

# Sincronía en dinámicas de diversidad de especies en una metacomunidad vegetal de charcos temporales de Uruguay



**Tesina para optar por el grado de Licenciada en Ciencias Biológicas**  
**Profundización en Evolución y Diversidad**

*Bachiller Lucía Sosa Panzera*

*Orientadora: MSc. Verónica Pinelli*

*Co-orientador: Dr. Matías Arim*

**Facultad de Ciencias – CURE Sede Maldonado**

**Universidad de la República**

## Resumen

La sincronía refiere a los cambios coincidentes en la abundancia, biomasa u otras características variables en el tiempo en poblaciones disjuntas. Es un fenómeno que ha sido ampliamente reportado en dinámicas poblacionales, desde microorganismos hasta mamíferos, aves y peces. Sin embargo, en dinámicas comunitarias ha sido poco reportado y los mecanismos subyacentes escasamente analizados. Se han propuesto tres mecanismos que pueden dar cuenta de un patrón de sincronía: la dispersión, interacciones tróficas con poblaciones ya sincrónicas o depredadores móviles y la correlación de las dinámicas poblacionales con un factor exógeno aleatorio sincrónico, como la temperatura o precipitaciones (*efecto Moran*). Aquellas comunidades que presenten una mayor similitud en la composición de atributos funcionales presentarán similares respuestas a la variabilidad ambiental, siendo más sincrónicas. La semejanza en la diversidad funcional es función de la similitud en las condiciones ambientales. Por otra parte, la sincronía en las dinámicas comunitarias es favorecida por la dispersión, por lo que, a menor distancia geográfica, mayor sincronía. Estas predicciones basadas en un marco teórico contemporáneo han sido poco evaluadas hasta el momento. En el presente trabajo se analizaron los patrones anteriormente mencionados en una metacomunidad vegetal de charcos temporales, utilizando datos de riqueza de especies vegetales en 61 charcos en un período de 12 años. Para evaluar la relación en la sincronía entre comunidades y las distancias ambientales, geográficas y funcionales, se utilizaron Tests de Mantel directos y parciales analizando la estructura causal subyacente a las asociaciones entre matrices (análisis de vías). Se detectó de forma empírica la existencia de un amplio gradiente en valores de sincronía entre comunidades. Esta sincronía en las dinámicas de diversidad, estuvo relacionada negativamente con las distancias geográficas, ambientales y funcionales entre comunidades, lo que sugiere a la dispersión y al efecto Moran como posibles mecanismos subyacentes a este fenómeno. La presente tesina aporta evidencia empírica, sustentando las principales hipótesis propuestas en el área.

## Agradecimientos

A mis tutores, Verónica y Matías, por su valioso tiempo, dedicación, apoyo y sobre todo por hacer de este proceso de aprendizaje constante, un enorme disfrute.

Al tribunal, Dr. Diego Lercari, Mag. Patricia Mai y Mag. Mauro Berazategui por aceptar corregir este trabajo y por sus aportes.

Al Fondo de Solidaridad, que gracias a su apoyo económico logré culminar esta etapa, siendo testigo de lo importante que es su labor en nuestro país.

A mi familia por todo su apoyo.

A mis amigas, en especial a mamina y hermanitas, grandes tesoros que me regaló la facultad para toda la vida.

A Esteban, un arcoiris entre tanto gris.

A la RSC, que me recibió desde el primer momento con una sonrisa.

En especial, al Dr. Matías Arim.

Y a todas esas personas que dejaron su marca en mí y fueron parte de este sueño que con tanto esfuerzo se hizo realidad...

Este trabajo fue realizado gracias a la ANII, Fondo Clemente Estable, FCE\_3\_2018\_1\_148560 y gracias al proyecto CSIC grupos "Dinámica de metacomunidades: azar, determinismo, memoria y forzantes ambientales", grupo 657725. La base de datos fue financiada por las subvenciones ANII FCE 05-076, FCE 2007-054 y FCE 2011\_7117.

<b>Introducción .....</b>	<b>4</b>
<b>Hipótesis .....</b>	<b>7</b>
Predicción 1 .....	8
Predicción 2 .....	8
<b>Objetivos.....</b>	<b>8</b>
Objetivo general .....	8
Objetivos específicos .....	8
<b>Metodología.....</b>	<b>9</b>
Sistema de estudio .....	9
Muestreo .....	10
Análisis de datos .....	12
<b>Resultados.....</b>	<b>15</b>
<b>Correlación en riqueza .....</b>	<b>15</b>
Análisis de las relaciones directas entre variables .....	16
Relación entre la sincronía y las distancias ambientales, geográficas y funcionales .....	17
<b>Discusión.....</b>	<b>18</b>
<b>Conclusiones .....</b>	<b>21</b>
<b>Perspectivas .....</b>	<b>21</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>23</b>
<b>Anexo.....</b>	<b>27</b>
Material suplementario .....	27

## Introducción

La ecología de comunidades busca explicar los patrones de diversidad, abundancia y distribución de especies (Leibold et al. 2004). Estos patrones son dependientes de las escalas espaciales y temporales de análisis, al igual que los mecanismos asociados (Leibold y Chase 2018). Históricamente, la estructura y diversidad de las comunidades han sido explicadas por mecanismos operantes a escala local, tales como competencia (MacArthur y Levins 1967, Pianka 1972, 1974, Rosenzweig 1995, Chesson 2000), depredación (Paine 1966), mutualismo (Bertness y Callaway 1994) y más recientemente, los filtros ambientales (Cadotte y Tucker 2017). El foco en mecanismos locales responde a una conceptualización de las comunidades como entidades relativamente cerradas y aisladas entre sí (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011). Sin embargo, trabajos clásicos tanto teóricos (MacArthur y Wilson 1967, Levins 1969) como empíricos (Huffaker 1958) sugerían a la dispersión de individuos entre comunidades como un elemento clave en la determinación de la diversidad local (Leibold et al. 2004). Este papel de la dispersión como determinante de la biodiversidad ha sido reafirmado y reposicionado a un lugar central en la teoría en las últimas décadas. La publicación de la Teoría Unificada de la Biodiversidad y Biogeografía (Hubbell 2001) y la posterior consolidación de la Teoría de Metacomunidades (Holyoak et al. 2005, Borthagaray et al. 2015a, Leibold y Chase 2018) han sido claves en este contexto. Una metacomunidad es un conjunto de comunidades locales conectadas entre sí mediante la dispersión de individuos (Hanski y Gilpin 1991, Wilson 1992, Hubbell 2001, Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011). Este marco conceptual combina procesos a escala local y regional para dar cuenta de los patrones de diversidad. El rol de la dispersión de individuos y la combinación de procesos a escala local y regional, ha implicado cambios en la visión clásica de los procesos que dan cuenta de la estructura de la diversidad biológica (Borthagaray et al. 2015a).

En el marco de la teoría de metacomunidades, se sintetizaron cuatro grandes mecanismos o principios que determinarían los patrones de biodiversidad. El *arreglo de especies* asume heterogeneidad en las condiciones locales de diferentes parches, donde la

composición local está dada por la relación entre el ambiente y desempeño de las especies (Leibold et al. 2004, Borthagaray et al. 2015a). La *dinámica de parches* asume que todos los parches son idénticos y capaces de ser ocupados, y que las especies se distinguen por presentar un compromiso entre su capacidad de dispersión y competencia (Roughgarden 1974, Tilman 1994, Mouquet y Loreau 2003). Así, la diversidad está determinada por dinámicas espaciales en donde las poblaciones de especies competitivamente inferiores son viables luego de la extinción de la especie competitivamente superior, siendo excluidas cuando estas especies colonizan. Esta dinámica permite la coexistencia de varias especies a nivel del paisaje a pesar de no co-ocurrir localmente (Holyoak et al. 2005, Logue et al. 2011). El *efecto de masa*, destaca la importancia de dinámicas fuente-sumidero, en las cuales existe flujo de individuos desde poblaciones situadas en ambientes más favorables (poblaciones fuente) hacia poblaciones ubicadas en parches con condiciones no tan favorables (poblaciones sumidero) (Shmida y Wilson 1985). Este flujo de individuos favorece la viabilidad y diversidad debido a la reducción del riesgo de extinción local de las especies –lo que se conoce como *efecto rescate*– y permite una rápida recolonización si ésta ocurriera (Gotelli 1991). Por último, la *dinámica neutral* asume que las especies son equivalentes en sus atributos presentando idénticas probabilidades de supervivencia, reproducción y dispersión (i.e. estocasticidad demográfica) (Hubbell 2001). Estos mecanismos no son excluyentes como determinantes de la estructura local, cambiando su importancia relativa con la escala espacial y el grupo taxonómico considerado (Mouquet y Loreau 2003, Logue et al. 2011, Mortiz et al. 2013, Borthagaray et al. 2015a). Un punto destacable en esta síntesis, es la identificación de dos procesos fundamentales que determinan el ensamblaje local en las metacomunidades: la dispersión y el grado de acople entre los atributos de las especies y su ambiente.

Todas las formas de vida se encuentran reguladas a distintos niveles, desde la composición elemental a nivel celular, al balance homeostático de un organismo (Gotelli et al. 2017) o las dinámicas poblacionales (Sibly y Hone 2002). La regulación a nivel comunitario (Brown et al. 2001, Gonzalez y Loreau 2009) es probablemente un factor determinante de la dinámica y patrones de biodiversidad (Connell y Ghedini 2015, Gotelli et al. 2017). En las

comunidades reguladas, la riqueza, biomasa u otras métricas estructurales globales presentan tendencias de retorno frente a perturbaciones, manteniendo un valor medio y varianza constantes en el tiempo (Gotelli et al. 2017). Cuando los componentes de un sistema son similares, con similar estructura de regulación, la correlación en las condiciones ambientales puede determinar una correlación en la dinámica de sus elementos (Moran 1953, Royama 1992, 2005, Ripa y Ranta 2007). Este fenómeno bien reportado en dinámica de poblaciones, sólo recientemente ha sido considerado en dinámica de comunidades (Gouhier et al. 2010, Wang y Loreau 2014, 2016).

Una consecuencia poco reconocida de la existencia de regulación, es la capacidad de sincronización entre las dinámicas comunitarias cuando responden de forma similar a los cambios ambientales. Específicamente, la sincronía refiere a los cambios coincidentes en la abundancia, biomasa u otras características variables en el tiempo en poblaciones disjuntas (Liebhold et al. 2004). Estas fluctuaciones sincrónicas pueden involucrar comunidades que se encuentran distantes unas de otras, y lo más importante, pueden ocurrir incluso en ausencia de flujo de individuos (Liebhold et al. 2004). Este fenómeno, ha sido ampliamente reportado en poblaciones tanto vegetales, como mamíferos, peces, aves y hasta en poblaciones de microorganismos (Moran 1953, Ranta et al. 1995, Liebhold et al. 2004, Fontaine y Gonzalez 2005, Tedesco y Hugueny 2006, Defriez y Reuman 2017). Se han propuesto tres mecanismos que pueden dar cuenta del patrón de sincronía: (1) *dispersión*, donde el flujo de individuos entre poblaciones puede acoplar sus dinámicas (Bjørnstad et al. 1999, Liebhold et al. 2004); (2) acople por medio de interacciones tróficas con poblaciones ya sincrónicas o depredadores móviles que fuerzan la sincronía entre poblaciones de presas (Bjørnstad et al. 1999, Liebhold et al. 2004); y (3) correlación de las dinámicas poblacionales a un factor exógeno aleatorio sincrónico, como la temperatura o las precipitaciones, lo que se conoce como *efecto Moran* (Moran 1953, Liebhold et al. 2004, 2006). El efecto Moran propone que el grado de correlación en la dinámica de las poblaciones será igual al grado de correlación en los factores estocásticos externos (i.e. variables ambientales) que las afectan (Moran 1953, Royama 1992). Así, los sistemas locales que comparten una estructura común de procesos denso-dependientes lineales, deberán

sincronizarse bajo la influencia de las mismas variaciones ambientales (Moran 1953, Royama 1992, Ranta et al. 1995, Liebhold et al. 2004). El efecto Moran como determinante del acople de sistemas es probablemente un importante mecanismo en las dinámicas metacomunitarias. No obstante, no ha sido incorporado ampliamente a este marco teórico (Wang y Loreau 2016). Si las dinámicas en biodiversidad son reguladas (Gotelli et al. 2017) y típicamente las comunidades locales experimentan variaciones en condiciones ambientales correlacionadas (Koenig 2002), entonces el efecto Moran debería ser un determinante de la dinámica de las metacomunidades. Cuanto mayor sea la similitud en los atributos presentes en las comunidades, mayor será la similitud en la respuesta a la variabilidad ambiental y mayor será la correlación en sus dinámicas. A su vez, esta similitud en la composición de atributos—diversidad funcional—estará determinada por la similitud en las condiciones ambientales de los parches. Consecuentemente, a mayor similitud ambiental, mayor similitud taxonómica y funcional, y mayor sincronía en las dinámicas. Por otro lado, la sincronía se ve favorecida por el flujo de individuos entre comunidades, el cual decae con la distancia geográfica entre parches; determinando que, a mayor proximidad geográfica, mayor será la correlación en la dinámica de las comunidades. Estas predicciones, basadas en el marco teórico contemporáneo, han sido pobremente evaluadas hasta el momento (Wang y Loreau 2016). En la presente tesina, se analizarán los patrones anteriormente mencionados en una metacomunidad vegetal de 61 charcos temporales como sistema modelo, en un período de 12 años.

## **Hipótesis**

Los factores ambientales actúan como filtros en el proceso de ensamblaje comunitario determinando la composición en atributos funcionales de las comunidades. Consecuentemente, cuanto mayor es la similitud ambiental entre comunidades, mayor es la semejanza taxonómica y funcional entre ellas. De esta manera, los cambios en el ambiente determinan cambios en la estructura y diversidad de las comunidades, las cuales presentan tendencias temporales sincrónicas en sus dinámicas. La sincronía en dinámicas comunitarias también es favorecida

por la dispersión de individuos entre comunidades, por lo que a menor distancia geográfica, mayor sincronía.

### **Predicción 1**

Las comunidades que se encuentren más próximas geográficamente presentarán una mayor correlación en sus dinámicas comunitarias.

### **Predicción 2**

Las comunidades que estén bajo similares condiciones ambientales presentarán una similitud en la composición de atributos funcionales, por lo que responderán de manera similar a las variaciones ambientales. De esta manera, a mayor similitud en las condiciones ambientales, mayor similitud en sus atributos funcionales y mayor sincronía en sus dinámicas.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Analizar los determinantes de la sincronía en las dinámicas entre comunidades vegetales en una metacomunidad de charcos temporales.

### **Objetivos específicos**

Objetivo 1: Estimar la sincronía en la dinámica temporal de la riqueza de especies entre las comunidades vegetales de la metacomunidad de charcos temporales.

Objetivo 2: Evaluar el efecto de la distancia geográfica en la sincronía en la riqueza de especies entre comunidades.

Objetivo 3: Analizar la asociación entre la heterogeneidad ambiental y la sincronía en la riqueza de especies entre comunidades vegetales en los charcos temporales.

Objetivo 4: Analizar la asociación entre las distancias en atributos funcionales y la sincronía en su dinámica de riqueza.

Objetivo 5: Analizar la estructura causal subyacente a la conexión entre distancias ambientales y geográficas entre charcos, distancias en composición funcional y sincronía en la riqueza comunitaria.

## Metodología

### Sistema de estudio

El área de estudio se encuentra en la cuenca de la Laguna de Castillos, formando parte de Los Bañados de Este, en el departamento de Rocha, Uruguay (34,254549°S, 53,977918°O; 5–8 metros s.n.m). Esta región presenta una gran diversidad de ecosistemas naturales y fue declarada Reserva de la Biósfera por el programa MAB de la UNESCO.



**Figura 1:** Mapa del área de estudio ubicada en el departamento de Rocha, Uruguay (34,254549°S, 53,977918°O). Se muestran la mayoría de los charcos que forman el sistema. Se pueden apreciar las diferentes formas y tamaños que presentan. Se indican en color celeste los charcos con su respectivo número que los identifica en el sistema y en color verde formaciones de bosque de abrigo de *Eucalyptus sp.* Las líneas punteadas corresponden a alambrados.

El sistema de estudio está compuesto por 61 charcos temporales inmersos en una matriz de pradera natural, localizados en dos establecimientos privados ("Barra Grande" y "El Gurí")

donde se practica ganadería (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2010, 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014) (Figura 1). Estos charcos son cuerpos de agua efímeros formados en depresiones en el suelo durante las estaciones lluviosas, por lo que típicamente están activos en otoño e invierno y suelen secarse hacia la primavera. Presentan un amplio rango de áreas que abarca 5 órdenes de magnitud (desde 1 m<sup>2</sup> hasta 66378 m<sup>2</sup>) y gradientes de condiciones abióticas asociados a la forma, profundidad y la heterogeneidad ambiental (Piñeiro-Guerra et al. 2014). Ocasionalmente, cuando las lluvias son abundantes, se generan corrientes de agua que comunican los charcos entre sí, lo que propiciaría la migración de individuos entre charcos. Además, las distancias entre los charcos podrían facilitar la dispersión de propágulos por otros medios, como el viento o los animales, dependiendo de la especie. Existe una alta diversidad de peces, anfibios, invertebrados y plantas en el sistema (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Borthagaray et al. 2015b). Se han identificado 99 especies y morfoespecies de plantas pertenecientes a 36 familias (Tabla S1), con un rango de 2 a 27 especies por charco. Las especies encontradas, en su mayoría herbáceas de pequeño porte, conforman un grupo heterogéneo que abarca desde plantas típicas de pastizal (*Cynodon dactylon*, *Paspalum spp.*, *Panicum spp.*) hasta plantas netamente acuáticas (*Ludwigia peploides*, *Myriophyllum aquaticum*, *Azolla filiculoides*, algas filamentosas). El sistema ha sido relevado anualmente desde el año 2005 hasta el presente de forma ininterrumpida, generándose una importante y representativa base de datos.

## **Muestreo**

Los muestreos de vegetación fueron realizados anualmente entre los años 2005 y 2016. En los años 2007, 2008 y 2009 se realizaron tres campañas de muestreo, en los años 2006 y 2010 dos y en los restantes años una. Cada charco fue georreferenciado con GPS e identificado, lo que permite la ubicación precisa de los mismos a lo largo de las sucesivas campañas de muestreo. En cada charco se establecieron transectas a lo largo de los diámetros mayor (DM) y menor (dm). En el diámetro mayor se ubicaron cinco estaciones de muestreo equidistantes, exceptuando los casos en que fue menor a 10 metros (una estación cada 2 metros), o mayor a 50 metros (una estación cada 10 metros). En cada estación se tomó una muestra de vegetación

con un cuadrante de 20 cm de lado (400 cm<sup>2</sup>), cortando la porción aérea de toda la biomasa vegetal dentro del mismo. El área cubierta por cada unidad muestral es representativa y adecuada en relación al tamaño, a la densidad de las plantas y a la diversidad de estas comunidades (Sutherland 2006, Piñeiro- Guerra et al. 2014). El procesamiento de las muestras se realizó en laboratorio en los días inmediatos al muestreo y en la mayoría de los casos se identificaron a nivel de especie utilizando bibliografía de referencia (Lombardo 1982, 1983, 1984, Zomleffer 1994, Alonso Paz 1997).

Como variables físicas se registraron las longitudes del DM y dm para cada charco, así como la profundidad media (Prof) de la columna de agua. Se estimaron indicadores ambientales como el desvío estándar de la profundidad (SD.prof), el área (como área de un óvalo, en escala logarítmica en base 10), el volumen (como el producto del área y la profundidad media, en escala logarítmica en base 10) y el índice de forma (como la relación entre el DM y el dm). Adicionalmente, como medida de heterogeneidad ambiental se registró la cantidad de montículos de tierra que sobresalían sobre el espejo de agua a lo largo de los diámetros mayor y menor, como la densidad lineal de montículos ( $\text{Cortes} = (\text{montículos del DM} + \text{montículos del dm}) / (\text{longitud del DM} + \text{longitud del dm})$ ). El mismo procedimiento se repitió en las 20 campañas de muestreo. En cada muestreo varió la ubicación de los DM y dm de acuerdo al tamaño y forma que tomaba el charco, por lo tanto, también varió la ubicación de las estaciones de muestreo.

Para evaluar la heterogeneidad ambiental se consideran dos parámetros: el coeficiente de variación de la profundidad en cada charco ( $\text{CV.prof} = \text{desvío estándar de la profundidad} / \text{profundidad media}$ ) y el número de montículos que presentan (número de montículos por metro lineal el diámetro mayor y menor, Tabla S4). En los cuerpos de agua, la variación en la profundidad es una fuente de heterogeneidad ambiental, en particular, para las comunidades vegetales. Tal gradiente vertical condiciona la cantidad de radiación solar que incide en la columna de agua, así como diferencias en las concentraciones de oxígeno y dióxido de carbono presentes (Lampert y Sommer 2007). Los montículos representan porciones de ecosistema

terrestre en el medio acuático, lo que implica un aporte de nutrientes, refugio para fauna y aumento de la zona de interacción tierra-agua.

## **Análisis de datos**

Se construyó una matriz de datos de presencia (1) y ausencia (0) de especies para cada comunidad local (charco) y cada año. Se estimó un vector del número de especies observadas (riqueza = S) en cada año para cada comunidad (Tabla S2). Para los años con más de una campaña de muestreo, se consideró la diversidad acumulada en ese año. A partir de estos vectores, se calculó la correlación temporal en riqueza entre comunidades utilizando el coeficiente de correlación de Pearson. Así, se construyó una matriz de correlación temporal en riqueza entre charcos que da cuenta de la sincronía, donde comunidades más fuertemente correlacionadas tendrían dinámicas temporales más sincrónicas.

Por otro lado, para evaluar si aquellas comunidades que se encuentren más próximas geográficamente presentarán una mayor correlación en sus dinámicas comunitarias (predicción 1), se construyó una matriz de distancias entre charcos según la distancia geográfica entre ellos (xy), utilizando la distancia euclidiana como métrica de distancia.

Para analizar la similitud en atributos de las comunidades vegetales asociada a la similitud en las condiciones ambientales (predicción 2), se compiló información de atributos morfológicos y funcionales de las especies a partir de bibliografía de referencia. Se construyó una tabla con 21 atributos funcionales para cada especie (Tabla S3), que incluyó: tamaño y forma de la semilla, tamaño de la hoja, crecimiento del tallo, altura, tipo de metabolismo (C3 o C4), fijación de nitrógeno, entre otros. Para cada comunidad y cada atributo se calculó el valor promedio entre las especies, ponderándolo por sus abundancias. Para ello se utilizó una métrica denominada CWM (sigla en inglés por *community-level weighted means*) la cual fue calculada mediante la función *functcomp* del paquete FD (*Functional Diversity*) del software estadístico R. Se utilizó el listado de especies de todo el período (2005 - 2016) para cada comunidad. Se calcularon las distancias euclidianas entre los charcos en función de sus valores promedio en atributos funcionales, construyéndose una matriz de distancias funcionales (FD). Se construyó

una matriz de distancias entre charcos según las variables ambientales (amb) que cada uno presenta, también utilizando la distancia euclidiana como métrica de distancia. Para esta matriz de distancias ambientales se utilizó el valor promedio de todos los años de las variables ambientales para cada charco. Así, se construyeron tres matrices de distancias entre comunidades (ambientales, geográficas y funcionales) y una matriz de correlaciones temporales en riqueza, que da cuenta de la sincronía entre comunidades. Se consideró que el posible sesgo asociado a las diferencias en esfuerzos de muestreo entre años con diferentes número de campañas, no afectaría de forma diferencial a unas comunidades respecto de otras, por lo que no tendría un efecto significativo en las distancias o correlaciones entre comunidades.

Con el fin de analizar la relación entre la sincronía entre comunidades y las distancias ambientales, geográficas y funcionales, se utilizó el Test de Mantel (Mantel 1967, Mantel y Valand 1970). El Test de Mantel, tanto simple como parcial, permite inferir las relaciones entre grupos de variables generando un análisis de vías basado en matrices de distancias (Naisbit et al. 2012, Canavero et al. 2018). El Test de Mantel simple permite testear la hipótesis nula de que las distancias entre los objetos de dos matrices de distancias son linealmente independientes. Para esto, se genera un modelo nulo a través de 1000 permutaciones de una o ambas matrices, asociándose una probabilidad a las correlaciones observadas en base a la frecuencia de correlaciones nulas mayores a las observadas (Legendre 2000). El Test de Mantel Parcial sigue la misma lógica, pero realiza una correlación múltiple entre los datos de una matriz y otras dos o más matrices. En particular, se busca identificar la asociación entre un par de matrices controlando estadísticamente el efecto de otras matrices (Naisbit et al. 2012).

Con las matrices de distancias ambientales ([amb]), geográficas ([xy]) y en diversidad funcional ([FD]), tomando la matriz de correlaciones en riqueza entre charcos (sincronía) como matriz de respuesta ([S]), se calcularon con test de Mantel simples las siguientes correlaciones: sincronía y distancias ambientales ([S] ~ [amb]); sincronía y distancias geográficas ([S] ~ [xy]); sincronía y distancias funcionales ([S] ~ [FD]); distancias funcionales y distancias geográficas ([FD] ~ [xy]); distancias funcionales y distancias ambientales ([FD] ~ [amb]) y distancias geográficas y distancias ambientales ([xy] ~ [amb]). Además de estas relaciones directas, se

evaluó la asociación entre las distancias funcionales y las ambientales, dando cuenta de las distancias geográficas ( $[FD] \sim [amb] \mid [xy]$ ) a través de test de Mantel parcial.

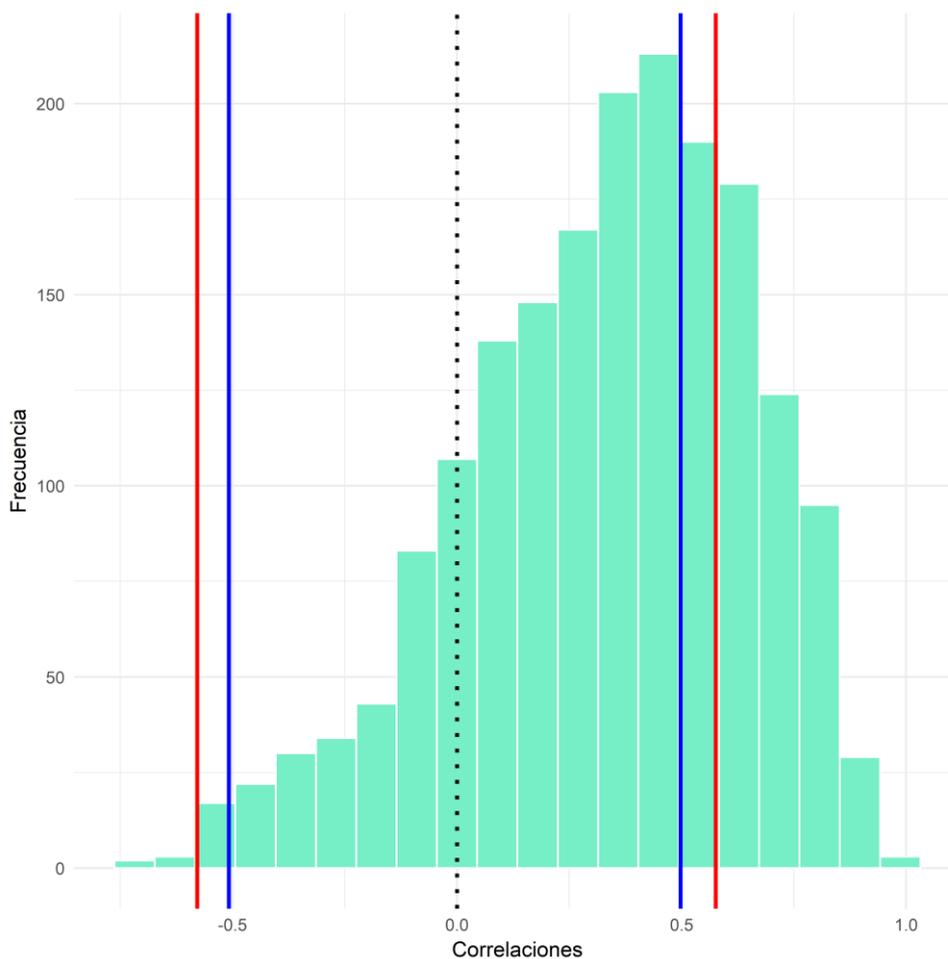
Se calcularon además las siguientes relaciones parciales: la asociación entre la sincronía y distancias ambientales, dando cuenta de las distancias geográficas y funcionales ( $[S] \sim [amb] \mid [xy], [FD]$ ); la relación entre la sincronía y las distancias geográficas, dando cuenta de las distancias ambientales y funcionales ( $[S] \sim [xy] \mid [amb], [FD]$ ); y la relación entre la sincronía y las distancias funcionales, dando cuenta de las distancias geográficas y ambientales entre charcos ( $[S] \sim [FD] \mid [xy], [amb]$ ).

Todos los análisis y gráficos fueron realizados con el software estadístico R (R Development Core Team 2008, versión 3.6.0) y en particular se utilizaron las funciones: *daisy* del paquete `{cluster}` para construir las matrices de distancias geográficas y ambientales entre charcos; *dist* del paquete `{stats}` y *rcorr* del paquete `{Hmisc}` para la construcción de la matriz de distancias funcionales y la matriz de correlación en riqueza entre charcos (sincronía) respectivamente. Para los Tests de Mantel simples y parciales, se utilizó la función *mantel* del paquete `{vegan}` y para realizar los gráficos se utilizaron funciones asociadas al paquete `{ggplot2}`.

# Resultados

## Correlación en riqueza

Las correlaciones en riqueza encontradas entre comunidades, como medida de sincronía, presentan valores significativos tanto negativos como positivos. En su mayoría, las correlaciones son mayores a cero, lo que indicaría que las dinámicas comunitarias sincrónicas están acopladas positivamente. Aquellos valores de correlación menores a cero, podrían estar indicando ciclos acoplados de forma inversa, es decir, dinámicas sincrónicas pero opuestas (Figura 2).



**Figura 2:** Histograma de correlaciones en riqueza entre comunidades. La distribución presenta un sesgo hacia valores positivos. En color rojo se indican los límites superior e inferior de las correlaciones significativas ( $\alpha = 0.05$ ) y en color azul los correspondientes a las marginalmente significativas ( $\alpha = 0.1$ ). La línea punteada en color negro corresponde a correlaciones iguales a cero. Aquellas comunidades que presenten mayor valor de correlación, tendrán mayor sincronía en sus dinámicas con ciclos acoplados (valores de correlación positivos) o ciclos acoplados de forma inversa (valores de correlación negativos).

## Análisis de las relaciones directas entre variables

Las correlaciones directas entre las matrices de distancias geográficas, en diversidad funcional, ambientales y la matriz de sincronía en riqueza entre charcos, se muestran en la Tabla 1. Las correlaciones simples entre la matriz de sincronía y las matrices de distancias fueron negativas, indicando que las comunidades con menores distancias geográficas, ambientales y funcionales son más sincrónicas. Además, estas correlaciones presentan valores bajos, indicando que esta relación es débil.

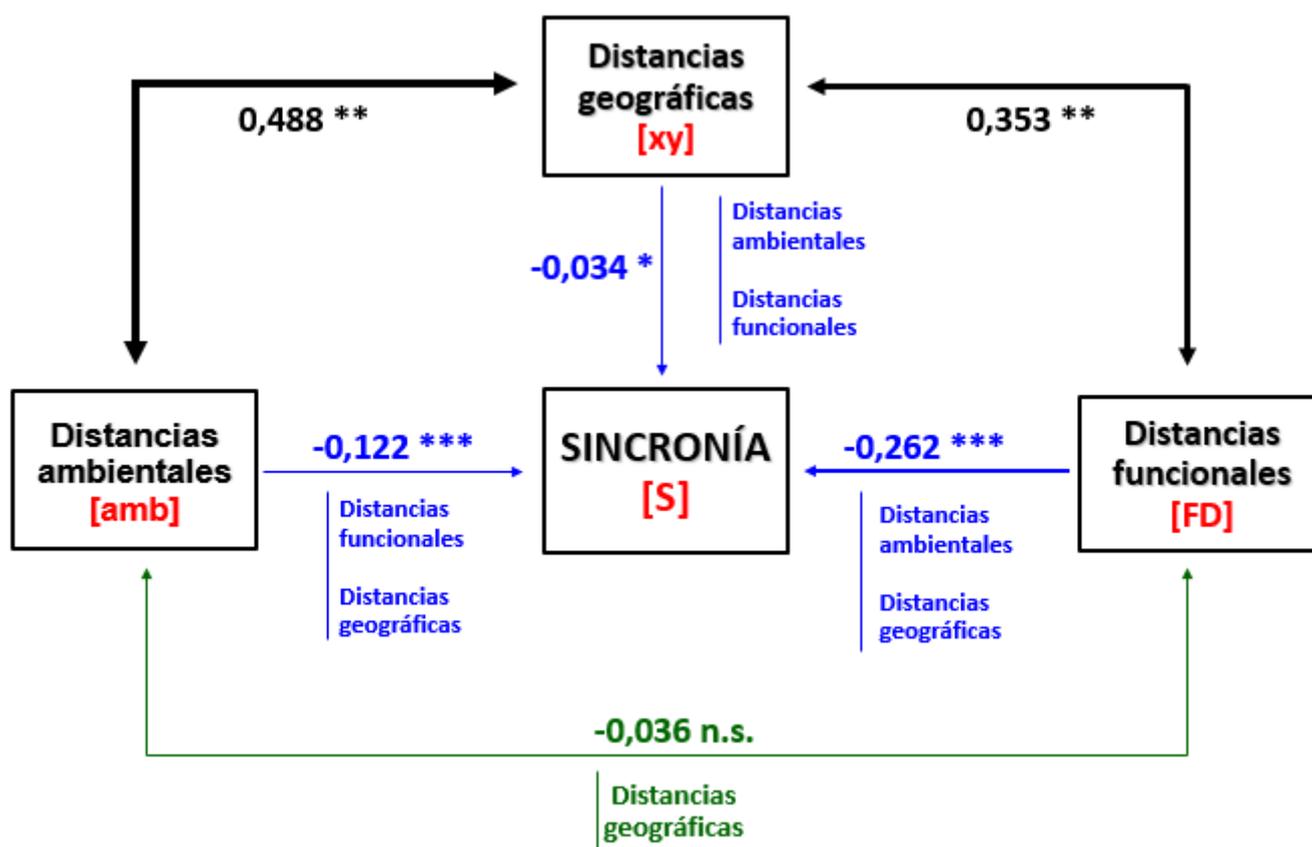
La mayor correlación se observó entre las distancias ambientales y las geográficas (Tabla 1, Figura 3), seguido por la correlación observada entre las distancias en diversidad funcional y las distancias geográficas (Tabla 1, Figura 3). Fue marginalmente significativa la correlación observada entre la matriz de distancias en diversidad funcional y las distancias ambientales (Tabla 1), pero la misma se tornó no significativa al dar cuenta de las distancias geográficas (Tabla 1; Figura 3). Los resultados de los test de Mantel parciales fueron congruentes con los resultados observados en los test de Mantel simples.

**Tabla 1:** Resultados del Test de Mantel Simple y Parcial. Se muestran los valores de correlación de Pearson (r) y el p-valor correspondiente (p) para cada una de las asociaciones analizadas: sincronía ~ distancias ambientales ([S] ~ [amb]), sincronía ~ distancias geográficas ([S] ~ [xy]), sincronía ~ distancias funcionales ([S] ~ [FD]), distancias funcionales ~ distancias geográficas ([FD] ~ [xy]), distancias geográficas ~ distancias ambientales ([xy] ~ [amb]) y distancias funcionales ~ distancias ambientales, dando cuenta de la distancia geográfica ([FD] ~ [amb] | [xy]). Señalados con un punto se indican los valores marginalmente significativos ( $p < 0.1$ ), en negrita aquellos con  $p < 0.001$  y se aclara aquellos valores no significativos (n.s.).

	r	p
[S] ~ [amb]	-0,151*	0,062
[S] ~ [xy]	-0,191	0,027
[S] ~ [FD]	<b>-0,27</b>	0
[FD] ~ [xy]	0,353	0,002
[FD] ~ [amb]	0,143*	0,059
[amb] ~ [xy]	0,488	0,003
[FD] ~ [amb]   [xy]	-0,036	n.s.

## Relación entre la sincronía y las distancias ambientales, geográficas y funcionales

La relación entre la matriz de sincronía en riqueza entre charcos y las distancias ambientales, al dar cuenta de las distancias geográficas y funcionales, tomó un valor de correlación negativo y altamente significativo ( $r = -0.122$ ,  $p < 0.001$ ; Figura 3). Por otro lado, la correlación observada entre la sincronía y las distancias geográficas, se mantuvo significativa al dar cuenta de las distancias ambientales y funcionales ( $r = -0.034$ ,  $p < 0.05$ ; Figura 3). Por último, la correlación observada entre la matriz sincronía en riqueza entre charcos y las distancias funcionales, sigue siendo altamente significativa al dar cuenta de las distancias ambientales y geográficas ( $r = -0.262$ ,  $p < 0.001$ ; Figura 3).



**Figura 3:** Estructura causal subyacente a los patrones de sincronía en dinámicas de diversidad local. Las flechas verdes y azules indican la estructura causal inferida por test de Mantel parciales y las flechas negras representan las correlaciones directas. Cada caja representa una matriz de distancias Euclidianas entre comunidades locales. La barra vertical indica el análisis condicional de la correlación entre pares de matrices dando cuenta de otras matrices. El grosor de las flechas y el valor asociado indican la correlación estimada entre matrices. Referencias: (\*) valores marginalmente significativos ( $p < 0.1$ ); (\*\*)  $p < 0.01$ ; (\*\*\*)  $p < 0.001$ ; (n.s.) valores no significativos.

## Discusión

La sincronía es un fenómeno que existe en la naturaleza y que ha sido ampliamente reportado en dinámicas de poblaciones (Moran 1953, Ranta et al. 1995, Liebhold et al. 2004, Fontaine y Gonzalez 2005, Tedesco y Hugueny 2006, Defriez y Reuman 2017). Sin embargo, las predicciones sobre cuál es la estructura causal subyacente a este fenómeno han sido hasta el momento poco evaluadas en dinámicas comunitarias (Gouhier et al. 2010, Wang y Loreau 2014, 2016). Este trabajo identificó dinámicas sincrónicas en la diversidad de especies vegetales en charcos temporales, aporte novedoso a este marco emergente en donde las evidencias empíricas son escasas. Más importante, se logró avanzar en identificar los potenciales mecanismos que dan cuenta de este fenómeno de sincronía, como la dispersión y el efecto Moran. De hecho, estos mecanismos estarían en sintonía con el marco teórico reciente. De esta manera, se detectó de forma empírica la existencia de sincronía en las dinámicas comunitarias y su relación con las distancias geográficas, las distancias ambientales y funcionales. Notablemente, todos los factores analizados que afectan el grado de sincronía en la diversidad de las comunidades tendrían un efecto detectable.

La sincronía en las dinámicas de diversidad entre las comunidades estaría afectada por la distancia geográfica. De acuerdo a la primera predicción planteada en este trabajo, las comunidades que se encuentren más próximas geográficamente, presentarán una mayor correlación en sus dinámicas comunitarias, por lo tanto, mayor sincronía (Liebhold et al. 2004). La correlación observada entre las distancias geográficas y la sincronía en riqueza, fue significativa (Figura 3), lo que sustenta que, a menor distancia geográfica, mayor es la correlación en las dinámicas de diversidad. Esta correlación se mantiene significativa una vez se da cuenta de la variabilidad ambiental y la diversidad funcional. Por otro lado, la vinculación entre las distancias funcionales de las comunidades y su separación espacial, sugiere que el flujo de individuos con rasgos particulares podría ser un determinante de la composición funcional observada en las comunidades vegetales. La estructura espacial de la red metacomunitaria y el grado de aislamiento que las comunidades locales presentan dentro de la

red, son fundamentales determinantes de la estructura y el funcionamiento de la biodiversidad (Borthagaray et al. 2015b), por lo que considerar la dispersión como mecanismo que da cuenta de la sincronía en dinámicas comunitarias es clave para la comprensión de dicho fenómeno. En particular en este sistema, los síndromes de dispersión que predominaron en las comunidades vegetales estudiadas fueron el de dispersión por viento y la dispersión pasiva (Tabla S3). Las especies que presentan dispersión por viento, tienen semillas aladas o con apéndices particulares que les facilita su permanencia en el aire y su transporte a través de él. Dentro de este grupo, están por ejemplo aquellas pertenecientes al género *Eryngium* (familia Apiaceae) y algunas Asteraceae, entre otras. En este sentido, considerar además de las distancias geográficas entre comunidades, la dirección predominante de los vientos en el sistema, sería un aporte a la mejora de este análisis. Con respecto a la dispersión pasiva, las especies así clasificadas no poseen ninguna estructura específica asociada para su transporte, por lo que su dispersión podría estar mediada por agua, viento (a distancias cortas), gravedad, efecto de granívoros, entre otras. En este grupo, predominan las especies pertenecientes a las familias Ciperaceae y Poaceae. Por otro lado, no se encontró en la literatura consultada información acerca de atributos ligados a la dispersión por agua, que podría ser un mecanismo importante en este sistema, en sí misma o en combinación con el viento. Asimismo, el tamaño de las semillas es otro atributo relacionado con la forma de dispersión, siendo aquellas semillas más pequeñas las que dispersan más lejos. Un análisis por grupos taxonómicos o por síndromes de dispersión de las correlaciones entre sincronía, distancias geográficas y distancias funcionales, podría ayudar a profundizar en la importancia relativa de los mecanismos de dispersión predominantes en esta metacomunidad de charcos temporales.

La segunda predicción de este trabajo es central y sugiere que las comunidades con condiciones ambientales similares, presentarán una mayor similitud en su composición funcional. Esto determinaría que sus respuestas a las variaciones ambientales sean similares y, por ende, más sincrónicas. Sin embargo, la correlación entre las distancias funcionales y las distancias ambientales, fue marginal, tornándose no significativa al dar cuenta de las distancias geográficas entre charcos. Esto sugiere que la relación causal subyacente a la correlación entre

distancias ambientales y funcionales, estaría mediada por la distancia geográfica y no por una conexión directa entre ellas. Estos resultados podrían deberse a que las variables ambientales consideradas no estén afectando la composición de especies de las comunidades. En ese sentido, otras variables a considerar podrían ser, por ejemplo: la composición del suelo, características fisicoquímicas del agua (como el pH o la concentración de nitrógeno), el impacto del pastoreo, entre otras. Por otro lado, podrían considerarse otros atributos de las especies asociados a esos filtros ambientales, como pueden ser el área foliar específica o la relación carbono-nitrógeno en los tejidos u otros descriptores de síndrome de resistencia a la herbivoría. Además, los valores de los atributos funcionales podrían cuantificarse directamente en el sistema de estudio en vez de ser tomados desde referencias bibliográficas, para contar con un ajuste más apropiado a las características de los charcos temporales. .

El fenómeno de sincronía puede ser explicado también por el efecto Moran. Su potencial poder como fuerza hacia la similitud de las dinámicas ha sido ampliamente reportado en poblaciones. Sin embargo, se torna esencial considerar el efecto que tiene la variabilidad ambiental en la estructuración de las comunidades y en particular, la extrapolación a nivel de la metacomunidad. El presente estudio sustenta el potencial papel del efecto Moran en las dinámicas de biodiversidad, pero también en los patrones generales en metacomunidades y en particular, en este sistema de charcos temporales. Las comunidades más similares tanto ambiental como funcionalmente, fueron más sincrónicas en su riqueza. La correlación parcial entre las distancias funcionales y la matriz de sincronía de riqueza entre charcos (Figura 3) sugiere la existencia de un efecto Moran. Consecuentemente, permite inferir la existencia de una dinámica endógena en las comunidades. Cuando las condiciones endógenas de los sistemas son similares, ya sean mecanismos denso-dependientes o historias de vida, la correlación en las condiciones ambientales puede determinar una correlación en la dinámica de los sistemas (Moran 1953, Royama 1992, 2005, Ripa y Ranta 2007).

El abordaje metacomunitario brinda un marco conceptual apropiado para la comprensión de los procesos que estructuran la diversidad biológica. En particular, haciendo foco en la dispersión como mecanismo clave en la determinación de la biodiversidad y combinando

procesos a escala local y regional para dar cuenta de los patrones de diversidad (Borthagaray et al. 2015b). Los resultados de este análisis proveen un sustento empírico acorde al marco teórico reciente y a la escala contemplada para el proceso ecológico abordado en este trabajo. El abordaje metodológico utilizado basado en análisis de vías permitió analizar la estructura multicausal del fenómeno de sincronía (Shiple 2010, 2016) así como validar la interpretación de los resultados obtenidos.

## **Conclusiones**

En el presente trabajo se pudo detectar empíricamente la existencia de sincronía en las dinámicas de biodiversidad y su relación con las distancias geográficas, las distancias ambientales y con las distancias en diversidad funcional entre charcos. Se logró identificar a la dispersión y el efecto Moran como potenciales mecanismos que hacen a la estructura subyacente al fenómeno de sincronía en riqueza de especies vegetales en esta metacomunidad de charcos temporales. Los resultados de este trabajo aportan evidencia empírica y contribuyen al marco teórico reciente, así como el abordaje metodológico utilizado brinda un sustento acorde a la escala contemplada para el fenómeno de estudio.

## **Perspectivas**

Como perspectivas, se propone darle continuidad a la presente investigación a través de un análisis dinámico explícito que permita profundizar en la estructura de regulación en diversidad subyacente. De esta manera, explorar la estructura de regulación existente a nivel comunitario y su interacción con la variabilidad ambiental, permitirá profundizar el análisis de la relación entre la diversidad y mecanismos denso-dependientes o denso-independientes que hacen a las dinámicas comunitarias. Por otro lado, se propone enriquecer este estudio mejorando los componentes de este análisis. Para ello, incorporar más variables que den cuenta de otras características tanto ambientales (asociadas a la composición del agua o del suelo, o

en particular el efecto del pastoreo, entre otras); así como también nuevos atributos funcionales de las especies serían aportes notables a este trabajo.

## Referencias

- Alonso Paz, E. 1997. Plantas acuáticas de los humedales del Este. PROBIDES. Montevideo, Uruguay. 238 pp.
- Arim, M.; Abades, S.; Laufer, G.; Loureiro, M.; Marquet, P.A. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. - *Oikos* 119: 147–153.
- Arim, M.; Abades, S.; Berazategui, M.; Barreneche J.M.; Ziegler, L.; Zarucki, M. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. - In: Belgrano, A. (ed), *Advances in Ecological Research. The Role of Body Size in Multispecies Systems*. Academic Press, pp. 1–39.
- Bertness, M. D. y Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. - *Trends Ecol. Evol.* 9: 191–193.
- Bjørnstad, O. N.; Ims, R.A.; Lambin, X. 1999. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 14: 427–432.
- Borthagaray, A. I.; Arim, M.; Berazategui, M.; Pinelli, V.; Rodríguez-Tricot, L. 2015a. Chapter 4 - Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures: From Theoretical Predictions to Empirical Evaluations. - In: Belgrano, A. et al. (eds), *Aquatic Functional Biodiversity*. Academic Press, pp. 75–111.
- Borthagaray, A. I.; Arim, M.; Berazategui, M. 2015b. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. - *Oikos* 124: 1383–1390.
- Brown, J. H.; Ernest, S.K.; Parody, J.; Haskell, J. 2001. Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. - *Oecologia* 126: 321–332.
- Cadotte, M. W. y Tucker, C. M. 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 32: 429–437.
- Canavero, A.; Arim, M.; Jaksic, F.; Pérez, F.; Marquet, P.A. 2018. A metabolic view of amphibian local community structure: the role of activation energy. - *Ecography* 41: 388–400.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Connell, S. D. y Ghedini, G. 2015. Resisting regime-shifts: the stabilising effect of compensatory processes. - *Trends in Ecology & Evolution* 30: 513–515.
- Defriez, E. J. y Reuman, D. C. 2017. A global geography of synchrony for terrestrial vegetation. - *Global Ecology and Biogeography* 26: 878–888.
- Fontaine, C. y Gonzalez, A. 2005. Population Synchrony Induced by Resource Fluctuations and Dispersal in an Aquatic Microcosm. - *Ecology* 86: 1463–1471.
- Gonzalez, A. y Loreau, M. 2009. The Causes and Consequences of Compensatory Dynamics in Ecological Communities. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 393–414.
- Gotelli, N. J. 1991. Metapopulation Models: The Rescue Effect, the Propagule Rain, and the Core-Satellite Hypothesis. - *The American Naturalist* 138: 768–776.

- Gotelli, N. J. et al. 2017. Community-level regulation of temporal trends in biodiversity. - *Science Advances* 3: e1700315.
- Gouhier, T. C. et al. 2010. Synchrony and Stability of Food Webs in Metacommunities. - *The American Naturalist* 175: E16–E34.
- Hanski, I. y Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3–16.
- Holyoak M., Leibold MA, y RD Holt, Eds. 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. - University of Chicago Press.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. - Princeton University Press
- Huffaker, C. 1958. Experimental studies on predation: Dispersion factors and predator-prey oscillations. - *Hilgardia* 27: 343–383.
- Koenig, W. D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. - *Ecography* 25: 283–288.
- Lampert, W. y Sommer, U. 2007. *Limnology: The Ecology of Lakes and Streams*. - OUP Oxford.
- Laufer, G.; Arim, M.; Loureiro, M.; Piñeiro-Guerra, J.M.; Clavijo-Basquet, S.; Fagúndez, C. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. - *Neotropical Ichthyology* 7: 77–86.
- Legendre, P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial mantel tests. - *Journal of Statistical Computation and Simulation* 67: 37–73.
- Leibold, M. A. y Chase, J. M. 2018. *Metacommunity Ecology*, Volume 59. - Princeton University Press
- Leibold, M. A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.; Holt, R.; Shurin, J.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M.; González, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. - *Bull Entomol Soc Am* 15: 237–240.
- Liebold, A.; Koenig, W.; Bjørnstad, O.N. 2004. Spatial Synchrony in Population Dynamics. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 467–490.
- Liebold, A.; Johnson, D.; Bjørnstad, O.N. 2006. Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. - *Popul Ecol* 48: 131–138.
- Logue, J. B.; Mouquet, N.; Peter, H.; Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. - *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 26: 482–491.
- Lombardo, A. 1982. *Flora montevicensis - Tomo I*. - Intendencia Municipal de Montevideo. 316 pp.
- Lombardo, A. 1983. *Flora montevicensis - Tomo II. Gamopétalas*. - Intendencia Municipal de Montevideo. 347 pp.
- Lombardo, A. 1984. *Flora montevicensis - Tomo III. Monocotiledóneas*. - Intendencia Municipal de Montevideo. 465 pp.

- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. - Princeton University Press
- MacArthur, R. y Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. - *The American Naturalist* 101: 377–385.
- Mantel, N. 1967. The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach. - *Cancer Res* 27: 209–220.
- Mantel, N. y Valand, R. S. 1970. A Technique of Nonparametric Multivariate Analysis. - *Biometrics* 26: 547–558.
- Moran, P. a. P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. - *Aust. J. Zool.* 1: 291–298.
- Mortiz, C.; Meynard, C.; Devictor, V.; Guizien, K.; Labrune, C.; Guarini, J.M.; Mouquet, N. 2013. Disentangling the role of connectivity, environmental filtering, and spatial structure on metacommunity dynamics. - *Oikos* 122: 1401–1410.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. - *The American Naturalist* 162: 544–557.
- Naisbit, R. E.; Rohr, R.P.; Rossberg, A.; Kehrl, P.; Bersier, L.F. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. - *Proc. R. Soc. B*: rspb20120327.
- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. - *The American Naturalist* 100: 65–75.
- Pianka, E. R. 1972. *r* and *K* Selection or *b* and *d* Selection? - *The American Naturalist* 106: 581–588.
- Pianka, E. R. 1974. Niche Overlap and Diffuse Competition. - *PNAS* 71: 2141–2145.
- Piñeiro-Guerra, J. M; Fagúndez, C.; Oesterheld, M.; Arim, M. 2014. Biodiversity–productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. - *Austral Ecology* 39: 808–818.
- Ranta, E.; Kaitala, V.; Lindström, J.; Linden, H. 1995. Synchrony in population dynamics. - *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 113–118.
- Ripa, J. y Ranta, E. 2007. Biological filtering of correlated environments: towards a generalised Moran theorem. - *Oikos* 116: 783–792.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. - Cambridge Core
- Roughgarden, J. 1974. Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. - *Theoretical Population Biology* 5: 163–186.
- Royama, T. 1992. *Analytical Population Dynamics*. - Springer Science & Business Media.
- Royama, T. 2005. Moran Effect on Nonlinear Population Processes. - *Ecological Monographs* 75: 277–293.
- Shipley, B. 2010. Community assembly, natural selection and maximum entropy models. - *Oikos* 119: 604–609.
- Shipley, B. 2016. *Cause and Correlation in Biology. A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R*. - Cambridge University Press.

- Shmida, A. y Wilson, M. V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. - Journal of Biogeography 12: 1–20.
- Sibly, R. M. y Hone, J. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. - Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 357: 1153–1170.
- Sutherland, W. J. 2006. Ecological Census Techniques: A Handbook. - Cambridge University Press.
- Tedesco, P. y Hugueny, B. 2006. Life history strategies affect climate based spatial synchrony in population dynamics of West African freshwater fishes. - Oikos 115: 117–127.
- Tilman, D. 1994. Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. - Ecology 75: 2–16.
- Wang, S. y Loreau, M. 2014. Ecosystem stability in space:  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  variability. - Ecology Letters 17: 891–901.
- Wang, S. y Loreau, M. 2016. Biodiversity and ecosystem stability across scales in metacommunities. - Ecology Letters 19: 510–518.
- Wilson, D. S. 1992. Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. - Ecology 73: 1984–2000.
- Zomlefer, W. B. 1994. Guide to Flowering Plant Families. - The University of Northon Carolina Press. Chapel Hill and London.: 430 pp.

# Anexo

## Material suplementario

**Tabla S1:** Listado de las especies o morfoespecies vegetales relevadas en el período de estudio (2005 - 2016). Se muestran las familias de cada especie.

Especie	Familia	Especie	Familia
Alga filamentosa	-	<i>Mentha aquatica</i>	Lamiaceae
Musgo filamentoso	-	<i>Lemna gibba</i>	Lemnaceae
<i>Echinodorus longiscapus</i>	Alismataceae	<i>Utricularia sp.</i>	Lentibulariaceae
<i>Nothoscordum sp.</i>	Alliaceae	<i>Cuphea</i>	Lythraceae
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	Amaranthaceae	<i>Marsilea ancylopoda</i>	Marsileaceae
<i>Alternanthera sp.</i>	Amaranthaceae	<i>Nymphoides indica</i>	Menyanthaceae
<i>Centella asiatica</i>	Apiaceae	<i>Ludwigia peploides</i>	Onagraceae
<i>Eryngium echinatum</i>	Apiaceae	<i>Oxalis sp.</i>	Oxalidaceae
<i>Eryngium horridum</i>	Apiaceae	<i>Axonopus affinis</i>	Poaceae
<i>Eryngium nudicaule</i>	Apiaceae	<i>Bromus sp.</i>	Poaceae
<i>Eryngium pandanifolium</i>	Apiaceae	<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae
<i>Eryngium serra</i>	Apiaceae	<i>Eragrostis sp.</i>	Poaceae
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	Apiaceae	<i>Glyceria multiflora</i>	Poaceae
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	Apiaceae	<i>Leersia hexandra</i>	Poaceae
<i>Lilaeopsis attenuata</i>	Apiaceae	<i>Lolium multiflorum</i>	Poaceae
<i>Aster squamatus</i>	Asteraceae	<i>Luziola peruviana</i>	Poaceae
<i>Chaptalia piloselloides</i>	Asteraceae	<i>Panicum af. helobium</i>	Poaceae
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	<i>Panicum af. milioides</i>	Poaceae
<i>Eclipta elliptica</i>	Asteraceae	<i>Panicum sp.</i>	Poaceae
<i>Enhydra sessilis</i>	Asteraceae	<i>Panicum sp.2</i>	Poaceae
<i>Gamochoeta sp.</i>	Asteraceae	<i>Paspalidium paludivagum</i>	Poaceae
<i>Hypochoeris radicata</i>	Asteraceae	<i>Paspalum dilatatum</i>	Poaceae
<i>Picrosia longifolia</i>	Asteraceae	<i>Paspalum modestum</i>	Poaceae
<i>Senecio selloi</i>	Asteraceae	<i>Paspalum notatum</i>	Poaceae
<i>Soliva macrocephala</i>	Asteraceae	<i>Paspalum sp.</i>	Poaceae
<i>Azolla filiculoides</i>	Azollaceae	<i>Paspalum vaginatum</i>	Poaceae
<i>Pratia hederacea</i>	Campanulaceae	<i>Poa annua</i>	Poaceae
<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae	<i>Setaria geniculata</i>	Poaceae
<i>Chara</i>	Characeae	<i>Sporobolus indicus</i>	Poaceae
<i>Dichondra microcalyx</i>	Convolvulaceae	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Poaceae
<i>Carex sp.</i>	Cyperaceae	<i>Polygonum acuminatum</i>	Polygonaceae
<i>Cyperus sp.</i>	Cyperaceae	<i>Polygonum hydropiperoides</i>	Polygonaceae
<i>Eleocharis bonariensis</i>	Cyperaceae	<i>Polygonum punctatum</i>	Polygonaceae
<i>Eleocharis montana</i>	Cyperaceae	<i>Pontederia cordata</i>	Pontederiaceae
<i>Eleocharis radicans</i>	Cyperaceae	<i>Potamogeton sp.</i>	Potamogetonaceae
<i>Eleocharis sp.</i>	Cyperaceae	<i>Potamogeton spirilliformis</i>	Potamogetonaceae
<i>Eleocharis sp.1</i>	Cyperaceae	<i>Ranunculus apiifolius</i>	Ranunculaceae
<i>Eleocharis sp.2</i>	Cyperaceae	<i>Ranunculus bonariensis</i>	Ranunculaceae
<i>Eleocharis sp.3</i>	Cyperaceae	<i>Ranunculus flagelliformis</i>	Ranunculaceae
<i>Eleocharis sp.4</i>	Cyperaceae	<i>Relbunium sp.</i>	Rubiaceae
<i>Eleocharis viridans</i>	Cyperaceae	<i>Bacopa monnieri</i>	Scrophulariaceae
<i>Kyllinga odorata</i>	Cyperaceae	<i>Gratiola peruviana</i>	Scrophulariaceae
<i>Lotus sp.</i>	Fabaceae	<i>Micranthemum umbrosum</i>	Scrophulariaceae
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae	<i>Selaginella</i>	Selaginellaceae
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Haloragaceae	<i>Phyla canescens</i>	Verbenaceae
<i>Elodea sp.</i>	Hydrocharitaceae		
<i>Isoetes sp.</i>	Isoetaceae		
<i>Juncus microcephalus</i>	Juncaceae		
<i>Juncus sp.</i>	Juncaceae		
<i>Lilaea scilloides</i>	Juncaginaceae		

**Tabla S2:** Matriz de riqueza observada en cada año para cada comunidad (S), estimada como la media de la riqueza en el total de muestreos en cada charco. Para los años con más de una campaña de muestreo, se consideró la diversidad acumulada en ese año. La primera columna corresponde al número con que se identifica cada charco dentro del sistema de estudio.

Charcos	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
1	8	5	10	15	17	11	12	14	11	14	10	15
2	10	6	15	14	21	17	10	7	14	10	12	8
3	10	10	15	16	22	15	10	11	11	9	17	11
4	10	6	15	7	13	7	11	12	8	7	10	11
5	15	8	11	8	15	12	10	12	13	NA	8	8
6	11	11	18	18	22	26	15	14	17	20	23	19
7	8	7	20	14	21	21	10	13	NA	8	10	16
8	10	9	13	15	19	12	10	9	15	10	11	15
9	9	6	9	11	10	9	7	7	10	9	9	6
10	6	10	20	22	24	25	12	10	15	14	18	15
11	8	11	18	21	15	13	13	10	16	NA	15	9
12	NA	15	17	22	20	18	11	15	16	NA	16	15
13	15	10	18	18	17	17	12	9	18	NA	15	15
14	9	14	11	17	12	13	12	10	15	NA	13	9
15	8	14	18	18	19	16	18	14	NA	12	14	10
16	6	11	13	13	19	11	11	9	NA	14	14	15
17	12	12	14	NA	15	14	12	12	NA	NA	14	12
18	12	11	16	9	19	11	8	10	13	NA	15	NA
19	6	15	10	NA	NA	NA	NA	5	NA	NA	NA	NA
20	7	13	10	10	NA							
21	NA	11	12	13	13	11	12	8	8	NA	10	9
24	NA	10	13	16	14	11	7	10	7	9	6	13
25	NA	4	23	18	21	24	17	10	21	19	16	12
26	NA	6	8	11	19	10	12	11	11	11	8	11
27	NA	8	12	14	17	15	11	11	18	13	13	16
28	NA	8	NA	10	10	15	NA	14	12	14	14	NA
29	NA	7	11	13	12	14	13	13	17	12	11	10
30	NA	7	11	14	11	16	9	11	14	9	14	12
32	NA	8	11	12	12	10	NA	16	17	7	16	NA
33	NA	12	19	15	18	15	NA	12	16	12	12	13
34	NA	5	10	9	10	NA	6	NA	NA	NA	NA	NA
35	NA	9	8	11	12	11	8	10	10	6	7	6
36	NA	8	6	NA	9	6	NA	7	NA	NA	NA	8
38	NA	10	13	10	11	10	7	9	7	NA	11	9
40	NA	9	16	25	25	21	17	14	NA	16	13	15
41	NA	9	19	25	18	15	14	11	NA	13	12	16
42	NA	10	11	18	13	10	15	9	NA	15	13	14
43	NA	5	13	19	19	20	16	11	15	10	11	10
44	NA	9	15	22	22	18	16	10	11	11	19	12
45	NA	9	14	13	11	10	15	7	11	5	10	7
46	NA	7	14	13	NA							
47	NA	8	18	17	20	16	16	9	14	6	15	9
48	NA	9	12	18	19	18	15	11	16	10	12	13
49	NA	10	23	21	22	16	17	17	14	10	10	12
50	NA	7	16	15	16	12	13	12	8	9	12	11
51	NA	13	26	28	22	30	29	24	24	20	22	18
55	NA	NA	11	16	NA	20	13	11	12	13	18	11
56	NA	NA	16	20	NA	23	NA	15	NA	14	19	13
60	NA	NA	14	13	16	11	NA	NA	13	11	12	10
91	NA	NA	15	11	16	17	13	7	7	8	13	10
134	NA	NA	NA	15	9	13	13	14	12	11	12	NA
136	NA	NA	11	19	18	13	NA	NA	NA	NA	NA	14
137	NA	NA	NA	16	15	12	NA	14	15	7	13	12
666	NA	NA	12	13	10	16	9	7	NA	NA	9	17

710	NA	NA	8	8	NA	NA	7	9	NA	NA	NA	NA
10006	NA	NA	NA	13	16	11	11	9	15	NA	15	14
10022	NA	NA	11	9	8	8	10	7	11	NA	12	11
10038	NA	NA	NA	5	6	6	NA	9	NA	NA	11	12
20136	NA	NA	NA	NA	10	NA	NA	15	17	10	12	NA
21022	NA	NA	8	10	7	8	10	7	10	NA	12	11
30136	NA	NA	NA	NA	8	NA	NA	13	18	10	15	NA

**Tabla S3:** Matriz de especies por rasgos funcionales y estructurales. Se utilizaron 21 caracteres (numerados e indicados en la primera fila) los cuales se detallan a continuación:

1. Tamaño de la semilla: 0: esporas; 1: <1mm; 2: 1-2mm; 3: 3-5mm; 4: >5mm.
2. Forma de la semilla: 1: redonda; 2: elipsoide; 3: comprimida; 4: alargada; 5: alada.
3. Modo de dispersión: 0: pasivo; 1: viento; 2: zoocoria.
4. Clonalidad: 0: no; 1: sí.
5. Tamaño hoja (área foliar aproximada): 0: áfila; 1: <1cm<sup>2</sup>; 2: 2-5cm<sup>2</sup>; 3: >5cm<sup>2</sup>.
6. Hábito del tallo: 1: postrado; 2: roseta; 3: cespitosa; 4: erecta.
7. Forma de vida (Sculthorpe): 1: no hidrófita; 2: palustre a sumergida; 3: enraizadas sumergidas; 4: hoja flotante; 5: emergente; 6: sumergida libre; 7: flotante libre.
8. Altura: en cm.
9. Longitud máxima: en cm.
10. Historia de vida: 1: anual; 2: bianual; 3: perenne. 1
11. Forma de vida de Raunkiaer: 0: terofita; 1: criptofita; 2: hemicriptofita; 3: camefita; 4: fanerofita.
12. Vía fotosintética: C3; C4; CAM.
13. Simbiosis para fijación de nitrógeno: 0: no; 1: sí.
14. Habilidad de rebrote: 0: ninguna; 1: moderada; 2: alta.
15. Tolerancia anaeróbica: 0: no; 1: sí.
16. Tolerancia a sequía: 0: baja; 1: alta.
17. Relación C:N: 1: baja; 2: media; 3: alta.
18. Tasa potencial de crecimiento: 1: bajo; 2: medio; 3: alto.
19. Carnívora: 0: no; 1: sí.
20. Inicio de la floración: 1: invierno; 2: primavera; 3: verano; 4: otoño.
21. Consistencia del tallo: 1: herbácea; 2: leñosa.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Alga filamentosa	0	0	0	1	0	1	6	0	NA	3	0	0	0	0	1	0	1	3	0	NA	NA
Musgo filamentoso	0	0	0	1	0	1	6	0	NA	3	0	0	0	0	1	0	1	3	0	NA	NA
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	1	1	0	1	2	1	2	6	100	3	3	1	0	0	1	0	2	3	0	2	1
<i>Alternanthera sp.</i>	1	1	0	1	1	1	2	6	100	3	3	1	0	0	1	0	2	3	0	2	1
<i>Aster squamatus</i>	2	5	1	0	3	4	1	100	100	3	4	0	0	0	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Axonopus affinis</i>	2	2	0	1	3	1	1	30	100	3	2	1	0	0	0	0	2	2	0	3	1
<i>Azolla filiculoides</i>	0	0	0	1	1	1	7	1	3	1	0	0	1	0	1	0	1	3	0	NA	1
<i>Bacopa monnieri</i>	3	2	0	1	1	1	3	30	100	3	2	0	0	0	1	0	NA	NA	0	3	1
<i>Bromus sp.</i>	4	2	0	0	3	3	1	70	70	3	2	0	0	0	0	0	3	3	0	2	1
<i>Carex sp.</i>	3	3	0	0	3	3	1	60	60	3	2	0	0	1	1	1	3	NA	0	2	1
<i>Centella asiatica</i>	3	3	0	1	3	1	1	5	100	3	2	0	0	2	0	1	2	NA	0	3	1
<i>Chaptalia piloselloides</i>	4	2	0	0	3	2	1	9	9	3	3	0	0	0	0	1	2	NA	0	2	1
<i>Chara</i>	0	0	0	1	0	4	3	2	20	3	3	0	0	NA	1	0	NA	NA	0	NA	1
<i>Cirsium vulgare</i>	3	5	1	0	3	4	1	100	150	2	3	0	0	0	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Cuphea</i>	2	3	0	0	2	4	1	50	50	1	0	0	0	0	0	0	NA	NA	0	3	1
<i>Cynodon dactylon</i>	2	2	0	1	2	1	1	50	100	3	2	1	0	1	1	1	1	3	0	2	1
<i>Cyperus sp.</i>	2	2	0	1	3	3	1	50	50	3	1	NA	0	1	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Dichondra microcalyx</i>	2	2	0	1	2	1	1	5	100	3	2	0	0	1	0	0	2	3	0	1	1
<i>Echinodorus longiscapus</i>	2	2	0	1	3	2	5	100	100	3	2	0	0	0	1	0	NA	NA	0	2	1
<i>Eclipta elliptica</i>	2	3	0	0	2	1	1	5	50	3	2	0	0	0	0	0	NA	NA	0	3	1

<i>Eleocharis bonariensis</i>	2	2	0	1	0	3	2	50	50	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	2	1
<i>Eleocharis montana</i>	1	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	3	1
<i>Eleocharis radicans</i>	2	2	0	1	0	3	2	10	10	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	3	1
<i>Eleocharis sp.</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	NA	1
<i>Eleocharis sp.1</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	NA	1
<i>Eleocharis sp.2</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	NA	1
<i>Eleocharis sp.3</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	0	3	NA	0	NA	1
<i>Eleocharis sp.4</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	NA	1	0	3	NA	0	NA	1
<i>Eleocharis viridans</i>	1	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	NA	0	0	1	1	3	NA	0	2	1
<i>Elodea sp.</i>	4	4	0	1	2	1	3	0	100	3	2	1	0	0	1	0	3	3	0	2	1
<i>Enhydra sessilis</i>	2	2	0	0	2	1	1	10	80	3	2	0	0	0	NA	0	NA	NA	0	3	1
<i>Eragrostis sp.</i>	1	2	0	0	3	3	1	50	50	3	2	1	0	NA	0	1	3	NA	0	2	1
<i>Eryngium echinatum</i>	2	5	1	0	3	1	1	10	60	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Eryngium horridum</i>	3	5	1	0	3	2	1	100	100	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Eryngium nudicaule</i>	2	5	1	0	3	2	1	40	40	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Eryngium pandanifolium</i>	2	5	1	0	3	2	5	100	100	3	2	0	0	0	0	0	NA	NA	0	3	1
<i>Eryngium serra</i>	3	5	1	0	3	2	1	100	100	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Gamochoeta sp.</i>	1	5	1	0	2	2	1	60	60	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Glyceria multiflora</i>	2	2	0	1	3	4	2	30	70	3	3	0	0	1	1	0	2	3	0	2	1
<i>Gratiola peruviana</i>	1	2	0	0	2	4	1	10	25	3	3	0	0	0	1	0	NA	NA	0	3	1
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	2	1	0	1	3	1	1	20	100	3	2	0	0	0	0	0	NA	NA	0	2	1
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	2	1	0	1	2	1	2	10	100	3	2	0	0	1	1	0	NA	NA	0	2	1
<i>Hypochoeris radicata</i>	3	5	1	0	3	2	1	60	60	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	3	1
<i>Isoetes sp.</i>	0	0	0	NA	2	2	2	30	30	3	1	0	0	2	1	1	NA	NA	0	NA	1
<i>Juncus microcephalus</i>	2	2	0	0	3	3	1	70	70	3	2	0	0	0	1	0	2	NA	0	3	1
<i>Juncus sp.</i>	2	2	0	0	3	3	1	70	70	3	2	0	0	0	1	0	2	NA	0	3	1
<i>Kyllinga odorata</i>	2	2	0	0	2	3	1	30	30	3	2	1	0	0	0	0	3	NA	0	2	1
<i>Leersia hexandra</i>	2	2	0	1	3	1	2	20	100	3	2	0	0	1	1	0	1	3	0	3	1
<i>Lemna gibba</i>	1	1	0	1	0	1	7	0.4	0.6	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	NA	1
<i>Lilaea scilloides</i>	3	2	0	0	3	3	2	40	40	1	0	0	0	0	1	0	1	NA	0	2	1
<i>Lilaeopsis attenuata</i>	2	1	0	1	2	1	3	7	100	1	0	0	0	1	1	0	NA	NA	0	3	1
<i>Limnobium laevigatum</i>	4	4	1	1	2	2	7	10	30	3	2	0	0	2	1	0	NA	3	0	2	1
<i>Lolium multiflorum</i>	3	2	0	1	3	4	1	100	100	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	2	1
<i>Lotus sp.</i>	1	3	0	0	2	1	1	10	40	3	2	0	1	0	0	0	1	NA	0	2	1
<i>Ludwigia peploides</i>	1	2	0	1	2	1	5	80	100	3	2	0	0	1	1	0	NA	3	0	2	1
<i>Luziola peruviana</i>	2	2	0	1	3	1	2	20	100	3	2	0	0	1	1	0	1	3	0	3	1
<i>Marsilea ancylopoda</i>	0	0	0	1	2	1	4	0	100	3	0	0	0	1	1	0	NA	3	0	NA	1
<i>Mentha aquatica</i>	1	2	0	1	2	4	1	30	70	3	3	0	0	1	1	0	NA	3	0	3	1
<i>Micranthemum umbrosum</i>	3	2	0	1	2	1	3	0	40	3	0	0	0	1	0	0	NA	3	0	3	1
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	1	2	0	1	2	1	5	15	100	3	2	0	0	0	1	0	NA	3	0	3	1
<i>Nothoscordum sp.</i>	2	1	0	0	3	3	1	30	30	3	1	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Nymphoides indica</i>	2	2	0	1	3	4	5	5	30	3	1	0	0	0	0	0	NA	3	0	3	1
<i>Oxalis sp.</i>	1	1	0	1	2	3	1	10	10	3	1	0	0	1	0	1	NA	NA	0	1	1
<i>Panicum af. helobium</i>	1	2	0	1	3	1	1	80	80	3	2	1	0	1	0	0	3	NA	0	3	1
<i>Panicum af. milioides</i>	2	3	0	1	3	3	1	60	60	3	2	1	0	2	0	0	3	NA	0	2	1
<i>Panicum sp.</i>	NA	NA	0	1	3	3	1	60	60	3	2	1	0	NA	0	1	NA	NA	0	NA	1
<i>Panicum sp.2</i>	NA	NA	0	1	3	3	1	60	60	3	2	1	0	NA	0	1	NA	NA	0	NA	1
<i>Paspalidium paludivagum</i>	2	2	0	1	3	1	1	60	60	3	2	NA	0	1	0	0	3	NA	0	3	1
<i>Paspalum dilatatum</i>	2	2	0	0	3	3	1	40	40	3	2	1	0	0	1	0	2	2	0	3	1
<i>Paspalum modestum</i>	2	2	0	1	3	1	2	10	20	3	2	1	0	1	1	0	2	2	0	3	1
<i>Paspalum notatum</i>	2	2	0	1	3	1	1	10	20	3	2	1	0	0	0	1	2	3	0	2	1
<i>Paspalum sp.</i>	2	2	0	1	3	1	1	10	20	3	2	1	0	NA	NA	NA	2	NA	0	NA	1
<i>Paspalum vaginatum</i>	2	2	0	1	2	1	1	10	20	3	2	1	0	0	1	0	1	2	0	3	1
<i>Phyla canescens</i>	2	1	0	1	2	1	1	10	100	3	2	0	0	0	0	0	NA	3	0	3	1
<i>Picrosia longifolia</i>	4	5	1	0	3	4	1	60	60	3	3	0	0	0	0	0	NA	NA	0	2	1

<i>Poa annua</i>	2	2	0	0	2	4	1	30	30	1	2	0	0	0	0	0	1	3	0	4	1
<i>Polygonum acuminatum</i>	2	3	0	0	3	4	5	100	100	3	4	0	0	0	1	0	NA	1	0	4	1
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	2	3	0	0	3	4	5	100	100	3	4	0	0	0	1	0	NA	1	0	2	1
<i>Polygonum punctatum</i>	2	3	0	0	2	4	5	100	100	3	4	0	0	0	1	0	NA	2	0	3	1
<i>Pontederia cordata</i>	2	2	0	0	3	4	5	90	90	3	1	0	0	NA	1	0	NA	2	0	3	1
<i>Potamogeton sp.</i>	2	2	0	1	2	1	3	0	100	3	1	0	0	NA	1	0	NA	NA	0	2	1
<i>Potamogeton spirilliformis</i>	2	2	0	1	2	1	3	0	100	3	1	0	0	NA	1	0	NA	3	0	2	1
<i>Pratia hederácea</i>	1	2	0	1	1	1	1	20	20	3	2	0	0	1	0	0	NA	NA	0	3	1
<i>Ranunculus apiifolius</i>	1	3	0	0	3	4	3	60	60	1	0	0	0	0	1	0	3	3	0	1	1
<i>Ranunculus bonariensis</i>	1	3	0	0	2	4	2	35	35	1	0	0	0	0	NA	0	NA	NA	0	2	1
<i>Ranunculus flagelliformis</i>	1	2	0	1	2	1	3	5	50	3	2	0	0	0	1	0	NA	3	0	1	1
<i>Relbunium sp.</i>	2	1	0	0	2	1	1	30	60	3	2	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Sagittaria montevidensis</i>	2	5	1	0	3	2	2	100	100	3	1	0	0	1	1	0	3	2	0	2	1
<i>Selaginella</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	30	3	2	0	0	0	0	0	NA	NA	0	NA	1
<i>Senecio selloi</i>	2	5	1	0	3	4	1	80	80	1	0	0	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Setaria geniculata</i>	2	2	0	0	3	3	1	90	90	3	2	1	0	0	0	1	NA	NA	0	2	1
<i>Solanum glaucophyllum</i>	4	1	0	0	3	4	1	100	100	3	4	0	0	0	0	0	3	NA	0	3	2
<i>Soliva macrocephala</i>	3	5	2	0	2	2	1	10	10	1	0	0	0	0	0	0	NA	NA	0	2	1
<i>Sonchus sp.</i>	2	4	1	0	3	2	1	100	100	1	0	0	0	0	1	0	3	2	0	NA	1
<i>Sporobolus indicus</i>	1	2	0	0	3	3	1	100	100	3	2	1	0	0	0	1	NA	3	0	2	1
<i>Stellaria media</i>	1	3	0	0	2	1	1	15	25	1	0	0	0	0	0	0	NA	NA	0	1	1
<i>Stenotaphrum secundatum</i>	2	3	0	1	2	1	1	10	100	3	2	1	0	0	0	0	2	3	0	2	1
<i>Trifolium repens</i>	2	3	0	1	2	1	1	15	100	3	2	0	1	0	1	0	1	2	0	2	1
<i>Utricularia sp.</i>	2	5	1	1	1	1	7	15	20	3	0	0	0	1	1	0	NA	NA	1	2	1

**Tabla S4:** Matriz de variables ambientales y ubicación geográfica por charco. Las variables consideradas son: índice de forma (como la relación entre el DM y el dm); cortes, como la densidad lineal de montículos (Cortes = (montículos del DM + montículos del dm) / (longitud del DM + longitud del dm)); área (como área de un óvalo, en escala logarítmica en base 10); volúmen (como el producto del área y la profundidad media, en escala logarítmica en base 10); profundidad media de la columna de agua, medida en metros (Prof); desvío estándar de la profundidad (SD.prof); coeficiente de variación de la profundidad en cada charco (CV.prof = desvío estándar de la profundidad / profundidad media). Las columnas “X” e “Y” indican las coordenadas geográficas para cada charco en el sistema UTM.

Charcos	Índice de forma	Cortes	Área (log)	Volúmen (log.10)	Prof	SD.prof	CV.prof	X	Y
1	7,306594	0,365237	3,274159	2,224339	0,096977	0,038615	0,407436	668073,84	6208722
2	11,853245	0,170147	2,356606	1,367613	0,117276	0,054957	0,467883	667970,85	6208682,03
3	2,247853	0,308166	3,161997	2,220900	0,118662	0,044810	0,391230	667909,64	6208639,31
4	6,162036	0,183111	2,860065	1,732423	0,081961	0,043483	0,489945	668003,79	6208640,65
5	1,980181	0,198340	2,816538	1,812565	0,104267	0,040752	0,444397	667812,71	6208747,81
6	1,740392	0,734128	4,714358	4,096161	0,159873	0,065457	0,413853	667941,98	6208841,67
7	2,002922	0,542231	3,719348	2,786450	0,119813	0,048813	0,411602	668094,61	6208924,38
8	1,111679	0,664134	3,504425	2,773308	0,191094	0,069673	0,363752	666717,96	6208697,21
9	2,451790	0,126628	1,841491	0,788205	0,094358	0,031654	0,361814	666609,14	6208608,72
10	1,139846	0,457148	4,137101	3,293087	0,155884	0,062125	0,405398	667195,98	6208748,62
11	1,173938	0,354213	3,228455	2,263581	0,112423	0,050866	0,453354	667136,84	6208884,92
12	2,989121	0,467059	3,548082	2,579303	0,110876	0,043473	0,396150	667244,38	6208841,31
13	1,991899	0,627645	3,357450	2,470202	0,132451	0,050797	0,382131	667282,93	6208901,68
14	2,332170	0,107125	2,876109	1,765829	0,081937	0,030849	0,380660	667353,79	6208931,64
15	1,438756	0,381350	4,023282	2,988438	0,097512	0,034171	0,362432	667460,51	6208832,26
16	2,487870	0,423182	3,600606	2,683885	0,126354	0,050161	0,378663	668308,17	6208955,38
17	1,432202	0,413774	3,299327	2,205477	0,083514	0,026983	0,339803	668114,24	6208993,46
18	1,340929	0,581406	2,795624	1,558773	0,061665	0,027384	0,454870	668094,17	6208988,53

19	1,777778	0,120000	1,530000	0,220477	0,052733	0,019100	0,350000	668074,1	6208983,6
20	1,682796	0,192500	2,462500	1,199414	0,056500	0,032700	0,587500	668011,07	6208971,31
21	1,497617	0,133571	2,284905	1,295214	0,106669	0,035282	0,332924	667913,31	6209009,47
24	3,578994	0,229955	3,249071	2,096402	0,078535	0,031356	0,530689	668228,6	6208460,95
25	1,155725	0,354816	3,093883	2,288792	0,166505	0,072813	0,449805	668051,51	6208392,38
26	5,385169	0,510195	3,072960	2,069618	0,103059	0,036734	0,359979	667930,13	6208401,01
27	3,216153	0,259386	2,598780	1,513646	0,084049	0,034288	0,404461	667852,76	6208385,61
28	3,005239	0,619540	2,218563	1,078969	0,074097	0,025034	0,340556	667746,99	6208301,59
29	5,418641	0,550311	2,768212	1,615641	0,076508	0,029517	0,402280	667669,12	6208241,32
30	1,316778	0,588449	2,510316	1,652588	0,152254	0,057185	0,383017	667516,14	6208274,89
32	7,112351	0,618648	2,235197	1,278999	0,071518	0,025819	0,363818	667646,84	6208426,69
33	2,876669	0,549860	2,561977	1,480683	0,084083	0,033192	0,390316	667447,96	6208383,59
34	3,257752	0,160000	2,030000	0,921824	0,078075	0,032175	0,410000	667269,51	6208355,41
35	1,095493	0,040046	1,535588	0,638795	0,131252	0,051870	0,394825	667341,57	6208270,05
36	1,281441	0,048000	1,169249	0,029838	0,074991	0,033299	0,462954	667887,08	6208977,31
38	4,027133	0,029570	2,354860	1,142536	0,063868	0,023595	0,371979	667848,47	6208910,54
40	1,992168	0,758343	4,031521	3,140633	0,149091	0,056668	0,412079	668025,98	6209210,61
41	1,758441	0,689420	3,549425	2,725786	0,160333	0,066383	0,417683	667776,37	6209043,12
42	1,672836	0,338888	3,173122	2,171131	0,103240	0,038176	0,373807	667822,27	6209195,81
43	1,908311	0,543496	3,275525	2,401868	0,135883	0,053084	0,396019	666972,88	6209521,21
44	1,598813	0,546552	2,869972	1,967035	0,135278	0,044105	0,326799	666866,48	6209796,78
45	1,622513	0,174506	3,667608	2,784594	0,137576	0,051098	0,393614	667082,62	6209693,52
46	6,282828	0,246667	2,576667	1,493634	0,086500	0,042933	0,520000	667189,13	6209813,96
47	1,188522	0,510741	2,756291	1,905023	0,146329	0,058166	0,403562	667106,41	6209924,63
48	2,128590	0,527218	3,498892	2,575592	0,122078	0,074392	0,588246	666934,39	6210000,31
49	5,164881	0,496657	3,495868	2,710757	0,168133	0,067790	0,414521	666756,63	6210116,01
50	4,470189	0,498809	3,257907	2,347080	0,128325	0,049630	0,393197	666670,65	6210037,7
51	1,827464	0,629264	5,165158	4,331057	0,155207	0,063547	0,419775	666734,26	6209242,7
55	1,005682	0,621629	4,412279	3,509173	0,152083	0,049512	0,399899	667656,43	6208804,74
56	1,000000	0,466667	3,513222	2,641646	0,152516	0,053437	0,382534	667417,85	6208704,97
60	3,293543	0,097889	2,090024	1,026018	0,089703	0,038350	0,402281	667797,79	6208372,7
91	7,719650	0,272828	2,235421	1,128298	0,079624	0,027857	0,362186	666636,65	6208612,61
134	3,970327	0,750898	2,608741	1,417209	0,066232	0,023562	0,358226	667366,46	6208493,36
136	3,002765	0,284286	2,889030	1,735378	0,071453	0,028681	0,415961	667773,68	6208362,77
137	1,656444	0,375113	1,992119	0,868224	0,079084	0,030194	0,380383	667824,86	6208361,85
666	1,052522	0,039726	8,504009	7,798272	0,237651	0,047790	0,207087	667507,56	6208642,75
710	1,703704	0,000000	2,407131	1,317142	0,076438	0,026288	0,348960	667877,14	6208422,57
10006	1,666804	0,764063	4,223781	3,277844	0,119342	0,056683	0,461083	667846,85	6208814,72
10022	3,928229	0,056307	2,548700	1,389249	0,072775	0,026720	0,366629	667903,44	6208945,58
10038	1,523459	0,083333	1,037430	-0,242183	0,054049	0,016474	0,335383	667849,69	6208896,93
20136	2,853444	0,667227	2,125452	0,952374	0,067769	0,025476	0,372705	667775,68	6208364,77
21022	3,585789	0,056907	2,469055	1,243317	0,061850	0,020533	0,356254	667903,44	6208943,58
30136	2,634155	0,345804	2,193813	1,027197	0,070833	0,026166	0,375996	667771,68	6208360,77