

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas del Programa de Desarrollo en
Ciencias Básicas (PEDECIBA), Subárea Ecología y Evolución

El ambiente y la estructura comunitaria como determinantes de la estabilidad en comunidades vegetales de charcos temporales

Lic. Verónica Pinelli

Facultad de Ciencias - CURE, Universidad de la República
Montevideo - Maldonado
Uruguay

Montevideo, 2016



El ambiente y la estructura comunitaria como determinantes de la estabilidad en comunidades vegetales de charcos temporales

Autora

Lic. Verónica Pinelli
(veronicapinelli@gmail.com)

Director de tesis

Dr. Matías Arim
(matiasarim@gmail.com)

Tribunal

Dra. Claudia Rodríguez
Dr. Juan Carlos Valle Lisboa
Dr. Gervasio Piñeiro Guerra

Resumen

1) La relación complejidad-estabilidad es un tema central en Biología. Desde un enfoque ecosistémico, la redundancia funcional y la asincronía en las dinámicas poblacionales son los principales mecanismos que conectarían la estabilidad de las funciones ecosistémicas con la diversidad. Desde la teoría de redes, se ha demostrado que la relación positiva complejidad-estabilidad está mediada por la estructuración no aleatoria de las interacciones ecológicas (especie-especie y especie-ambiente). En este sentido, los patrones de ocurrencia espacial modulares, anidados y con forma de damero estarían vinculados a la estabilidad comunitaria, siendo ampliamente reportados en sistemas naturales. Por otro lado, el ambiente ha sido un factor notablemente marginado en el análisis de la estabilidad. De esta forma, la relación complejidad-estabilidad en las comunidades involucra cuatro componentes, rara vez considerados en simultáneo: diversidad, estructura comunitaria, ambiente físico y estabilidad. A los múltiples componentes involucrados se suma que en los sistemas naturales cada componente puede estimarse por varias variables.

2) En esta tesis se analizó empíricamente la relación diversidad-estabilidad en 61 comunidades vegetales de charcos temporales, dando cuenta de la estructura comunitaria como potencial intermediadora entre estos componentes. Asimismo, se incluyó el papel del ambiente como determinante de la estabilidad, de la diversidad y de la estructura. Se consideraron en total 37 métricas para cuantificar los componentes de estabilidad, diversidad, estructura y ambiente. Esto permitió superar una persistente limitante de estudios previos basados en una o pocas métricas reflejando a cada uno de los componentes.

3) Se analizó la relación entre los componentes mediante test de Mantel y entre las variables individuales de distintos componentes mediante modelos lineales. Los componentes considerados fueron multi-dimensionales ya que su variabilidad total no se redujo a pocos ejes de variación. Se encontró un amplio gradiente estructural en las co-ocurrencias espaciales y temporales, con comunidades que tendieron a tener más pares de especies segregadas, a ser tanto más como menos modulares y menos anidadas que lo esperado por azar. Las comunidades con mayor recambio composicional interanual fueron más estables en su biomasa. La equitatividad, la co-ocurrencia negativa y la modularidad fueron los principales determinantes bióticos de la estabilidad. La heterogeneidad espacial y el hidroperíodo fueron los más consistentes determinantes ambientales de la estabilidad.

4) Nuestros resultados apuntan a las co-variaciones negativas como principal mecanismo promotor de la estabilidad ecosistémica. Este mecanismo estaría facilitado por la equitatividad, los arreglos de damero y modular y la heterogeneidad espacial. El ambiente sería además un determinante directo de la variabilidad ecosistémica. Se resalta la importancia de considerar la multi-dimensionalidad de los componentes de la relación complejidad-estabilidad y la importancia de conectar el marco teórico con una amplia gama de abordajes empíricos.

Esta tesis ha intentado superar limitantes históricos en la comprensión de los determinantes de la estabilidad comunitaria. Específicamente: i) se logró un abordaje abarcativo de los cuatro bloques principales del problema (diversidad, estructura, estabilidad y ambiente) y de su interrelación. ii) Al menos desde la perspectiva de la co-ocurrencia se sustentó empíricamente el papel de la estructura de las comunidades en su estabilidad. iii) Las condiciones ambientales se identificaron como determinantes de la diversidad, la estructuración comunitaria y la estabilidad, en todas las métricas consideradas. iv) En conjunto, se reduce la brecha histórica en el área, reportando una amplia gama de conexiones entre la estabilidad de

un sistema y su diversidad y estructura, así como la dependencia de estas variables del ambiente en que la comunidad se encuentre. v) Por último, se demuestra en un mismo sistema la fuerte dependencia de los patrones complejidad-estabilidad de los componentes, métricas y contextos en que éstos se analicen.

Agradecimientos

A Matías Arim, que me guió en el proceso de la tesis con entusiasmo y sabiendo respetar mis tiempos, gracias por la oportunidad y el estímulo puestos.

A los miembros del tribunal por sus correcciones y comentarios que enriquecerán el manuscrito de la tesis. El aporte desde sus visiones contribuirá a dar contexto a los resultados obtenidos.

A Marce, Nara, Mauro, Gatoto y Sibarita, mi familia chica, por compartir la vida. A Marce por la música, a Nara por sus buenos consejos y a Mauro por su imaginación.

A mi familia grande: mi madre, mi padre, Lauri, mis tíos y primos. Especialmente a mi mamá por su ayuda invaluable.

A mis amigos de la vida, los cotidianos y los que hace tiempo que no veo, los que están lejos; gracias por estar ahí.

A mis compañeros del Jolgory Lab, por compartir muestreos en los charcos, largas horas de identificación y procesamiento de plantas, de discusiones ecológicas y no ecológicas, por su ayuda con el R y los trancazos en general. A Mauro Berazategui, especialmente gracias por el trabajo realizado con la matriz de caracteres funcionales, por las charlas, por compartir esta parte del camino.

A César Fagúndez que colaboró e instruyó en la identificación de las especies. A Ana Borthagaray, que me ayudó con los análisis de modularidad, scripts de R, artículos y demás aportes valiosos.

A los establecimientos Barra Grande y el Gurí por permitirnos trabajar en sus predios y a PROBIDES por el apoyo logístico.

A los elementos inspiradores: New Grass, Lou's music, Cerati, la Perla, los Sueños, los Abuelitos, Hudson, Levrero, Marosa, a Octavio, gran contador de historias.

Esta tesis fue parcialmente financiada por una Beca de Maestría de la ANII y forma parte de un Proyecto CSIC Iniciación.

Índice

Introducción	1
Perspectiva histórica del debate diversidad-estabilidad	1
Dimensiones y métricas de la estabilidad	2
Dimensiones y métricas de la complejidad	4
El enfoque ecosistémico	6
El enfoque de teoría de redes	7
Los factores ambientales	11
Sistemas de charcos temporales como modelo de estudio	12
Hipótesis y Objetivos	12
Hipótesis	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	13
Metodología	13
Sistema de estudio	13
Muestreo	15
Estimación de las variables	16
<i>Variables ambientales</i>	18
<i>Variables de diversidad y biomasa</i>	20
<i>Variables de estructura comunitaria</i>	22
<i>Variables de estabilidad</i>	26
Análisis de datos	27
<i>Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente</i>	28
Resultados	33
Muestreo	33
Estimación del ambiente, diversidad, estructuración y estabilidad: relación entre las variables dentro de un mismo bloque	34
<i>Variables ambientales</i>	34
<i>Diversidad y biomasa</i>	34
<i>Estructuración espacial y temporal de las comunidades</i>	36
<i>Relación entre las variables de estabilidad</i>	40
Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente	42
<i>Test de Mantel globales</i>	42
<i>Test de Mantel por variables de estabilidad</i>	43
<i>Modelos lineales</i>	45
Discusión	47
Diversidad	48
<i>Relación entre las métricas de estabilidad</i>	48
<i>Diversidad y factores ambientales</i>	50
Estructura	53
<i>Estructuración de las comunidades y relación entre los índices de estructura</i>	53
<i>Estructura y los factores ambientales</i>	57
Complejidad	59
Estabilidad	60
<i>Variables de estabilidad y su interrelación</i>	60
Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente	62
Conclusiones	68
Bibliografía	71

Anexo	87
Tabla 1: Listado de especies	87
Tabla 2: Matriz de charcos por muestreo	88
Tabla 3: Matriz de atributos funcionales por especie.....	89
Análisis exploratorio de las variables	91
Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente (Test de Mantel)	99
Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente (Parámetros de modelos lineales) ..	100
Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente (Figuras de modelos lineales)	104

Introducción

La comprensión de la relación entre estructura y funcionamiento de los sistemas biológicos es una de las metas centrales de la Biología (Mayr, 1997). En este contexto, la conexión entre la estabilidad y la estructura ha sido un foco transversal de debate entre niveles de organización, abordajes metodológicos y disciplinas (McCann, 2000; Solé y Bascompte, 2006; Allesina y Tang, 2015). La relación complejidad-estabilidad hace referencia al conjunto de relaciones posibles entre medidas de la diversidad y estructura de un sistema y de su “estabilidad” (Pimm, 1984; Pimm, 1991; Grimm y Wissel, 1997; Ives y Carpenter, 2007; Donohue et al., 2013). Si bien la comprensión de estas relaciones es ampliamente reconocida como un tema central, los análisis teóricos recién en la última década han dado pasos sustanciales (e.g. McCann, 2000; Brose et al., 2006; Allesina y Tang, 2012; Allesina et al., 2015; Kondoh y Mougi, 2015). Notablemente, los trabajos empíricos, sustento básico de la teoría, han sido escasos, inconsistentes en sus abordajes y parciales en la consideración del problema (Ives y Carpenter, 2007). La presente tesis desarrollará el contexto de esta temática, proponiendo un abordaje empírico que intenta abarcar las distintas dimensiones del problema.

Perspectiva histórica del debate diversidad-estabilidad

A mediados del siglo XX, era ampliamente aceptado que las comunidades más diversas eran más estables (Odum, 1953; Mac Arthur, 1955; Elton, 1958). La aceptación de esta regla se daba de hecho, visualizándose como una relación intuitiva y fácilmente observable en la naturaleza. Los patrones naturales se interpretaban como sustento de esta visión, sin un análisis crítico, porque no existían alternativas teóricas que la desafiaran (Pimm, 1991). La evidencia empírica y teórica sugería que: i) sistemas simples (e.g. islas y agroecosistemas) eran frecuentemente invadidos; ii) modelos matemáticos de pocas especies mostraban condiciones de estabilidad restringidas y iii) comunidades de latitudes altas (típicamente poco diversas) mostraban dinámicas variables, o cíclicas. El problema con esta interpretación de la evidencia recabada era que las contrapartes de sistemas más complejos o diversos no estaban disponibles, por lo que las conclusiones eran parciales (Pimm, 1991; Arim et al. 2007a).

Este escenario se mantuvo vigente hasta los 70, cuando un nuevo abordaje teórico de la relación complejidad-estabilidad cambió radicalmente el panorama (Gardner y Ashby, 1970; May, 1971; 1972; 1974). Robert May (1972) construyó un modelo que capturaba la esencia del discurso sobre la complejidad en tres variables: i) riqueza de especies (S), ii) i, fuerza de interacción entre las especies, definida como el cambio en una población como consecuencia

del estado de otra población y iii) conectividad, C , que es la relación entre el número de interacciones observadas en relación al máximo posible. Se generaban al azar sistemas con gradientes de S , C e i , evaluando cómo cambiaba su estabilidad, medida como el tiempo de retorno al equilibrio, en función de la combinación de esas variables. El trabajo demostró que un aumento en la riqueza, conectividad y/o en las fuerzas de interacción del sistema desestabilizaba a las comunidades, de no mantenerse la relación: $i(CS)^{1/2} = \text{cte}$. Así, un aumento en el número de especies implicaba que la conectividad y/o la fuerza de las interacciones debía disminuir (May, 1974).

Estos resultados redireccionaron la investigación hacia la búsqueda de atributos estructurales y funcionales que permitieran a las comunidades ser a la vez altamente diversas y estables, como se observa en la naturaleza (Ives et al., 2000; McCann, 2000; Arim et al., 2007b; c; Ives y Carpenter, 2007; Garay-Narvaez et al., 2013). El debate complejidad-estabilidad en ecología ha sido abordado desde dos marcos, teoría de ecosistemas y teoría de redes, de manera relativamente independiente (McCann, 2000). El primer abordaje se centró en la búsqueda general de la relación diversidad-estabilidad, conectando los niveles poblacional, comunitario y ecosistémico y haciendo énfasis en las co-variaciones poblacionales y los rasgos funcionales de las especies (Lawton, 1994; Naeem et al., 1994; Tilman y Downing, 1994; Tilman et al., 2006; Loreau, 2010a). El abordaje desde la teoría de redes ecológicas ha buscado esclarecer el rol de la estructura de las redes de interacción inter-específicas en la estabilidad (Proulx et al., 2005; Brose et al., 2006; Valdovinos et al. 2010). En general, ambos abordajes evalúan explícitamente un único aspecto, mientras que el otro permanece implícito en el análisis. Los trabajos que integran abordajes ecosistémicos y de redes han sido escasos y recientes (e.g. Thébault y Loreau, 2005; 2006; Naeem et al., 2009). Asimismo, el rol del ambiente como determinante directo e indirecto de la estabilidad ha estado poco explorado en relación a otras funciones ecosistémicas, como la productividad o las tasas de ciclado de nutrientes (Naeem et al., 2009). Subyacente a estos dos abordajes está la búsqueda de atributos cuantificables de los ecosistemas asociados a los conceptos de estabilidad y complejidad. En las siguientes secciones se abordarán estos temas.

Dimensiones y métricas de la estabilidad

La búsqueda de mecanismos involucrados en el mantenimiento de la estabilidad en los ecosistemas está fuertemente influenciada por la elección por parte del investigador de tres aspectos clave: i) qué definición o concepción de estabilidad subyace en la pregunta que se

aborda, ii) qué métricas se utilizan para estimar la estabilidad, y iii) la variable de estado del sistema considerada, frecuentemente vinculada con el nivel de organización biológica trabajado (Pimm, 1984; 1991; Harte, 2011). Además, la caracterización de la dinámica del sistema y la cuantificación de la variabilidad natural son cruciales para su correcta estimación (Grimm et al., 1992; Grimm y Wissel, 1997). Si el concepto de estabilidad utilizado tiene en cuenta una perturbación, también es necesario definir y cuantificar qué implica esto en el sistema de estudio (Grimm et al., 1992; Grimm y Wissel, 1997). Por último, la elección de las escalas espacial y temporal es un tema transversal a todas las preguntas ecológicas, y que adquiere especial relevancia en el estudio de la estabilidad (Grimm et al., 1992; Grimm y Wissel, 1997; Pimm, 1991). Los mecanismos que subyacen a los patrones observados cambian en función de la escala espacial, temporal y organizacional (Levin, 1992; McGill, 2010).

Recapitulaciones de la década de los 90 hallaron 163 definiciones de 70 conceptos distintos de estabilidad, con más de 40 métricas asociadas (Grimm et al., 1992; Grimm y Wissel, 1997). Esto es una clara señal de que la *estabilidad* es un concepto amplio y multi-dimensional, aspecto de debería de ser tenido en cuenta para lograr una síntesis robusta en el tema (Grimm y Wissel, 1997; Donohue et al., 2013). No obstante, la mayoría de los trabajos se basan en un solo concepto, o en varios pero tratados de forma independiente (Grimm y Wissel, 1997; France y Duffy, 2006). Las distintas dimensiones de la estabilidad interactúan de forma no lineal y dinámica y no se relacionan de igual forma con la diversidad (Pimm, 1984; Ives y Carpenter, 2007; Donohue et al., 2013). A pesar de esto, se ha llegado a una buena síntesis de la estabilidad, con definiciones concretas y complementarias que permiten capturar su esencia sin sobresimplificar su comprensión (Ives y Carpenter, 2007; Donohue et al., 2013). Los conceptos de estabilidad que se manejan en ecología son compartidos por otras disciplinas que abordan sistemas complejos como la física, economía y sistemas sociales (Solé y Bascompte, 2006; May et al., 2008). Esto pone en evidencia el marco teórico y metodológico común basado en teoría de sistemas más allá de la particularidad de cada campo (May et al., 2008).

La amplia gama de definiciones de estabilidad disponibles se enfocan en cuatro conceptos básicos: constancia, resistencia, resiliencia y persistencia (Grimm y Wissel, 1997). La *constancia* es la tendencia de un sistema a permanecer incambiado. La *resiliencia* mide qué tan rápido retorna a un estado de equilibrio (o a una dinámica característica) el sistema luego

de ser perturbado. La *resistencia* se refiere al cambio en el estado de una variable, frente a cambios inducidos en otras variables del sistema, o a la capacidad del sistema de permanecer en un estado si se lo fuerza a cambiar externamente. La *persistencia* describe cuánto tiempo permanece una variable en un estado antes de cambiar a un nuevo valor. McCann (2000), destaca una definición general tal que la estabilidad de una comunidad es mayor cuando las densidades de sus poblaciones se mantienen alejadas de valores extremos, altos o bajos. Esta definición amplia, aplicable a dinámicas de equilibrio y no equilibrio, implica que las comunidades más estables son menos variables; teniendo la ventaja de acercarla a las métricas más comúnmente utilizadas en estudios experimentales de campo y laboratorio (McCann, 2000). En la misma línea, la constancia (o su inverso, la variabilidad) ha sido señalada, histórica y actualmente como una definición de estabilidad con un conjunto de métricas asociadas directamente estimables en sistemas naturales (Pimm, 1984; Grimm et al. 1992; McCann, 2000; Thibaut y Connolly, 2013). En resumen, puede considerarse que un sistema más variable es menos estable porque es menos resistente a cambios en su entorno, presenta menor resiliencia frente a disturbios y menor persistencia de sus elementos componentes (e.g. individuos o especies).

Dimensiones y métricas de la complejidad

En las comunidades la complejidad está determinada por el número de especies, sus abundancias relativas, los atributos funcionales representados y los patrones de interacciones entre especies u ocurrencias espaciales y temporales. La diversidad en todos sus niveles (genético, taxonómico y ecosistémico) fue reconocida tempranamente como uno de los componentes básicos de la complejidad (Norse et al., 1986; Noss, 1990). Al aumentar el número de componentes distintos que forman los sistemas ecológicos, aumenta la posibilidad de interacciones entre éstos (Page, 2011). La riqueza específica ha sido por lejos la métrica más considerada en el estudio de la relación complejidad-estabilidad (McCann, 2000; Ives y Carpenter, 2007; Morin, 2011). Una de las principales ventajas en el uso de esta variable es que permite una fuerte correspondencia entre el concepto teórico de riqueza y la forma de medirlo (Tilman y Downing, 1994). Además, las presentes tasas de extinción vuelven esencial dilucidar cómo se verán afectadas las funciones ecosistémicas frente a la pérdida de especies (Naeem et al., 2009). Por otro lado, la distribución de abundancias entre especies es también una propiedad básica de la biodiversidad (Gotelli y Graves, 1996). La equitatividad fomentaría la estabilidad por distintos mecanismos (ver más abajo, Chapin et al., 1997; Doak

et al., 1998; Thibault y Connolly, 2013). La consideración independiente de la riqueza y la equitatividad permite un abordaje más específico de los mecanismos que conectan a la diversidad con el funcionamiento o la estabilidad (Gotelli y Graves, 1996; Doak et al., 1998; Thibault y Connolly, 2013). Por último, la relación diversidad-estabilidad puede cambiar en función de la escala espacial considerada (unidad muestral, comunidad entera, entre ecosistemas, McCann, 2000; Valone y Hoffman, 2003). Recientemente se ha resaltado la importancia de considerar a la diversidad funcional como determinante de la estabilidad, ya que los mecanismos propuestos ponen el foco en aspectos funcionales (siguiente sección, Loreau, 2010a; b; Shipley, 2010a). Sin embargo, la creciente variedad de métricas para cuantificar la diversidad funcional (Petchey y Gaston, 2006; Villéger et al., 2008), la amplia gama de caracteres funcionales (Weiher et al., 1999) y las potenciales asociaciones entre diversidad funcional y taxonómica, podrían contribuir al hallazgo de distintas relaciones funcionales entre la diversidad funcional y la estabilidad (Naeem et al., 2009).

La relación entre los componentes de un sistema es un aspecto central de la complejidad (Solé y Goodwin, 2000), del cual las redes ecológicas proveen una excelente cuantificación (Barabási, 2002). La existencia de una conexión entre la estructura de las redes ecológicas y la diversidad fue tempranamente propuesta (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; Pianka 1974; Winemiller, 2015). Específicamente, la diversidad de una comunidad debería asociarse positivamente con el grado de estructura interna (Bascompte, 2009; Morin, 2011). Este grado de estructura suele representarse como i) la co-ocurrencia espacial o temporal de las especies (Hutchinson, 1959; MacArthur y Levins, 1967; Pianka, 1974; Diamond 1975; Weiher y Keddy, 1999); ii) el anidamiento en las interacciones en donde los elementos tienden a conectarse de forma asimétrica (los más conectados con los menos conectados) y la existencia de un núcleo cohesivo en donde todos los subelementos de la red están completamente conectados (Bascompte et al. 2003; Bascompte y Jordano 2007); y por último iii) modularidad en donde grupos de especies tienden a interactuar (Stouffer y Bascompte 2011) o co-ocurrir en el espacio (Borthagaray et al. 2014) más frecuentemente entre sí que con el resto de la comunidad.

Por otro lado, el número de especies presentes en la comunidad y sus atributos funcionales determinan los patrones de interacciones (e.g. Petchey et al., 2008; Canavero et al., 2014). Así, estructura y biodiversidad deberían de entenderse como un binomio donde la relación causal podría ser, en un principio, en ambos sentidos, y altamente dependiente de la propiedad

y las métricas consideradas (Rooney y McCann, 2012). La relación complejidad-estabilidad en ecología involucra, de hecho la relación entre, al menos tres componentes: diversidad, estructura y estabilidad.

El enfoque ecosistémico

Este enfoque ha estado centrado en los efectos de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas y su estabilidad (Hooper et al., 2005; Griffin et al., 2009). Específicamente, el funcionamiento suele asociarse a procesos como el ciclado de nutrientes y la productividad, y la estabilidad a su variación temporal (Loreau, 2010b; Morin, 2011). La diversidad promovería el funcionamiento ecosistémico por dos mecanismos principales: i) el efecto de muestreo, donde al aumentar la riqueza específica aumenta la probabilidad que una especie contribuya desproporcionalmente al funcionamiento ecosistémico (Wardle, 1999; Loreau y Hector, 2001) y ii) la complementariedad, por la cual cada especie hace un uso particular y complementario de los recursos (Loreau y Hector, 2001; Tilman et al., 2001). La facilitación entre especies (interacciones positivas) puede reforzar este mecanismo (Loreau, 2010). La mayor parte de la evidencia empírica, centrada en la productividad primaria, apoya estas hipótesis (Hooper et al., 2005; Cardinale et al. 2006; 2007; Cardinale, 2011; Isbell et al. 2011).

Por otro lado, la diversidad promovería la estabilidad ecosistémica por tres mecanismos: i) el efecto promedio ("*averaging effect*", Doak et al., 1998; Tilman et al., 1998), por el cual la variabilidad comunitaria es atenuada al combinarse la abundancia de todas sus poblaciones. Este mecanismo es puramente estadístico, y asume que las poblaciones no co-varían, determinando una relación negativa entre diversidad y variabilidad. ii) Las co-variaciones negativas (Tilman et al., 1998). Si existen co-variaciones negativas entre las poblaciones, entonces la varianza total de la comunidad será menor que la suma de la varianza de cada especie. Al aumentar el número de especies disminuye la varianza total en la comunidad. iii) La hipótesis de seguridad ("*insurance hipotesis*"), por la cual al aumentar el número de especies aumenta la chance de contar, tanto con especies funcionalmente redundantes dentro de la comunidad, como con una especie que responda favorablemente a las condiciones imperantes (Naeem y Li, 1997; Yachi y Loreau, 1999). Así, la función ecosistémica no sólo se mantendría temporalmente estable frente a fluctuaciones ambientales sino también en valores altos por un efecto de muestreo (Lawton y Brown, 1993; Naeem y Li, 1997; Naeem, 1998; Yachi y Loreau, 1999). La complementariedad podría promover también la estabilidad

ecosistémica, reduciendo la chance de establecimiento de especies exóticas en un ambiente abiótico altamente explotado (Tilman, 1999). Los mecanismos mencionados se ven maximizados cuando las comunidades son más equitativas (Thibault y Connolly, 2013).

Se han reportado relaciones positivas, nulas y negativas entre la riqueza específica y la estabilidad en distintos ecosistemas (Ives y Carpenter, 2007; Griffin et al., 2009), lo que sugiere que otros atributos de la comunidad o los factores ambientales podrían influir en esta relación (McCann, 2000). En ese sentido, una línea de evidencia empírica indica que el funcionamiento y la estabilidad ecosistémicos estarían más directamente relacionados con la diversidad funcional que con la taxonómica (Hooper y Vitousek, 1997; Tilman et al., 1997; Loreau, 2010a; Schittko et al., 2014).

En síntesis, tanto la diversidad funcional, a través de los mecanismos de redundancia y complementariedad, como las co-variaciones negativas poblacionales son dos factores clave en el mantenimiento de la estabilidad ecosistémica, y que explican la relación entre la estabilidad en los niveles poblacional, comunitario y ecosistémico (Loreau, 2010a; Thibaut y Connolly, 2013).

El enfoque de teoría de redes

El enfoque basado en teoría de redes ha promovido un avance significativo en el estudio de la relación complejidad-estabilidad, ya que permite modelar y visualizar las interacciones entre un alto número de especies en las comunidades (Proulx et al., 2005; Solé y Bascompte, 2006; Bascompte, 2009). El abordaje basado en redes es una estrategia común y un importante punto de interacción entre distintas disciplinas que estudian sistemas complejos (Solé y Goodwin 2000; Solé y Bascompte, 2006; Page, 2011). En las últimas décadas, en Ecología se arribó a una notable síntesis del papel de la conectividad, las fuerzas de interacción, los motivos de red, el largo de las cadenas y la distribución de tamaños corporales como determinantes de la estabilidad (Yodzis, 1981; Polis et al., 1989; Cohen et al., 1990; Martinez, 1992; McCann et al., 1998; Albert et al., 2000; Borvall et al., 2000; Dunne et al., 2002; 2004; Arim y Marquet, 2004; Brose et al., 2006; Arim et al., 2007a; Milo et al., 2010; Tang et al., 2014). La mayoría de las hipótesis planteadas atribuyen la estabilidad observada en las comunidades reales a la estructuración no aleatoria de uno o varios de estos atributos (McCann, 2000; Proulx et al., 2005; Brose, 2008; Kondoh, 2015). Por otro lado, no sólo la estructura en los atributos comunitarios promovería la estabilidad del sistema, sino también su

variabilidad espacial y temporal, por ejemplo, a través del consumo adaptativo (Arim y Jaksic, 2005; Kondoh, 2006; Valdovinos et al., 2010; Ramos-Jiliberto et al., 2012).

Las conexiones de una red ecológica pueden representar interacciones tróficas (Allesina y Pascual, 2008), mutualistas (dispersión, polinización, Bascompte y Jordano, 2007) y ocurrencias (Bellisario et al., 2010), entre otras. La topología de estas redes es un importante atributo estructural de las comunidades. Dos de los patrones topológicos consistentemente identificados como determinantes primarios de la estabilidad son la modularidad y el anidamiento (Newman y Grivan, 2004; Olesen et al., 2007; Okuyama y Holland, 2008; Bascompte y Jordano, 2007; Fortuna et al., 2010; Thébault y Fontaine, 2010; Borthagray et al., 2014a,b). La modularidad fue sugerida tempranamente por May (1972) como una propiedad estabilizadora de las redes, pero el desarrollo de algoritmos eficientes para su detección es reciente (Olesen et al., 2007). Congruentemente con la predicción de May se han reportado relaciones positivas entre la modularidad y la estabilidad de las redes ecológicas (Thébault y Fontaine, 2010; Stouffer y Bascompte, 2011). El mecanismo propuesto para explicar esta relación en redes de interacciones es que los módulos amortiguan la propagación de perturbaciones (May, 1974; Garay-Nárvaes et al., 2014). La perturbación tendría un efecto significativamente mayor dentro del módulo que en la red completa, aunque esto a su vez depende del rol topológico de las especies en la red (Krause et al., 2003; Olesen et al., 2007; Stouffer y Bascompte, 2011).

En términos generales, una red está anidada cuando los integrantes de una categoría son un subconjunto de los integrantes de categorías más numerosas (Patterson y Atmar, 1986; Atmar y Patterson, 1993). Esto determina que las especies especialistas tienden a interactuar con especies generalistas o a estar presentes en los parches más diversos (Bascompte et al., 2003; Okuyama y Holland, 2008). El arreglo anidado implica que existe un núcleo cohesivo formado por un subgrupo de especies o de especies-ambientes con conectividades casi totales. Esto aporta redundancia funcional, mitigando el efecto de extinciones. A su vez, con este núcleo cohesivo interactúan las especies más raras o poco conectadas del sistema, por lo que para éstas funciona como "ancla" (Bascompte y Jordano, 2007; Okuyama y Holland, 2008). Así, análisis basados en distintos tipos de redes proponen que la estructura anidada hace a las comunidades más robustas frente a extinciones (Memmott et al., 2004; Burgos et al., 2007), pérdida de hábitat o de interacciones (Fortuna y Bascompte, 2006) y promueven la coexistencia al minimizar la competencia interespecífica (Bastolla et al., 2009).

Las redes de ocurrencia especie-ambiente son un caso particular de redes bipartitas, en donde las conexiones indican la presencia de una especie en un ambiente. Los análisis de redes de ocurrencia (o matrices de incidencia) para detectar procesos específicos se originaron con la proposición que la competencia entre especies generaría patrones de co-ocurrencia tipo damero o tablero de ajedrez (Diamond, 1975; Weiher y Keddy, 1999). En esencia, predicen que las especies competitivas no co-ocurrirían en el mismo sitio, determinando un patrón en donde se observa a una u otra especie, pero no a ambas juntas, generándose la configuración con forma de damero a mayor escala. Este patrón ha sido validado como un componente importante y general de la estructura de las comunidades y metacomunidades (Gotelli y McCabe, 2002). De hecho, se ha demostrado que la co-ocurrencia espacial negativa (damero) es resultado de procesos competitivos, depredación, filtrado de nicho diferencial y la similitud ecológica entre especies agregadas (Ulrich y Gotelli, 2007a).

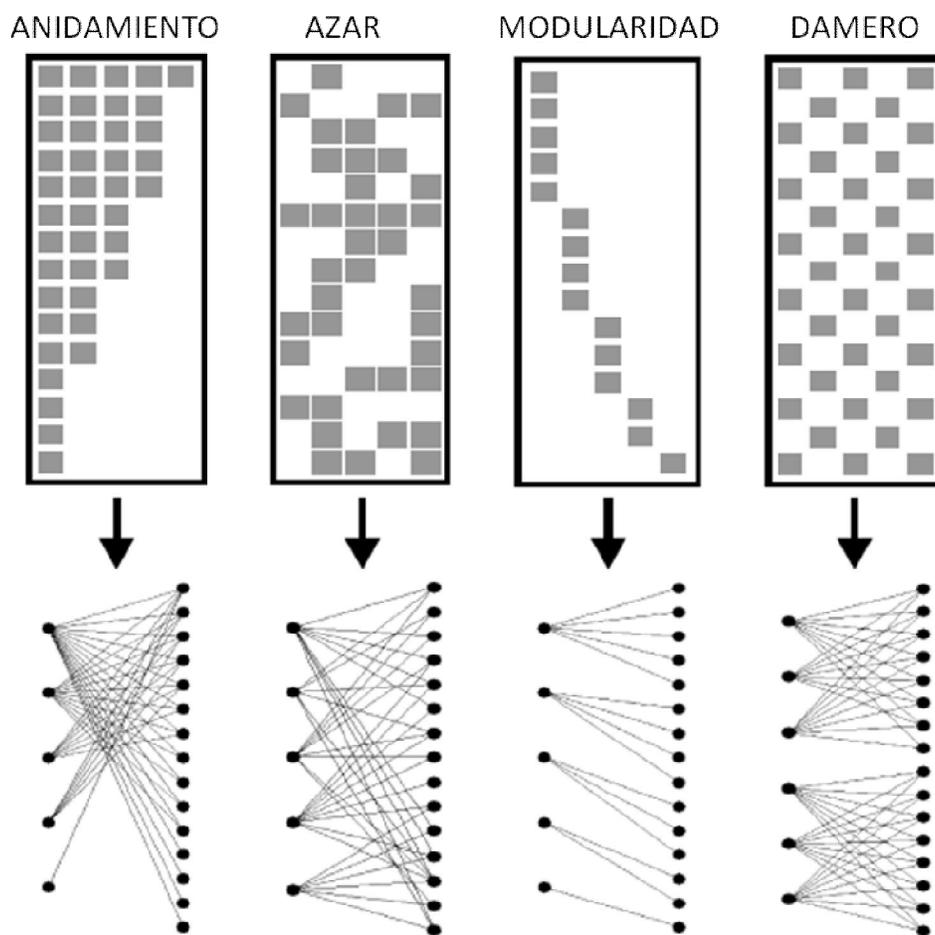


Figura 1. De izquierda a derecha se muestran los patrones anidado, al azar, modular y con forma de damero. Las mismas comunidades están representadas como matrices de incidencia en la fila de arriba y como redes de

ocurrencia en la fila de abajo. Se muestran comunidades teóricas con un grado de estructuración máximo en los patrones correspondientes, sin embargo las comunidades reales suelen mostrar un grado de estructuración intermedio entre el patrón totalmente al azar y uno o varios de los patrones ordenados. Tomado de Almeida-Neto et al. (2007).

El anidamiento, el patrón de damero y la modularidad son considerados como descriptores generales de la estructura comunitaria, habiendo sido reportados en una amplia gama de ecosistemas (Gotelli y Ellison, 2002; Gotelli y Mc Cabe, 2002, Olesen et al., 2007; Canavero et al., 2009; Carranza et al., 2010; Mancina et al., 2013; Canavero et al., 2014; Wauters et al., 2015). Esto ha motivado el análisis de las características propias de cada patrón y su relación con los otros (Olesen et al., 2007; Vermaat et al., 2009; Fortuna et al., 2010; Thébault y Fontine, 2010). Dependiendo del sistema estudiado, las métricas pueden ser complementarias o redundantes en la descripción de su estructura y en su conexión con la estabilidad (Ulrich y Gotelli, 2007a; Fortuna et al., 2010; Thébault y Fontine, 2010; Gotelli y Ulrich, 2012). Debe destacarse que a lo largo de décadas de atención a estos patrones existe una buena síntesis de las métricas y modelos nulos que permiten una utilización robusta de estos abordajes (Gotelli, 2000; Olesen et al., 2007; Ulrich y Gotelli, 2007b; Almeida-Neto et al. 2008; Fortuna et al., 2010; Gotelli y Ulrich, 2012; Strona y Fattorini, 2014). Al cuantificar el grado de anidamiento, distribución en damero y modularidad de un sistema, se logra una evaluación de importantes mecanismos ecológicos, pero también estimaciones del grado de estructuración de las comunidades. En este contexto, esta tesis analiza explícitamente el rol de la estructura de las redes de ocurrencias en la relación complejidad-estabilidad en las comunidades.

Los factores ambientales

El ambiente en que se encuentra una comunidad es ampliamente aceptado como un importante determinante de los patrones y procesos observados (Morin, 2011; Piñeiro-Guerra et al. 2014). La cantidad de especies presentes (Wright, 1983; Lawton, 1999), sus interacciones (Stenseth et al., 2002; Arim y Jaksic, 2005), la estructura de las redes tróficas (Briand, 1983; Arim et al., 2007c; Petchey et al., 2010, McMeans et al., 2015) y atributos funcionales (Shiple, 2010b), suelen estar estrechamente asociados al ambiente en donde la comunidad se encuentra. Por otro lado, las tasas de flujo de materia y energía (Brown et al., 2004; Rooney et al., 2008; Beveridge et al., 2010) también dependen de las condiciones ambientales (Loreau et al., 2001). Esto ha motivado a considerar que la comprensión del papel del ambiente en las relaciones diversidad-funcionamiento (Loreau et al., 2001) y

diversidad-estabilidad (Garay-Narváez et al., 2013) es uno de los requerimientos urgentes de la teoría ecológica.

Se ha llegado a un buen nivel de síntesis en cuanto a los factores abióticos que afectan la diversidad comunitaria. Existe amplio consenso en que el tamaño, la productividad y la heterogeneidad espacial promueven un aumento en el número de especies (Begon et al., 2006; Chesson 2000; Morin et al., 2011). El rol del régimen de disturbios es más controversial, aunque teóricamente las comunidades serían más ricas a niveles medios de frecuencia o magnitud de disturbios (Connell, 1978; Morin et al., 2011). El grado de aislamiento se asocia inversamente con la riqueza local (Mac Arthur y Wilson, 1967; Borthagaray et al 2015a,b). El papel de los factores abióticos en otros componentes de la estructura comunitaria no es tan evidente. En relación a los patrones de co-ocurrencia, es esperable que los factores ambientales determinantes varíen en función del tipo de patrón y sus mecanismos subyacentes. Sin embargo, la heterogeneidad ambiental podría ser un factor común para la estructuración en los patrones anidado, de damero y modular (Pinelli, 2011; Ulrich y Gotelli, 2007a; Borthagaray et al. 2014). Varios trabajos centrados en estos patrones atribuyen el bajo grado de estructuración encontrado a un alto grado de dispersión o a un estado de no equilibrio en las comunidades (Carranza, 2010; Wauters et al., 2015). En base a esta hipótesis, esperaríamos que en un gradiente de aislamiento-centralidad, las comunidades mostrarán también un gradiente de mayor a menor grado de estructuración (patrones altamente ordenados a patrones azarosos, Borthagaray et al., 2015a; b). Las comunidades más centrales en el paisaje serían las que más flujo de individuos experimentarían, enmascarándose los mecanismos de segregación espacial de especies y disminuyendo el grado de estructuración observado. Por último, la variabilidad ambiental influiría en la relación diversidad-estabilidad a través de los procesos de ensamblaje basados en nicho (Fowler y Ruokolainen, 2013). El estrés ambiental también interviene en los mecanismos determinantes de la estabilidad: en los ambientes más estresantes la fuerza de la relación entre la diversidad funcional y la variabilidad ecosistémica aumenta (Romanuk et. al, 2010).

El presente estudio apunta a un análisis amplio de la relación complejidad-estabilidad dando cuenta explícitamente de los componentes del sistema involucrados en esta relación: estabilidad, diversidad, estructura y ambiente. Específicamente se explicita en el análisis la relación entre ambiente-diversidad, ambiente-estructura y luego el papel de la diversidad, la estructura y el ambiente sobre la estabilidad.

Sistemas de charcos temporales como modelo de estudio

Los charcos temporales son cuerpos de agua someros que se forman en depresiones del terreno, típicamente en planicies. Su formación, duración en el tiempo, y variaciones en el volumen de agua están fuertemente asociados al régimen de lluvias. Así, conforman islas discretas de hábitat acuáticos insertas en una matriz terrestre. Presentan una alta variabilidad en condiciones abióticas, como su geometría, heterogeneidad espacial, carga de nutrientes e intensidad del impacto antrópico al que están sometidos (De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008; Laufer et al., 2009; Arim et al., 2011, Piñeiro-Guerra et al., 2014, Borthagaray et al. 2015a). Típicamente, estos sistemas no presentan una alta diversidad a nivel local (dentro del charco), pero sí una alta diversidad regional (en el conjunto de los charcos de una región), asociada a marcadas diferencias en la composición de especies entre charcos (De Meester et al., 2005; Céréghino et al., 2008). Al formarse los charcos, cada comunidad local es ensamblada a partir de los propágulos presentes en el sedimento (huevos, semillas, estructuras de resistencia), y de eventos de colonización externos (Wilbur, 1997; Arim et al., 2011; Piñeiro-Guerra et al., 2014; Borthagaray et al., 2015a). Estas características los convierten en sistemas ideales para el estudio de los determinantes de la diversidad local, de su estructuración inter-específica y de la conexión de estos atributos con la estabilidad de las comunidades.

Hipótesis y objetivos

Hipótesis

La estabilidad en el nivel ecosistémico y comunitario es sostenida por fluctuaciones independientes o asincrónicas a nivel poblacional e individual. Asimismo, la biodiversidad de una comunidad depende de su estructuración en términos de coocurrencia espacial y/o temporal. Los arreglos anidados, con forma de damero y modulares de las especies estabilizan las comunidades, debido a sus roles en la cohesión, homogeneidad en la utilización de recursos y limitación en la propagación de disturbios respectivamente. Los factores ambientales afectan la estabilidad del sistema al representar forzamientos a los que las comunidades responden, además de afectarla indirectamente por cambios en la biodiversidad y las interacciones ecológicas.

Objetivo general

Analizar empíricamente la relación diversidad-estabilidad dando cuenta del papel de la estructura comunitaria como potencial intermediadora y del ambiente afectando el estado de esos componentes y su interacción.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar el ambiente, la diversidad, la estructura y la estabilidad de las comunidades de plantas de una metacomunidad de charcos temporales.
- 2) Analizar las relaciones entre variables y la dimensionalidad de los componentes ambiental, biótico, de interacciones y de estabilidad.
- 3) Analizar la relación entre el ambiente, la diversidad, la estructura y la estabilidad, considerando las relaciones entre los bloques de variables y entre las variables individuales.

Metodología

Sistema de estudio

El área de estudio se encuentra en la cuenca de la Laguna de Castillos, formando parte de Los Humedales de Este, en el departamento de Rocha (34°25'04.700S, 53°9'80.1000W; 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.

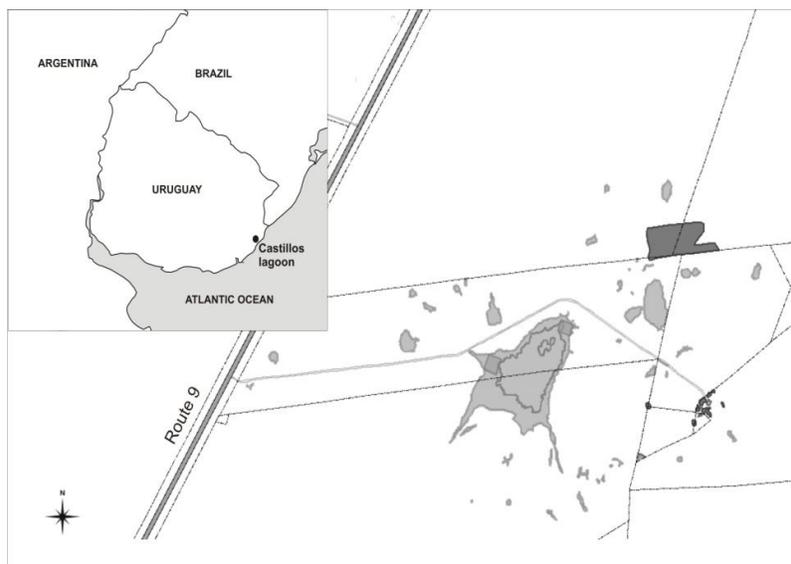


Figura 2. Mapa del área de estudio. Se muestran la mayoría de los charcos que conforman el sistema de estudio. Se pueden apreciar las diferentes formas y tamaños.

El sistema de estudio está compuesto por 61 charcos temporales inmersos en una matriz de pradera, localizado en dos establecimientos privados ("Barra Grande" y "El Gurí") donde se practica ganadería extensiva (Fig. 2, Laufer et al., 2009; Arim et al., 2010; 2011; Piñeiro-Guerra et al., 2014). Estos charcos están activos durante la estación lluviosa, típicamente en otoño e invierno y se secan en verano, cuando la pérdida de agua por evaporación excede a las precipitaciones. En conjunto abarcan un amplio rango de áreas (5 órdenes de magnitud) y gradientes de condiciones abióticas (forma, profundidad, heterogeneidad ambiental, materia orgánica; Laufer et al., 2009). Eventualmente, cuando las lluvias son abundantes, se generan corrientes de agua que comunican los charcos entre sí, lo que permite la migración de individuos entre charcos. Además, las distancias entre los charcos podrían promover 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 la región, generando un gradiente de riqueza en el sistema (Arim et al., 2011; Borthagaray et al., 2015a). Las especies que habitan estos ambientes presentan importantes adaptaciones a su régimen hídrico particular: si son organismos puramente acuáticos adaptan su ciclo vital a la temporalidad del charco presentando altas tasas de crecimiento y maduración temprana, y si son organismos terrestres, presentan características que los hacen tolerantes a la inundación. Hasta el momento se han identificado en estos charcos 95 especies 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 pradera (*Cynodon dactylon*, *Paspalum spp.*, *Panicum spp.*) hasta plantas netamente acuáticas (*Ludwigia peploides*, *Myriophyllum aquaticum*, *Azolla filiculoides*, algas filamentosas).

El sistema ha sido relevado desde 2005 hasta el presente de forma ininterrumpida, lo que contribuye a constituir de una importante y representativa base de datos. Para el presente trabajo se seleccionó una serie de datos de diez años consecutivos, que incluyó 18 campañas de muestreo en total. En el marco de esta tesis se compaginaron las bases de datos de todos los muestreos, unificando criterios de nomenclatura de las especies y los charcos. También se realizaron los muestreos de los años 2012 a 2014, participando activamente en todas las actividades. En los diez años considerados, el recambio de especies vegetales entre años consecutivos en cada charco ($J_{\text{anual.media_charcos}} = 0,64$) fue, en promedio, significativamente

menor que el recambio de especies entre charcos para un mismo año ($J_{\text{charcos}} = 0,70$), medidos ambos como índice de Jaccard con abundancias ($t = -4.5676$, $p\text{-valor} = 0.0002$). Esto indica que, si bien existe un alto recambio de especies en el tiempo, las comunidades mantienen un apreciable grado de diferenciación entre ellas, a pesar de re-ensamblarse todos los años. Para analizar los determinantes de la estabilidad de las comunidades vegetales, en esta tesis se estudió la variación temporal en diversidad taxonómica, funcional, composición y biomasa a lo largo del período de estudio. Para esto, se consideró a la identidad de las comunidades estudiadas como la dada por la del charco donde se desarrollaban, por lo que el estudio se realizó para un total de 61 comunidades. Estos elementos configuraron en conjunto una buena base para el estudio de los determinantes de la estabilidad en comunidades vegetales, y su relación con los patrones de co-ocurrencia de especies, ya que sugieren la existencia de los mecanismos ecológicos invocados en la hipótesis de trabajo.

Muestreo

Los muestreos de vegetación fueron realizados anualmente entre los años 2005 y 2014. Adicionalmente, ente los años 2005 y 2009 se realizó más de un muestreo por año. Debido a que no todos los charcos se encuentran activos todos los años y a que en algunos muestreos no se tuvo acceso a parte del área, la cantidad de charcos relevada varió entre muestreos. La tabla 2 del Anexo muestra las fechas de los muestreos y los charcos que estuvieron activos y fueron relevados en cada campaña (máximo 56 charcos en agosto de 2012, mínimo 12 charcos en mayo de 2006). Los charcos fueron georeferenciados con GPS e identificados individualmente, lo que permitió 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 cm²), 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 y densidad de las plantas y a la diversidad de estas comunidades (Shuterland, 2006; Berazategui, 2012; Piñeiro-Guerra et al., 2014). El procesamiento de las muestras se realizó en laboratorio en los días inmediatos al muestreo. Se identificaron las especies vegetales con el mayor grado de precisión taxonómica posible, en la

mayoría de los casos llegando a nivel de especie, con la ayuda de claves de identificación y bibliografía de referencia (Lombardo, 1982; Lombardo, 1983; Lombardo, 1984; Zomleffer, 1994; Paz, 1997; Hurrell et al., 2004). Luego de la identificación, a cada unidad muestral (UM) se la colocó en estufa a 80°C durante 72 horas y se la pesó, obteniendo el stock de biomasa aérea (B). Así se obtuvo, para cada unidad muestral dentro del charco, el listado de especies y la biomasa vegetal total.

Como variables físicas se registraron los largos del DM y el dm, y la profundidad de la columna de agua, medida en los puntos de las estaciones de muestreo y en la distancia media entre estos puntos. Adicionalmente, como medida de heterogeneidad ambiental, se registró la cantidad de montículos de tierra que sobresalían sobre el espejo de agua a lo largo del diámetro mayor y menor. El mismo procedimiento se repitió en las 18 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.

Estimación de variables

Los factores ambientales, la diversidad, la estructura y la estabilidad son atributos complejos de las comunidades que pueden ser abordados y medidos de muchas formas. En esta tesis fueron estimados a través de un conjunto de variables en cada caso (objetivo 1). La Tabla 1 muestra todas las variables calculadas dentro de cada grupo y la Figura 3 resume la aproximación metodológica utilizada en esta tesis. A continuación se detalla cómo se estimaron a partir de los datos obtenidos en el muestreo.

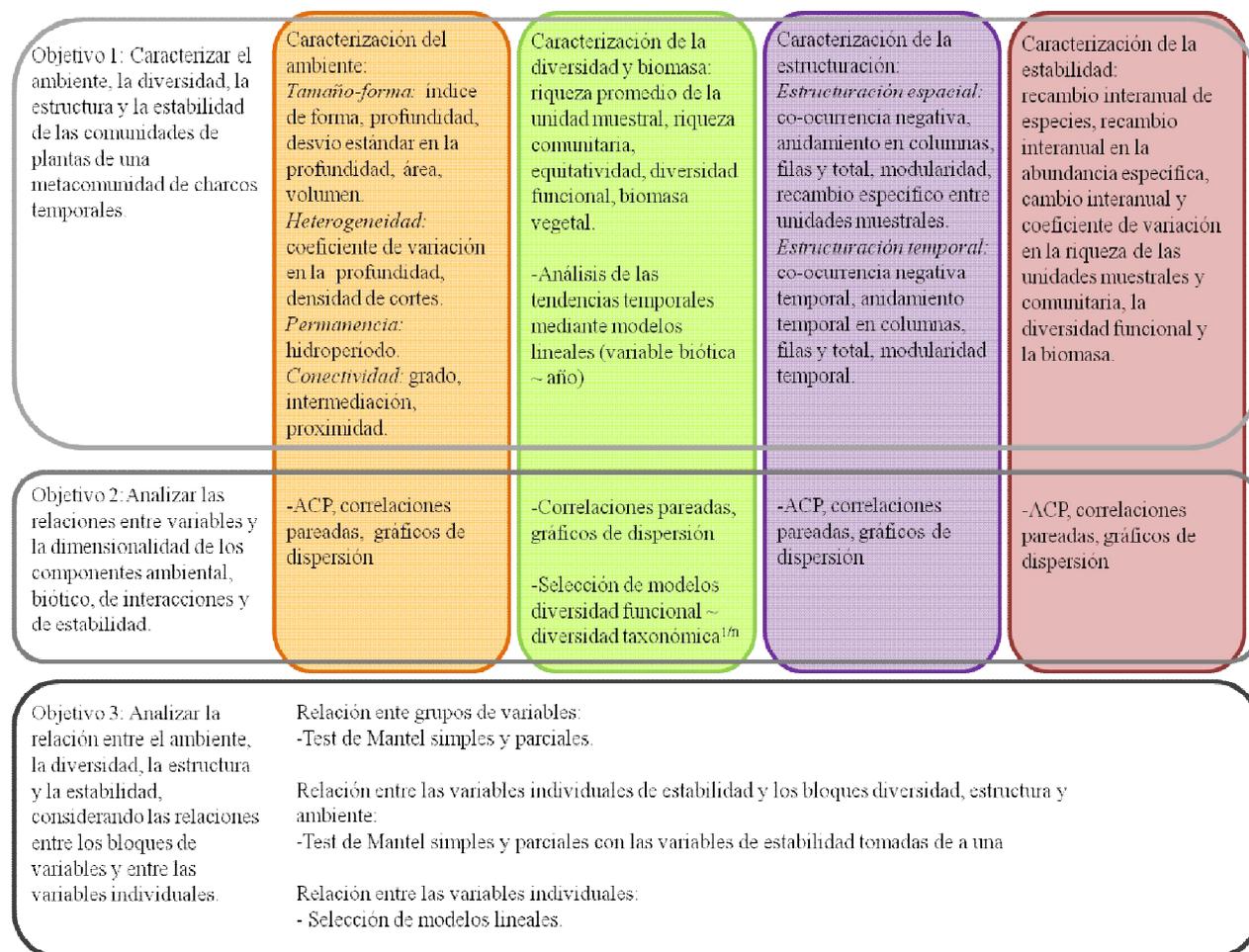


Figura 3. Esquema de la aproximación metodológica de esta tesis.

Tabla 1. Resumen de todas las variables consideradas en el análisis. Se muestran los cuatro grupos de variables: ambientales, de diversidad, de estructura comunitaria y de estabilidad.

<i>Descripción</i>	<i>Índice</i>
<i>Variables Ambientales</i>	
<i>Tamaño-forma</i>	
Índice de forma	Forma
Profundidad media	Prof
Desvío estándar de la profundidad	DSprof
Área	Área
Volumen	Vol
<i>Heterogeneidad</i>	
Densidad lineal de cortes	Cortes
Coficiente de variación en profundidad	CVprof
<i>Permanencia</i>	
Hidroperíodo	Hidro
<i>Conectividad</i>	
Grado	Grado
Intermediación	Int

Proximidad Prox

Variables de diversidad y biomasa comunitarias

Riqueza promedio de las unidades muestrales del charco	Ssu
Riqueza taxonómica de la comunidad	Sc
Equitatividad	PIE
Riqueza funcional de la comunidad	FD
Biomasa promedio de la comunidad	B

Variables de estructura comunitaria

Estructuración espacial

Co-ocurrencia negativa estandarizada	z-C.Score
Anidamiento entre columnas estandarizado	z-Ncol
Anidamiento entre filas estandarizado	z-Nrow
Anidamiento total de la matriz estandarizado	z-NODF
Modularidad estandarizada	z-Mod
Índice de disimilitud de Jaccard entre UM dentro del charco	Beta

Estructuración temporal

Co-ocurrencia negativa temporal estandarizada	z-C.Score.t
Anidamiento entre columnas estandarizado	z-Ncol.t
Anidamiento entre filas estandarizado	z-Nrow.t
Anidamiento total de la matriz estandarizado	z-NODF.t
Modularidad temporal estandarizada	z-Mod.t

Variables de estabilidad

Índice de disimilitud de Jaccard entre años en la matriz de presencia-ausencia	Jsp
Índice de disimilitud de Jaccard entre años en la matriz de abundancias	Jab
Diferencia entre la riqueza promedio de las UM entre años consecutivos	d.Ssu
Diferencia entre la riqueza de la comunidad entre años consecutivos	d.Sc
Diferencia entre la diversidad funcional entre años consecutivos	d.FD
Diferencia entre la biomasa de años consecutivos	d.B
Coefficiente de variación en la riqueza promedio de las UM en todo el período	CV.Ssu
Coefficiente de variación en la riqueza de las comunidades en todo el período	CV.Sc
Coefficiente de variación en la diversidad funcional en todo el período	CV.FD
Coefficiente de variación en la biomasa en todo el período	CV.B

Variables ambientales

En el análisis se consideraron variables ambientales relacionadas con la geometría del charco (tamaño y heterogeneidad), con su conectividad con el resto de los charcos, y con su permanencia a lo largo del período de estudio. En total se estimaron 11 indicadores ambientales. Para cada charco y relevamiento se calcularon la profundidad media del charco (Prof), el desvío estándar de la profundidad (SDprof), el área (como área de un óvalo, $\text{Área} = \pi \times \text{DM} \times \text{dm}$, en escala logarítmica en base 10), el volumen ($\text{Vol} = \text{área} \times \text{profundidad media}$, el escala \log_{10}) y el índice de forma ($\text{Forma} = \text{DM}/\text{dm}$), como indicadores de la forma y tamaño del charco. El índice de forma es mayor cuanto más alargado es el espejo de agua. La heterogeneidad ambiental de los charcos se midió a través de dos parámetros: coeficiente de variación de la profundidad ($\text{CVprof} = \text{desvío estándar de la profundidad} / \text{profundidad}$

media) y la densidad lineal de montículos ($Cortes = (\text{montículos del DM} + \text{montículos del dm}) / (\text{longitud del DM} + \text{longitud del dm})$). La variación en la profundidad de los cuerpos de agua fue considerada una fuente de heterogeneidad ambiental para la comunidad vegetal, en tanto está ligada a la cantidad y calidad de radiación solar que incide sobre la columna de agua, así como el perfil de concentración de O_2 y CO_2 disueltos en esta. Así, los charcos con mayor variación en la altura de la columna de agua presentarían distribuciones más amplias en esos factores ambientales, y por tanto más variedad de ambientes para las plantas. Los montículos son porciones de ecosistemas terrestres insertos en el ambiente acuático del charco. Esto implica aporte de nutrientes, refugio para la fauna (herbívora, patógena o polinizadora) y un aumento en la longitud de la zona de interacción tierra-agua (borde) del charco. Para cada una de estas variables se calculó el promedio de todos los muestreos para cada charco, obteniéndose una matriz con 61 observaciones.

Adicionalmente se calcularon el hidroperíodo y tres métricas que indican el grado de conectividad de cada charco dentro del conjunto. Estas cuatro variables ambientales formaron parte únicamente de la matriz agregada, ya que no presentan variación entre los años. El hidroperíodo (Hidro = veces que el charco está activo / número de muestreos) es una medida de la permanencia temporal del charco (Vidal, 2007). Fue estimado como una frecuencia, por lo que varía entre 0 y 1. Para este cálculo no fueron tenidos en cuenta los muestreos de 2005 ni de 2014, en los cuales no se visitó la totalidad de los charcos. El cálculo de las métricas de conectividad se basó en las distancias pareadas entre los charcos. A partir de las coordenadas geográficas del centro de cada charco se calcularon las distancias euclidianas entre todos los puntos, generando una matriz de distancias de 61 x 61. En la red que se construyó a partir de esta matriz cada nodo representó un charco y cada link uniendo dos nodos la distancia geográfica entre ellos. Muchas redes pueden ser construidas para el mismo conjunto de charcos en función de la distancia umbral que se considere para unir los nodos. En este trabajo se utilizó la red que unía todos los charcos que estaban a una distancia menor que la distancia umbral de percolación (red de percolación, ver Borthagaray et al., 2015a para una discusión sobre la influencia de la distancia umbral en la riqueza de especies de las comunidades locales). La distancia umbral de percolación es aquella distancia mínima utilizada para conectar los charcos que garantiza que todos los charcos formen parte de una misma red. El grado de aislamiento-centralidad de cada charco se estimó a través de tres índices de centralidad: i) Grado, definido como el número de conexiones directas entre un charco y sus vecinos; ii) intermediación, Int, que estima cuántas veces el charco forma parte

del camino más corto entre otros dos charcos de la red; y iii) proximidad, Prox, que es el recíproco del promedio de todas las distancias más cortas entre el charco de referencia y todos los otros charcos de la red (Economio y Keitt, 2010). Estos índices miden de forma complementaria la importancia relativa de cada nodo dentro de la red en función de sus conexiones. El grado refleja qué tan conectado está un charco a nivel de vecindad, a escala local, la intermediación refleja la capacidad de un charco de actuar como "puente", uniendo varios sectores de la red, y la proximidad resalta la importancia de un nodo en mantener el flujo de individuos o materia en toda la red, más allá de la vecindad (Estrada y Bodin, 2008).

Variables de diversidad y biomasa

La diversidad fue abordada a través de cuatro métricas complementarias, para cada charco en cada muestreo. Cuando hubo más de un muestreo en el año, se consideró el listado total de especies en el año. La riqueza fue calculada a nivel de unidad muestral (Ssu, promedio de la riqueza de las UMs dentro del charco) y del charco (Sc, total de especies registradas en el charco). La equitatividad fue estimada como la probabilidad de un encuentro interespecífico (PIE, por sus siglas en inglés; Hurlbert, 1971). Este índice de diversidad es insesgado en muestras pequeñas y es fácilmente interpretable como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una comunidad pertenezcan a distintas especies (Gotelli y Graves, 1996). Se calculó el PIE de cada comunidad a partir de la estimación por rarefacción para dos individuos menos una unidad (Arim et al., 2010). Para este cálculo se estimó la abundancia de cada especie como el total de ocurrencias (UM en las que estuvo presente) dentro de la comunidad. Finalmente, se estimó la diversidad funcional (FD) de cada comunidad como el largo total de las ramas del dendrograma funcional de sus especies (Petchey y Gaston, 2002). Esta métrica tiene las ventajas de trabajar con múltiples rasgos, de no variar con el número de especies *per se* y de no incluir la equitatividad en el cálculo, que es considerada de forma independiente en este trabajo (ver Petchey y Gaston, 2006). Además, al tratarse de una métrica continua, se evita la arbitrariedad asociada a la demarcación de grupos funcionales (Petchey y Gaston, 2002; Schittko et al., 2014).

Para la estimación de la FD se construyó una matriz de especies x rasgos con la lista total de especies y 21 rasgos estructurales y funcionales relacionados con la producción de biomasa, capacidad de regeneración, habilidades dispersivas y tolerancia a condiciones extremas (Berazategui 2012, Tabla S3). Partiendo de esta matriz se construyó un dendrograma (Fig. 4) con el método UPGMA que forma grupos utilizando la distancia media entre todos sus miembros, basado en las distancias de Gower, que es el estimador recomendado para matrices mixtas que contienen variables cualitativas y cuantitativas (Podani y Schmera, 2006). La combinación del algoritmo de agrupamiento UPGMA y el índice de Gower ha sido recomendada para los cálculos de diversidad funcional basados en dendrogramas (Podani y Schmera, 2006, pero ver Petchey y Gaston, 2007). La FD de cada comunidad fue calculada como el largo total de las ramas del subconjunto del dendrograma correspondiente a las especies presentes en la comunidad, excluyendo la raíz si esta no se utilizaba para conectar las especies (Petchey y Gaston, 2006). Con las variables de diversidad se construyeron las correspondientes matrices agregada (promedio de las comunidades) y desagregada (valores por

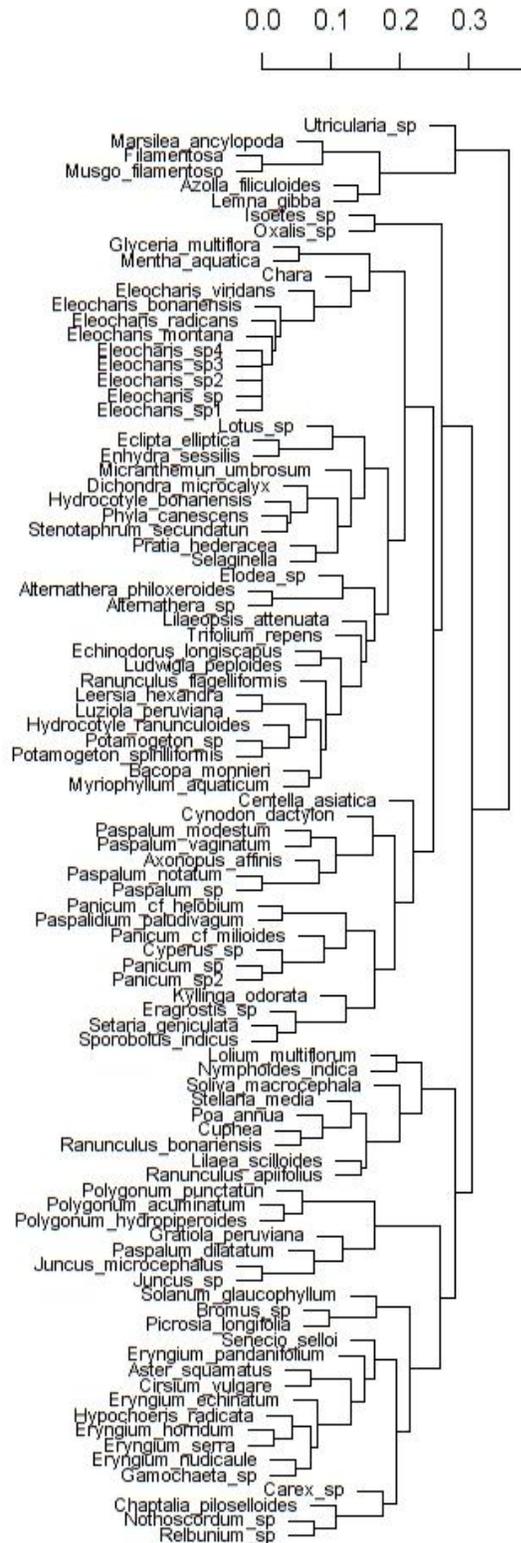


Figura 4. Dendrograma de las especies agrupadas en función de 21 rasgos funcionales. El coeficiente de correlación cofentética entre la matriz de distancias y el árbol obtenido fue 0,66.

año y charco).

Además de las variables de diversidad se utilizó la biomasa vegetal (B) como variable biótica, calculada como el promedio de la biomasa de las UM del charco. Esta variable mide la densidad de biomasa del charco, y es una aproximación a la productividad primaria aérea (Piñeiro et al., 2014).

Variables de estructura comunitaria

Para estimar la estructura espacial de cada comunidad dentro del charco se construyó una matriz de presencia-ausencia, con las especies vegetales en las filas y las unidades muestrales en las columnas. Este procedimiento se repitió para cada muestreo, construyéndose un total de 680 matrices. Para estimar el grado de estructuración temporal se construyó, para cada comunidad, una matriz de incidencia con las especies en las filas y los años en que fue muestreado en charco en las columnas. En cada año se consideraron todas las especies registradas en el charco en los distintos muestreos realizados. Se construyeron 61 matrices de este tipo. A partir de cada matriz se estimó el grado de segregación, anidamiento y modularidad.

Se utilizó el C-Score (Stone y Rogerts, 1990) para estimar el grado de segregación (co-ocurrencia negativa) entre especies. Para un par de especies ij , se define el $C\text{-Score}_{ij}$ como: $C\text{-Score}_{ij} = (R_i - S)(R_j - S)$, donde R_i es el total de la fila i (total de presencias de la especie i), R_j es el total de la fila j , y S es en número de sitios en los cuales ambas especies están presentes. El C-Score fue calculado para todos los pares únicos de especies de la matriz y fue promediado, obteniendo así un único valor de C-Score por comunidad. Un valor alto de C-Score indica que más pares de especies están segregadas en sus ocurrencias o alta co-ocurrencia negativa (Ulrich y Gotelli, 2007a). Este índice presenta una buena capacidad de detección del patrón segregado y una baja probabilidad de rechazar la hipótesis nula equivocadamente, es decir, adecuadas tasas de error tipo I y tipo II (Gotelli, 2000; Gotelli y Entsminger, 2001).

El grado de anidamiento de cada comunidad fue estimado utilizando el índice NODF (Almeida-Neto et al., 2008). Esta métrica de anidamiento se basa en la cuantificación dos propiedades de la matriz que definen al patrón anidado: el llenado decreciente (DF), y el solapamiento entre pares de especies (PO). Asumiendo que, para una matriz con m filas y n columnas, la fila i está inmediatamente por encima de la fila j , y la columna l se encuentra a

continuación de la columna k hacia la derecha, MT será el total marginal, o sea, la suma de unos de cualquier fila o columna. Para un par de filas i y j, DF_{ij} será igual a 100 si MT_j es menor a MT_i y DF_{ij} será igual a 0 si MT_j es mayor o igual a MT_i. Del mismo modo, para cualquier par de columnas k y l, si MT_l es menor que MT_k, DF_{kl} será igual a 100; si, por el contrario, MT_l es mayor o igual que MT_k, DF_{kl} será igual a 0. Para columnas, PO_{kl} es el porcentaje de unos de una columna l que están ubicados en la misma posición de la fila que en la columna antepuesta k. Para filas, PO_{ij} es el porcentaje de unos de la fila j que están ubicados en el mismo lugar (misma columna), en la fila anterior i. Para cada par de columnas (de izquierda a derecha) y para cada par de filas (de arriba a abajo), se define un grado de anidamiento pareado (N_{pareado}) como sigue:

si DF_{pareado} = 0, entonces N_{pareado} = 0

si DF_{pareado} = 100, entonces N_{pareado} = PO

A partir de las $n(n-1)/2$ y $m(m-1)/2$ medidas de anidamiento pareado para n columnas y m filas, se calcula una medida del anidamiento entre todas las columnas, Ncol, y entre todas las filas, Nrow, promediando todos los valores pareados de columnas y filas respectivamente. Finalmente, la medida de anidamiento para toda la matriz está dada por:

$$NODF = \frac{\sum N_{pareados}}{[n(n-1)/2] + [m(m-1)/2]}$$

De acuerdo con esta métrica, una matriz alcanza el grado máximo de anidamiento si posee dos propiedades: solapamiento completo de unos en las columnas de derecha a izquierda y de filas desde abajo hacia arriba, y totales marginales decrecientes entre todos los pares de filas y pares de columnas. Este índice toma valores de 0 a 100, siendo el anidamiento máximo cuando vale 100. Un grado alto y significativo de Ncol refleja un alto anidamiento en la composición de especies entre sitios, donde las especies presentes en los sitios con menor riqueza son un subconjunto de las especies de los sitios más ricos. Nrow mide el grado de solapamiento en la distribución de las especies, los sitios ocupados por las especies con distribución menor son un subconjunto de los ocupados por las de distribución más amplia. El índice NODF es una estimación combinada entre el anidamiento en filas y columnas. Para la estimación y visualización de los patrones de coocurrencia negativa y anidamiento se utilizaron las funciones *oecosimu* y *visweb* de los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2015) y *bipartite* (Dormann et al. 2008; 2009) respectivamente, en R.

Las matrices de presencia-ausencia pueden ser expresadas en forma de grafo o red (Almeida-Neto et al., 2007; Borthagaray et al., 2014). Son redes bipartitas, donde se establecen conexiones entre dos conjuntos de nodos, las especies y los sitios en este caso. Para medir la modularidad de las comunidades vegetales se utilizaron algoritmos que trabajan sobre redes, para lo cual se convirtió cada matriz de presencia-ausencia correspondiente a una comunidad en un muestreo en una red bipartita. Para detectar módulos en esas redes se utilizó un algoritmo de búsqueda basado en simulaciones de reconocimiento (SA, Guimerá y Amaral, 2005). Esta es una técnica de optimización estocástica que identifica módulos en una red optimizando una función de modularidad dada (Newman y Girvan, 2004). Este algoritmo definió grupos de especies vegetales y sitios que estuvieron fuertemente conectados entre sí. Comparada con otras técnicas, SA tiene la ventaja de que el número de módulos y su tamaño están determinados por la red en sí y no por el investigador, evitando de esta forma la detección de módulos que no existen, ya que la red puede no presentar una compartimentarización bien definida (Reichardt y Bornholdt, 2006). En este trabajo, la función de modularidad utilizada fue la modularidad de Barber (Barber, 2007; Mariquiti et al., 2014), que es una modificación para redes bipartitas de la modularidad de Newman y Girvan (Newman y Girvan, 2004), con la siguiente fórmula:

$$Q_B = \sum_{i=1}^{N_M} \left[\frac{E_i}{E} - \left(\frac{k_i^C * k_i^R}{E^2} \right) \right]$$

donde Q_B es el índice de modularidad de Barber, N_M es el número de módulos, E_i es el número de conexiones en el módulo i , E es el número de conexiones en toda la red, k_i^C es la suma de los grados de los nodos dentro del módulo i que pertenecen al conjunto C (sitios) y k_i^R es la suma de los grados de los nodos dentro del módulo i que pertenecen al conjunto R (especies). Esta función maximiza el número de enlaces especie-sitio entre los nodos que pertenecen al mismo módulo y minimiza el número de enlaces entre los nodos que pertenecen a diferentes módulos. El cálculo de la modularidad fue realizado con el programa MODULAR (Mariquitti et al., 2014) recientemente desarrollado, que entre otras ventajas permite calcular modularidad en redes bipartitas.

Una vez estimados los índices de co-ocurrencia negativa, anidamiento y modularidad espacial y temporal de cada comunidad, se cuantificó la diferencia entre los valores observados y los esperados por azar para la misma comunidad, evaluando la significancia de los mismos. De lo contrario, la estructura de red detectada podría ser simplemente una consecuencia de la

densidad de los enlaces (Fortuna et al., 2010). La expectativa de azar y el derivado intervalo de confianza se obtuvieron construyendo la distribución de los valores calculados en 2000 simulaciones (distribución nula). Para la co-ocurrencia negativa y el anidamiento, en cada simulación se aleatorizó la estructura interna de las matrices mediante un modelo nulo de tipo Fijo-Fijo. Este modelo mantiene fijos los totales de filas y columnas de la matriz original (Connor y Simberloff, 1979; Gotelli, 2000), pero aleatoriza su estructura interna utilizando una variante del algoritmo “sequential swap” (Manly, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Gotelli y Entsminger, 2001). Los modelos de tipo FF basados en el algoritmo “sequential swap” se encuentran entre los más conservadores, han probado ser los menos propensos a error estadístico de tipo I y tipo II (Ulrich y Gotelli 2007a; b). Su uso, en combinación con el índice C-Score es recomendado para el estudio de metacomunidades (Gotelli, 2000). Para evaluar la significancia de cada valor obtenido de modularidad se utilizó la distribución de la modularidad de 2000 redes aleatorias con la misma distribución de grado que la red empírica. Las redes aleatorias fueron construidas reasignando los links entre sitios y especies. En el modelo nulo utilizado, la probabilidad de que un par sitio-especie sea conectado por un link fue proporcional al número de links del nodo (Bascompte et al., 2003; Mariquitti et al., 2014).

Los índices obtenidos fueron estandarizados restando a cada valor observado el promedio de los valores simulados y dividiendo entre el desvío estándar de los valores simulados. Mediante esta transformación los valores significativos al 95 % de todos los índices fueron aquellos mayores que 2 o menores que -2 (Ulrich y Gotelli 2007a). Esto facilitó la comparación directa entre el grado de estructuración espacial y temporal de distintas comunidades, y entre las métricas de segregación, anidamiento y modularidad.

Como métrica complementaria de estructuración espacial se calculó la diversidad beta o recambio espacial entre las UM dentro del mismo charco, utilizando el índice de disimilitud de Jaccard. Este índice, que compara la composición de especies entre pares de UM, toma valores entre 0 (cuando dos UM comparten todas las especies) y 1 (cuando las UM no tienen especies en común). La diversidad beta (Beta) se calculó como la disimilitud de Jaccard promedio de cada comunidad. Para este cálculo se utilizó el paquete *vegan* de R (Okansen *et al.*, 2015).

Para graficar las frecuencias de los valores obtenidos se utilizó la matriz desagregada de los valores de estructuración espacial ($n = 680$) y temporal ($n = 61$). Además, para los análisis posteriores se construyó una matriz (de variables agregadas) con los promedios de las

métricas de estructuración espacial de todas las fechas de muestreo para cada comunidad, más las métricas de estructuración temporal. Así, esta matriz con 61 observaciones, incluyó las siguientes variables: z-C.Score, z-Nrow, z-Ncol, z-NODF, z-Mod, Beta, z-C.Score.t, z-Nrow.t, z-Ncol.t, z-NODF.t, z-Mod.t.

Variables de estabilidad

En esta tesis la estabilidad fue estimada a través de dos tipos de métricas: cambio anual relativo y coeficiente de variación, manifestando aspectos complementarios de la estabilidad. El cambio anual refleja la respuesta del sistema entre años consecutivos, y está vinculado con la resistencia. Por otro lado, el coeficiente de variación está vinculado con la resistencia promedio de todos los años y con la resiliencia de las comunidades. Estas métricas fueron aplicadas sobre variables de estado de los niveles poblacional, comunitario y ecosistémico, para evaluar la interrelación entre la variabilidad de los tres niveles de organización. En total se calcularon diez asociadas a la estabilidad de las comunidades vegetales: i) Jsp, índice de disimilitud de Jaccard entre años, ii) Jab, índice cuantitativo de disimilitud de Jaccard entre años, teniendo en cuenta las abundancias de las especies, iii) d.Ssu, cambio anual relativo en la riqueza promedio de las unidades muestrales, iv) d.Sc, cambio anual relativo en la riqueza comunitaria, v) d.FD, cambio anual relativo de la diversidad funcional comunitaria, vi) d.B, cambio anual relativo en la biomasa promedio, vii) CV.Ssu, coeficiente de variación en la riqueza promedio de las unidades muestrales, viii) CV.Sc, coeficiente de variación en la riqueza de la comunidad, ix) CV.FD, coeficiente de variación en la diversidad funcional, y x) CV.B coeficiente de variación en la biomasa promedio. El reemplazo temporal de especies fue calculado con el índice de disimilitud de Jaccard, utilizando la función *vegdist* del paquete *vegan* en R (Oksanen et al., 2015). Este índice toma valores entre 0, cuando las dos comunidades comparadas se componen por las mismas especies y 1 cuando las comunidades no tienen especies en común. Para este cálculo se utilizaron los listados de especies (para Jsp) y de abundancias de cada especie (para Jab) de cada charco y en cada año en que el charco estuvo activo. Todas las especies presentes en el año fueron incluidas en la lista. Las abundancias de las especies fueron estimadas a través de su frecuencia (número de UM donde la especie ocurría/ total de UM; Sutherland, 2006). Únicamente fue calculado el recambio entre años consecutivos. El índice de Jaccard de cada comunidad fue dividido entre el recambio promedio de todas las comunidades en el mismo período. De este modo, los índices obtenidos indicaron cuántas veces mayor o menor fue el recambio de una comunidad en

relación al recambio promedio en el sistema. El cambio en las variables de diversidad y biomasa (d.Ssu, d.Sc, d.FD y d.B) fue calculado como la resta entre los valores de dos años consecutivos, dividido entre el promedio del cambio en todas las comunidades en el mismo período. Así, el valor de cambio obtenido refleja qué tanto difiere el cambio en una comunidad particular respecto del cambio promedio. Esta estandarización permitió comparar los valores de cambio en distintos períodos (ej: d 2006-2005 con d 2014-2013), evitando el efecto que la condición climática particular de cada año pudiera tener sobre la diversidad o productividad vegetal. Para estos cálculos se utilizó la matriz desagregada de variables de diversidad además de la biomasa promedio anual de cada comunidad, teniendo en cuenta todos los muestreos del año si hubo más de uno. Solamente se calculó el cambio en las variables entre dos años consecutivos.

Se construyeron dos matrices de métricas de estabilidad, con distinto grano en la escala temporal. La matriz desagregada incluyó las seis variables de cambio y recambio previamente mencionadas, a nivel de comunidad y año, con un total de 431 observaciones. Se le asignó al año t el valor de cambio entre al año t y $t+1$, por lo que la matriz abarcó desde 2005 a 2013. Para la matriz agregada (61 observaciones) se calculó el promedio de estas variables entre los 9 años para cada comunidad. Además, para cada comunidad se calculó el coeficiente de variación en las variables de diversidad y biomasa (CV.Ssu, CV.Sc, CV.FD, CV.B), como el desvío estándar de la variable respectiva en todas los muestreos donde el charco estuvo activo dividido entre su promedio. Altos valores en las métricas de cambio anual y en los coeficientes de variación indican una alta variabilidad, y por lo tanto baja estabilidad en el atributo considerado.

Análisis de datos

Se realizó una inspección visual de la distribución de todas las variables calculadas mediante histogramas y gráficos de cajas y de puntos con el fin de detectar posibles datos extremos y distribuciones no normales, y se verificó la normalidad de las variables mediante el test de Shapiro-Wilk. Debido a que las métricas de estabilidad en este trabajo estuvieron basadas en la variabilidad temporal de la diversidad y biomasa, se evaluó su evolución temporal en el período de estudio. Esto permitió detectar posibles tendencias y visualizar períodos de mayor magnitud de cambio (Objetivo 1). Para esto se utilizaron modelos lineales con las variables de diversidad y biomasa como variables de respuesta y el tiempo en años como variable

explicativa. Las variables Sc, FD y B fueron transformadas mediante logaritmo en base 10 y la variable PIE mediante arcoseno de la raíz cuadrada para normalizar su distribución.

Se calculó la correlación de Pearson entre los pares de variables de un mismo tipo (ambientales, diversidad, estructurales y de estabilidad) con el fin de eliminar variables altamente correlacionadas que fueran a ser utilizadas como explicativas en los análisis posteriores. También se analizó visualmente la relación entre pares de variables mediante diagramas de dispersión y ajuste de curva loess para detectar posibles relaciones no lineales (Objetivo 2).

Dentro de los grupos ambiente, estructura y estabilidad se analizó la dimensionalidad del conjunto de variables que representaron a cada uno de los bloques mediante Análisis de Componentes Principales (ACPs, objetivo 2). La relación entre las variables de estabilidad fue explorada mediante ACP con las matrices agregada y desagregada. En el ACP basado en la matriz desagregada, las comunidades de los charcos con hidroperíodo corto (menos frecuentes) estuvieron subrepresentadas, ya que cuando el charco no estaba activo en dos años consecutivos, el cálculo de cambio entre esos años no se realizaba. Todos los ACPs se realizaron con la función *princomp* del paquete *stats* en R (R Core Team, 2015), en base a la matriz de correlaciones entre las variables, ya que las varianzas de las distintas variables no fue similar. Las variables consideradas dentro de cada grupo para los ACPs fueron las mismas que las de los análisis posteriores (siguiente subsección).

Dentro del grupo de las variables de diversidad se analizó particularmente la relación entre la riqueza taxonómica (Sc) y la funcional (FD) mediante comparación de modelos lineales y no lineales (Objetivo 2). La relación funcional entre estas variables está fuertemente vinculada con la relación entre el número de especies y el funcionamiento ecosistémico, y con los mecanismos que subyacen al mantenimiento de dicho funcionamiento (Naeem y Wrigth, 2003). Se ajustaron dos modelos, uno lineal de la forma $FD = a + b \times Sc$, por el método de mínimos cuadrados con la función de R *lm*, y uno potencial, con la función $FD = a \times Sc^b$, por un método numérico de estimación por mínimos cuadrados de los parámetros no lineales, utilizando la función *nls*; ambas funciones pertenecen al paquete "stats" de R (R Core Team, 2015). Los valores iniciales para utilizados para la búsqueda del modelos potencial fueron $a = 1$ y $b = 1$. Ambos modelos fueron comparados mediante diferencias de AIC.

Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente

Con el fin de explorar la relación entre el ambiente, la diversidad, la estructura y la estabilidad de las comunidades, se utilizaron dos tipos de análisis complementarios: test de Mantel y modelos lineales (Objetivo 3). Mediante los test de Mantel se realizaron análisis de vías para los cuatro bloques de variables, explorando la relación entre ellos (Naisbit et al., 2012), mientras que en los modelos lineales se examinó el rol individual de las variables en el conjunto. Para ambos análisis se descartaron variables explicativas que estuvieran altamente correlacionadas ($\rho > 0,75$, dentro del mismo grupo), seleccionándose las variables con una interpretación más intuitiva, directa y complementaria con el resto. En este sentido, se seleccionaron ocho variables ambientales para el análisis: índice de forma, densidad lineal de cortes, área, profundidad media, coeficiente de variación de la profundidad, hidroperíodo, grado e intermediación; tres de diversidad: riqueza promedio de las unidades muestrales, diversidad funcional y equitatividad y siete de estructura: co-ocurrencia negativa espacial, anidamiento espacial, modularidad espacial, recambio entre unidades muestrales, co-ocurrencia negativa temporal, anidamiento temporal y modularidad temporal.

La combinación de los análisis de Mantel simples y parciales permite inferir las conexiones directas e indirectas entre grupos de variables, generando un análisis de vías basado en matrices de distancias (ver Naisbit et al., 2012). En la figura 5 se presentan las relaciones evaluadas con esta aproximación. El test de Mantel simple (Mantel, 1967; Mantel y Valand, 1970) es un procedimiento que permite testear las hipótesis de que las distancias entre los objetos (comunidades en este caso) de dos matrices de distancias son linealmente independientes. Para esto se genera un modelo nulo mediante permutaciones de una o ambas matrices, que asocia una probabilidad a las correlaciones observadas (Legendre, 2000). El test de Mantel parcial sigue la misma lógica pero se realiza una regresión múltiple entre los datos de una matriz de respuesta y dos (o más) matrices independientes; rescatando la asociación entre un par de matrices más allá del efecto de una tercera (Naisbit et al. 2012).

Para cada uno de los componentes (estabilidad, diversidad, ambiente y estructura) se construyó una matriz de distancias euclidianas entre todas las variables consideradas para representarlos (EST, DIV, AMB y COEX respectivamente, Fig. 5). Las variables fueron previamente z-transformadas para evitar que las métricas influyeran desproporcionadamente en las distancias debido a su escala (Gotelli y Ellison, 2004). En este análisis se consideró el conjunto variables de estabilidad (*Test de Mantel globales*), y luego se analizaron las variables de estabilidad tomadas de a una (*Test de Mantel por variables de estabilidad*).

En los test de Mantel simples *globales* se evaluaron las siguientes correlaciones: estabilidad ~ ambiente, estabilidad ~ diversidad, estabilidad ~ estructura, estructura ~ diversidad, estructura ~ ambiente y diversidad ~ ambiente. Los test de Mantel parciales permiten evaluar qué parte de la variabilidad en la matriz de estabilidad está correlacionada con uno de los componentes, y si la variabilidad residual en la estabilidad, una vez eliminado el efecto de ese componente, puede ser explicada por otro de los componentes (Legendre y Legendre, 1998). Así, se analizaron las siguientes correlaciones parciales: estabilidad ~ diversidad | ambiente (la correlación entre la estabilidad y la biodiversidad habiendo dado cuenta del ambiente) y estabilidad ~ ambiente | diversidad (cuánta variabilidad en la estabilidad se correlaciona con el ambiente, una vez descontado el efecto de la diversidad); estabilidad ~ diversidad | estructura y estabilidad ~ estructura | diversidad; y estabilidad ~ ambiente | estructura, estabilidad ~ estructura | ambiente y estructura ~ diversidad | ambiente.

Por último dentro de este bloque de análisis, para los test de Mantel *por variables de estabilidad* se tomaron las variables de estabilidad de a una, por lo que las matrices de estabilidad en estos casos tenían una sola columna. A modo de ejemplo, para el recambio poblacional anual, los test de mantel simples y parciales fueron de la forma: Jspp ~ diversidad, y Jspp ~ diversidad | ambiente, respectivamente (ver Fig. 5). El mismo procedimiento se repitió con todas las combinaciones de matrices de variables ambientales, de diversidad y de estructura tomadas de a dos, tal como se hiciera en los test Mantel *globales*, y para todas las variables de estabilidad (diez variables). Se utilizaron 5000 permutaciones de las matrices para evaluar significancia de la correlación de Pearson entre las matrices, con las funciones *mantel* y *mantel.partial* del paquete "vegan" de R (Okansen et al., 2015).

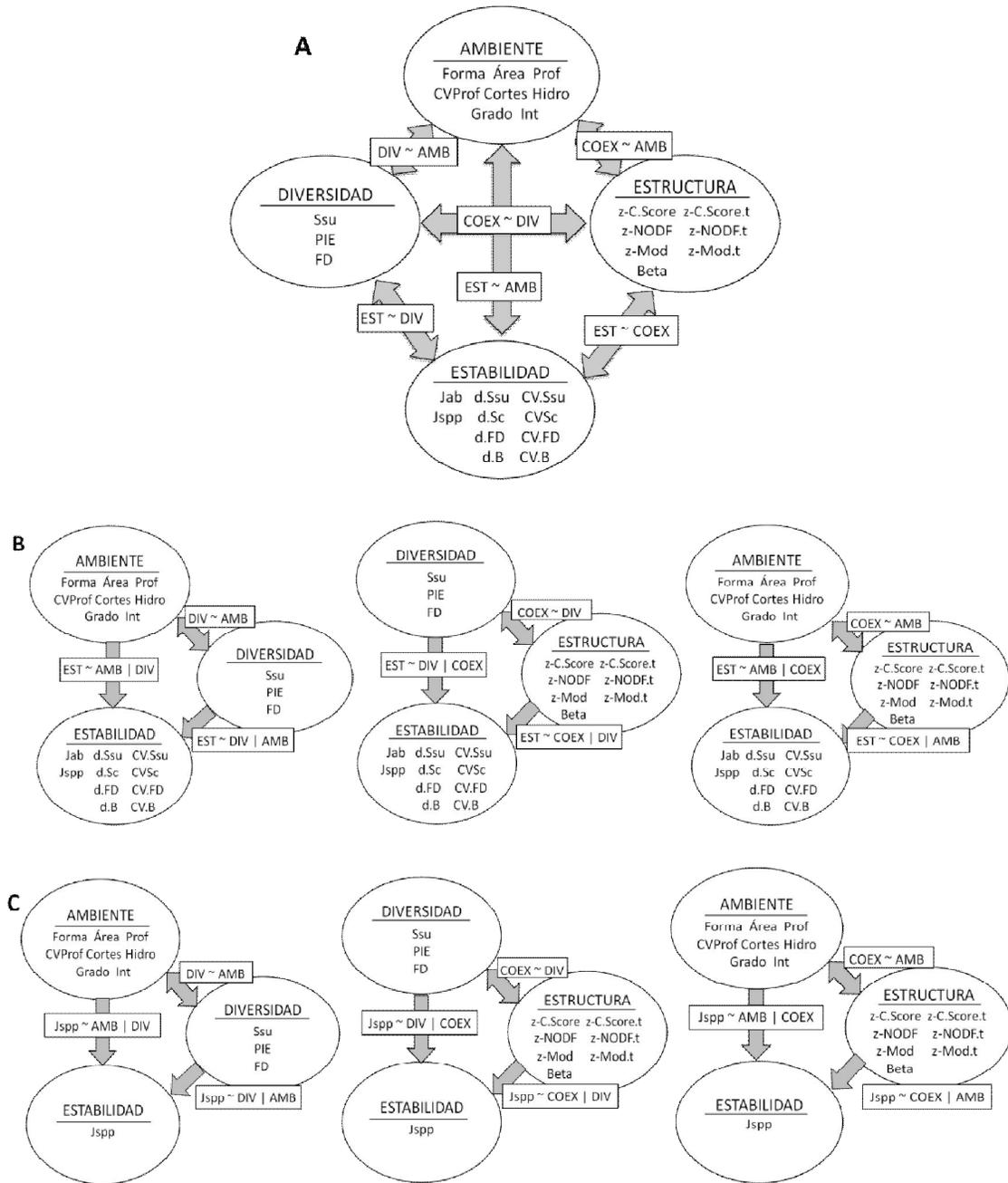


Figura 5. Esquema de los análisis de vías en base a test de Mantel. Cada globo representa un componente con sus variables asociadas. Las flechas representan la correlación entre cada grupo de variables, las flechas dobles representan las correlaciones simples, y las flechas simples las correlaciones parciales. En cada flecha se indica la nomenclatura con que se identifica la correlación calculada. **A.** Test de Mantel simples globales, entre pares de grupos de variables. **B.** Test de Mantel parciales, tomando los grupos de variables de a tres. **C.** Test de Mantel parciales considerando las variables de estabilidad de a una, se muestra el caso del recambio de especies entre años (Jspp) a modo

de ejemplo; estos test fueron realizados de la misma forma para todas las variables de estabilidad. No se muestran en la figura los test de Mantel simples con las variables de estabilidad tomadas de a una.

Por otro lado, se consideraron tres conjuntos modelos lineales generalizados. El abordaje general de estos modelos relaciona la estabilidad del sistema con su diversidad, ambiente y estructura de co-ocurrencia. Para este análisis se utilizaron las matrices agregadas de cada grupo de variables, además de la biomasa promedio, con 61 observaciones. En todos los casos, las variables explicativas no estandarizadas fueron z-transformadas, para poder comparar directamente la magnitud del efecto de los predictores. En el análisis se incluyeron los términos lineales y sus valores cuadráticos de forma de detectar no-linealidad en las relaciones estadísticas. La selección de modelos se realizó en base a una búsqueda exhaustiva utilizando la función *bestglm* del paquete de R con mismo nombre (McLeod y Xu, 2014), ordenando los modelos en base a sus respectivos AIC. Esta rutina considera todas las combinaciones posibles de variables independientes. Se retuvieron solo los modelos con menos de dos puntos de diferencia respecto al modelo con menor AIC. Cuando se retuvo más de un modelo, éstos diferían en la incorporación de variables explicativas alternativas (e.g. área o hidropériodo), o del término cuadrático de las variables. Se seleccionó el mejor de estos modelos mediante ANOVAs entre modelos anidados (Zuur et al., 2009). Para evitar el sobreajuste, el máximo número de variables incluidas en los modelos finales fue restringido a un mínimo de ocho observaciones por cada parámetro estimado, permitiendo un máximo de 7 parámetros (Crawley, 2007). Se retuvieron los modelos significativos al 95 %. En los tres conjuntos de modelos lineales generalizados se aplicó el mismo procedimiento.

En primer lugar se modeló por separado la respuesta de cada variable de estabilidad en relación a todo el conjunto de variables de diversidad, ambientales y de estructura, obteniéndose diez modelos finales. Las variables Jab y Jspp se trabajaron en escala logarítmica para asegurar Normalidad de los residuos. Las variables d.Ssu, d.Sc, d.FD y d.B no pasaron el test de normalidad, pero esto estuvo fuertemente influenciado por uno o dos datos atípicos. No obstante, la identidad del charco que presentaba valores atípicos varió entre las métricas de estabilidad. Para evaluar la influencia de los datos atípicos en la selección de las variables, en la significancia de los modelos y en los residuales, se repitieron los análisis con y sin esos datos. Dado que cualitativamente no se observaron cambios importantes en los resultados y que la relación parámetros/observaciones aportaría una razonable robustez, no se descartó ningún punto para el análisis. En el segundo conjunto de modelos se seleccionaron los que mejor explicaran la relación entre las variables ambientales como predictoras y cada

variable de diversidad y biomasa, obteniéndose cinco modelos finales. Se consideró también a la riqueza comunitaria como variable de respuesta, a pesar de estar altamente correlacionada con la diversidad funcional, porque nos interesaba detectar alguna posible diferencia entre los factores ambientales que explicaban a ambas variables. Previamente se transformaron las variables de respuesta con las funciones logaritmo (Sc, FD y B) y arco seno de la raíz (PIE). El tercer conjunto de modelos tuvo como variables de respuesta a cada una de las siete variables de estructura y como variables explicativas a las ambientales, obteniéndose siete modelos finales. Para visualizar el efecto de cada variable explicativa en los residuales de los modelos finales, se utilizó el paquete "Effects" de R (Fox, 2003).

Resultados

Muestreo

Combinando todas las campañas de muestreo, se realizaron 680 relevamientos en charcos, con un total de 3700 unidades muestrales (UM). Se registraron 14399 ocurrencias de 95 especies o morfoespecies entre plantas acuáticas, palustres y algas filamentosas (Tabla S1). La especie con mayor frecuencia fue *Eleocharis viridans*, que fue registrada 2878 veces. *Hydrocotyle ranunculoides* fue la segunda especie más común, ocurriendo en un total de 1419 unidades muestrales. Por otro lado, 15 de las especies o morfoespecies encontradas sólo aparecieron una vez y nueve dos veces en todo el periodo de estudio. Las especies halladas en una única unidad muestral fueron *Cirsium vulgare*, *Eleocharis radicans*, *Enhydra sessilis*, *Eryngium serra*, *Juncus sp.*, *Kyllinga odorata*, *Panicum.cf.helobium*, *Panicum.cf.milioides*, *Panicum sp2.*, *Polygonum hydropiperoides*, *Potamogeton spirilliformis*, *Relbunium sp.*, *Selaginella sp.*, *Senecio selloi* y *Sporobolus indicus*. Todas las muestras fueron identificadas por lo menos a nivel de género, con excepción del alga y el musgo filamentosos.

La riqueza máxima y mínima registradas a nivel de comunidad fueron 27 y 2 especies respectivamente, con un promedio de 9,3 especies y una moda de 7 ($n = 680$ charcos). A escala de unidad muestral, la riqueza máxima registrada fue de 12 especies, y la mínima de 1, con un promedio de 3,9 y una moda de 3 ($n = 3700$ UM). La biomasa vegetal promedio fue de 4,89 g/UM correspondientes a 122,25 g/m². El valor máximo de biomasa vegetal aérea seca registrado fue de 30 g/UM (750 g/m²) y el mínimo de 0,15 g/UM (3,75 g/m²). Si bien se registraron unidades sin vegetación estas representaron un fracción mínima del total (20 de 3700 UM).

Estimación del ambiente, diversidad, estructuración y estabilidad: relación entre las variables dentro de un mismo bloque

Variables ambientales

La correlación promedio entre las variables ambientales fue baja ($\rho = 0,28$). No obstante, algunas variables estuvieron altamente correlacionados, como el área y volumen ($\rho = 0,99$), profundidad media y desvío estándar de la profundidad ($\rho = 0,88$) y grado y proximidad ($\rho = 0,85$; Fig. S1). Además, el hidroperíodo estuvo asociado con el área ($\rho = 0,56$), el volumen ($\rho = 0,61$), la profundidad media ($\rho = 0,71$) y el desvío estándar de la profundidad ($0,72$; Fig. S1). En el ACP (Fig. S2A) de las variables ambientales, los cuatro primeros ejes explicaron cerca del 80% de la varianza total, verificándose la alta dimensionalidad de este componente (Fig. S2B). El primer eje estuvo muy relacionado a las métricas que cuantificaban el tamaño de los charcos, mientras que el segundo eje se explicó mayormente por la conectividad de los charcos dentro del sistema (Fig. S2A y C).

Diversidad y biomasa

Las variables bióticas tendieron a estar mediana a altamente correlacionadas entre sí (promedio $\rho = 0,49$). La riqueza de la unidad muestral estuvo correlacionada con el resto de las variables de diversidad, mientras que la biomasa estuvo débilmente correlacionada con la diversidad en general (Fig. S3). Se destacó la fuerte relación entre la diversidad taxonómica y funcional a nivel comunitario (Fig. 6). El ajuste del modelo potencial fue estadísticamente mejor que el del modelo lineal, con una diferencia de AIC de 10 puntos. Sin embargo, la diferencia entre ambos modelos no fue significativa desde el punto de vista biológico, como se observa en la Figura 6. La curva correspondiente al modelo potencial siguió un trayectoria casi lineal el rango de datos considerado.

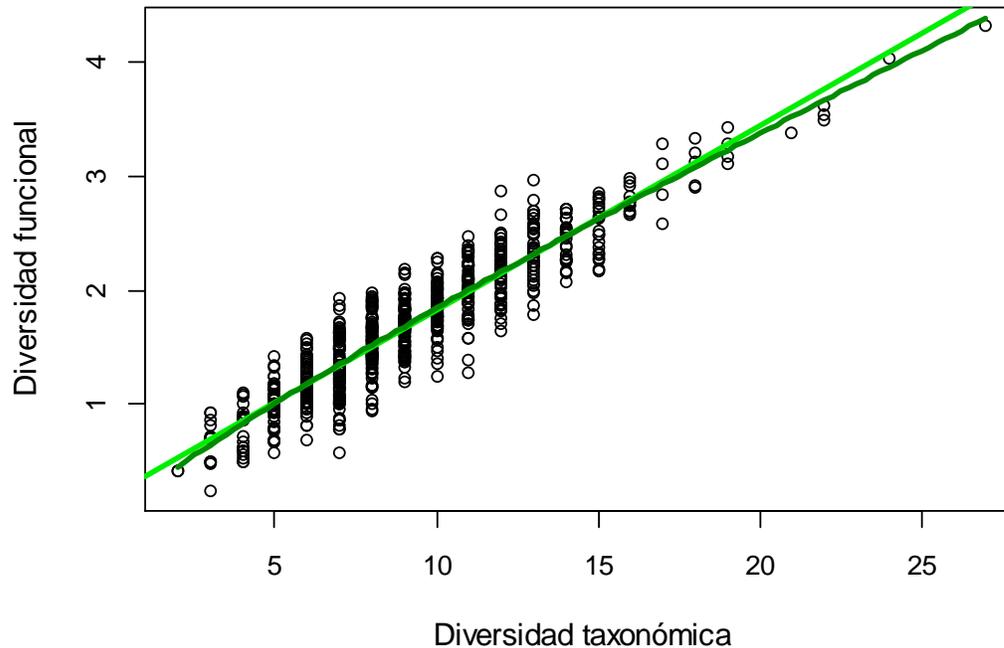


Figura 6. Relación entre la diversidad taxonómica (S_c) y la diversidad funcional (FD). La métrica FD es continua, estuvo basada en 21 caracteres funcionales, y no tiene en cuenta las abundancias de las especies. En verde claro se muestra la regresión lineal ($r^2 = 0,86$, $\beta = 1,16$, p-valor $\lll 0,001$, $n = 680$) y en verde oscuro el modelo potencial ajustado ($a = 0,25$, p-valor $\lll 0,001$, $b = 0,87$, p-valor $\lll 0,001$, convergencia luego de 4 iteraciones, $n = 680$).

El promedio de las variables de diversidad en todos los charcos tuvo un leve incremento entre los años 2005 y 2014, mientras que la biomasa promedio decreció (p valor $< 0,001$ en todos los modelos, Fig. 7). Tanto el valor de las pendientes como la varianza explicada por los modelos fueron muy bajos, por lo que se consideró que el cambio temporal en los valores promedio de las variables fue biológicamente no significativo. La variabilidad temporal de todas las variables se caracterizó por ser homogénea en torno a la media, con valores máximos o mínimos que ocurrieron en distintos años para cada variable. Este patrón sería congruente con la ausencia de eventos extremos en algún año en el cual todas las variables se vieran afectadas.

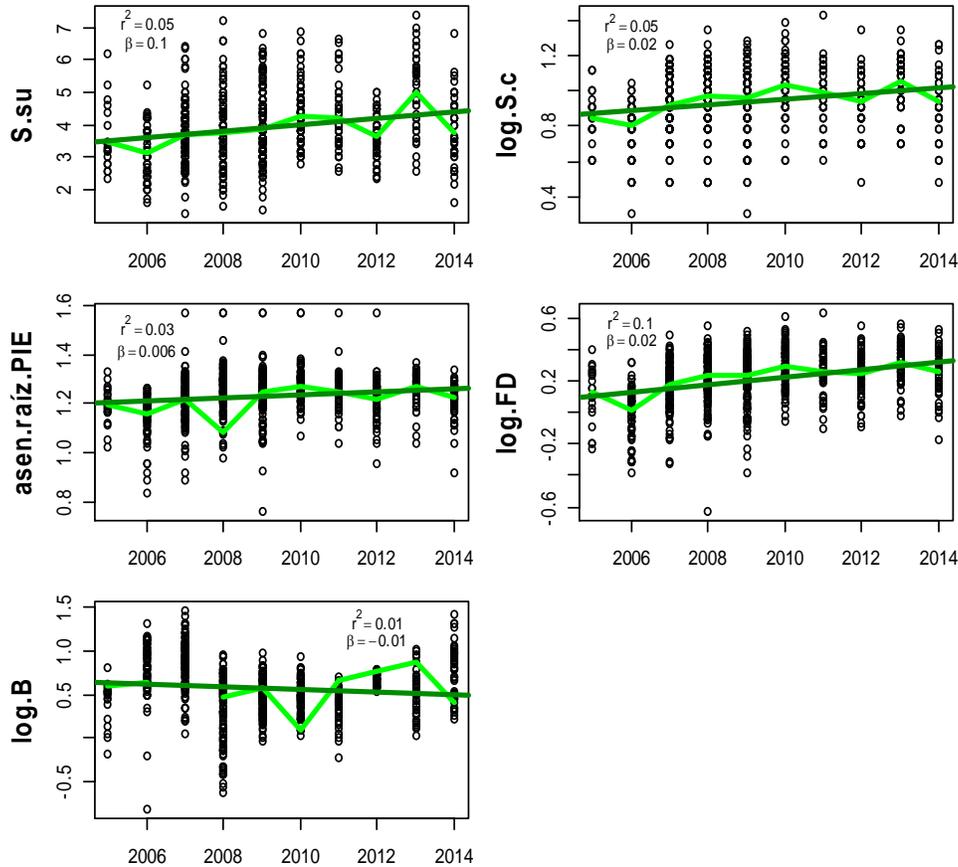


Figura 7. Evolución temporal de las variables de diversidad y biomasa en el período de estudio (2005-2014). De izquierda a derecha y de arriba a abajo se muestran: Ssu, la riqueza de la unidad muestral, Sc, la riqueza comunitaria, PIE, equitatividad, FD, la diversidad funcional y B, la biomasa. Sc, FD y B están en escala logarítmica en base 10, mientras que PIE fue transformada mediante arcoseno de la raíz cuadrada.

Estructuración espacial y temporal de las comunidades

La distribución de los valores para co-ocurrencia negativa (damero), anidamiento y modularidad se presenta en la Figura 8. Para todos los patrones analizados, se encontró un rango relativamente amplio en el grado de estructuración, con comunidades que fueron desde azarasas (valores cercanos a 0) hasta altamente estructuradas (valores absolutos mayores a 2). En la Figura 9 se muestran algunos ejemplos de matrices correspondientes a las comunidades donde se detectaron patrones espaciales y temporales significativos.

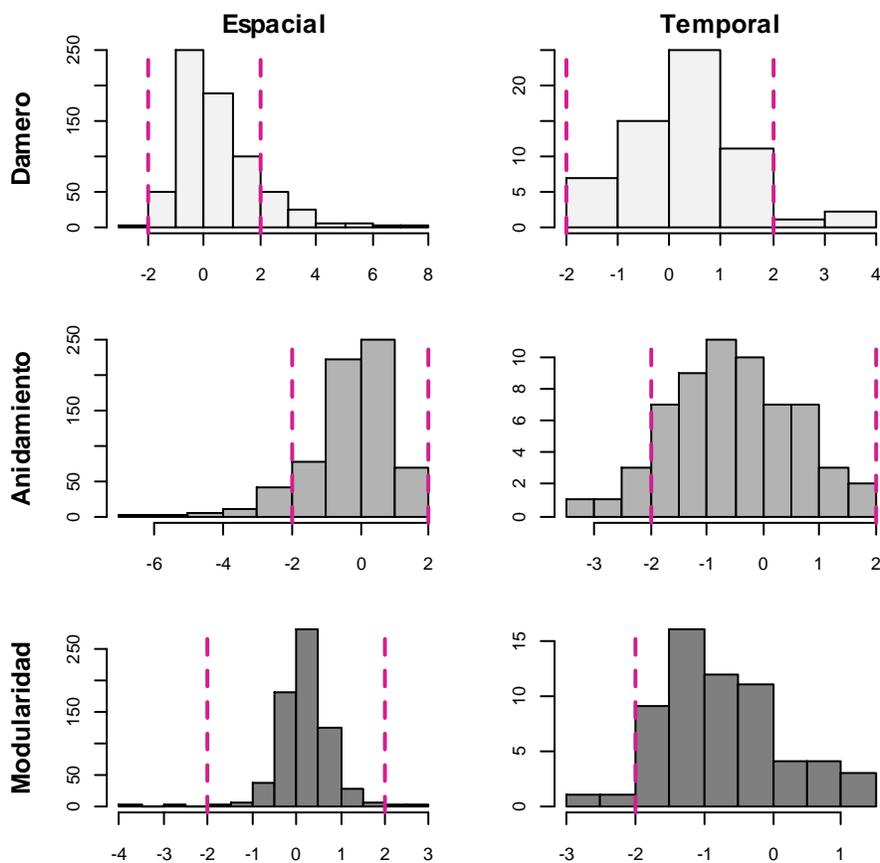


Figura 8. Histogramas de los índices de estructuración de las comunidades vegetales. En la columna de la izquierda se muestra la estructuración espacial de las comunidades dentro de los charcos, a la derecha al estructuración temporal de las comunidades de un mismo charco. De arriba hacia abajo se muestran los patrones de damero o co-ocurrencia negativa (índice z-C.Score), anidamiento (índice z-NODF), modularidad (índice z-Mod). Todos los índices están z-estandarizados, por lo que los valores mayores que 2 y menores que -2 (líneas punteadas) corresponden a comunidades con estructuración significativa.

Los valores mayores a 2 en co-ocurrencia negativa indican la presencia de pares de especies que tendieron a ocurrir separadas más de lo esperado por azar en esas comunidades. Contrariamente, los valores significativos en anidamiento total, espacial y temporal, fueron menores a -2, indicando que el grado de anidamiento fue menor a lo esperado por azar en esas comunidades, o un patrón anti-anidado. La proporción de comunidades con un grado de modularidad espacial significativo fue mucho menor que la de comunidades con los otros dos patrones. Se encontró igual cantidad de comunidades más y menos modulares que lo esperado por azar en el espacio, y solo dos comunidades fueron significativamente anti-modulares en el tiempo.

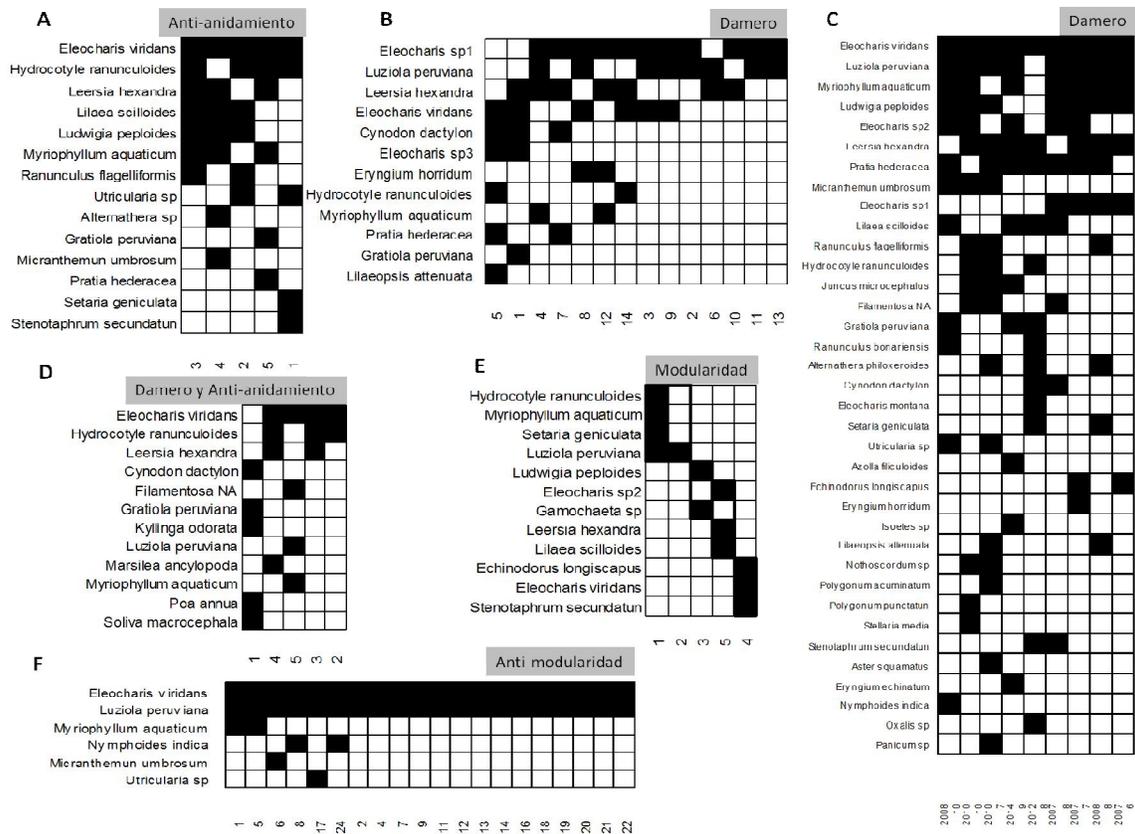
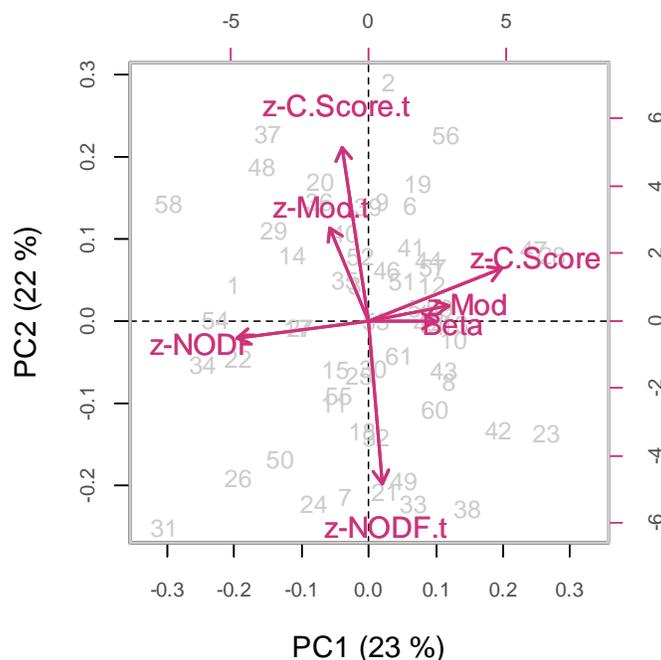


Figura 9. Matrices de presencia-ausencia mostrando patrones de co-ocurrencia encontrados. Cada matriz corresponde a la comunidad vegetal de un charco. En todas la matrices las filas corresponden a las especies; A, B, D, E y F las columnas corresponden a los sitios dentro del charco (UM), y en C a las fechas de muestreo (se indica el año y el mes). Las celdas negras indican la presencia y las blancas la ausencia de la especie. Las columnas están re-ordenadas a los efectos de mejorar la visualización del patrón que se muestra, pero esto no afecta la estimación del grado de estructuración ni su significancia. Los patrones que se muestran fueron significativos al 95%. **A.** Una comunidad con anti-anidamiento espacial significativo ($z\text{-NODF} = -2,18$) relacionado al anti-anidamiento entre las especies ($z\text{-Nrow} = -2,13$), y aleatoria en los sitios ($z\text{-Ncol} = -0,83$). **B.** Una comunidad con segregación espacial entre especies ($z\text{-C.Score} = 6,48$), y aleatoria en los patrones anidado y modular. **C.** Un charco con segregación temporal entre las especies ($z\text{-C.Score.t} = 3,40$). **D.** Una comunidad con co-ocurrencia negativa ($z\text{-C.Score} = 7,8$) y anti-anidamiento ($z\text{-NODF} = -6,08$) espacial significativos. **E.** Una comunidad modular y con alto recambio espacial entre unidades muestrales ($z\text{-Mod} = 2,31$, $\text{Beta} = 0,94$). **F.** Comunidad anit-modular, donde la modularidad cuantificada fue menor a lo esperado por azar ($z\text{-Mod} = -3,52$, $\text{Beta} = 0,17$).

La correlación promedio de todas las variables de estructura fue baja ($\rho = 0,12$). Ambos componentes del anidamiento -en filas y en columnas- estuvieron asociados al anidamiento

total, optándose en los siguientes análisis por trabajar únicamente con este índice (z-Ncol y z-NODF: $\rho = 0,48$; z-Nrow y z-NODF: $\rho = 0,89$; z-Nrow.t y z-NODF.t: $\rho = 0,99$, Fig. S4). Sin embargo, cabe señalar que se halló una mínima fracción de comunidades (5 en 680) con anidamiento significativo entre las columnas ($Ncol > 2$, Fig. S4).

La Figura 10 muestra el ACP de las siete variables de estructura en las co-ocurrencias que fueron utilizadas en los análisis posteriores. Los dos primeros ejes explicaron juntos el 49 % de la varianza en estas métricas (Fig. S5). Los patrones espaciales contribuyeron principalmente al primer componente, mientras que los temporales tuvieron mayor peso en el segundo, indicando la baja correlación entre las dimensiones espacial y temporal (las cargas de todos los componentes se muestran en la Tabla S4). De hecho, este ACP indica que las comunidades con mayor grado de estructuración espacial no estuvieron estructuradas temporalmente, y vice versa. A su vez, dentro de cada eje, la modularidad y co-ocurrencia negativa estuvieron positivamente correlacionadas entre sí, y negativamente correlacionadas con el anidamiento, indicando que las comunidades con tendencia a tener una estructura modular o en forma de damero (valores altos de los índices) tendieron a estar anti-anidadas (valores bajos de NODF) y vice versa.



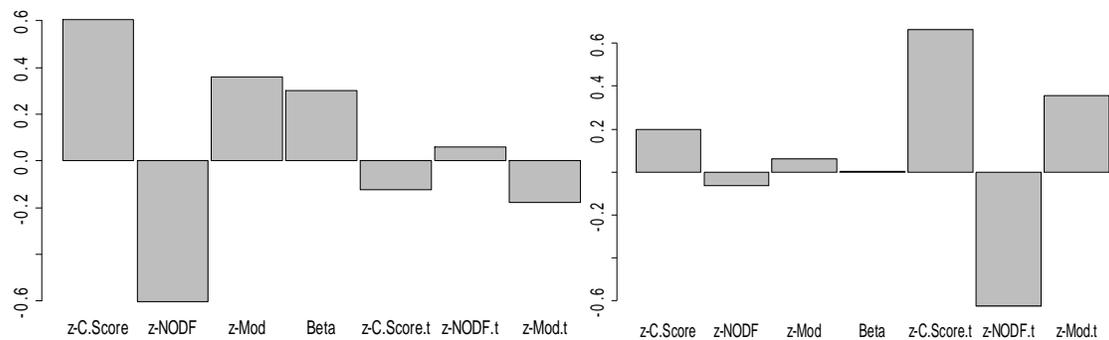


Figura 10. ACP de las variables de estructura y la contribución de cada variable a los componentes 1 y 2. El ACP se basó en la matriz de correlaciones entre las variables.

Relación entre las variables de estabilidad

Las correlaciones pareadas entre las diez métricas de estabilidad fueron bajas en promedio ($\rho = 0,19$). Las variables más correlacionadas fueron el coeficiente de variación en la riqueza comunitaria (CV.Sc) y en la diversidad funcional (CV.FD, $\rho = 0,84$; Fig. S6). Otros pares de variables estuvieron considerablemente correlacionados: Jab y Jspp ($\rho = 0,59$), CV.Sc y CV.Ssu ($\rho = 0,43$), y CV.Sc y d.Sc ($\rho = 0,49$).

En el ACP basado en datos agregados (Fig. 11), los dos primeros ejes explicaron, el 43% de la variación en las métricas de estabilidad. La Figura S7 muestra la variabilidad explicada por cada eje y Tabla S5 las contribuciones de las variables por eje. El primer componente estuvo relacionado positivamente con la variabilidad en diversidad a nivel de charco y unidad muestral. Las variables que más contribuyeron a la variación en este eje fueron los coeficientes de variación en riqueza del charco (CV.Sc), diversidad funcional (CV.FD) y riqueza promedio de la unidad muestral (CV.Ssu); junto con la diferencia interanual en riqueza del charco (d.Sc; Fig. 11). El remplazo de especies en términos de abundancia por especie (Jab) y solo por composición (Jspp) tuvieron una contribución menor en la formación del primer componente. La composición de este eje indica que las variables de estabilidad basadas en atributos de diversidad comunitaria estuvieron asociadas positivamente entre ellas. A su vez, no se observó una asociación entre ellas y las variables asociadas al recambio poblacional ni a la variación en biomasa, ya que aparecieron formando un ángulo de 90 grados en ambos casos.

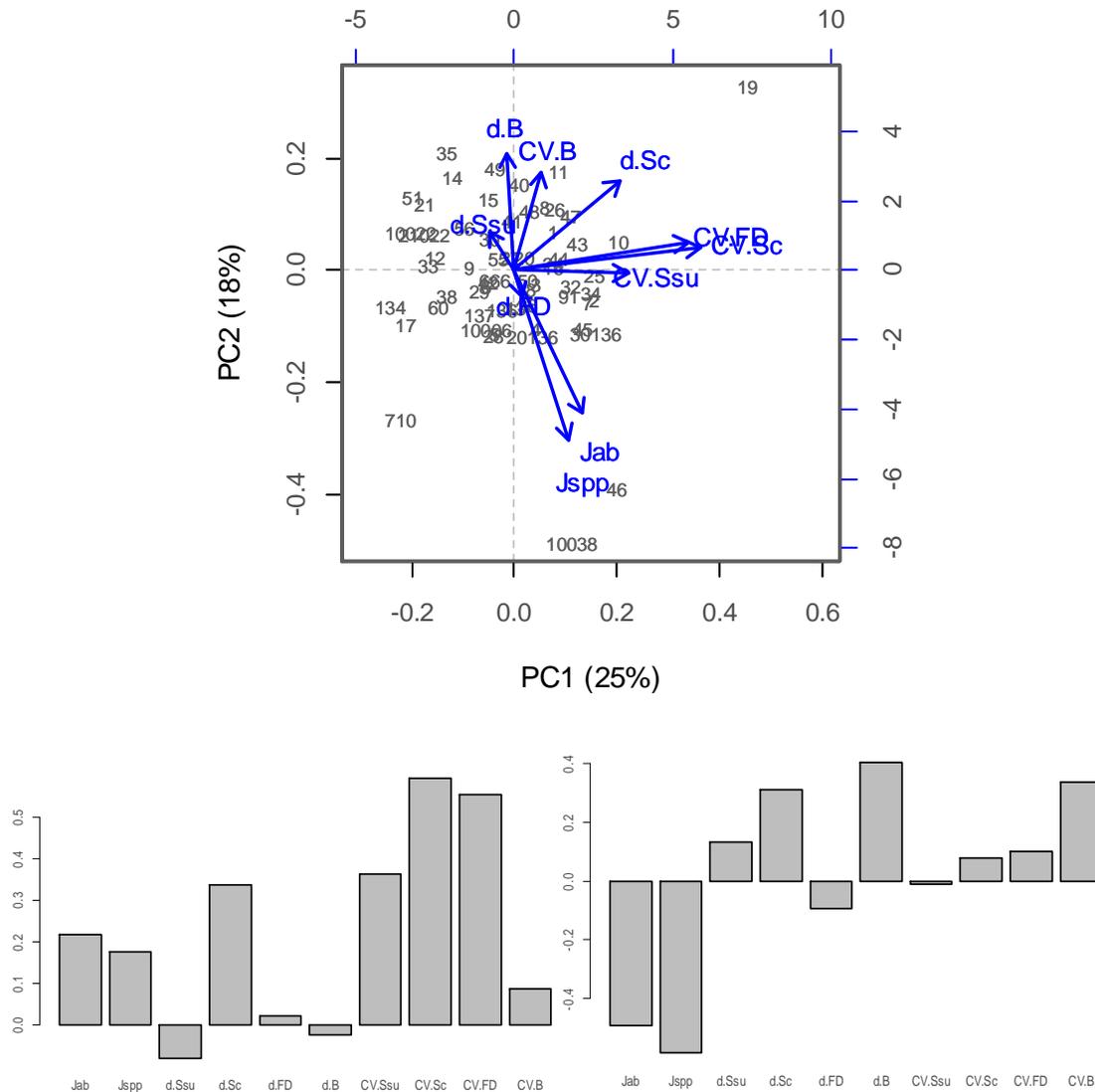


Figura 11. ACP de las variables de estabilidad y la contribución de cada variables a los componentes 1 (izquierda) y 2 (derecha).

En el segundo eje, el recambio temporal en la composición de especies (Jspp) y en las abundancias relativas (Jab), tuvieron una contribución mayor a la variación total, y estuvieron asociados negativamente con las variables de estabilidad ecosistémica coeficiente de variación en biomasa (CV.B) y remplazo interanual en biomasa (d.B). Así, este eje indica una asociación negativa entre la variabilidad de la biomasa y las fluctuaciones en composición taxonómica del sistema. Los charcos con una alta variación en su composición de especies tendieron a presentar variaciones acotadas en su biomasa a través de los años; y, por el contrario, las comunidades donde la identidad y abundancia relativa de las especies se conservó en el tiempo estuvieron sujetas a mayores cambios en su biomasa y productividad.

El ACP basado en la matriz desagregada de variables ambientales, conteniendo solamente las variables de cambio anual, mostró un patrón similar (Figs. S8 y S9 y Tabla S6). Los índices de Jaccard (Jab y Jspp) se ubicaron opuestos al cambio anual en biomasa (d.B) y al cambio en riqueza de la unidad muestral (d.Ssu), formando un ángulo de 180 grados, altamente vinculado al primer eje. A su vez, el cambio en la riqueza taxonómica (d.Sc) y en diversidad funcional (d.FD) en la escala comunitaria variaron de forma conjunta, formando un ángulo de 90 grados respecto a la dirección de la línea recambio poblacional-biomasa. Los dos primeros componentes explicaron juntos el 51% de la varianza total. Las variables d.B y d.Ssu tuvieron una contribución menor al primer eje, en comparación con las variables Jaccard, pero los componentes 3 y 4 estuvieron mayormente explicados por éstas. Particularmente, en el eje 3 estuvieron negativamente correlacionadas.

Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente

Test de Mantel globales

En general, las correlaciones simples entre las matrices de ambiente, diversidad, estructura y estabilidad fueron bajas pero significativas (Figura 12A y Tabla S7). La correlación entre las distancias ambientales y las de estabilidad fue la más baja ($r = 0,13$) y marginalmente significativa. La mayor correlación se observó entre las distancias en diversidad y estructura ($r = 0,41$, p -valor $\ll 0,05$). Los resultados de los test de Mantel parciales entre los grupos de variables fueron congruentes con los de los simples (Tabla S8). En primer lugar, la conexión entre diversidad y estabilidad se mantuvo significativa al dar cuenta del ambiente (Fig. 12B) y de la estructura (Fig. 12C), aunque en el último caso la correlación sufrió una disminución del entorno del 50%. En segundo lugar, la correlación entre estructura y estabilidad se mantuvo significativa al dar cuenta del ambiente, disminuyendo levemente (Fig. 12D), y no se mantuvo significativa (p -valor $> 0,05$) al dar cuenta de la diversidad, sufriendo también una disminución del entorno del 50% (Fig. 12C). La detección de asociaciones significativas diversidad-estructura y diversidad-estabilidad, pero no estructura-estabilidad, indicaría que la conexión estructura-estabilidad estaría mediada por la diversidad. Por último, la conexión débil ambiente-estabilidad (Fig. 12A) no se mantuvo al dar cuenta de la diversidad (Fig. 12B) y de la estructura (Fig. 12D). Eso indicaría que el ambiente está conectado con la estabilidad a través de la diversidad y la estructura. La conexión diversidad-estructura también se mantuvo al dar cuenta del ambiente, con una disminución del entorno del 15% (Tabla S8).

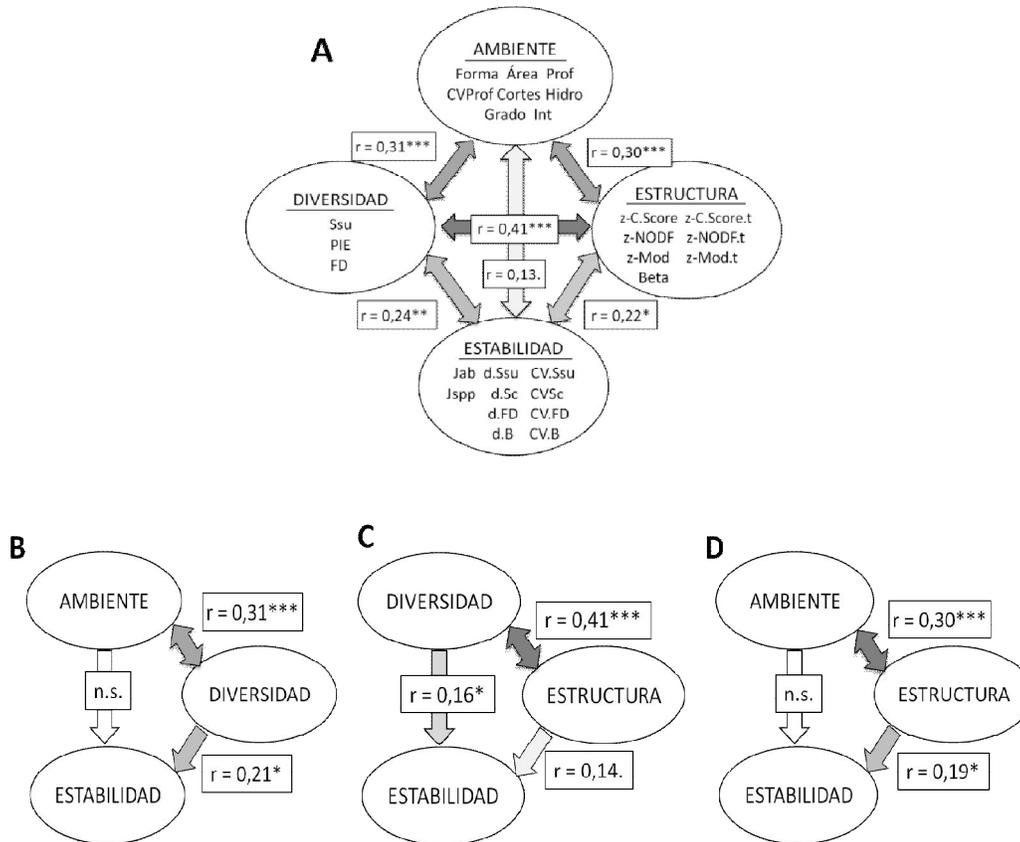


Figura 12. Análisis de las potenciales relaciones causales entre ambiente, diversidad, estructura y estabilidad. Se indica el valor de la correlación y su p-valor con el siguiente código: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘**’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1. Las flechas dobles indican la correlación simple entre las matrices. El color de las flechas indica la fuerza de las conexiones, siendo más oscuro cuando éstas son más fuertes. **A:** correlaciones simples en base test de Mantel. Se encontraron conexiones significativas o marginalmente significativas entre todos los grupos de variables. **B-D:** test de Mantel parciales. **B:** la asociación entre ambiente y estabilidad estuvo mediada por la diversidad. **C:** la asociación entre las distancias en estabilidad y diversidad se mantuvo significativa al dar cuenta de la estructura, pero la asociación entre estructura y estabilidad fue marginalmente significativa al dar cuenta de la diversidad. **D:** al dar cuenta del estado del ambiente la conexión entre estructura y estabilidad no se vio afectada.

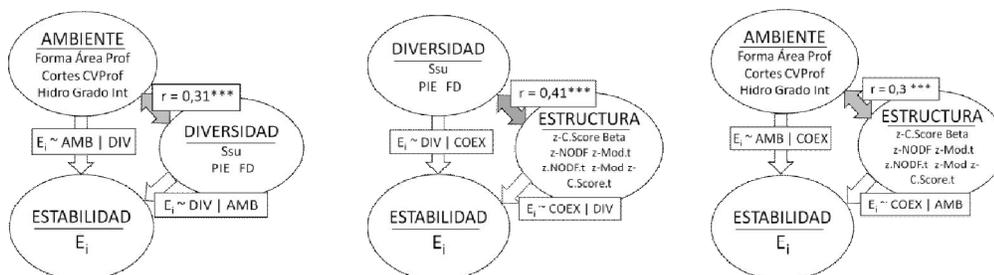
Test de Mantel por variable de estabilidad

Las correlaciones simples entre las variables de estabilidad tomadas de a una con las matrices de distancias entre las variables ambientales, de diversidad y estructura, fueron en su mayoría bajas (ver Anexo y Tabla S9).

Los test de Mantel parciales considerando el efecto de las distancias ambientales, en diversidad y en estructura y las distancias entre charcos para cada una de las variables de

estabilidad fueron congruentes con los resultados del punto anterior. El recambio interanual de especies (Jsp) y el cambio en la riqueza promedio de las unidades muestrales (d.Ssu) estuvieron correlacionados con la diversidad, al dar cuenta del ambiente y de la estructura (ver Tabla 2). El recambio interanual teniendo en cuenta las abundancias (Jab) estuvo correlacionado con la diversidad al descontar el efecto del ambiente, pero la correlación no se mantuvo al descontar el efecto de la estructura. El mayor grado de correlación hallado fue entre Jab y las distancias entre comunidades en estructura, que se mantuvo al dar cuenta de la diversidad y del ambiente. Jsp también estuvo correlacionado con la estructura al dar cuenta del ambiente, pero la correlación se hizo débil al descontar el efecto de la diversidad. Por último, la matriz de distancias en el coeficiente de variación en biomasa (CV.B) y la matriz de variables ambientales estuvieron correlacionados, relación que se mantuvo cuando se dio cuenta de la diversidad y la estructura.

Tabla 2. Correlaciones parciales entre cada variable de estabilidad (en las filas) y distintas combinaciones de las matrices de distancias entre charcos en las variables de diversidad (DIV), ambientales (AMB) y de estructura (COEX). En el esquema arriba de la tabla se muestran las correlaciones parciales estimadas en cada caso. Los globos corresponden a las matrices de los grupos de variables, donde las distancias euclidianas entre los charcos se calcularon en base a las variables que se detallan dentro del globo. E_i es la variable por la que se representó la estabilidad en cada caso (filas en la tabla). Las flechas dobles representan correlaciones simples, indicándose el valor de la correlación. Las flechas simples son las correlaciones parciales, cuyos valores (r) y probabilidad asociada (p) se muestran en la tabla. Resaltados en color se muestran los valores significativos al 95%, señalados con un punto los p-valores marginalmente significativos (p -valor $\leq 0,1$). Sobre la flecha se indica la nomenclatura con la cual se identifica, en el encabezado de la tabla, la correlación parcial correspondiente.



E_i	AMB DIV		DIV AMB		DIV COEX		COEX DIV		AMB COEX		COEX AMB	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	P
Jab	0,03	0,31	0,21	0,01	0,08	0,12	0,33	0,0002	-0,02	0,56	0,38	0,0004
Jsp	0,02	0,38	0,23	0,01	0,17	0,02	0,14	0,06.	0,03	0,34	0,21	0,02
d.Ssu	-0,01	0,49	0,16	0,04	0,16	0,04	0	0,47	0,03	0,34	0,06	0,23

d.Sc	0,02	0,34	0,09	0,14	0,11	0,1	-0,02	0,55	0,05	0,24	0,01	0,41
d.FD	0,05	0,22	0,04	0,25	0,03	0,3	0,07	0,17	0,04	0,27	0,08	0,18
d.B	0,09	0,14	0,09	0,17	0,09	0,12	0,05	0,26	0,1	0,11	0,06	0,24
CV.Ssu	-0,08	0,92	0,04	0,22	0	0,52	0,06	0,18	-0,09	0,94	0,08	0,09.
CV.Sc	-0,02	0,59	0,04	0,28	0,05	0,23	-0,04	0,7	-0,01	0,5	-0,02	0,56
CV.FD	-0,04	0,73	0,09	0,11	0,11	0,06.	-0,09	0,91	0	0,5	-0,04	0,72
CV.B	0,13	0,03	-0,15	1	-0,1	0,97	-0,02	0,58	0,11	0,05	-0,1	0,95

Modelos lineales

En la figura 13 se muestra un resumen de los tres conjuntos de modelos lineales obtenidos para cada variable de respuesta, observándose la tendencia en los valores residuales de los modelos para las distintas variables independientes que fueron consideradas. Los gráficos reales asociados a cada esquema se presentan en el material suplementario (Figs. S10-S30). En las tablas S10-S12 se muestran los parámetros de cada modelo. La mayoría de los modelos explicaron en el entorno de un 50 % de la varianza. El conjunto de variables independientes que fueron seleccionadas en los distintos modelos fue diferente a lo largo de las distintas variables dependientes consideradas.

En lo que refiere a los potenciales determinantes de la diversidad, seis de las ocho variables ambientales estuvieron relacionadas significativamente con al menos una variable de diversidad en las comunidades vegetales (ver Fig. 13B). Los modelos de la riqueza taxonómica y la diversidad funcional tuvieron una relación lineal positiva con la densidad de cortes y polinomial con concavidad negativa con el área. El área y la densidad de cortes fueron predictores consistentes en este grupo de variables, mientras que la profundidad media se relacionó positivamente sólo con la biomasa. La riqueza promedio de la unidad muestral y la biomasa estuvieron relacionadas significativamente con cinco variables ambientales, pero estos modelos tuvieron los coeficientes de determinación más bajos ($r^2 = 0,34$ y $r^2 = 0,39$, respectivamente).

En relación a las métricas de estructura comunitaria, el grado de modularidad de las comunidades estuvo fuertemente asociado a las condiciones ambientales del charco (ver Fig. 13C). Ninguna variable ambiental estuvo relacionada significativamente con el anidamiento. El modelo seleccionado para la co-ocurrencia negativa temporal de especies fue marginalmente significativo ($p = 0,07$), y la relación fue débil ($r^2 = 0,16$). Estos dos modelos

no se muestran en la Figura 13. La densidad de cortes, la profundidad y el grado fueron las variables más consistentes, relacionándose significativamente con tres de las cinco variables de estructura.

En cuanto a la asociación entre diversidad y estabilidad, la variable más frecuentemente seleccionada fue la equitatividad (cuatro de diez modelos). La riqueza promedio por unidad muestral se asoció con el cambio interanual en esta riqueza y en biomasa. En general, la diversidad no fue un factor determinante de la estabilidad estimada como el coeficiente de variación, mientras que sí lo fue para las métricas de cambio y recambio anual. Por último, la biomasa se asoció al cambio interanual en diversidad funcional y con el coeficiente de variación en biomasa (ver Fig. 13A). Las variables ambientales más consistentemente asociadas con la estabilidad fueron la densidad de cortes y el hidroperíodo. La relación de la densidad de cortes con la estabilidad fue la mayoría de las veces polinómica con concavidad positiva. La relación funcional entre estabilidad e hidroperíodo fue más variable. El coeficiente de variación en la profundidad tuvo un efecto significativo únicamente en el cambio anual en diversidad funcional. La centralidad de los parches (grado) tuvo un efecto positivo sobre el remplazo en la composición de especies entre años y negativo sobre la variabilidad interanual en riqueza de especies de la unidad muestral. Contrariamente, el índice de intermediación se asoció positivamente con esta misma riqueza. Por último, se detectaron asociaciones significativas entre el grado y tipo de estructuración de los charcos y la estabilidad de las comunidades. Se observó una alternancia entre las métricas de estructuración espaciales y temporales como predictoras en los modelos lineales para las distintas variables de estabilidad. En los modelos donde la estabilidad fue estimada mediante coeficientes de variación, los patrones de estructuración espacial no fueron seleccionados como variables predictoras. El anidamiento espacial no tuvo un efecto significativo en ninguna variable de estabilidad y el anidamiento temporal solo fue seleccionado en el modelo del coeficiente de variación en diversidad funcional. No obstante, en varios modelos aparecieron a la vez la co-ocurrencia negativa y la modularidad espaciales y temporales como predictores (ver Fig. 13A).

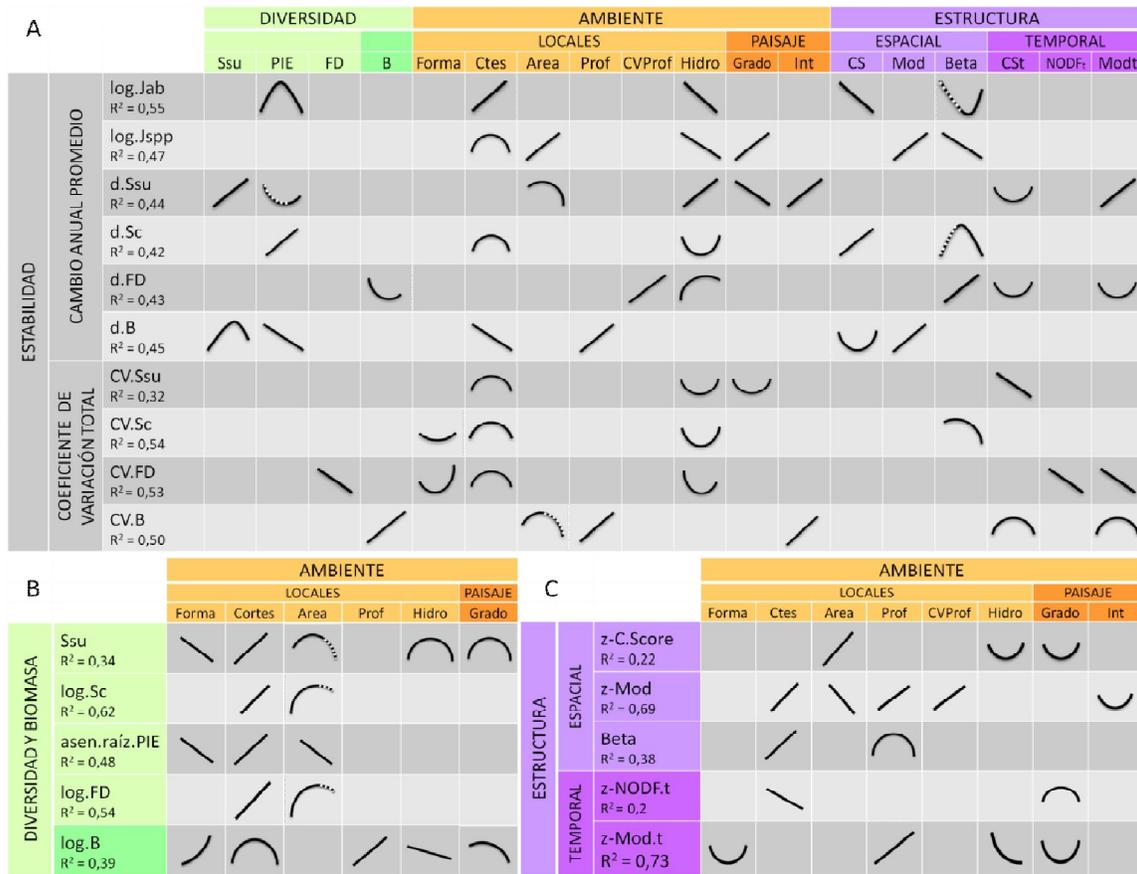


Figura 13. Modelos lineales generalizados entre: A: las variables de estabilidad y las de diversidad, ambiente y estructura; B: las variables de diversidad y biomasa y las ambientales; y C: las variables de estructura y las ambientales. En filas se muestran las variables dependientes y en las columnas las variables independientes, resaltando con el mismo color las que pertenecen a un mismo grupo. En las celdas se muestra la relación funcional de cada variable explicativa con la de respuesta, en el modelo seleccionado. Las celdas vacías corresponden a variables que no fueron significativas en el modelo correspondiente. Todos los modelos mostrados fueron significativos. En las Figura S10-S30 se muestran las relaciones funcionales efectivamente observadas entre variables.

Discusión

Identificar los factores que promueven la estabilidad de los sistemas ecológicos, y desentrañar sus mecanismos de acción en los distintos niveles de organización ha sido una meta central desde los inicios de la ecología contemporánea (Mac Arthur, 1955; May, 1972; McCann, 2000; Ives y Carpenter, 2007). Este objetivo adquiere especial relevancia en el contexto actual de extinción acelerada de especies y transformación de hábitat, con la consecuente pérdida de funciones ecosistémicas (McCann, 2000; Ives y Carpenter, 2007; Naeem et al., 2009; Bello et.

al, 2015). Esta tesis ha intentado superar limitantes históricos en la comprensión de los determinantes de la estabilidad comunitaria. Específicamente: i) se logró un abordaje abarcativo de los cuatro componentes principales del problema (diversidad, estructura, estabilidad y ambiente) y de su interrelación. ii) Al menos desde la perspectiva de las redes de co-ocurrencia, se sustentó empíricamente el papel de la estructura de las comunidades en su estabilidad. iii) Las condiciones ambientales se identificaron como determinantes de la diversidad, la estructuración comunitaria y la estabilidad, en todas las métricas consideradas. iv) En conjunto, se reduce la brecha histórica entre el desarrollo teórico y su contraste empírico en el área, reportando una amplia gama de conexiones entre la estabilidad de un sistema y su diversidad y estructura, así como la dependencia de estas variables del ambiente en que la comunidad se encuentre. v) Por último, se demuestra, en un mismo sistema, la fuerte dependencia de los patrones complejidad-estabilidad de los componentes, métricas y contextos en que se analicen.

En las siguientes secciones se discutirán los patrones observados en los bloques de diversidad y estructura, así como, su dependencia del contexto ambiental considerado. Por último se considerarán los patrones de estabilidad reportados y su dependencia de la diversidad, estructura y condiciones ambientales.

Diversidad

Relación entre variables de diversidad

La estimación de la diversidad por cuatro métricas complementarias permitió capturar distintos atributos asociados a este concepto (Gotelli y Graves, 1996). En este contexto, la alta correlación entre la riqueza a escala de unidad muestral y las demás métricas de diversidad (riqueza taxonómica y funcional y equitatividad) sugiere que los mecanismos operando a escala de cuadrantes podrían tener un importante papel en las escalas superiores aquí consideradas (e.g. comunidad y metacomunidad). Específicamente, las interacciones individuo-individuo a esta escala estarían en la base de los potenciales mecanismos (e.g. competencia, complementariedad funcional, facilitación; Gotelli et al., 2010; McGill, 2010).

Por otro lado, la fuerte correlación encontrada entre la diversidad taxonómica y funcional es congruente con el marco teórico y empírico (Petchey y Gaston, 2002; Naeem y Wrigth, 2003; Petchey y Gaston, 2006; Loreau, 2010a). Conocer la relación entre ambas variables es crucial, ya que la diversidad funcional es el nexo entre la diversidad taxonómica y el funcionamiento

ecosistémico (Díaz y Cabido, 2001; Petchey y Gaston, 2006). En este sistema la diversidad taxonómica y funcional se relacionaron de forma lineal (Fig. 6). No obstante, la hipótesis de redundancia funcional predice un patrón marcadamente asintótico en donde altos valores de diversidad taxonómica no aportan nuevos atributos funcionales al sistema (Naeem y Wriugh, 2003; Petchey y Gaston, 2006). Consecuentemente, a pesar de tratarse de un sistema de alta diversidad taxonómica existiría una baja redundancia funcional. Esto es particularmente importante en el marco de la presente tesis, debido a que la redundancia funcional es uno de los mecanismos que favorecen la estabilidad de los sistemas (Naeem y Li, 1997; Bender et al., 2016).

La estimación de la diversidad funcional y su relación con la taxonómica está fuertemente influenciada por la métrica utilizada (Petchey y Gaston, 2002; Petchey y Gaston, 2006; Naeem, 2009). Las métricas categóricas, basadas en grupos funcionales, fuerzan el patrón asintótico en la relación diversidad funcional-riqueza, mientras que las métricas continuas, como la utilizada en este trabajo, carecen de ese sesgo (Petchey y Gaston, 2002). Nuestros resultados sugieren que las relaciones no asintóticas podrían ser de hecho más frecuentes que lo que se ha reportado en la literatura. Conjuntamente, si bien la escala espacial puede afectar la relación diversidad funcional-taxonómica (Messier et al., 2010), la elegida en este trabajo (metacomunitaria) estuvo acorde con la naturaleza del proceso ecológico abordado.

Para una correcta evaluación del papel de la riqueza funcional en el funcionamiento ecosistémico, es importante que los rasgos considerados estén estrechamente vinculados con la función ecosistémica (Díaz et al., 2004; Petchey y Gaston, 2006; Schittko et al., 2014). En este caso, la función analizada fue la estabilidad a varios niveles de organización. La gama de caracteres morfológicos, fisiológicos y fenológicos que están potencialmente vinculados a esta función es amplia y está relacionada con la capacidad de dispersión, establecimiento, competencia y regeneración de las especies vegetales (Weiher et al., 1999; Díaz et al., 2004). En este trabajo se consideraron 21 rasgos funcionales cuyo estado de carácter para cada especie se obtuvo de literatura especializada y bases de datos online. Estos atributos son los más reportados para el cálculo de diversidad funcional en plantas de pradera, sumándose caracteres vinculados con el régimen de inundación temporal (tolerancia a la sequía, tolerancia anaeróbica y forma de vida de Scultorphe; Díaz et al., 1999; Weiher et al., 1999; Díaz et al., 2004; Berazategui, 2012). De esta forma, se logró un abordaje consistente con estudios previos, pero incluyendo también aspectos idiosincráticos del sistema asociados a su

régimen hídrico. Sin embargo, debido a la alta plasticidad fenotípica que caracteriza a las plantas, sería provechosa la cuantificación de los rasgos en el sistema de estudio. La medición de atributos en campo aportaría a la comprensión de sus conexiones con la función ecosistémica abordada, al mejorar la estimación de los rasgos efectivamente presentes y ajustando las estimaciones de diversidad funcional (Petchey y Gaston, 2006).

Por último, la baja correlación entre las variables de diversidad y la biomasa fue congruente con el patrón reportado para este mismo sistema por Piñeiro et al. (2014) a escala metacomunitaria.

Diversidad y factores ambientales

Los determinantes de la biodiversidad han sido intensamente considerados en ecología y biogeografía (Whittaker et al., 2001). Si bien se han logrado notables avances, los mecanismos involucrados continúan siendo objeto de debate. Este trabajo aportó en ese sentido considerando una gama de factores ambientales relacionados con la geometría (forma), el tamaño (área, profundidad), la heterogeneidad espacial (densidad de cortes, coeficiente de variación en la profundidad), la permanencia temporal (hidroperíodo) y el aislamiento relativo de las comunidades (grado y proximidad).

Los dos abordajes metodológicos (Test de Mantel y modelos lineales) fueron congruentes al detectar una conexión significativa entre la diversidad y el ambiente (Fig. 12, Tabla S7 y Fig. 13B). El desempeño comparativamente inferior del test de Mantel en la detección de esta conexión sugiere un efecto de "dilución" en donde la combinación de mecanismos antagónicos reduce la fuerza del patrón. En los modelos lineales, solo la densidad de cortes y el área explicaron un 62 % y un 54 % de la variabilidad en la riqueza y la diversidad funcional respectivamente, con la misma relación funcional en ambos casos (Fig. 13B). Este resultado es congruente con la alta correlación hallada entre ambas variables de diversidad (Fig. 6). Considerando la variedad de factores bióticos y abióticos que podrían determinar la diversidad comunitaria, más el componente estocástico (Borthagaray et al., 2015a), los coeficientes de determinación aquí reportados sugieren que se logró una muy buena caracterización de los determinantes de la diversidad local en las comunidades vegetales en los charcos temporales.

La relación positiva y asintótica entre el área y la diversidad es congruente con un marco teórico bien asentado y uno de los patrones más robustos en ecología y biogeografía (Mc

Arthur y Wilson, 1967; Rosenzweig, 1995; Lawton, 1999; Begon, 2006; Morin, 2011). Para explicar este patrón se han propuesto mecanismos de ensamblaje comunitario neutrales (MacArthur y Wilson, 1967; Hubbell, 2001; Holyoak et al., 2005) y por nicho (Rosenzweig, 1995; Gotelli y Graves, 1996; Weiher y Keddy, 1999; Chase y Leibold, 2003). Particularmente en este sistema, ambos tipos de mecanismos podrían estar actuando (Berazategui, 2012). Por otro lado, la equitatividad disminuyó al aumentar el área de los charcos. Este patrón podría deberse al efecto de muestreo: al aumentar el área aumenta el número de individuos presentes en la comunidad, con lo que es más probable que aparezcan nuevas especies en baja abundancia (especies raras), maximizando el patrón de desigualdad entre las abundancias de las especies. Este mecanismo es congruente con los patrones diversidad-área y equitatividad-área aquí reportados. La relación equitatividad-área ha sido notablemente menos explorada en ecología de comunidades.

La heterogeneidad, representada por la densidad de cortes, ha sido un factor determinante de todas las variables de diversidad (Fig. 13B). La relación funcional fue lineal directa en todos los casos. La correlación positiva entre diversidad de especies y heterogeneidad ha sido ampliamente corroborada y documentada en varios taxa (Rosenzweig, 1995). La heterogeneidad ambiental es uno de los factores más invocados para explicar la coexistencia de especies debido a que reduciría la exclusión competitiva al permitir la diferenciación espacial de las especies (Tilman y Pacala, 1993) y aumentar el pool de especies potencialmente viables al ampliar los filtros ambientales (Shiple, 2010). Este mecanismo también es invocado para explicar la relación positiva riqueza-área, ya que al aumentar el área aumentaría la cantidad de ambientes distintos. De ser así, se esperaría una relación positiva entre la heterogeneidad y el área, lo cual tampoco se corroboró en este caso (Fig. S1). La densidad de cortes ha sido un factor determinante de la diversidad en varios taxones en este sistema (Vidal, 2007; Pinelli, 2011; Piñeiro et al., 2014; Hernández, 2014). Los montículos podrían promover una mayor riqueza vegetal en varias formas, relacionadas con el aumento del efecto de borde agua-tierra a pequeña escala: i) aumentando el aporte de nutrientes desde el ecosistema terrestre al acuático, aunque la relación nutrientes-diversidad estaría mediada por los tipos funcionales de respuesta presentes en la comunidad (Eilts et al., 2011; Lawrence y Zedler, 2011). ii) Promoviendo una alta diversidad de invertebrados herbívoros y carnívoros, que por control descendente podrían prevenir la exclusión competitiva entre especies vegetales (Chesson, 2000; Bakker et al., 2003), y iii) los montículos podrían funcionar como fuente o reservorio de propágulos que aportarían individuos cuando el nivel

del agua sube. El efecto de borde tierra-agua, a escala de todo el charco, fue estimado mediante el índice de forma en este trabajo. Sin embargo, los charcos más alargados fueron menos ricos a escala de unidad muestral y menos equitativos, sugiriendo que otros mecanismos podrían estar actuando en esta escala y en relación a la forma del charco. Por último, los montículos dentro del charco podrían significar barreras para la dispersión de algunas plantas, segregándolas espacialmente y aumentando así la diversidad total. Cuantificar la heterogeneidad espacial de forma pertinente, teniendo en cuenta la escala espacial a la cual operan los procesos es imprescindible para validar los mecanismos invocados (Ritchie, 2010; Eilts et al, 2011).

Recientemente, el papel de la estructura del paisaje ha ganado importancia como determinante de la diversidad local (Holyoak et al., 2005; Ritchie, 2010; Borthagaray et al., 2015a y b). En el presente estudio, el grado estuvo relacionado con la riqueza promedio de la unidad muestral, pero no con la diversidad a escala comunitaria. Este resultado es complementario con el reportado por Borthagaray et al. (2015a), donde la intermediación fue la métrica de centralidad que mejor explicaba la riqueza vegetal comunitaria. El valor de los índices de centralidad de cada charco varía en función de la red sobre la cual se estiman. De hecho, encontrar la configuración de red más pertinente a cada grupo biológico es uno de los principales desafíos de este abordaje (Borthagaray et al, 2015a). La red que maximizó el ajuste entre riqueza comunitaria y centralidad hallada por Borthagaray et al. consideró una distancia umbral mayor, por lo que los mismos charcos estaban más conectados que en este trabajo, y además se basó en un subconjunto de los charcos. En conjunto estos resultados señalan que el flujo de individuos entre charcos adyacentes estaría más vinculado con la riqueza a escala de vecindario, mientras que la dispersión a través de todo el sistema promovería la riqueza de las comunidades.

Por último, los factores ambientales (forma, densidad de cortes, profundidad y grado) fueron importantes determinantes de la biomasa, en concordancia con los resultados hallados por Piñeiro et al. (2014) en este sistema. La profundidad sustituyó al área como variable explicativa relacionada al tamaño, posiblemente debido a que la mayoría de las hidrófitas se desarrollan en sentido vertical ocupando la columna de agua. Contrario a lo ocurrido con la diversidad, la forma alargada de los charcos estuvo positivamente relacionada con la biomasa, probablemente debido al aporte de nutrientes desde el borde del charco. Los charcos más centrales (mayor grado) fueron los menos productivos en la metacomunidad. Los mecanismos

subyacentes a este patrón podrían estar relacionados con la influencia de la configuración del paisaje en el flujo de materia o de individuos. En ambos casos, los charcos más centrales recibirían mayores aportes, lo cual podría determinar mayores biomásas (Arim et al., 2016), sin embargo se encontró el patrón opuesto. Comunidades más centrales también pueden implicar contextos favorables para la dominancia de especies con mayor potencial de crecimiento (Borthagaray et al., 2015b). Esta dominancia reduciría la complementariedad entre especies y podría reducir la abundancia de especies más efectivas en la utilización de recursos (Loreau, 2010b). En este contexto debe destacarse que la conectividad entre comunidades locales ha sido un factor clave en la relación productividad-diversidad en otros sistemas lénticos de similar escala (Chase y Ryberg, 2004). Sin embargo el desarrollo del marco teórico de ecología de meta-comunidades aún es incipiente, y los mecanismos que regulan la conexión entre el flujo de individuos y materia dentro de las metacomunidades y las funciones ecosistémicas locales aún no están claros (Loreau et al., 2003; Grevel et al., 2010; Borthagaray et al., 2015a).

Estructura

Estructuración de las comunidades y relación entre los índices de estructura

La estructuración de una comunidad es un concepto amplio, que puede basarse en distintos atributos (Loreau, 2010b; Morin, 2011). Estos atributos suelen ser interdependientes, de manera no lineal (Morin, 2011). Los patrones topológicos de las redes de co-ocurrencia tienen la ventaja de manifestar una amplia gama de mecanismos vinculados con las interacciones especie-especie y especie-sito o tiempo (Ulrich y Gotelli, 2007a; Ulrich et al., 2009). De esta manera el conjunto de métricas de co-ocurrencia reportado refleja un conjunto más amplio de componentes estructurales de los directamente relacionados a su estimación. Particularmente, la co-ocurrencia negativa, el anidamiento y la modularidad son patrones de co-ocurrencia ampliamente reportados y vinculados con mecanismos de ensamblaje particulares (e.g., Gotelli y McCabe, 2002; Ulrich y Gotelli, 2007a; Ulrich et al., 2009).

La conjunción de métricas y modelos nulos utilizados permitió cuantificar el grado de estructuración espacial y temporal en las comunidades vegetales. Así, el sistema se caracterizó por contar con un gradiente amplio en estructuración, que fue desde comunidades azarosas (valores cercanos al 0), hasta comunidades altamente estructuradas (valores absolutos altos, Figs. 8 y 9). Específicamente, los valores de C-Score significativos indicaron

una alta segregación espacial y temporal de pares de especies (Gotelli y McCabe, 2002). Los valores significativos en el índice NODF indicaron comunidades anti-anidadas con gradientes más continuos a lo esperado por azar (Ortiz y Arim, 2016). Por último, los valores significativos de modularidad indicaron comunidades estructuradas en subgrupos de especies con mayores probabilidades de coocurrir que con el resto de las especies del pool, mientras que los valores significativos de anti-modularidad indicaron comunidades donde la probabilidad de encontrar subgrupos espaciales o temporales fue menor a lo esperado por azar. (Borthagaray et al., 2014). Estos resultados son congruentes con múltiples reportes previos, sugiriendo que se trata de atributos generales de las comunidades biológicas, con una variabilidad entre comunidades que debe ser comprendida (Gotelli y Ellison, 2002; Gotelli y McCabe, 2002, Bascompte et al., 2003; Olesen et al., 2007; Canavero et al., 2009; Carranza et al., 2010; González, 2011; Mancina et al., 2013; Canavero et al., 2014; Toju et al., 2015; Wauters et al., 2015). En este sentido debe destacarse que pocos abordajes cuantifican la estructura de las redes de ocurrencias locales en gradientes ambientales, en una metacomunidad que comparte el mismo pool de especies y condiciones climáticas, edafológicas y geográficas regionales; como es el caso en el presente estudio. Además, los sistemas de charcos temporales y de humedales en general, han estado sub-representados en estos estudios así como el foco en la dimensión temporal de la estructura (Canavero et al., 2009, 2014; Fernandes et al., 2014). Este trabajo ha significado un aporte en los tres sentidos.

Los resultados obtenidos son congruentes con anteriores análisis realizados en el mismo sistema en distintos ensambles. La co-ocurrencia negativa en plantas fue reportada a escala de unidades muestrales dentro de los charcos, pero no se encontró este patrón cuando se lo analizó a nivel de meta-comunidad (entre charcos; Pinelli, 2011; Berazategui, 2012). Berazategui (2012) encontró que el patrón espacial segregado en plantas dentro de un mismo charco estuvo consistentemente asociado a la segregación de especies dentro de un grupo funcional formado por gramíneas acuáticas (*Glyceria multiflora*, *Leersia hexandra* y *Luziola peruviana*), y ocasionalmente con la segregación dentro del género *Eleocharis*. El dendrograma funcional obtenido en este trabajo (Fig. 4) es parcialmente congruente con este grupo funcional. En nuestro análisis *Leersia hexandra* y *Luziola peruviana* estuvieron estrechamente vinculadas, sugiriendo una posible redundancia funcional entre ellas, pero *Glyceria multiflora* fue más similar a las especies de *Eleocharis* que a las gramíneas acuáticas. La detección estadística de pares de especies particulares que contribuyan a la formación del patrón general dentro de la comunidad sería un insumo importante para el

análisis de los mecanismos que lo generan. Sin embargo, la construcción de modelos nulos apropiados representa un importante desafío aún no alcanzado totalmente (Gotelli y Ulrich, 2012). El patrón segregado en la escala de vecindario y asociado a pares de especies funcionalmente similares, apunta a la competencia como el principal, aunque no exclusivo, mecanismo subyacente en la dimensión espacial (Zhang et al, 2009). Tanto la alelopatía como la competencia por espacio o recursos son mecanismos plausibles en este sistema. El patrón de co-ocurrencia negativa también podría emerger por diferencias en la preferencia de hábitat entre las especies (Ulrich y Gotelli, 2007a). Bajo esta hipótesis, esperaríamos que las comunidades que se desarrollan en un hábitat más heterogéneo mostraran mayores valores de C-Score, pero esto no se verificó en el sistema (siguiente sección y Fig. 13C). Además, bajo este mecanismo la segregación debería de ser mayor entre pares de grupos funcionales que entre especies dentro del mismo grupo funcional, lo cual tampoco se verificó en estas comunidades en estudios anteriores (Berazategui 2012).

El grado de estructuración en anidamiento espacial y temporal fue generalmente menor a lo esperado por azar dentro de las comunidades ($NODF < -2$). Este patrón contrasta con la escala metacomunitaria con un anidamiento significativo ($N_{col} > 2$; Pinelli, 2011). En la literatura se han reportado tanto comunidades anidadas como anti-anidadas; incluso ambos extremos del patrón podrían tener igual importancia en algunos sistemas (Poulin y Guégan, 2000). Sin embargo, la definición e interpretación biológica del patrón anti-anidado es menos clara (Almeida-Neto et al., 2008). No hay consenso en una definición propia de este patrón; más bien está asociado a otros patrones como el de damero, modular, recambio gradual de especies, e incluso un patrón azaroso (Atmar y Patterson, 1993; Poulin y Guégan, 2000; Leibold y Mikkelsen, 2002; Almeida-Neto et al., 2008; Toju et al., 2015). Recientemente, también se ha asociado el anti-anidamiento a gradientes más suaves que lo esperado por azar con importantes reemplazos de especies (Ortiz y Arim, 2016). Nuestros resultados fueron en la misma línea. Parte de la variabilidad en estructuración estuvo asociada a dos ejes donde las comunidades más anti-anidadas presentaban a la vez un alto grado de modularidad y de damero, así como altos valores de recambio específico entre unidades muestrales (Fig. 10). Bajo esta interpretación del patrón anti-anidado, los mecanismos subyacentes serían los mismos que generan los patrones modulares, de damero y el recambio espacial. Sin contradecir lo anterior, este patrón podría estar asociado a la pérdida del núcleo cohesivo que caracteriza al patrón anidado, dado por especies y sitios o tiempos altamente conectados. Esto se pudo observar en las matrices donde se detectó mayor grado de anti-anidamiento (Fig 9 y

Gotelli y Ulrich, 2012). Por último, la magnitud y signo del grado de anidamiento está fuertemente asociada al índice utilizado. El índice NODF ha detectado un patrón anti-anidado en matrices que según otras métricas eran azarosas o anidadas (Gotelli y Ulrich, 2012). Esto muestra que, si bien se ha avanzado mucho en este campo, aún es necesario llegar a una síntesis respecto a la forma de cuantificar este patrón.

El patrón modular espacial implica la existencia de grupos de especies fuertemente asociados a grupos de sitios, más que con otras especies y sitios de la comunidad. Una posible configuración para la emergencia de este patrón en matrices chicas sería que cada sitio de muestreo tuviera muchas especies únicas, lo que también se vería reflejado en un alta tasa de recambio espacial (Beta). De hecho, ambas métricas estuvieron positivamente correlacionadas (Figs. 9E, 10 y S4), y el número de módulos encontrados en las matrices con modularidad significativa coincidió con el número de unidades muestrales. En la dimensión temporal, el patrón implica grupos de especies que coexisten en el mismo período, lo cual también estuvo relacionado con el recambio temporal en ocurrencias y abundancias. Una matriz con forma de damero perfecto también presenta un alto grado de modularidad si se re-ordenan los sitios (Gotelli, 2000; Lewinsohn et al., 2006). El sentido ecológico de esta asociación entre los dos patrones depende de qué tan importante sea el orden de los sitios en la interpretación del patrón (Almeida-Neto et al., 2007). Las unidades muestrales, coincidentes con el diámetro mayor (ver metodología), estuvieron dispuestas en un gradiente borde-centro-borde del charco. Si existiera una diferencia ambiental entre los micro-hábitat asociados al centro y los del borde, y la distribución de las especies respondiera a esto, esperaríamos detectar al menos dos módulos bien delimitados. Sin embargo, esto no se verificó en la cantidad y membrecía de los módulos encontrados. A su vez, esto estaría asociado a co-ocurrencias negativas entre pares de especies, pero ambas métricas no estuvieron correlacionadas (Fig. S4 y Tabla S4). El patrón anti-modular emergió en comunidades donde una o varias especies fueron ampliamente dominantes, y estuvieron presentes en todas las unidades muestrales o relevamientos (Fig. 9F). En el contexto de las redes de ocurrencias, las comunidades menos equitativas están más asociadas a patrones anidados (Ulrich y Gotelli, 2007a), y nuestros resultados sugieren que las menos equitativas están asociadas al patrón anti-modular.

El conjunto de patrones topológicos encontrados en las redes de ocurrencias apunta a la competencia entre pares de especies (Diamond, 1975) e intransitiva (Allesina y Levine, 2011; Solivers et al., 2015) como un importante mecanismo estructurador en las comunidades

locales; mientras que no se encontró evidencia de interacciones positivas a través de ninguno de los patrones espaciales. A su vez, la congruencia en la estructuración de distintos ensambles, peces, plantas, invertebrados, en el sistema (Canavero et al., 2014; Ortiz y Arim, 2016), sugiere que la herbivoría y depredación a niveles superiores, la competencia aparente entre consumidores, podrían ser otros forzantes importantes en la estructuración de estas comunidades (Loreau, 2010b). Por último, es importante considerar que los mecanismos de estructuración espacial, interacciones bióticas y filtros ambientales, probablemente cambien su prevalencia a lo largo del proceso de ensamblaje comunitario dentro del período de actividad del charco (Weiher y Keddy, 1999; Toth y Valk, 2012). Congruentemente, se han observado cambios entre meses en el grado de estructuración y tipo de patrón para un mismo charco en el mismo año. La dinámica temporal de las redes de co-ocurrencia espaciales ha sido escasamente considerada, con énfasis en la escala metacomunitaria en detrimento de la local (Fernandes et al., 2014; Patrik et al., 2014).

La variabilidad total en las métricas estructurales mantuvo una alta dimensionalidad en el análisis de componentes principales (Fig. 10 y S5). Este resultado sugiere que las métricas temporales y espaciales empleadas para caracterizar las comunidades capturan un amplio rango de atributos estructurales. Así mismo, la agrupación de las métricas de estructuración espacial y temporal en dos ejes de variación independientes sugiere que los mecanismos actuantes en ambas dimensiones podrían ser distintos. Resultado que contradice los abordajes ampliamente utilizados que sustituyen espacio por tiempo para el análisis de procesos ecológicos temporales en base al estado de los sistemas en gradientes actuales (Meerhoff et al., 2012).

Estructura y los factores ambientales

Consecuentemente con la correlación hallada entre las variables agrupadas de ambiente y estructura (Fig. 12), las variables ambientales se asociaron significativamente con la mayoría de las métricas estructurales (Fig. 13C). Sin embargo, la importancia del ambiente varió entre los patrones considerados. Cerca del 70% de la variabilidad en modularidad espacial y temporal estuvo explicada por los atributos ambientales, lo que indica una fuerte relación entre el ambiente y este patrón. Por otro lado, el grado de anidamiento estuvo débilmente relacionado con los factores ambientales. Esto pudo estar vinculado con la tendencia hacia valores bajos en este patrón (anti-anidamiento) que se encontró en las comunidades.

El rol de los factores ambientales en los patrones de co-ocurrencia se ha analizado mayormente a escala metacomunitaria (Maltez-Mouro et al., 2010; López et al., 2013; Mancina et al., 2013). El foco principal del análisis ha sido comprender la ubicación relativa de una especie o comunidad dentro de un patrón anidado, por ejemplo, más que comprender los gradientes de anidamiento entre comunidades (Bender et al., 2016). No obstante, los mecanismos considerados en la generación de patrones de co-ocurrencia son los típicamente invocados para explicar la estructura interna de las comunidades, a saber: competencia, depredación, facilitación, dispersión y su interacción con heterogeneidad, área, productividad (Gotelli y McCabe, 2002; Ulrich y Gotelli, 2007a). La heterogeneidad ambiental estuvo relacionada positivamente con la modularidad y el reemplazo espaciales, pero, sorprendentemente, no con la co-ocurrencia negativa. Como ha sido mencionado, la existencia de micro-hábitats es uno de los principales factores asociados a la segregación de especies en la escala de vecindario, por distintos mecanismos (Ulrich y Gotelli, 2007a). Nuestros resultados sugieren que el tipo de patrón preponderante en esta relación podría estar vinculado a la configuración espacial de la heterogeneidad en el ambiente (Gotelli y McCabe, 2002) y al uso del ambiente por parte de los individuos (Borthagaray et al., 2014). El tamaño del ambiente (profundidad, área, volumen) y su persistencia (hidroperíodo) son dos factores mutuamente relacionados y que favorecerían la emergencia de los patrones estructurales directamente o por su efecto en la riqueza (Ulrich y Gotelli, 2007a). En líneas generales esto se corroboró en el sistema (excepto para la relación modularidad espacial-área), aunque la importancia del hidroperíodo no fue tan marcada hubiéramos esperado, en base a lo reportado en otros ecosistemas temporales, con dinámicas fuertemente influenciadas por el régimen de perturbaciones (Brendonck et al., 2015).

Una importante dispersión de individuos podría explicar la baja proporción de comunidades con estructuración espacial significativa. El alto flujo promueve efectos de masa en las comunidades locales aumentando la riqueza y disminuyendo el papel de los atributos funcionales en su estructura (Patrik et al., 2014; Borthagaray et al., 2015). La segregación de especies atributo-dependiente reflejada en anidamientos, dameros o módulos debería entonces disminuir cuando el flujo de individuos aumenta. Congruentemente, la conectividad entre los charcos fue un factor relevante en los patrones de damero, modularidad espacial, anidamiento temporal y modularidad temporal. Sin embargo, las tendencias observadas con la centralidad fueron fuertemente no lineales sugiriendo incluso patrones en U y en joroba. En este sentido, el efecto del aislamiento en especies competitivamente dominantes o en herbívoros efectivos

puede determinar una reducción en la riqueza y estructuración con la centralidad de la comunidad (Borthagaray et al. 2015a,b). El balance entre estos procesos probablemente dé cuenta de estos patrones no lineales.

Si bien el objetivo de este trabajo no fue evaluar exhaustivamente la importancia relativa de los distintos mecanismos determinantes de los patrones de co-ocurrencia, nuestro análisis reveló que el papel de los factores ambientales varía en función del tipo de patrón y de la dimensión considerada (espacio o tiempo), señalando una posible vinculación con los mecanismos subyacentes de cada patrón.

Complejidad

En este trabajo se cuantificó la complejidad en las comunidades a través de dos bloques de variables que representan su diversidad y estructura. Si bien ambos bloques están íntimamente relacionados, nuestros resultados sustentan la importancia de considerar tanto el efecto de cada uno de ellos como su interrelación sobre la estabilidad (Fig. 12). En este sentido, la diversidad y estructura estuvieron fuertemente ligadas en el sistema, constituyendo la correlación más fuerte y directa entre grupos de variables, resaltando su visión como un binomio indisoluble (Fig. 12, Tabla S8). En los últimos años se ha alcanzado un buen nivel de síntesis respecto a la relación complejidad-funcionamiento ecosistémico, principalmente motivada por la necesidad de afrontar los desafíos inherentes al cambio global (Naeem et al., 2009; Loreau et al., 2010b). Un aspecto crucial que surge de esta síntesis es la bidireccionalidad de las relaciones entre los distintos componentes del problema (Loreau et al., 2001; Worman y Duffy, 2003, Loreau et al., 2010a). Sin embargo, la consideración explícita de este punto en la relación diversidad-estructura respecto a la estabilidad ha sido parcial (i.e.: centrada en una sola dirección), por lo que la relación causal entre diversidad y estructura podría ser, a priori, en ambos sentidos (Thébault y Loreau, 2005; Thébault y Fontaine, 2010; Allesina y Levine, 2011; Rooney y McCann, 2012). Nuestros resultados sugieren que la inclusión de esta hipótesis en el análisis podría aportar a la comprensión de la complejidad que caracteriza a la biodiversidad, y a su rol como promotora del funcionamiento y estabilidad ecosistémica (Loreau, 2010a).

Estabilidad

A pesar de tratarse de un tema debatido desde los inicios de la ecología moderna, los avances teóricos en la relación complejidad-estabilidad han sido notablemente poco contrastados

empíricamente (Tilman et al., 1996; 2006; 2014; Cottingham et al., 2001; Ives, 2005; Arim et al., 2007). El respaldo empírico al marco teórico en desarrollo es imprescindible para validar la importancia de los mecanismos propuestos y evaluar el alcance relativo de las distintas hipótesis consideradas. El modelo de estudio de esta tesis abarcó una importante cantidad de comunidades locales con amplios gradientes ambientales, gran número regional de especies y una serie temporal de diez años. Esto nos permitió un análisis empírico robusto de los determinantes de la estabilidad local en varios niveles.

Variables de estabilidad y su interrelación

El abordaje desde múltiples métricas de estabilidad permitió capturar dimensiones alternativas de este fenómeno (Grimm et al., 1997; Ives, 2005; Donohue et al., 2013). Esto se sustenta en la débil correlación entre métricas (Fig. S6) y la detección de varios ejes ortogonales dando cuenta de la variabilidad total en las estimaciones de estabilidad (Figs. S6, S7 y S9). Incluso al considerar únicamente las métricas de cambio anual (Figs. S8 y S9), la alta dimensionalidad de la estabilidad se mantuvo, señalando al nivel de organización ecológica como el principal atributo de la estabilidad en la emergencia de este patrón. La naturaleza de la métrica (cambio interanual vs. coeficiente de variación) también aportó al patrón multidimensional. Ambos tipos de métrica estimaron la magnitud del cambio en las variables de estado en el tiempo, sin embargo, reflejaban aspectos distintos de la variabilidad. Mientras que el cambio interanual se asociaría a la resistencia del sistema (Tilman y Downing, 1994), el coeficiente de variación engloba componentes de resistencia y resiliencia al representar también la tendencia del sistema a retronar a sus condiciones iniciales (e.g. Pimm, 1991). Esta concepción de estabilidad, como el inverso de la variabilidad, fue congruente con la metodología observacional que se utilizó en este trabajo. Además ha sido ampliamente utilizada en estudios experimentales, observacionales y teóricos, y es reconocida como una definición poco ambigua y fácilmente medible (McCann, 2000; Tilman, 2006; Ives y Carpenter, 2007; Loreau y de Mazancourt, 2013; Morecroft, 2016).

La idea de que la variabilidad a menor escala de organización sustenta la estabilidad a mayor escala se está consolidando como un pilar central en ecología de comunidades y ecosistemas (Loreau, 2010a; b; , de Mazancourt et al., 2013; Loreau y de Mazancourt, 2013). Desde el marco de teoría de ecosistemas, este es uno de los mecanismos largamente invocados para explicar no sólo la estabilidad sino también el mantenimiento de una alta productividad en distintos ambientes (Naeem, 2009; Loreau, 2010a). Este mecanismo se basa en la respuesta

diferencial de los organismos y las poblaciones frente a fluctuaciones en las condiciones ambientales y en los recursos, dependiente de los atributos de las especies (co-variaciones negativas y efecto de seguridad). En el marco de teoría de redes, también es ampliamente aceptado que la variabilidad temporal y la heterogeneidad en la intensidad de las interacciones a nivel de pares de especies contribuyen a estabilizar el funcionamiento general de toda la red (Jansen y Kokkoris, 2003; Valdovinos et al, 2010; 2013; Allesina y Levine, 2011, Tang et al, 2014). Nuestros resultados sugieren que las co-variaciones entre especies tendrían un rol importante en la estabilidad de la productividad primaria en los charcos temporales en los diez años considerados. Por un lado, el recambio poblacional tanto a nivel de abundancias como de incidencias, estuvo fuerte y negativamente correlacionado con el cambio interanual y el coeficiente de variación en la biomasa (Fig. 11, componente 2 del ACP). Por otro lado, los patrones de co-ocurrencia temporal encontrados indican que hubo pares (patrón de damero) o grupos (patrón modular) de especies que ocuparon distintos años dentro del período de estudio, segregándose temporalmente (Figs. 8, 9 y 10). Congruentemente, el grado de estructuración en estos patrones estuvo relacionado con el coeficiente de variación en la biomasa (Fig. 13A). El recambio temporal estimado mediante los índices de Jaccard en incidencias y abundancias, podría reflejar tanto un proceso de empobrecimiento o enriquecimiento temporal (patrón anidado), como uno de sustitución de especies (Baselga, 2010). Sin embargo, la mayor parte de la variabilidad en estas métricas fue independiente de los coeficientes de variación en la riqueza y la diversidad funcional (variables ortogonales, Fig. 11), sugiriendo que al menos parte del recambio poblacional se debió al reemplazo de unas especies por otras en comunidades cuya riqueza permanecía constante.

Las co-variaciones negativas entre las poblaciones vegetales podrían observarse por efecto de la competencia entre las especies (Lehman y Tilman, 2000; Thébault y Loreau, 2005; Fowler, 2009), por cambios en las condiciones ambientales y la capacidad de respuesta de las especies (Yachi y Loreau, 1999; de Mazancourt et al, 2013), por diferencias en las dinámicas poblacionales asociadas a las tasas demográficas (Fowler, 2009; Fowler et al., 2012; de Mazancourt et al, 2013), o diferencias fenológicas, por diferencias en la respuesta a disturbios (Fowler, 2009; Loreau y de Mazancourt, 2013), y/o por estar asociadas a las dinámicas poblacionales y estructura comunitaria de sus antagonistas (Thébault y Loreau, 2005; 2006) o mutualistas (Petanidou et al., 2008; Pellkofer et al., 2016). Todos estos mecanismos, no excluyentes, dependen de los rasgos funcionales de las especies, lo que resalta la importancia de considerarlos en el análisis de la relación complejidad-estabilidad (Lepš et al., 1982; Díaz

y Cabido, 2001; de Mazancourt et al., 2013; Kraft et al., 2015). La alta variabilidad interanual aquí encontrada fue congruente con la reportada en comunidades herbáceas de ambientes con actividad agrícola y alto nivel de disturbios, dominadas por especies con crecimiento rápido y altas tasas reproductivas (Morecroft et al., 2016). Si bien el sistema de charcos temporales se encuentra bajo un alto nivel de disturbios, en el conjunto de comunidades se encontró un gradiente de tasas de recambio anual, posiblemente asociadas a un gradiente de caracteres funcionales y estrategias adaptativas (Grime et al., 2008; Mouillot et al., 2013; Morecroft et al., 2016). Así, la importancia relativa de los rasgos funcionales en cada comunidad estaría asociada a la acción de los mecanismos arriba mencionados, siendo un interesante punto a considerar en futuros análisis (Shipley, 2010; Mouillot et al., 2013). Esto determinaría que la composición de especies podría ser un atributo de la diversidad tanto o más importante que la riqueza en relación a la estabilidad comunitaria (Loreau et al., 2001, Arthur y Dech, 2016).

Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente

En esta tesis se provee evidencia empírica sustentando la conexión entre diversidad, estructura y estabilidad, al mismo tiempo que se aportan pistas sobre la conexión entre estos componentes. Desde los inicios de la ecología, la diversidad ha estado vinculada a la estabilidad de las comunidades, por distintos mecanismos (McCann, 2000; Ives y Carpenter, 2007; Loreau, 2010b; Allesina y Tang, 2015). Paralelamente, la estructuración a nivel de toda la comunidad ha sido uno de los atributos invocados para explicar cómo las comunidades pueden ser a la vez altamente diversas y estables (McCann, 1998; McCann, 2000; Proulx et al., 2005; Brose, 2008; Kondoh, 2015). Conjuguar ambos aspectos implica un avance hacia desentrañar la complejidad de los sistemas ecológicos, donde importa la forma en la que está organizada la diversidad además del número de especies involucradas (Fowler, 2009; Loreau, 2010a). En este trabajo, los análisis a nivel de grupos de variables indicaron que tanto la diversidad como la estructura están vinculadas con la estabilidad (Fig. 12A). Ambas correlaciones se debilitaron al dar cuenta del tercer componente, especialmente la relación estructura-estabilidad (Fig. 12C), reflejando la fuerte conexión entre diversidad y estructura. Esto último indicaría que la relación estabilidad-estructura estaría mediada por la diversidad, aunque la señal de esto fue débil a nivel de componentes generales, y no se apreció en los modelos lineales (Fig. 13A). Sin embargo, análisis de vías apoyaron este resultado, indicando que la hipótesis estructura -> diversidad -> CV.B era respaldada por nuestros datos, mientras que la hipótesis diversidad -> estructura -> CV.B, no lo era. Probablemente, el orden de estos

factores en la relación causal sea contingente a la variable de estabilidad considerada siendo el punto a destacar la detección de una conexión significativa entre ellos. Nuestros resultados estuvieron en concordancia con los de un reciente meta-análisis (Thébault y Fontaine, 2010), donde la fuerza de la conexión diversidad-estabilidad directa en relación a la indirecta (mediada por la estructuración en anidamiento y modularidad) dependieron del tipo de red (mutual vs trófica) y del concepto de estabilidad (resiliencia vs persistencia) considerados en el análisis.

La conexión diversidad-estabilidad estuvo respaldada por tres variables de estabilidad: el recambio interanual de especies (tanto en ocurrencias como en abundancias) y el cambio anual en riqueza de unidades muestrales (Tabla 2). Congruentemente, en los modelos lineales del recambio en abundancias (Jab) y del cambio en la riqueza de la unidad muestral (d.Ssu, Fig. 13A), estas variables estuvieron asociadas con la diversidad del sistema. No obstante, en el modelo lineal para el recambio de especies (Jsp), ninguna variable de diversidad fue seleccionada, lo cual podría deberse a la pérdida de representación estadística de la biodiversidad frente a las variables de ambiente y estructura incluidas en el modelo. Así mismo, la conexión general estructura global-estabilidad estaría basada en las dos métricas de recambio interanual en la composición (Tabla 2). Sin embargo, los patrones de co-ocurrencia espaciales o temporales fueron importantes determinantes de todas las métricas de estabilidad consideradas (Fig. 13A). En conjunto, ambos análisis nuevamente señalan a las covariaciones poblacionales negativas como un punto clave, que funcionaría como nexo entre la diversidad, la estructura y el ambiente, y la estabilidad agregada, en concordancia con los resultados de otros estudios centrados en productores primarios (Tilman et al., 2006; de Mazacourt et al., 2013; Tilman et al., 2014).

Los modelos lineales sugieren que la relación diversidad-estabilidad estaría dominada por el efecto de la equitatividad, con un papel contingente al nivel de organización considerado (Fig. 13A). Específicamente, la equitatividad se asoció positivamente con fluctuaciones interanuales en la riqueza comunitaria y de unidad muestral, promoviendo también el recambio en abundancias, y se asoció negativamente con el cambio en biomasa; señalando la existencia de una conexión entre fluctuaciones poblacionales, equitatividad y estabilidad ecosistémica (Thibaut y Connoly, 2013). Si bien algunos autores proponen que la estabilidad y productividad de las comunidades vegetales dependería de la performance de las especies dominantes (Allan et al., 2011; Sasaki y Lauenroth, 2011; pero ver Lyons et al, 2005), una

distribución más homogénea de especies podría favorecer las fluctuaciones poblacionales y la probabilidad que especies raras contribuyan al funcionamiento ecosistémico, maximizando los mecanismos de efecto promedio y co-variaciones negativas (Doak et al., 1998; Tilman et al., 1998; Cottingham et al., 2001; Valone y Hoffmann, 2003; Allan et al., 2011). Así, nuestros resultados son congruentes con estas dos hipótesis. Bajo la hipótesis de seguridad, el rol de la equitatividad depende de cuánto contribuyan las especies dominantes al funcionamiento ecosistémico: si las especies más abundantes fueran las más productivas o estables, las comunidades menos equitativas serían las menos variables, escenario que no sería respaldado por nuestros datos (Naeem y Li, 1997; Yachi y Loreau, 1999; Sasaki y Lauenroth, 2011). La equitatividad ha sido notablemente menos considerada que la riqueza en relación a la estabilidad (Ives y Carpenter, 2007; Isbell et al., 2009, pero ver Allan et al., 2011), y se han reportado distintas relaciones entre equitatividad y estabilidad; representando por tanto un foco fundamental para la síntesis teórica (Isbell et al., 2009; Mikkelsen, 2011; Thibaut y Connolly, 2013). Por otro lado, la riqueza taxonómica y funcional tuvieron un papel comparativamente menor en la estabilidad (Fig. 13A). En muchos casos el estudio de la relación complejidad-estabilidad se ha reducido al de la riqueza-estabilidad, encontrándose a menudo una relación positiva (Tilman, 2006; Ives y Carpenter, 2007). En base a esto, las políticas de conservación y manejo de ecosistemas se han enfocado en mantener el número de especies o incluso en promover su aumento (Naeem, 2009; Tylianakis, 2010). Sin embargo, no se encontró una señal clara de esta relación en los charcos temporales, lo que resalta la importancia de considerar varias métricas de diversidad en el análisis y en medidas de manejo. En resumen, nuestros resultados señalan a la equitatividad como un importante promotor de la estabilidad ecosistémica, posiblemente magnificando el mecanismo de co-variaciones negativas entre especies.

Los patrones de co-ocurrencia fueron determinantes de la estabilidad, pero ni las métricas implicadas ni la relación funcional fueron consistentes entre las variables de estabilidad (Fig. 13A). No obstante esto, los patrones de estructuración espacial estuvieron asociados a las métricas de cambio anual (índices de Jaccard y cambios interanuales en diversidad y biomasa), sugiriendo que la resistencia de las comunidades estaría vinculada a los mecanismos subyacentes a estos patrones (competencia y preferencias de hábitat principalmente). La co-ocurrencia negativa espacial, por ejemplo, atenuó las fluctuaciones poblacionales en el tiempo, aumentando la variabilidad comunitaria y ecosistémica, sugiriendo que la competencia entre pares de especies podría tener un efecto desestabilizador

(Loreau y Mazancourt, 2013). Sin embargo, posiblemente la productividad sea más homogénea espacialmente en estos charcos, porque la complementariedad entre especies en la explotación de recursos se observaría en esa dimensión (Rosenzweig, 1995). Por otro lado, los coeficientes de variación se asociaron preferentemente con la estructuración temporal, que tuvo un efecto positivo en la estabilidad comunitaria y ecosistémica. Esto indica que el reemplazo de especies siguió un patrón no aleatorio, que podría estar vinculado a la competencia o al ajuste a las condiciones ambientales cambiantes (Allesina y Levine, 2011; de Mazancourt et al, 2013), señalando nuevamente a las co-variaciones negativas como mecanismo vinculado a la estabilidad (Tilman et al., 2006; de Mazacourt et al., 2013; Tilman et al., 2014). La alternancia observada entre los patrones temporales y espaciales como predictores de la estabilidad fue congruente con los dos ejes de variación ortogonales observados en el conjunto de métricas estructurales (Fig. 10) y con la interpretación de los dos tipos de métricas como estimaciones complementarias de la estabilidad, con una relación compleja entre ellas (Donhogue et al., 2013). Así, los mecanismos de segregación-complementariedad-homogeneidad funcional parecerían operar en el espacio o en el tiempo, pero no con igual intensidad en ambas dimensiones en las mismas comunidades, posiblemente respondiendo a distintas bases ambientales y de composición de especies.

Como tempranamente intuyera May (1972), la modularidad tuvo un papel importante en la estabilidad de las comunidades vegetales, sin embargo el rol estabilizador de este patrón en las redes de co-ocurrencias fue contingente a la métrica de estabilidad. La modularidad ha estado asociada a la estabilidad en redes antagónicas, principalmente tróficas (Pascual y Dunne, 2006; Thébault y Fontaine, 2010). Nuestros resultados señalan la importancia de este patrón y del de damero en la estabilidad de redes de co-ocurrencia, posiblemente estructuradas en función de la competencia entre especies (Ulrich y Gotelli, 2007a; Allesina y Levine, 2011). Contrariamente, la estructuración en anidamiento casi no estuvo vinculada con la estabilidad en el presente estudio. Por un lado, el anidamiento es un patrón frecuentemente vinculado a la estabilidad de redes mutuales (Bascompte et al., 2003; Okuyama y Holland, 2008; Thébault y Fontaine, 2010); la falta de esta señal en el sistema es congruente con nuestra interpretación de que la distribución de valores encontrada en todos los patrones de estructuración no reflejaba mecanismos subyacentes basados en la facilitación o mutualismo (Fig. 8). Por otro lado, el rango de valores en este patrón estuvo marcadamente sesgado hacia comunidades anti-anidadas (Figs. 8 y 9); si bien este patrón ha sido ampliamente reportado (Poulin y Guégan, 2000; Toju et al., 2015; Ortiz y Arim, 2016), no se lo ha vinculado con la

estabilidad, como al patrón anidado. La prevalencia relativa de estos patrones entre sistemas y entre redes, y su vinculación con el ambiente y la estabilidad aportan elementos para la comprensión de los procesos selectivos por los cuales las comunidades convergen hacia ciertos patrones estructurales en la coexistencia de las especies (Borrelli et al., 2015).

El ambiente abiótico ha sido un componente marginalmente considerado en el estudio de la relación complejidad-estabilidad. Los estudios que han abordado explícitamente este punto, se centran en la variabilidad ambiental como determinante de la variabilidad biológica (Mc Means et al, 2015). Por otro lado, los estudios que evalúan de forma explícita el rol de los factores ambientales, se enfocan en la productividad y la diversidad del sistema como variables de respuesta, más que en su estabilidad (Naeem et al, 2009; Loreau et al., 2010a). Así, pocos trabajos han analizado el rol de los factores ambientales como determinantes directos de la estabilidad (Loreau y de Mazancrout, 2013), y menos como determinantes indirectos, a través de la diversidad y la estructura. Nuestros resultados destacan un papel directo e indirecto del ambiente en la estabilidad.

Los modelos lineales sugieren una fuerte presencia del ambiente entre los determinantes de la estabilidad, con una consistencia variable de los factores entre las métricas de estabilidad. Complementariamente, las correlaciones a nivel de grupos de variables apuntaron a un efecto mayormente indirecto del ambiente sobre la estabilidad (Tabla 2). Como excepción, la estabilidad ecosistémica mantuvo su correlación significativa con el ambiente al dar cuenta de la diversidad y la estructura (Coeficiente de variación en la biomasa, en Tabla 2), siendo el tamaño de los charcos y su conectividad las variables asociadas a esta conexión (Fig. 13A). Particularmente, la relación positiva entre profundidad y variabilidad en la biomasa podría explicarse por el efecto de la profundidad en la composición taxonómica y funcional y en la biomasa (Fig. 13B). Las especies estrictamente acuáticas, como *Azolla filiculoides* o *Myriophyllum aquaticum*, asociadas a charcos con mayores profundidades, tendrían una tendencia hacia mayores tasas de crecimiento y regeneración (i.e, más productivas, Wersal y Madsen, 2011; You et al., 2013), colonizando rápidamente el ambiente en respuesta al aumento de volumen de agua del charco, pero mostrando menor capacidad de persistencia frente a fluctuaciones abióticas o herbivoría (Grime, 2001; Grime et al., 2008). Por otro lado, los charcos menos profundos tienden a estar dominados por especies de pradera inundable, con estrategias adaptativas más tolerantes al estrés (Grime, 2001), determinando esto una menor variabilidad en biomasa (Morecroft et al., 2016). Este filtro ambiental impuesto por la

profundidad podría determinar que las comunidades más productivas serían a la vez menos estables, evidenciando la compleja interacción entre el ensamblaje comunitario y las funciones ecosistémicas (Loreau et al., 2001). El hidroperíodo fue también un predictor consistente de la estabilidad poblacional y comunitaria, pero no ecosistémica. Esto, sumado a que fue una variable predictora de la diversidad y la estructura (Fig. 13 B y C), sugiere que podría tener un efecto directo e indirecto en la estabilidad. La variabilidad ambiental ha sido señalada como un factor promotor de las fluctuaciones en las comunidades, como reflejo del ajuste de las especies a su ambiente (Solimini et al., 2005; Mc Means et al., 2015). Congruentemente, los charcos con mayor hidroperíodo (más estables ambientalmente) experimentaron menores variaciones (Similitud de Jaccard en ocurrencias y abundancias entre años Fig. 13A). Finalmente, la heterogeneidad espacial estuvo vinculada con comunidades más diversas, equitativas y estructuradas espacialmente, y esto se relacionó con varias métricas de estabilidad, sugiriendo un efecto indirecto heterogeneidad-estabilidad, mediado por las co-variaciones poblacionales. Este efecto podría deberse al aumento de la equitatividad vegetal propiciado por la heterogeneidad espacial, o estar mediado por la relación entre la heterogeneidad ambiental (Lehmann-Ziebarth e Ives, 2006) y las dinámicas poblacionales de los herbívoros (Bakker et al., 2003). Nuestros resultados dan respaldo empírico a predicciones teóricas recientes (Lehmann-Ziebarth e Ives, 2006), ya que sugieren que la variabilidad espacial y temporal en el ambiente (i.e, densidad de cortes e hidroperíodo) sería un factor de estructuración comunitaria, afectando la estabilidad de manera compleja.

Si bien la teoría contemporánea asigna un papel central a la conectividad en la estructura y funcionamiento de las comunidades locales (Loreau et al., 2003; Leibold et al., 2004; Borthagaray et al. 2015a,b), la conectividad de los charcos tuvo un papel relativamente menor en la estabilidad. Sin embargo, congruentemente con la teoría (Holyoak et al., 2005) las comunidades más conectadas experimentaron mayores recambios poblacionales, en riqueza por unidad muestral y biomasa vegetal. Consecuentemente, análisis de vías mostraron que el grado y la intermediación tenían un efecto directo sobre la estabilidad ecosistémica alrededor de dos veces mayor que su efecto a través de la diversidad. Este desacople de la estabilidad ecosistémica respecto a las fluctuaciones poblacionales, asociado a la centralidad, sugiere que en los procesos de ensamblaje en las comunidades más centrales no promoverían la complementariedad de rasgos funcionales asociada al mantenimiento de la productividad (Tilman et al., 1997; Holyoak et al., 2005). Complementariamente, las poblaciones de invertebrados herbívoros podrían tener mecanismos diferenciales de dispersión entre los

charcos, seleccionando los parches con mayor proporción de especies palatables y mayor productividad, generando los patrones observados (France y Duffy, 2006).

Aunque es ampliamente aceptado que la estabilidad de las comunidades es un fenómeno multidimensional, este hecho es poco considerado en su estudio (Grimm et al., 1997; France y Duffy, 2006; Donohue et al., 2013; Hodgson et al., 2015). Generalmente la inclusión de varios niveles organizacionales, en particular poblaciones y ecosistemas, en el análisis de la estabilidad comunitaria está motivado por el objetivo de la evaluación de mecanismos concretos, como las co-variaciones (Tilman et al, 2006) o la redundancia funcional (Naeem et al., 2009). Si bien es reconocida la importancia de la estabilidad en los niveles orgánico y poblacional, su consideración como variable de respuesta en los análisis ha sido inferior en relación a la estabilidad ecosistémica (Morecroft et al. 2016).

Nuestros resultados resaltan la importancia de considerar varios niveles organización y componentes de estabilidad para una caracterización apropiada del fenómeno, ampliamente reconocido como multidimensional, pero rara vez estudiado como tal (Ives, 2005; Donohue et al., 2013). Este abordaje es deseable para evitar la incursión en conclusiones parciales o en sesgos hacia algunos atributos, métricas o niveles organizacionales (Pimm, 1984; Ives y Carpenter, 2007; Donohue et al., 2013; Hodgson et al., 2015).

Conclusiones

El sistema de estudio representó un excelente modelo para analizar la interrelación ambiente-diversidad-estructura-estabilidad, superando importantes limitantes de abordajes previos. Específicamente, se logró una caracterización multidimensional del fenómeno de estabilidad, así como de sus potenciales determinantes, diversidad, estructura y ambiente. Esto permitió detectar múltiples conexiones entre estos componentes así como una importante idiosincrasia asociada a la variable de estabilidad considerada.

Nuestros resultados sustentan a las co-variaciones negativas operando espacial y temporalmente pero no a la redundancia funcional como mecanismo promotor de la estabilidad. Por otro lado, se encontraron comunidades con niveles de estructuración en los patrones anidado, de damero y modular significativamente mayores o menores a lo esperado por azar, y esta estructuración estuvo vinculada a la estabilidad en todos los niveles de organización. La dimensión temporal de la co-ocurrencia ha estado subrepresentada en el análisis teórico y empírico (Canavero et al. 2009, 2014; Mc Means et al, 2015), sin embargo,

nuestros resultados indican que es igual o más importante que la dimensión espacial. La segregación espacial dentro del charco estaría asociada a comunidades más equitativas, que presentarían mayores fluctuaciones asincrónicas en sus poblaciones y una mayor estabilidad en la biomasa. Los componentes diversidad y estructura estuvieron íntimamente ligados en relación a la estabilidad. La ventaja de considerar a las redes de ocurrencias en el análisis complejidad-estabilidad radica en que el abanico de mecanismos subyacentes es amplio, y no se limita a un solo tipo de interacción o proceso.

La importancia de la estructura comunitaria como indicadora de la salud ecosistémica ha sido reconocida últimamente, y se están haciendo esfuerzos para desarrollar indicadores apropiados para su estimación en programas de monitoreo de zonas de interés (McCann, 2007; Tylianakis et al., 2010). Las métricas de patrones topológicos comunitarios, como la modularidad o el anidamiento son buenas candidatas, entre otras cosas porque estos atributos están ligados a la estabilidad ecosistémica (Bascompte, 2009; Bastolla et al., 2009; Stouffer y Bascompte, 2011). Sin embargo, el efecto estabilizador de la topología de las redes podría depender del tipo de interacción considerada (Thébault y Fontaine, 2010; Tylianakis et al., 2010; Allesina y Tang, 2012). Las redes de co-ocurrencia son una alternativa relativamente más accesible asociadas a una gama amplia de interacciones especie-especie y especie-ambiente; reflejando diversos aspectos de la estructura comunitaria (Ulrich y Gotelli, 2007a; Borthagaray et al., 2014). Por otro lado, el grado de co-ocurrencia espacial en estos patrones podría ser considerado como una variable de estado alternativa y complementaria sobre la cual estimar la variabilidad comunitaria, en base a su importancia también respaldada por nuestros resultados.

El ambiente fue un factor determinante de la diversidad, la estructura y la estabilidad, relacionado con las redes de interacción entre especies e imponiendo filtros ambientales. Particularmente, la heterogeneidad espacial promovió la diversidad y la segregación espacial entre las especies, y el hidropériodo tuvo un efecto directo e indirecto en la estabilidad. La configuración del paisaje estuvo vinculada a los tres componentes, a través del flujo de individuos y materiales, poniendo el foco en la importancia de concebir el problema desde el marco de metacomunidades y metaecosistemas.

La relación complejidad-estabilidad es un tema central desde los inicios de la ecología como ciencia. Desde los marcos de teoría de ecosistemas y teoría de redes, se han hecho importantes avances, sentándose los pilares fundamentales del tema. Sin embargo, aún es necesario

progresar en la síntesis entre las dos miradas. La consideración explícita de todos los componentes pertinentes y de su dimensionalidad son cruciales para avanzar en ese sentido. A pesar de los avances logrados en el plano teórico, el contraste empírico en una gama variada de ecosistemas ha sido notablemente escaso. Esto es imprescindible para validar las hipótesis propuestas y avanzar en la consolidación de un marco teórico robusto. Nuestro trabajo ha intentado aportar en estos sentidos.

Bibliografía

- Albert, R., Jeong, H. y Barabási, A.L. 2000. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature* 406: 378-382.
- Adler, P.B., Salguero-Gómez, R., Compagnoni, A., Hsu, J., Ray-Mjherjee, J., Mbeau-Ache, C. & Franco, M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, doi: 10.1073/pnas.1315179111.
- Allan, E., Weisser, W., Weigelt, A., Roscher, A., Fischer, M. & Hillebrand, H. 2011. More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 17034–17039.
- Allesina, S. Grilli, J., Barabás, G., Tang, S., Aljadeff, J. y Maritan, A. 2015. Predicting the stability of large food webs. *Nature communications*. 6:7842: 1-6.
- Allesina, S. y Levine, J.M. 2011. A competitive network theory of species diversity. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 108: 5638–5642.
- Allesina, S. y Pascual, M. 2008. Network structure, predator–prey modules, and stability in large food webs. *Theor Ecol* 1:55–64.
- Allesina, S. y Tang, S. 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature* 483: 205-208.
- Allesina, S. y Tang, S. 2015. The stability–complexity relationship at age 40: a random matrix perspective. *Population ecology* 57.1: 63-75.
- Almeida-Neto, M. Giunerães, P, Giunerães Jr, P.R., Loyola, R.D y Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Almeida-Neto, M., Giunerães Jr, P.R. y Lewinsohn, T.M. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature an anti-nestedness. *Oikos* 116: 716-722.
- Arim M., Borthagaray A.I., Giacomini H.C. 2016 Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *Can J Fish Aquat Sci* 73, 1-18. (doi:10.1139/cjfas-2015-0156).
- Arim, M. y Jaksic, F.M. 2005. Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators. *Journal of Animal Ecology* 74: 31-40.
- Arim, M. y Marquet, P. A. 2004. Intraguild Predation: a significant and widespread interaction. *Ecol Lett* 7: 557-564.
- Arim, M., Abades, S.R., 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, M., Berazategui, M., Barreneche, J., Ziegler, L., Zaruki, M., Abades, S. 2011. Determinants of Density–Body Size. Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. *Advances in Ecological Reserch*. 45: 39 pp.
- Arim, M., Bozinovic, F. y Marquet, P.A. 2007b. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos* 116: 1524-1530.
- Arim, M., Marone, L. y Jaksic, F.M. 2007a. Redes tróficas. En: *Ecología de comunidades* (eds F. M. Jaksic & L. Marone) 173-191. Ediciones Universidad Católica de Chile.

- Arim, M., Marquet, P.A. y Jaksic, F.M. 2007c. On the Relationship between Productivity and Food Chain Length at Different Ecological Levels. *The American Naturalist* 169: 62-72.
- Arthur, C.M. y Dech, J.P. 2016. Species composition determines resistance to drought in dry forests of the Great Lakes – St. Lawrence forest region of central Ontario. *Journal of Vegetation Science*. Doi: 10.1111/jvs.12416.
- Atmar, W. y Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Bakker, C., Blair, J.M. y Knapp, A.K. 2002. Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands? *Oecologia*, 137: 385–391. DOI 10.1007/s00442-003-1360-y.
- Barabási, A.L. 2002. *Linked, the new science of networks*. Perseus Publishing, Cambridge.
- Barber, M.J. 2007. Modularity and community detection in bipartite networks. *Physica E* 76(6). P.066102.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science* 325, 416-419.
- Bascompte, J. Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 9383-9387.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 38, 567-593.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:134–143.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A. Luque, B. y Bascompte, J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018-1020.
- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. 2006. *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4th. Edition. Blackwell publishing.
- Bellisario, B., Cerfolli, F. y Nascetti, G. 2010. Spatial network structure and robustness of detritus-based communities in a patchy environment. *Ecol Res* 25: 813–821.
- Bello, C., Galetti, M., Pizo, M.A, Magnago, L.F.S., Rocha, M.F., Lima, R.A. Peres, F.C.A., Ovaskainen, O., Jordano, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Sci. Adv.* 1, e1501105.
- Bender, M.G., Leprieur, F., Mouillot, D., Kulbicki, M., Parravicini, V., Pie, M.R., Barneche, D.R., Oliveira-Santos, L.G.R. y Floeter, S.R. 2016. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. *Ecography*, 39: 1-11.
- Berazategui, M. 2012. Evaluación de las teorías Neutral y de Nichos en comunidades temporales. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. PEDECIBA.
- Berlow, E.L, Neutel, A.-M, Cohen, J. E., de Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emerson, M., Fox, J. W., Jansen, V.A.A., Jones, J.I., Kokkoris, G. D., Logofet, D.O., McKane, A.J., Montoya, J.M.; Petchey, O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 73, No. 3, p. 585-598.
- Berlow, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398, 330-334.

- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N., Starke, P.B., Williams, R.J., Ulrich, B. 2009. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106, 187-191.
- Beveridge, O.S., Humphries, S. & Petchey, O.L. 2010. The interacting effects of temperature and food chain length on trophic abundance and ecosystem function. *J. Anim. Ecol.*, 79, 693-700.
- Beveridge, O.S., Humphries, S. y Petchey, O. L. 2010. The interacting effects of temperature and food chain length on trophic abundance and ecosystem function. *Journal of Animal Ecology*, 79: 693–700. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01662.x
- Borrelli, J.J., Allesina, S., Amarasekare, P., Arditi, R., Chase, I., Damuth, J., Holt, R.D., Logofet, D.O., Novak, M., Rohr, R.P., Rossberg, A.G., Spencer, M., Tran, J.K. y Ginzburg, L.R. 2015. Selection on stability across ecological scales. *Trend in Ecol and Evol*, 30(7):417–425.
- Borthagaray, A.I., Arim, M., and Marquet, P.A. 2014. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proc. R. Soc. Lond. B* 281. DOI: 10.1098/rspb.2014.1425.
- Borthagaray, A.I., Berazategui, M., and Arim, M. 2015a. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*. DOI:10.1111/oik.01317.
- Borthagaray, A.I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricott, L., and Arim, M. 2015b. Effects of metacommunity network on local communities structure: from theoretical predictions to empirical evaluations. In *Aquatic Functional Biodiversity*. Edited by A. Belgrano, G. Woodward and U. Jacob. Elsevier.
- Borvall, C., Ebenman, B., Jonsson, T., 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecol. Lett.* 3, 131–136.
- Brendonck, L., Jocqué, M., Tuytens, K., Timms, B. V. y Vanschoenwinkel, B. 2015. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos*, 124: 741–749. doi: 10.1111/oik.01710.
- Briand, F. 1983. environmental control on food web structures. *Ecology* 46: 253-263.
- Brose, U. 2008. Complex food webs prevent competitive exclusion among producer species. *Proc. R. Soc. B.* 275: 2507–2514.
- Brose, U., Williams, R.J., Martinez, N.D. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9: 1228-1236.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann, M., Delbue, A.M. 2007. Why nestedness in mutualistic networks?. *Journal of Theoretical Biology*, 249(2): 307-313.
- Canavero, A., Arim, M. y Brazeiro, A. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate. *Austral Ecology* 34: 741-750.
- Canvero, A., Hernández, D., Zarucki, M., y Arim, M. 2014. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. *Austral ecology*. doi:10.1111/aec.12103

- Cardinale, B. J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature*, 472:86-89.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. and Jouseau, C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443, 989-992.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M. and Weis, J.J. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 18123-18128.
- Carranza, A., Arim, M., Scarabino, F. y Defeo, O. 2010. Coexistence patterns of benthic gastropods on the Uruguayan shelf. *Oikos* 000: 001-007.
- Céréghino R., Biggs J., Oertli B. y Declerck S. 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597:1-6.
- Chapin, F.S., III, B.H. Walker, R J. Hobbs, D.U. Hooper, J.H. Lawton, O.E. Sala, y D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277:500-504.
- Chase J.M. y Leibold M.A. 2003. Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Chase, J.M. y Ryberg, W.A. 2004. Connectivity, scale-dependence, and the productivity-diversity relationship. *Ecology Letters* 7(8): 676-683.
- Chesson P. 2000 Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 343-366.
- Cohen, J.E., Briand, F. and Newman, C.M. 1990. Community food webs: data and theory. *Biomathematics*. Vol 20, Springer, Berlín.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connor, E.F. y Simbreloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60: 1132-1140.
- Cottingham K.L., Brown B.L., Lennon J.T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol Lett* 4(1), 72-85. (doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00189.x).
- Cottingham, K. L., Brown, B. L. and Lennon, J. T. 2001. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems. *Ecol. Lett.* 4: 72-85.
- Crawley M.J. 2007. *The R Book*. Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- de Mazancourt C., Isbell F, Larocque A, Berendse F, De Luca E, Grace JB, Haegeman B, Wayne Polley H, Roscher C, Schmid B, et al. 2013. Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecol Lett.* May; 16(5):617-25.
- 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(6):715-725.
- Diamond, M. 1975. Assembly of species communities. En: *Ecology and Evolution of Communities* (eds. M. L. Cody y J. M. Diamond) pp 342-444. Belknap Press. Cambridge.

- Díaz S., Hodgson J. G., Thompson K., Cabido M., Cornelissen J. H. C., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime J. P., Zarrinkamar F., Asri Y., Band S. R., Basconcelo S., Castro-Díez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Pérez-Harguindeguy N., Pérez-Rontomé M. C., Shirvany F. A., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martínez M., Romo-Díez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. y Zak M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15(3):295–304.
- Díaz, S. y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16(11): 646-655.
- Díaz S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E. y Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10: 651-660.
- Doak, D. F. et al. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151, 264–276.
- Donohue, I., Petchey, O.L., Montoya, J.M., Jackson, A.L., McNally, L., Viana, M., Healy, K., Lurgi, M., O'Connor, N.E., y Emmerson, M.C. 2013. On the dimensionality of ecological stability. *Ecol. Lett.* 16, 421–429.
- Dormann, C.F., Freund, J., Bluethgen, N. Y Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C.F., Gruber B. Y Freund, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news Vol 8/2*, 8 - 11.
- Dunne, J., Williams, R. and Martinez, N. 2004 Network structure and robustness of marine food webs. *Marine Ecology Progress Series* 273: 291–302.
- Dunne, J., Williams, R. y Martinez, N. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.
- Economu, E. y Keitt, T. 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos* 119 (8): 1355-1363.
- Eilts, J.A., Mittelbach, G.G., Reynolds, H.L., y Gross, K.L. 2011. Resource Heterogeneity, Soil Fertility, and Species Diversity: Effects of Clonal Species on Plant Communities. *The American Naturalist* 177:5, 574-588.
- Elton, C.S. 1958. *Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman y Hall, London.
- Estrada, E. y Bodin, O. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological applications* 18(7): 1810-1825.
- Fernandes, I.M, Henriques-Silva, R., Penha, J., Zuanon, J. y Peres-Neto, P.R. 2014. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography* 37: 464–475, 2014.
- Fortuna, M.A. Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R., Bascompte, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79, 811.
- Fortuna, M.A. y Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9: 281-286.
- Fortunato, S. 2010. Community detection in graphs. *Physics reports* 486 (3), 75-174.

- Fowler, M.S. 2009. Increasing community size and connectance can increase stability in competitive communities. *J. Theor. Biol.*, 258: 179–188.
- Fowler, M.S. y Ruokolainen, L. 2013. Colonization, covariance and colour: Environmental and ecological drivers of diversity–stability relationships. *Journal of Theoretical Biology*, 324: 32–41.
- Fowler, M.S., Laakso, J., Kaitala, V., Ruokolainen, L. & Ranta, E. 2012. Species dynamics alter community diversity-biomass stability relationships. *Ecol. Lett.*, 15: 1387–1396.
- Fox, J. 2003. Effect displays in R for generalised linear models. *Journal of Statistical Software* 8:15, 1–27, <<http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>>.
- France, K. y Duffy, J.E. 2006. Diversity and dispersal interactively affect predictability of ecosystem function. *Nature*, 441, 1139–1143.
- Garay-Narvaez, L., Arim, M., Flores, J.D. and Ramos-Jiliberto, R. 2013 The more polluted the environment, the more important biodiversity is for food web stability. *Oikos* 000: 001–007.
- Gardner, M. R., and Ashby, W. R. 1970. Connectance of Large Dynamic (Cybernetic) Systems: Critical Values for Stability. *Nature* 228, 784.
- Gotelli, N.J. 2000. Null Model Analysis of Species Co-occurrence Patterns. *Ecology* 81(9): 2606-2621.
- Gotelli, N.J. y Ellison, A.M. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos*, 99, 591–599.
- Gotelli, N.J. y Ellison, A.M. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight’s Tour. *Oecología* 129: 281-291.
- Gotelli, N.J. y Graves, G.R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press.
- Gotelli, N.J. y Ulrich, W. 2012. Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121: 171-180.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. y Rahbek, C. 2010. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* 107: 530-535.
- Gotteli, N.J. y Mc Cabe, D. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond’s assembly rules model. *Ecology* 38: 2091-2096.
- Grevel, D., Guichard, F., Loreau, M. y Mouquet, N. 2010. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, 91(7): 2172–2184.
- Griffin, J.N., O’Gorman, E.J., Emmerson, M.,C., Jenkins, S.N., Klein, A.M., Loreau, M. y Symstad, A. 2009. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. En: *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing. An ecological and economic perspective*. Capítulo 6. Eds: Naeem et al. Oxford University Press Inc., New York.
- Grime, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Wiley & Sons. Chichester.
- Grime, J.P., Fridley, J.D., Askew, A.P., Thompson, K., Hodgson, J.G., et al., 2008. Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 10028–10032. Grime, J.P., 1974.

- Grimm, V. y Wissel, C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323–334.
- Grimm, V., Schmidt, E., Wissel, C. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecol Model* 63:143–161.
- Guimerá, R. y Amaral, L. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895-900.
- Harte, J. 2011. *Maximum Entropy and Ecology. A Theory of Abundance, Distribution and Energetics*. Oxford series in Ecology and Evolution. 274 pp.
- Hernández, D. 2014. Determinantes de la distribución de tamaños corporales en comunidades de charcos temporales. Tesis de Maestría en Cs. Biológicas. PEDECIBA.
- Hodgson, D., McDonald, J.L., Hosken, D.J. 2015. What do you mean, ‘resilient’? *Trends in Ecology & Evolution*, 30 (9): 503 - 506.
- Holyoak M., Leibold M.A. y Holt R.D. (Eds.). 2005. *Metacommunities. Spatial dynamics and ecological communities*. Primera edición. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Hooper, D.U. y Vitousek, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302–1305.
- Hooper, D.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-86.
- Hurrell, J.A., Lahitte, H.B., Mehlreter, K., Belgrano, M.J., Jankowski, L.S., Haloua, M.O. y Canda, G. 2004. *Plantas de la costa*. 1ª edición. 1ª reimpresión. Buenos Aires: Literature of Latin America. 200 pp.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds Of Animals? *American Naturalist*, 93(870): 145-159.
- Isbell, F., Polley, W. y Wilsey, B. 2009. Biodiversity, productivity, and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecology Letters* 12: 443-451.
- Ives, A.R. 2005. Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. En: Cuddington, K. and Beisner, B. (eds), *Ecological paradigms lost: routes to theory change*. Academic Press, pp. 159-182.
- Ives, A.R. y Carpenter, S.R. 2007. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science* 317, 58. DOI: 10.1126/science.1133258.
- Ives, A.R., Klug, J.L. y Gross, K. 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3:399-411.
- Kondoh, M. 2006. Does foraging adaptation create the positive complexity-stability relationship in realistic food-web structure? *Journal of Theoretical Biology* 238: 646-651.

- Kondoh, M. y Mougi, A. 2015. Interaction-type diversity hypothesis and interaction strength: the condition for the positive complexity-stability effect to arise. *The Society of Population Ecology and Springer Japan* 2015. *Popul. ecol* 57: 21-27.
- Kraft, N.J.B., Godoy, O. y Levine, J.M. 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *PNAS*, vol. 112 (3): 797–802. <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1413650112>.
- Krause A.E., Frank K.A., Mason D.M., Ulanowicz R.E. y Taylor, W.W. 2003. Compartments revealed in food-web structure. *Nature* 426:282–285.
- 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.
- Lawrence, B.A. y Zedler, J.B. 2011. Formation of tussocks by sedges: effects of hydroperiod and nutrients. *Ecological Applications*, 21: 1745–1759. doi:10.1890/10-1759.1.
- Lawton J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177–192.
- Lawton, J.H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- Lawton, J.H. y Brown, V.K. 1993. in *Biodiversity and Ecosystem Function* (eds Schulze, E.D. & Mooney, H. A.), 255–270 (Springer, New York).
- Legendre, P. 2000. Comparison of permutation methods for the partial correlation and partial Mantel tests. *J. Statist. Comput. Simul* 67: 37-73.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd English Edition. Elsevier.
- Lehman, C.L. y Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *Am. Nat.*, 156, 534–552.
- Lehmann-Ziebarth, N. e Ives, A. R. 2006. The structure and stability of model ecosystems assembled in a variable environment. *Oikos* 114: 451-464.
- Leibold, M.A. y Mikkelsen, G.M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97: 237-250.
- Lepš, J., Osbornová-Kosinová, J. y Rejmánek, M. 1982. Community stability, complexity and species life history strategies. *Vegetatio*, 50(1):53-63.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Lombardo, A. 1982. *Flora montevicensis*. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo I. 316 pp.
- Lombardo, A. 1983. *Flora montevicensis*. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo II. Gamopétaleas. 347 pp.
- Lombardo, A. 1984. *Flora montevicensis*. Intendencia Municipal de Montevideo. Tomo III. Monocotiledóneas. 465 pp.
- López, R.P., Valdivia S, Rivera M.L. y Rios R.S. 2013. Co-occurrence Patterns along a Regional Aridity Gradient of the Subtropical Andes Do Not Support Stress Gradient Hypotheses. *PLoS ONE* 8(3): e58518. doi:10.1371/journal.pone.0058518
- Loreau, M. 2010a. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 49–60.
- Loreau, M. y de Mazancourt, C. 2013. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecol Lett.* 16 Suppl 1:106-15. doi: 10.1111/ele.12073.

- Loreau, M. y Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412: 72-76.
- Loreau, M., 2010b. From population to ecosystems: theoretical foundations for a new ecological synthesis. Princeton University Press, Oxford and Princeton.
- Loreau, M., Mouquet, N. y Holt, R.D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecol. Lett.* 6: 673-679.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Lyons, K.G., Brigham, C.A., Traut, B.H. y Schwartz, M.W. 2005. Rare Species and Ecosystem Functioning. *Conservation Biology* 1019–1024. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x.
- Mac Arthur, R.H. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of animal stability. *Ecology* 36: 533-536.
- Mac Arthur, R.H. y Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377-385.
- Mac Arthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press , Princeton, NJ , 203 pp.
- Maltez-Mouro, S., Maestre, F.T. y Freitas, H. 2010. Co-occurrence patterns and abiotic stress in sand-dune communities: Their relationship varies with spatial scale and the stress estimator. *Acta Oecologica* 36: 80–84.
- Mancina, C. A. , Rodríguez Batista, D. y Ruiz Rojas, E. 2013. Spatial distribution patterns of terrestrial bird assemblages on islands of the Sabana–Camagüey Archipelago, Cuba: evaluating nestedness and co-occurrence patterns. *Animal Biodiversity and Conservation*: 36.2: 195:207.
- Manly, B.F.J. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology* 76:1109-1115.
- 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.
- Mariquitti, F.M., D., Guimerães, P.R, Pires, M.M. y Bittencourt, L.F. 2014 MOULAR : Software for the Autonomus Computation of Modularity in large Network Sets. *Ecography* 37: 221-224.
- Martinez, N. D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* 140: 1208-1218.
- May, R.M, Levin, S.A. y Sugihara, G. 2008. Complex systems: Ecology for bankers. *Nature* 451 (7181), 893-895.
- May, R.M. 1971. Stability in multispecies community models. *Mathematical Biosciences* 12: 59-79.
- May, R.M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.
- May, R.M. 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- Mayr, E., 1997. *This is biology: the science of the living world*. Harvard University Press.

- McCann, K. S. 2000. The diversity- stability debate. *Nature* 405: 228-233.
- McCann, K. S. Hastings, A. y Huxel, G. R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798.
- McCann, K., 2007. Protecting biostructure. *Nature* 446:29.
- McGill, B.J. 2010. Matters of scale. *Science* 328.
- McLeod, A.I. y Xu, C. 2014. bestglm: Best Subset GLM. R package version 0.34. <http://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- McMeans, B.C., McCann, K.S., Humphries, M., Rooney, N. y Fisk, A.T. 2015. Food web structure in temporally-forced ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* XXX.
- Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., Kruk C., Alonso C., González-Bergonzoni I., Pacheco J.P., Lacerot G., Arim M., Beklioglu M., Brucet S., et al. 2012 environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Adv Ecol Res* 46: 259-349.
- Melián, C.J, Bascompte, J., Jordano, P., y Křivan, V. 2009. Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos* 118: 121-130.
- Memmott, J., Waser, N.M. y Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271 2605-2611.
- Messier, J., McGill, B.J. y Lechowicz, B.J. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13: 838–848.
- Mikkelsen, G.M., McGill; B.J., Beaulieu, S. y Beukema, P.L. 2011. Multiple links between species diversity and temporal stability in bird communities across North America. *Evolutionary Ecology Research*, 13: 361–372.
- Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. y Alon, U. 2002. Network motifs: simple building blocks of complex networks. *Science* 298: 824-827.
- Morecroft, M.D., Bealey, C.E., Scott, W.A., Taylor, M.E. 2016. Interannual variability, stability and resilience in UK plant communities. *Ecological indicators*. doi:10.1016/j.ecolind.2015.11.040.
- Morin P. J. 2011. *Community Ecology*. 2nd Edition. Wiley-Blackwell.
- Mougi, A. y Kondoh, M. 2012. Diversity of Interaction Types and Ecological Community Stability. *Science* 337: 349-351.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. y Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.*, 28: 167–177.
- Naeem, S y Wriqht, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv. Biol.* 12: 39–45.
- Naeem, S. y Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507–509.
- Naeem, S., Bunker, D.E., Hector, A., Loerau, M. y Perrings, C. Editores. 2009. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing. An ecological and economic perspective.* Oxford University Press Inc., New York.

- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H. y Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734–737.
- Naisbit, R.E., Rohr, R.P., Rossberg, A.G., Kehrl, P. y Bersier, L.F. 2012. Phylogeny versus body size as determinants of food web structure. *Proc. R. Soc. Lond. B*, Published online.
- Navarrete, S.A. y Berlow, E.L. 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecology Letters* 9: 526–536.
- Newman, M.E.J. y Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E*. 69, 026113.
- Norse, E.A., Rosenbaum, K.L., Wilcove, D.S. et al.. 1986. Conserving biological diversity in our national forests. The Wilderness Society, Washington, D.C. 116 pp.
- Noss, R.F. 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology*, 4: 355–364. doi: 10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x
- Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R, O'Hara, R. B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens M.H.H y Wagner H. 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Okuyama, T. y Holland, J.N. 2008. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*. 11: 208–216
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. y Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS* 104: 19891-19896.
- Ortiz, E. y Arim, M. 2016. Hypotheses and trends in trophic interactions with body size in a guild of South American killifishes. *Austral Ecology* XXX.
- Page, S.E. 2011. *Diversity and Complexity*. Scott Princeton University Press: Princeton, NJ, USA. 304 pp.
- Pascual, M. y Dunne, J.A. 2006. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (Oxford Univ. Press, Oxford, 2006).
- Patrick, C.J., Cavanaugh, K., Konotchick, T. y Peter, H. 2014. Quantifying co-occurrence patterns in space and time across aquatic systems with network analysis. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*. *Eco-DAS X*, 1:1–13.
- Patterson, B.D. y Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. En: Heaney, L.R., Patterson, B.D. (eds) *Island biogeography of mammals*. – Academic Press, London, 65-82.
- Paz, E. A. 1997. Plantas acuáticas de los humedales del este. Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este. 238 pp.
- Pellkofer, S., van der Heijden, M.G.A., Schmid, B., Wagg, C. 2016. Soil Communities Promote Temporal Stability and Species Asynchrony in Experimental Grassland Communities. *PLoS ONE*, 11(2): e0148015. oi:10.1371/journal.pone.0148015.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P. and Pantis, J. D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11: 564–575. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x

- Petchey, O.L. y Gaston, K.J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Petchey, O.L. y Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Petchey, O.L. y Gaston, K.J. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity. *Oikos* 116: 1422–1426.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. y Warren, P.H. 2008. Size, foraging, and food web structure. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 5: 4191-4196.
- Petchey, O.L., Brose, U. y Rall, B.C. 2010. Predicting the effects of temperature on food web connectance. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2010 365 2081-2091; DOI: 10.1098/rstb.2010.0011.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 2141–2145.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Pimm, S.L. 1991. *The balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pinelli, V. 2011. Relación estructura comunitaria, riqueza específica y heterogeneidad espacial en comunidades vegetales de charcos temporales. Tesina de Grado. Facultad de Ciencias. UDELAR
- 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*. DOI: 10.1111/aec.12149.
- Podani J. y Schmera, D. 2006. On dendrogram-based methods of functional diversity. *Oikos* 115: 179–185.
- Polis, G.A., Myers, C.A. y Holt, R. 1989. The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 297-330.
- Poulin, R. y Guégan, J.F. 2000. Nestedness, antinestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *Int. J. Parasitol.* 30: 1147_1152.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L. y Phillips, P.C. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 345-353.
- R Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ramos-Jiliberto, R., Valdovinos, F.S., Moisset de Espanés, P., Flores J.D. 2012. Topological plasticity increases robustness of mutualistic networks. *Journal of Animal Ecology* 81: 896-904.
- Reichardt J, Bornholdt S. 2006. Statistical mechanics of community detection. *Phys. Rev. E Stat. Nonlin. Soft Matter Phys.* 74, 016110. (doi:10.1103/PhysRevE.74.016110)
- Ritchie, M. E. 2010, *Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.

- Romanuk T.N., Vogt R.J., Young A., Tuck C., Carscallen M.W. 2010. Maintenance of Positive Diversity-Stability Relations along a Gradient of Environmental Stress. *PLoS ONE* 5(4): e10378. doi:10.1371/journal.pone.0010378.
- Rooney, N. y McCann, K.S. 2012. Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends Ecol Evol.* 27:40-6.
- Rooney, N., McCann, K. S. and Moore, J. C. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters*, 11: 867–881. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01193.x
- Rosenzweig M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sasaki, T. y Lauenroth, W.K. 2011. Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*. 2011 Jul;166(3):761-8. doi: 10.1007/s00442-011-1916-1. Epub 2011 Jan 29.
- Sauve, A.M.C, Fontaine, C. y Thébault, E.A. 2014. Structure–stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions *Oikos* 123: 378–384.
- Schittko, C., Hawa, M., Wurst, S. 2014. Using a Multi-Trait Approach to manipulate Plant Functional Diversity in a Biodiversity-Ecosystem Function Experiment. *PLoS ONE* 9(6): e99065. doi:10.1371/journal.pone.0099065
- Shipley, B., 2010. From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. Cambridge University Press, Cambridge.
- Solé, R.V. y Bascompte, J. 2006. Self – Organization in Complex Ecosystems. Princeton University Press. Princeton and Oxford.
- Solé, R.V. y Goodwin, B.C. 2000. Signs of Life. Basic Books, New York.
- Solimini, A.G., Bella, V.D. y Bazzanti, M. 2005. Macroinvertebrate size spectra of Mediterranean ponds with differing hydroperiod length. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.*, 15: 601–611. doi: 10.1002/aqc.747
- Soliveres, S., F.T. Maestre, W. Ulrich, P. Manning, S. Boch, M.A. Bowker, D. Prati, M. Delgado Baquerizo, J.L. Quero, I. Schöning, A. Gallardo, W. Weisser, J. Müller, S. A. Socher, M. García-Gómez, V. Ochoa, E.-D. Schulze, M. Fischer y E. Allan. 2015. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains species richness. *Ecology Letters*, doi: 10.1111/ele.12456.
- Stenseth NC, Myrseth A, Ottersen G, Hurrell JW, Chan KS, Lima M. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297:1292–1296.
- Stone, L. y Rogers, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Stouffer, D.B y Bascompte, J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *PNAS* 108: 3648-3652.
- Strona, G. y Fattorini, S. 2014. On the methods to assess significance in nestedness analyses. *Theory Biosci.* 133: 179-186.
- Sutherland, W.J. 2006. *Ecological Census Techniques: A Handbook*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Suweis, S., Jacopo Grilli and Amos Maritan. 2014. Disentangling the effect of hybrid interactions and of the constant effort hypothesis on ecological community stability. *Oikos* 123: 525–532.

- Tang, S., Pawar, S. y Allesina, S. 2014. Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele.12312.
- Thébault, E. y Fontaine, C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329: 853-856.
- Thébault, E. y Loreau, M. 2005. Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *Am. Nat.* 166: E95–E114.
- Thébault, E. y Loreau, M. 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecol. Res.* 21: 17–25. doi:10.1007/s11284-005-0127-9.
- Thibaut, L.M. & Connolly, S.R. 2013. Understanding diversity–stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. *Ecology Letters* 16: 140-150.
- Tilman D., Isbell F., Cowles J.M. 2014 Biodiversity and ecosystem functioning. *Annu Rev Ecol Evol S* 45: 471-493.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455-1474.
- Tilman, D. y Downing, J. A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 67: 363-365.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. En: Ricklefs, R. y Schluter, D. (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*.- The University of Chicago Press. 13-25.
- 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, 1300–1302. (doi:10.1126/science.277.5330.1300).
- Tilman, D., Lehman, C. L. & Bristow, C. E. 1998. Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence. *Am. Nat.* 151, 277–282.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. y Lehman, C. 2001. Diversity and productivity in a long term grassland experiment. *Science* 294, 843 –845. (doi:10.1126/science.1060391).
- Tilman, D., Reich, P.B. y Knops, J.M.H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629–632. (doi:10.1038/nature04742).
- Toju, H., Guimarães, P.R., Olesen, J.M., Thompson, J.N. 2015. Below-ground plant–fungus network topology is not congruent with above-ground plant–animal network topology. *Sci. Adv.* 1, e1500291 <http://advances.sciencemag.org/>
- Toth, L.A. y van der Valk, A. 2012. Predictability of flood pulse driven assembly rules for restoration of a floodplain plant community. *Wetlands Ecology and Management* 20 (1): 59-75.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143: 2270-2279.
- Ulrich, W. y Gotelli, N. 2007a. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos* 116: 2053-2061.
- Ulrich, W. y Gotelli, N. 2007b. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88(7): 1824-1831.

- Ulrich, W., Almeida-Neto, M. y Gotelli, N. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Valdovinos, F.S., Moisset de Espanés, P., Flores, J.D., Ramos-Jiliberto, R. 2013. Adaptive foraging allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. *Oikos* 122 (6): 907-917.
- Valdovinos, F.S., Ramos-Jiliberto, R., Garay-Narváez, L., Urbani, P., Dunne, J.A. 2010. Consequences of adaptive behavior for the structure and dynamics of food webs. *Ecology Letters* 13: 1546-1559.
- Valone, T.J. y Hoffman C.D. 2003. A mechanistic examination of diversity-stability relationships in annual plant communities. *Oikos*. 103: 519–527.
- Vermaat, J.E., Dunne, J.A. y Gilbert, A.J. 2009. Major dimensions in food web structure properties. *Ecology*, 90, 278–28
- Vidal, N. 2007. Dinámica de las interacciones entre zooplancton y peces anuales en ambientes temporales. Tesis de Maestría, PEDECIBA, Montevideo.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. y Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Wardle, D.A. 1999. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 403-407.
- Wauters, N., Wouter, D., Frederik, H., .2015. Habitat association and coexistence of endemic and introduced ant species in the Galápagos Islands *Ecological Entomology* DOI: 10.1111/een.12256
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. y Eriksson O. 1999. Challenging Teophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10(5): 609–620.
- Weiher, E., Keddy, P.A., 1999. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wersal, R.M. y Madsen, J.D. 2011. Influences of water column nutrient loading on growth characteristics of the invasive aquatic macrophyte *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. *Hydrobiologia*, 665:93–105.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28 (4): 453-470.
- Wilbur H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78(8):2279–2302.
- Winemiller, K.O., Fitzgerald, D.B., Bower, L.M y Pianka E.R. 2015. Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters* 18: 737–751.
- Worm, B., Duffy, J.E. 2003 Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol Evol* 18(12): 628-632. (doi:10.1016/j.tree.2003.09.003).
- Wright, D.H.. 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, 41(3), 496–506. <http://doi.org/10.2307/3544109>.
- Yachi, S. y Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem functioning in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 96, 1463–1468.
- Yodzis, P. 1981. The stability of real ecosystems. *Nature* 289, 674 – 676.

You, W., Yu, D., Liu, C., Xie, D. y Xiong, W. 2013. Clonal integration facilitates invasiveness of the alien aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* L. under heterogeneous water availability. *Hydrobiologia* 718:27–39.

Zhang J., Hao, Z., Song, B., Li, B., Wang, X., y Yea, Y. 2009 Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*. Volume 257, Issue 10, Pages 2115–2120.

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

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

Material suplementario

Tabla S1. Listado de las especies o morfoespecies relevadas en todo en período de estudio (2005-2014). Se muestran las familias de cada especie.

<i>Especie</i>	Familia	<i>Especie</i>	Familia
Alga filamentosa	-	<i>Lemna gibba</i>	Lemnaceae
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	Amaranthaceae	<i>Lilaea scilloides</i>	Juncaginaceae
<i>Alternanthera sp</i>	Amaranthaceae	<i>Lilaeopsis attenuata</i>	Apiaceae
<i>Aster squamatus</i>	Asteraceae	<i>Lolium multiflorum</i>	Poaceae
<i>Axonopus affinis</i>	Poaceae	<i>Lotus sp</i>	Fabaceae
<i>Azolla filiculoides</i>	Azollaceae	<i>Ludwigia peploides</i>	Onagraceae
<i>Bacopa monnieri</i>	Scrophulariaceae	<i>Luziola peruviana</i>	Poaceae
<i>Bromus sp</i>	Poaceae	<i>Marsilea ancylopoda</i>	Marsileaceae
<i>Carex sp</i>	Cyperaceae	<i>Mentha aquatica</i>	Lamiaceae
<i>Centella asiatica</i>	Apiaceae	<i>Micranthemum umbrosum</i>	Scrophulariaceae
<i>Chaptalia piloselloides</i>	Asteraceae	<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Haloragaceae
<i>Chara</i>	Characeae	Musgo Filamentoso	-
<i>Cirsium vulgare</i>	Asteraceae	<i>Nothoscordum sp</i>	Alliaceae
<i>Cuphea</i>	Lythraceae	<i>Nymphoides indica</i>	Menyanthaceae
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	<i>Oxalis sp</i>	Oxalidaceae
<i>Cyperus sp</i>	Cyperaceae	<i>Panicum cf helobium</i>	Poaceae
<i>Dichondra microcalyx</i>	Convolvulaceae	<i>Panicum cf milioides</i>	Poaceae
<i>Echinodorus longiscapus</i>	Alismataceae	<i>Panicum sp</i>	Poaceae
<i>Eclipta elliptica</i>	Asteraceae	<i>Panicum sp2</i>	Poaceae
<i>Eleocharis bonariensis</i>	Cyperaceae	<i>Paspalidium paludivagum</i>	Poaceae
<i>Eleocharis montana</i>	Cyperaceae	<i>Paspalum dilatatum</i>	Poaceae
<i>Eleocharis radicans</i>	Cyperaceae	<i>Paspalum modestum</i>	Poaceae
<i>Eleocharis sp</i>	Cyperaceae	<i>Paspalum notatum</i>	Poaceae
<i>Eleocharis sp1</i>	Cyperaceae	<i>Paspalum sp</i>	Poaceae
<i>Eleocharis sp2</i>	Cyperaceae	<i>Paspalum vaginatum</i>	Poaceae
<i>Eleocharis sp3</i>	Cyperaceae	<i>Phyla canescens</i>	Verbenaceae
<i>Eleocharis sp4</i>	Cyperaceae	<i>Picrosia longifolia</i>	Asteraceae
<i>Eleocharis viridans</i>	Cyperaceae	<i>Poa annua</i>	Poaceae
<i>Elodea sp</i>	Hydrocharitaceae	<i>Polygonum acuminatum</i>	Polygonaceae
<i>Enhydra sessilis</i>	Asteraceae	<i>Polygonum hydropiperoides</i>	Polygonaceae
<i>Eragrostis sp</i>	Poaceae	<i>Polygonum punctatum</i>	Polygonaceae
<i>Eryngium echinatum</i>	Apiaceae	<i>Potamogeton sp</i>	Potamogetonaceae
<i>Eryngium horridum</i>	Apiaceae	<i>Potamogeton spirilliformis</i>	Potamogetonaceae
<i>Eryngium nudicaule</i>	Apiaceae	<i>Pratia hederacea</i>	Campanulaceae
<i>Eryngium pandanifolium</i>	Apiaceae	<i>Ranunculus apiifolius</i>	Ranunculaceae

<i>Eryngium serra</i>	Apiaceae	<i>Ranunculus bonariensis</i>	Ranunculaceae
<i>Gamochaeta sp</i>	Asteraceae	<i>Ranunculus flagelliformis</i>	Ranunculaceae
<i>Glyceria multiflora</i>	Poaceae	<i>Relbunium sp</i>	Rubiaceae
<i>Gratiola peruviana</i>	Scrophulariaceae	<i>Selaginella</i>	Selaginellaceae
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	Apiaceae	<i>Senecio selloi</i>	Asteraceae
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	Apiaceae	<i>Setaria geniculata</i>	Poaceae
<i>Hypochoeris radicata</i>	Asteraceae	<i>Solanum glaucophyllum</i>	Solanaceae
<i>Hypochoeris sp</i>	Asteraceae	<i>Soliva macrocephala</i>	Asteraceae
<i>Isoetes sp</i>	Isoetaceae	<i>Sporobolus indicus</i>	Poaceae
<i>Juncus microcephalus</i>	Juncaceae	<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae
<i>Juncus sp</i>	Juncaceae	<i>Stenotaphrum secundatum</i>	Poaceae
<i>Kyllinga odorata</i>	Cyperaceae	<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae
<i>Leersia hexandra</i>	Poaceae	<i>Utricularia sp</i>	Lentibulariaceae

Tabla S2. Charcos que muestreados en cada fecha de muestreo. La columna id corresponde al número con que se identifica cada charco dentro del sistema de estudio.

Id	Set 2005	May 2006	Jun 2006	Jun 2007	Jul 2007	Ago 2007	Ago 2008	Ago 2008	Oct 2008	Jun 20 09	Jul 2009	Oct 2009	Jul 2010	Oct 2010	Ago 2011	Ago 2012	Ago 2013	Set 2014
1	X		X		X	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X
2	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
3	X		X		X	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X
4	X		X		X	X	X			X	X		X		X	X	X	X
5	X		X		X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	
6	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
7	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X		X
8	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
9	X		X		X	X	X	X		X	X		X		X	X	X	X
10	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
11	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	
12		X	X		X	X	X	X			X	X	X		X	X	X	
13	X	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X		X	X	X	
14	X	X	X			X	X	X			X		X		X	X	X	
15	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X		X	X		X
16	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X	X		X	X		X
17	X	X	X		X	X				X	X		X		X	X		
18	X	X	X		X	X	X			X	X		X		X	X	X	
19	X	X	X			X										X		
20	X	X	X			X	X											
21		X	X		X	X		X			X		X		X	X	X	
24		X	X		X	X		X		X	X	X	X		X	X	X	X
25			X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
26			X		X	X		X		X	X	X	X		X	X	X	X
27			X		X	X	X	X		X	X		X		X	X	X	X
28			X					X			X		X			X	X	X
29			X			X	X	X			X		X		X	X	X	X
30			X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
32			X			X		X			X		X			X	X	X
33			X		X	X		X		X	X	X	X			X	X	X
34			X			X		X			X				X			
35			X			X	X	X			X	X	X		X	X	X	X

36	X			X					X	X			X								
38	X		X	X	X				X	X	X		X	X	X						
40	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					X
41	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					X
42	X		X	X	X	X				X	X		X	X							X
43	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
44	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
45	X		X	X	X	X			X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X
46	X		X	X	X																
47	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
48	X		X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
49	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
50	X		X	X	X	X			X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X
51	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
55			X	X	X			X	X				X	X	X	X	X	X	X	X	X
56			X	X	X			X	X				X	X			X				X
60				X	X	X	X		X	X			X							X	X
91				X	X	X			X	X			X			X	X	X	X	X	X
134					X	X			X	X			X			X	X	X	X	X	X
136				X		X	X		X	X			X								
137					X	X			X	X			X					X	X	X	X
666		X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
710			X	X	X									X	X						
10006								X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X
10022			X	X		X			X	X			X		X	X	X	X	X	X	X
10038					X				X	X			X					X			
20136									X									X	X	X	X
21022			X	X		X			X	X			X		X	X	X	X	X	X	X
30136									X									X	X	X	X

Tabla S3. Matriz de especies por rasgos funcionales y estructurales. Se utilizaron 21 caracteres. **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: <1cm²; 2: 2-5cm²; 3: >5cm². **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. **11. Inicio de la floración:** 1: invierno; 2: primavera; 3: verano; 4: otoño. **12. Habilidad de rebrote:** 0: ninguna; 1: moderada; 2: alta. **13. Consistencia del tallo:** 1: herbácea; 2: leñosa. **14. Relación C:N:** 1: baja; 2: media; 3: alta. **15. Tasa potencial de crecimiento:** 1: bajo; 2: medio; 3: alto. **16. Simbiosis para fijación de nitrógeno:** 0: no; 1: sí. **17. Carnívora:** 0: no; 1: sí. **18. Tolerancia anaeróbica:** 0: no; 1: sí. **19. Tolerancia a sequía:** 0: baja; 1: alta. **20. Vía fotosintética:** C3; C4; CAM. **21. Forma de vida de Raunkiaer:** 0:terofita; 1:criptofita; 2:hemicriptofita; 3:camefita; 4:fanerofita.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Alternanthera_philoxeroides</i>	1	1	0	1	2	1	2	6	100	3	2	0	1	2	3	0	0	1	0	C4	3
<i>Alternanthera_sp</i>	1	1	0	1	1	1	2	6	100	3	2	0	1	2	3	0	0	1	0	C4	3
<i>Aster_squamatus</i>	2	5	1	0	3	4	1	100	100	3	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	4
<i>Axonopus_affinis</i>	2	2	0	1	3	1	1	30	100	3	3	0	1	2	2	0	0	0	0	C4	2
<i>Azolla_filiculoides</i>	0	0	0	1	1	1	7	1	3	1	-	0	1	1	3	1	0	1	0	C3	0
<i>Bacopa_monniieri</i>	3	2	0	1	1	1	3	30	100	3	3	0	1	-	-	0	0	1	0	C3	2
<i>Bromus_sp</i>	4	2	0	0	3	3	1	70	70	3	2	0	1	3	3	0	0	0	0	C3	2
<i>Carex_sp</i>	3	3	0	0	3	3	1	60	60	3	2	1	1	3	-	0	0	1	1	C3	2
<i>Centella_asiatca</i>	3	3	0	1	3	1	1	5	100	3	3	2	1	2	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Chaptalia_piloselloides</i>	4	2	0	0	3	2	1	9	9	3	2	0	1	2	-	0	0	0	1	C3	3
<i>Chara</i>	0	0	0	1	0	4	3	2	20	3	-	-	1	-	-	0	0	1	0	C3	3
<i>Cirsium_vulgare</i>	3	5	1	0	3	4	1	100	150	2	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	3

<i>Cuphea</i>	2	3	0	0	2	4	1	50	50	1	3	0	1	-	-	0	0	0	C3	0	
<i>Cynodon_dactylon</i>	2	2	0	1	2	1	1	50	100	3	2	1	1	1	3	0	0	1	1	C4	2
<i>Cyperus_sp</i>	2	2	0	1	3	3	1	50	50	3	3	1	1	-	-	0	0	0	1	-	1
<i>Dichondra_microcalyx</i>	2	2	0	1	2	1	1	5	100	3	1	1	1	2	3	0	0	0	0	C3	2
<i>Echinodorus_longiscapus</i>	2	2	0	1	3	2	5	100	100	3	2	0	1	-	-	0	0	1	0	C3	2
<i>Eclipta_elliptica</i>	2	3	0	0	2	1	1	5	50	3	3	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	2
<i>Eleocharis_bo-riensis</i>	2	2	0	1	0	3	2	50	50	3	2	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_monta-</i>	1	2	0	1	0	3	2	30	30	3	3	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_radicans</i>	2	2	0	1	0	3	2	10	10	3	3	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_sp</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	-	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_sp1</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	-	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_sp2</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	-	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_sp3</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	-	0	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_sp4</i>	2	2	0	1	0	3	2	30	30	3	-	-	1	3	-	0	0	1	0	-	2
<i>Eleocharis_viridans</i>	1	2	0	1	0	3	2	30	30	3	2	0	1	3	-	0	0	1	1	-	2
<i>Elodea_sp</i>	4	4	0	1	2	1	3	0	100	3	2	0	1	3	3	0	0	1	0	C4	2
<i>Enhydra_sessilis</i>	2	2	0	0	2	1	1	10	80	3	3	0	1	-	-	0	0	-	0	C3	2
<i>Eragrostis_sp</i>	1	2	0	0	3	3	1	50	50	3	2	-	1	3	-	0	0	0	1	C4	2
<i>Eryngium_echi-tum</i>	2	5	1	0	3	1	1	10	60	3	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Eryngium_horridum</i>	3	5	1	0	3	2	1	100	100	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Eryngium_nudicaule</i>	2	5	1	0	3	2	1	40	40	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Eryngium_pandanifolium</i>	2	5	1	0	3	2	5	100	100	3	3	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	2
<i>Eryngium_serra</i>	3	5	1	0	3	2	1	100	100	3	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Filamentosa</i>	0	0	0	1	0	1	6	0	-	3	-	0	-	1	3	0	0	1	0	C3	0
<i>Gamochaeta_sp</i>	1	5	1	0	2	2	1	60	60	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Glyceria_multiflora</i>	2	2	0	1	3	4	2	30	70	3	2	1	1	2	3	0	0	1	0	C3	3
<i>Gratiola_peruvia-</i>	1	2	0	0	2	4	1	10	25	3	3	0	1	-	-	0	0	1	0	C3	3
<i>Hydrocotyle_bo-riensis</i>	2	1	0	1	3	1	1	20	100	3	2	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	2
<i>Hydrocotyle_ranunculoides</i>	2	1	0	1	2	1	2	10	100	3	2	1	1	-	-	0	0	1	0	C3	2
<i>Hypochoeris_radicata</i>	3	5	1	0	3	2	1	60	60	3	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Hypochoeris_sp</i>	3	5	1	0	3	2	1	60	60	3	3	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Juncus_microcephalus</i>	2	2	0	0	3	3	1	70	70	3	3	0	1	2	-	0	0	1	0	C3	2
<i>Juncus_sp</i>	2	2	0	0	3	3	1	70	70	3	3	0	1	2	-	0	0	1	0	C3	2
<i>Kyllinga_odorata</i>	2	2	0	0	2	3	1	30	30	3	2	0	1	3	-	0	0	0	0	C4	2
<i>Leersia_hexandra</i>	2	2	0	1	3	1	2	20	100	3	3	1	1	1	3	0	0	1	0	C3	2
<i>Lem-gibba</i>	1	1	0	1	0	1	7	0,4	0,6	1	-	0	1	1	3	0	0	0	0	C3	0
<i>Lilaea_scilloides</i>	3	2	0	0	3	3	2	40	40	1	2	0	1	1	-	0	0	1	0	C3	0
<i>Lilaeopsis_attenuata</i>	2	1	0	1	2	1	3	7	100	1	3	1	1	-	-	0	0	1	0	C3	0
<i>Lotium_multiflorum</i>	3	2	0	1	3	4	1	100	100	1	2	0	1	1	3	0	0	0	0	C3	0
<i>Lotus_sp</i>	1	3	0	0	2	1	1	10	40	3	2	0	1	1	-	1	0	0	0	C3	2
<i>Ludwigia_peplodes</i>	1	2	0	1	2	1	5	80	100	3	2	1	1	-	3	0	0	1	0	C3	2
<i>Luziola_peruvia-</i>	2	2	0	1	3	1	2	20	100	3	3	1	1	1	3	0	0	1	0	C3	2
<i>Marsilea_ancylopoda</i>	0	0	0	1	2	1	4	0	100	3	-	1	1	-	3	0	0	1	0	C3	0
<i>Mentha_aquatica</i>	1	2	0	1	2	4	1	30	70	3	3	1	1	-	3	0	0	1	0	C3	3
<i>Micranthemum_umbrosum</i>	3	2	0	1	2	1	3	0	40	3	3	1	1	-	3	0	0	0	0	C3	0
<i>Musgo_filamentoso</i>	0	0	0	1	0	1	6	0	-	3	-	0	-	1	3	0	0	1	0	C3	0
<i>Myriophyllum_aquaticum</i>	1	2	0	1	2	1	5	15	100	3	3	0	1	-	3	0	0	1	0	C3	2
<i>Nothoscordum_sp</i>	2	1	0	0	3	3	1	30	30	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	1
<i>Nymphoides_indica</i>	2	2	0	1	3	4	5	5	30	3	3	0	1	-	3	0	0	0	0	C3	1
<i>Oxalis_sp</i>	1	1	0	1	2	3	1	10	10	3	1	1	1	-	-	0	0	0	1	C3	1
<i>Panicum_cf_helobium</i>	1	2	0	1	3	1	1	80	80	3	3	1	1	3	-	0	0	0	0	C4	2
<i>Panicum_cf_milioides</i>	2	3	0	1	3	3	1	60	60	3	2	2	1	3	-	0	0	0	0	C4	2
<i>Panicum_sp</i>	-	-	0	1	3	3	1	60	60	3	-	-	1	-	-	0	0	0	1	C4	2
<i>Panicum_sp2</i>	-	-	0	1	3	3	1	60	60	3	-	-	1	-	-	0	0	0	1	C4	2
<i>Paspalidium_paludivagum</i>	2	2	0	1	3	1	1	60	60	3	3	1	1	3	-	0	0	0	0	-	2
<i>Paspalum_dilatatum</i>	2	2	0	0	3	3	1	40	40	3	3	0	1	2	2	0	0	1	0	C4	2
<i>Paspalum_notatum</i>	2	2	0	1	3	1	1	10	20	3	2	0	1	2	3	0	0	0	1	C4	2
<i>Paspalum_sp</i>	2	2	0	1	3	1	1	10	20	3	-	-	1	2	-	0	0	-	-	C4	2
<i>Paspalum_vagi-tum</i>	2	2	0	1	2	1	1	10	20	3	3	0	1	1	2	0	0	1	0	C4	2
<i>Phyla_canescens</i>	2	1	0	1	2	1	1	10	100	3	3	0	1	-	3	0	0	0	0	C3	2
<i>Picrosia_longifolia</i>	4	5	1	0	3	4	1	60	60	3	2	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	3
<i>Poa_annua</i>	2	2	0	0	2	4	1	30	30	1	4	0	1	1	3	0	0	0	0	C3	2
<i>Polygonum_acumi-tum</i>	2	3	0	0	3	4	5	100	100	3	4	0	1	-	1	0	0	1	0	C3	4
<i>Polygonum_hydropiperoides</i>	2	3	0	0	3	4	5	100	100	3	2	0	1	-	1	0	0	1	0	C3	4
<i>Polygonum_punctatum</i>	2	3	0	0	2	4	5	100	100	3	3	0	1	-	2	0	0	1	0	C3	4
<i>Potamogeton_sp</i>	2	2	0	1	2	1	3	0	100	3	2	-	1	-	-	0	0	1	0	C3	1
<i>Potamogeton_spirilliformis</i>	2	2	0	1	2	1	3	0	100	3	2	-	1	-	3	0	0	1	0	C3	1

<i>Pratia_hederacea</i>	1	2	0	1	1	1	1	20	20	3	3	1	1	-	-	0	0	0	0	C3	2
<i>Ranunculus_apiifolius</i>	1	3	0	0	3	4	3	60	60	1	1	0	1	3	3	0	0	1	0	C3	0
<i>Ranunculus_bo-riensis</i>	1	3	0	0	2	4	2	35	35	1	2	0	1	-	-	0	0	-	0	C3	0
<i>Ranunculus_flagelliformis</i>	1	2	0	1	2	1	3	5	50	3	1	0	1	-	3	0	0	1	0	C3	2
<i>Relbunium_sp</i>	2	1	0	0	2	1	1	30	60	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	2
<i>Selaginella</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	30	3	-	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	2
<i>Senecio_selloi</i>	2	5	1	0	3	4	1	80	80	1	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C3	0
<i>Setaria_geniculata</i>	2	2	0	0	3	3	1	90	90	3	2	0	1	-	-	0	0	0	1	C4	2
<i>Solanum_glaucophyllum</i>	4	1	0	0	3	4	1	100	100	3	3	0	2	3	-	0	0	0	0	C3	4
<i>Soliva_macrocephala</i>	3	5	2	0	2	2	1	10	10	1	2	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	0
<i>Sporobolus_indicus</i>	1	2	0	0	3	3	1	100	100	3	2	0	1	-	3	0	0	0	1	C4	2
<i>Stellaria_media</i>	1	3	0	0	2	1	1	15	25	1	1	0	1	-	-	0	0	0	0	C3	0
<i>Stenotaphrum_secundatum</i>	2	3	0	1	2	1	1	10	100	3	2	0	1	2	3	0	0	0	0	C4	2
<i>Trifolium_repens</i>	2	3	0	1	2	1	1	15	100	3	2	0	1	1	2	1	0	1	0	C3	2
<i>Utricularia_sp</i>	2	5	1	1	1	1	7	15	20	3	2	1	1	-	-	0	1	1	0	C3	0

ANÁLISIS EXPLORATORIO DE LOS GRUPOS DE VARIABLES

A continuación se muestran los análisis exploratorios de las variables dentro de cada grupo (ambientales, diversidad más biomasa, estructura y estabilidad). Con algunas excepciones, la distribución de las variables fue aproximadamente normal (Figuras 1-4). Se rechazó la H0 de normalidad en el test de Shapiro-Wilk en muchas de las variables (p -valor $< 0,5$), pero generalmente los desvíos de la normalidad se vieron fuertemente influenciados por valores atípicos, que fueron distintos en cada variable. Los gráficos de dispersión sugirieron una relación lineal entre los pares de variables más correlacionados, y no mostraron tendencias claras entre el resto de las variables. Con cada grupo de variables se realizó, además, un análisis de componentes principales (ACP), para estudiar la relación entre las variables consideradas y la dimensionalidad del conjunto.

Variables ambientales

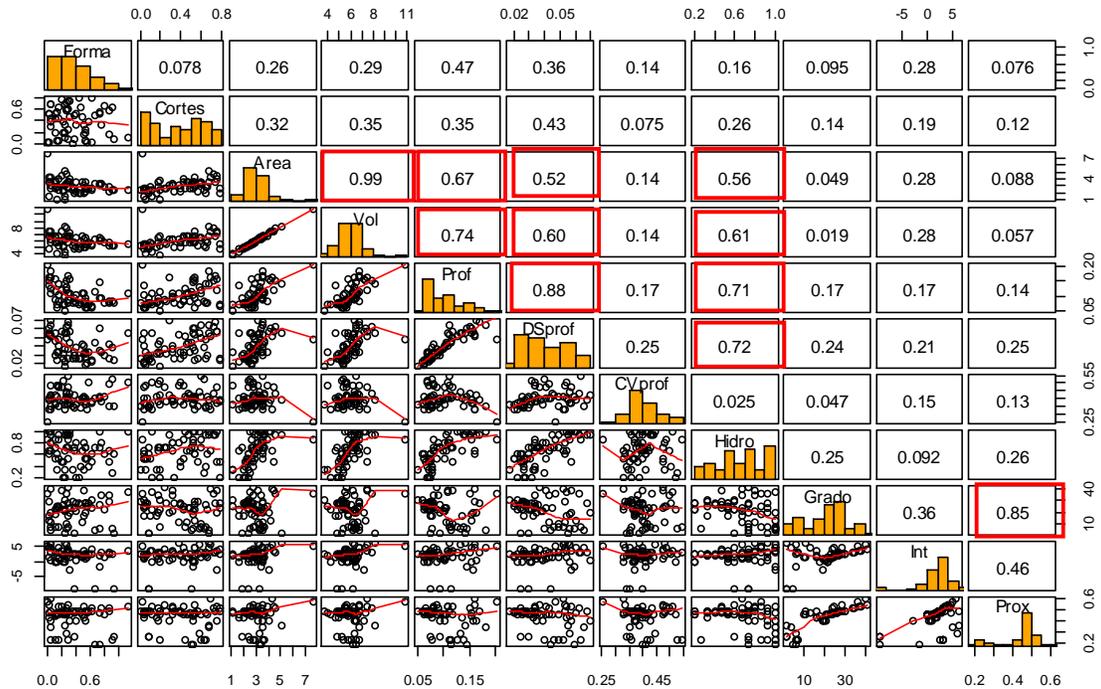


Figura S1. Análisis exploratorio de las variables ambientales: Lac, lacunaridad, en escala logarítmica en base 10; Cortes, densidad lineal de cortes; Área, área del charco en m^2 , en escala logarítmica en base 10; Vol: volumen del charco en m^3 y en escala logarítmica en base 10; Prof, profundidad media del charco, en m; DS.prof, desvío estándar de la profundidad; CV.prof, coeficiente de variación de la profundidad; Hidro, hidroperíodo; Grado, grado; Int, intermediación, en escala logarítmica en base 10; Prox, proximidad. En el triángulo superior se muestran las correlaciones de Pearson entre los pares de variables, los valores enmarcados en rojo son correlaciones mayores a 0,5. Los gráficos de la diagonal corresponden a los histogramas de cada variable y en el triángulo inferior del panel se observan los diagramas de dispersión entre pares de variables, con el ajuste de la curva loess.

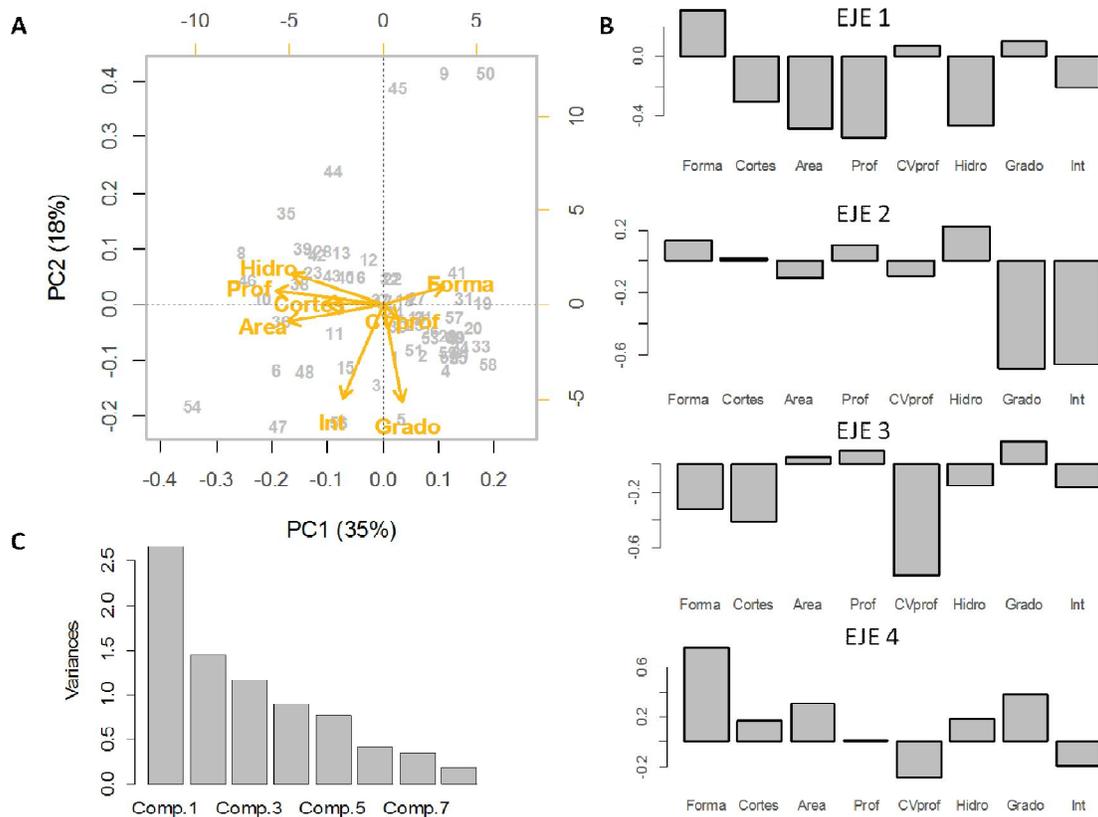


Figura S2. ACP de las variables ambientales. Para el análisis se tuvieron en cuenta las mismas variables que en los análisis posteriores: Forma: índice de forma (diámetro mayor/diámetro menor), Área: área del charco tomado como una elipse, Prof: profundidad media del charco, CV.Prof: coeficiente de variación en la profundidad del charco, Cortes: densidad lineal de montículos, Hidro: hidoperíodo, Grado e Int: intermediación. **A.** Relación entre las variables en los dos primeros ejes del ACP. **B.** Contribución relativa de las variables a los cuatro primeros ejes. **C.** Varianza explicada por los componentes. Los cuatro primeros ejes explican casi un 80% de la variabilidad total en las métricas ambientales.

Variables de diversidad y biomasa

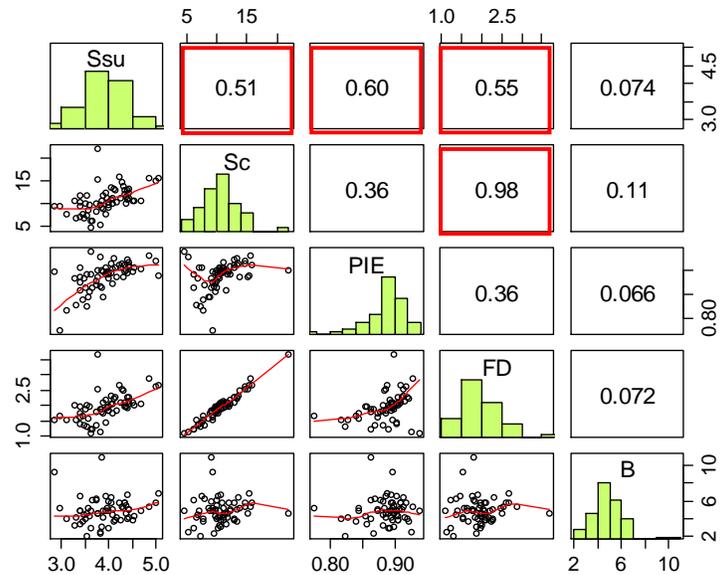


Figura S3. Análisis exploratorio de las variables de diversidad y biomasa, basado en los valores promedio de todos los muestreos para cada comunidad. Ssu: riqueza de la unidad muestral; Sc: riqueza del charco; PIE: equitatividad; FD: diversidad funcional a nivel comunitario; y B: biomasa promedio del charco. En el triángulo superior se muestran las correlaciones de Pearson entre los pares de variables; las correlaciones mayores a 0,5 están enmarcadas en rojo. Los gráficos de la diagonal corresponden a los histogramas de cada variable y en el triángulo inferior del panel se observan los diagramas de dispersión entre pares de variables, con el ajuste de la curva loess.

Variables de estructura

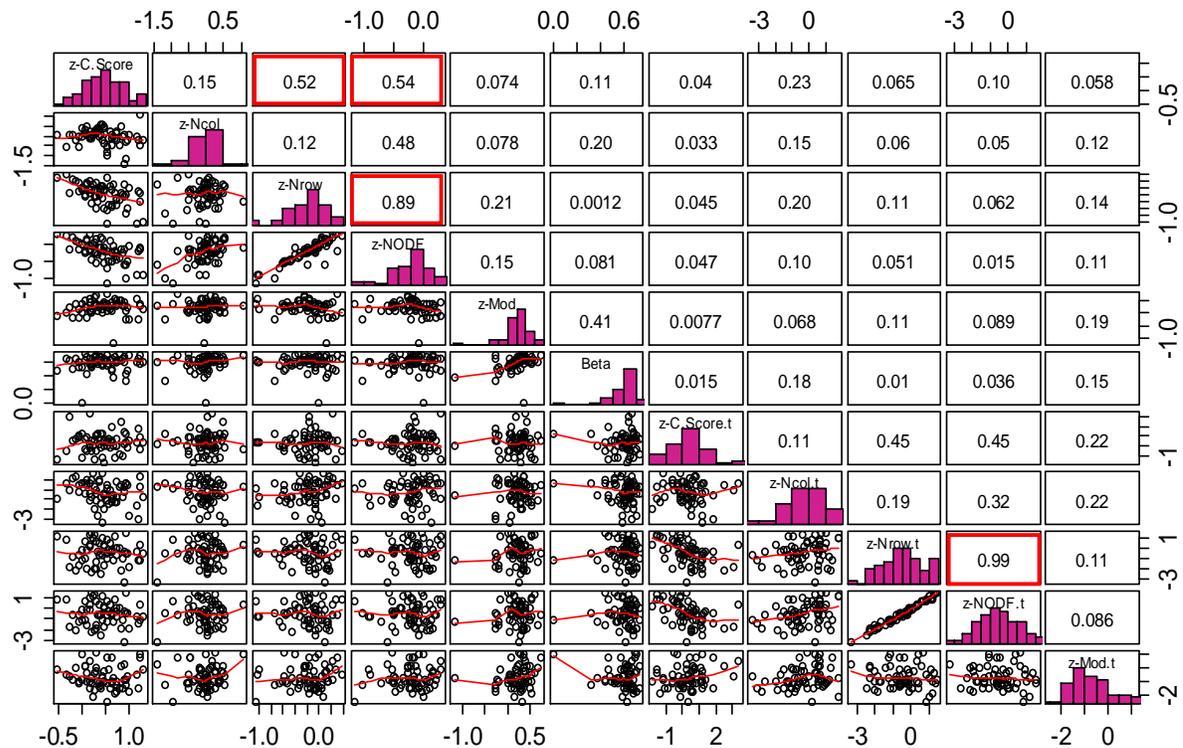


Figura S4. Análisis exploratorio de las variables de estructura. Las variables de estructuración espacial son Z-C.Score, co-ocurrencia negativa; anidamiento entre columnas, entre filas y total, z-Nrow, z-Ncol y z-NODF respectivamente; modularidad, Mod; y la disimilitud de Jaccard entre unidades muestrales dentro del charco, Beta. Z-C.Score.t, z-Ncol.t, z-Nrow.t, z-NODF.t y z-Mod.t son los respectivos índices de estructuración temporal. En el triángulo superior se muestran las correlaciones de Pearson entre los pares de variables; las correlaciones mayores a 0,5 están enmarcadas en rojo. Los gráficos de la diagonal corresponden a los histogramas de cada variable y en el triángulo inferior del panel se observan los diagramas de dispersión entre pares de variables, con el ajuste de la curva loess.

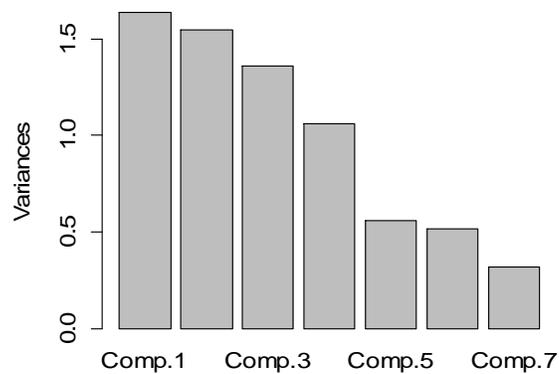


Figura S5. Histograma de la varianza explicada en el ACP de las variables de estructura.

Tabla S4. Cargas de los componentes del ACP de las variables de estructura.

	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7
z.C.Score	0,6	0,2	0,27	0,02	0,47	-0,33	-0,43
z.NODF	-0,6	-0,06	-0,35	-0,21	0,35	-0,21	-0,55
z.Mod	0,36	0,06	-0,62	0,27	-0,35	0,28	-0,45
Beta	0,3	0	-0,6	-0,47	0,26	-0,2	0,47
z.C.Score.t	-0,12	0,66	-0,02	-0,1	-0,49	-0,54	0
z.NODF.t	0,06	-0,62	-0,08	0,37	-0,2	-0,65	0,04
z.Mod.t	-0,18	0,36	-0,23	0,72	0,42	-0,03	0,3

Variables de estabilidad

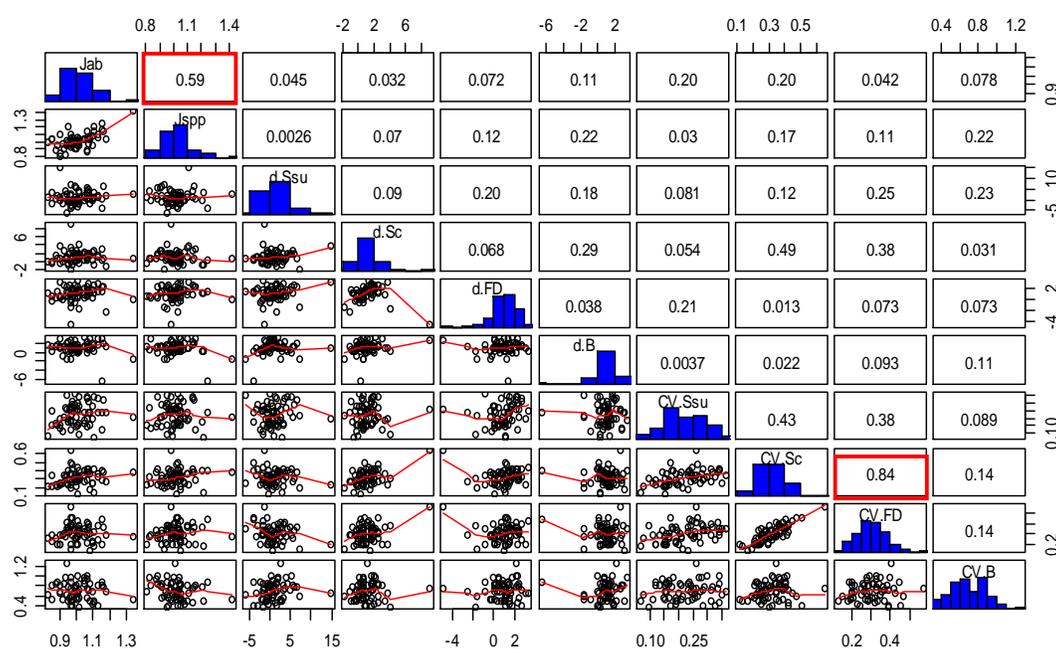


Figura S6. Análisis exploratorio de las variables de estabilidad. Jspp, índice de disimilitud de Jaccard entre años en la matriz de presencia-ausencia; Jab, índice de disimilitud de Jaccard entre años en la matriz de abundancias; d.Ssu, diferencia entre la riqueza promedio de las unidades muestrales entre años consecutivos; d.Sc, diferencia entre la riqueza de la comunidad entre años consecutivos; d.FD, diferencia entre la diversidad funcional entre años consecutivos; d.B, diferencia entre la biomasa de años consecutivos; CV.Ssu, coeficiente de variación en la riqueza promedio de las unidades muestrales en todo el período; CV.Sc, coeficiente de variación en la riqueza de las comunidades en todo el período; CV.FD, coeficiente de variación en la diversidad funcional en todo el período; y CV.B, coeficiente de variación en la biomasa en todo el período. En el triángulo superior se muestran las correlaciones de Pearson entre los pares de variables. Enmarcadas en rojo se muestran las

correlaciones mayores a 0,5. En la diagonal, los histogramas correspondientes a cada variable, y en el triángulo inferior los diagramas de dispersión entre pares de variables, con el ajuste de la curva loess.

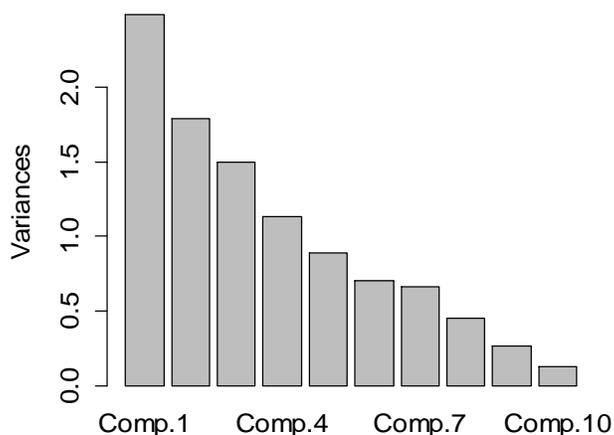
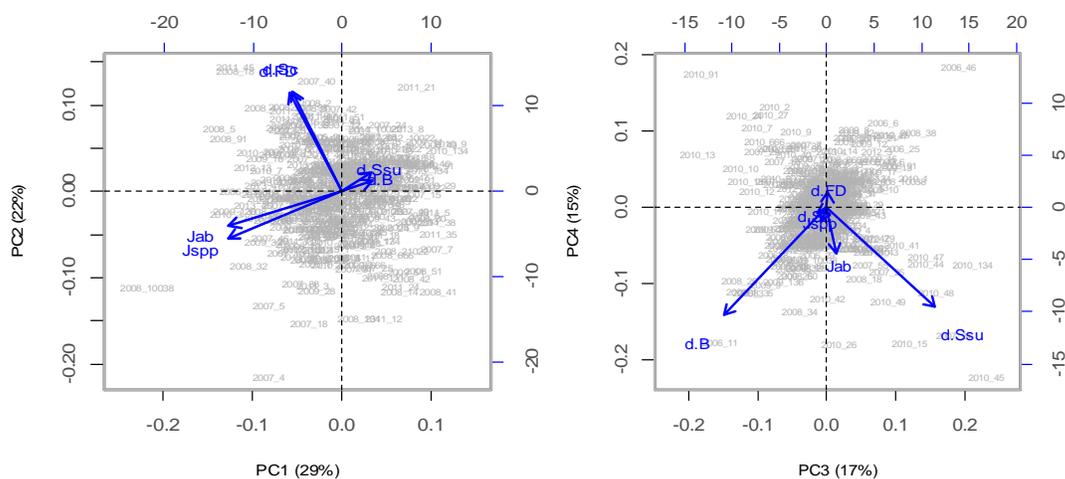


Figura S7. Histograma de la varianza explicada en el ACP de las variables de estabilidad agregadas (61 observaciones).

Tabla S5. Cargas de los componentes del ACP con las variables de estabilidad agregadas.

	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6	Comp.7	Comp.8	Comp.9	Comp.10
Jab	0,217	-0,493	0,253	-0,265	-0,226	-0,234	0,25	0,486	-0,386	0,149
Jsp	0,176	-0,584	0,138	-0,236	-0,131	0,194	0,11	-0,485	0,499	-0,043
d.Ssu	-0,079	0,134	0,617	-0,14	-0,27	-0,085	-0,603	-0,279	-0,222	0,066
d.Sc	0,338	0,31	0,004	-0,528	0,051	0,259	-0,256	0,449	0,407	0,093
d.FD	0,023	-0,093	0,522	0,272	0,521	0,574	0,115	0,133	-0,112	0,03
d.B	-0,025	0,404	0,255	-0,471	0,266	-0,239	0,559	-0,32	-0,082	0,018
CV.Ssu	0,364	-0,011	0,264	0,368	0,306	-0,632	-0,096	0,085	0,391	0,006
CV.Sc	0,593	0,078	-0,07	0,008	-0,029	0,088	-0,037	-0,127	-0,314	-0,715
CV.FD	0,556	0,1	-0,21	0,143	-0,016	0,121	-0,004	-0,306	-0,243	0,671
CV.B	0,088	0,338	0,284	0,352	-0,648	0,156	0,4	0,11	0,239	-0,014



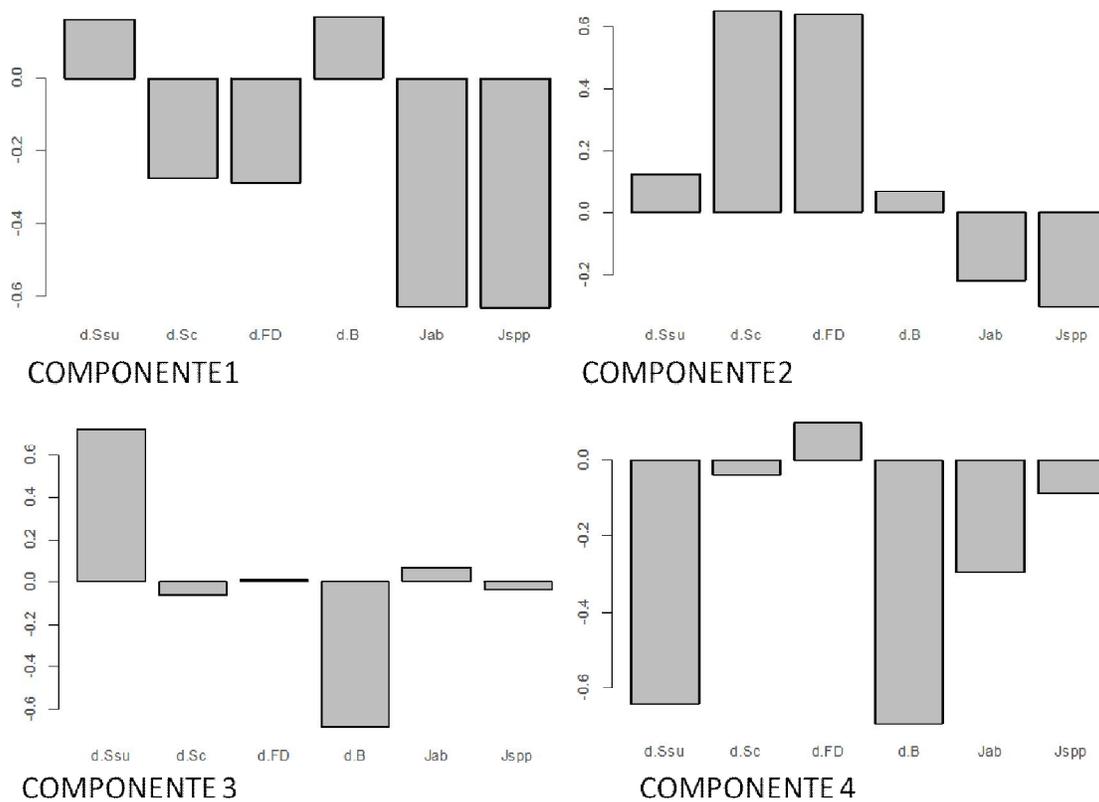


Figura S8. ACP de las variables de estabilidad en base a la matriz desagregada. Arriba a la izquierda se muestran los ejes 1 y 2 y a la derecha se muestran los ejes 3 y 4. Los histogramas representan la carga de los componentes 1 al 4.

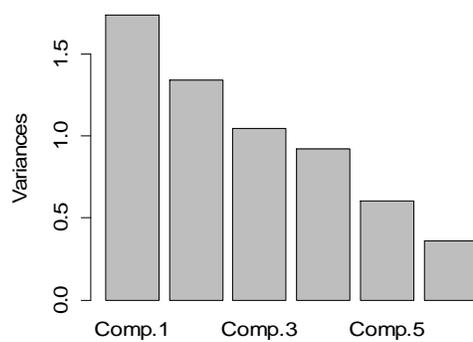


Figura S9. Histograma de la varianza explicada en el ACP de las variables de estabilidad con la matriz desagregada (471 observaciones).

Tabla S6. Cargas de los componentes del ACP de las variables de estabilidad desagregadas.

	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.4	Comp.5	Comp.6
d.Ssu	0,16	0,12	0,72	-0,64	0,05	0,15

d.Sc	-0,27	0,65	-0,07	-0,04	-0,69	0,13
d.FD	-0,29	0,64	0,01	0,1	0,7	-0,07
d.B	0,17	0,07	-0,69	-0,69	0,11	0,04
Jab	-0,63	-0,22	0,06	-0,3	-0,08	-0,68
Jsp	-0,63	-0,3	-0,04	-0,09	0,1	0,7

Relación estabilidad-diversidad-estructura-ambiente

Test de mantel globales

Tabla S7. Test de Mantel simples globales. Se muestran las correlaciones (r) y su probabilidad asociada (p) entre pares de matrices de distancias euclidianas de los grupos de variables: EST, variables de estabilidad, DIV, variables de biodiversidad, AMB, variables ambientales y COEX, variables de estructura.

Test de Mantel simples	r	p
EST ~ DIV	0,24	0,001
EST ~ COEX	0,22	0,02
EST ~ AMB	0,13	0,08
COEX ~ DIV	0,41	0,0002
COEX ~ AMB	0,30	0,0006
DIV ~ AMB	0,31	0,0004

Tabla S8. Test de Mantel parciales globales. Se muestran las correlaciones (r) y su probabilidad asociada (p) entre pares de matrices de distancias euclidianas de los grupos de variables, dando cuenta de la variabilidad asociada a la tercer matriz de distancias: EST, variables de estabilidad, DIV, variables de biodiversidad, AMB, variables ambientales y COEX, variables de estructura.

Test de Mantel parciales	r	p
EST ~ DIV COEX	0,16	0,03
EST ~ COEX DIV	0,14	0,07
EST ~ DIV AMB	0,21	0,01
EST ~ AMB DIV	0,06	0,2
EST ~ COEX AMB	0,19	0,03
EST ~ AMB COEX	0,07	0,2
DIV ~ COEX AMB	0,35	0,0001

Test de Mantel por variable de estabilidad

Se destacaron la correlación entre las distancias entre charcos en diversidad y las distancias en los índices de Jaccard entre años con especies (Jspp, r = 0,24) y abundancias (Jab, r = 0,23) y las distancias en el cambio en la riqueza promedio a escala de unidad muestral (d.Ssu, r =

0,17). Las variables de estabilidad asociadas a las biomasa estuvieron correlacionadas con el ambiente. Las únicas variables de estabilidad correlacionadas con la estructura fueron Jspp y Jab.

Tabla S9. Correlaciones simples entre las variables de estructura tomadas de a una y las matrices de distancias entre comunidades en base a las variables ambientales, de diversidad y estructura. Las correlaciones (r) fueron calculadas con el test de Mantel, y la probabilidad asociada (p) se basa en 5000 permutaciones. Se resaltan en naranja y negrita los valores significativos ($\alpha \leq 0,05$), y en negrita los valores marginalmente significativos ($\alpha \leq 0,1$).

	AMBIENTE		DIVERSIDAD		ESTRUCTURA	
	r	p	r	p	r	p
Jab	0,1	0,1	0,23	0,01	0,39	0,0002
Jspp	0,09	0,13	0,24	0,01	0,22	0,02
d.Ssu	0,04	0,25	0,17	0,04	0,07	0,2
d.Sc	0,05	0,23	0,11	0,12	0,02	0,34
d.FD	0,07	0,18	0,06	0,19	0,09	0,13
d.B	0,13	0,08.	0,12	0,09.	0,09	0,14
CV.Ssu	-0,07	0,87	0,02	0,35	0,06	0,16
CV.Sc	-0,01	0,53	0,03	0,29	-0,02	0,58
CV.FD	-0,02	0,56	0,08	0,13	-0,05	0,72
CV.B	0,09	0,09.	-0,12	0,99	-0,07	0,83

Modelos lineales: parámetros

Tabla S10. Relación estabilidad-diversidad, ambiente y estructura. En la primer columna se muestran las diez variables de estabilidad, variables de respuesta en los modelos lineales. Para cada predictor considerado en el modelo, se muestran el valor estimado (estimador), su error estándar, el t-valor y el p-valor asociados. Los asteriscos a la derecha representan el rango de valores dentro del cual se ubicó el p-valor de cada parámetro, según el siguiente código: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘**’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1, y n.s: parámetro no significativo.

	Predictor	Estimador	E.E.	t-valor	p-valor	
log.Jab	Intercepto	-0,001	0,01	-0,116	0,908	n.s.
	PIE	-0,039	0,016	-2,428	0,019	*
	PIE ²	-0,016	0,006	-2,884	0,006	**
	Cortes	0,026	0,011	2,411	0,019	*
	Hidroperíodo	-0,03	0,009	-3,335	0,002	**
	C.Score	-0,02	0,009	-2,322	0,024	*
	Beta	0,064	0,021	3,06	0,003	**
	Beta ²	0,025	0,005	4,686	< 0,001	***

log.Jspp	Intercepto	0,041	0,016	2,617	0,011	*
	Cortes ²	-0,03	0,013	-2,392	0,02	*
	Area	0,04	0,017	2,348	0,023	*
	Hidroperíodo	-0,052	0,013	-3,881	< 0,001	***
	Grado	0,022	0,011	2,047	0,046	*
	Mod	0,043	0,016	2,732	0,008	*
	Beta	-0,048	0,012	-3,913	< 0,001	***
d.Ssu	Intercepto	0,506	0,425	1,189	0,24	n.s.
	Ssu	1,232	0,373	3,299	0,002	**
	PIE ²	0,683	0,274	2,497	0,016	*
	Area ²	-0,502	0,196	-2,568	0,013	*
	Hidroperíodo	1,412	0,536	2,633	0,011	*
	Grado	-0,84	0,39	-2,155	0,036	*
	Intermediac.	1,062	0,365	2,912	0,005	**
d.Sc	C.Score.t ²	0,414	0,205	2,019	0,049	*
	Mod.t	1,595	0,561	2,841	0,006	**
	Intercepto	1,343	0,301	4,465	< 0,001	***
	PIE	0,811	0,251	3,239	0,002	**
	Cortes2	-0,605	0,204	-2,965	0,005	**
	Hidroperíodo2	0,722	0,17	4,241	< 0,001	***
	C.score	0,345	0,172	2,003	0,05	.
d.FD	Beta	-1,12	0,397	-2,817	0,007	**
	Beta2	-0,318	0,103	-3,081	0,003	**
	Intercepto	0,575	0,235	2,443	0,018	*
	B	-0,42	0,175	-2,399	0,02	*
	B ²	0,184	0,072	2,541	0,014	*
	CVprof	0,289	0,15	1,923	0,06	.
	Hidroperíodo	0,479	0,161	2,98	0,004	**
d.B	Hidroperíodo2	-0,476	0,2	-2,374	0,021	*
	Beta	0,376	0,156	2,405	0,02	*
	C.Score.t ²	0,182	0,086	2,105	0,04	*
	Mot.t ²	0,464	0,16	2,901	0,005	**
	Intercepto	1,225	0,225	5,453	< 0,001	***
	Ssu	0,903	0,203	4,452	< 0,001	***
	Ssu ²	-0,576	0,116	-4,972	< 0,001	***
CV.Ssu	PIE	-0,779	0,274	-2,842	0,006	**
	Cortes	-0,338	0,179	-1,889	0,064	.
	Prof.media	0,441	0,163	2,697	0,009	**
	C.Score ²	0,291	0,126	2,321	0,024	*
	Mod	0,394	0,216	1,828	0,073	.
	Intercepto	0,215	0,016	13,515	< 0,001	***
	Cortes ²	-0,027	0,01	-2,705	0,009	**
	Hidroperíodo2	0,019	0,008	2,545	0,014	*
	Grado ²	0,014	0,007	1,924	0,059	.

CV.Sc	C.Score.t	-0,03	0,008	-3,624	0,001	***
	Intercepto	0,293	0,017	17,381	< 0,001	***
	Forma ²	0,016	0,007	2,442	0,018	*
	Cortes ²	-0,04	0,011	-3,728	< 0,001	***
	Hidroperíodo	0,029	0,009	3,024	0,004	**
	Hidroperíodo2	0,059	0,009	6,384	< 0,001	***
	Beta	-0,044	0,014	-3,081	0,003	**
	Beta ²	-0,008	0,004	-1,921	0,06	.
CV.FD	Intercepto	0,273	0,016	16,829	< 0,001	***
	FD	-0,041	0,009	-4,419	< 0,001	***
	Forma ²	0,02	0,006	3,205	0,002	**
	Cortes ²	-0,032	0,01	-3,266	0,002	**
	Hidroperíodo2	0,045	0,008	5,419	< 0,001	***
	NODF.t	-0,02	0,008	-2,403	0,02	*
	Mod.t	-0,039	0,01	-3,916	< 0,001	***
CV.B	Intercepto	0,778	0,026	29,859	< 0,001	***
	B	0,078	0,019	4,082	< 0,001	***
	Area ²	-0,022	0,007	-3,11	0,003	**
	Prof.media	0,053	0,021	2,547	0,014	*
	Intermediac.	0,054	0,019	2,894	0,005	**
	C.score.t ²	-0,021	0,011	-1,911	0,061	.
	Mod.t ²	-0,042	0,014	-2,987	0,004	**

Relación diversidad y biomasa - ambiente

Tabla S11. Relación diversidad y biomasa-ambiente. En la primer columna se muestran las cuatro variables de diversidad y la biomasa, variables de respuesta en este conjunto de modelos lineales. Para cada predictor considerado en el modelo, se muestran el valor estimado (estimador), su error estándar, el t-valor y el p-valor asociados. Los asteriscos a la derecha representan el rango de valores dentro del cual se ubicó el p-valor de cada parámetro, según el siguiente código: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '.' 1, y n.s: parámetro no significativo.

	Predictor	Estimador	E.E.	t-valor	p-valor	
Ssu	Intercepto	4,214	0,088	47,897	< 0,001	***
	Forma	-0,092	0,055	-1,675	0,1	.
	Cortes	0,155	0,055	2,835	0,01	**
	Area ²	-0,04	0,02	-1,981	0,05	*
	Hidropríodo ²	-0,11	0,05	-2,21	0,03	*
	Grado ²	-0,128	0,05	-2,578	0,01	**
log.Sc	Intercepto	1,026	0,011	91,003	< 0,001	***
	Cortes	0,046	0,012	3,765	< 0,001	***
	Area	0,081	0,014	5,667	< 0,001	***

	Area ²	-0,017	0,005	-3,508	< 0,001	***
asen.raíz.PIE	Intercepto	1,229	0,004	293,547	< 0,001	***
	Forma	-0,012	0,004	-2,828	0,01	**
	Cortes	0,026	0,004	5,788	< 0,001	***
log.FD	Area	-0,026	0,005	-5,678	< 0,001	***
	Intercepto	0,29	0,01	29,028	< 0,001	***
	Cortes	0,035	0,011	3,239	0,01	**
	Area	0,061	0,013	4,792	< 0,001	***
log.B	Area ²	-0,014	0,004	-3,15	0,01	**
	Intercepto	0,741	0,025	29,326	< 0,001	***
	Forma	0,044	0,017	2,646	0,01	**
	Cortes ²	-0,035	0,018	-1,971	0,05	*
	Prof.media	0,1	0,024	4,19	< 0,001	***
	Hidropériodo	-0,048	0,022	-2,239	0,03	*
	Grado	-0,05	0,014	-3,501	< 0,001	***
	Grado ²	-0,034	0,014	-2,37	0,02	*

Relación estructura-ambiente

Tabla S12. Relación estructura-ambiente. En la primer columna se muestran las siete variables de estructura, variables de respuesta en este conjunto de modelos lineales. Para cada predictor considerado en el modelo, se muestran el valor estimado (estimador), su error estándar, el t-valor y el p-valor asociados. Los asteriscos a la derecha representan el rango de valores dentro del cual se ubicó el p-valor de cada parámetro, según el siguiente código: 0 ‘****’ 0,001 ‘***’ 0,01 ‘**’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘ ’ 1, y n.s: parámetro no significativo.

	Predictor	Estimador	E.E.	t-valor	p-valor	
z.C.Score	Intercepto	-0,525	0,196	-2,683	0,01	**
	Area	0,252	0,125	2,019	0,05	*
	Hidropériodo ²	0,293	0,112	2,623	0,01	**
	Grado ²	0,24	0,113	2,129	0,04	*
z.NODF	Intercepto	0	0,128	0	1	n.s.
z.Mod	Intercepto	-0,057	0,079	-0,716	0,48	n.s.
	Cortes	0,328	0,082	3,993	< 0,001	***
	Area	-0,931	0,102	-9,117	< 0,001	***
	Prof.media	0,45	0,105	4,304	< 0,001	***
	CV.prof	0,319	0,078	4,08	< 0,001	***
	Intermediación ²	0,058	0,028	2,084	0,04	*
Beta	Intercepto	0,329	0,144	2,286	0,03	*
	Cortes	0,389	0,114	3,418	0,001	***
	Prof.media	0,395	0,142	2,776	0,007	**
	Prof.media ²	-0,334	0,102	-3,289	0,002	**

z.C.Score.t	Intercepto	-0,03	0,154	-0,193	0,85	n.s.
	Area	0,297	0,149	1,998	0,05	*
	Area ²	-0,188	0,074	-2,532	0,01	**
	CV.prof	-0,291	0,166	-1,755	0,09	.
	CV.prof ²	0,219	0,123	1,776	0,08	.
	Grado	0,246	0,126	1,949	0,06	.
z.NODF.t	Intercepto	0,239	0,161	1,479	0,15	n.s.
	Area	-0,289	0,123	-2,341	0,02	*
	Grado ²	-0,243	0,114	-2,137	0,04	*
z.Mod.t	Intercepto	-0,432	0,127	-3,412	0,001	***
	Forma ²	0,135	0,056	2,388	0,02	*
	Prof.media	0,243	0,105	2,305	0,03	*
	Hidroperiodo	-0,927	0,112	-8,247	< 0,001	***
	Hidroperíodo ²	0,163	0,073	2,238	0,03	*
	Grado	0,149	0,075	1,992	0,05	*
	Grado ²	0,141	0,073	1,932	0,06	.

Modelos lineales: figuras

Relación estabilidad-diversidad, ambiente y estructura

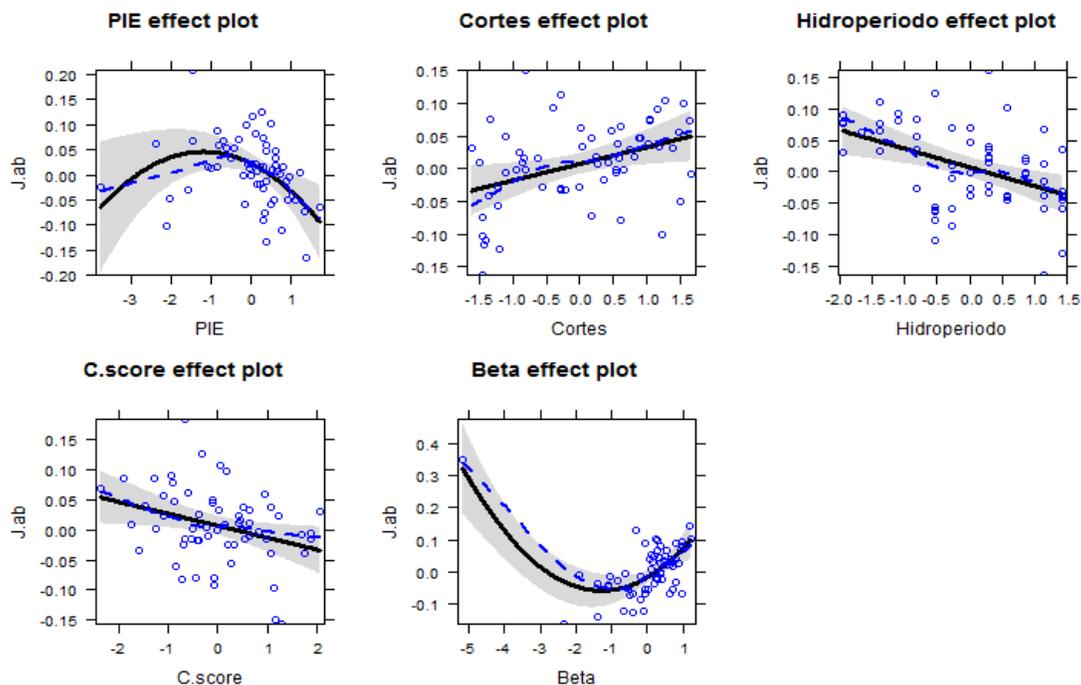


Figura S10. Relación entre el recambio interanual de especies teniendo en cuenta las abundancias (J.ab, en escala log) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

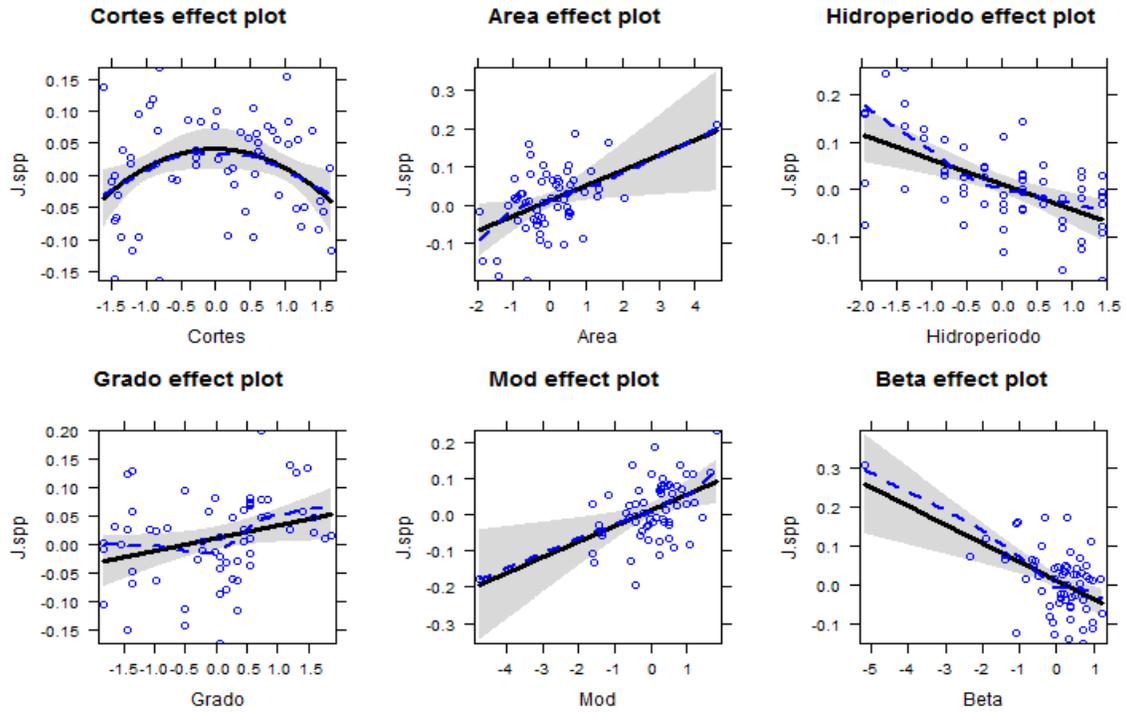


Figura S11. Relación entre el recambio interanual de (J.spp), en escala log y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Las variables independientes fueron z-estandarizadas.

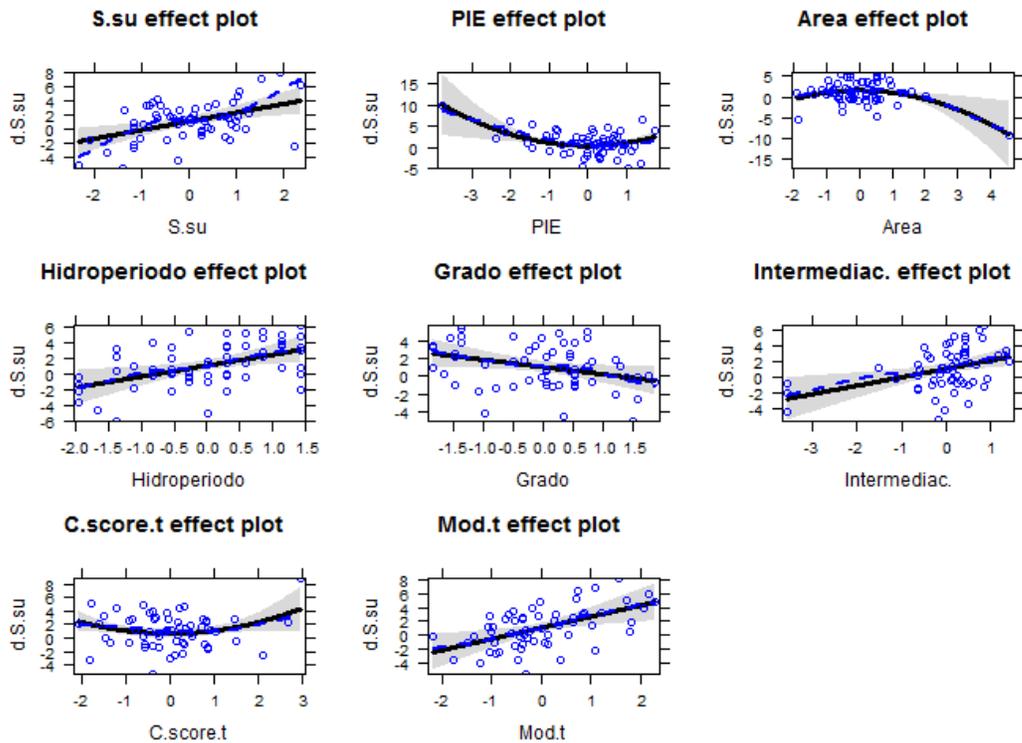


Figura S12. Relación entre el cambio anual en la riqueza promedio de la unidad muestral (d.S.su) y las

variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

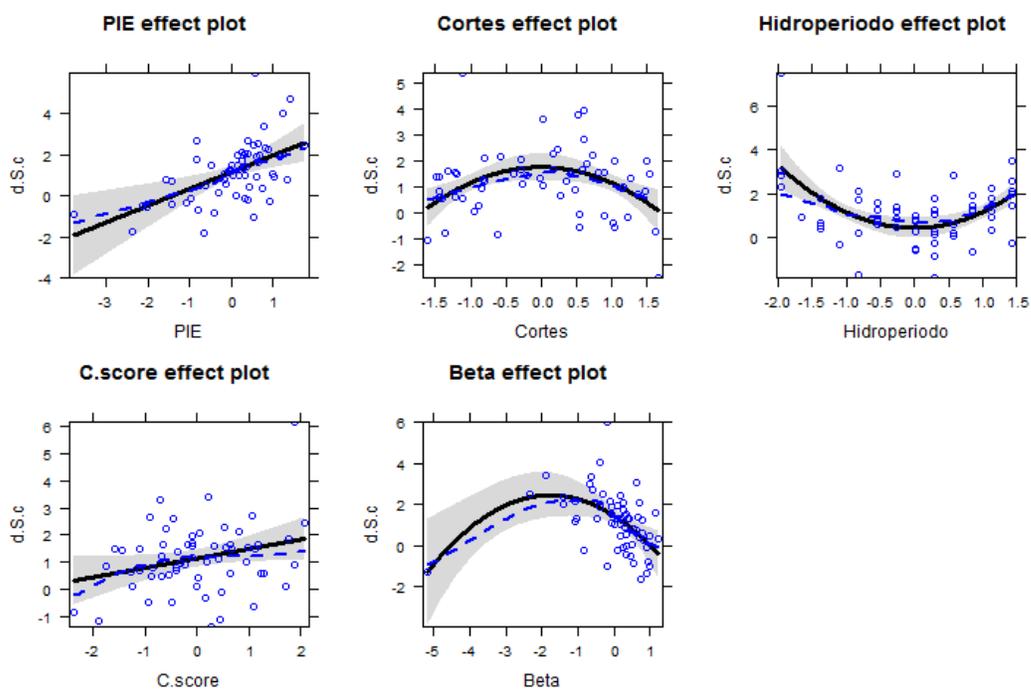


Figura S13. Relación entre el cambio anual en la riqueza de la comunidad (d.Sc) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

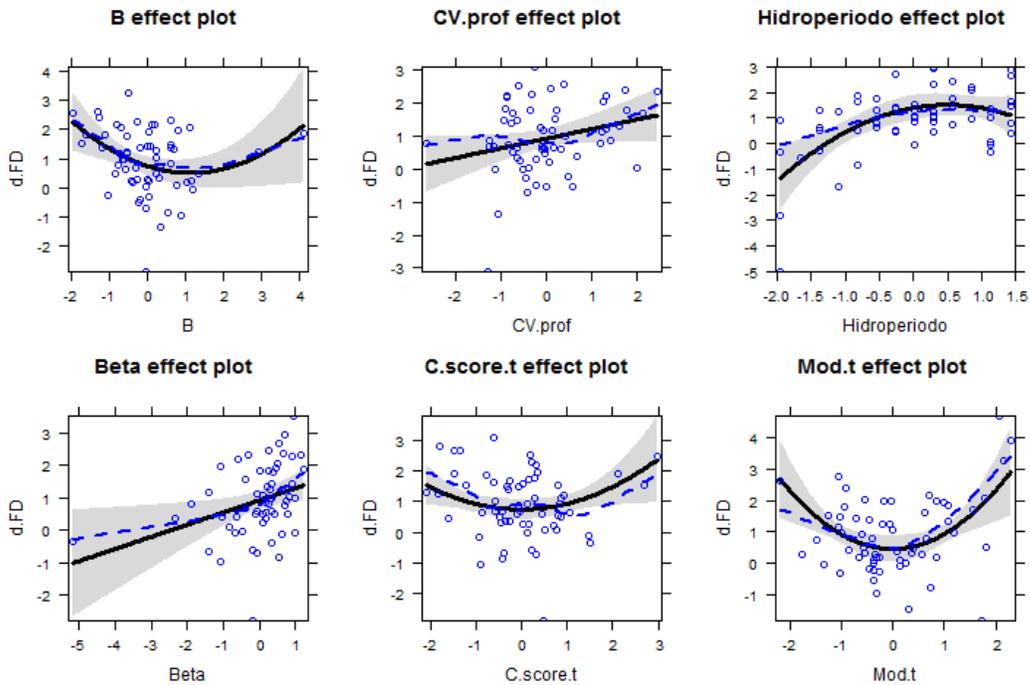


Figura S14. Relación entre el cambio anual en la diversidad funcional (d.FD) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

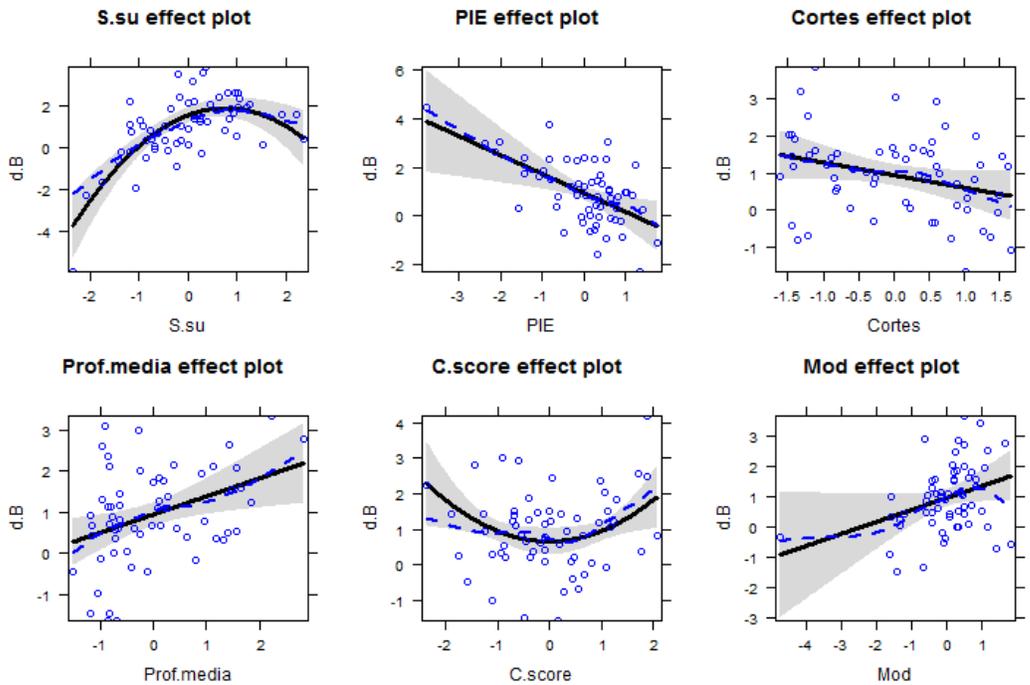


Figura S15. Relación entre el cambio anual en la biomasa (d.B) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

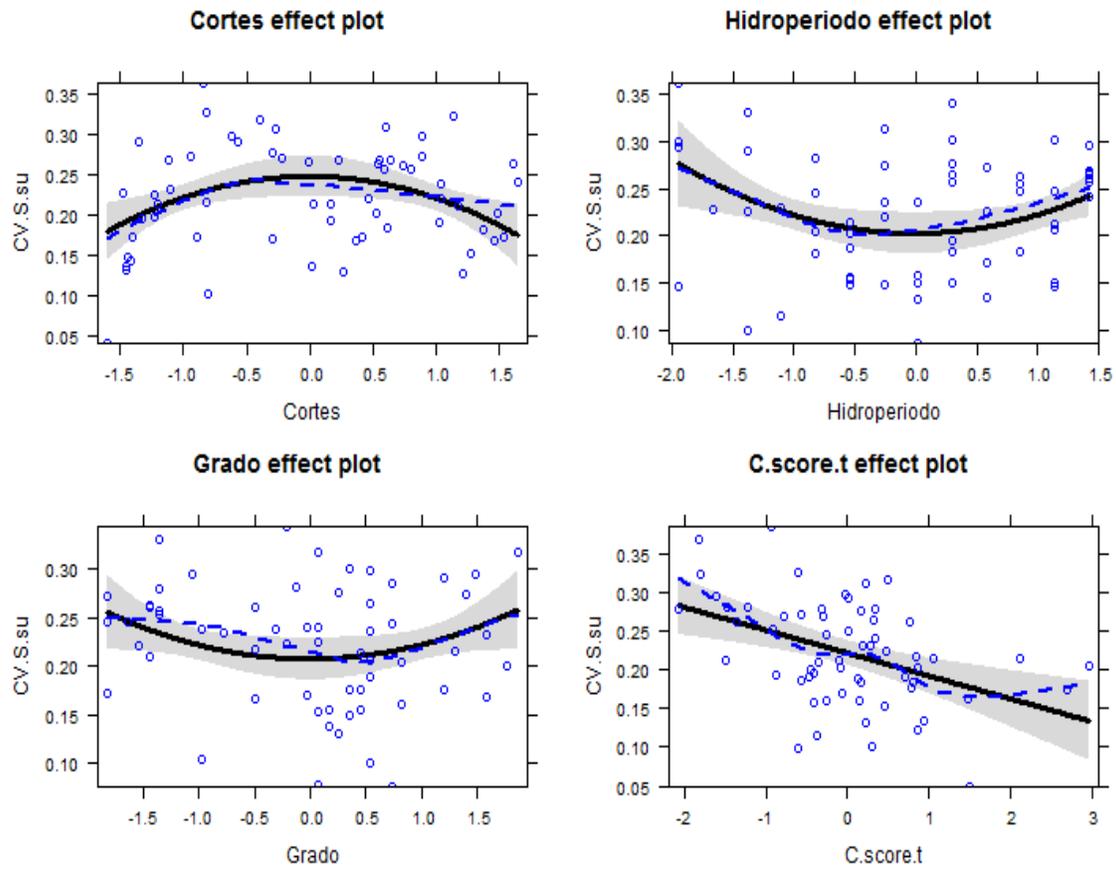


Figura S16. Relación entre el coeficiente de variación en riqueza promedio de la unidad muestral (CV.S.su) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

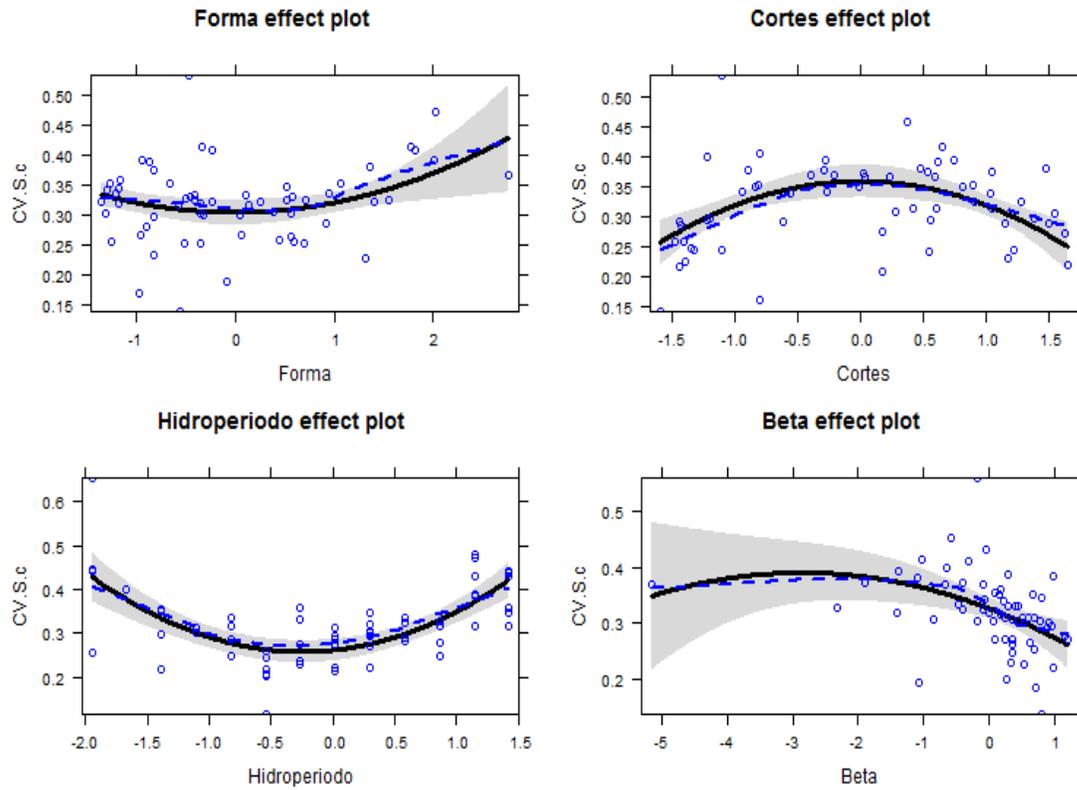


Figura S17. Relación entre el coeficiente de variación en la riqueza de la comunidad (CV.Sc) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

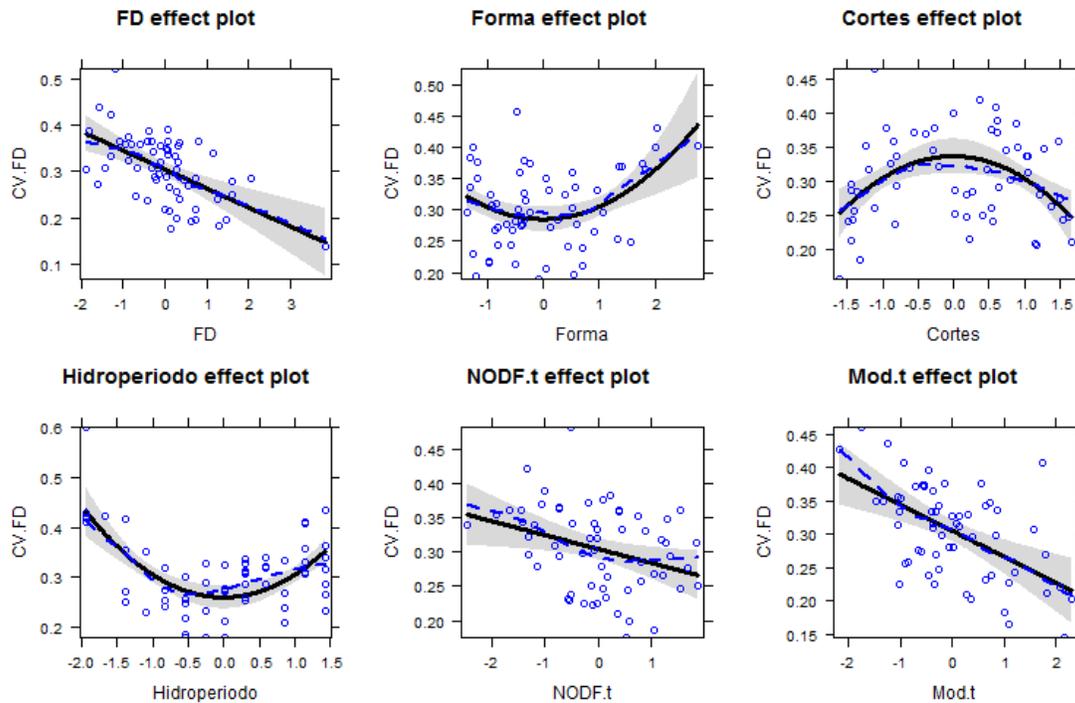


Figura S18. Relación entre el coeficiente de variación en la diversidad funcional de la comunidad (CV.FD) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

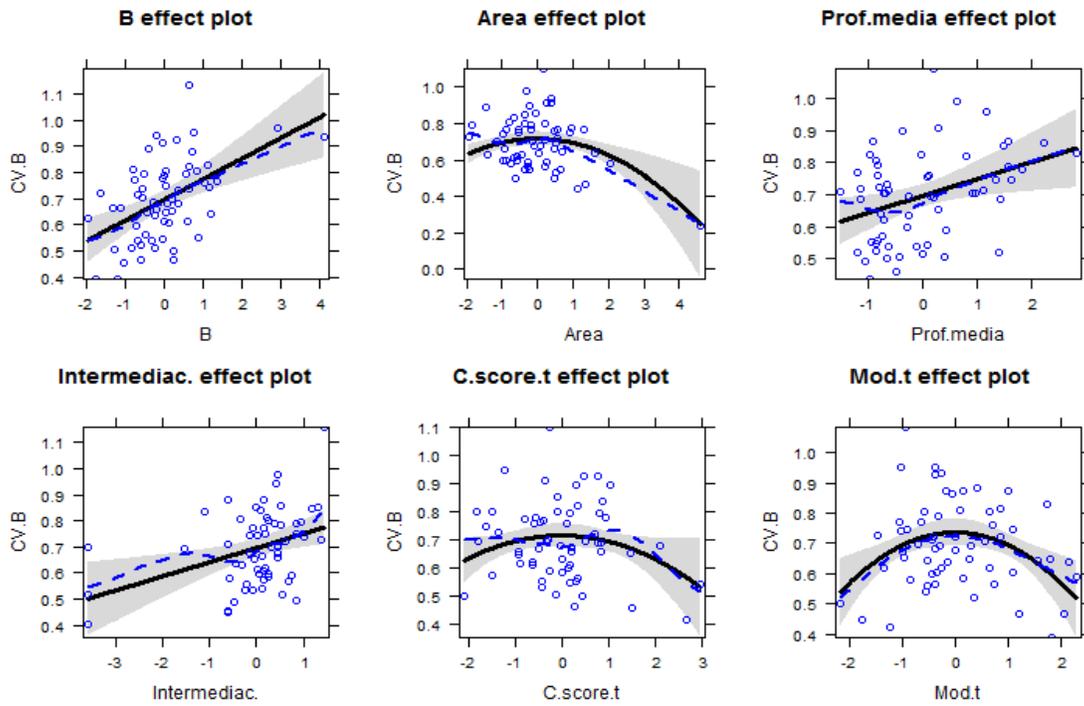


Figura S19. Relación entre el coeficiente de variación en la biomasa promedio de la comunidad (CV.B) y las variables de diversidad, biomasa, ambiente y estructura. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas.

Relación diversidad y biomasa - ambiente

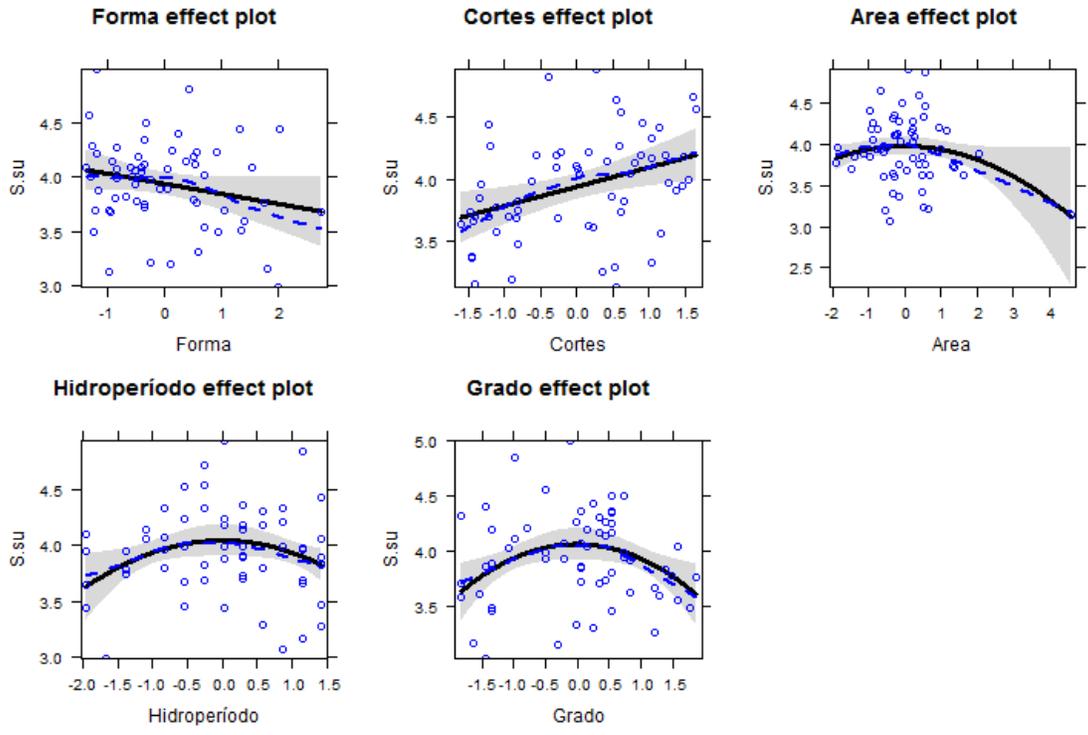


Figura S20. Relación entre la riqueza promedio de la unidad muestral (S_{su}) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

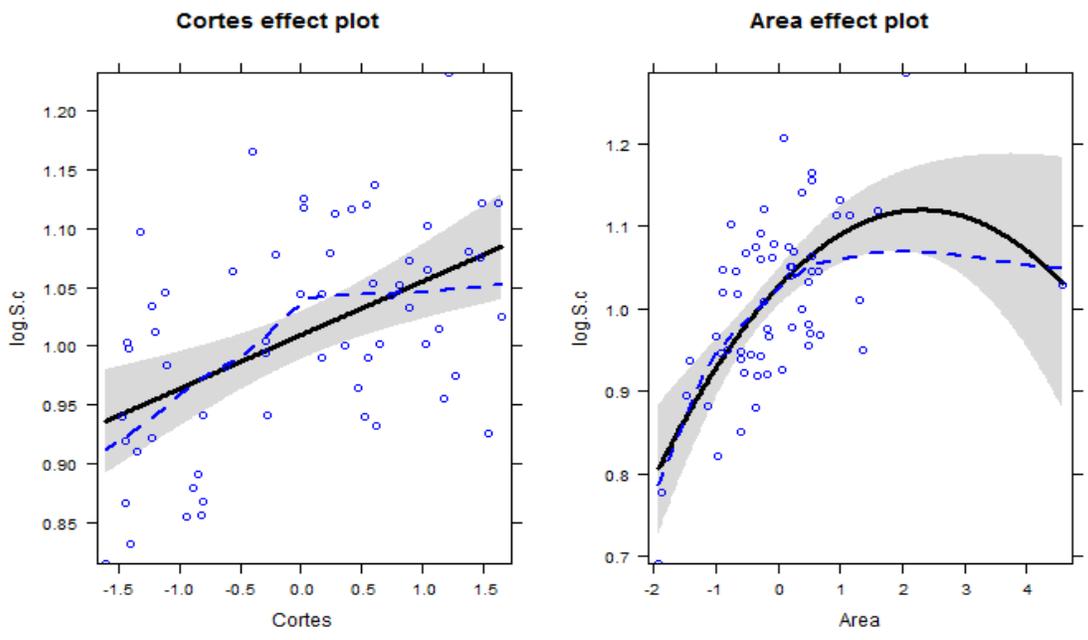


Figura S21. Relación entre la riqueza taxonómica de las comunidades (S_c , en escala log) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y)

para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

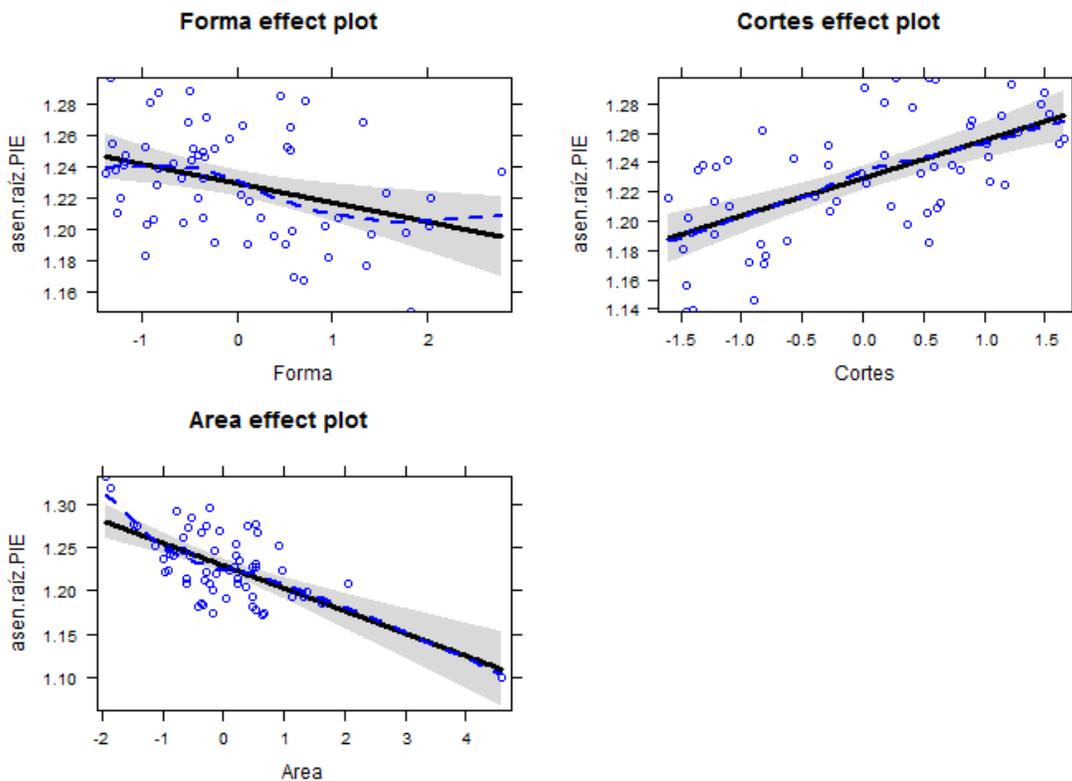


Figura S22. Relación entre la equitatividad de las comunidades (PIE, transformada mediante la función arco seno de la raíz cuadrada) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

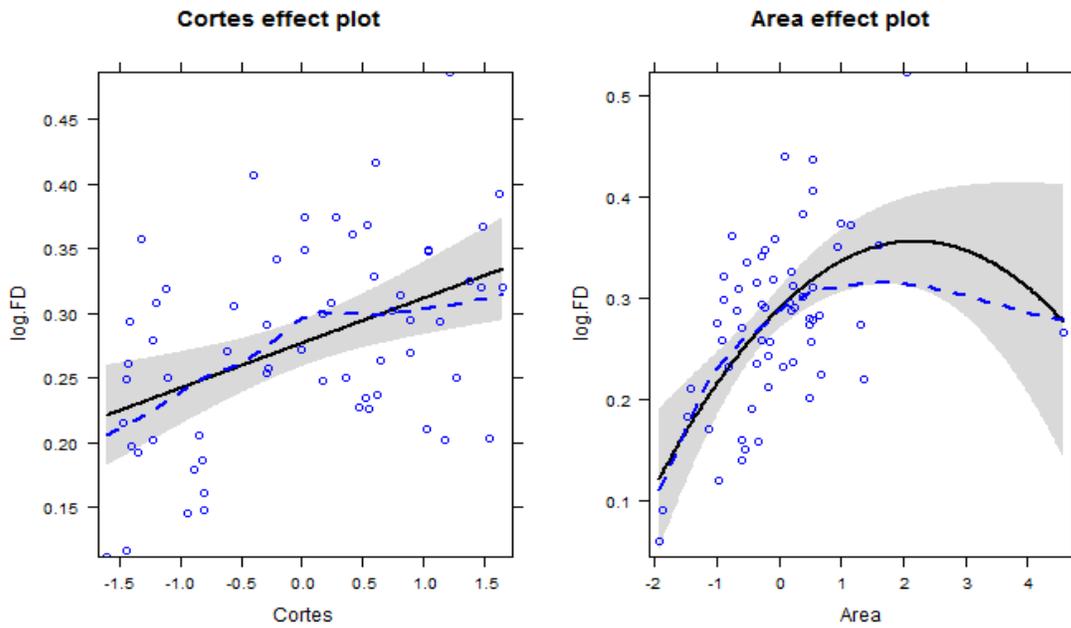


Figura S23. Relación entre la diversidad funcional de las comunidades (FD, transformada mediante logaritmo en base 10) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

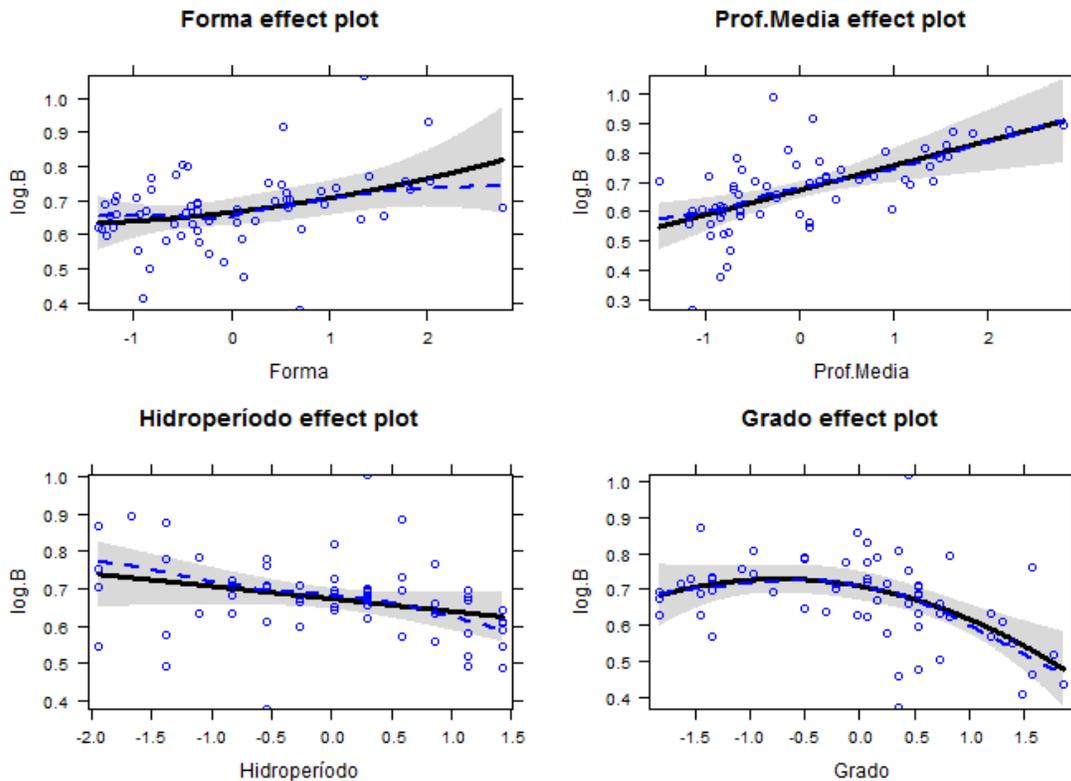


Figura S24. Relación entre la biomasa promedio de las comunidades (B, en escala log en base 10) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje

y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

Relación estructura - ambiente

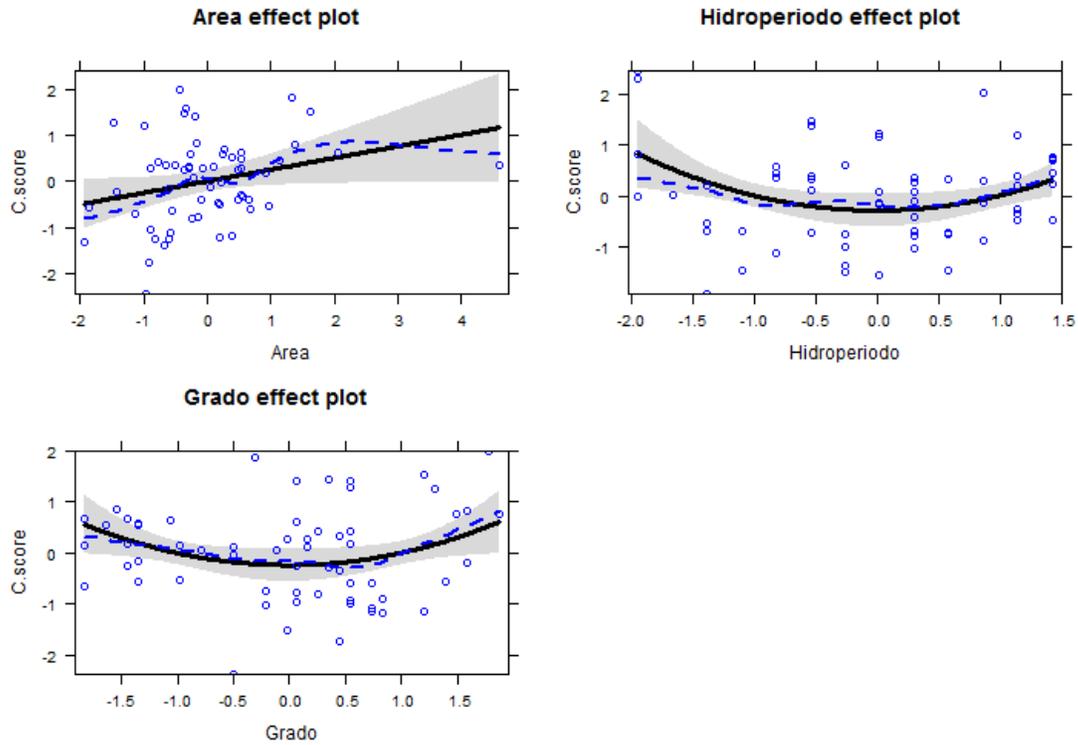


Figura S25. Relación entre el grado de segregación espacial (z-C.Score) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

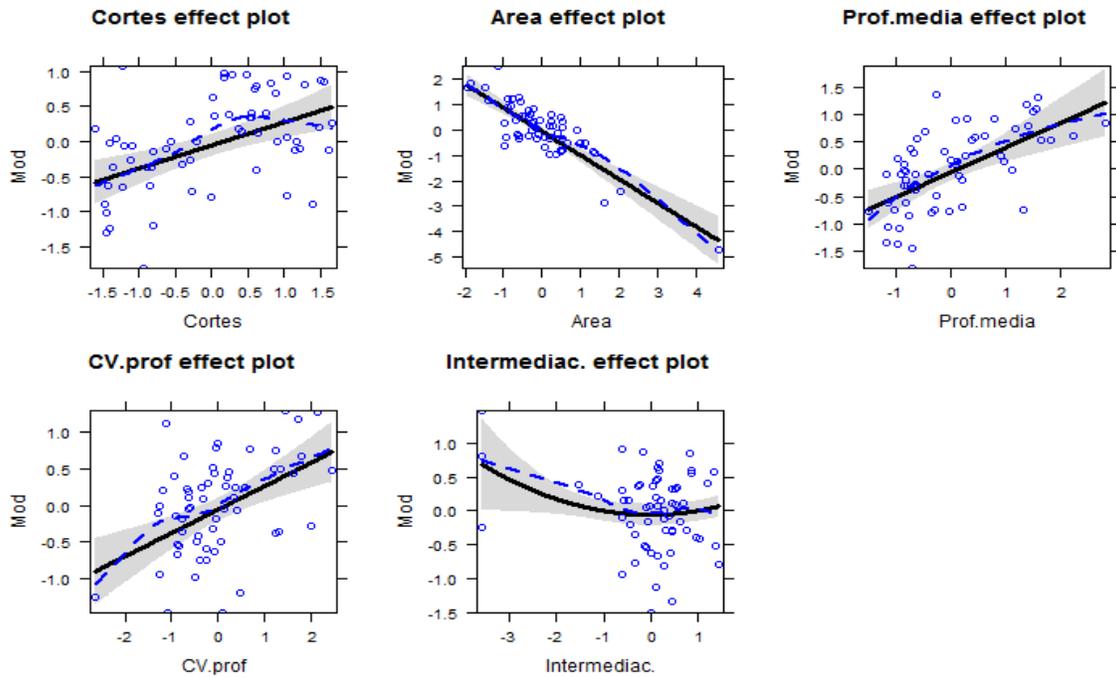


Figura S26. Relación entre la modularidad espacial (z-Mod) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

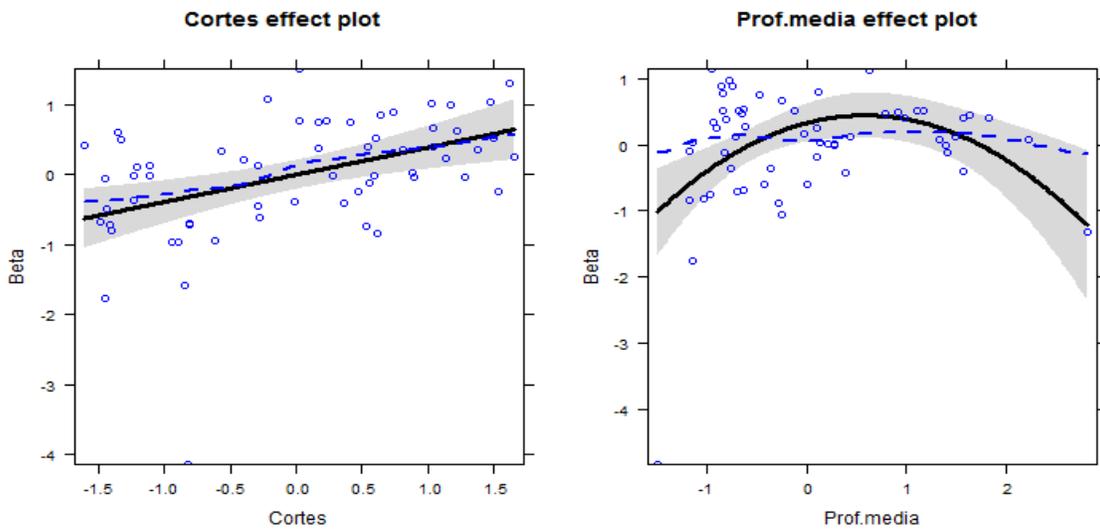


Figura S27. Relación entre el recambio de especies entre unidades muestrales dentro del charco (Beta) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

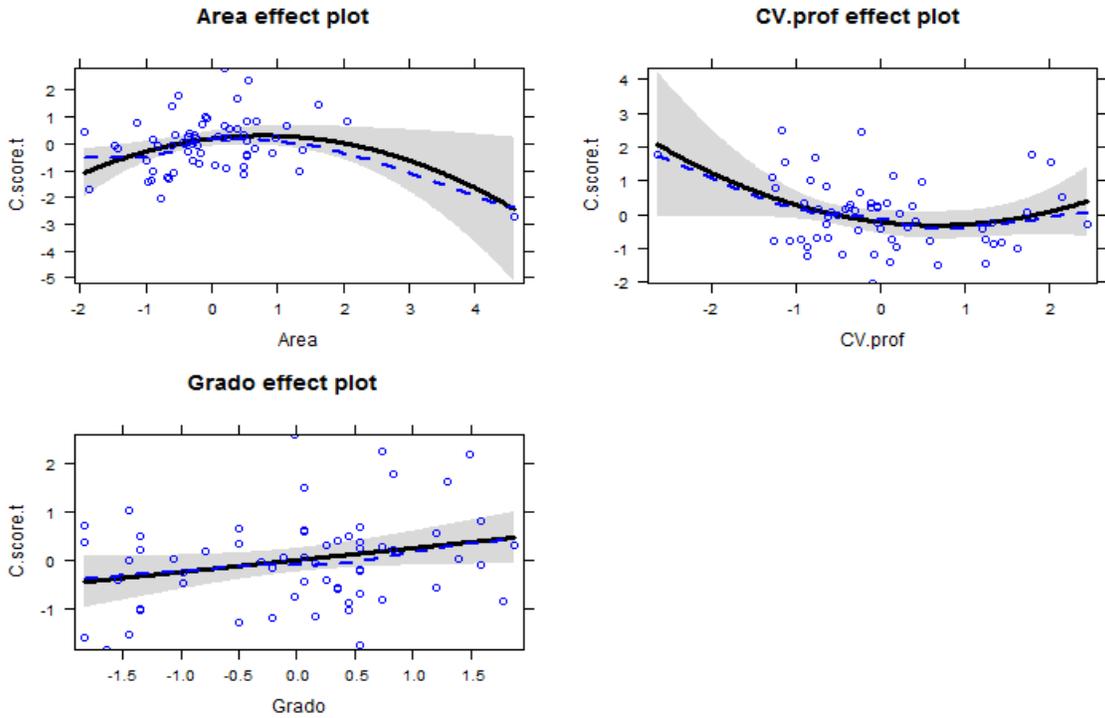


Figura S28. Relación entre la segregación temporal de especies (z-C.Score.t) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas. Este modelo fue marginalmente significativo (p -valor = 0,07).

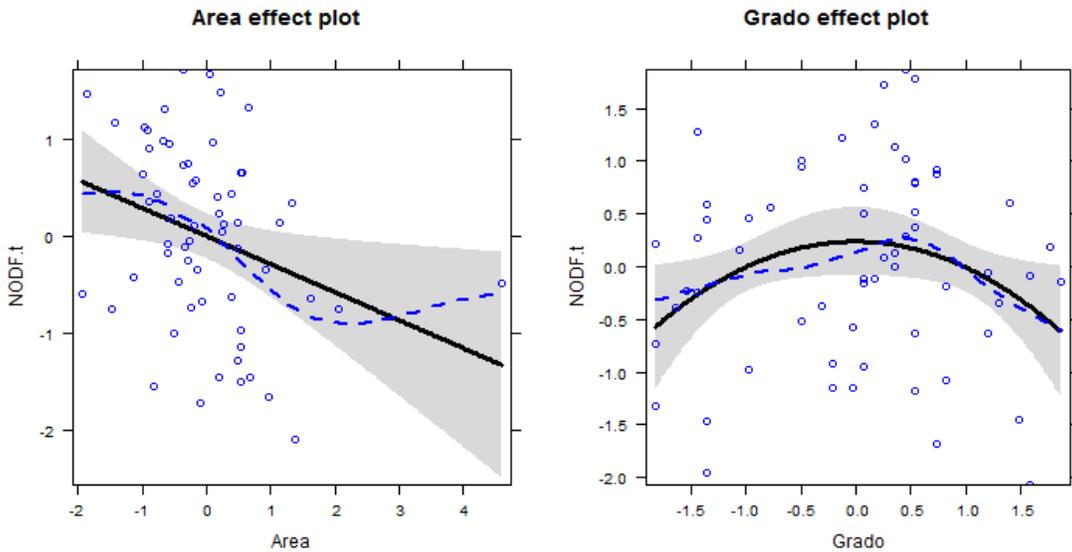


Figura S29. Relación entre el anidamiento temporal de las especies (z-NODF.t) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.

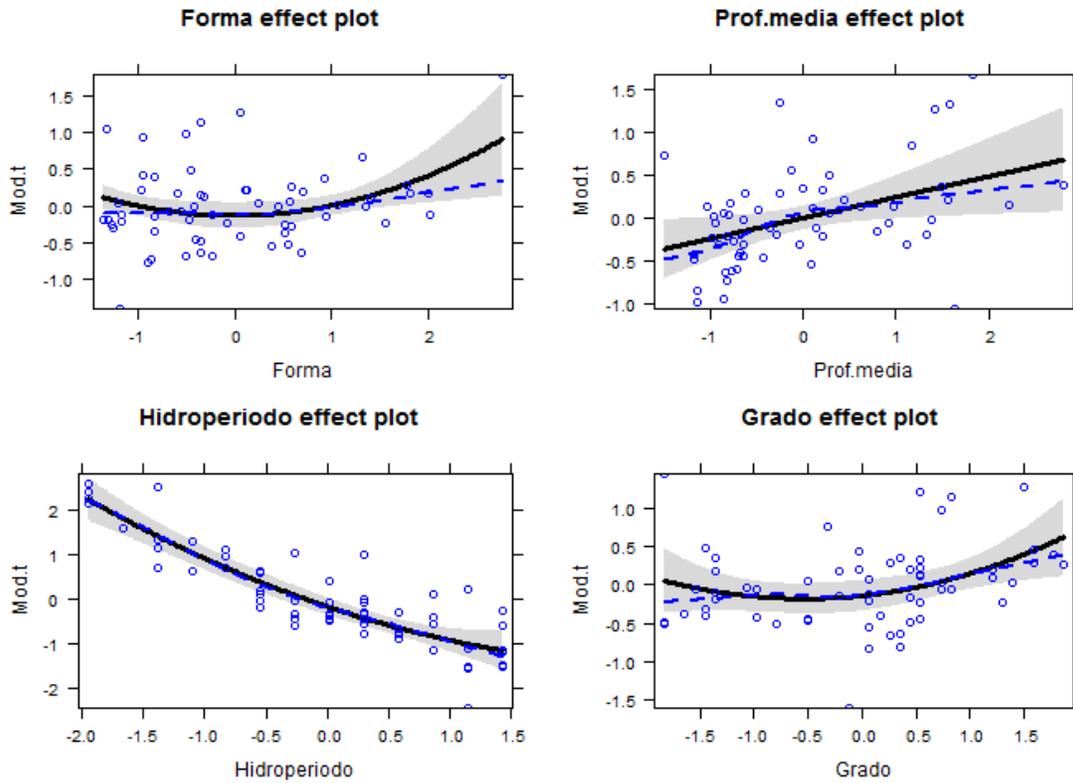


Figura S30. Relación entre la modularidad temporal (z-Mod.t) y las variables ambientales. Se muestra la tendencia en los valores residuales del modelo lineal (en el eje y) para las distintas variables independientes (en el eje x) que fueron consideradas. Todas las variables independientes fueron z-estandarizadas.