

Tesis de Maestría
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Área Biología, sub-área Ecología y Evolución

Co-ocurrencia de especies en comunidades de charcos temporales: análisis del rol de los procesos metacomunitarios

Lic. Mariana Illarze

Directores de Tesis:

Dra. Ana Borthagaray y Dr. Matías Arim

Montevideo, noviembre de 2018



Co-ocurrencia de especies en comunidades de charcos temporales: análisis del rol de los procesos metacomunitarios

Autora

Lic. Mariana Illarze
(marianaillarze@gmail.com)

Directores de Tesis

Dra. Ana Inés Borthagaray y Dr. Matías Arim

Tribunal

Presidente: Dr. Alvar Carranza
Vocales: Dr. Andrés Canavero y Dra. Stephanie Gascón

Resumen

A partir de la síntesis conceptual de la Ecología de Metacomunidades se ha cambiado el foco de la teoría ecológica desde lo local a lo metacomunitario, identificando al flujo de individuos entre comunidades locales como un importante determinante de la estructura de las comunidades. Típicamente el foco en metacomunidades ha estado en los patrones de diversidad taxonómica, donde se predice una relación en joroba entre la riqueza y el flujo de individuos. Notablemente, el efecto del flujo sobre otros atributos comunitarios, como los patrones de co-ocurrencia de especies ha sido pobremente considerado. Estos patrones, particularmente, el anidamiento, la modularidad y en damero han sido identificado en una amplia variedad de sistemas biológicos, reconociéndose como atributos claves en la estabilidad de las comunidades. Recientemente, se ha propuesto que la misma respuesta en joroba evidenciada para la riqueza taxonómica debiera observarse en los patrones de co-ocurrencia en un gradiente completo de flujo de individuos, o de aislamiento-centralidad de las comunidades. En este contexto, la presente tesis se propuso evaluar la importancia relativa del aislamiento de las comunidades y las condiciones locales como determinantes de los patrones de co-ocurrencia dentro de las comunidades. Se determinaron los patrones de co-ocurrencia de invertebrados acuáticos de charcos temporales que conforman una metacomunidad (Rocha, Uruguay). En esta tesis se avanzó en el diseño de nuevos métodos para la detección y validación estadística de redes metacomunitarias. Esto permitió identificar redes metacomunitarias significativas para los tres patrones de co-ocurrencia aquí considerados y un efecto significativo del aislamiento sobre los mismos. Consistentemente se identificó una variable de aislamiento—intermediación—y una variable local como determinantes de la estructuración analizada. Sin embargo, los patrones encontrados no son adecuadamente sustentados por la conceptualización de una respuesta en joroba. Por un lado, la estructuración en términos de co-ocurrencia no puede ser resumida en un solo eje como sí la riqueza taxonómica. Por otro lado, los distintos patrones estuvieron asociados a distintas escalas espaciales y siempre fueron afectados por las condiciones locales. Estos resultados sugieren que al menos una dimensión más debería ser tenida en cuenta en el modelo conceptual de metacomunidades, aquí sustentada por el efecto de las condiciones locales sobre los tres patrones considerados. Esta propuesta apuntó al análisis de una hipótesis actual del marco teórico desarrollando nuevos métodos para su abordaje. De esta forma, se ha intentado superar limitantes históricas avanzando más allá de la dimensión conceptual de la Teoría de Metacomunidades enraizándola con datos empíricos relevantes.

Agradecimientos

Esta tesis fue parcialmente financiada por Beca de posgrado Nacional POS_NAC_2016_1_129873 de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII). La base de datos fue obtenida a partir del trabajo de investigación apoyado por la beca Fondo Clemente Estable 2007-054 y 2011-2-7117 a Matías Arim.

Índice

Marco teórico	6
<i>Mecanismos metacomunitarios del ensamblaje de especies</i>	7
<i>Patrones de co-ocurrencia</i>	9
<i>Efecto relativo del flujo de individuos sobre la estructura de co-ocurrencia local</i>	12
Hipótesis	16
Predicción	16
Objetivos	16
<i>Objetivo general</i>	16
<i>Objetivos específicos</i>	16
Metodología	18
<i>Sistema de estudio</i>	18
<i>Muestreo y base de datos</i>	19
<i>Estructura de co-ocurrencia de comunidades locales</i>	20
<i>Estimación de la red metacomunitaria y aislamiento de las comunidades</i>	24
<i>Determinantes de los patrones de co-ocurrencia: procesos metacomunitarios y locales</i>	26
Resultados	27
<i>Descripción de la metacomunidad de charcos temporales</i>	27
<i>Estructura de co-ocurrencia de especies en las comunidades locales</i>	27
<i>Identificación de las redes metacomunitarias</i>	29
<i>Determinantes de los patrones de co-ocurrencia</i>	31
Discusión	33
<i>Redes metacomunitarias</i>	34
<i>Aislamiento y estructura de co-ocurrencia</i>	37
<i>Patrones de co-ocurrencia en un contexto metacomunitario</i>	39
Conclusiones	43
Perspectivas	44
Referencias bibliográficas	45
Material suplementario	55

Marco teórico

La comprensión de los patrones de biodiversidad y los mecanismos que la determinan constituye un objetivo clave en Ecología (Chesson 2000, Loreau 2010). Durante el siglo XX, se han postulado diversas teorías y abordajes metodológicos que intentan dar cuenta de los procesos subyacentes a la coexistencia de especies (MacArthur y Wilson 1967, Diamond 1975, Chesson 2000, Hubbell 2001), más allá de las condiciones ambientales, históricamente consideradas (Briand 1983, Wright 1983, Lawton 1999, Yachi y Loreau 1999, Arim y Jaksic 2005, Morin 2011). Muchos de estos abordajes se han centrado en procesos a escalas biogeográficas o de paisaje (Losos y Ricklefs 2009), identificando tempranamente al flujo de individuos como un potencial determinante de la coexistencia de especies, riqueza y recambio temporal (MacArthur y Wilson 1967, Levins 1969, Levins y Culver 1971, Shmida y Wilson 1985, Patterson y Atmar 1986, Hubbell 2001). La visión dominante en este contexto fue de un pool de especies (e.g.: continente) desde el cual llegan propágulos a las comunidades. Sin embargo, solo en los últimos años se identificó la dispersión entre las comunidades como un proceso que podría dominar el ensamblaje de especies en la comunidad (Hubbell 2001, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Logue et al. 2011). En este contexto, la Teoría de Metacomunidades se ha ido consolidando en una posición central en el campo de la Ecología de Comunidades, cambiando esta concepción abstracta de un pool regional de especies al análisis explícito del efecto del flujo de individuos entre comunidades (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Leibold y Chase 2018). A partir del enfoque en metacomunidades se ha logrado reconciliar teorías fundamentales en ecología como la de nicho y neutral (Mouquet y Loreau 2003, Gravel et al. 2006), se ha integrado el efecto de los procesos locales con los regionales (Cadotte 2006), captando los procesos que dan cuenta de los patrones de biodiversidad a diferentes escalas (Cadotte 2006, Chase y Bengtsson 2010, Zarnetske et al. 2017).

El concepto de metacomunidad puede considerarse como una extensión natural del concepto de metapoblaciones acuñado por Levins (Hanski y Gilpin 1991, Leibold et al. 2004, Loreau 2010), ampliado al conjunto de especies que coexisten en una escala espacial y temporal determinada. Por lo tanto, es posible definir una metacomunidad como un conjunto de comunidades (denominadas comunidades locales) que están conectadas a través de la dispersión de individuos de múltiples especies potencialmente interactuantes (Hanski y Gilpin 1991). Esta definición postula que existen al menos dos niveles de organización, local y regional, en los cuales se asocian los distintos mecanismos que dan cuenta del ensamblaje comunitario. Los mecanismos locales

refieren a procesos que ocurren dentro de las comunidades, determinados por las variables ambientales locales y las interacciones inter-específicas (competencia, depredación, mutualismo, facilitación). Por otro lado, los mecanismos regionales, o metacomunitarios, refieren a las características y conectividad del paisaje y a la dispersión de individuos entre las comunidades (Cottenie et al. 2003, Cottenie 2005).

El escenario metacomunitario ha desafiado visiones asentadas en Ecología como la relación complejidad-estabilidad (Mougi y Kondoh 2016), el papel de los atributos en la coexistencia de especies (Hubell 2001), los determinantes de la estabilidad y estructura de las redes tróficas (Gravel et al. 2011, Calcagno et al. 2011, Arim et al. 2015) y el papel de los procesos locales como principal determinante de la estructura comunitaria (Logue et al. 2011, Borthagaray et al. 2015a, b).

Mecanismos metacomunitarios del ensamblaje de especies

Un importante mérito de la Teoría de Metacomunidades fue sintetizar en cuatro paradigmas, no exhaustivos ni excluyentes, los principales mecanismos subyacentes a la coexistencia de especies en un marco metacomunitario: i) el arreglo de especies, ii) el efecto de masa, iii) la dinámica de parches y iv) mecanismos neutrales (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Logue et al. 2011, Leibold y Chase 2018). Desde un punto de vista abstracto, estos representan un gradiente que va desde mecanismos basados en modelos de nicho a mecanismos estocásticos, dominando la selección de especies en uno de los extremos del continuo y las dinámicas neutrales en el otro extremo (Tilman 2004, Gravel et al. 2006, Adler et al. 2007, Matthews y Whittaker 2014, Loranger et al. 2018). En el **arreglo de especies** existe una concordancia óptima de los atributos de las especies a las condiciones locales. Si las comunidades locales difieren en sus características ambientales, diferentes especies se seleccionan de acuerdo a la optimización de la relación ambiente-desempeño (Mouquet y Loreau 2002, 2003, Leibold et al. 2004). Bajo este escenario, se promueve la coexistencia de especies a lo largo del paisaje. A medida que aumenta el flujo de individuos entre comunidades, la coexistencia de especies comienza a ser posible también a escala local dando lugar al paradigma de efecto de masas (Leibold et al. 2004, Borthagaray et al. 2015a). En el mecanismo de **efecto de masas**, de forma similar al anterior, hay comunidades que seleccionan diferentes atributos de las especies, pero debido a los altos niveles de dispersión, es posible encontrar especies aun en ambientes donde las condiciones son sub-óptimas. Esto conlleva a una dinámica de fuente-sumidero en la metacomunidad (Mouquet y Loreau 2003, Leibold et al. 2004), en donde existen flujos de individuos desde poblaciones de ambientes más favorables (poblaciones fuente) hacia

poblaciones de ambientes donde el desempeño es relativamente negativo (poblaciones sumidero) (Shmida y Wilson 1985, Hanski 1998). El paradigma de **dinámica de parches** se basa en un compromiso entre los atributos de las especies, particularmente entre la capacidad de dispersión y la competencia (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011, Borthagaray et al. 2015a). Esto conduce a un mecanismo en donde la coexistencia es posible cuando algunas especies exhiben una ventaja de dispersión, mientras que otras se adaptan mejor a las condiciones locales (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005), i.e.: dos especies coexisten si la inferior en términos de competencia presenta como ventaja una mayor capacidad de dispersión que le permite acceder a los distintos ambientes y de este modo persistir a lo largo del paisaje (Borthagaray et al. 2015a). Finalmente, bajo un escenario de **neutralidad**, la coexistencia de especies es independiente de sus atributos (las especies son equivalentes en términos de desempeño en los distintos ambientes), cobrando importancia procesos de migración y especiación a escala local (Hubbell 2001, Rosindell et al. 2011). La dinámica de las metacomunidades neutrales se rige por la deriva ecológica (Vellend 2010).

En general, estos mecanismos se basan en modelos clásicos descritos en el marco de la ecología de comunidades y que han sido ajustados en el contexto de metacomunidades (Brown et al. 2017), donde el flujo de individuos tiene un rol fundamental. La intensidad de la dispersión de los individuos entre las comunidades que conforman una metacomunidad puede determinar la prevalencia de algunos mecanismos sobre otros (Mouquet y Loreau 2003, Leibold et al. 2004, Chase 2005, Holyoak et al. 2005, Borthagaray et al. 2015b). Específicamente, cuando el flujo es bajo pero suficiente para permitir la colonización de especies con buenos atributos para las condiciones locales, dominan los mecanismos asociados al ensamblaje mediado por atributos (dinámica de parches y el “arreglo de especies”). A medida que el flujo aumenta, el efecto de masa se vuelve más importante, incrementándose el papel de las dinámicas neutrales (independencia atributos-éxito), que tienden a dominar cuando el elevado flujo contrarresta la selección local basada en atributos (Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005, Borthagaray et al. 2015a). No obstante, debe tenerse en cuenta que se tratan de mecanismos no excluyentes y simplificaciones abstractas del continuo que representan las metacomunidades más complejas y biológicamente realistas (Logue et al. 2011). En esta línea, las diferencias en atributos y percepciones del paisaje que experimentan las distintas especies que coexisten en una metacomunidad (Borthagaray et al. 2015b), probablemente involucren distintos mecanismos operando en la dinámica global de la metacomunidad (Mouquet y Loreau 2002, Borthagaray et al. 2015b, Shoemaker y Melbourne 2016). Recientemente, se ha destacado que la sobre-

interpretación de los cuatro mecanismos metacomunitarios, su consideración como procesos excluyentes y la falta de reconocimiento de que no abarcan todo el espectro de mecanismos posibles, ha determinado una errónea conceptualización de la teoría de metacomunidades (Shoemaker & Melbourne 2016, Brown et al. 2017; Leibold y Chase 2018). Sin embargo, estos cuatro escenarios metacomunitarios están consolidados en el marco representado puntos de referencia, complementarios y no excluyentes para la comprensión de los sistemas naturales. De hecho, de la síntesis actual de la teoría de metacomunidades se desprenden predicciones explícitas acerca del efecto del flujo de individuos sobre los patrones de coexistencia (Loreau & Mouquet 1999, Mouquet & Loreau 2003, Vanschoenwinkel et al. 2007, Heino et al. 2015, Grainger & Gilbert 2016, Shoemaker & Melbourne 2016).

Estudios recientes muestran que gradientes de flujo de individuos pueden determinar una tendencia positiva o en joroba en la diversidad local, una disminución en la diversidad beta y tendencias en la diversidad gamma determinadas por el balance entre las tendencias relativas en la diversidad alfa y beta (Mouquet y Loreau 2003, Vanschoenwinkel et al. 2007, Matias et al. 2013, Borthagaray et al. 2015b). Estas tendencias en los patrones de diversidad pueden relacionarse con cambios en otras características de la estructura comunitaria. Por ejemplo, la estructura de las redes metacomunitarias interactúa con la estructura y estabilidad de las redes ecológicas, como las redes tróficas (e.g.: Arim et al. 2015, Mougi y Kondoh 2016, Mougi 2018) y las redes mutualistas (Fortuna y Bascompte 2006, Revilla et al. 2015). De manera similar, la estructura de tamaños corporales de las comunidades locales está determinada por su grado de aislamiento (Borthagaray et al. 2012). En conjunto, estos trabajos identifican consistentemente a la red metacomunitaria como un importante determinante de la estructura de las comunidades locales (Cadotte 2006, Economo y Keitt 2010, Chisholm et al. 2011, Carrara et al. 2012, Borthagaray et al. 2012, Altermatt 2013, Borthagaray et al. 2014b, 2015b, Grainger y Gilbert 2016, Hill et al. 2017). Sin embargo, el análisis explícito del efecto del flujo de individuos sobre la estructura de co-ocurrencia de especies—patrón ampliamente reportado en ecología—ha sido pobremente considerado hasta la fecha (Carranza et al. 2010, Bender et al. 2017).

Patrones de co-ocurrencia

La estructura de co-ocurrencia describe la tendencia de las especies a observarse o no en el mismo sistema a partir de sus incidencias en el espacio o tiempo (Patterson y Atmar 1986, Stone y Roberts 1990, Ulrich y Gotelli 2007a, Bodin y Norberg 2007, Dale y Fortin 2010). Estas estructuras son típicamente inferidas a partir de redes

de incidencia de especies, las cuales difieren de patrones aleatorios. Los patrones de co-ocurrencia principalmente identificados a partir de estas redes son: el anidamiento, patrones de segregación (patrón tipo damero o co-ocurrencia negativa), y la modularidad (Figura 1).

El **patrón de anidamiento** de comunidades implica que los ambientes con menor riqueza de especies tienden a ser subconjuntos de las especies presentes en los sitios de mayor riqueza (Darlington 1957, Patterson y Atmar 1986, Atmar y Patterson 1993, Ulrich y Gotelli 2007a, Ulrich et al. 2009). El concepto de anidamiento se originó en un contexto biogeográfico de la ocurrencia de especies en islas (Darlington 1957), y se tornó popular entre los ecólogos a partir de los trabajos de Patterson y Atmar (1986, 1993). En este sentido ha sido reconocido tempranamente el rol del aislamiento y las diferentes capacidades de dispersión de las especies como determinantes de patrones anidados (Darlington 1957, Patterson y Atmar 1986, Cutler 1991, Lomolino 1996). En un uso más extendido del concepto, haciendo referencia a comunidades y metacomunidades anidadas, también se asocia a los mecanismos previamente convocados. Otros mecanismos vinculados a gradientes ambientales, diferencia en tamaño de hábitat y otras diferencias en los atributos de las especies (requisitos de área, abundancia y la tolerancia a los factores abióticos) han sido igualmente inferidos a partir de estructuras anidadas (Hylander et al. 2005, Higgins et al. 2006, Ulrich et al. 2009, Ulrich y Almeida-Neto 2012). Las redes anidadas tienen la particularidad de presentar un núcleo cohesivo en donde se pueden identificar un subgrupo de especies presentes en todos los ambientes. Esta propiedad introduce redundancia funcional y la posibilidad de rutas alternativas para la persistencia del sistema si alguna de estas conexiones desaparece (e.g.: extinciones aleatorias y pérdida de hábitat) (Memmott et al. 2004, Fortuna y Bascompte 2006).

En los **patrones de segregación** de especies, típicamente en damero, los pares de especies tienden a co-ocurrir con menor frecuencia de lo esperado por azar (Stone y Roberts 1990, Ulrich y Gotelli 2007a). En el caso de una matriz perfectamente segregada, muchos pares de especies formarán "tableros de damas" perfectos y nunca co-ocurrirán juntos (Diamond 1975). Esto implica que muchos sitios contendrán combinaciones únicas de especies, estando ausentes consistentemente otras combinaciones. Los trabajos originales de Diamond (1975), atribuyeron a la exclusión competitiva (inter-específica) como el principal mecanismo involucrado en la distribución de especies típica de este patrón. Dos o más especies ecológicamente similares tienen distribuciones mutuamente excluyentes pero intercaladas en un archipiélago, cada isla

admite solo una especie. Actualmente se reconocen mecanismos complementarios que podrían generar estos patrones de segregación ampliado a otro tipo de sistemas biológicos, como filtros ambientales (Connor y Simberloff 1979, Ulrich y Gotelli 2007a, Ulrich et al. 2017), y procesos históricos o evolutivos (Gotelli et al. 1997, Bloch et al. 2007).

Por último, un **patrón modular** refiere al grado en que ciertos nodos, ya sean grupos de individuos, especies o parches de hábitat, tienden a presentar más interacciones entre sí que con otros grupos dentro de la red, conformando de este modo compartimentos o módulos (Olesen et al. 2007, Dupont y Olesen 2009, Dale y Fortin 2010, Borthagaray et al. 2014b). El grado en que las interacciones entre los nodos se organizan en módulos se denomina modularidad (Newman y Grivan 2004). En las redes de incidencia se generan módulos en la medida que ciertas especies se observan más frecuentemente en algunos sitios que en otros, o co-ocurriendo con algunas especies más que con otras (Thébault 2013, Borthagaray et al. 2014a, b). La detección de modularidad en una red de co-ocurrencia puede reflejar el efecto de diferentes filtros ambientales y sus regímenes de selección divergentes (Pimm & Lawton 1980). La modularidad fue propuesta como una importante métrica de redes ecológicas a partir de los trabajos pioneros de May, en donde fue identificado su rol como determinante de la estabilidad (May 1972). Específicamente, en una estructura modular los impactos de una perturbación son retenidos dentro de un solo módulo y consecuentemente se minimizan hacia el resto del sistema (May 1972, 1973, Levin y Harvey 2000, Krause et al. 2003, Teng y McCann 2004, Okuyama y Holland 2008, Thébault y Fontaine 2010, Stouffer y Bascompte 2011). Se ha demostrado que este efecto estabilizador de la modularidad en los ecosistemas no se originaría por la modularidad en las redes de interacciones locales sino en las redes metacomunitarias (Mougi 2018).

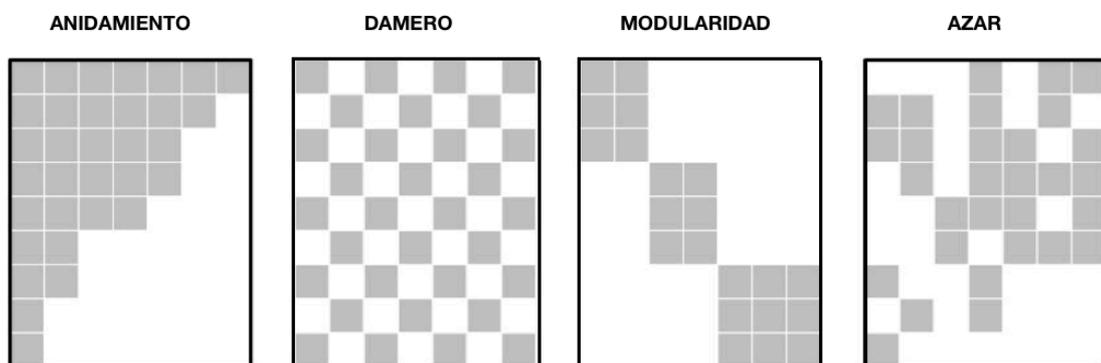


Figura 1. Representación matricial de los principales patrones de co-ocurrencia identificados en los sistemas biológicos, y una matriz con estructura al azar. De izquierda a derecha: matriz anidada, tipo damero, modular y con ocurrencia de especies aleatoria. Las matrices exhibidas se corresponden con modelos teóricos con un grado de estructuración de acuerdo a cada patrón máximo.

El anidamiento, la modularidad y los patrones de segregación, han sido reportados en una amplia gama de ecosistemas (Diamond 1975, Patterson y Atmar 1986, Cutler 1991, Gotelli y Ellison 2002, Gotelli y McCabe 2002, Canavero et al. 2009, 2014, Borthagaray et al. 2014b, 2018), siendo reconocidos como importantes atributos estructurales de los sistemas biológicos, directamente conectados con su estabilidad (Fortuna y Bascompte 2006, Okuyama y Holland 2008, Thébault y Fontaine 2010, Fortuna et al. 2010, Stouffer y Bascompte 2011, Mougi 2018). Asimismo, otras redes ecológicas también se estructuran en torno a estos patrones. En particular, las redes de interacción de especies (principalmente redes tróficas y mutualistas) presentan desviaciones significativas en su modularidad y anidamiento en relación a lo esperado en redes aleatorias (Bascompte et al. 2003, Krause et al. 2003, Melián y Bascompte 2004, Lewinsohn et al. 2006, Bascompte y Jordano 2007, Guimarães Paulo R et al. 2007, Olesen et al. 2007, Fortuna et al. 2010, Stouffer y Bascompte 2011).

Efecto relativo del flujo de individuos sobre la estructura de co-ocurrencia local

Actualmente existe una amplia síntesis de los mecanismos asociados a los distintos patrones de co-ocurrencia identificados. El foco en estos patrones, ha sido particularmente importante para dilucidar mecanismos y escalas que operan y estructuran las comunidades locales. En esta línea, la comprensión de cómo estas estructuras de co-ocurrencia se ven afectadas por el flujo de individuos es clave para evaluar predicciones teóricas sobre el ensamblaje y funcionamiento de las comunidades, y contribuir al avance de la Teoría de Metacomunidades.

La respuesta de co-ocurrencia de especies en un gradiente de flujo de individuos ha sido típicamente abordada a partir de patrones entre comunidades a nivel regional o metacomunitario (i.e.: a partir de la relación entre la incidencia de especies en las comunidades locales (Carranza et al. 2010, Shoemaker y Melbourne 2016, Bender et al. 2017, Leibold y Chase 2018). En este contexto, se encontró que las altas tasas de migración de especies entre comunidades promueve la co-existencia, y por lo tanto, se asocia a una falta de detección de patrones de co-ocurrencia ya que se enmascararían los mecanismos de segregación espacial o anidamiento de especies (Carranza et al. 2010, Bender et al. 2017). Asimismo se ha propuesto que la dispersión frecuente entre comunidades borraría patrones de anidamiento al homogenizar la composición de especies entre comunidades (Boecklen 1997, Wright et al. 1997). En las metacomunidades, la dispersión de especies típicamente promueve la co-existencia de especies ya que estarían dominando mecanismos asociados al efecto de masa (especies viables en condiciones sub-óptimas debido al frecuente reclutamiento desde

comunidades donde la eficacia biológica es mayor) (Shmida y Wilson 1985, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005). Por lo tanto, una elevada dispersión, que se traduce en una alta conectividad entre comunidades locales, atenúa los mecanismos locales y borraría los patrones de co-ocurrencia (Shoemaker y Melbourne 2016). A partir de este conjunto de evidencias, consistente con la teoría, ha sido formalizada la hipótesis que predice una respuesta en joroba de los patrones de co-ocurrencia en un gradiente de flujo de individuos entre comunidades (ver Bender et al. 2017). En esencia, escenarios extremos de flujo de individuos desdibujarían los patrones de co-ocurrencia de especies. Por un lado, altas tasas de dispersión de individuos promueven la viabilidad de especies en condiciones relativamente desfavorables (promoviendo la co-existencia local). Por otro lado, cuando la dispersión es baja a lo largo del paisaje las comunidades tenderían a presentar composición de especies diferentes (por diferencias en los regímenes de selección y tasas de extinción). Por lo tanto, el grado de estructuración de co-ocurrencia tendería a ser significativo bajo condiciones de moderadas tasas de migración de especies entre las comunidades.

Notablemente, la relación entre el flujo de individuos en un contexto metacomunitario y la estructura de co-ocurrencia intracomunitaria (comunidades locales) no ha sido explícitamente considerada hasta ahora. En este sentido, y en línea con las predicciones que se desprenden de la teoría, es fundamental reconocer que el mismo patrón en joroba predicho para la riqueza de especies en gradientes de flujo debería observarse en relación al grado de estructuración de co-ocurrencia dentro de las comunidades locales. Las comunidades sujetas a un flujo de individuos moderado presentarán un mayor grado de estructuración de co-ocurrencia en relación a las comunidades donde las tasas de flujos son mayores o muy bajas. En las metacomunidades, las comunidades aisladas típicamente están sujetas a tasas relativamente bajas de colonización en comparación con el alto flujo observado en comunidades que ocupan posiciones centrales (Economu y Keitt 2008, Brown y Swan 2010, Borthagaray et al. 2015b). Consecuentemente, el patrón en joroba previsto para el grado de co-ocurrencia al aumentar el flujo de individuos, debería observarse en gradientes de aislamiento-centralidad de las comunidades locales que conforman una metacomunidad (Figura 2).

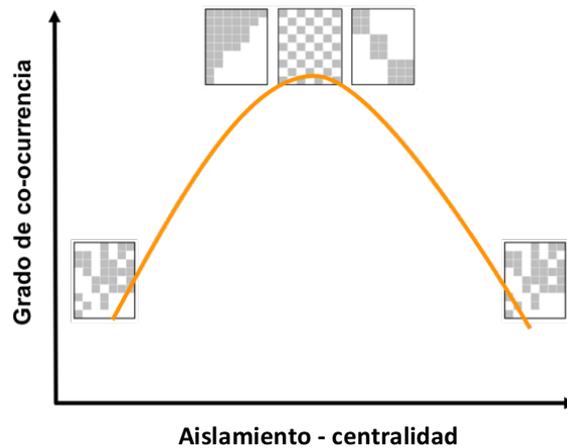


Figura 2. Tendencia esperada de la respuesta del grado de estructuración en términos de ocurrencia de especies (anidamiento, segregación o modularidad) a lo largo de un gradiente completo de flujo de individuos, i.e: gradiente de aislamiento-centralidad de las comunidades. Comunidades locales aisladas presentan una estructura de co-ocurrencia azarosa (matriz derecha). A medida que el aislamiento decrece, se promueve la emergencia en las comunidades de estructuras de co-ocurrencia ordenadas como los patrones de co-ocurrencia (matrices centrales). Sin embargo, el grado de estructura crece hasta cierto punto en donde las comunidades están muy conectadas (valores casi nulos de aislamiento) y que por lo tanto, el elevado flujo de individuos al que están sujetas rompe con la estructura ordenada de los patrones de co-ocurrencia (matriz izquierda). Modificado de Bender et al. 2017.

Cabe señalar que este patrón en joroba ha sido postulado sin considerar las condiciones ambientales. El efecto de los factores ambientales sobre la diversidad de las comunidades ha sido ampliamente estudiado en el marco de la Ecología de Comunidades (Chesson 2000, Begon et al. 2006, Morin 2011). Variables como el tamaño de los sistemas, la productividad y la heterogeneidad han sido teórica y empíricamente relacionadas con los patrones de diversidad de todos los grupos biológicos. Se desprende de la teoría y evidencia empírica que las condiciones ambientales están estrechamente vinculadas con la estructura de las comunidades (en términos generales). Sin embargo, su efecto sobre los patrones de co-ocurrencia en un gradiente de flujo de individuos no es tan evidente (pero ver Ulrich et al. 2017). En este sentido, y en relación a los mecanismos subyacentes a los distintos patrones de co-ocurrencia, es esperable que sean las condiciones ambientales en combinación con los patrones de dispersión quienes determinen los arreglos de especies observados en las comunidades (Bender et al. 2017).

La poca disponibilidad de matrices de incidencia de especies a escala local probablemente explica la falta de análisis explícito de la conexión entre estructuras de co-ocurrencia locales, gradientes ambientales y gradientes de aislamiento-centralidad de las comunidades. Sin embargo, este abordaje es crucial para avanzar en la comprensión de los mecanismos que determinan la coexistencia de especies y los patrones de biodiversidad (Cottenie 2005, Violle et al. 2012). Atendiendo a esta

limitante, la presente tesis evalúa la interrelación entre el aislamiento de las comunidades, sus condiciones locales y los patrones de co-ocurrencia que en estas se observan. Se trabajó específicamente con datos de campo correspondientes a un evento de muestreo (2008) de una metacomunidad de animales de charcos temporales. Esta metacomunidad es un sistema modelo para el abordaje de la hipótesis previamente esbozada y sintetizada a continuación. Cada charco representa un hábitat discreto pero conectado a través del flujo de individuos hacia otros charcos (Mc. Abendroth et al. 2005, Borthagaray et al. 2015b), representando el escenario metacomunitario conceptualizado en la teoría (Borthagaray et al. 2015b). El presente trabajo intenta así contribuir al sustento empírico de la ecología de metacomunidades, avanzando también en la integración de patrones estructurales más allá de los ampliamente estudiados patrones de diversidad.

Hipótesis

Las comunidades se ven afectadas por el flujo de individuos que interactuando con las variables locales determinan la estructura de las comunidades. En una metacomunidad, las comunidades que se encuentran más aisladas presentarían un patrón de co-ocurrencia de especies aleatorio debido a que el conjunto de especies disponibles, así como los atributos son insuficientes para promover arreglos mediados por selección de atributos. A medida que aumenta el flujo, comienza a aumentar la disponibilidad de especies y consecuentemente de atributos funcionales. Esto promueve interacciones inter-específicas y con el ambiente mediadas por atributos, conduciendo a estructuras de co-ocurrencia más ordenadas. No obstante, cuando la intensidad de flujo es elevada, se promueve la viabilidad de especies en condiciones relativamente desfavorables. Esto favorece la co-existencia de especies independientemente de las condiciones locales. Consecuentemente los patrones de co-ocurrencia se desdibujarían siendo las co-ocurrencias de las especies aleatorias.

Predicción

En un gradiente completo de aislamiento-centralidad de comunidades locales, el grado de co-ocurrencia local (anidamiento, modularidad y tipo damero) presentará un patrón en joroba (Figura 2).

Objetivos

Objetivo general

Analizar empíricamente la importancia relativa de la red metacomunitaria y las condiciones ambientales como determinantes de la emergencia de patrones de co-ocurrencia de especies en las comunidades locales.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la estructura de co-ocurrencia de especies de las comunidades de animales (macroinvertebrados, anfibios y peces) de una metacomunidad de charcos temporales a partir de tres patrones de co-ocurrencia: anidamiento, modularidad y damero.
2. Determinar la red metacomunitaria que da cuenta de la escala que afecta cada estructura de co-ocurrencia de especies intra-comunitaria.

3. Evaluar la importancia relativa del flujo de individuos y de las condiciones locales como determinantes de la estructura de co-ocurrencia de las comunidades a lo largo del gradiente aislamiento-centralidad.

Metodología

Sistema de estudio

El sistema de estudio consiste en 58 charcos temporales naturales localizados en la cuenca de la Laguna de Castillos del departamento de Rocha, Uruguay (34°25'04.700S, 53°98'01.000W) (Figura 3), formando parte de los Humedales del Este. Se encuentran inmersos en una matriz de pradera correspondiente a dos establecimientos privados dedicados a la práctica de ganadería extensiva ("Barra Grande" y "El Gurí") (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2010, Piñeiro-Guerra et al. 2014).

Estos charcos son cuerpos de agua efímeros que se forman a partir de depresiones del suelo. Presentan un régimen hídrico guiado por un ciclo estacional, encontrándose activos en los meses correspondientes a otoño e invierno (cuando el aporte de agua por lluvias supera la tasa evaporación) y comenzando a secarse típicamente en primavera-verano (cuando la pérdida de agua por evaporación excede a las precipitaciones). Cada charco presenta límites físicamente definidos y se corresponde con una comunidad local que se re-ensambla en cada año, en la misma ubicación, cuando comienzan a llenarse de agua. Estas comunidades se conectan a través del flujo de individuos, tanto activa como pasivamente, conformando de este modo una metacomunidad (Cottenie et al. 2003, Borthagaray et al. 2015a, b). Eventualmente, ante eventos de lluvias abundantes se generan corrientes de agua que conectan físicamente los charcos, reforzando de este modo el flujo de individuos (Borthagaray et al. 2015b).

Este sistema ha sido estudiado de forma ininterrumpida desde el año 2005 hasta el presente, habiéndose registrado hasta ahora una alta biodiversidad de plantas (alrededor de 100 especies de macrófitas distribuidas en 36 familias), y de animales. En relación a los grupos de animales han sido identificados más de 200 especies de macroinvertebrados (pertenecientes a 22 órdenes y 76 familias), 6 especies de peces (4 correspondientes al género *Austrolebias*) y 5 de anfibios (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Borthagaray et al. 2015a). La generalidad de las especies que habitan estos ambientes presentan ciclos de vida adaptados al régimen hídrico de los charcos.

Los charcos cubren un amplio gradiente de áreas (variando hasta en 5 órdenes de magnitud) y otras condiciones ambientales sistemáticamente estimadas en todas las campañas de muestreo, como el volumen, la profundidad, la heterogeneidad, el índice de forma, etc. (Laufer et al. 2009, Arim et al. 2011, Piñeiro-Guerra et al. 2014, Pinelli

2016), que en conjunto con las características bióticas previamente mencionadas, hacen del sistema un modelo biológico excepcional para evaluar los mecanismos asociados al ensamblaje comunitario en un marco metacomunitario.

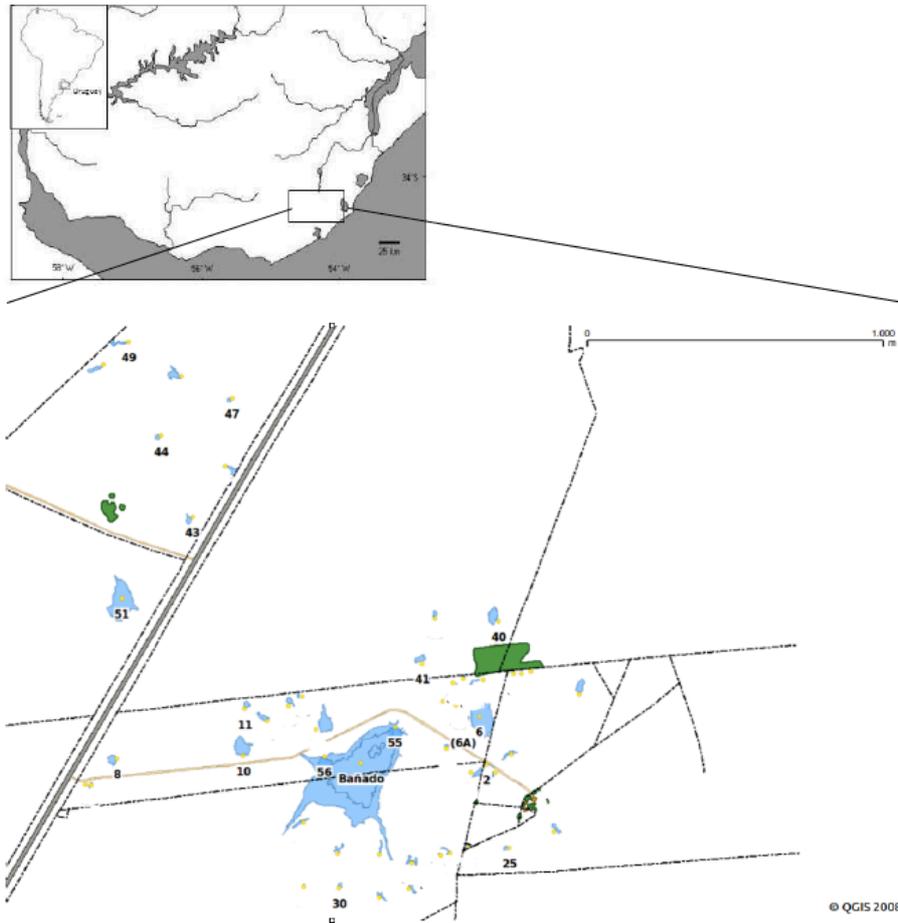


Figura 3. Sistema de estudio compuesto por una metacomunidad de 58 charcos temporales (círculos amarillos) localizados en el departamento de Rocha, Uruguay. Los números se corresponden con la nomenclatura de los charcos (utilizada en el diseño muestral del sistema) activos al momento de muestreo en la campaña de octubre 2008.

Muestreo y base de datos

Para el presente estudio se trabajó con la comunidad animal (macroinvertebrados, peces y anfibios) de la campaña de muestreo del sistema correspondiente a octubre 2008. Solo 18 de los 58 charcos registrados en 2008 fueron muestreados, correspondiendo con los charcos que se encontraban activos (con agua) a la fecha de muestreo. Las muestras de animales así como la estimación de variables abióticas fueron obtenidas por medio de un muestreo estandarizado (ver Laufer et al. 2009). La comunidad animal se muestreó con un calderín (15 x 20 cm) en 5 unidades

muestreales (UM) ubicadas de forma equidistante a lo largo de dos ejes ortogonales (5 UM en cada eje) correspondientes al diámetro mayor y menor de cada charco, aproximando su forma a la de un óvalo. En los charcos con ejes menores a 10 m la distancia entre UM se redujo a 2 m, y cuando los ejes fueron mayores a 50 m se tomaron muestras cada 10 m, por lo que en estos casos se incorporaron UM (Ziegler et al. 2014). Por lo tanto, el número de UM dependió del tamaño del charco, registrándose en la presente campaña un rango entre 7 y 21 UM por charco. Los individuos capturados fueron clasificados en el laboratorio del Centro Universitario Regional del Este (CURE-Maldonado) a la mayor resolución taxonómica posible, asignando como morfoespecies a aquellos organismos no identificados. De este modo se obtuvo una matriz biológica de incidencia de especies en las distintas UM para cada charco (especies en filas y UM en columnas). Los valores de las celdas se corresponden con el valor de abundancia de la especie dada en la UM dada, valores iguales a 0 implica la ausencia de la especie en la UM.

Características bióticas (asociadas a la comunidad de macrófitas) y abióticas de cada charco representan las variables locales asociadas a cada charco. Para las variables cuya correlación (Pearson) fue mayor a 0.8, se preservó la que presentara la interpretación biológica más intuitiva (Material suplementario, Figura MS1). Finalmente fueron consideradas las siguientes variables (Material suplementario, Figura MS2): profundidad (profundidad media), tamaño (cómo volumen de un óvalo: área x profundidad media), heterogeneidad (número de pequeños montículos de tierra por metro de diámetro mayor), índice de forma (diámetro mayor sobre diámetro menor), biomasa y riqueza de macrófitas. Por otro lado, las variables que capturan el efecto de la metacomunidad, fueron representadas por diferentes índices de centralidad provistos desde la teoría de grafos (aquí utilizadas como indicadores del flujo de individuos). Particularmente se estimaron la centralidad de grado (DC), de intermediación (BC) y cercanía (CC) en relación a la red estimada para cada patrón, mayores detalles en siguientes secciones.

Estructura de co-ocurrencia de comunidades locales

La estructura de co-ocurrencia de animales en cada una de las 18 comunidades de los charcos temporales se describió a través de los patrones de co-ocurrencia: i) anidamiento ii) modularidad y iii) segregación (co-ocurrencia negativa) o patrón tipo damero. Para lo mismo se contó con la versión binaria de las 18 matrices biológicas previamente definidas, es decir la matriz de presencia-ausencia de las especie en las distintas UM, computadas como 1 (valores de abundancia iguales o mayores a 1) y 0

respectivamente (ver representación visual de las matrices en Material suplementario, Figura MS3). Las matrices de presencia-ausencia pueden ser expresadas en forma de grafo o red (Almeida-Neto et al. 2007, Borthagaray et al. 2014a), a partir de los cuales es posible cuantificar los patrones de co-ocurrencia. Las mismas son un caso particular de redes bipartitas, en donde se tienen dos clases de nodos, las especies y los sitios, y las conexiones pueden solo ocurrir entre nodos de clases diferentes. En nuestro caso, las conexiones indican la presencia de una especie en determinado sitio (UM de un charco).

El **patrón de anidamiento** se estimó mediante el índice NODF (de sus siglas en inglés: node overlap decrease filling). Esta medida, propuesta por Almeida-Neto et al. (2008), se basa en el llenado decreciente (DF) y en el solapamiento pareado (PO). Definiendo una matriz con m filas y n columnas, en donde la fila i se encuentra por encima de la fila j , y la columna k se ubica a la izquierda de la columna l , y siendo MT la suma marginal total de cualquier fila o columna de una matriz (la suma de unos), para cualquier par de filas i y j , DF_{ij} va a ser 100 si MT_i es mayor que MT_j , en el caso contrario (si MT_i es menor que MT_j) DF_{ij} será igual a 0. De forma similar, para cualquier par de columnas k y l , DF_{kl} será 100 si MT_k es mayor que MT_l , contrariamente (si MT_k es menor que MT_l) DF_{kl} es 0. PO_{ij} , es el porcentaje de unos de la fila j que se encuentran en la misma columna que los unos de la fila i , y PO_{kl} es el porcentaje de unos de la columna l que se encuentran en idéntica posición de fila que los unos de la columna k . Si $DF_{pareado}=100$, entonces el grado de anidamiento pareado ($N_{pareado}$) es igual a PO para cada par de filas (de arriba a abajo) y par de columnas (de izquierda a derecha). Finalmente, a partir de las $n(n-1)/2$ y $m(m-1)/2$ medidas de anidamiento pareados entre filas y columnas respectivamente, se obtiene la medida de anidamiento para toda la matriz (índice NODF) como sigue:

$$NODF = \frac{\sum N_{pareado}}{\left[\frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[\frac{m(m-1)}{2} \right]}$$

De este modo, una matriz está perfectamente anidada cuando existe: i) un solapamiento completo entre pares de filas de abajo hacia arriba y columnas de derecha a izquierda, y ii) totales marginales decrecientes entre todos los pares de filas y pares de columnas. Este índice toma valores de 0 a 100, mínimo y máximo grado de anidamiento respectivamente. Específicamente, cada charco tendría un grado alto de anidamiento si las especies presentes en las UM con menor riqueza son un subconjunto de las especies de las UM más ricas y si los sitios ocupados por las especies con menor

frecuencia son un subconjunto de los sitios ocupados por las especies con distribución más amplia (i.e.: las especies con menores frecuencias alcanzan las UM más concurridas).

La estimación del **patrón de segregación** de especies (tipo damero), se llevó a cabo mediante la métrica C-score propuesta por Stone y Roberts (1990). La co-ocurrencia negativa para un par de especies i y j en un número de sitios dado se calcula como: $C_{ij} = (r_i - S_{ij})(r_j - S_{ij})$, donde r_i es el número de sitios en donde la especie i está presente, r_j es el número de sitios en donde la especie j está presente y S_{ij} es el número de sitios en donde ambas especies están presentes. Para M especies presentes en la comunidad, hay $P = M(M - 1)/2$ pares de especies, por lo que el C-score para toda la comunidad está dado por la siguiente ecuación:

$$C = \sum_{j=0}^M \sum_{i<j} C_{ij} / P$$

Valores elevados de C-score de la comunidad implica que más pares de especies están segregadas en sus co-ocurrencias (Ulrich y Gotelli 2007a).

La **modularidad** puede ser estimada usando diferentes índices (Thébault 2013). El índice comúnmente utilizados es el propuesto por Newman y Girvan (2004), Q (Guimerà y Amaral 2005, Olesen et al. 2007, Thébault 2013). Para una compartimentalización dada, Q representa la diferencia entre la fracción observada de los nodos conectados en el mismo módulo y la fracción esperada si las conexiones ocurrieran al azar en una red con el mismo grado de compartimentalización. En este trabajo, se utilizó la métrica de modularidad Q_B , propuesta por Barber (2007), que es una modificación para redes bipartitas del índice Q (las conexiones pueden ocurrir solo entre nodos de diferente clase), expresada como:

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

donde, 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_{iC} es la suma de los grados de los nodos dentro del módulo i que pertenecen al conjunto C (sitios) y k_{iR} es la suma de los grados de los nodos dentro del módulo i que pertenecen al conjunto R (especies). El número de compartimentos (módulos) que mejor caracteriza la red estudiada es aquel que maximiza el número de enlaces entre los nodos que pertenecen al mismo módulo y

minimiza el número de enlaces entre los nodos que pertenecen a diferentes módulos. En esencia se busca maximizar la función Q_B , a través de algoritmos de optimización basados en procedimientos heurístico que encuentran una solución óptima (Newman y Girvan 2004, Guimerà y Amaral 2005, Fortuna et al. 2010). Particularmente, se computó el algoritmo de simulaciones de reconocimiento (*simulated annealing*, SA, Guimerà y Amaral 2005) para realizar la detección de módulos en cada una de las comunidades.

Una vez estimadas las distintas métricas de co-ocurrencia se determinó el nivel de significancia, evitando así la detección de estructura (valores altos de las métricas) por el efecto solo de la densidad de conexiones (Fortuna et al. 2010). Para lo mismo se compara el valor observado de la métrica con el obtenido a partir de una distribución de valores de matrices nulas simuladas. En otras palabras, se busca evaluar si la estructura de co-ocurrencia observada en las distintas comunidades de charcos temporales difiere significativamente de la estructura de co-ocurrencia emergente en comunidades de igual tamaño y densidad de conexiones ensambladas al azar. Existen varios métodos para generar matrices nulas a partir de una matriz dada. Para evaluar la significancia del patrón anidado y tipo damero se implementó el método del tipo fijo-fijo, basado en el algoritmo no secuencial para matrices binarias “sequential swap”. Este método preserva fijo los totales de las filas y las columnas de la matriz original y luego inspecciona matrices aleatorias de 2 x 2 y realiza intercambios (swap) en ellas (Gotelli 2000, Miklós y Podani 2004). Estas simulaciones (método *quasiswap*, variante del *sequential swap*) se realizaron con la función *oecosimu* disponible en el paquete ‘vegan’ del programa R, generándose 10.000 simulaciones (valor del parámetro *burnin*=5000, *thin*=5000).

Por otro lado, la modularidad de cada charco se estimó con en el software MODULAR (Marquitti et al. 2014) que implementa dos modelos nulos diferentes (previamente usados para estudios de redes ecológicas), que básicamente reasignan las conexiones entre sitios y especies: i) el modelo Erdős-Rényi (“null model 1”) genera redes del mismo tamaño y conectividad que la red original (Erdős y Rényi 1959) ii) “null model 2”, incorpora la conservación de la distribución de conexiones entre nodos (Bascompte et al. 2003). La modularidad de la matriz original fue estimada con la métrica de Barber, Q_B , para redes bipartitas y se especificó la generación de 3000 simulaciones (3000 matrices nulas y su respectivos valores de modularidad) para cada charco.

Finalmente, para comparar los patrones de co-ocurrencia entre las 18 comunidades de charcos temporales, se estandarizaron los valores observados de las métricas estructurales estandarizadas, Z-score: $Z_X = (X_{obs} - \bar{X}_{null})/SD_{null}$, donde X_{obs}

es el valor observado de la métrica dada; \bar{X}_{null} y SD_{null} son la media de la métrica y la desviación estándar respectivamente, obtenidas de las matrices nulas generadas para cada métrica. Mediante esta transformación los valores significativos al 95 % de las distintas métricas fueron aquellos mayores que 2 o menores que -2 (Ulrich y Gotelli 2007b). Valores mayores a los predichos por el modelo nulo indican una incidencia de la métrica mayor a lo esperado por azar. Asimismo, valores menores indican que la métrica tiende a ser observada menos de lo esperado por azar en la comunidad. En ambos casos, el resultado indica la existencia de una estructuración de co-ocurrencia en la comunidad. Para visualizar los potenciales gradientes en estructura de co-ocurrencia entre comunidades se realizó un Análisis de Componentes Principales.

Estimación de la red metacomunitaria y aislamiento de las comunidades

La teoría de grafos proporciona un amplio conjunto de herramientas para representar metacomunidades y cuantificar sus estructuras a nivel de toda la red (e.g.: modularidad, diámetro y largo característico) y a nivel de comunidades individuales (e.g.: métricas de centralidad). Una metacomunidad puede describirse como un grafo, donde los nodos corresponden a comunidades y las conexiones entre sí representan algún tipo de relación estructural o funcional entre ellas, por ejemplo, el flujo de individuos (Urban y Keitt 2001).

En este estudio se estimaron redes metacomunitarias a partir del método introducido por Borthagaray et al. (2015b), utilizando herramientas de la teoría de grafos. Este método se basa en determinar la estructura metacomunitaria congruente con los procesos ecológicos que afectan el flujo de organismos. Para ello, se trata de buscar la distancia umbral de conexión que maximiza la asociación entre un atributo estructural local (e.g.: riqueza, patrones de co-ocurrencia) y el aislamiento de la comunidad (Borthagaray et al. 2015b). Aquí, propusimos incorporar al método anterior un análisis basado en modelos nulos. Con esta modificación buscamos evaluar la significancia de la asociación máxima identificada, i.e.: buscamos descartar que el máximo identificado sea producto de un artefacto de la estructura del análisis. De este modo, se implementaron los siguientes seis pasos para estimar las redes metacomunitarias para cada métrica de co-ocurrencia previamente calculada. **1)** Construcción de 400 redes metacomunitarias a partir de un gradiente de 400 distancias umbrales de conexión entre comunidades. Estas distancias van desde la mínima hasta la máxima distancia Euclidiana existente entre los pares de charcos más cercanos y más lejanos respectivamente del total de charcos que constituyen la metacomunidad. Todas las

comunidades tienen el potencial de afectar al resto a través de migración de individuos (Borthagaray et al. 2015a), por lo cual fueron considerados 54 de los 58 charcos totales para la estimación de las redes metacomunitarias, correspondientes al total de charcos activos en los meses de invierno del 2008. La red teórica asociada a cada distancia umbral de conexión se obtiene uniendo los charcos cuya distancia geográfica es menor que dicha distancia teórica. Por lo tanto, a medida que aumenta la distancia umbral de conexión entre las comunidades, aumenta la conectividad de la red. **2)** Cálculo de distintas métricas de centralidad para cada red estimada (ver más abajo). **3)** Determinación de la asociación entre la centralidad de los charcos y el patrón de co-ocurrencia de referencia para cada una de las 400 metacomunidades, esto se repite para las distintas métricas de centralidad utilizadas. La asociación consistió en el ajuste de una regresión lineal y, regresión cuadrática y cúbica a efectos de detectar no linealidad. **4)** Identificación de la distancia y la red metacomunitaria asociada que maximiza la asociación del paso 3 (mayor R^2). **5)** Aleatorización del atributo local (cada métrica de co-ocurrencia) entre las comunidades y se repiten los pasos 3 y 4 del método de Borthagaray et al. (2005) 2000 veces (número de aleatorizaciones) reteniendo la relación observada para cada aleatorización. **6)** En base a las 2000 aleatorizaciones se estimó el intervalo de confianza al 95%, identificando las redes metacomunitarias con una máxima y significativa asociación, entre el aislamiento de la comunidad y su estructura local.

Como medida de aislamiento de cada charco, se utilizaron los índices de centralidad que reflejan el potencial flujo de individuos al que está sujeta una comunidad local (Estrada y Bodin 2008). Estos índices son una métrica a nivel de nodo (comunidades locales) que se relacionan inversamente con el aislamiento de las comunidades inmersas en la red metacomunitaria. Típicamente, valores más altos de centralidad indican niveles más bajos de aislamiento (Economio y Keitt 2010). Las diferentes métricas de centralidad enfatizan distintos componentes del aislamiento de la comunidad (Borthagaray et al. 2015a). Asimismo, el uso de diferentes métricas permite evaluar el desempeño relativo de las mismas al momento de dar cuenta de un patrón de interés en una metacomunidad particular (Borthagaray 2015b). Por lo tanto, en este trabajo hemos considerado tres métricas de centralidad para estimar el grado de aislamiento de cada charco: i) *centralidad de grado* (DC, degree centrality), que es el número de conexiones directas de una comunidad de referencia a sus comunidades vecinas (Freeman et al. 1979, Wasserman y Faust 1994); ii) *centralidad de proximidad* (CC, closeness centrality), que es el inverso de la longitud promedio de los caminos más cortos entre la comunidad de referencia y el resto de las comunidades en la red; y iii)

centralidad de intermediación (BC, betweenness centrality), que describe la frecuencia con la que una comunidad de referencia actúa como mediadora en el camino más corto entre otras dos comunidades de la red (Wasserman y Faust 1994, Economo y Keitt 2010).

Después de completar los pasos descritos, se obtienen nueve redes metacomunitarias (tres por cada uno de los tres patrones de co-ocurrencia, correspondiente a las tres métricas de centralidad aquí consideradas), en la medida que se identifiquen asociaciones máximas y significativas en todos los escenarios. A partir de estas redes se obtienen los vectores de centralidad (DC, CC y BC) los cuales serán incorporados como potenciales variables explicativas en los modelos estadísticos que dan cuenta de los patrones de co-ocurrencia (ver más abajo).

Determinantes de los patrones de co-ocurrencia: procesos metacomunitarios y locales

El efecto relativo del aislamiento de la comunidad (métricas de centralidad de los charcos) y las condiciones locales (variables previamente introducidas) sobre la estructura de co-ocurrencia de las comunidades (ZNODF, ZC-score y ZModularity), se analizó a través de modelos lineales generalizados (GLM), utilizando para cada patrón una distribución de error de la familia Gaussiana. Se computaron rutinas de exploración de modelos completa, evaluando todos los modelos posibles (paquete 'bestglm' del software R, McLeod y Xu 2017). La identificación del mejor modelo se llevó a cabo mediante el criterio de información de Akaike (AIC), seleccionándose aquel con el menor valor de AIC (Hilborn y Mangel 1997). Diferencias en los valores de AIC entre modelos mayores a dos unidades fueron consideradas estadísticamente significativas (Richards 2005), cuando dicha diferencia fue menor que dos unidades se seleccionan los modelos con mayores valores de R^2 y/o con parámetros significativos. Los modelos fueron limitados a dos variables independientes de forma de tener una relación *número de observaciones-cantidad de parámetros* aceptable. Para detectar relaciones no lineales, también se incluyeron los términos logarítmicos y cuadráticos de las potenciales variables explicativas. Finalmente, en los modelos seleccionados se visualizó el efecto de cada variable independiente, controlando el efecto de la otra variable, i.e.: los residuos parciales. Todos los modelos y análisis estadísticos se realizaron utilizando el software R (R Core Team 2016).

Resultados

Descripción de la metacomunidad de charcos temporales

A lo largo de los 18 charcos relevados se registraron 183 especies comprendidas en 31 órdenes que incluye anuros, peces y una amplia variedad de invertebrados. Las comunidades animales de los charcos variaron en riqueza y número de organismos, registrándose un rango de 28 a 67 especies (media=42.83, mediana=41 especies), y de 127 a 658 individuos (media=326.3, mediana=275 individuos). A escala de unidad muestral (UM), la riqueza máxima registrada fue de 41 especies, y la mínima de 1 (media=10.93, mediana=10, n=197 UM distribuidas entre los 18 charcos).

Estructura de co-ocurrencia de especies en las comunidades locales

La estimación de la modularidad a partir de ambos modelos nulos computados presentaron valores de Z-Modularidad altamente correlacionados ($r=0.98$, p-valor= $9.841e-13$), por lo que se continuo el resto de los análisis con los valores de modularidad obtenidos a partir del “null model 1” (Erdős-Rényi).

Para todos los patrones analizados, ninguna comunidad de charcos presentó estructura de co-ocurrencia significativa (al 95%) (Figura 4), con excepción de dos comunidades que presentaron estructura anti-modular y anti-anidada (ver Material suplementario, Figura MS3). De todas formas, fue posible detectar un gradiente en los valores de estructura, que va de charcos con una tendencia de menos hacia más estructurados en términos de co-ocurrencia.

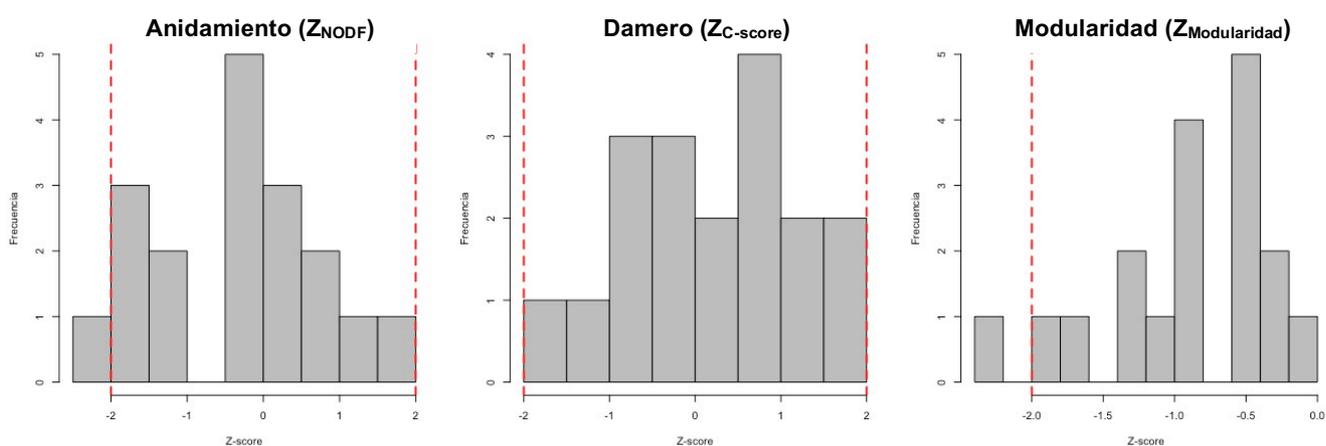


Figura 4. Histogramas de frecuencia de los índices estandarizados de los patrones de co-ocurrencia espacial de la comunidad de animales de los charcos temporales. De izquierda a derecha se muestran la distribución para las métricas de anidamiento (NODF), damero (C-Score), y modularidad (Modularidad). Todos los índices están estandarizados con un Z-score, por lo que los valores mayores que 2 y menores que -2 (líneas punteadas) corresponden a comunidades más y menos estructuradas, respectivamente, de lo esperado por azar (grado de co-ocurrencia significativo).

En la Figura 5, se presenta el gráfico correspondiente al Análisis de componentes principales (ACP) llevado a cabo para la variabilidad de los patrones de co-ocurrencia. El componente principal (PC1) explica el 54.4% de la varianza entre los charcos, y presentó una contribución positiva del Z-NODF, mientras que el Z-C-score y el Z-Modularidad contribuyeron de forma negativa a este componente (Figura 5). Este resultado indica que los charcos con tendencia anidada suelen ser los menos modulares o segregados, y viceversa. El segundo componente principal (PC2) que explica un 34.8% de la varianza, está asociado negativamente con los tres patrones de co-ocurrencia (Figura 5 y Materia suplementario, Figura MS4). Por lo tanto, los charcos con valores más negativos respecto a este eje serían los más estructurados en términos de patrones de co-ocurrencia, mientras que charcos con valores positivos podría asociarse a una estructura anti-anidada o anti-modular.

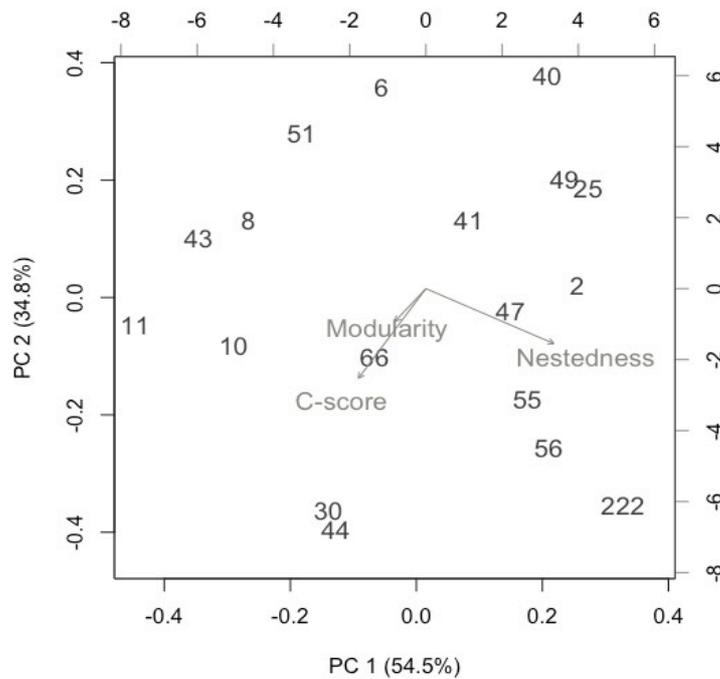


Figura 5. Análisis de componentes principales de los patrones de co-ocurrencia estandarizados: ZNODF, Z-C-score y Z-Modularidad.

Identificación de las redes metacomunitarias

Se identificó una red metacomunitaria significativa que maximiza la asociación entre la centralidad de los charcos y los patrones de co-ocurrencia de especies para cada patrón aquí considerado (Figura 6 y Material suplementario: Figura MS5). La centralidad de intermediación fue la métrica que sistemáticamente presentó la mayor asociación con los diferentes patrones estructurales (Figura 6). Se encontró un máximo único y significativo para el conjunto de redes metacomunitarias potenciales asociadas con las tendencias en anidamiento y en damero en la regresión cuadrática, con distancias de conexión de 1391 y 657 m respectivamente (Figura 6). Sin embargo, para el patrón modular se detectó una mayor asociación con BC en la regresión cúbica, encontrándose un máximo significativo a una distancia de conexión de 256 m y un segundo máximo marginalmente significativo a 1152 m (Figura 6).

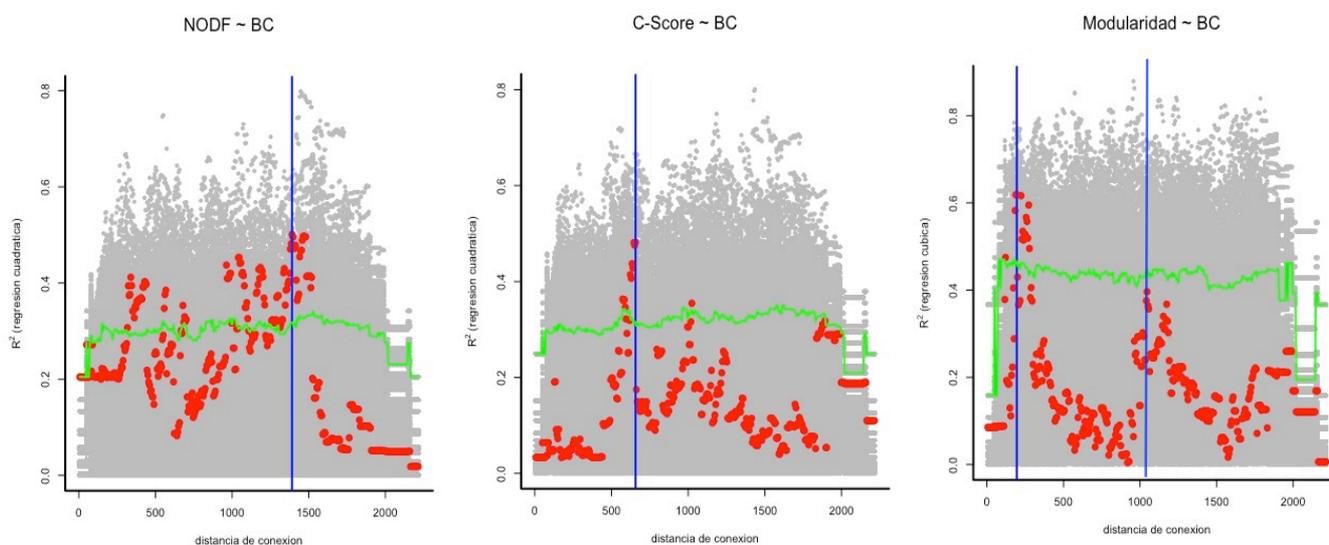


Figura 6. Identificación de la distancia significativa al 95% que maximiza la asociación entre la estructura de co-ocurrencia y la centralidad de la comunidad local. Los coeficientes de determinación (R^2) fueron calculados para 400 distancias de conexión. Los puntos rojos se corresponde con la asociación de los datos observados y los puntos grises representan los R^2 de las asociaciones obtenidas al computar 2000 aleatorizaciones de los índices de co-ocurrencia. La curva verde representa el límite de confianza al 95%, los puntos observados (rojos) por encima de la curva se corresponden con asociaciones significativas. Las líneas azules verticales identifican la distancia de conexión máxima a partir de la cual se estiman las redes metacomunitarias para cada patrón. De izquierda a derecha: R^2 de la regresión cuadrática entre el índice Z-NODF y BC vs. 400 distancias de conexión, R^2 de la regresión cuadrática entre el índice Z-C-score y BC vs. 400 distancias de conexión, y R^2 de la regresión cúbica entre el índice de Z-Modularidad y BC vs. 400 distancias de conexión. Solo se presentan la identificación de las redes y centralidades que entraron en los modelos que dan cuenta de cada patrón de co-ocurrencia. BC fue la métrica de centralidad que consistentemente entró en los modelos que mejor ajustaron (ver más abajo). Los resultados para las otras regresiones entre los patrones de co-ocurrencia y las otras métricas de centralidad (DC y CC) se presentan en el Material Suplementario, Figura MS5.

Con excepción del primer máximo encontrado entre la asociación del BC y el patrón modular, el resto de las distancias de conexión encontradas fueron consistentemente mayores que la distancia umbral de percolación de 539 m (Figura 7). La distancia umbral de percolación es la menor distancia que conecta todas las comunidades locales conformando una única red metacomunitaria (Urban y Keitt 2001). Por lo tanto, en las redes metacomunitarias estimadas no existen charcos completamente aislados (Figura 7).

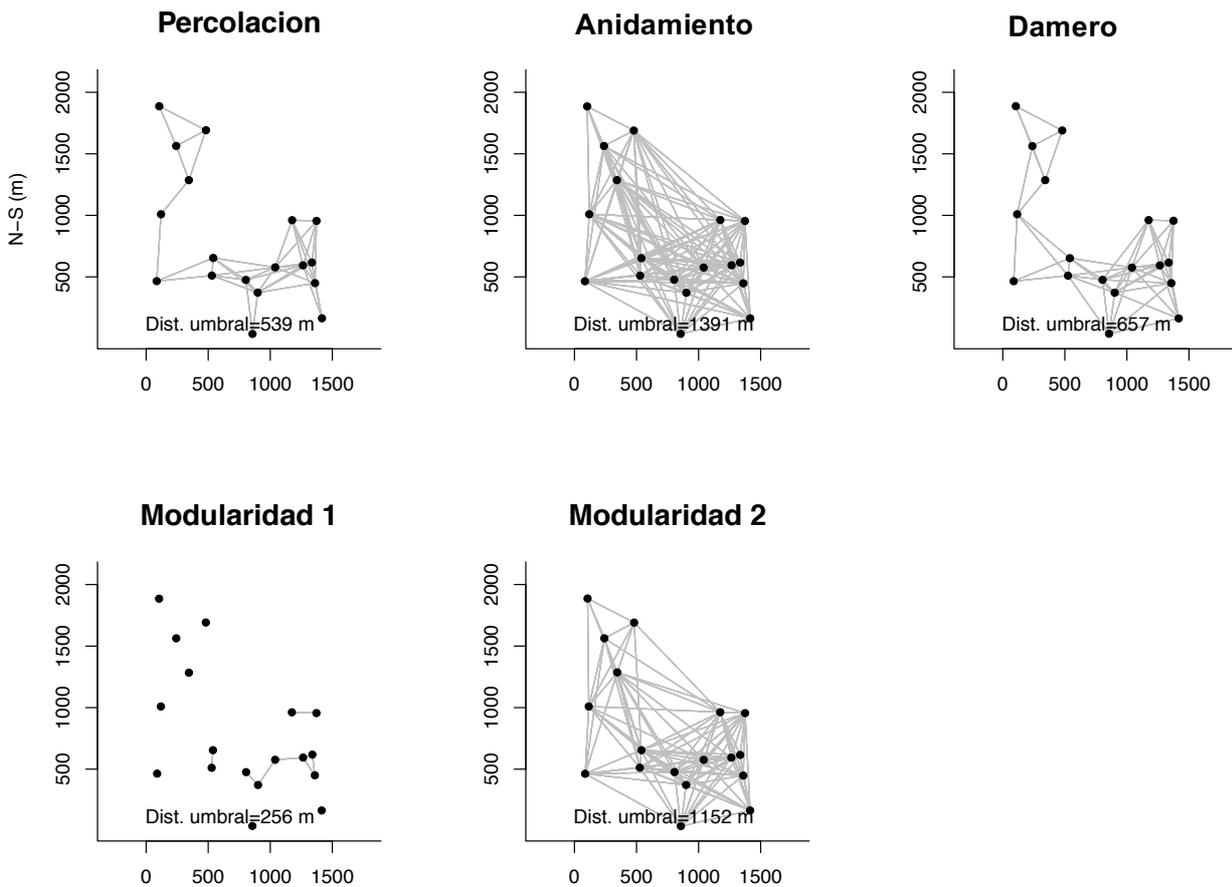


Figura 7. Redes metacomunitarias potenciales del sistema de charcos temporales (34°25'04.700S, 53°98'01.000W) obtenidas a partir de diferentes distancias umbrales, i.e.: cada par de charcos cuya distancia sea menor o igual a esta son conectados. Los nodos representan la ubicación de los 18 charcos en la metacomunidad, y las líneas grises las conexiones entre estos. (A) Red estimada a partir de la distancia umbral de percolación (539 m). (B, C, D y E) Redes estimadas a partir de la distancia umbral que maximiza la asociación entre la centralidad de intermediación y la estructura de co-ocurrencia. (B) Distancia umbral encontrada para el patrón anidado –1391 m. (C) Distancia umbral encontrada para el patrón de damero –657 m. (D y E) Distancias umbrales encontrada para el patrón de modularidad –256 m y 1152 m respectivamente. Solo se presentan las redes estimadas a partir de la asociación con la centralidad de intermediación, que fue la métrica de centralidad que, consistentemente para los tres patrones de co-ocurrencia, alcanzó mayores coeficientes de determinación (R^2).

Determinantes de los patrones de co-ocurrencia

A partir de las redes metacomunitarias estimadas se extrajeron los valores de centralidad de cada charco. La centralidad de grado y la de proximidad presentaron una elevada correlación para todos los patrones ($r_{\text{NODF}}=0.95$, $r_{\text{C-score}}=0.99$, $r_{\text{Modularidad}}=0.52$) (Material suplementario: Figura MS6). Consecuentemente, solo fueron consideradas las centralidades de grado e intermediación como variables metacomunitarias en la selección de los modelos que dan cuenta de las estructuras de co-ocurrencia.

Se detectó un modelo significativo para las tres métricas de co-ocurrencia consideradas, explicando una importante fracción de la variación en las tres métricas (mayor del 50%) a través de la combinación de condiciones locales y aislamiento de los charcos (Figura 8). De todos los modelos significativos posibles, los modelos finales seleccionados fueron los que presentaron mayor coeficiente de determinación ($R^2_{\text{NODF}}=0.71$, $R^2_{\text{C-score}}=0.64$, $R^2_{\text{Modularidad}}=0.66$, Figura 8) y menor AIC. Para alguno de los patrones se detectaron modelos alternativos con menos de dos unidades de AIC de diferencia en relación al mejor modelo. No obstante, estos modelos consistían en transformaciones lineales de las variables incluidas en los modelos seleccionados, dando cuenta de lo mismo, por lo que fueron desestimados (Material suplementario, Tabla MS1).

Los modelos incluyeron consistentemente una variable que representa las condiciones locales y una variable de aislamiento (centralidad), que fue representada en los tres modelos evaluados por la centralidad de intermediación. Mientras que el anidamiento disminuyó con la centralidad, la modularidad y la segregación aumentaron (Figura 8). Entre las condiciones locales, las variables seleccionadas difirieron a lo largo de los tres patrones de co-ocurrencia considerados. La heterogeneidad fue asociada negativamente con el grado de anidamiento. Por otro lado, la riqueza de la vegetación fue el mejor predictor local para dar cuenta de la estructura en damero, presentando una relación negativa. Finalmente, el grado de modularidad tendió a disminuir a medida que aumentaba el volumen de los charcos (Figura 8).

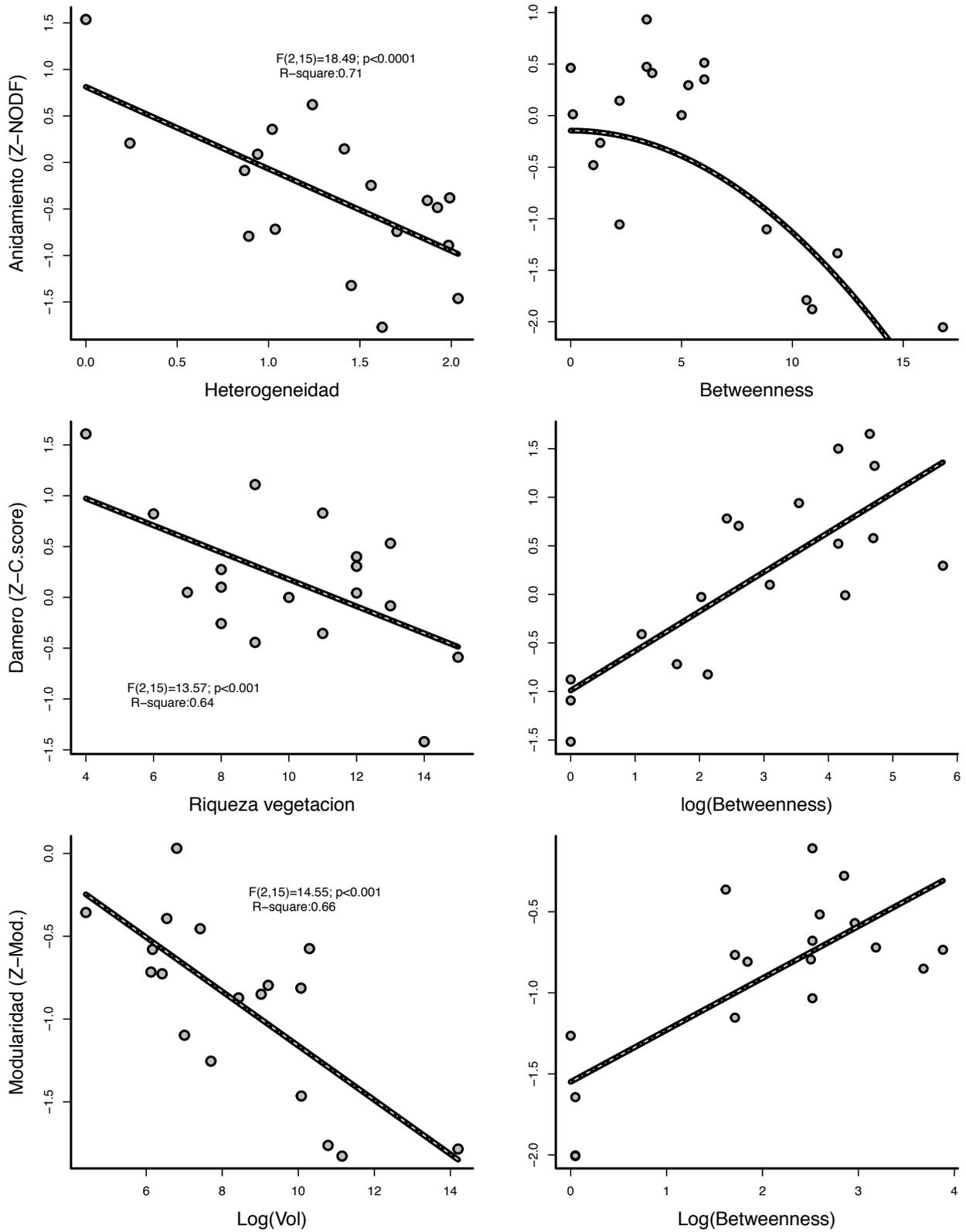


Figura 8. Determinantes locales y metacomunitarios de los patrones de co-ocurrencia en las comunidades locales. Cada punto corresponde a una comunidad local (18 charcos de la metacomunidad). La línea continua corresponde a los valores predichos bajo la regresión lineal múltiple. El valor de R^2 y el p-valor de las regresiones limitadas a dos variables se indican a la izquierda de cada par de gráficos. En todos los casos se grafican los residuos parciales.

Discusión

En las últimas décadas, el desarrollo de la ecología de metacomunidades ha representado un avance cualitativo en la comprensión de los procesos que determinan los patrones de biodiversidad (Leibold y Chase 2018). La identificación de un papel central en la dispersión de individuos entre comunidades locales, conformando una metacomunidad, ha cambiado el foco de la teoría ecológica desde lo local a lo metacomunitario (Levins y Culver 1971, Shmida y Wilson 1985, Holt 1993, Holyoak et al. 2005, Brown et al. 2017). De esta forma, la ecología de metacomunidades rápidamente se convirtió en un marco teórico dominante para comprender los mecanismos de ensamblaje comunitario. Desde las primeras síntesis conceptuales de la ecología de metacomunidades (Leibold et al. 2004), el trabajo teórico se ha expandido rápidamente en comparación con los análisis empíricos (Grainger y Gilbert 2016). Esto se debería principalmente a los desafíos involucrados en el análisis empírico de las predicciones teóricas (Driscoll y Lindenmayer 2009, Borthagaray et al. 2015a). En primer lugar, los patrones de diversidad históricamente reportados refieren a comunidades locales, con pocos casos que corresponden a metacomunidades. En segundo lugar, relevar la información metacomunitaria es un desafío en sí mismo, no solo deben muestrearse múltiples comunidades locales, sino también estimar el flujo potencial entre ellas (Leibold et al. 2004). Por último, casi la totalidad de los patrones metacomunitarios analizados se limitan a la diversidad taxonómica del sistema. Es decir, son pocos los análisis de metacomunidades que van más allá de patrones en riqueza de especies (Grainger y Gilbert 2016). Notablemente, esto no es solo una limitante de los trabajos empíricos, siendo la diversidad taxonómica también el principal foco de la mayoría de los estudios teóricos (Logue et al. 2011, Enquist et al. 2015). En términos generales, la complejidad inherente a los sistemas naturales y a este nuevo marco teórico en continuo desarrollo, demanda nuevos abordajes y bases de datos que permitan enraizar con datos este constructo teórico. En este sentido, este trabajo representa una contribución al sustento empírico de la ecología de metacomunidades, disminuyendo la histórica brecha teoría-datos de la ecología en general y las metacomunidades en particular (Logue et al. 2011). En la presente tesis se identificó un sistema de estudio modelo en el marco de la ecología de metacomunidades. Específicamente, la metacomunidad de charcos y la estimación de su red metacomunitaria aportaron evidencia de campo sobre la existencia de una conexión entre la estructura local de las redes de co-ocurrencia y el aislamiento de las comunidades.

Esta tesis logra así avanzar más allá de los patrones taxonómicos, indicando la importancia de incorporar otros atributos estructurales como las redes ecológicas al marco de ecología de metacomunidades. El foco en la conexión entre patrones de co-ocurrencia dentro y entre comunidades y los mecanismos metacomunitarios ha crecido significativamente en los últimos años (ver por ejemplo Bender et al. 2017). No obstante, el análisis de la conexión entre aislamiento de las comunidades y sus redes de co-ocurrencia no ha sido considerado en la literatura hasta la fecha. Es así que la evidencia empírica aquí reportada motiva al desarrollo de futuros trabajos teóricos, experimentos de laboratorio y análisis de datos que la respalden o refuten. En particular, en el sano desarrollo de una teoría que alterne abordajes teóricos y empíricos (Box 1976, Marquet et al. 2014), se requieren nuevos trabajos teóricos que validen los mecanismos que aquí proponemos para dar cuenta de los patrones reportados.

Redes metacomunitarias

La configuración de la red metacomunitaria (i.e.: el arreglo espacial de las comunidades y sus conexiones a través de las cuales los individuos se dispersan), influye en la movilidad de los individuos afectando su dispersión, tasas de colonización y reclutamiento (Mouquet y Loreau 2002, Carrara et al. 2012). Sin embargo, la identificación de dicha configuración en sistemas reales es muchas veces difícil, principalmente cuando no existe un patrón de conectividad naturalmente definido (e.g.: flujo de individuos conducido por viento o agua), siendo uno de los desafíos a los que se enfrentan los abordajes empíricos. En este contexto, el enfoque basado en teoría de redes o teoría de grafos ha promovido un avance significativo para el estudio de las redes ecológicas, como las redes tróficas (Pimm 1982, Cohen y Palka 1990), mutualistas (Bascompte et al. 2003), y más recientemente las redes metacomunitarias (Economu y Keitt 2010, Borthagaray et al. 2012, 2014b, 2015b, Altermatt 2013). Particularmente, en ecología de metacomunidades, la teoría de grafos se ha posicionado con un rol central, ya que permitió el análisis explícito y cuantitativo de predicciones claves para la construcción y consolidación de la teoría (Urban y Keitt 2001, Economu y Keitt 2008, 2010, Carrara et al. 2012, Borthagaray et al. 2012, 2014b, Altermatt 2013).

Dos aproximaciones que han sido utilizadas como un posible marco para identificar redes metacomunitarias han sido el árbol de expansión mínimo (MST), aquel que conecta todos los nodos por medio de la distancia más corta y la red de percolación definido por la distancia de percolación (Urban y Keitt 2001). Si bien ambas aproximaciones proporcionan estimaciones robustas de las redes metacomunitarias, no

necesariamente representan los procesos que estructuran la metacomunidad o el paisaje percibido por los organismos que ensamblan las comunidades locales (Borthagaray et al. 2015a). Las comunidades locales albergan especies con una amplia gama de atributos biológicos que probablemente determinan las escalas espaciales en las que experimentan el paisaje (Keitt et al. 1997, Borthagaray et al. 2012, 2014a). En este contexto, el método utilizado (propuesto por Borthagaray et al. 2015b) permite estimar la red metacomunitaria y el aislamiento de las comunidades locales a partir de la información local disponible (e.g. riqueza de especies o redes ecológicas). De hecho, el método demostró tener un desempeño razonable en la identificación de la red metacomunitaria asociada a los patrones de co-ocurrencia locales, aquí considerados, permitiendo avanzar en los mecanismos potencialmente involucrados.

La relación entre el aislamiento de las comunidades y su estructuración en co-ocurrencia no había sido considerado previamente. El haber identificado redes metacomunitarias potencialmente asociadas a los tres patrones de co-ocurrencia constituye un aporte en si mismo. En primer lugar, esto sugiere que los patrones de co-ocurrencia estarían siendo afectados por la estructura de la red metacomunitaria y por tanto más teoría es necesaria en este sentido (Bender et al. 2017). En segundo lugar, se detectó una escala espacial para la conexión entre comunidades locales que es menor a las dimensiones del sistema de estudio. Esta distancia podría haber sido no significativa o mucho mayor a la escala del sistema de estudio (e.g.: si se hubiera obtenido un crecimiento monótono del grado de estructura con la centralidad). Escenario en el cual procesos más allá de la escala metacomunitaria determinan los patrones de co-ocurrencia (Borthagaray et al. 2015b). Por otro lado, esta distancia podría haber sido baja indicando que exclusivamente los procesos locales determinarían estos patrones. Sin embargo, para las tres métricas consideradas el valor de distancia umbral o escala característica estuvo siempre dentro del rango de distancias que separan las comunidades locales (Figura 6 y 7) y por encima de la distancia umbral de percolación. Esta observación da pistas acerca del rol, en este sistema de los mecanismos operando a escala metacomunitaria como determinantes de la estructura de las comunidades locales. Consecuentemente, el método de estimación de redes metacomunitarias aquí implementado no solo permite cuantificar esta estructura sino también sustentar a las metacomunidades como nivel adecuado de análisis (Loreau 2010, Leibold y Chase 2018).

Este abordaje permitió dilucidar respuestas novedosas asociadas a los patrones de co-ocurrencia. Si bien los tres patrones estructurales presentaron distancias

características dentro de la escala del sistema de estudio, las co-ocurrencias en damero fueron asociados a distancias mucho más bajas que las estimadas para anidamiento y modularidad. Esta diferencia podría asociarse a que los dameros involucran segregaciones entre pares de especies, y por tanto procesos que podrían definirse a una escala más local, mientras que el anidamiento y la modularidad involucran conjuntos de especies (Ulrich y Gotelli 2007, Ulrich et al. 2009, 2017 a y b). Por otro lado, es notable haber identificado la centralidad de intermediación (BC) como la métrica que mejor da cuenta de los diferentes patrones de co-ocurrencia (i.e.: con mayores coeficientes de determinación). Estos resultados fueron igualmente sustentados a partir de las regresiones, donde consistentemente la BC fue sugerida como variable explicativa en los modelos seleccionados. Esta métrica captura una característica de la conectividad entre comunidades más allá de la escala de vecindario, sugiriendo por lo tanto, que los patrones de co-ocurrencia se verían afectados por la intensidad del flujo de individuos involucrando a toda la red metacomunitaria.

Son pocas las herramientas disponibles en este marco teórico emergente que permiten avanzar sobre las evidencias señaladas (Borthagaray et al. 2015a, b, Tonkin et al. 2016, Moureta-Holme et al. 2016). La estimación de la red metacomunitaria complementa otros abordajes relevantes en el marco de la teoría de metacomunidades como la partición de varianza (Peres-Neto y Legendre 2010, Tuomisto et al. 2012) o el análisis de la auto-correlación espacial (Diniz-Filho et al. 2012). El método propuesto por Borthagaray et al. (2015b), y aquí utilizado, representa así una herramienta interesante para identificar redes metacomunitarias. No obstante, es un abordaje bastante general con varios aspectos conceptuales y estadísticos a desarrollar. En ese sentido, esta tesis incorporó un modelo nulo que aporta significancia estadística a la red estimada, una importante limitante previa del método. Los modelos nulos han sido particularmente valiosos para probar predicciones de la teoría ecológica y la conexión entre patrones y predicciones (Gotelli 2000, Leibold y Mikkelsen 2002, Arim y Barbosa 2002, Arim y Marquet 2004, Ulrich y Gotelli 2007b, Gotelli y Ulrich 2010, Chase 2010, Tucker et al. 2016). Para el presente método la incorporación del modelo nulo permitió pasar de una inferencia cualitativa a cuantitativa. En perspectiva, el abordaje podría robustecerse con otras consideraciones estadísticas. Por ejemplo, hemos explorado la incorporación de co-variables que den cuenta del efecto de las condiciones locales, atributos de las especies, u otros determinantes de las métricas evaluadas. Complementariamente, se puede considerar el análisis de funciones de conexión de parches en relación a su distancia en lugar de una distancia umbral o métodos que permitan asignar niveles de flujo a cada parche independiente de su posición en la red.

Aislamiento y estructura de co-ocurrencia

El marco teórico de Metacomunidades predice la existencia de un patrón en joroba en la magnitud de estructuración de las comunidades en gradientes de dispersión (ver Figura 2) (Leibold et al. 2004). En esencia, a bajos niveles de flujo hay baja disponibilidad de especies para el ensamblaje de las comunidades por cualquier mecanismo ecológico, pero a niveles muy altos de flujo el efecto de masa prevalece sobre los procesos locales; siendo a niveles intermedios de flujo donde las comunidades presentarían el mayor grado de estructuración (Figura 2). Esta hipótesis conceptual es bien sustentada en análisis teóricos y empíricos para el caso de la diversidad (Matthiessen y Hillebrand 2006, Cadotte 2006, Vanschoenwinkel et al. 2007, Howeth y Leibold 2010, Loreau 2010, Grainger y Gilbert 2016). No obstante, para el caso de las redes de co-ocurrencia se sustenta esencialmente en un abordaje conceptual (pero ver Bender et al. 2017). Por un lado, nuestros resultados sustentan la predicción general en sentido que el grado de estructuración en co-ocurrencia de las comunidades locales dependió del nivel de flujo de organismos, representado aquí por el aislamiento. Sin embargo, los patrones encontrados no son adecuadamente sustentados por la conceptualización anterior (ver también Logue et al. 2011, Brown et al. 2017). Primero, la estructuración en términos de co-ocurrencia no puede ser resumida en un solo eje como sí la riqueza taxonómica. Todos los índices considerados toman valores positivos y negativos indicando estructuración en sentidos opuestos. En segundo lugar, mientras que la estructuración en términos de modularidad (anti-modularidad de hecho) disminuye con la centralidad de la comunidades, en términos de anidamiento aumentó (anti-anidamiento de hecho). En tercer lugar, como fue observado en el análisis de las redes metacomunitarias, los distintos patrones de co-ocurrencia se verían afectados por mecanismos que operan a distintas escalas espaciales (distancias características asociadas a la modularidad y el anidamiento fueron mayores que la asociada a la co-ocurrencia en damero, ver Figura 6 y 7), lo cual probablemente determine que el mismo grado de centralidad de un charco tenga efectos diferentes en una u otra métrica. Por último, las tres métricas fueron también consistentemente asociadas con las condiciones locales. Esas cuatro líneas de evidencia sugieren que la conceptualización de un gradiente en joroba en estructura de comunidades en un gradiente de dispersión es insuficiente para dar cuenta de los patrones naturales. Es así que al menos una dimensión más debería ser tomada en cuenta en este marco teórico, y explorar así el espacio inferencial definido por al menos tres ejes que permita ajustar mejor a las dinámicas observadas en los sistemas naturales (Brown et al. 2017) (Figura 9). Nuestra evidencia empírica sugiere que las condiciones locales (volumen, heterogeneidad,

diversidad) tienen el potencial de afectar la relación entre estructura y flujo (Figura 8), por lo que los procesos locales podrían dar cuenta de la tercer dimensión, al menos en este sistema en particular. Por otro lado, abordajes teórico y empírico sustentan un cambio en la relación estructura-flujo a distintos niveles de disturbio (Wasserman y Faust 1994, Urban 2004, Brendonck et al. 2015, Heino et al. 2015, Shoemaker y Melbourne 2016), representando este disturbio otra potencial dimensión adicional. Otras variables podrían ser incluidas como potenciales ejes (e.g.: tamaño de la metacomunidad, escala temporal, etc.), donde la relevancia estará dada por el contexto de la investigación, así como por las características particulares de los distintos sistemas naturales (Brown et al. 2017). Estos resultados se encuentran en línea con recientes estudios (Logue et al. 2011, Ulrich et al. 2017, Brown et al. 2017), que en conjunto desafían conceptualizaciones teóricas y se dirigen hacia la búsqueda de abordajes novedosos que permitan capturar la complejidad de los sistemas, particularmente de las metacomunidades.

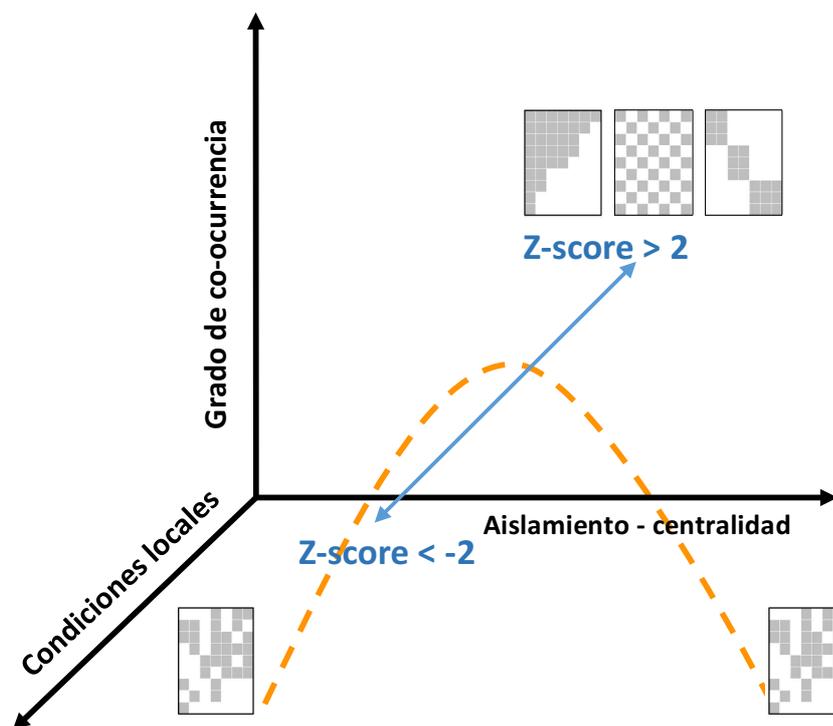


Figura 9. Nueva hipótesis propuesta acerca de la tendencia esperada de la respuesta del grado de estructuración en términos de ocurrencia de especies a lo largo de un gradiente completo de aislamiento de las comunidades de una metacomunidad. Al igual que la Figura 2, las comunidades locales aisladas y las muy centrales presentan una estructura de co-ocurrencia azarosa. Valores intermedios de centralidad, que se traduce en moderado flujo de individuo se asocia a ciertos mecanismos que promueven la emergencia de estructuras de co-ocurrencia significativas. Dentro del margen de significancia y dependiendo de otras características locales, las comunidades pueden ser anidadas o anti-anidadas, modulares o anti-modulares, o tipo damero o anti-damero. Este gradiente de estructura sugiere la necesidad de incorporar otro eje de análisis para representar y comprender la complejidad asociada a los patrones de co-ocurrencia de especies.

Una consideración adicional en relación a la predicción general en joroba es que difícilmente un sistema empírico logre presentar un gradiente de dispersión suficientemente amplio como para evidenciar esta joroba. Por ejemplo, en la mayor parte de los sistemas naturales, el gradiente de centralidad-aislamiento de las comunidades locales no abarcaría un rango suficientemente amplio de valores como para representar todos los escenarios teóricamente posibles. Este sería el caso de nuestro sistema de estudio, particularmente pequeño en relación a estudios llevados a cabo a escalas biogeográficas (Bender et al. 2017) y en donde el rango de flujo de individuos difícilmente cubre el espectro total de valores posibles.

Patrones de co-ocurrencia en un contexto metacomunitario

Los patrones de co-ocurrencia evidenciados por las tres métricas indican la existencia de un gradiente de estructuración entre las comunidades. Los valores estandarizados de los índices nos se acumularon en coeficientes significativos o no significativos sino que se distribuyeron en gradientes relativamente continuos. Es de destacar, el haber detectado estos gradientes a pesar del bajo poder estadístico involucrado en la detección de patrones de co-ocurrencia en redes de pequeño tamaño como las aquí analizadas (Olesen et al. 2007, Gotelli y Ulrich 2012, Ulrich et al. 2017).

Estos gradientes estructurales encontrados sustentan una respuesta gradual a gradientes ambientales y flujo de organismos, en donde las comunidades analizadas pasarían de evidenciar estructuración en co-ocurrencia hacia patrones no distinguibles de redes aleatorias. En este sentido, nuestros resultados evidencian consistentemente para los tres patrones de co-ocurrencia aquí considerados, la existencia de un balance entre mecanismos metacomunitarios (centralidad de las comunidades) y las características locales como determinantes de la estructura. De hecho, los elevados coeficiente de determinación obtenidos en los modelos, sugieren que se logró captar las variables que caracterizan significativamente las comunidades, teniendo en cuenta el conjunto de factores bióticos y abióticos que podrían determinar la estructura así como el componente estocástico. Este balance entre los procesos locales y metacomunitarios como determinantes de la estructura de las comunidades ha sido previamente reconocido para su riqueza (Mouquet y Loreau 2002, Carrara et al. 2012, Borthagaray et al. 2015b) y aquí para la estructura de co-ocurrencia de las comunidades. Adicionalmente, estos resultados son consistentes con estudios previos desarrollados en este mismo sistema, en los cuales se ha demostrado que gradientes de aislamiento de los charcos afectan la riqueza local de plantas e invertebrados (ver Borthagaray et

al. 2015a,b) y el grado de estructuración temporal y espacial de plantas (ver Pinelli 2016).

Dependiendo del sistema estudiado, las métricas de co-ocurrencia pueden ser complementarias, opuestas o redundantes en la descripción de su estructura (Ulrich y Gotelli 2007a, 2013, Fortuna et al. 2010). Aquí, la estructura anidada y modular podrían ser comparables ya que estarían respondiendo a distancias características similares (alta correlación entre los valores de BC de las respectivas redes). Es decir que los mecanismos que dan cuenta de uno u otro patrón se ven afectados a similares escalas espaciales. No obstante, el anidamiento y la modularidad responden de manera opuesta con asociaciones negativas y positivas respectivamente con la centralidad de las comunidades (ver Figura 8). Este resultado resalta entonces la potencial naturaleza complementaria entre estas métricas (Olesen et al. 2007, Fortuna et al. 2010, pero ver Ulrich et al. 2017). También podría estar pasando que los mismos mecanismos que dan cuenta de un tipo de estructura sean los que “rompan” la otra. Por otro lado, como fue antes mencionado, los mecanismos asociados al patrón tipo damero responden a una escala espacial considerablemente menor que la observada para los patrones de modularidad y anidamiento. Esto sería consistente con la acción de los mecanismos de coexistencia entre pares de especies a escalas menores que los mecanismos de estructuración a nivel de ensamble de especies—anidamiento y modularidad (Webb et al. 2002, Dallas et al. 2019).

La naturaleza de los charcos del presente sistema de estudio, cubriendo un amplio rango de volúmenes, implica un escenario en el cual podrían cambiar a lo largo del gradiente ambiental los mecanismos que determinan el ensamblaje de especies (Arim et al. 2010, 2011, Ziegler et al. 2014, Borthagaray et al. 2015b). Específicamente, existen charcos que presentaron una co-ocurrencia anti-anidada y que a la vez tendieron a ser más segregados. Estos charcos fueron los más centrales de la metacomunidad y tendieron a presentar mayor heterogeneidad (Figura 8). La heterogeneidad (aquí representada por la densidad de montículos de tierra) a menudo interrumpe un posible gradiente ambiental continuo asociado típicamente a una co-ocurrencia de especies anidada junto con los umbrales de tolerancia de las especies (Ulrich et al. 2009). En este sentido fue consistente encontrar que los charcos más heterogéneos presentaran una estructura anti-anidada. Asimismo, una mayor heterogeneidad suele estar asociado a una mayor presencia de micro-hábitats diferentes que tenderían a comprender diferente composición de especies. Por lo tanto, esta variable se asociaría positivamente con una distribución segregada o en módulos

de especies (Ulrich y Gotelli 2007a), a pesar de no evidenciar dicha asociación directa en nuestros resultados.

En el otro extremo del gradiente de aislamiento, es decir, en los charcos más aislados, se encontraron comunidades en las cuales se sugiere que dominan mecanismos que rompen la estructura de segregación, generando una anti-modularidad y una tendencia a presentar una distribución anidada. Estas comunidades se asociaron negativamente con el volumen de los charcos. Variables como el tamaño (volumen, área, profundidad) han sido históricamente reportadas como determinantes robustos de la estructura de las comunidades, particularmente de la diversidad de especies (MacArthur y Wilson 1967, Chesson 2000, Morin 2011). No obstante, su asociación con los patrones de co-ocurrencia no es tan evidente. Típicamente, mayores áreas o volúmenes se correlacionan positivamente con la riqueza de especies, ya que permite poblaciones más estables (debido a su mayor tamaño en términos de abundancia), así como también mayor disponibilidad y diversidad de recursos y refugios (MacArthur y Wilson 1967). Podría existir una asociación entre los patrones de co-ocurrencia y el volumen mediado por la riqueza de especies, sin embargo en nuestro sistema no fue posible de evidenciar una relación positiva entre riqueza y volumen. Alternativamente, sugerimos como potencial mecanismos que a medida que aumenta el tamaño de la comunidad es posible encontrar gradientes ambientales continuos que favorezcan arreglos anidados o anti-modulares (Ulrich et al. 2009). Consecuentemente, estos gradientes, promovidos por un mayor tamaño, romperían con la estructura segregada, lo que explicaría la asociación negativa entre la modularidad y el volumen observado (Figura 8).

El gradiente observado para el patrón de damero tiende a aumentar a medida que aumenta la centralidad, de forma similar a la modularidad, tendencia congruente con que ambos representan patrones de segregación a diferentes escalas. Paralelamente, este patrón se asoció negativamente con la riqueza de la vegetación local. La riqueza vegetal aporta tanto disponibilidad de recursos alimenticios como refugios para evitar depredación para distintas especies animales (Tilman 1982, Jeppesen et al. 1997, 2012, Chesson 2000, Declerck et al. 2005, Thornhill et al. 2017). Estas características asociadas a la riqueza vegetal de las comunidades es particularmente importante en sistemas acuáticos como lagos y los charcos temporales de este sistema de estudio (Jeppesen et al. 1997). A partir del efecto directo sobre la diversidad y mediando las interacciones inter-específicas (MacArthur y Levins 1967, Jeppesen et al. 1997, Field et al. 2009), este atributo de las comunidades promueve una mayor co-existencia local. Por lo tanto, nuestros resultados son consistentes con la

literatura y el mecanismo invocado, i.e.: la competencia intra-específica, que es el mecanismo típicamente asociado a la emergencia del patrón de damero (Diamond 1975, Ulrich y Gotelli 2007a, Dallas et al. 2019). En suma, la asociación negativa que encontramos en nuestro sistema entre la riqueza vegetal y el patrón de segregación se asocia a que la primera atenuaría las interacciones antagónicas entre especies.

En resumen, pocos abordajes han cuantificado la estructura de las redes de ocurrencias locales en gradientes ambientales y menos aún considerando también el aislamiento de las comunidades. Las comunidades de charcos temporales presentan un gradiente de estructura en términos de segregación entre especies, modularidad y anidamiento. Nuestros resultados resaltan la importancia del balance existente entre mecanismos metacomunitarios y locales en la determinación de la arquitectura de la biodiversidad. En relación a los mecanismos metacomunitarios, se encontró consistentemente un efecto significativo de la centralidad de intermediación para las tres métricas de co-ocurrencia. Los patrones reportados también sustentan la necesidad de expandir la conceptualización clásica de la teoría de metacomunidades. Por otro lado, las métricas fueron asociadas a diferentes variables locales, siendo consistente con la literatura en cuanto a los diferentes mecanismos asociados a la emergencia de cada métrica de co-ocurrencia.

Conclusiones

Comprender cómo la estructura de co-ocurrencia, específicamente el patrón anidado, modular y en damero, se ven afectados por el flujo de individuos entre comunidades locales ha sido un foco de estudio pobremente considerado en el marco de la teoría de metacomunidades. Esta tesis presenta evidencia empírica sobre la conexión entre la estructura local de las redes de co-ocurrencia y el aislamiento de las comunidades. En este sentido los principales aportes fueron:

1- Identificación de redes metacomunitarias para los tres patrones de co-ocurrencia estudiados. Esto implicó la detección de una distancia espacial característica, la cual está dentro de la escala del sistema de estudio. La co-ocurrencia en damero fue asociada a distancias características mucho más bajas, en comparación con los patrones de anidamiento y modularidad.

2. Incorporación de un modelo nulo al método de estimación de redes metacomunitarias, propuesto por Borthagaray et al. (2015a). A partir de los modelos nulos se pretende aportar significancia estadística a la red estimada pasando de una inferencia cualitativa a cuantitativa.

3. Evidencia empírica del balance entre procesos metacomunitarios y locales como determinantes de la estructura de co-ocurrencia local, desafiando la conceptualización de un patrón en joroba esperado en estructura de comunidades en un gradiente de dispersión. Se muestra por primera vez que la estructuración en términos de co-ocurrencia no puede ser resumida en un solo eje como lo sugerido hasta el momento para la riqueza taxonómica. En este sentido, proponemos una expansión del modelo conceptual definido para la asociación entre la estructura de co-ocurrencia local y el flujo de individuos que incorpore al menos una nueva dimensión. Nuestra evidencia empírica sugiere que las condiciones locales (volumen, heterogeneidad, diversidad) tienen el potencial de afectar la relación entre estructura y flujo, por lo que los procesos locales podrían dar cuenta, en este sistema en particular de la tercer dimensión.

Perspectivas

Comprender la interrelación entre diversidad funcional, taxonómica, estructura de co-ocurrencia y estabilidad de las comunidades es un objetivo central en ecología. No obstante, en metacomunidades, casi la totalidad de los estudios teóricos y empíricos se enfocan en alguno de estos componentes y rara vez en su interrelación. En este contexto, es ineludible avanzar hacia la generación de más y mejores bases de datos, abordajes y teorías. En esta línea, proponemos avanzar en la conexión entre variabilidad a escala poblacional versus estabilidad a escala ecosistémica. Esta relación fue esencialmente abordada considerando dinámicas de poblaciones y biomasa de comunidades. Siguiendo la línea de la presente tesis y trascendiendo el histórico foco en abundancia y riqueza taxonómica, sería fundamental evaluar la conexión entre la dinámica en los roles topológicos de las especies y la estabilidad en la estructura de redes de co-ocurrencia.

En esta tesis se avanzó en el desarrollo de métodos estadísticos para la detección de redes metacomunitarias. A futuro sería esencial continuar desarrollando estos métodos considerando una gama más amplia de mecanismos potenciales subyacente a la estructura de estas redes. Asimismo, sería importante avanzar en herramientas estadísticas que permitan asignarle una probabilidad relativa a redes metacomunitarias estimadas a partir de diferentes criterios.

Por último y en una sana construcción teórica basada en datos y teoría, los patrones aquí reportados deberían motivar nuevos análisis que sustenten las hipótesis que hemos propuesto a lo largo de la tesis. Abordajes basados en modelos de lotería corriendo en redes metacomunitarias serían una aproximación interesante para la evaluación de los mecanismos ecológicos subyacentes a la estructuración en términos de co-ocurrencia, su conexión con la variabilidad en abundancia de especies y roles topológicos, y la estabilidad a nivel del ecosistema.

Referencias bibliográficas

- Adler, P. B. et al. 2007. A niche for neutrality. - *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Almeida-Neto, M. et al. 2007. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. - *Oikos* 116: 716–722.
- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. - *Oikos* 117: 1227–1239.
- Altermatt, F. 2013. Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. - *Aquatic Ecology* 47: 365–377.
- Arim, M. and Barbosa, O. 2002. Humped Pattern of Diversity: Fact or Artifact? - *Science* 297: 1763–1763.
- Arim, M. and Marquet, P. A. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. - *Ecology Letters* 7: 557–564.
- Arim, M. and 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. et al. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. - *Oikos* 119: 147–153.
- Arim, M. et al. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. - In: Belgrano, A. (ed), *Advances in Ecological Research. The Role of Body Size in Multispecies Systems*. Academic Press, pp. 1–39.
- Arim, M. et al. 2015. Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 73: 685–692.
- Atmar, W. and Patterson, B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. - *Oecologia* 96: 373–382.
- Barber, M. J. 2007. Modularity and community detection in bipartite networks. - *Physical Review E* 76: 066102.
- Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567–593.
- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383–9387.
- Begon, M., Townsend, C.R. y Harper, J.L. 2006. *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4th. Edition. Blackwell publishing.
- Bender, M. G. et al. 2017. Isolation drives taxonomic and functional nestedness in tropical reef fish faunas. - *Ecography* 40: 425–435.
- Bloch, C. P. et al. 2007. Effects of large-scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. - *Oikos* 116: 395–406.

- Bodin, Ö. and Norberg, J. 2007. A Network Approach for Analyzing Spatially Structured Populations in Fragmented Landscape. - *Landscape Ecology* 22: 31–44.
- Boecklen, W. J. 1997. Nestedness, biogeographic theory, and the design of nature reserves. - *Oecologia* 112: 123–142.
- Borthagaray, A. I. et al. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. - *Oikos* 121: 697–710.
- Borthagaray, A. I. et al. 2014a. Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. - *Ecography* 37: 564–571.
- Borthagaray, A. I. et al. 2014b. Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. - *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281: 20141425.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015a. Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures. - In: *Aquatic Functional Biodiversity*. Elsevier, pp. 75–111.
- Borthagaray, A. I. et al. 2015b. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. - *Oikos* 124: 1383–1390.
- Borthagaray, A. I. et al. 2018. A modularity-based approach for identifying biodiversity management units. - *Revista Chilena de Historia Natural* 91: 2.
- Box, G. E. P. 1976. Science and Statistics. - *Journal of the American Statistical Association* 71: 791–799.
- Brendonck, L. et al. 2015. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. - *Oikos* 124: 741–749.
- Briand, F. 1983. Environmental Control of Food Web Structure. - *Ecology* 64: 253–263.
- Brown, B. L. and Swan, C. M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. - *Journal of Animal Ecology* 79: 571–580.
- Brown, B. L. et al. 2017. Making sense of metacommunities: dispelling the mythology of a metacommunity typology. - *Oecologia* 183: 643–652.
- Cadotte, M. W. 2006. Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. - *The American Naturalist* 167: 913–924.
- Calcagno, V. et al. 2011. Constraints on food chain length arising from regional metacommunity dynamics. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278: 3042–3049.
- Canavero, A. et al. 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: The role of diversity and climate. - *Austral Ecology* 34: 741–750.
- Canavero, A. et al. 2014. Patterns of co-occurrences in a killifish metacommunity are more related with body size than with species identity. - *Austral Ecology* 39: 455–461.

- Carranza, A. et al. 2010. Coexistence patterns of benthic gastropods on the Uruguayan shelf. - *Oikos* 119: 1312–1318.
- Carrara, F. et al. 2012. Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 5761–5766.
- Chase, J. M. 2005. Towards a really unified theory for metacommunities. - *Functional Ecology* 19: 182–186.
- Chase, J. M. 2010. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. - *Science* 328: 1388–1391.
- Chase, J. M. and Bengtsson, J. 2010. Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. - *Community Ecology*: 57–68.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Chisholm, C. et al. 2011. Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. - *Ecography* 34: 415–424.
- Cohen, J. E. and Palka, Z. J. 1990. A Stochastic Theory of Community Food Webs. V. Interspecificity and Triangulation in the Trophic-Niche Overlap Graph. - *The American Naturalist* 135: 435–463.
- Connor, E. F. and Simberloff, D. 1979. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? - *Ecology* 60: 1132–1140.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. - *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Cottenie, K. et al. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. - *Ecology* 84: 991–1000.
- Cutler, A. 1991. Nested Faunas and Extinction in Fragmented Habitats. - *Conservation Biology* 5: 496–504.
- Cutler, A. H. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. - *Landscape and Urban Planning* 28: 73–82.
- Dale, M. R. T. and Fortin, M.-J. 2010. From Graphs to Spatial Graphs. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 21–38.
- Dallas, T. et al. 2019. When can competition and dispersal lead to checkerboard distributions? - *Journal of Animal Ecology* 88: 269–276.
- Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography*. - John Wiley: New York.
- Declerck, S. et al. 2005. Multi-Group Biodiversity in Shallow Lakes Along Gradients of Phosphorus and Water Plant Cover. - *Ecology* 86: 1905–1915.
- Diamond, J.M. (1975) *Assembly of Species Communities*. In: Diamond, J.M. and Cody, M.L. (eds), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, pp. 342–444.

- Diniz-Filho, J. A. F. et al. 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. - *Oikos* 121: 201–210.
- Driscoll, D. A. and Lindenmayer, D. B. 2009. Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. - *Ecological Monographs* 79: 485–501.
- Dupont, Y. L. and Olesen, J. M. 2009. Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. - *Journal of Animal Ecology* 78: 346–353.
- Economo, E. P. and Keitt, T. H. 2008. Species diversity in neutral metacommunities: a network approach. - *Ecology Letters* 11: 52–62.
- Economo, E. P. and Keitt, T. H. 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. - *Oikos* 119: 1355–1363.
- Enquist, B. J. et al. 2015. Chapter Nine - Scaling from Traits to Ecosystems: Developing a General Trait Driver Theory via Integrating Trait-Based and Metabolic Scaling Theories. - In: Pawar, S. et al. (eds), *Advances in Ecological Research. Trait-Based Ecology - From Structure to Function*. Academic Press, pp. 249–318.
- Erdős, P. and Rényi, A. 1959. On random graphs. - *Publ. Math. Debrecen* 6: 290–297.
- Estrada, E. and Bodin, Ö. 2008. Using Network Centrality Measures to Manage Landscape Connectivity. - *Ecological Applications* 18: 1810–1825.
- Field, R. et al. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. - *Journal of Biogeography* 36: 132–147.
- Fortuna, M. A. and Bascompte, J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. - *Ecology Letters* 9: 281–286.
- Fortuna, M. A. et al. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? - *Journal of Animal Ecology* 79: 811–817.
- Freeman, L. C. et al. 1979. Centrality in social networks: ii. experimental results. - *Social Networks* 2: 119–141.
- Gotelli, N. J. 2000. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. - *Ecology* 81: 2606–2621.
- Gotelli, N. J. and Ellison, A. M. 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. - *Oikos* 99: 591–599.
- Gotelli, N. J. and McCabe, D. J. 2002. Species Co-Occurrence: A Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. - *Ecology* 83: 2091–2096.
- Gotelli, N. J. and Ulrich, W. 2010. The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. - *Oecologia* 162: 463–477.
- Gotelli, N. J. and Ulrich, W. 2012. Statistical challenges in null model analysis. - *Oikos* 121: 171–180.
- Gotelli, N. J. et al. 1997. Co-occurrence of Australian land birds: Diamond's assembly rules revisited. - *Oikos* 80: 311–324.

- Grainger, T. N. and Gilbert, B. 2016. Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice. - *Oikos* 125: 1213–1223.
- Gravel, D. et al. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. - *Ecology Letters* 9: 399–409.
- Gravel, D. et al. 2011. Persistence Increases with Diversity and Connectance in Trophic Metacommunities. - *PLOS ONE* 6: e19374.
- Guimarães Paulo R et al. 2007. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? - *Biology Letters* 3: 51–54.
- Guimerà, R. and Amaral, L. A. N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. - *Nature* 433: 895–900.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. - *Nature* 396: 41–49.
- Hanski, I. and Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3–16.
- Heino, J. et al. 2015. A comparative analysis reveals weak relationships between ecological factors and beta diversity of stream insect metacommunities at two spatial levels. - *Ecology and Evolution* 5: 1235–1248.
- Higgins, C. L. et al. 2006. The role of stochastic processes in producing nested patterns of species distributions. - *Oikos* 114: 159–167.
- Hilborn, R. and Mangel, M. 1997. *The ecological detective: confronting models with data.* - Princeton University Press.
- Hill, M. J. et al. 2017. Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. - *Oikos* 126: 1575–1585.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. - *Species diversity in ecological communities: 77–88.*
- Holyoak, M. et al. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities.* - University of Chicago Press.
- Howeth, J. G. and Leibold, M. A. 2010. Species dispersal rates alter diversity and ecosystem stability in pond metacommunities. - *Ecology* 91: 2727–2741.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32).* - Princeton University Press.
- Hylander, K. et al. 2005. Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. - *Oikos* 108: 351–361.
- Jeppesen, E. et al. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. - In: Kufel, L. et al. (eds), *Shallow Lakes '95: Trophic Cascades in Shallow Freshwater and Brackish Lakes. Developments in Hydrobiology.* Springer Netherlands, pp. 151–164.
- Jeppesen, E. et al. 2012. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes.* - Springer Science & Business Media.

- Keitt, T. H. et al. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. - Conservation ecology 1:4, www.ecologyandsociety.org/vol1/iss1/art4/
- Krause, A. E. et al. 2003. Compartments revealed in food-web structure. - Nature 426: 282–285.
- Laufer, G. et al. 2009. Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. - Neotropical Ichthyology 7: 77–86.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? - Oikos: 177–192.
- Leibold, M. A. and Mikkelsen, G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. - Oikos 97: 237–250.
- Leibold, M. A. and Chase, J. M. 2018. Metacommunity Ecology. - Princeton University Press.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - Ecology Letters 7: 601–613.
- Levin, S. and Harvey, J. A. 2000. Fragile Dominion: Complexity and the Commons. - Nature 404: 813–813.
- Levins, R. 1969. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. - Bulletin of the Entomological Society of America 15: 237–240.
- Levins, R. and Culver, D. 1971. Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. - Proceedings of the National Academy of Sciences 68: 1246–1248.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. - Oikos 113: 174–184.
- Logue, J. B. et al. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. - Trends in Ecology & Evolution 26: 482–491.
- Lomolino, M. V. 1996. Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinctions? - Journal of Biogeography 23: 699–703.
- Loranger, J. et al. 2018. What makes trait–abundance relationships when both environmental filtering and stochastic neutral dynamics are at play? - Oikos 127: 1735–1745.
- Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. - Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 365: 49–60.
- Losos, J. B. and Ricklefs, R. E. 2009. The theory of island biogeography revisited. - Princeton University Press.
- MacArthur, R. and Wilson, E. 1967. The theory of Island Biogeography. - Princeton University Press.
- MacArthur, R. and Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. - The American Naturalist 101: 377–385.

- Marquet, P. A. et al. 2014. On Theory in Ecology. - *BioScience* 64: 701–710.
- Marquitti, F. M. D. et al. 2014. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. - *Ecography* 37: 221–224.
- Matias, M. G. et al. 2013. Dispersal stochasticity mediates species richness in source–sink metacommunities. - *Oikos* 122: 395–402.
- Matthews, T. J. and Whittaker, R. J. 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. - *Ecology and Evolution* 4: 2263–2277.
- Matthiessen, B. and Hillebrand, H. 2006. Dispersal frequency affects local biomass production by controlling local diversity. - *Ecology Letters* 9: 652–662.
- May, R. M. 1972. Will a Large Complex System be Stable? - *Nature* 238: 413–414.
- May, R. M. 1973. Stability in Randomly Fluctuating Versus Deterministic Environments. - *The American Naturalist* 107: 621–650.
- McABENDROTH, L. et al. 2005. Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. - *Journal of Animal Ecology* 74: 41–49.
- McLeod, A. and Xu, C. B. 2017. best subset GLM. - R Packag version in press.
- Melián, C. J. and Bascompte, J. 2004. Food Web Cohesion. - *Ecology* 85: 352–358.
- Memmott Jane et al. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. - *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271: 2605–2611.
- Miklós, I. and Podani, J. 2004. Randomization of Presence–Absence Matrices: Comments and New Algorithms. - *Ecology* 85: 86–92.
- Morin, P. J. 2011. Food webs. - *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK: 136–165.
- Morueña-Holme, N. et al. 2016. A network approach for inferring species associations from co-occurrence data. - *Ecography* 39: 1139–1150.
- Mougi, A. 2018. Spatial compartmentation and food web stability. - *Scientific Reports* 8: 16237.
- Mougi, A. and Kondoh, M. 2016. Food-web complexity, meta-community complexity and community stability. - *Scientific Reports* 6: 24478.
- Mouquet, N. and Loreau, M. 2002. Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. - *The American Naturalist* 159: 420–426.
- Mouquet, N. and Loreau, M. 2003. Community Patterns in Source-Sink Metacommunities. - *The American Naturalist* 162: 544–557.
- Newman, M. E. J. and Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. - *Physical Review E* 69: 026113.

- Okuyama, T. and Holland, J. N. 2008. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. - *Ecology Letters* 11: 208–216.
- Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 19891–19896.
- Patterson, B. D. and Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. - *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65–82.
- Peres-Neto, P. R. and Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. - *Global Ecology and Biogeography* 19: 174–184.
- Pimm, S. L. 1982. Food webs. - In: Pimm, S. L. (ed), *Food Webs. Population and Community Biology*. Springer Netherlands, pp. 1–11.
- Pimm, S. L. and Lawton, J. H. 1980. Are Food Webs Divided into Compartments? - *Journal of Animal Ecology* 49: 879–898.
- Piñeiro-Guerra, J. M. et al. 2014. Biodiversity–productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. - *Austral Ecology* 39: 808–818.
- Pinelli, V. 2016. El ambiente y la estructura comunitaria como determinantes de la estabilidad en comunidades vegetales de charcos temporales. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, PEDECIBA.
- R Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing.
- Revilla, T. A. et al. 2015. Robustness of mutualistic networks under phenological change and habitat destruction. - *Oikos* 124: 22–32.
- Richards, S. A. 2005. Testing Ecological Theory Using the Information-Theoretic Approach: Examples and Cautionary Results. - *Ecology* 86: 2805–2814.
- Rosindell, J. et al. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. - *Trends in Ecology & Evolution* 26: 340–348.
- Shmida, A. and Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. - *Journal of Biogeography*: 1–20.
- Shoemaker, L. G. and Melbourne, B. A. 2016. Linking metacommunity paradigms to spatial coexistence mechanisms. - *Ecology* 97: 2436–2446.
- Stone, L. and Roberts, A. 1990. The checkerboard score and species distributions. - *Oecologia* 85: 74–79.
- Stouffer, D. B. and Bascompte, J. 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 3648–3652.
- Teng, J. and McCann, K. S. 2004. Dynamics of Compartmented and Reticulate Food Webs in Relation to Energetic Flows. - *The American Naturalist* 164: 85–100.
- Thébault, E. 2013. Identifying compartments in presence–absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. - *Journal of Biogeography* 40: 759–768.

- Thébaud, E. and Fontaine, C. 2010. Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. - *Science* 329: 853–856.
- Thornhill, I. et al. 2017. Local and landscape scale determinants of macroinvertebrate assemblages and their conservation value in ponds across an urban land-use gradient. – *Biodiversity and Conservation* 26: 1065–1086.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. - Princeton University Press.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 10854–10861.
- Tonkin, J. D. et al. 2016. Contrasting metacommunity structure and beta diversity in an aquatic-floodplain system. - *Oikos* 125: 686–697.
- Tucker, C. M. et al. 2016. Differentiating between niche and neutral assembly in metacommunities using null models of β -diversity. - *Oikos* 125: 778–789.
- Tuomisto, H. et al. 2012. Modelling niche and neutral dynamics: on the ecological interpretation of variation partitioning results. - *Ecography* 35: 961–971.
- Ulrich, W. and Gotelli, N. J. 2007a. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. - *Oikos* 116: 2053–2061.
- Ulrich, W. and Gotelli, N. J. 2007b. Null Model Analysis of Species Nestedness Patterns. - *Ecology* 88: 1824–1831.
- Ulrich, W. and Almeida-Neto, M. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. - *Ecography* 35: 865–871.
- Ulrich, W. and Gotelli, N. J. 2013. Pattern detection in null model analysis. - *Oikos* 122: 2–18.
- Ulrich, W. et al. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. - *Oikos* 118: 3–17.
- Ulrich, W. et al. 2017. A comprehensive framework for the study of species co-occurrences, nestedness and turnover. - *Oikos* 126: 1607–1616.
- Urban, M. C. 2004. Disturbance Heterogeneity Determines Freshwater Metacommunity Structure. - *Ecology* 85: 2971–2978.
- Urban, D. and Keitt, T. 2001. Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective. - *Ecology* 82: 1205–1218.
- Vanschoenwinkel, B. et al. 2007. The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. - *Oikos* 116: 1255–1266.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. - *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- Violle, C. et al. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. - *Trends in Ecology & Evolution* 27: 244–252.

Wasserman, S. and Faust, K. 1994. *Social network analysis: Methods and applications*. - Cambridge University Press.

Webb, C. O. et al. 2002. Phylogenies and Community Ecology. - *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.

Wright, D. H. 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. - *Oikos* 41: 496–506.

Wright, D. H. et al. 1997. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. - *Oecologia* 113: 1–20.

Yachi, S. and Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. - *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 1463–1468.

Zarnetske, P. L. et al. 2017. The Interplay Between Landscape Structure and Biotic Interactions. - *Current Landscape Ecology Reports* 2: 12–29.

Ziegler, L. et al. 2014. Discontinuities and alternative scalings in the density–mass relationship of anuran larvae. - *Hydrobiologia* 723: 123–129.

Material suplementario

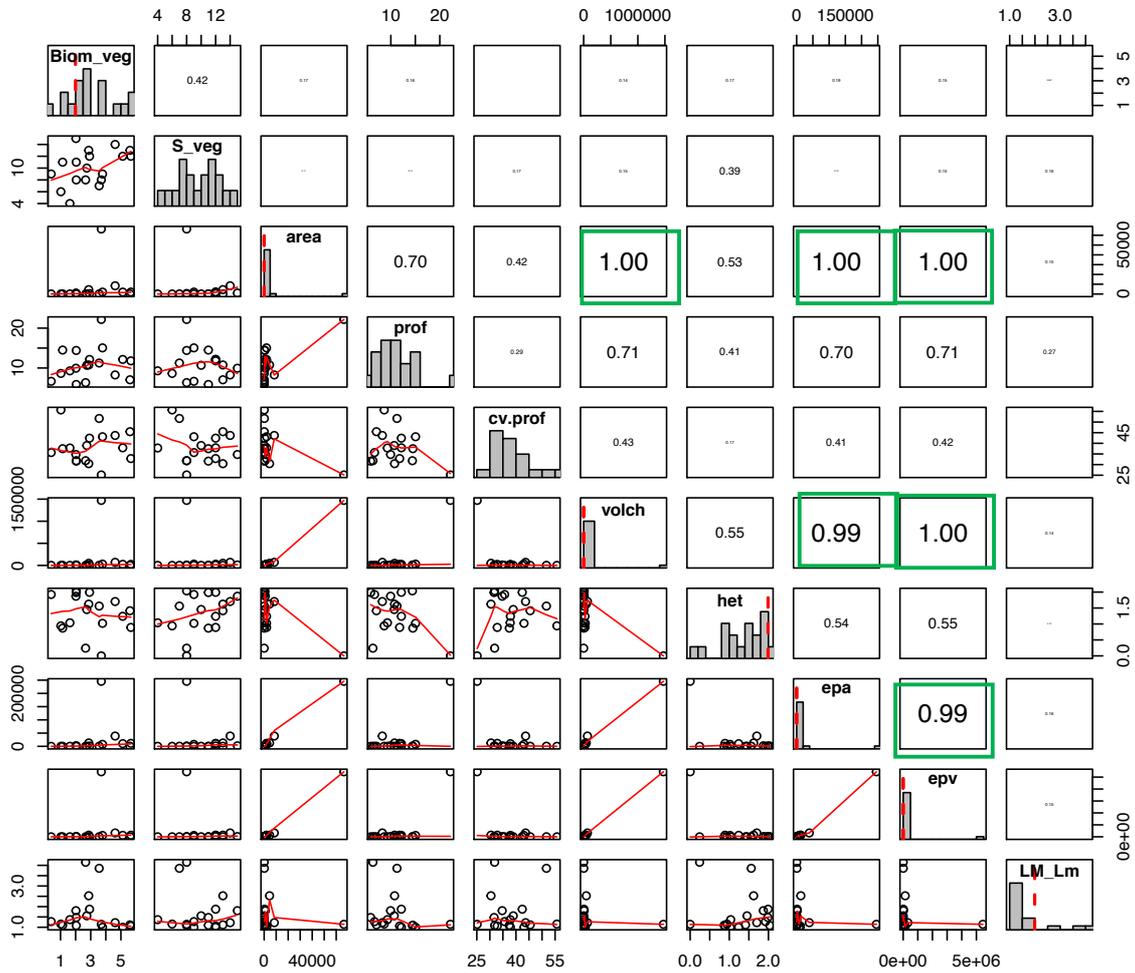


Figura S1. Análisis exploratorio de las variables ambientales: Biom_veg, biomasa vegetal en g/UM (una unidad muestral –UM– corresponde a 400 cm²); S_veg, riqueza vegetal; area, área del charco en m²; prof, profundidad media del charco en m; cv.prof, coeficiente de variación de la profundidad; volch, volumen del charco en m³; het, heterogeneidad (densidad de montículos x m²); epa, espacio productivo por área en g/m²; epv, espacio productivo por volumen en g/m³; LM_Lm, índice de forma (Largo mayor/ largo menor). En el panel superior se muestran los coeficientes de correlaciones de Pearson entre los pares de variables, los valores enmarcados en verde corresponden a las correlaciones mayores o iguales a 0.8. Los gráficos de la diagonal corresponden a los histogramas de cada variable y en el panel inferior se observan los diagramas de dispersión y suavizado lowess entre pares de variables.

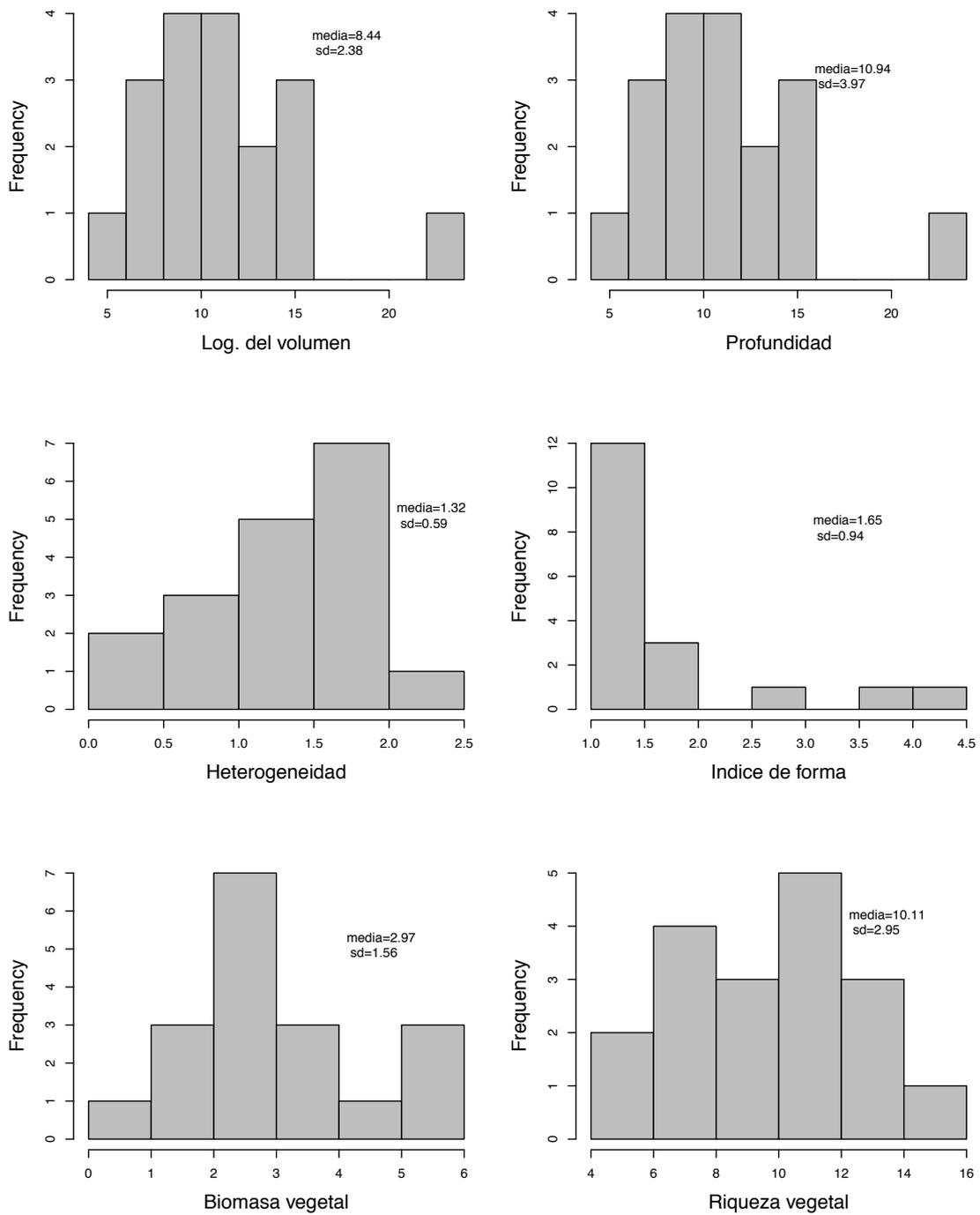


Figura MS2. Histogramas de distribución de los valores de las condiciones ambientales utilizadas como variables de condiciones locales en los 18 charcos muestreados en octubre del 2008.

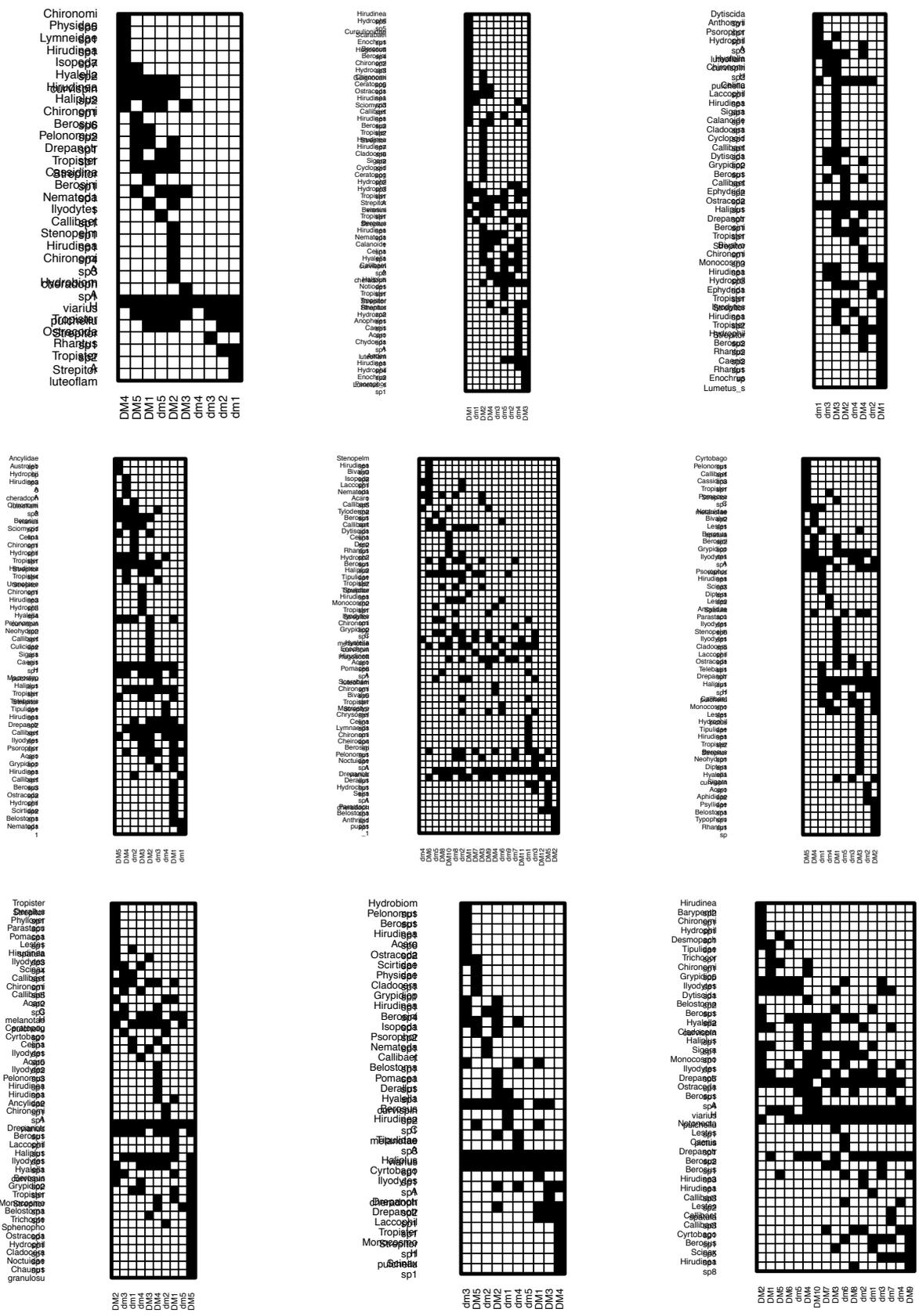


Figura MS3. Matrices de presencia-ausencia de especies animales de los 18 charcos muestreados, obtenidas a partir de la función *visweb* del paquete 'bipartite' (R-software). Las filas corresponden a las especies y las columnas a las unidades muestrales (UM). Nótese que los charcos generalmente difieren

tanto en la cantidad de especies como en el número de UM (en relación a su área). Las celdas negras indican la presencia y las blancas la ausencia de la especie en cada UM. Las matrices enmarcadas en verde corresponden a los charcos que presentaron al menos un patrón significativo al 95%, de arriba hacia abajo: comunidad con estructura anti-modular ($Z_{\text{Modularidad}} = -2.39$), comunidad con estructura anti-anidada ($Z_{\text{NODF}} = -2.13$).

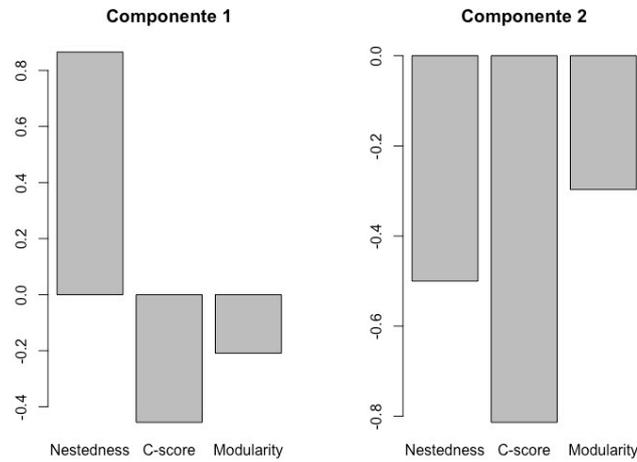
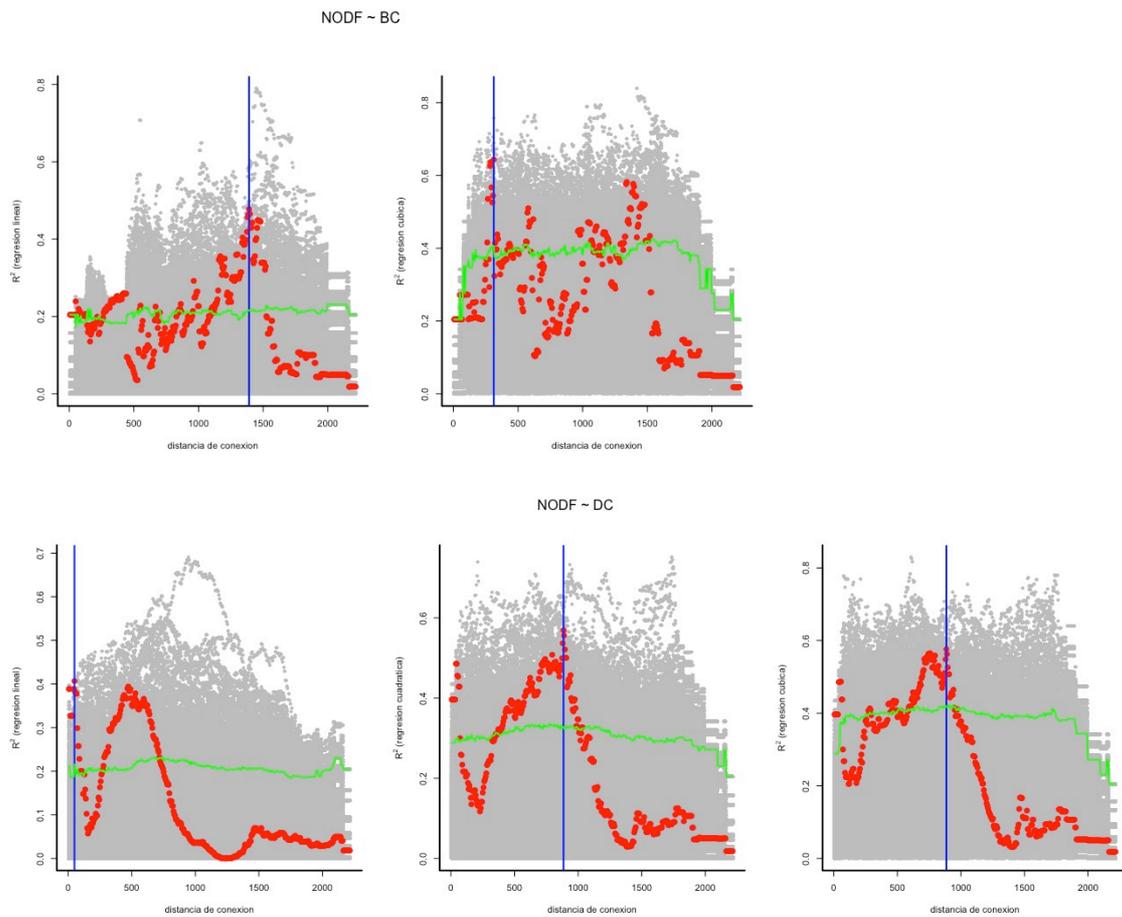
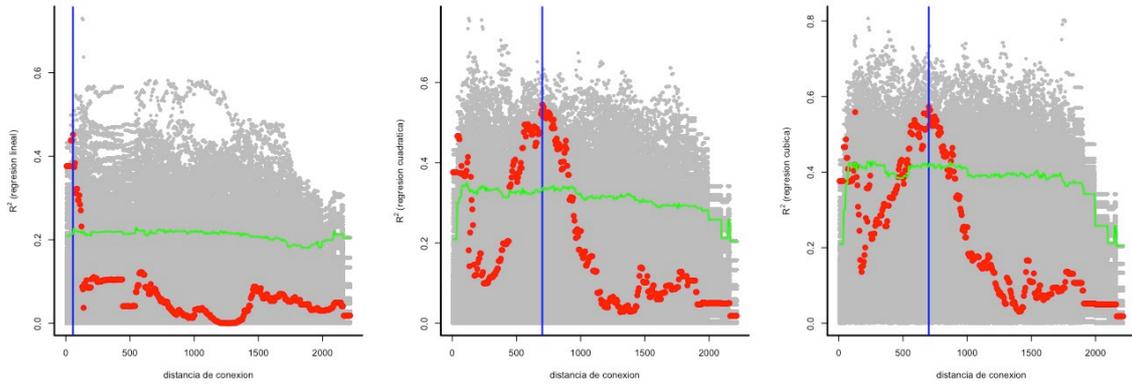


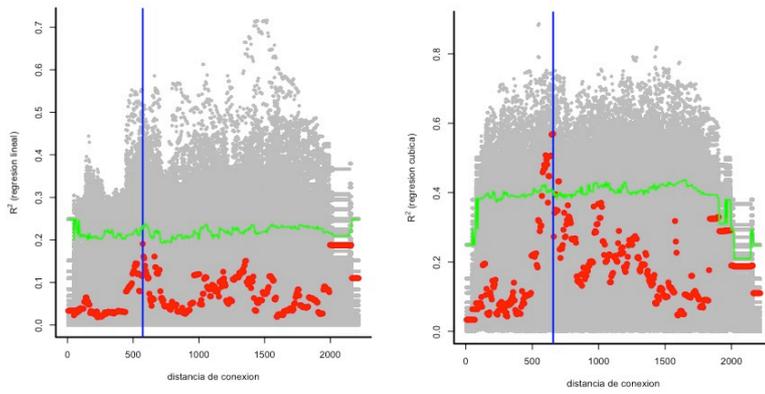
Figura MS4. Contribución de cada métrica estructural a los 2 ejes del ACP presentados en la Figura 5. Componente 1 (PC1) y componente 2 (PC2).



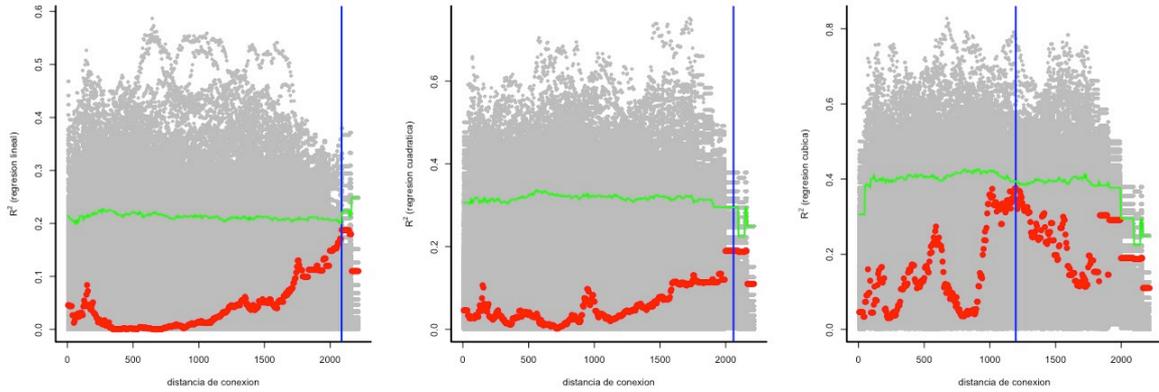
NODF ~ CC



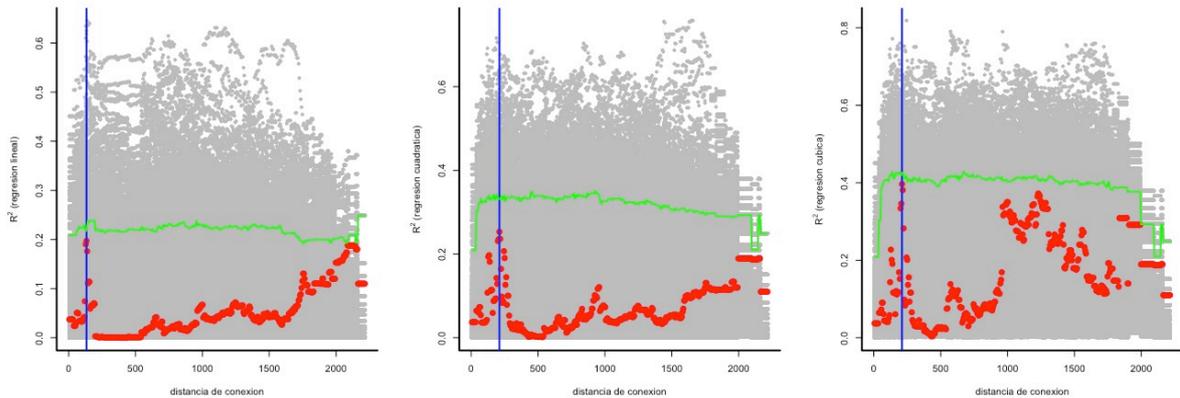
C-Score ~ BC



C-Score ~ DC



C-Score ~ CC



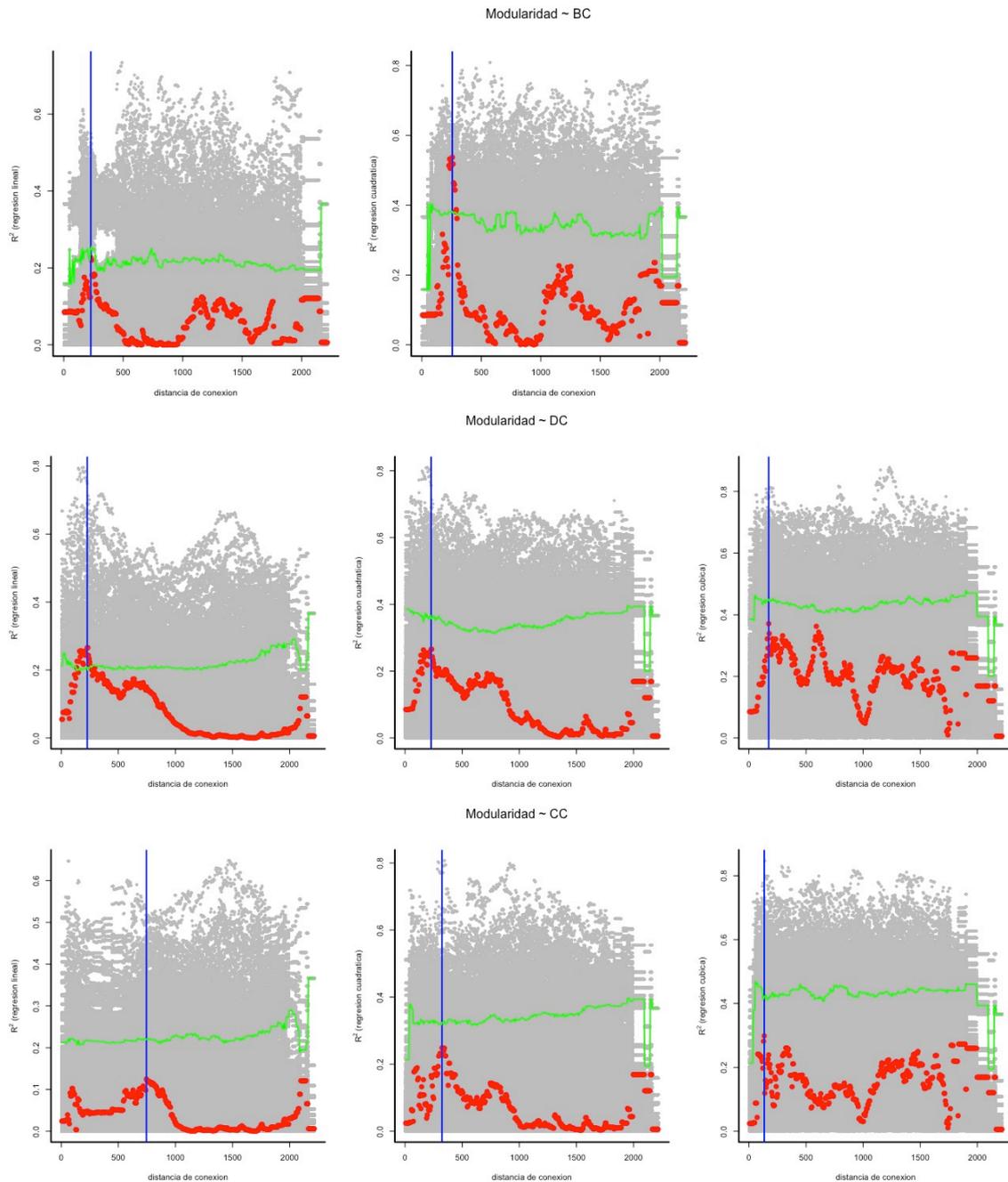


Figura MS5. Identificación de la distancia significativa al 95% que maximiza la asociación entre la estructura de co-ocurrencia y la centralidad de la comunidad local. Los coeficientes de determinación (R^2) fueron calculados para 400 distancias de conexión. Los puntos rojos se corresponde con la asociación de los datos observados y los puntos grises representan los R^2 de las asociaciones obtenidas al computar 2000 aleatorizaciones de los índices de co-ocurrencia. La curva verde representa el límite de confianza al 95%, los puntos observados (rojos) por encima de la curva se corresponden con asociaciones significativas. Las líneas azules verticales identifican la distancia de conexión máxima a partir de la cual se estiman las redes metacomunitarias para cada patrón. A- R^2 de las regresiones (regresión lineal, cuadrática y cúbica) entre el índice Z-NODF y las centralidades (de arriba hacia abajo: BC, DC y CC). B- R^2 de las regresiones entre el índice Z-C-score y las centralidades (de arriba hacia abajo: BC, DC y CC). C- R^2 de las regresiones entre el índice Z-Modularidad y las centralidades (de arriba hacia abajo: BC, DC y CC).

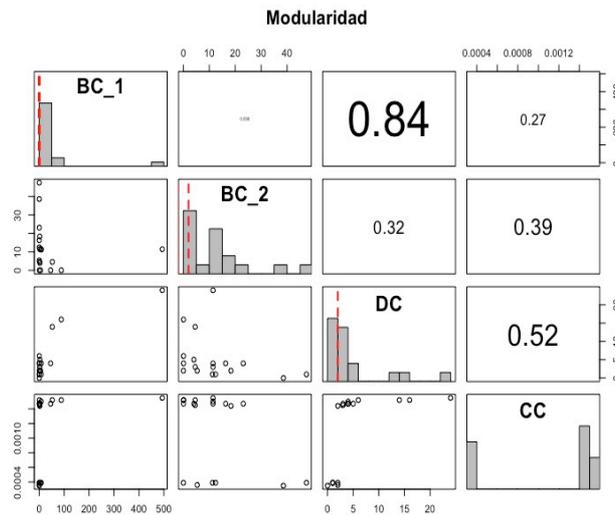
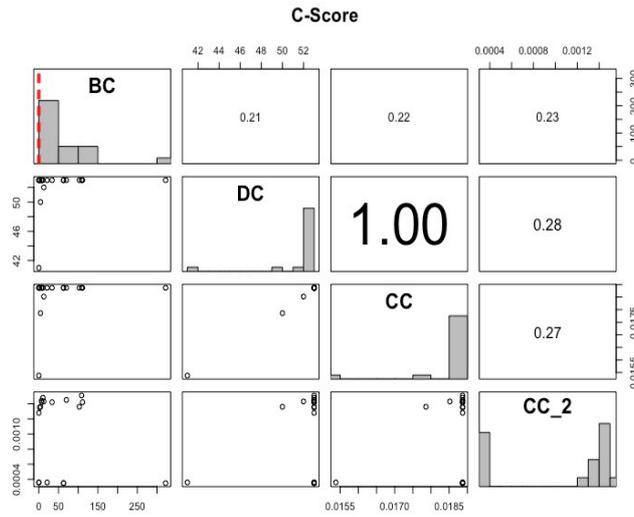
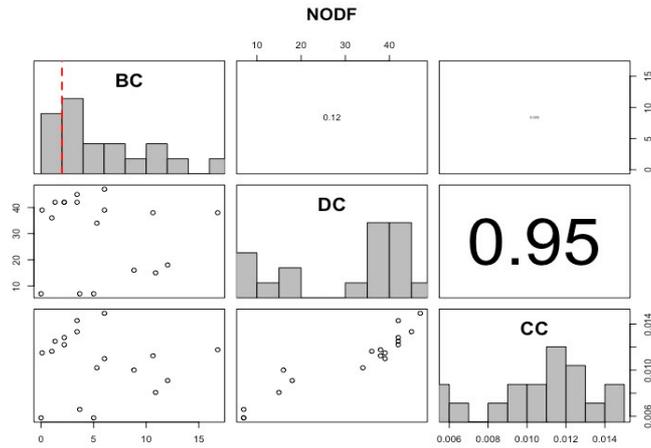


Figura MS6. Histogramas de distribución y correlaciones entre las métricas de centralidad estimadas a partir de redes de maximización para cada patrón de co-ocurrencia (índice NODF, C-Score y Modularidad). BC, centralidad de intermediación; DC, centralidad de grado; CC, centralidad de cercanía. Nótese que para el patrón Modular se encontraron dos máximos en la asociación con la centralidad de intermediación, de ahí los dos vectores de centralidad BC.

Tabla MS1. Resultados de la selección de modelos para los determinantes de los patrones de co-ocurrencia: Anidamiento (Z_{NODF}), Dameró ($Z_{C.score}$), Modularidad (Z_{Mod}). Para cada patrón (variable de respuesta) se presentan los cinco modelos con menores valores de AIC (combinación de variables explicativas), el delta AIC respecto al modelo con menor AIC (Δ_{AIC}), el peso de la evidencia (ω_i), y el peso de la evidencia combinado ($\omega_{i\text{combinado}}$). Esta última variable consiste en la suma de los ω_i de los modelos que consideran la misma combinación de variables explicativas pero que difieren en las transformaciones lineales de las mismas. Consistentemente para los diferentes patrones, el mejor modelo incluyó la centralidad de intermediación y una variable local.

variable de respuesta	variables explicativas	Δ_{AIC}	ω_i	$\omega_{i\text{combinado}}$
ANIDAMIENTO Z_{NODF}	<i>Heterogeneidad</i> + BC^2	0	0.53	0.85
	<i>Heterogeneidad</i> + BC	2.28	0.17	
	<i>(Heterogeneidad)</i> ² + BC^2	2.51	0.15	
	<i>(Profundidad)</i> ² + BC	3.41	0.1	0.15
	<i>(Profundidad)</i> ² + BC^2	4.98	0.05	
DAMERO $Z_{C.score}$	<i>S. vegetal</i> + $\text{Log}(BC)$	0	0.33	0.65
	<i>(S. vegetal)</i> ² + $\text{Log}(BC)$	0.01	0.32	
	$\text{Log}(\text{Volumen})$ + $\text{Log}(BC)$	0.15	0.18	0.32
	$\text{Log}(\text{Volumen})^2$ + $\text{Log}(BC)$	1.69	0.14	
	$\text{Log}(BC)$	4.61	0.03	
MODULARIDAD Z_{Mod}	$\text{Log}(\text{Volumen})$ + $\text{Log}(BC.2)$	0	0.47	0.92
	$\text{Log}(\text{Volumen})^2$ + $\text{Log}(BC.2)$	0.08	0.45	
	$BC.1$ + $BC.1^2$	5.33	0.03	0.03
	<i>S. vegetal</i> + $\text{Log}(BC.1)$	5.82	0.03	0.05
	<i>(S. vegetal)</i> ² + $\text{Log}(BC.1)$	6.24	0.02	