FIJI (Schindelin *et al.* 2012), asociado al software ImageJ (Rasband 2015). El procesamiento involucró el ajuste de foco de las imágenes mediante la función *sharpen* y su posterior segmentación mediante la aplicación Weka (Hall *et al.* 2009), la cual puede ser entrenada para la clasificación de píxeles. En este caso, esta actividad consistió en discriminar hábitat

terrestre (montículo) de acuático en los charcos (Fig. 2B). Previamente, cada charco fue recortado de la imagen según sus límites con el software GIMP, de forma de excluir la matriz de pradera en la segmentación de la imagen.

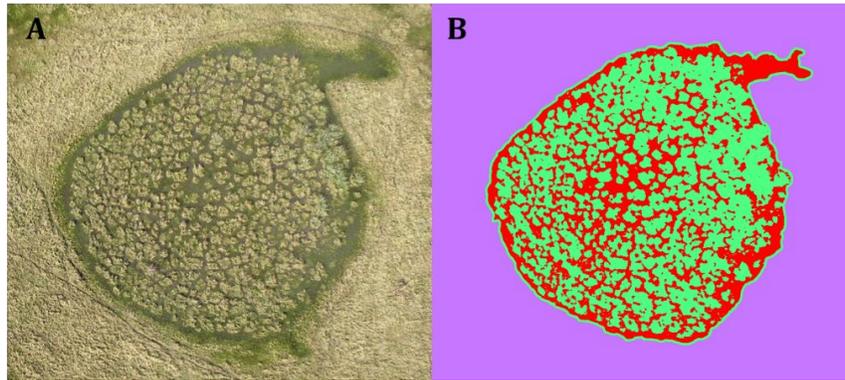


Figura 2. Fotografía aérea (A) e imagen recortada y segmentada (B) de uno de los charcos presentes en el sistema de estudio. Cada color corresponde a las categorías establecidas en la segmentación: pradera (lila), hábitat terrestre (verde) y hábitat acuático (rojo) en el charco.

Una vez segmentada, cada imagen fue levantada en el software R (R Core Team 2014), mediante el paquete PNG (Urbanek 2013), donde fue transformada a matriz binaria, estableciendo con valor 1 al hábitat acuático y 0 al hábitat terrestre. Este tratamiento era necesario para poder estimar la dimensión fractal mediante el paquete *fractaldim* (Sevcikova *et al.* 2014) del mismo software. Este paquete implementa varios métodos para la estimación de la dimensión fractal de datos uni- y bi-dimensionales. En particular, el método de transecta computa un estimador de la variación (Sevcikova *et al.* 2014) para cada fila y columna de la matriz, y se calcula la dimensión fractal como la mediana de estas estimaciones. Para ello se estableció un tamaño de ventana deslizante correspondiente al número de columnas de la matriz (Sevcikova *et al.* 2014).

Análisis de datos

Sólo se consideraron los organismos acuáticos, en el entendido de que son quienes están efectivamente interactuando con la estructura del paisaje acuático. Para la generación de la base de datos se ordenaron las especies en orden creciente de tamaños corporales. Se calcularon los cocientes entre tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) de especies de mismo gremio. La tendencia en el cociente entre tamaños corporales en función del tamaño corporal de las especies se evaluó primero a escala metacomunitaria. Luego se discriminó por dieta y Orden o Familia, cuando era posible, analizando nuevamente el patrón. Debido a la pérdida de poder estadístico y riesgo de sobreajuste a los datos, solo se analizaron gremios o grupos taxonómicos con al menos 6 especies. La relación entre el cociente entre tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio (M_j) de las especies se evaluó mediante el ajuste de regresiones lineales y polinómicas de segundo grado (Neter *et al.* 1996). En base a lo observado en el análisis exploratorio de datos, también se evaluó el ajuste de una regresión segmentada con un corte. Para la detección del valor de corte se fijó como valor de inicio de la exploración el percentil 50 de los datos. Se trabajó con el paquete *segmented* (Muggeo 2003, 2008) del software R. Los modelos fueron contrastados por el criterio de información de Akaike (AIC) y el peso de la evidencia (Burnham & Anderson 2002). Asimismo, se ajustaron modelos mixtos considerando la dieta, Orden o Familia como factor aleatorio (Zuur *et al.* 2009) buscando comparar el patrón obtenido. Para ello se trabajó con el paquete *nlme* (Pinheiro *et al.* 2014). Debido a que la mayoría de las especies pertenecientes a un Orden comparten la misma dieta, se decidió no considerar los dos efectos aleatorios simultáneamente. Por último, complementando los análisis anteriores y siguiendo a trabajos previos (i.e. Bloch *et al.*

2011), se analizó la existencia de correlaciones entre tamaño corporal y diferencia en tamaño corporal mediante el test de Spearman. Se utilizó este test debido a que solo asume relaciones monotónicas entre las variables sin otras restricciones a la relación funcional involucrada (Adler 2009). Se trata de una evaluación con menor poder estadístico pero enfocada en el aspecto central a ser evaluado: la existencia de asociaciones positivas o negativas entre el tamaño corporal y el cociente entre tamaños corporales adyacentes de especies que explotan un mismo paisaje (Ritchie 2010; Bloch *et al.* 2011).

Para cada una de las comunidades locales se ajustaron modelos lineales para la relación entre el cociente entre tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal de la especie de mayor tamaño (M_j). El intercepto de esta relación representa el empaquetamiento promedio del sistema, independientemente de sus tamaños corporales. La pendiente describe la tendencia en empaquetamiento con el tamaño corporal, independientemente del empaquetamiento promedio de la comunidad. Como fue considerado en la introducción, la Teoría de Escalamiento Espacial (e.g. Ritchie 2010) y la Teoría de empaquetamiento de especies hacen predicciones concretas sobre las asociaciones esperadas entre el valor de estos parámetros y las características ambientales. Además se consideró el número de datos (i.e. número de especies) evaluado en cada regresión.

Para cada grupo taxonómico y cada gremio trófico en cada comunidad local se estimaron los interceptos (a) y pendientes (b) de la relación $M_j/M_i \sim M_j$. La relación entre el valor de estos parámetros y las características ambientales se evaluó mediante Modelos Lineales Generalizados, utilizando una rutina de búsqueda exhaustiva en la

selección de modelos (Hosmer & Lemeshow 1989). Para esto se utilizó el paquete *bestglm* (McLeod & Xu 2014), estableciendo como máximo dos variables independientes y seleccionando el mejor modelo según AIC. El límite de dos variables permitió mantener un balance entre el número de observaciones y de parámetros estimados (Neter *et al.* 1996; Zuur *et al.* 2009). Con el fin de visualizar las asociaciones, en los casos que el mejor modelo incluyó más de una variable explicativa, se graficó separadamente la variable dependiente en función de cada variable explicativa, sin el efecto de la otra (ver White *et al.* 2012). Por otra parte, cuando el número de especies de un grupo taxonómico o gremio trófico en un charco no permitió ajustar una regresión, el charco fue descartado. Para los casos que esto implicaba contar con menos de 15 charcos se estableció 1 sola variable independiente en la rutina de selección de modelo. Todas las variables ambientales registradas fueron consideradas como potenciales variables independientes. Previo al ajuste de modelos, se realizó una exploración de datos para evaluar tendencias entre las variables ambientales y los coeficientes. De detectarse, posibles relaciones cuadráticas, se incorporaron términos cuadráticos de las variables ambientales a la base de datos.

Resultados

Distribuciones de tamaños corporales

La base de datos considerada presenta 5763 individuos muestreados en 18 charcos, durante octubre de 2008. El tamaño corporal promedio fue calculado para aquellas especies con al menos 5 individuos, representando 82 de las 173 especies registradas (Tabla 1, Anexo). La distribución de tamaños corporales de todos los organismos colectados fue aproximadamente normal en escala logarítmica (Fig. 3), observándose una alta frecuencia de tamaños intermedios. El rango de tamaños corporales varió entre 0.036 y 4028.04 mm³, correspondientes a un acaro (subclase Acari) y al pez anual *Austrolebias cheradophilus*, respectivamente, abarcando seis órdenes de magnitud. Al desagregar por gremio trófico y taxa, se observan cambios en la distribución de tamaños y en algunos casos varias modas (Fig. 3). Se puede observar además el rango de tamaños ocupados en cada caso (Figs. 3 y 4).

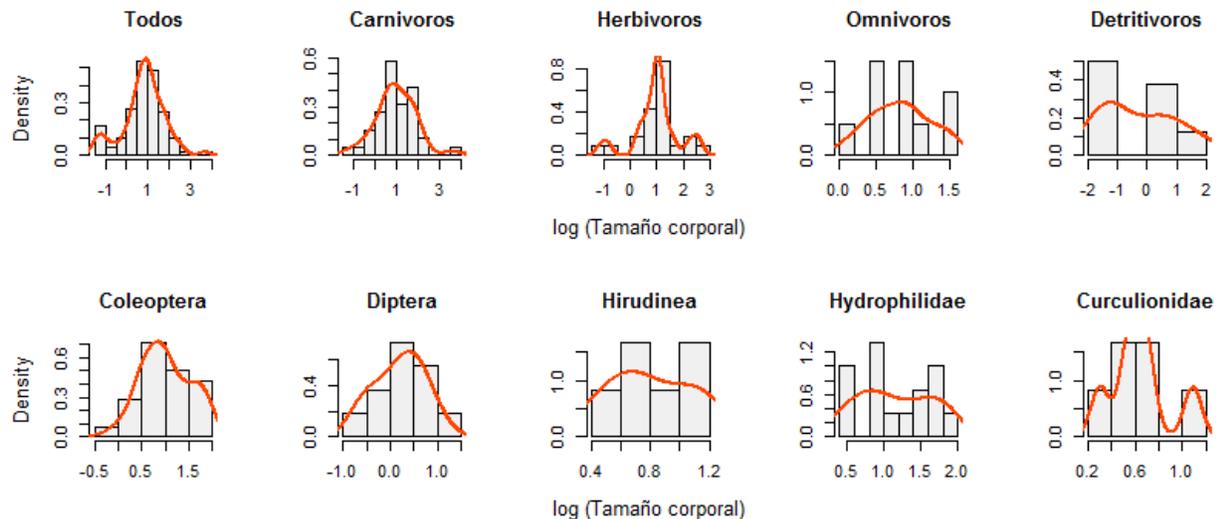


Figura 3. Distribución de frecuencias de tamaños corporales (mm³, en escala logarítmica en base 10) de las 82 especies analizadas (“Todos”) y para cada gremio trófico (Carnívoros, Herbívoros, Omnívoros, Detritívoros) y grupo taxonómico analizado (Coleoptera, Diptera, Hirudínea, Hydrophilidae, Curculionidae).

En relación a los gremios tróficos, 38 de las especies consideradas correspondieron a carnívoros, 23 a herbívoros, 10 a omnívoros, 8 a detritívoros y 3 a filtradores (Tabla 2, Anexo). Este último grupo no fue considerado en los análisis subsiguientes por presentar bajo número de especies.

En cada gremio se encontraron algunas especies con amplios rangos de tamaños corporales y otras con poca variabilidad entre individuos. Varias especies presentan rangos similares, solapándose en su distribución de tamaños corporales (Fig. 4).

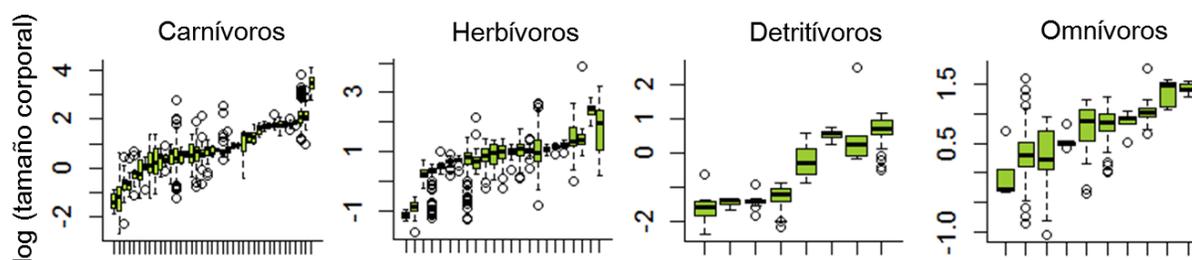


Figura 4. Boxplot de los tamaños corporales de las especies analizadas (mm^3 , en escala logarítmica en base 10), ordenados de menor a mayor y discriminados por gremio trófico: carnívoros (38), herbívoros (23), detritívoros (8) y omnívoros (10).

En cuanto a su filiación taxonómica, la mayoría de las especies correspondían a 8 grupos: los ordenes Coleoptera (29), Diptera (10), la clase Hirudinea (6), la subclase Acari (5), los ordenes Hemiptera (4), Ephemeroptera (4), Cyprinodontiformes (4) y Basommatophora (4). El resto de los grupos taxonómicos solo presentaron 1 o 2 especies (ver Tabla 2, Anexo). Debido al bajo número de especies, solo se consideraron los grupos Coleoptera, Diptera e Hirudinea. En Coleoptera y Diptera se observaron diferencias entre los tamaños corporales de las especies, aunque muchos de los rangos se solapan. Por otro lado, en Hirudinea se observaron similares tamaños corporales y rangos de variabilidad (Fig. 5). Cabe mencionar que tanto el Orden

Coleoptera como Diptera presentan especies de dieta carnívora, herbívora y omnívora. (ver Tabla 2, Anexo).

Al analizar a un menor nivel taxonómico, se observó que la mayoría de las especies se distribuyeron en las familias Hydrophilidae (15), Curculionidae (6), la clase Hirudinea (6), las familias Dytiscidae (5), Chironomidae (5) y la subclase Acari (5). El resto de las familias presentaron entre 1 y 4 especies (ver Tabla 3, Anexo). Debido al bajo número de especies, sólo se consideró las familias Hydrophilidae y Curculionidae, ambas pertenecientes al Orden Coleoptera. Se observaron diferencias en tamaños corporales entre especies de Hydrophilidae; algunas especies presentaron amplios rangos de variación y solapamiento con otras. De las especies analizadas, 10 presentaron dieta carnívora y 5 omnívora. Para Curculionidae se observaron diferencias entre especies aunque persiste el solapamiento entre algunas. De las especies analizadas, 5 presentan dieta herbívora y solamente 1 dieta omnívora (ver Tabla 3, Anexo).

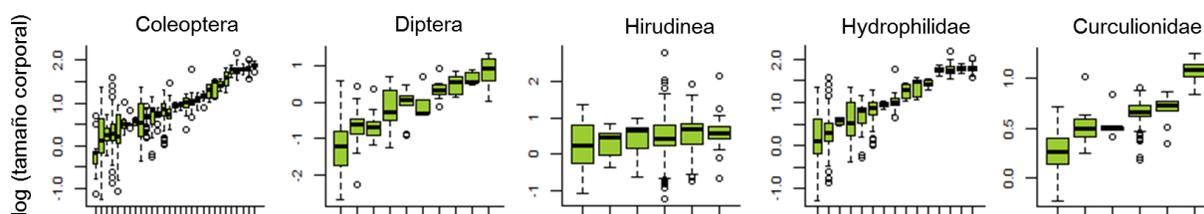


Figura 5. Boxplot de los tamaños corporales de las especies analizadas (mm^3 , en escala logarítmica en base 10), ordenados de menor a mayor y discriminados por grupo taxonómico: Ordenes Coleoptera (29) y Diptera (10), Clase Hirudinea (6), Familias Hydrophilidae (15) y Curculionidae (6).

Tendencias en similitud de tamaños corporales

Al considerar todo el ensamble de especies de la metacomunidad, sin diferenciar dietas o taxa, el modelo de mejor ajuste fue una regresión segmentada (Tabla 4, Anexo), con un punto de quiebre en 2.09 (123.03 mm^3) (Fig. 6). El cociente entre tamaños

corporales adyacentes tendería entonces a disminuir a medida que aumenta el tamaño corporal promedio de las especies. Sin embargo, para tamaños corporales mayores a 123.03 mm^3 se observa un abrupto cambio hacia una fuerte pendiente positiva. Es decir, a partir de este tamaño umbral las especies serían menos similares en sus tamaños corporales cuanto mayor sea su tamaño corporal promedio. No obstante, debe destacarse que son pocas las especies que estarían involucradas en esta tendencia positiva (1 a 6 especies). De acuerdo al test de Spearman, la correlación entre las variables no es significativa ($p=0.530$). Sin embargo, al evaluar el primer segmento de la regresión ajustada se observa una correlación negativa significativa ($p=0.045$) (Tabla 5, Anexo).

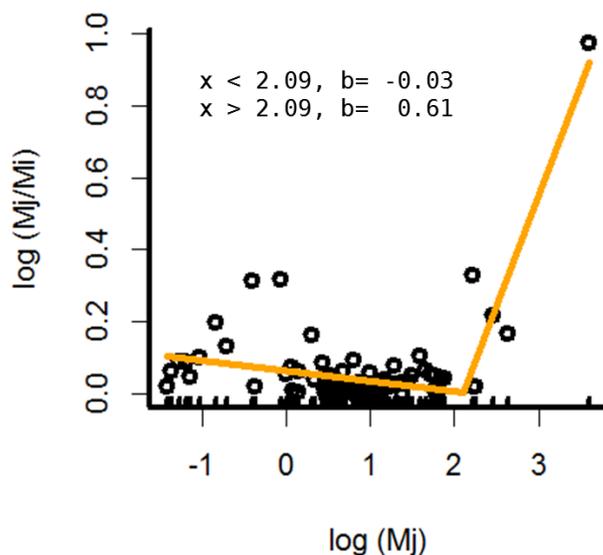


Figura 6. Relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (Mj/Mi) y el tamaño corporal promedio de la especie de mayor tamaño (Mj ; mm^3 , en escala logarítmica en base 10) para las 82 especies presentes en el sistema, con más de cinco individuos muestreados. La línea ajustada corresponde al modelo de regresión segmentada, de mayor soporte empírico según AIC. Se indican las pendientes (b) previo y luego del punto de quiebre estimado ($x=2.09$).

Tendencias en similitud de tamaños corporales a nivel de gremios

Los gremios tróficos con buena representación en cantidad de especies presentaron tendencias congruentes con lo reportado a nivel metacomunitario: Los carnívoros y los herbívoros presentaron una similitud máxima en tamaños corporales intermedios y la tendencia a diferenciarse en los tamaños corporales de especies adyacentes a medida que se consideran especies más chicas o más grandes. Para los carnívoros el mejor modelo fue un polinomio de segundo grado y para los herbívoros una regresión segmentada (Fig. 7). De acuerdo al test de Spearman, la correlación entre las variables no es significativa para ninguno de las dos dietas (Tabla 5, Anexo). Sin embargo, al evaluar el primer y segundo segmento de la regresión segmentada ajustada a herbívoros se observa una correlación negativa significativa ($p=1.42E-03$) seguida de una correlación positiva significativa ($p=4.32E-02$). Los omnívoros y detritívoros no presentaron ninguna tendencia clara.

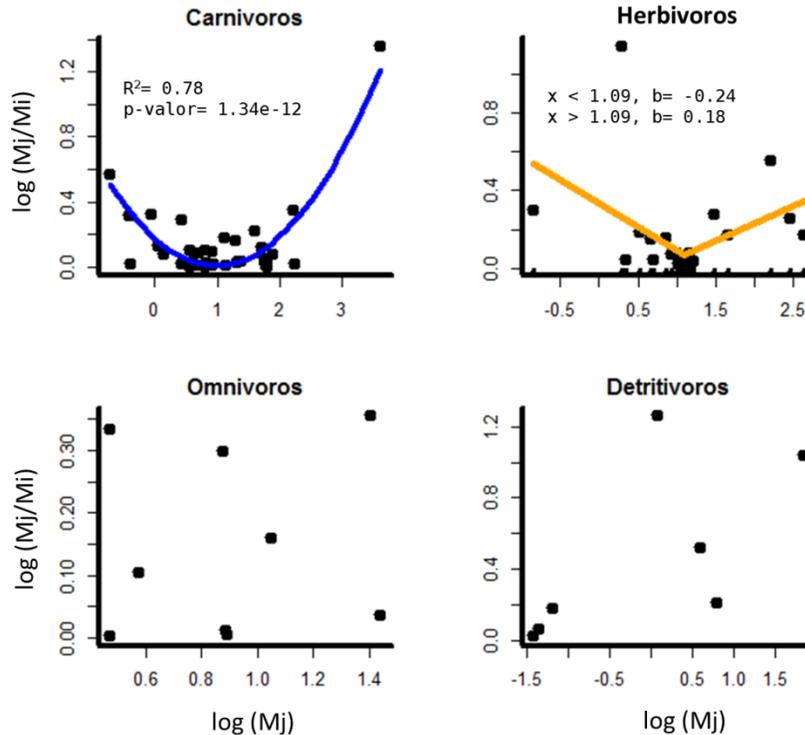


Figura 7. Relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio de la especie de mayor tamaño (M_j ; mm^3 , en escala logarítmica en base 10) para cada gremio trófico analizado: carnívoros, herbívoros, omnívoros y detritívoros. Las líneas ajustadas corresponden a los modelos de mayor soporte empírico, según W_i : un polinomio de segundo grado en el caso de los carnívoros y una regresión segmentada para los herbívoros analizados. Se indica el ajuste y significancia estadística del modelo ajustado para carnívoros, y las pendientes previo y luego del punto de quiebre estimado ($x=1.09$) para herbívoros. No se observa tendencia para el caso de omnívoros y detritívoros.

Tendencias en similitud de tamaños a nivel de grupos taxonómicos

Del total de grupos taxonómicos considerados Coleoptera, Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae y Curculionidae presentaron más de 5 especies permitiendo una evaluación razonable de la tendencia $M_j/M_i - M_j$. Entre estos, los Coleópteros fueron el único grupo con una tendencia significativa (Fig. 8). El ajuste de mayor soporte empírico (Tabla 4, Anexo) fue una regresión segmentada que indica unas pocas especies de menor tamaño con grandes diferencias entre sí pero una rápida disminución en su diferencia hasta cierto punto de quiebre, donde la tendencia es a

aumentar la diferencia pero con una pendiente menos pronunciada. De acuerdo al test de Spearman, la correlación entre las variables no es significativa ($p=0.78$). Al evaluar el segundo segmento de la regresión ajustada, tampoco resultó significativa ($p=0.58$) (Tabla 5, Anexo).

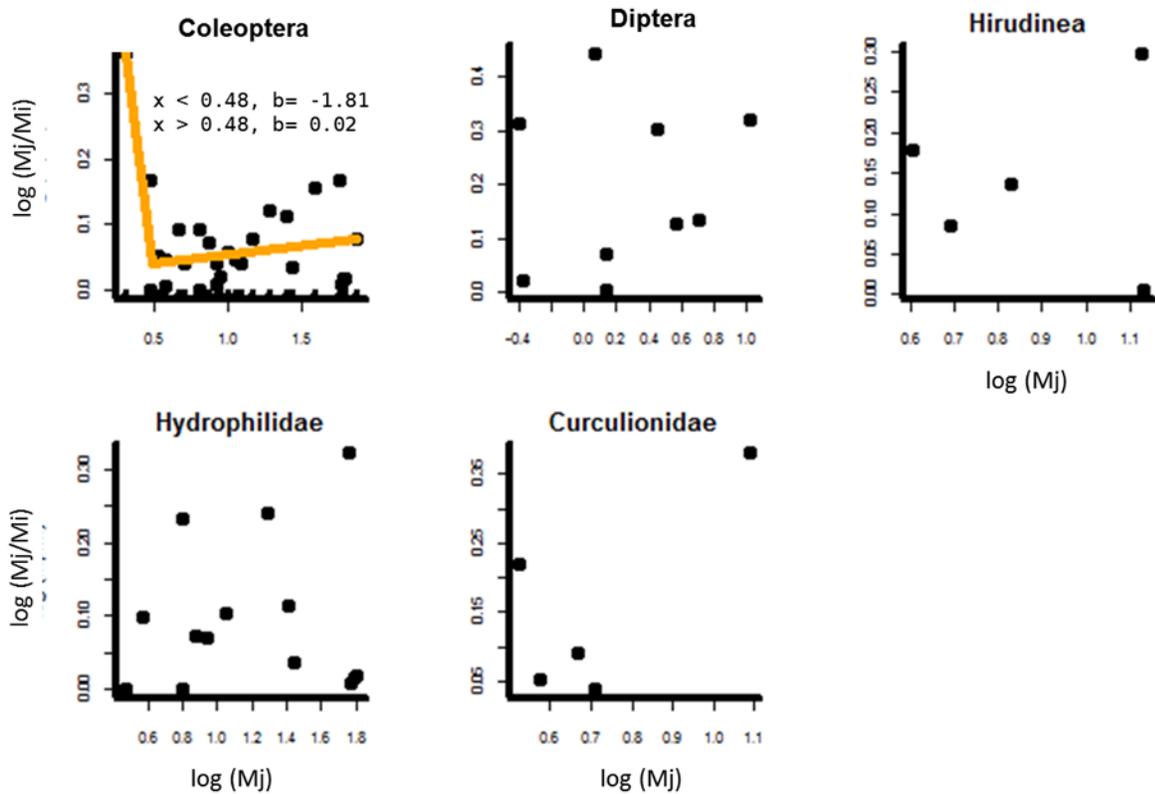


Figura 8. Relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio de la especie de mayor tamaño (M_j ; mm^3 , en escala logarítmica en base 10) para los grupos taxonómicos analizados: Coleoptera, Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae y Curculionidae. La línea ajustada en Coleoptera corresponde al modelo de mayor soporte empírico, según W_i : una regresión segmentada. Se indican las pendientes previo y luego del punto de quiebre estimado ($x=0.48$). No se observó tendencia significativa para el caso de Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae y Curculionidae.

Efecto de los atributos del charco en la relación cociente de tamaños – tamaño corporal

Al considerar el empaquetamiento promedio de tamaños corporales (intercepto de la relación $M_j/M_i \sim M_j$) para el ensamble completo de especies (a nivel de

metacomunidad), el modelo con mayor soporte empírico incluyó a la profundidad promedio y el número de especies ($W_i=0.34$, $R^2=0.47$, $p=0.003$), ambas con efectos significativos ($p<0.05$). El intercepto tiende a aumentar al aumentar la profundidad promedio de los charcos y disminuye al aumentar el número de especies (Fig. 9A y B). Al analizar el efecto sobre la tendencia de empaquetamiento (pendiente de la relación $M_j/M_i \sim M_j$), el modelo con mayor soporte empírico incluyó solamente al coeficiente de variación en profundidades, presentando un efecto marginalmente significativo ($W_i=0.32$, $R^2=0.15$, $p=0.062$; Fig. 9C). El siguiente mejor modelo incluye además el número de especies pero sin efecto significativo; ambos modelos juntos representan el 53 % del peso de la evidencia.

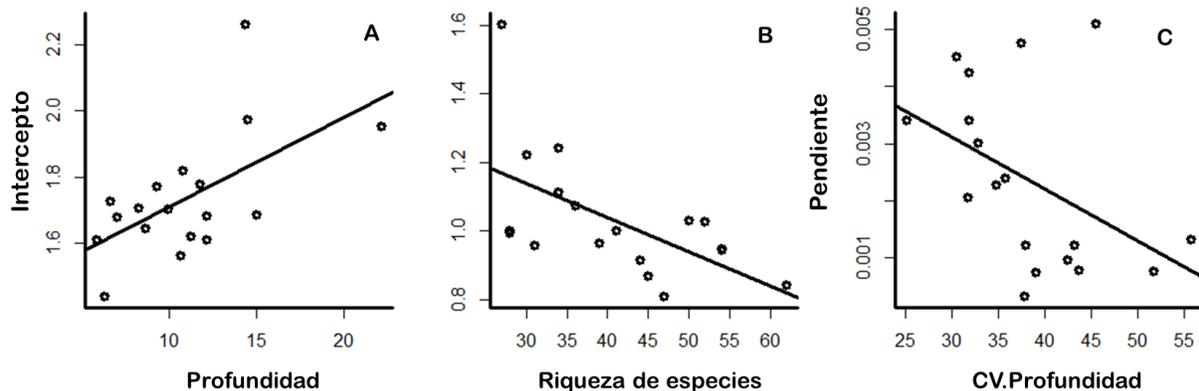


Figura 9. Relación entre el intercepto (empaquetamiento promedio) y la pendiente (tendencia de empaquetamiento) de la relación $M_j/M_i - M_j$ para el ensamble completo de especies (a nivel metacomunitario) y variables ambientales. Se presentan los mejores modelos según el W_i . El intercepto presentó una relación positiva con la profundidad (A) y una relación negativa con el número de especies del charco (B). La pendiente presentó una relación negativa con el coeficiente de variación en profundidades (C). Debido a que el mejor modelo para interceptos involucró dos variables explicativas, se presenta la relación entre los interceptos y cada variable explicativa, sin el efecto de la otra (A y B). Profundidad (cm); CV.Profundidad (%).

Análisis por gremios

Para los carnívoros, el mejor modelo para interceptos incluyó a la heterogeneidad y la riqueza de especies de misma dieta en los charcos ($W_i=0.31$, $R^2=0.43$, $p=0.005$). El intercepto tiende a aumentar al aumentar la heterogeneidad y a disminuir con el número de especies de carnívoros en los charcos (Fig. 10A y B). En cuanto a la pendiente, ésta presentó una relación cuadrática negativa con la dimensión fractal, representando un 95% del peso de la evidencia ($R^2=0.73$, $p=2.17E-05$) (Fig. 10C).

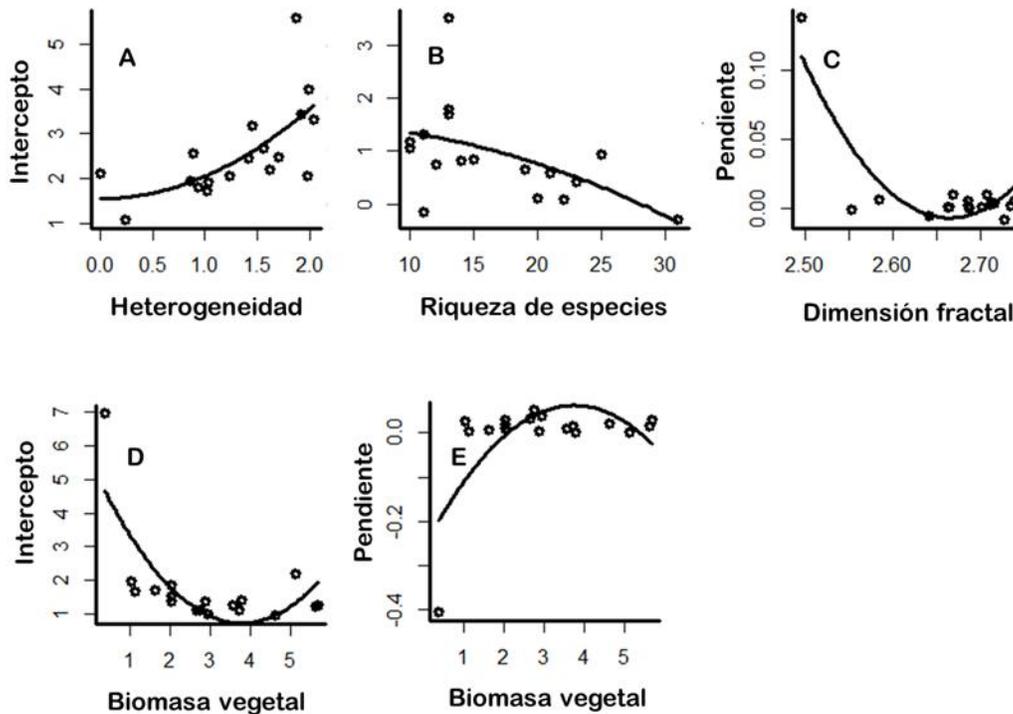


Figura 10. Relación entre el intercepto (empaquetamiento promedio) y la pendiente (tendencia de empaquetamiento) de la relación $M_i/M_j \sim M_j$ y las variables ambientales de los charcos para carnívoros (A, B y C) y herbívoros (D y E). Se presentan los mejores modelos según el W_i para carnívoros (A, B y C) y herbívoros (D y E). Las líneas de tendencia indican las relaciones significativas ($p < 0.05$). Debido a que el mejor modelo para interceptos de carnívoros involucró dos variables explicativas, se presenta la relación entre los interceptos y cada variable explicativa, sin el efecto de la otra (A y B). Heterogeneidad (número de montículos/metro); Biomasa vegetal (gramos).

Tanto el intercepto como la pendiente en los herbívoros presentaron una relación cuadrática significativa con la biomasa vegetal: Al aumentar la biomasa vegetal, el intercepto disminuye ($W_i=0.97$, $R^2=0.55$, $p=9.6E-04$) a diferencia de la pendiente que tiende a aumentar ($W_i=0.88$, $R^2=0.41$, $p=7.4E-03$) (Fig. 10D y E). En omnívoros no se encontró relación entre el intercepto o la pendiente y ninguna de las variables ambientales consideradas. El patrón no fue analizado para las especies detritívoras debido a que solo fue posible ajustar la relación $M_j/M_i \sim M_j$ en 4 charcos los que presentaron más de 3 especies de esta dieta.

Análisis por grupo taxonómico

Para Coleoptera, el intercepto presentó una relación cuadrática negativa con el coeficiente de variación en profundidades ($W_i=0.28$, $R^2=0.32$, $p=0.02$; Fig. 11A). La pendiente también estuvo asociada a esta variable pero de forma lineal y positiva ($W_i=0.25$, $R^2=0.08$, $p=0.13$; Fig. 11B). Para Diptera solo fue posible ajustar regresiones lineales en 13 charcos, por lo que se estableció la entrada máxima de una sola variable independiente al evaluar la relación de sus coeficientes con las variables ambientales. El mejor modelo para el intercepto incluyó al coeficiente de variación en profundidades, observándose una relación cuadrática positiva ($W_i=0.49$, $R^2=0.28$, $p=0.03$; Fig. 11C). La pendiente presentó una relación negativa pero no significativa con la heterogeneidad ($W_i=0.25$, $R^2=0.08$, $p=0.18$; Fig. 11D). En la Clase Hirudinea también se estableció una sola variable independiente, habiéndose constatado que solo en 12 charcos fue posible ajustar regresiones. En este caso, el intercepto presentó una relación cuadrática positiva y significativa con la riqueza vegetal ($W_i=0.62$, $R^2=0.36$, $p=0.02$) (Fig. 11E). En

cuanto a la pendiente, el mejor modelo incluyó una relación cuadrática negativa con la heterogeneidad ($W_i=0.34$, $R^2=0.30$, $p=0.03$; Fig. 11F).

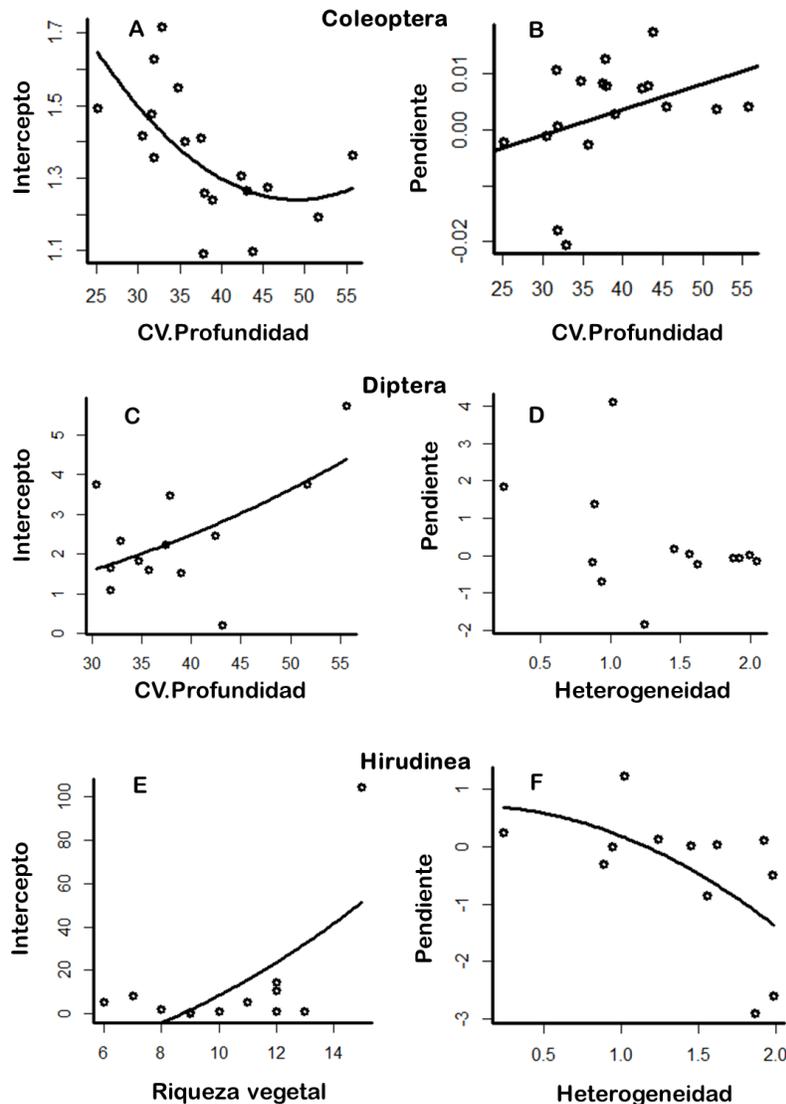


Figura 11. Relaciones entre los coeficientes de la relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio de las especies y variables ambientales de los charcos para los Ordenes Coleoptera (A y B) y Diptera (C y D) y la Clase Hirudinea (E y F). Las líneas de tendencia indican las relaciones significativas ($p < 0.05$). CV.Profundidad (%); Heterogeneidad (número de montículos/metro).

Para las especies de la Familia Hydrophilidae, el mejor modelo indicó una relación cuadrática positiva y significativa entre el intercepto y la profundidad ($W_i=0.98$, $R^2=0.81$,

$p=1.09E-06$). El patrón inverso fue observado para la pendiente ($W_i=0.99$, $R^2=0.88$, $p=3.01E-08$) (Fig. 12A y B). Finalmente, para la Familia Curculionidae también se estableció una sola variable independiente y se observó una relación cuadrática positiva y significativa entre el intercepto y la heterogeneidad ($W_i=0.41$, $R^2=0.27$, $p=0.046$). El patrón inverso fue observado para la pendiente ($W_i=0.41$, $R^2=0.26$, $p=0.049$) (Fig. 12C y D).

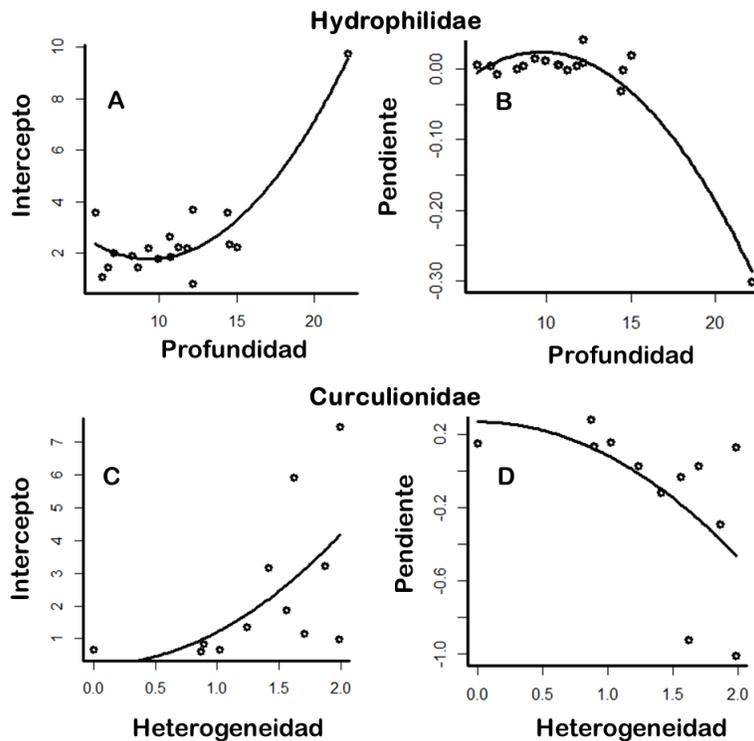


Figura 12. Relaciones entre los coeficientes de la relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio de las especies y variables ambientales de los charcos para las Familias *Hydrophilidae* (A y B) y *Curculionidae* (C y D). Las líneas de tendencia indican las relaciones significativas ($p < 0.05$). Profundidad (cm); Heterogeneidad (número de montículos/metro).

Discusión

Comprender los mecanismos que determinan la coexistencia de especies en las comunidades biológicas es un objetivo central en Ecología (Morin 2011). En este sentido, son varios los enfoques teóricos y empíricos explorados (ver Keitt 1997; Chesson 2000; Hubbell 2001; Chase y Leibold 2003; Shipley 2010; Harte 2011). El rol de la estructura del paisaje y su interacción con la percepción que de este tienen los organismos ha estado persistentemente presente en la teoría ecológica (e.g. MacArthur 1964; Marquet y Taper 1998; Urban y Keitt 2001; Szabó y Mszéna 2006). No obstante, en comparación con otros potenciales determinantes de la coexistencia y biodiversidad de especies la atención en la interacción paisaje-organismo ha sido relativamente menos considerada (Borthagaray *et al.* 2015a, b). De hecho, el desarrollo de teorías que consideren explícitamente cómo interactúan las especies con la estructura del paisaje ha sido tempranamente reconocido como una necesidad del marco teórico (With *et al.* 1997). El desarrollo de la ecología de metacomunidades (Leibold *et al.* 2004; Holyoak *et al.* 2005), la ecología del paisaje (Turner 2005) y el estudio de los potenciales efectos de la interacción organismos-paisaje (Holling 1992; Allen y Holling 2008; Ritchie 2010) sugieren que el papel de esta interacción podría ser bastante más importante a lo considerado hasta el momento (Borthagaray *et al.* 2015a). De hecho, es notable que la introducción de nuevas herramientas para la estimación del papel del paisaje en la biodiversidad sistemáticamente detectan efectos significativos tan importantes como los tradicionalmente asignados al área, heterogeneidad o productividad (e.g. Borthagaray *et al.* 2015b; Bertuzzo *et al.* 2016; Soininen 2016).

Este contexto destaca la importancia de la Teoría de Escalamiento Espacial propuesta por Ritchie y Olf (1999). Se trata de una teoría mecanicista que intenta conectar cuantitativamente el efecto que tendría la estructura del paisaje (fractalidad en este caso) con la estructura de las comunidades que alberga; relaciona ideas clásicas, con aportes novedosos logrando proponer bases sólidas y cuantitativas para el desarrollo de una teoría robusta (Marquet *et al.* 2014). Con unas 340 citas en Google Scholar al cuatro de febrero del 2016 se podría pensar que en parte esto es así. Sin embargo, unos pocos trabajos se han enfocado en la evaluación empírica de la teoría (e.g. Rohde 2001; Poulin *et al.* 2008; Ritchie 2010; Bloch *et al.* 2011), avances teóricos (Golubski *et al.* 2008, 2010) o unificación con otras teorías (Ritchie 2010). Notablemente, los pocos patrones empíricos considerados proveen resultados contradictorios y es discutible si representan evaluaciones empíricas robustas (Ritchie 2010). Para el avance de cualquier marco teórico es necesario su contraste con datos empíricos (McGill *et al.* 2007, 2010; Marquet *et al.* 2014). Esta tesis intentó identificar las predicciones claves de la TEE y desarrollar un abordaje empírico robusto, dando cuenta de las críticas a las evaluaciones desarrolladas hasta el momento (Rohde 2001; Poulin 2008; Ritchie 2010; Bloch *et al.* 2011).

La TEE introduce un aporte novedoso al considerar una distribución fractal de los recursos en el espacio y sus consecuencias en la utilización de los mismos por parte de organismos de distinto tamaño corporal (Ritchie 1998; Ritchie y Olf 1999). Esta tesis contrasta su predicción más controvertida, la reducción en la diferencia de tamaños corporales al aumentar el tamaño corporal de las especies (Ritchie 2010). La relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes y el tamaño corporal

promedio es considerada no sólo en el marco de gremios tróficos considerado por la TEE sino a nivel de metacomunidad y por grupos taxonómicos pretendiendo dilucidar efectos del nivel de agregación en el patrón analizado o posibles mecanismos involucrados. Asimismo, se evaluó el efecto de las variables ambientales, en particular de aquellas relacionadas con la estructura del paisaje, en la distribución de tamaños corporales, aspecto poco contrastado empíricamente (Brown 1995, Gaston y Blackburn 2000, Etienne y Olff 2004, Borthagaray *et al.* 2012). En este sentido, el aporte más importante de esta tesis en relación a la TEE es relacionar un gradiente de comunidades estructuradas en paisajes con distintas dimensiones fractales con sus estructuras de tamaños corporales. Sin ser experimental esta sería la evaluación empírica más importante que se puede hacer de la TEE (Ritchie 2010). No obstante, hasta donde sabemos, este representaría el primer estudio que evalúa esta predicción teórica. El conjunto de los resultados obtenidos brindan apoyo a predicciones básicas de la teoría pero también resultados que la contradicen, sugiriendo nuevas consideraciones para su futuro desarrollo.

Tendencias en similitud de tamaños corporales

Los resultados obtenidos en cuanto al patrón de cocientes de tamaños y su relación con el tamaño corporal a nivel de metacomunidad son congruentes con lo predicho por la TEE hasta cierto umbral de tamaños. Si bien el segundo segmento de la regresión involucró pocas especies y no siempre fue significativo, representa un punto de atención tanto desde la perspectiva teórica como para las evaluaciones empíricas. En el aspecto empírico, los abordajes han considerado modelos estadísticos limitados a tendencias monotónicas (e.g. Bloch *et al.* 2011 con test de Spearman). La

ausencia de tendencias significativas en estos estudios podría deberse a la existencia de patrones en U como los aquí reportados, debiendo ser tema de consideración en futuros trabajos. Desde la perspectiva teórica, la TEE predice la ocurrencia de este quiebre o relación en U. A un tamaño corporal umbral la especie debería incorporar parches de mayor tamaño pero estos no existen en el sistema (Ritchie y Olff 1999). Esto se debe a que el paisaje es finito y ya no cuenta con parches más grandes. En este punto la coexistencia de especies de gran tamaño se vuelve problemática esperándose una gran diferenciación en tamaños corporales u otros atributos para poder coexistir (Ritchie y Olff 1999). Esto involucra la predicción de un cambio abrupto en la relación cociente de tamaños-tamaño corporal cuando las especies alcanzan los límites del sistema sin nuevos recursos a explotar. Ritchie y Olff (1999) llaman la atención en este punto para generar la predicción de patrones unimodales con asimetría negativa en la distribución de riqueza de especies por tamaño corporal. Sin embargo, los autores no la consideran en la predicción de la relación cociente de tamaños-tamaño promedio (pero ver Anderson *et al.* 2004). Al considerar el patrón por dietas, tanto carnívoros como herbívoros presentaron resultados similares: una relación negativa entre el cociente de tamaños corporales de especies adyacentes y el tamaño corporal promedio hasta cierto valor umbral desde el cual las especies tienden a diferenciarse. Asimismo, los coleópteros presentaron la ocurrencia de un quiebre, no obstante son muy pocas las especies involucradas en una asociación negativa, siendo no significativa la asociación para el resto de las especies. De esta forma, las asociaciones entre cocientes de tamaño corporal y tamaño corporal aquí reportadas serían altamente congruentes con las predicciones de la TEE.

La falta de resultados significativos podría deberse a limitantes del sistema estudiado o a que los mecanismos considerados en la TEE no estarían operando. Muchos de los contrastes que podrían haberse realizado involucrarían pocas especies, y de hecho el umbral aquí considerado de seis especies para analizar un patrón puede tener un bajo poder estadístico. Con más de 200 especies de invertebrados registradas la metacomunidad de charcos temporales estudiada puede considerarse como altamente diversa (Arim *et al.* 2011; Borthagaray *et al.* 2015b). A pesar de esto, el poder estadístico para la evaluación de predicciones separando taxa y dietas puede ser demasiado bajo para la detección de tendencias significativas. Por tanto, este punto representa una limitante para contrastar la teoría que requiere más atención. La segunda explicación a la falta de asociaciones significativas congruentes con la TEE es la premisa básica de “*patrón no es proceso*” (Hanski 1999). Un paisaje fractal no implica una percepción “fractal” por parte de los organismos. Esto ha sido tempranamente considerado en el marco de la ecología de metapoblaciones (Hanski 1999). Un paisaje parcheado puede fomentar dinámicas metapoblacionales, pero es la utilización del paisaje por los organismos la que determina la existencia de metapoblaciones no la estructura del paisaje *per se*. Comprender los efectos de la heterogeneidad en las comunidades biológicas no sólo requiere conocer el patrón espacial de esta, sino cómo responden los organismos a ese patrón (Wiens 2000). Si bien el sistema aquí considerado puede aproximarse a un paisaje fractal, los organismos en un amplio rango de tamaños pueden estar percibiendo un ambiente heterogéneo pero no necesariamente parcheado en el cual deban realizar una selección de parches o recursos. Si esto no ocurre, el mecanismo planteado por la TEE

no se sostiene, lo cual podría explicar la ausencia de tendencias significativas en los patrones analizados.

La TEE se basa en la competencia por utilización de parches y recursos tróficos en el paisaje. En este contexto, el análisis de especies de distintas dietas podría no ser congruente con el mecanismo considerado en la TEE (Ritchie 2010). No obstante, la similitud en tamaños corporales implica similitud en atributos ecológicos más allá de los referidos a utilización de un recurso trófico. Por ejemplo, la distribución de tamaños de depredadores (Arim *et al.* 2011), distancias a viajar entre comunidades (Borthagaray *et al.* 2015b), los tiempos generacionales (Brown *et al.* 2004) y su efecto en la capacidad de explotar charcos temporales de distinta duración (Vidal 2012) podrían involucrar ejes de recursos con distribuciones fractales (o similares), en los cuales los mecanismos propuestos en la TEE deberían operar. De hecho, en la metacomunidad de charcos temporales aquí estudiada se ha detectado complementariedad en la distribución de tamaños corporales de larvas de anfibios (herbívoros-detritívoros) y peces (carnívoros topes) entre comunidades (Quintana *et al.* 2015). Por tanto, este tipo de consideraciones es un área en donde la TEE tendría terreno fértil para su desarrollo teórico.

Efectos de los atributos del charco en la relación cociente de tamaños – tamaño corporal

A nivel de las comunidades locales las relaciones lineales, monotónicas, representaron razonablemente la tendencia entre cociente de tamaños y tamaño corporal (ver Figura 13, Anexo). Al menos dos consideraciones podrían explicar la discrepancia con los patrones en U observados a nivel metacomunitario y los

monotónicos observados a nivel local. En primer lugar, las pocas especies típicamente involucradas en alguna de las tendencias a nivel metacomunitario estarían muy pobremente representadas en la mayoría de las comunidades locales. Esto es congruente con que las tendencias con pocas especies en general involucraron organismos de gran tamaño para los cuales se espera un menor representación en abundancia y ocurrencia local (Marquet *et al.* 2005; White *et al.* 2007; Arim *et al.* 2011). En segundo lugar, es posible que el efecto de alcanzar los límites del sistema no sea evidente en las escalas locales. Esto sugiere que los patrones de cocientes de tamaños-tamaño corporal a nivel metacomunitario podrían estar asociados a la utilización de charcos de distinto tamaño, mientras que en las comunidades locales asociarse con parches de recursos, refugios o presas.

La detección de una importante variabilidad en la relación cocientes de tamaños-tamaño corporal entre comunidades y la capacidad de explicar gran parte de esta variación es uno de los resultados más interesantes de la presente tesis. De hecho, aspectos asociados a la morfometría de los charcos (profundidad), estructura del paisaje (coeficiente de variación de profundidades, heterogeneidad, fractalidad), disponibilidad de recursos y refugios (biomasa y riqueza vegetal) y riqueza específica dieron cuenta de la variabilidad entre comunidades; permitiendo asociar las tendencias observadas con la TEE y predicciones clásicas de la Ecología de Comunidades.

El valor del intercepto del escalamiento cociente de tamaños-tamaño corporal está inversamente asociado a la similitud de tamaños: a mayor intercepto menor similitud. A nivel del pool total de especies, el solapamiento promedio disminuyó con la profundidad y aumentó con la riqueza de especies. Esto puede ocurrir tanto por

desplazamiento de caracteres (Suart y Losos 2003) como por filtrado de especies del pool (Shipley 2010). La profundidad de un charco está asociada a su tamaño, recursos totales y persistencia temporal (Vidal 2012). Asimismo, mayores profundidades implican una simplificación de la estructura espacial y la incorporación de depredadores internos y externos a los charcos (Borthagaray *et al.* 2015b). La heterogeneidad de los sistemas ha sido repetidamente identificada como un factor que facilita la coexistencia de especies más similares tanto desde una perspectiva competitiva (Chesson 2000) como de relaciones depredador-presa (Jennings y Warr 2003). Por otro lado, mayores niveles de depredación y menos refugios en charcos más profundos podrían determinar un filtro tamaño dependiente, en donde las especies más similares tienden a formar parte de la comunidad (Leibold 1998). Esta concentración de las comunidades locales en clases de tamaño menos vulnerables a la depredación es un fenómeno bien reportado en los sistemas límnicos (Quintana *et al.* 2015) y si bien Ritchie (2010) no considera esta interacción explícitamente en el modelo, se reconoce como otro posible mecanismo estructurador de las comunidades biológicas.

En el presente sistema la mayor diversidad local se asoció con un mayor similitud promedio de tamaños corporales. Este patrón provee un aporte a la comprensión de la relación diversidad-empaquetamiento de especies desde una nueva perspectiva (MacArthur y Levins 1964, 1967; Pianka 1974; Jaksic 2007). La existencia de una asociación entre similitud en tamaños corporales y diversidad también es predicha por la TEE: Los paisajes fractales permitirían la coexistencia de más especies y más similares (Ritchie 2010). La relación empaquetamiento-diversidad es uno de los pilares conceptuales de la Teoría de nicho y si bien cuenta con soporte empírico, este

no es tan amplio ni homogéneo como se esperaría (Winemiller *et al.* 2001). La presente detección de un mayor empaquetamiento con la riqueza es congruente con el papel de este mecanismo como determinante de gradientes de diversidad. Uno de los limitantes históricos de la Teoría de nicho ha sido el poco desarrollo de los abordajes empíricos que permitan contrastarla (Hubbell 2001; Shipley 2010). En este contexto, el análisis del escalamiento cociente de tamaños-tamaño corporal constituye un abordaje factible de ser ampliamente considerado en diversos sistemas y escalas, para la evaluación de teorías clásicas y contemporáneas de la Ecología.

La pendiente del escalamiento cociente de tamaños-tamaño también estuvo asociada a factores ambientales: en este caso, al coeficiente de variación en profundidad. La existencia de una variación en profundidad, y su magnitud, se puede entender como el reflejo de un llenado parcial de una tercer dimensión; es decir, la existencia de una dimensión fractal entre dos y tres en el sistema de estudio (Mandelbrot 1983). Si bien son pequeñas y presentan poca variación, todas las pendientes observadas son positivas, indicando que cuanto más grande la especie mayor es la diferenciación en tamaños corporales. En bruto esto contradice la predicción de la TEE (Ritchie y Olf 1999), indicando que otros mecanismos tamaño dependientes serían más importantes que los considerados en la TEE. No obstante, los valores de las pendientes disminuyen con la variación en profundidad, y siendo esta una medida de la heterogeneidad (*proxy* de fractalidad), esto sí es congruente con la TEE. Es decir, a pesar que en cada comunidad las especies más grandes son más diferentes entre sí, cuando la heterogeneidad del sistema aumenta las especies más grandes pueden coexistir siendo más similares.

Los mismos resultados solo considerando a las especies carnívoras refuerzan la interpretación anterior. Estas especies fueron menos similares cuanto mayor era la heterogeneidad del charco. El solapamiento promedio tendió a aumentar con el número de especies carnívoras en el charco. El escalamiento cociente de tamaños-tamaño presentó un dato bastante alto para la comunidad con menor dimensión fractal. No obstante, la tendencia general fue negativa. Nuevamente, el aumento de la heterogeneidad (dimensión fractal) del sistema favorecería la coexistencia de especies más similares cuanto más grandes son sus tamaños; predicción central de la TEE.

En el caso de los herbívoros la similitud entre especies aumentó con la biomasa vegetal. Asimismo, el aumento en biomasa vegetal se asoció con un aumento en el escalamiento cociente de tamaños-tamaño desde valores negativos hacia la ausencia de escalamiento. El efecto de la biomasa vegetal en la similitud promedio podría involucrar tanto una mayor disponibilidad de recursos alimenticios como un aumento en la cantidad de refugios contra predadores (Meerhoff *et al.* 2007). De hecho, varios estudios han cuantificado la dimensión fractal de plantas acuáticas, como componente de la heterogeneidad ambiental, y evaluado su influencia en la abundancia y riqueza de invertebrados (Morse *et al.* 1985, Jeffries 1993, Thomaz *et al.* 2007). La TEE propone un efecto unimodal de la biomasa de parches en la riqueza de especies coexistentes (Ritchie y Olff 1999). El incremento desde biomasa bajas a medias determinaría un aumento en recursos y parches de mayor tamaño favoreciendo la coexistencia (Ritchie y Olff 1999). Esto último sería congruente con el patrón observado para el solapamiento promedio y su escalamiento. A mayor biomasa vegetal las especies fueron más similares y el escalamiento tendió a desaparecer. No obstante, debe

destacarse que uno de los charcos con un patrón extremo de empaquetamiento promedio y escalamiento con tamaño estaría siendo determinante en la magnitud de los patrones detectados.

Las tendencias observadas a nivel taxonómico resaltan un componente idiosincrático de los taxa, a la vez que una interesante coherencia con los patrones generales. El empaquetamiento promedio de los Coleópteros aumentó con el coeficiente de variación en profundidad a la vez que aumentaba el escalamiento cociente de tamaños-tamaño. Nuevamente, esta variable asociada con la complejidad de la superficie del fondo aparece como un determinante de la estructura de tamaños en las comunidades locales, con tendencias acordes a las expectativas teóricas (MacArthur y Levins 1964, 1967; Ritchie y Olf 1999). En el caso de los Dípteros el solapamiento promedio disminuyó con el coeficiente de variación de profundidad; es decir, cuanto mayor fue esta medida de heterogeneidad, más distintas fueron las especies. Esto se contrapone a lo reportado para Coleópteros, señalando el efecto de la identidad del grupo en la variabilidad del patrón. Identificar los atributos que determinan el tipo de respuesta es un área de investigación no considerada aquí. En los Hirudíneos la pendiente del escalamiento pasó de valores positivos a negativos dependiendo de la heterogeneidad del charco (e.g. número de montículos). Los Hydrophilidae y Curculionidae también presentaron un patrón similar asociado con profundidad y heterogeneidad respectivamente. La biología de estos grupos los aproxima mucho al escenario considerado en la TEE. Los Hirudíneos son todas especies hematófagas, acuáticas, con un amplio rango de tamaños corporales, que se alimentan de vertebrados e invertebrados en una amplia gama de tamaños. Los

Hydrophilidae de estos charcos son consumidores generalistas (Arim *et al.* 2010) y los Curculionidae herbívoros de macrófitas. El escalamiento en similitud de tamaños para este grupo se volvió más negativo al aumentar la heterogeneidad, favoreciendo la coexistencia de similares a mayores tamaños. Esta relación escalamiento en similitud-heterogeneidad es notablemente predicha por la TEE, representando su predicción de riesgo y más novedosa.

A pesar de que existe controversia sobre si la geometría fractal predice adecuadamente los patrones de biodiversidad (Green *et al.* 2003; Poulin *et al.* 2008; Bloch *et al.* 2011), el abordaje permite describir la complejidad de los sistemas ecológicos (Plexida *et al.* 2013; Halley *et al.* 2004), siendo ampliamente utilizado (Bogaert *et al.* 2011). Debido a esto, se han desarrollado múltiples herramientas y abordajes para la estimación de la dimensión fractal de sistemas naturales (e.g. Sun *et al.* 2006; Hadzieva *et al.* 2015). A pesar de la importante capacidad para describir la estructura de los sistemas, no todo aspecto estructural es capturado por una estimación de fractalidad (Tokeshi y Arakaki 2012; Cooper *et al.* 1997). Este aspecto es atendido en esta tesis, donde se consideran varias métricas intentando dar cuenta de la heterogeneidad ambiental presente en los sistemas.

Las características del presente sistema y la base de datos existente permitieron evaluar aspectos fundamentales del marco teórico en cuestión. La consideración de diseños donde se manipule experimentalmente la geometría del ambiente (i.e. Taniguchi *et al.* 2003, Taniguchi y Tokeshi 2004) y se evalúen las predicciones del modelo pueden redundar en grandes avances en el contraste de la teoría (Ritchie 2010). El presente sistema de estudio involucró 18 comunidades locales, con más de

200 especies y distintas dimensiones fractales. A pesar de esto, mucho de los contrastes no pudieron realizarse por falta de un número significativo de especies y comunidades luego de separarlas según dieta y taxonomía. Esto identifica una limitante a la concreción de evaluaciones de la TEE, que probablemente involucra un problema general más allá del presente sistema. La pobre conexión teoría-datos tiene múltiples determinantes (revisados por ejemplo en Hanskii 1999; Abrams 2003; Arim *et al.* 2007). El abordaje de esta conexión implica el desafío de generar hipótesis teóricas y contrastarlas empíricamente. Esta tesis intentó ser un aporte al desafío. Distintas métricas asociadas a la estructura del paisaje local se asociaron con la similitud promedio de las especies y su escalamiento con el tamaño corporal. Sustentando la predicción más importante de la TEE, la fractalidad del paisaje permitiría la coexistencia de especies más similares, fenómeno intensificado hacia tamaños corporales mayores. Este resultado, representaría la primer evaluación empírica de la predicción de la TEE, luego de 15 años de ser propuesta y con buenos debates involucrados (Poulin *et al.* 2008; Ritchie 2010; Bloch *et al.* 2011). La dimensión fractal, el coeficiente de variación de profundidad y la densidad de montículos superficiales son medidas generales de heterogeneidad y ésta ha sido identificada desde siempre como uno de los más importantes determinantes de la diversidad comunitaria (Rosenzweig 1995; Chesson 2000; Losos y Ricklef 2009). Sin embargo, múltiples mecanismos ecológicos y evolutivos conectan heterogeneidad con diversidad sin involucrar la interacción percepción-fractalidad de la TEE. Por tanto, es posible considerar otras explicaciones de los patrones aquí reportados sin involucrar la TEE. El avance en este sentido depende de más y mejores trabajos empíricos en Ecología.

Finalmente, es posible plantear algunas consideraciones y abordajes metodológicos para futuros estudios. La identificación de otros sistemas de estudio, que presenten un gradiente de fractalidad mayor y un mayor número de comunidades locales, permitiría evaluar las predicciones aquí consideradas con mayor poder estadístico. Por otra parte, la utilización de modelos nulos que permitan hacer un mejor uso de la información disponible y la realización de diseños experimentales, donde se manipule la distribución de recursos en el ambiente, brindarían contrastes más robustos de las predicciones de la TEE. Se destaca además la necesidad de un mayor desarrollo del marco teórico que considere el efecto de otras interacciones (e.g. depredación) o procesos (e.g. dispersión) determinando la estructura de las comunidades biológicas. Una mayor comprensión de los patrones de diversidad y los mecanismos subyacentes depende de la integración de estas perspectivas.

Referencias bibliográficas

- Abrams P.A. 2003. Can adaptive evolution or behaviour lead to diversification of traits determining a trade-off between foraging gain and predation risk?. *Evolutionary Ecology Research*, 5(5), 653-670.
- Abrams P.A., Rueffler C. y Dinnage R. 2008. Competition-Similarity Relationships and the Nonlinearity of Competitive Effects in Consumer-Resource Systems. *The American Naturalist*, 172(4), 463-474.
- Adler 2009. *R in a nutshell. A desktop quick reference*. O'Reilly, Sebastopol, CA.
- Allen C.R. y Holling C.S. 2002. Cross-scale structure and scale breaks in ecosystems and other complex systems. *Ecosystems*, 5(4), 315-318.
- Allen C.R. y Holling, C.S. 2008. *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*. Columbia University Press, New York.
- Anderson T.M., McNaughton S.J. y Ritchie M.E. 2004. Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem. *Oecologia*, 139(2), 277-287.
- Arim, M., Abades, S. R., Neill, P. E., Lima, M., & Marquet, P. A. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(2), 374-378.
- Arim M., Marquet P. A. y Jaksic F.M. 2007. On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *The American Naturalist*, 169(1), 62-72.
- Arim, M., Abades, S., Laufer, G., Loureiro, M. y Marquet, P. A. 2010. Food web structure and body size: Trophic position and resource acquisition. *Oikos*: 119, 147-153
- Arim, A., Berazategui, M., Barreneche, J. M., Ziegler, L., Zarucki, M. y Abades, S. R. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. *Advances in ecological research*, Vol 45.
- Arim M., Borthagaray A.I. y Giacomini H. 2016. Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*: 73, 1-8.
- Begon M, Townsend C.R. y Harper J.L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4ta edición. Blackwell, Oxford, UK.

- Bertuzzo, E., Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I. y Rinaldo, A. 2016. Geomorphic controls on elevational gradients of species richness. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*.
- Biggs J., Williams P.J., Whitfield M., Nicolet P. y Weatherby A.. 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.
- Bloch C.P., Stevens R.D. y Willig M.R. 2011. Body size and resource competition in New World bats: a test of spatial scaling laws. *Ecography* 34, 460-468.
- Bogaert J., Barima Y.S.S., Ji J., Jiang H., Bamba I., Mongo L.I.W., Mama A., Nyssen E., Dahdouh-Guebas F. y Koedam, N. 2011. A methodological framework to quantify anthropogenic effects on landscape patterns. En: *Landscape ecology in Asian cultures*. Springer Japan.
- Borthagaray A.I., Arim M. y Marquet P.A. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, 121(5), 697-710.
- Borthagaray A.I., Berazategui M. y Arim M. 2014a. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*. <http://dx.doi.org/10.1111/oik.01317>.
- Borthagaray A.I., Barreneche, J.M., Abades, S.R. y Arim, M., 2014b. Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography* 37, 564–571.
- Borthagaray A.I., Berazategui M. y Arim M. 2015a. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*, 124(10), 1383-1390.
- Borthagaray A.I., Pinelli V., Berazategui M., Rodriguez-Tricot L., y Arim M. 2015b. Effects of metacommunity networks on local community structures: From theoretical predictions to empirical evaluations. En: Belgrano, A., Woodward, G., Jacob, U., ed. *Aquatic Functional Biodiversity: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Elsevier – Academic Press, 75-111.
- Ehrlich, R., ed.; Nieto, A., ed. *Biology of parasitism: molecular biology and immunology of the adaptation and development of parasites*. Montevideo, Trilce, p.249-263.
- Aquatic Functional Biodiversity: An Ecological and Evolutionary Perspective*, 75.
- Bowers M.A. y Brown J.H. 1982. Body Size and Coexistence in Desert Rodents: Chance or Community Structure?. *Ecology*, 391-400.

- Box G.E.P. 1976. Science and statistics. *Journal of the American Statistical Association*, 71, 791-799.
- Brown, J. H. *Macroecology*. 1995. The University of Chicago Press.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. y West G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85, 1771–1789.
- Brown WL y Wilson EO. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*, 5: 49-64
- Brown J.H. y Maurer B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents *Science* 243, 1145 – 1150.
- Burnham K.P. y Anderson D.R.. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach.
- Chase J.M. y Leibold M.A. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, USA.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343-366.
- Cooper S.D., Barmuta L., Sarnelle O., Kratz K. y Diehl S. 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 174-188.
- Dayan T. y Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*. 8: 875-894.
- De Meester L., Declerck S., Stoks R., Louette G., Van De Meutter F., De Bie T., Michels E. y Brendonck L. 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, 715–725.
- 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.
- Etienne R.S. y Olff H. 2004. How dispersal limitation shapes species–body size distributions in local communities. *The American Naturalist*, 163(1), 69-83.
- Gaston K. J. y Blackburn T.M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Oxford: Blackwell Science.

- Ginzburg L. y Colyvan M. 2004. Ecological orbits: how planets move and populations grow. Oxford University Press.
- Gneiting, T., Sevcikova H. y Percival D. 2012. Estimators of fractal dimension: assessing the roughness of time series and spatial data. *Statistical Science* 27(2): 247-277.
- Golubski A.J., Gross K.L. y Mittelbach G.G. 2008. Competition among plant species that interact with their environment at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1645), 1897-1906.
- Golubski A.J., Gross K.L. y Mittelbach G.G. 2010. Recycling-Mediated Facilitation and Coexistence Based on Plant Size. *The American Naturalist*, 176(5), 588-600.
- Gotelli, N. J. y Graves, G. R. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Inst. Press.
- Green J.L., Harte J. y Ostling A. 2003. Species richness, endemism, and abundance patterns: tests of two fractal models in a serpentine grassland. *Ecology Letters*, 6(10), 919-928.
- Haddad N.M., Brudvig L.A., Clobert J., Davies K.F., Gonzalez A., Holt R.D., Lovejoy T.E., Sexton J.O., Austin M.P., Collins C.D., Cook W.M., Damschen E.I., Ewers R.M., Foster B.L., Jenkins C.N., King A.J., Laurance W.F., Levey D.J., Margules C.R., Melbourne B.A., Nicholls A.O., Orrock J.L., Song D., Townshend J.R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), e1500052.
- Hadzieva E., Bogatinoska D.C., Gjergjeska L., Shuminoska M., y R. Petroski 2015. Review of the Software Packages for Estimation of the Fractal Dimension.
- Hall M., Frank E., Holmes G., Pfahringer B., Reutemann P. y Witten I.H. 2009. The WEKA Data Mining Software: An Update; *SIGKDD Explorations*, Volume 11, Issue 1, 10–18.
- Halley J.M., Hartley S., Kallimanis A.S., Kunin W.E., Lennon J.J. y Sgardelis S.P. 2004. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, 7(3), 254-271.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- Harte, J. 2011 *Maximum entropy and ecology: a theory of abundance, distribution, and energetics*. Oxford University Press.
- Hilborn R. y Mangel M. 1997. *The ecological detective confronting models with data*. Princeton University Press.

- Holling C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol Monog* 62:447–502.
- Holyoak M., Leibold M.A. y Holt R.D. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hosmer D.W. y Lemeshow S. 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Hubbell S.P. 2001. *A unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93, 145-159.
- Jaksic F. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones UC.
- Jeffries M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos*, 142-148.
- Jennings S. y Warr K.J. 2003. Smaller predator–prey body size ratios in longer food chains. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270, 1413-1417.
- Keitt T.H. 1997. Stability and complexity on a lattice: coexistence o species in an individual-based food web model. *Ecol. Model.*, 102, 243-258.
- Krummel J.R., Gardner R.H., Sugihara G., O'Neill R.V. y P.R. Coleman 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 321-324.
- Laca E.A., Sokolow S., Galli R.J. y Cangiano C.A.. 2010. Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecol. Lett.* 13, 311-320.
- Laufer, G., Arim, M., Loureiro, M., Piñeiro-Guerra, J. M., Clavijo-Baquet, S. y Fagúndez, C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotropical Ichthyology* 7(1):77-86.
- Leibold M.A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12(1), 95-110.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M., Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601-613.
- Losos J.B., Naeem S. y Colwell R.K. 1989. Hutchinsonian ratios and statistical power. *Evolution* 43, 1820-1826.

- Losos J.B. y Ricklefs R.E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457, 830-836.
- MacArthur R.H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *Am. Nat.*, 98, 387-397.
- MacArthur R.H. y Levins R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 51, 1207-1210.
- MacArthur R.H. y Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377-385.
- Mandelbrot B. 1967. How Long Is the Coast of Britain? Statistical Self-Similarity and Fractional Dimension. *Science*, 156, 636-638.
- Mandelbrot B. 1983. *The fractal geometry of nature*. Freeman.
- Marquet P.A., Fernández M., Navarrete S.A. y Valdovinos C. 2004. Diversity emerging: toward a deconstruction of biodiversity patterns. *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*, 191-209.
- Marquet P.A., Quiñones R.A., Abades S., Labra F., Tognelli M., Arim M. y Rivadeneira M. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 1749-1769.
- Marquet, P.A., Allen, A.P., Brown, J.H., Dunne, J.A., Enquist, B.J., Gillooly, J.F., Gowaty, P.A., Green, J.L., Harte, J., Hubbell, S.P., O'Dwyer, J., Okie, J.G., Ostling, A., Ritchie, M., Storch, D. y West G.B. 2014 On theory in ecology. *BioScience*, bio098.
- Marquet P.A. y Taper M.L. 1998. On size and area: Patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology* 12, 127-139.
- May R.M., Lawton J.H. y Stork N.E. 1995. Assessing extinction rates. En: Lawton J.H., y May R.M. (Eds.), *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford, 1-24.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha, H.K. et al. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol. Lett.*, 10, 995-1015.
- McGill B.J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecol. Lett.* 2010, 627-642.

- McIntosh R.P. 1987. Pluralism in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 321-341.
- McLeod, A.I. y Xu C. 2014. bestglm: Best Subset GLM. R package version 0.34. URL <http://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- Meerhoff M., Iglesias C., De Mello F.T., Clemente J.M., Jensen E., Lauridsen T.L. y E. Jeppesen. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshw. Biol.*, 52, 1009-1021.
- Milne B.T. 1988. Measuring the fractal geometry of landscapes. *Applied Mathematics and Computation*, 27(1), 67-79.
- Morin P.J. 2011. *Community ecology*. Wiley-Blackwell.
- Morse D.R., Lawton J.H., Dodson M.M. y Williamson M.M. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314, 731-733.
- Muggeo V.M.R. 2003. Estimating regression models with unknown break-points. *Statistics in Medicine*, 22, 3055-3071.
- Muggeo V.M.R. 2008. segmented: an R Package to Fit Regression Models with Broken-Line Relationships. *R News*, 8/1, 20-25. URL <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>
- Naeem S., Bunker D.E., Hector A., Loreau M. y Perrings C. 2009. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*. Oxford University Press, New York.
- Neter J., Kutner M.H., Nachtsheim C.J. y Wasserman W. 1996. *Applied linear statistical methods*. Irwin, Chicago.
- Olf H. y M.E. Ritchie. 2002. Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landscape and Urban Planning* 58, 83-92.
- Palmer M.W. 1988. Fractal geometry - a tool for describing spatial patterns of plant-communities. *Vegetatio*, 75, 91-102.
- Peters R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, USA .
- Pianka E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 71, 2141-2145.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D y R Core Team. 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_. R package version 3.1-118. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>

- Piñeiro-Guerra J.M., Fagúndez-Pachón C., Oesterheld M., y Arim, M. 2014. Biodiversity–productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. *Austral Ecology*, 39(7), 808-818.
- Platt J.R. 1964. Strong inference. *Science*, 146, 347-353.
- Plexida S.G., Sfougaris A.I., Ispikoudis I.P. y Papanastasis V. P. 2014. Selecting landscape metrics as indicators of spatial heterogeneity- A comparison among Greek landscapes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 26, 26-35.
- Poulin R., Beveridge I. y D.M. Spratt 2008. Spatial scaling laws do not structure stronglyloid nematode communities in macropodid hosts. *International journal for parasitology*, 38(10), 1171-1177.
- Quintana X.D., Arim M., Badosa A., Blanco J.M., Boix D., Brucet S., ... & Gascón, S. 2015. Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquatic Sciences*, 77(1), 45-57.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rasband, W.S. 2015. ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. URL <http://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2015.
- Ricklefs R.E. y Schluter D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press.
- Ritchie M.E. 1998. Scale-dependent foraging and patch choice in fractal environments. *Evol. Theor.*, 12, 309-330.
- Ritchie, M. E. y H. Olf 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400, 557-560.
- Ritchie M.E. 2010. Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities. Vol. 45. Princeton University Press.
- Rohde K. 2001. Spatial scaling laws may not apply to most animal species. *Oikos*, 93, 499- 504.
- Roughgarden J. 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theoretical Population Biology*, 5(2), 163-186.
- Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press.

- Scheffer M. y van Nes E.H. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(16), 6230-6235.
- Schindelin J., Arganda-Carreras I., Frise E., Kaynig V., Longair M., Pietzsch T. y Tinevez J. Y. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7), 676-682.
- Seuront L. 2009. *Fractals and multifractals in ecology and aquatic science*. CRC Press.
- Sevcikova H., Percival D. y Gneiting T. 2014. fractaldim: Estimation of fractal dimensions. R package version 0.8-4. URL <http://CRAN.R-project.org/package=fractaldim>
- Shipley B. 2000. *Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis structural equation and causal inference*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shipley B. 2010. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. *Oikos* 119, 604-609.
- Sibly R.M., Brown J.H. y Kodric-Brown A. 2012. *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons.
- Slatkin, M. 1980. Ecological character displacement. *Ecology*. 61, 163-77
- Soininen, J. 2016. Spatial structure in ecological communities – a quantitative analysis. - *Oikos* 125: 160-166.
- Sota T., Takami Y., Kubota K., Ujiie M. y Ishikawa R. 2000. Interspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Population Ecology*, 42(3), 279-291.
- Soulé M.E. y Orians G.H. 2001. *Conservation Biology Research Priorities for the Next Decade*. Island Press.
- Sturner R.W. y Elser J.J. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press. New Jersey, New Jersey.
- Strong, D. R., L. A. Syszka, and D. S. Simberloff. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33, 897–913.
- Stuart Y.E. y Losos J.B. 2013. Ecological character displacement: glass half full or half empty?. *Trends in ecology & evolution*, 28(7), 402-408.

- Sugihara G. y May R.M. 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(3), 79-86.
- Sun W., Xu G., Gong P. y Liang S. 2006. Fractal analysis of remotely sensed images: A review of methods and applications. *International Journal of Remote Sensing*, 27(22), 4963-4990.
- Szabó P. y Meszéna G. 2006. Spatial ecological hierarchies: coexistence on heterogeneous landscapes via scale niche diversification. *Ecosystems*, 9, 1009-1016.
- Taniguchi H., S. Nakano y Tokeshi M. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–728.
- Taniguchi H., y Tokeshi M. 2004. Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. *Freshwater Biology*, 49(9), 1164-1178.
- Taper M.L. y Case T.J. 1992. Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles. *Evolution*, 317-333.
- Thomaz S.M., Dibble E.D., Evangelista L.R., Higuti J. y Bini L.M. 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53(2), 358-367.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P., Ritchie M. y Siemann E. 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277(5330), 1300-1302.
- Tokeshi M. y Arakaki S. 2012. Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685(1), 27-47.
- Turner M.G. 2005. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 36, 319-344.
- Urban D. y Keitt T.H. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82, 1205-1218.
- Urbanek S. 2013. png: Read and write PNG images. R package version 0.1-7. URL <http://CRAN.R-project.org/package=png>
- Vidal N. 2012. Dinámica de las interacciones entre zooplancton y peces anuales en ambientes temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo, Uruguay.
- Vitousek P.M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75, 1861-1876.

- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. y Melillo J.M. 1997. Human domination or earth's ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- West G.B., Brown J.H. y Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276, 122–126.
- White E.P., Morgan Ernest S.K., Kerkhoff A.J. y Enquist B.J. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(6), 323-330.
- White E.P., Xiao X., Nick J.B. y Sibly R.M. 2012. Methodological tools. En: Sibly R.M., Brown J.H. y Kodric-Brown A. *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, 9-31.
- Winemiller K.O., Pianka E.R., Vitt L.J. y Joern A. 2001. Food web laws or niche theory? six independent empirical tests. *Am. Nat.*, 158, 193-199.
- With K.A., Gardner R.H. y Turner M.G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 151-169.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A. y Warren P.H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20, 402–409.
- Woodward, G. et al. 2005. Body size determinants of the structure of and dynamics of ecological networks: scaling from the individual to the ecosystem.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. y Smith G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

Anexo

Tabla 1. Lista de especies analizadas (con $N \geq 5$). Se indica su tamaño corporal promedio (M, mm^3), desvío estándar (DE), cantidad de individuos (N), gremio (Gr), Orden (Or) y Familia (Fa) a la que corresponde. Gremios: carnívoros (C), detritívoros (D), filtradores (F), herbívoros (H) y omnívoros (O). La filiación taxonómica se indica con números: Ordenes (o mínimo nivel taxonómico posible): Acari (1), Amphipoda (2), Anura (3), Basommatophora (4), Calanoida (5), Clase Bivalvia (7), Clase Hirudinea (8), Clase Hydrozoa (9), Clase Ostracoda (10), Clitellata (11), Coleoptera (12), Cyclopoida (13), Cyprinodontiformes (14), Decapoda (15), Diplostraca (16), Diptera (17), Ephemeroptera (19), Hemiptera (20), Mesogastropoda (23), Odonata (25), Trichoptera (27). Familias (o mínimo nivel taxonómico posible): Acari (1), Ampullariidae (3), Baetidae (7), Belostomatidae (8), Caenidae (10), Calanoida (11), Ceratopogonidae (13), Chironomidae (15), Clase Bivalvia (18), Clase Hirudinea (19), Clase Hydrozoa (20), Clase Ostracoda (21), Corixidae (23), Culicidae (24), Curculionidae (25), Cyclopoidae (26), Daphniidae (27), Dryopidae (29), Dytiscidae (30), Haliplidae (34), Hyalellidae (35), Hydrophilidae (37), Hylidae (38), Lestidae (41), Limnephilidae (42), Notonectidae (47), Parastacidae (49), Physidae (52), Planorbidae (53), Rivulidae (55), Sciomyzidae (57), Scirtidae (58), Tipulidae (62), Trichoptera (63), Tubificidae (64).

Especie	M	DE	N	Gr	Or	Fa
<i>Acaro_sp3</i>	3.63E-02	0.05	24	D	1	1
<i>Acaro_sp7</i>	3.78E-02	0.01	5	D	1	1
<i>Acaro_sp5</i>	4.36E-02	0.02	16	D	1	1
<i>Hydrozoa_sp1</i>	5.36E-02	0.04	8	C	9	20
<i>Dero_sp1</i>	6.56E-02	0.04	60	D	11	64
Trichoptera_	7.33E-02	0.02	7	H	27	63
Calanoide_sp1	9.26E-02	0.07	58	F	5	11
Cyclopoide_sp1	0.15	0.06	20	H	13	26
Chironomidae_sp1	0.20	0.62	42	C	17	15
Chironomidae_sp5	0.40	0.58	27	C	17	15
Ceratopogonidae_sp1	0.42	0.68	11	C	17	13
<i>Celina_sp1</i>	0.88	1.14	21	C	12	30
Cladocera_sp1	0.99	0.73	12	F	16	27
Chironomidae_sp6	1.17	0.86	9	C	17	15
<i>Acaro_sp2</i>	1.19	1.52	6	D	1	1
<i>Aedes_sp1</i>	1.37	1.84	6	O	17	24
Chironomidae_sp2	1.39	1.60	14	C	17	15
<i>Grypdiopsis_sp1</i>	2.01	0.86	122	H	12	25
Ostracoda_sp1	2.20	0.68	323	H	10	21
Hirudinea_sp7	2.68	1.92	13	C	8	19
Chironomidae_sp3	2.79	2.20	10	C	17	15
<i>Haliplus_sp1</i>	2.96	2.27	451	O	12	34
Hydrophilini_sp1	2.97	3.70	143	C	12	37
Berosini_sp1	2.97	3.97	188	O	12	37
Ilyodytes_sp5	3.35	1.39	37	H	12	25

<i>Enochrus_hugoscottia_sp1</i>	3.72	0.78	5	C	12	37
<i>Psorophora_sp1</i>	3.72	1.94	13	C	17	24
<i>Stenopelmus_sp1</i>	3.78	1.76	5	O	12	25
<i>Acaro_sp1</i>	3.90	1.56	5	D	1	1
<i>Hirudinea_sp6</i>	4.04	2.95	11	C	8	19
<i>Ilyodytes_sp1</i>	4.67	1.12	117	H	12	25
<i>Hirudinea_sp3</i>	4.93	6.89	28	C	8	19
<i>Sciomyzidae_sp1</i>	5.05	2.20	5	C	17	57
<i>Macrostyphlus_sp1</i>	5.12	1.50	10	H	12	25
<i>Caenis_sp1</i>	6.31	4.06	50	D	19	10
<i>Hydrophilini_sp3</i>	6.35	4.12	14	C	12	37
<i>Hydrophilini_sp2</i>	6.36	6.55	12	C	12	37
<i>Hirudinea_sp1</i>	6.73	10.62	73	C	8	19
<i>Hyaella_curvispina</i>	7.25	5.06	275	H	2	35
<i>Berosus_sp1</i>	7.51	4.07	52	O	12	37
<i>Trichocorixa_sp1</i>	7.70	2.56	6	O	20	23
<i>Sigara_sp1</i>	7.77	5.12	24	O	20	23
<i>Rhantus_sp</i>	8.27	7.84	11	C	12	30
<i>Laccophilus_sp1</i>	8.45	1.26	15	C	12	30
<i>Drepanotrema_sp2</i>	8.50	5.06	218	H	4	53
<i>Derallus_sp1</i>	8.84	1.21	12	C	12	37
<i>Scirtidae_sp1</i>	10.09	3.64	16	H	12	58
<i>Tipulidae_sp1</i>	10.53	8.47	6	H	17	62
<i>Callibaetis_sp1</i>	11.03	6.24	173	H	19	7
<i>Berosus_sp2</i>	11.22	6.57	66	O	12	37
<i>Callibaetis_sp2</i>	11.84	5.10	46	H	19	7
<i>Ancylidae_sp1</i>	12.15	28.56	23	H	4	53
<i>Cyrtobagous_sp1</i>	12.32	2.69	20	H	12	25
<i>Hirudinea_sp2</i>	13.37	61.90	113	C	8	19
<i>Hirudinea_sp4</i>	13.56	34.39	15	C	8	19
<i>Pelonomus_sp1</i>	14.75	2.52	32	H	12	29
<i>Monocosmoecus_sp1</i>	15.28	12.36	77	H	27	42
<i>Callibaetis_sp3</i>	16.37	4.40	15	H	19	7
<i>Hydrophilini_sp7</i>	19.54	7.60	5	C	12	37
<i>Notonecta_sp1</i>	20.71	12.69	8	C	20	47
<i>Belostoma_sp1</i>	22.13	70.96	33	C	20	8
<i>Lestes_spatula</i>	23.81	16.08	14	C	25	41
<i>Bivalvo_sp1</i>	23.83	26.30	14	F	7	18
<i>Berosus_sp4</i>	25.39	12.05	5	O	12	37
<i>Berosus_sp3</i>	27.54	5.71	7	O	12	37
<i>Drepanotrema_sp1</i>	30.89	59.14	314	H	4	53
<i>Dytiscidae_sp2</i>	39.34	15.56	16	C	12	30
<i>Scinax_sp1</i>	45.80	71.07	34	H	3	38

<i>Lestes_pictus</i>	51.80	14.81	11	C	25	41
<i>Tropisternus_strepitornus_sp1</i>	57.98	12.85	7	C	12	37
<i>Tropisternus_strepitornus_sp3</i>	59.12	17.91	67	C	12	37
<i>Tropisternus_strepitornus_sp4</i>	61.36	8.95	20	C	12	37
<i>Tropisternus_strepitornus_sp2</i>	63.89	12.24	96	C	12	37
<i>Cynopoecilus melanotaenia</i>	64.17	26.69	30	C	14	55
<i>Physidae_sp1</i>	69.11	150.87	5	C	4	52
<i>Rhantus_sp2</i>	76.39	10.46	17	C	12	30
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	162.80	214.28	602	H	3	38
<i>Austrolebias luteoflammulatus</i>	170.37	156.03	200	C	14	55
<i>Austrolebias viarius</i>	177.56	282.25	826	C	14	55
<i>Parastacus_sp1</i>	292.24	137.96	35	H	15	49
<i>Pomacea_sp1</i>	429.31	1796.72	20	H	23	3
<i>Austrolebias cheradophilus</i>	4028.04	3625.25	14	C	14	55

Tabla 2. Distribución de los taxa de invertebrados, anfibios y peces (a nivel de Orden o mínimo posible) en los gremios tróficos presentes en el sistema. Se indica el número de especies (Total) para cada taxa y cada gremio. Se indica en negrita los taxa analizados, con más de 5 especies.

Gremio	Acari	Amphipoda	Anura	Basommatophora	Calanoida	Clase Bivalvia	Clase Hirudinea	Clase Hydrozoa	Clase Ostracoda	Clitellata	Coleoptera	Cyclopoida	Cyprinodontiformes	Decapoda	Diplostroca	Diptera	Ephemeroptera	Hemiptera	Mesogastropoda	Odonata	Trichoptera	Total
Carnívoros	-	-	-	-	-	-	6	1	-	-	15	-	4	-	-	8	-	2	-	2	-	38
Detritívoros	5	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	8
Filtradores	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	3
Herbívoros	-	1	2	3	-	-	-	-	1	-	7	1	-	1	-	1	3	-	1	-	2	23
Omnívoros	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	10
Total	5	1	2	4	1	1	6	1	1	1	29	1	4	1	1	10	4	4	1	2	2	82

Tabla 3. Distribución de los taxa de invertebrados, anfibios y peces (a nivel de Familia o mínimo posible) en los gremios tróficos presentes en el sistema. Se indica el número de especies (Total) para cada taxa y cada gremio. Se indica en negrita los taxa analizados, con más de 5 especies.

Gremio	Acari	Ampullariidae	Baetidae	Belostomatidae	Caenidae	Calanoida	Ceratopogonidae	Chironomidae	Clase Bivalvia	Clase Hirudinea	Clase Hydrozoa	Clase Ostracoda	Corixidae	Culicidae	Curculionidae	Cyclopoidae	Daphniidae	Dryopidae	Dytiscidae	Halipidae	Hyalellidae	Hydrophilidae	Hylidae	Lestidae	Limnephilidae	Notonectidae	Parastacidae	Physidae	Planorbidae	Rivulidae	Sciomyzidae	Scirtidae	Tipulidae	Trichoptera	Tubificidae	Total	
Carnívoros	-	-	-	1	-	-	1	5	-	6	1	-	-	1	-	-	-	-	5	-	-	10	-	2	-	1	-	-	-	4	1	-	-	-	-	38	
Detritívoros	5	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	8
Filtradores	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	
Herbívoros	-	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	5	1	-	1	-	-	1	-	2	-	1	-	1	-	3	-	-	1	1	1	-	23	
Omnívoros	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	1	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	
Total	5	1	3	1	1	1	1	5	1	6	1	1	2	2	6	1	1	1	5	1	1	15	2	2	1	1	1	1	3	4	1	1	1	1	1	82	

Tabla 4. Peso de la evidencia (W_i) de cada modelo evaluado para la relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio de la especie de mayor tamaño (M_j) a nivel metacomunitario (“Todos”) y para cada gremio (carnívoros, herbívoros, omnívoros, detritívoros) y grupo taxonómico (Coleoptera, Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae, Curculionidae) analizado. Regresión lineal (lm), regresión segmentada (segm) y regresiones polinómicas (x^2 y $x+x^2$). Los modelos con mayor peso de la evidencia se indican en negrita. En color gris se indica los grupos que no presentaron relaciones significativas ($\alpha > 0.05$).

	MODELOS (W_i)			
	lm	segm	x^2	$x+x^2$
TODOS	1.41E-23	0.99	1.94E-14	9.12E-11
GREMIOS				
Carnívoros	1.07E-12	0.22	9.39E-09	0.78
Herbívoros	0.20	0.37	0.21	0.23
Omnívoros	0.38	0.10	0.38	0.14
Detritívoros	0.55	0.15	0.08	0.23
TAXA				
Coleoptera	3.46E-05	0.99	3.07E-05	5.94E-05
Diptera	0.36	0.09	0.41	0.15
Hirudinea	4.19E-01	-	4.20E-01	0.16
Hydrophilidae	0.29	0.24	0.28	0.18
Curculionidae	0.01	0.71	0.02	0.27

Tabla 5. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y p-valores (p) asociados para la relación cociente entre tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) - tamaño corporal promedio de la especie mayor (M_j) a nivel metacomunitario (“Todos”) y para cada gremio (carnívoros, herbívoros, omnívoros, detritívoros) y grupo taxonómico (Coleoptera, Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae, Curculionidae) analizado. Para los casos de regresiones segmentadas y polinómicas, se detallan los coeficientes y p-valores asociados para los segmentos con al menos 5 especies. Se indica el número de especies (S) evaluado en cada caso. Las correlaciones significativas ($\alpha=0.05$) se indican con (*).

	S	r_s	p
TODOS	82	-0.071	0.530
segmento 1	76	-0.232	0.045*
GREMIO			
Carnívoros	38	-0.160	0.342
$y < -b/2c$	21	-0.246	0.293
$y > -b/2c$	17	0.046	0.861
Herbívoros	22	-0.039	0.864
segmento 1	13	-0.807	1.42E-03*
segmento 2	9	0.70	4.32E-02*
Omnívoros	10	0.083	0.843
Detritívoros	8	-0.039	0.864
TAXA			
Coleoptera	28	0.053	0.788
segmento 2	24	0.116	0.586
Diptera	10	0.100	0.810
Hirudinea	6	-0.300	0.683
Hydrophilidae	15	-0.002	1.000
Curculionidae	6	0.100	0.950

Tabla 6. Variables ambientales consideradas para los 18 charcos analizados (Ch). Biomasa vegetal (B_veg, gramos), riqueza de especies vegetales (S_veg), Área (m²), profundidad promedio (Prof, cm), Coeficiente de variación de profundidad (CVP, %), volumen (Vol, m³), heterogeneidad (Het, número de montículo/metro), índice de forma (IF) y dimensión fractal (DF). Las variables área y volumen del charco se indican en escala logarítmica en base 10.

Ch	B_veg	S_veg	Area	Prof	CVP	Vol	Het	IF	DF
2	2.66	8	1.12	6.33	31.82	1.92	0.24	4.15	2.50
6	2.87	13	3.65	10.76	30.43	4.68	1.62	2.53	2.69
8	2.04	8	2.76	14.40	31.82	3.92	2.04	1.08	2.58
10	5.66	12	3.30	11.80	32.83	4.37	0.89	1.06	2.72
11	5.60	13	1.81	7.06	45.47	2.66	1.41	1.12	2.71
25	1.14	11	2.18	14.50	37.47	3.34	0.87	1.10	2.64
30	1.62	4	1.99	9.29	37.80	2.95	1.04	1.37	2.55
40	2.02	15	3.00	9.95	34.73	4.00	1.87	1.80	2.73
41	2.92	12	2.58	12.14	42.42	3.66	1.99	1.88	2.73
43	2.74	10	2.01	10.68	38.97	3.04	1.45	1.55	2.69
44	0.38	9	2.02	6.67	35.65	2.84	1.92	1.27	2.66
47	1.03	6	1.74	8.64	55.69	2.68	0.94	1.15	2.67
49	3.56	7	2.17	11.25	51.68	3.22	1.56	3.86	2.66
51	4.62	14	3.93	8.26	43.69	4.84	1.70	1.22	2.70
55	3.78	9	3.29	15.05	43.09	4.47	1.02	1.00	2.74
58	5.12	12	3.29	12.15	37.88	4.38	1.24	1.00	2.71
6a	2.04	11	2.02	5.88	31.62	2.79	1.98	1.47	2.69
222	3.70	8	4.82	22.17	25.13	6.17	0.00	1.14	2.71

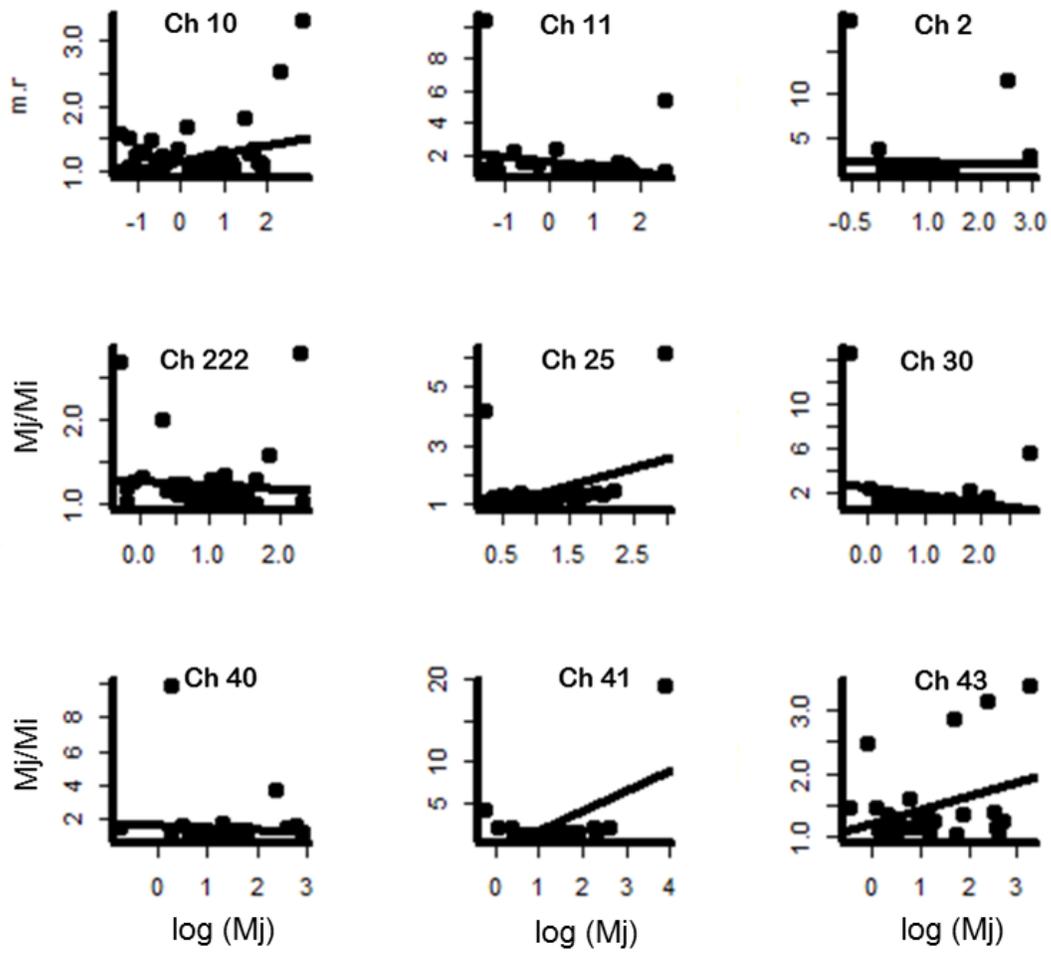


Figura 13. Relación entre el cociente de tamaños corporales adyacentes (M_j/M_i) y el tamaño corporal promedio (M_j) de todo el ensamblaje de especies para cada charco (Ch).

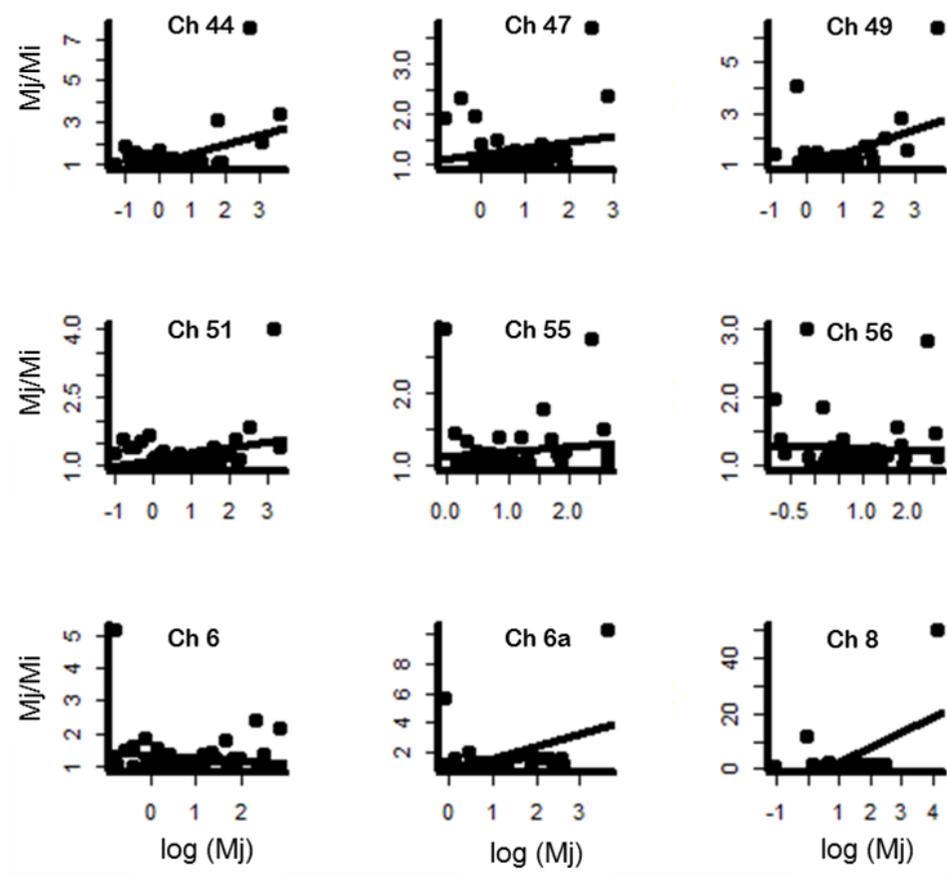


Figura 13. Continuación.

Tabla 7. Coeficientes de regresiones ajustadas por charco para todo el ensamble de especies (Todos), Carnívoros, Herbívoros y cada taxón analizado (Coleoptera, Diptera, Hirudinea, Hydrophilidae, Curculionidae). Interceptos (a), pendientes (b), número de especies (n) por charco (ch) y p-valor (p). Se indica en negrita y subrayado aquellos p-valores significativos ($\alpha < 0.05$) y en negrita aquellos marginalmente significativos ($\alpha < 0.1$).

Ch	Todos				Carnívoros				Herbívoros			
	a	b	n	p	a	b	n	p	a	b	n	p
2	1.994	0.004	31	0.312	0.781	0.138	12	<u>1.44E-22</u>	1.123	0.033	10	<u>1.67E-05</u>
6	1.244	0.001	50	0.129	1.418	0.006	20	<u>0.043</u>	1.369	0.004	19	<u>7.19E-02</u>
8	1.565	0.003	27	<u>2.34E-18</u>	3.126	0.007	10	<u>9.88E-09</u>	1.857	0.017	8	0.28
10	1.129	0.003	62	<u>2.47E-17</u>	1.341	0.004	25	0.119	1.255	0.030	21	<u>5.54E-15</u>
11	1.322	0.005	54	0.119	1.590	0.010	21	0.063	1.226	0.014	18	<u>2.07E-08</u>
25	1.138	0.005	34	<u>1.29E-09</u>	1.696	-0.005	11	0.301	1.682	0.005	14	<u>8.37E-04</u>
30	1.635	0.005	30	0.207	1.703	-4.51E-04	10	0.949	1.723	0.007	13	<u>1.21E-02</u>
40	1.472	3.34E-04	36	0.830	5.262	-0.008	13	0.594	1.521	0.031	15	<u>4.63E-07</u>
41	1.343	0.002	28	<u>1.62E-20</u>	3.672	0.002	13	0.075	0.982	0.038	12	<u>3.80E-08</u>
43	1.331	0.001	28	<u>0.003</u>	2.842	5E-04	13	0.842	1.100	0.053	8	<u>2.13E-08</u>
44	1.282	0.001	52	<u>0.002</u>	1.551	0.001	31	<u>0.048</u>	6.972	-0.405	7	<u>9.88E-02</u>
47	1.208	0.002	41	<u>7.28E-05</u>	1.088	0.010	19	<u>2.38E-09</u>	1.961	0.028	11	<u>1.35E-02</u>
49	1.234	0.001	45	<u>8.51E-13</u>	1.632	0.001	23	<u>3.59E-04</u>	1.253	0.010	14	<u>1.75E-02</u>
51	1.172	0.001	54	<u>2.41E-06</u>	1.531	0.001	22	<u>0.032</u>	0.949	0.022	18	<u>6.01E-12</u>
55	1.168	0.001	47	0.163	1.331	0.005	14	0.090	1.411	0.002	23	0.21
56	1.216	0.001	44	0.142	1.613	0.005	15	0.263	2.197	0.003	22	0.78
6a	1.272	0.002	34	<u>5.80E-12</u>	1.811	0.002	11	<u>0.002</u>	1.368	0.011	14	<u>8.06E-02</u>
222	1.161	0.003	39	<u>0.037</u>	1.791	0.003	13	0.524	1.124	0.016	15	<u>9.38E-06</u>

Tabla 7. Continuación.

Ch	Coleoptera				Diptera				Hirudinea				Hydrophilidae				Curculionidae			
	a	b	n	p	a	b	n	p	a	b	n	p	a	b	n	p	a	b	n	p
2	1.628	-	7	0.692	1.643	-	6	0.452	NA	NA	NA	NA	1.085	0.053	4	0.576	NA	NA	NA	NA
6	1.258	0.008	17	0.274	3.463	1.836	4	0.636	0.849	0.132	3	0.008	1.849	0.006	9	0.766	5.921	0.923	2	NA
8	1.493	0.002	14	0.659	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	3.586	-0.031	7	0.350	NA	NA	NA	NA
10	1.357	0.001	21	0.894	1.098	1.857	4	0.316	2.069	0.247	3	0.618	2.199	0.004	7	0.840	0.840	0.135	6	1.05E-4
11	1.418	0.001	18	0.872	3.747	0.218	5	0.757	0.972	0.047	5	0.576	2.027	-0.007	7	0.662	3.177	0.118	5	0.323
25	1.276	0.004	14	0.299	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2.362	-0.001	5	0.972	0.608	0.280	2	NA
30	1.412	0.008	10	0.448	2.231	0.175	4	0.497	NA	NA	NA	NA	2.181	0.014	5	0.668	NA	NA	NA	NA
40	1.092	0.012	17	3.6E-7	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.784	0.011	8	0.111	3.213	0.294	3	0.700
41	1.550	0.009	13	0.005	1.830	0.062	2	NA	104.43	2.904	2	NA	3.692	0.009	5	0.289	7.460	1.011	2	NA
43	1.307	0.007	11	0.054	2.470	0.012	2	NA	10.50	2.597	2	NA	2.664	0.006	5	0.681	NA	NA	NA	NA
44	1.241	0.003	22	0.545	1.521	0.173	7	0.309	1.191	0.020	6	0.782	1.448	0.005	15	0.667	NA	NA	NA	NA
47	1.401	0.003	18	0.304	1.608	0.061	5	0.520	0.350	0.121	2	NA	1.448	0.004	9	0.673	NA	NA	NA	NA
49	1.364	0.004	16	0.505	5.725	0.700	6	0.245	5.284	0.007	4	0.961	2.220	-0.001	8	0.953	1.868	0.032	3	0.902
51	1.191	0.004	24	0.122	3.752	0.037	4	0.856	8.122	0.853	2	NA	1.893	0.000	8	0.984	1.170	0.025	4	0.809
55	1.099	0.017	18	0.013	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2.238	0.019	5	0.645	0.655	0.155	6	0.005
56	1.265	0.008	16	0.180	0.206	4.101	2	NA	0.011	1.233	2	NA	0.809	0.042	5	0.306	1.360	0.029	6	0.213
6a	1.478	0.011	12	0.007	NA	NA	NA	NA	5.170	0.483	2	NA	3.578	0.006	5	0.617	0.974	0.130	2	NA
222	1.716	0.021	12	0.271	2.347	1.388	2	NA	14.444	0.311	3	0.241	9.745	-0.302	5	0.168	0.664	0.148	3	0.057